

Untersuchungen über die Entwicklung der Inflorescenz und der Blüten, sowie über die angewachsenen Achselsprosse von *Symphytum officinale*.

Von
Franz Muth.

(Hierzu Tafel IX—XV.)

Von jeher haben die eigenthümlichen Inflorescenzverhältnisse der Borraginaceen die Aufmerksamkeit und die wissenschaftliche Thätigkeit der Botaniker auf sich gelenkt. Der Blütenstand dieser Familie, von Schumann Borragoid¹⁾ genannt, sowie die angewachsenen Achselsprosse sind oft und viel Gegenstand der Untersuchung gewesen, ohne dass indes eine einheitliche Lösung der betreffenden Fragen bisher erzielt worden wäre. Auch Goebel²⁾ betont in seiner Kritik der Schumann'schen³⁾ Arbeit über das Borragoid die Nothwendigkeit einer neuen vollständigen Untersuchung. Dieser Umstand sowie die spezielle Aufforderung von Seiten des Herrn Geheimen

1) Am Schlusse seiner Untersuchungen über das Borragoid, welchen Namen Schumann bei dieser Gelegenheit mit der Bemerkung einführt, dass der Unterschied zwischen den echten Wickeln und dem Blütenstand der Borraginaceen auch von Göbel scharf betont worden sei, sagt Schumann pag. 78 und 79: „Komme ich nun endlich zur Darstellung der von mir gewonnenen Resultate, so ergibt sich zunächst, dass das Borragoid in allen von mir untersuchten Fällen als ein Wickel der Art aufzufassen ist, welche Ruta, Echeveria, Calandrinia, überhaupt Pflanzen mit spiralig gestellten Stengelblättern besitzen. Da man dieselben nicht von denen trennen kann, die bei den Rubiaceen, Melastomaceen etc., d. h. bei Pflanzen vorkommen, die mit decussirten Blättern versehen sind, so ist ein Unterschied zwischen echten Wickeln und den Borragoiden nicht statthaft, der letzte Ausdruck muss also fallen gelassen werden.“ Trotzdem gebraucht Schumann den Ausdruck wieder in seinen Untersuchungen über den Blütenanschluss und behauptet in seiner Arbeit über die angewachsenen Blütenstände (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1892 pag. 63), ein specifischer Ausdruck für diese Blütenstände sei für ihn nothwendig gewesen. Verfasser erscheint der Name bei dem jetzigen Stande der Frage seiner Kürze halber ganz brauchbar; er hat den Ausdruck in den vorliegenden Untersuchungen aus dem angedeuteten Grunde angewendet.

2) Flora 1889 pag. 82.

3) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1889 pag. 53—80.

Regierungsraths Schwendener in Berlin waren es, welche mich veranlassten, mich mit der Entwicklung der Inflorescenzen und der Blüten dieser Familie, sowie besonders mit der Erscheinung des Herausrückens der Seitensprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter zu beschäftigen; ausserdem war es die für die mechanische Theorie der Blattstellungen so wichtige Contactfrage, welche den Verfasser bereits in seiner Arbeit über die Entwicklung der Scrophulariaceenblüthe¹⁾ beschäftigt hat und welche er auch bei den vorliegenden Untersuchungen eingehend prüfte. Mit Absicht wurden diese in erster Linie an *Symphytum officinale* ausgeführt, weil diese Pflanze schon öfters untersucht wurde, wodurch eine grössere Sicherheit gegen etwaige Täuschungen geboten ist. Ferner wurden *Anchusa officinalis*, sowie *Cerinthe minor* zur Untersuchung herangezogen.

In den vorliegenden Untersuchungen wurde dann noch die Frage der Bürtigkeit der Seitensprosse und die damit zusammenhängende Frage der Berindung des Stengels kurz berücksichtigt, welche Čelakovský²⁾ bei Besprechung der Schumann'schen und Kolkwitzschen Arbeiten über die angewachsenen Achselsprosse von *Symphytum officinale* aufgeworfen hat.

Werfen wir nun zunächst kurz einen Blick auf die über die erwähnten Gegenstände bisher vorhandene und, wie Verf. besonders betonen möchte, ihm bekannt gewordene und zugängliche Litteratur. Bis zum Jahre 1890 findet man über die Inflorescenz der Borraginaceen und über die Erscheinung des Herausrückens der Sprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter dieselbe in Eichler's³⁾ Blüthendiagrammen und in Engler⁴⁾ und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien zusammengestellt. Besonders erwähnt sei Goebel's⁵⁾ bekannte Arbeit über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, in welcher wir weitere wichtige Litteraturangaben finden. In seinem im Jahre 1890 erschienenen Werke über den Blütenanschluss, das bei den Borraginaceen

1) Fr. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe, Fünftück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 248—289.

2) L. J. Čelakovský, Ueber die Emporhebung von Achselsprossen, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1900 pag. 2—15.

3) W. Eichler, Blüthendiagramme I, pag. 196.

4) Die natürlichen Pflanzenfamilien, begründet von A. Engler u. K. Prantl, fortgesetzt von A. Engler, Leipzig 1893. Borraginaceae von M. Gürke IV. Theil 3. Abth. pag. 71—72.

5) K. Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg 1882 pag. 353—436.

in den natürlichen Pflanzenfamilien nicht mehr erwähnt ist, beschäftigt sich Schumann¹⁾ wiederum mit der Natur des Borragoides und mit den angewachsenen Inflorescenzen. Den letzten Gegenstand behandelt er nochmals in einer in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft²⁾ erschienenen Arbeit. Er kommt dabei zur Ansicht, dass die Erscheinung dadurch bedingt ist, dass die Primordien nicht im Tragblattachselgrunde sitzen, sondern mit breitem Fuss dem Vegetationskegel aufgesetzt sind. Zu einem wesentlich anderen Resultat wie Schumann gelangte Kolkwitz³⁾, der das Phänomen bei normaler Anlage der Achselsprosse durch Annahme von gekrümmten, intercalaren Zonen zu erklären sucht.

Dieser Erklärung tritt Schumann⁴⁾ in dem zweiten Hefte seiner morphologischen Studien entgegen; er kommt betreffs der Kolkwitz'schen Erklärung zu dem Ergebniss, dass die von letzterem gegebene Analyse nicht bloss äusserst complicirt, sondern auch fehlerhaft sei.

Kolkwitz⁵⁾ vertheidigt in seiner zweiten Mittheilung über die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale* seine Erklärung; er spricht die Ansicht aus, dass seine Analyse für jedermann leicht verständlich und vollkommen logisch sei.

Čelakovský, der selbst keine Untersuchungen am Object⁶⁾ vorgenommen hat, macht den Friedensvermittler zwischen Schumann und Kolkwitz, indem er betreffs der Einheit des Primordiums Kolkwitz zustimmt, betreffs der Anlage desselben am Vegetationskegel dagegen Schumann Recht gibt. In dieser Abhandlung berührt Čelakovský auch die Frage der Berindung des Stengels, auf die er in seiner Arbeit über die Gliederung der Kaulome⁷⁾ nochmals zurückkommt.

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, Leipzig 1890, pag. 300—319.

2) K. Schumann, Ueber die angewachsenen Blütenstände bei den Boraginaceae, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1892 pag. 63—68.

3) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1895 pag. 280—285.

4) K. Schumann, Morphologische Studien 1899 Heft II pag. 207—214.

5) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1899 pag. 379—384.

6) L. J. Čelakovský, Ueber die Emporhebung von Achselsprossen, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1900 pag. 2—15.

7) L. J. Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome, Botanische Zeitung 1901 pag. 79—113.

Ueber die Contactfrage finden wir die Litteratur in Winkler's¹⁾ kritischen Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen sorgfältig zusammengestellt.

Die folgenden Untersuchungen zerfallen in drei Theile:

- I. Die Untersuchung über die Anlage und die Natur der Inflorescenz.
- II. Die Untersuchung über die Entwicklung der Blüthe und ihrer Theile unter besonderer Berücksichtigung der Contactverhältnisse.
- III. Die Untersuchung über die Erscheinung des Herausrückens der Sprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter und die Untersuchung über die Berindung der oberen Stengeltheile.

I. Die Anlage und die Natur der Inflorescenz.

Die Anlage des Blütenstandes wurde, wie bereits oben betont, in erster Linie und am eingehendsten an *Symphytum officinale* untersucht. Das Material entstammte ebenso wie das von *Anchusa officinalis* und *Cerinthe minor* dem Universitätsgarten in Berlin und dem botanischen Garten der technischen Hochschule in Carlsruhe. Da die morphologischen Verhältnisse von *Symphytum officinale* für die folgenden Erörterungen nicht ohne Wichtigkeit sind, so sollen dieselben hier besonders erwähnt werden. Die Laubblätter, bei denen man in jugendlichem Zustande nicht selten einen asymmetrischen Querschnitt beobachtet, stehen bekanntlich annähernd in ungefährer $\frac{2}{5}$ -Stellung. Wydler²⁾ gibt $\frac{3}{5}$ - und $\frac{5}{8}$ -Stellung an, ein Beweis, dass die Blattstellung keine constante ist. Die Zahl der Laubblätter betrug bei den zur Untersuchung verwendeten Pflanzen zwischen 14 und 21; am häufigsten waren Pflanzen mit 18 Blättern. Die untersten Laubblätter sind lang gestielt, der Stengel zeigt an seiner Basis keine Blattflügel. Mit aufsteigender Höhe erscheinen dieselben und nehmen nach oben stets zu, während der Blattstiel immer kürzer wird, um schliesslich ganz zu verschwinden, und die Blattspreite abnimmt, bis dieselbe am Schluss der Achse bis auf ein verhältnissmässig kleines Maass zusammengesunken ist. Sobald an der primären Achse die Terminalblüthe angelegt ist, entwickeln sich in den Achseln der Tragblätter von oben nach der Basis zu und von unten nach der Spitze zu Seitensprosse, wobei indes die Reihenfolge nicht in streng regelmässiger Weise eingehalten wird.

1) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1901 p. 1—79.

2) H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Flora 1860, pag. 679.

Ich nenne die ersteren Sprosse die terminalen, die letzteren die basalen. Bekanntlich rücken die oberen aus den Achseln ihrer Tragblätter heraus und wachsen an der Axe empor, während die unteren in normaler Weise in den Achseln ihrer Tragblätter stehen bleiben. Diese letzteren gliedern vor ihrem Abschluss durch die Anlage der Inflorescenz verschieden viele Laubblätter aus; häufig habe ich sieben Blätter beobachtet, ausserdem acht und vier; die oberen angewachsenen Sprosse haben in der Regel nur zwei Laubblätter, die als Vorblätter zu betrachten sind; es bleiben indes auch die Sprosse mit zwei Vorblättern häufig in der Achsel ihrer Tragblätter sitzen. Es wurden aber auch anderseits, und besonders bei sehr kräftigen Pflanzen, Fälle beobachtet, bei denen die untersten angewachsenen Achselsprosse vier oder sieben Laubblätter hatten.

Was nun das Verhältniss der angewachsenen und der normalen Achselsprosse zu einander betrifft, so gibt die folgende kleine Tabelle über die beobachteten Fälle Aufschluss. Irgend ein Verhältniss oder eine Gesetzmässigkeit lässt sich nicht finden. Die oberen Zahlen geben die normalen, die unteren die angewachsenen Axillarattriebe an.

1. 7 {	2. 11 {	3. 7 {	4. 10 {	5. 11 {	6. 12 {	7. 12 {	8. 13 {	9. 15 {
8 {	6 {	9 {	4 {	8 {	4 {	4 {	7 {	6 {
10. 8 {	11. 8 {	12. 9 {	13. 8 {	14. 7 {	15. 8 {	16. 8 {	17. 9 {	
10 {	10 {	9 {	10 {	8 {	10 {	8 {	10 {	
			18. 7 {	19. 8 {				
			9 {	10 {				

Am häufigsten ist, wie man aus der Tabelle sieht, das Verhältniss von 8:10 vertreten. Hin und wieder beobachtete ich, dass einzelne Achselsprosse in den oberen Theilen der Axe in normaler Weise in den Achseln ihrer Tragblätter sitzen blieben, während die vorhergehenden und die nachfolgenden Seitensprosse angewachsen waren.

Bei *Anchusa officinalis* sind die Verhältnisse noch viel unregelmässiger wie bei *Symphytum officinale*. Manchmal sind fast sämtliche Axillarattriebe angewachsen, mitunter nur die oberen. Nicht selten bleibt zwischen den angewachsenen der eine oder andere Achselspross in normaler Weise in der Achsel des Tragblattes sitzen; im Herbst vergangenen Jahres beobachtete ich im botanischen Garten in Carlsruhe zwei Pflanzen, bei welchen sämtliche Achselsprosse (bei normaler Ausbildung) in den Achseln ihrer Tragblätter sich befanden.

Zu erörtern ist noch die Verwachsung der Vorblätter mit dem

Achselspross, eine Erscheinung, welcher die Brüder Bravais¹⁾ neben den andern, bei diesen Inflorescenzen auftretenden Blattverwachsungen in ihrer bekannten Untersuchung über die Blütenstände einen besonderen Abschnitt widmen. Die Stellungs- und Grössenverhältnisse der beiden Vorblätter sind besonders bei den beiden obersten Doppelborragoiden sehr variirend. Auch verdient die nicht selten schiefe Insertion eine besondere Erwähnung.

Hin und wieder findet man zwischen den Doppelborragoiden ein oder zwei Blättchen, die wohl als Vorblätter zu bezeichnen sein dürften; über die Stellung derselben gibt die schematische Fig. 1 Taf. IX Aufschluss. War nur ein solches Blättchen vorhanden, so war dasselbe in den beobachteten Fällen auf der angewachsenen²⁾ Seite.

Die Terminalblüthe der primären Axe ist in der Regel weit hinauf mit dem Doppelborragoid des letzten Tragblattes verwachsen; verschiedenemale war dieselbe mit einem Blättchen begleitet, nicht selten verkümmert die Terminalblüthe mehr oder weniger, und mitunter kann man gar nichts mehr von derselben nachweisen; auch beobachtet man an deren Stelle ein kleines Blättchen.

Die Terminalblüthe der Doppelborragoide ist in ihrer Stellung nicht constant; nicht selten sitzt dieselbe ganz in der Mitte zwischen den beiden Borragoiden (Fig. 1 Taf. XV), häufig wächst dieselbe an einem der beiden Borragoide mehr oder weniger in die Höhe (Figg. 2 und 3 Taf. XV). Bei der Fig. 2 Taf. XV zeigt das Doppelborragoid weitgehende Anwachsung an das β -Vorblatt; bei dem rechten Borragoid ist nur eine Blüthe ausgebildet. Die Fig. 3 Taf. XV stellt das oberste Doppelborragoid einer primären Achse mit weitgehender Anwachsung der primären Terminalblüthe dar.

Wenn wir nun die Natur der Inflorescenz von *Symphytum officinale* erkennen wollen, müssen wir uns vor allem über die Vorgänge am Vegetationskegel bei Anlage derselben genau orientiren. Am besten können wir dieselben bei den Achselprodukten der oberen Blätter, die sofort die beiden Vorblätter α und β ausgliedern, verfolgen. Vergleichen wir zunächst ein solches terminales Achselprodukt mit einem basalen, welches vor Anlage der Inflorescenz noch mehrere Laubblätter ausgliedert. Die Fig. 2 Taf. IX stellt das letztere in Vorderansicht und Fig. 3 Taf. IX in Oberansicht dar, während die Fig. 4 Taf. IX

1) L. et A. Bravais, Disposition des inflorescences. Annales des sciences naturelles, seconde série, tome VII, pag. 298—302.

2) Ueber den Ausdruck „angewachsen“ vergl. pag. 62.

eine Oberansicht des ersteren darstellt. Wie aus diesen Zeichnungen hervorgeht, ist dieses letztere bedeutend grösser und mehr flach, auch sind die beiden Vorblätter α und β im Verhältniss bedeutend kleiner, als die Laubblätter.

Die beiden Vorblätter werden succedan ausgegliedert. Besonders erwähnenswerth ist die Erscheinung, dass das β -, also das zuletzt angelegte Vorblatt gewöhnlich nicht „vollständig ausgegliedert“ wird, sondern „an seiner Basis mit dem Primordium verwachsen bleibt“, was auch an den ausgebildeten Doppelborragoiden, wie die Fig. 2 Taf. XV z. B. zeigt, deutlich sichtbar ist. Ich nenne dieses Vorblatt der Kürze halber das angewachsene und das Borragoid auf dessen Seite das angewachsene, während ich das andere Vorblatt und Borragoid als das freie bezeichne. Gewöhnlich wird das erste Vorblatt links angelegt, doch erscheint es, wie die folgende Tabelle zeigt, nicht selten auf der rechten Seite, wie auch die Fig. 4 Taf. IX ein junges Primordium mit dem α -Vorblatt auf der rechten Seite darstellt.

Ein solcher Wechsel in der Ausgliederung der beiden Vorblätter wurde besonders an sehr kräftig entwickelten Pflanzen beobachtet. Das erste Vorblatt der oberen Achselprodukte wurde bei sieben Pflanzen in folgender Weise angelegt.

(l. bedeutet natürlich links und r. rechts.)

1. l, l, l, l, l, l, l.
2. l, l, l, l, r, r, r.
3. l, l, l, l, l, l, l.
4. l, l, l, l, l, l, l.
5. l, r, l, l, l, l, l.
6. l, l, l, r, r, l, l.
7. r, r, r, r, r, l, l.

Die Untersuchungen wurden an jungen, primären Achsen vorgenommen. Wretschko¹⁾ hat bei *Echium vulgare* die analogen Verhältnisse gleichfalls genauer verfolgt und bemerkt darüber: „Der Stengel hatte die Spirale $r\ l$ auf dem längeren Wege, bei den Sprossen stand meistentheils das erste Blatt rechts vom Stützblatte und die Blattspirale hatte die Richtung jener des Stengels; bei drei Aesten aber befand sich das erste Blatt links vom Mutterblatte und ihre Spirale war $l\ r$. Diese Unbeständigkeit in der Wendung der Blattspirale, die ich an anderen Arten gleichfalls zur Genüge beobachtet

1) M. Wretschko, Beitrag zur Entwicklung der Inflorescenz in der Familie der Asperifolien. Jahresbericht über das k. k. akademische Gymnasium in Wien, 1866, pag. 21.

habe und auf ihre allenfallsigen Ursachen nicht zurückzuführen weiss, legte mir die Vermuthung nahe, dass die durch die Stellung des ersten Vorblattes bedingte Antidromie der beiden obersten Wickeln schwerlich die ihr von den Schriftstellern zugeschriebene Gesetzeskraft haben dürfte. In der That sprechen für diese Meinung meine Wahrnehmungen, die ich bei der Untersuchung der Individuen von *Echium* und von einigen andern Arten gemacht habe, so dass die angezogene Gesetzmässigkeit durchaus keine allgemeine ist.“ Verfasser glaubt als Ursache dieser Wretschko unerklärlichen Varianz nach seinen Beobachtungen die wechselnden Contactverhältnisse resp. Druckverhältnisse ansehen zu müssen. Auch die häufig auftretende asymmetrische Form der beiden Vorblätter dürfte wohl darin hauptsächlich ihren Grund haben. Die Figg. 5a und b Taf. IX zeigen solche asymmetrische¹⁾ Vorblätter im Querschnitt, während die Fig. 5c der gleichen Tafel ein solches von ungefähr normaler Form aufweist. Auch die Gestalt der jungen Primordien ist häufig eine ganz auffallende. Die Fig. 6 Taf. IX zeigt uns die Oberansicht einer primären Achse mit neun Tragblättern zur Zeit der Anlage der Doppelborragoide in deren Achseln. Die Ausgliederung erfolgt hier ziemlich regelmässig von oben nach der Basis zu fortschreitend. Die jungen Primordien der drei untersten Tragblätter sind von sehr schmaler und

1) Die auffallende Erscheinung der Asymmetrie bei Laubblättern ist in letzter Zeit wieder mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen, wobei hauptsächlich der Einfluss der Schwerkraft, sodann der Einfluss der Intensität der Beleuchtung und Verdunstung verfolgt wurde. Ferner wurde (Noll) eine Art Empfindungsvermögen der Pflanze für die eigene Körperform des Organismus als Ursache der Erscheinung der Asymmetrie angesehen. Nordhausen (M. Nordhausen, Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1901, pag. 12–54; die einschlägige Litteratur ist pag. 53 und 54 aufgeführt) hat neuerdings den Einfluss der erwähnten Factoren einer kritischen Untersuchung unterzogen, wobei bei der Schwierigkeit der Verhältnisse allerdings so mancher Punkt noch offen gelassen werden musste. Bei *Symphytum officinale* (vergl. pag. 60 und 61) bin ich infolge der häufig auffallenden, mitunter geradezu bizarren, ganz den Raumverhältnissen in der Knospe entsprechenden Form der Vorblätter und infolge der Thatsache, dass die Unregelmässigkeiten am Ende der Achse am grössten sind, sowie aus Rücksicht auf die Beobachtung, dass die Vorblätter häufig eine mehr oder weniger schiefe Insertion zeigen, bei Würdigung der in vorliegenden Untersuchungen näher ausgeführten Verhältnisse zur Ansicht gelangt, dass bei der Asymmetrie der Vorblätter unserer Borraginacee die vom Ernährungszustand der einzelnen Pflanzen jedenfalls beeinflussten Contact- resp. Druckverhältnisse eine wichtige, wenn nicht ausschlaggebende Rolle spielen; auch das nicht seltene Vorkommen von vollständig symmetrischen Vorblättern spricht für diese Ansicht.

in transversaler Richtung gestreckter, unregelmässiger, in der Mitte eingekerbter Gestalt.

Was nun die weitere Entwicklung des Primordiums zum Doppelborragoid betrifft, so sei zunächst auf die Figg. 7—17 Taf. IX verwiesen. Wie aus diesen hervorgeht, ist die Verzweigungsweise am Vegetationskegel nicht constant, sondern sehr variirend. Fassen wir zuerst die Figg. 7, 8 und 9 Taf. IX ins Auge. Dieselben stellen die Vegetationskegel von drei Achselprodukten vor der sichtbaren Ausgliederung einer Anlage dar. Die erste Figur zeigt die Vorderansicht, während die beiden andern transversale Längsschnitte darstellen. Betrachten wir jetzt die Fig. 10 Taf. IX; dieselbe stellt ein junges Achselprodukt aus dem zweitletzten Blatte einer primären Achse in transversalem Längsschnitt dar. Dieses Präparat zeigt die am häufigsten von mir beobachteten Verhältnisse. Wir sehen in der Mitte einen grossen Höcker, welcher sich zur Terminalblüthe des Doppelborragoides entwickelt; die Auswölbung nach links fasse ich als Ausgliederung der Terminalblüthe resp. des Vegetationskegels auf in analoger Weise, wie ich dies bei *Calceolaria hybrida* und *rugosa*¹⁾ beschrieben habe. Diese beiden Körper stellen den Anfang des einen Borragoides dar. Das β -Vorblatt links würde dementsprechend als steril zu bezeichnen sein. Das rechts in der Achsel des α -Vorblattes befindliche Primordium ist der Anfang des zweiten Borragoids und sieht wie ein normales Achselprodukt aus. Die Definition von Wydler und Eichler²⁾ ist hiernach nicht ganz zutreffend. Diese bezeichnen nämlich die Inflorescenz der Borraginaceen als Dichasien, welche nach einmaliger Dichotomie in gedoppelte oder einfache, trauben- oder ährenförmige Wickel übergehen.

Ähnlich, nur etwas weiter vorgeschritten, ist das junge Doppelborragoid, welches die Fig. 16 Taf. IX in Vorderansicht darstellt. Anders gestalten sich die Verhältnisse bei dem Achselprodukt, welches die Fig. 11 Taf. IX in transversalem Längsschnitt darstellt; der mittlere und der linke Höcker sind in Grösse und Höhe nicht merklich verschieden, während die junge Anlage rechts eine weit in die Höhe gehende Anheftung an die Terminalblüthe zeigt.

Wiederum verschiedene Verhältnisse zeigen die Figg. 12 und 17 Taf. IX, von welchen die erstere ein Achselprodukt in Vorderansicht, die letztere in transversalem Längsschnitt darstellen.

1) Fr. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe, Fünfstücker Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 253 u. 254.

2) A. W. Eichler, Blüthendiagramme, 1875, pag. 196.

Hier bilden die beiden grossen Höcker den Anfang des einen Borragoids, während die kleine Anlage im Grunde des α -Vorblattes den Anfang des zweiten, in der Entwicklung weit hinter dem andern Borragoid zurückbleibenden Borragoids darstellt. Es ist dies der extremste Fall, welcher in dieser Richtung beobachtet wurde. Vielleicht gelangt die kleine Anlage auch gar nicht mehr zur vollständigen Entwicklung, so dass in der Achsel dieses Tragblattes nur ein Borragoid zur Ausbildung käme. Ganz abweichend ist das Bild, das uns die Figg. 14 und 15 Taf. IX darbieten; dieselben stellen das gleiche Präparat, die erstere in transversalem Längsschnitt, die letztere in Oberansicht dar. Wir sehen in der Mitte einen grossen, breiten, weit hervorragenden, in der Mitte einen Einschnitt zeigenden Höcker; rechts und links sind ebenfalls Ausgliederungen vorhanden. Der mittlere grosse Höcker mit der Furchung dürfte wohl den Anfang eines einfachen Borragoids darstellen, während die Anlagen rechts und links sich wahrscheinlich zu Doppelborragoiden entwickeln. Ich habe im botanischen Garten zu Karlsruhe zwei sehr kräftige Pflanzen beobachtet, welche sich in voller Blüthe befanden und deren Achsen mit einem einfachen und zwei Doppelborragoiden abschlossen.

Eigenthümlich sind die Verhältnisse, welche die Fig. 13 Taf. IX aufweist. Wir sehen links das β -Vorblatt und eine kleine Anlage, während der grosse Vegetationskegel auf der rechten Seite noch keine Ausgliederung erkennen lässt.

Wie bereits betont und aus dem Ausgeführten ersichtlich, sind die Verhältnisse bei der ersten Anlage der beiden Doppelborragoide schwankend; es ist dies auch später noch an den entwickelten Inflorescenzen zu beobachten. Es sei nochmals in dieser Beziehung auf die Figuren 1, 2 u. 3 Tafel XV aufmerksam gemacht. Besonders interessant ist die Fig. 2, welche eine Inflorescenz darstellt, die eine weitgehende Anwachsung des β -Vorblattes zeigt. Dabei ist von dem andern Borragoid nur eine Blüthe zur Ausbildung gelangt. Bei der Fig. 1 sitzt die Terminalblüthe in der Mitte, während die beiden Borragoide keine Differenz betreffs der Anwachsung ihrer Vorblätter aufweisen. Bei der Fig. 3, welche das oberste Doppelborragoid einer primären Hauptachse darstellt, ist die Terminalblüthe der letzteren weit hinauf mit dem letzten Achselprodukt verwachsen, während das linke Vorblatt eine weitergehende Anwachsung zeigt als das rechte; auch die Terminalblüthe des Doppelborragoids sitzt nicht in der Mitte.

Was nun die weitere Entwicklung der beiden Borragoide betrifft, so sei auf die Fig. 1 Taf. X verwiesen. Wir sehen, dass die

sehr rasch in medianer Richtung wachsende Ausgliederung der Terminalblüthe dem Primordium des α -Vorblattes im Wachsthum voraus-eilt. Ueberhaupt wird man stets finden, dass die beiden Borragoide, wenigstens im Anfang ihrer Entwicklung, in verschiedenen Stadien sich befinden.

Die schematische Fig. 2 Taf. X zeigt bei einem etwas vorgeschrittenen Doppelborragoid die obwaltenden Verhältnisse; es sind in der Achsel des β -Vorblattes neun, in der des α -Vorblattes dagegen nur acht junge Anlagen ausgegliedert.

Die Fig. 3 Taf. X zeigt uns ein Stadium in Oberansicht, bei dem die Entwicklung des Doppelborragoids etwas weiter fortgeschritten ist wie in Fig. 1 derselben Tafel. Wir sehen wiederum in der Mitte die über die beiden anderen Anlagen hier etwas emporragende Terminalblüthe, links deren nur durch eine flache Furche von ihr getrennte Ausgliederung; rechts in der Achsel des α -Vorblattes liegt die durch einen deutlichen Zwischenraum getrennte, freie Anlage des zweiten Borragoids. Die Anlage links ist bedeutend weiter entwickelt wie die rechts; in diesem Stadium ist bei diesen beiden die erste Andeutung der Theilung bemerkbar. Wir sehen eine, zur ersten Theilungsebene senkrecht verlaufende, sehr flache Furche auftreten, wodurch links die zweite Blüthe des einen Borragoids abgegliedert wird, rechts die erste des andern. Die Fig. 6 Taf. X ist eine schematische Darstellung der Furchung. Der Theilungsvorgang ist zuerst an einer eigenthümlichen Zellgruppierung zu erkennen. Die Zeichnung ist nach dem in der Fig. 10 Taf. X dargestellten Ende des Borragoids links entworfen.

Die Fig. 4 Taf. X zeigt dasselbe junge Doppelborragoid, wie Fig. 3 derselben Tafel von hinten; die Terminalblüthe steht bedeutend den beiden Anlagen rechts und links gegenüber vor. Ein ähnliches Stadium, wie die beiden soeben genannten Figuren, stellt die Fig. 5 Taf. X in Vorderansicht dar; das Präparat liegt auf dem Rücken, zeigt also die phylloscope Seite. Die Furchung ist bei beiden Anlagen rechts und links bereits deutlich sichtbar. Bemerkte sei hier, dass die Theilungsvorgänge nicht stets gleichmässig auftreten, sondern dass auch hier häufig Schwankungen zu beobachten sind.

Weiter fortgeschritten ist die Entwicklung des Doppelborragoids in Fig. 7 Taf. X, wo wiederum links das β - und rechts das α -Vorblatt sich befindet. Bei dem β -Borragoid ist bereits die Abgliederung der dritten Blüthe bemerkbar, während bei dem andern Borragoid nur die erste Blüthe sichtbar abgetrennt ist.

Das nächste Stadium stellt die Fig. 8 Taf. X dar; rechts befindet sich die Terminalblüthe des Doppelborragoids Tb; Bl¹ und Bl² sind die nach einander ausgegliederten Anlagen, V der Vegetationskegel. Wir sehen an diesen, wie an vorhergehenden und nachfolgenden Stadien, dass die Theilungsebenen stets ungefähr senkrecht aufeinander stehen. Die Figg. 9, 10, 11, 12, 13, 14 Taf. X, sowie die Fig. 1 Taf. XI veranschaulichen den weiteren Gang der Entwicklung des Doppelborragoids, wobei stets das eine Borragoid dem andern in der Anlage der jungen Blüthen vorseilt. Die jungen Inflorescenzen sind zum Theil in Vorderansicht, zum Theil in Oberansicht dargestellt. Die Fig. 7 Taf. XI stellt einen transversalen Längsschnitt durch ein junges Doppelborragoid, wie wir es in den Figg. 11 u. 12 Taf. X vor uns haben, dar.

Nachdem wir die Anlage des Doppelborragoides gesehen haben, wollen wir die weitere Entwicklung eines Einzelborragoids auch noch etwas eingehender verfolgen. Fig. 2 Taf. XI stellt das Ende eines Borragoides mit zehn Blüthen dar, während Fig. 3 Taf. XI das Ende einer ganz alten, am Ende ihrer Entwicklungsfähigkeit angelangten Inflorescenz darstellt. Wir sehen, dass die Lostrennung der jungen Blüthen viel langsamer vor sich geht und dass die letzten Blüthen gegenüber dem Vegetationskegel sehr weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind. Sehen wir nun auch einmal das Ende einer jungen Inflorescenz etwas genauer an. Fig. 4 Taf. XI stellt den Schluss eines Borragoids in Oberansicht dar; der Vorgang der Theilung wurde bereits in der schematischen Zeichnung 6 Taf. X beschrieben. Fig. 5 Taf. XI ist ein medianer Längsschnitt, geführt in der durch die Linie l in der vorhergehenden Figur angegebenen Richtung. Die folgende Fig. 6 Taf. XI stellt den transversalen Längsschnitt durch die untere breitere Partie des Körpers dar. Die Richtung des Längsschnittes ist durch die Linie l¹ angegeben.

Verfolgen wir nun, nachdem wir die Anlage der Inflorescenzen bisher nur an den oberen Seitensprossen mit zwei Vorblättern beobachtet haben, auch die Verhältnisse an dem Ende einer primären Hauptachse. Hier sind die Verhältnisse bei Ausgliederung der Doppelborragoide am wenigsten constant. Je näher am Vegetationskegel der primären Achse nämlich die Primordien angelegt werden, desto unregelmässiger pflegen die Verhältnisse zu sein; besonders hat dies für die Terminalblüthe Geltung, bei welcher sowohl, was die Grösse der Anlage, als auch, was den Verlauf der Theilungscurven, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, betrifft, nicht unbedeutende Differenzen

zu beobachten sind; hin und wieder zeigen sich die ersten Anlagen der Terminalblüthe und der beiden Doppelborragoide von annähernd gleicher Grösse. Die Fig. 8 Taf. XI zeigt das Ende einer primären Hauptachse mit den vier letzten, in ungefähr decussirter Stellung befindlichen Tragblättern. Die Fig. 9 Taf. XI ist eine Vorderansicht der Terminalblüthe und der Anlage der zwei obersten Doppelborragoide und zwar der dem Tragblatt 4 zugewendeten Seite. Die Anlage der Gipfelblüthe ist hier ziemlich umfangreich. In der Zeichnung 6 Taf. IX ist die junge Terminalblüthe z. B. schon weniger gross. Ganz anders sind die Verhältnisse bei der Fig. 10 Taf. XI, die den Schluss einer primären Achse mit etwas weiter vorgeschrittenen jungen Inflorescenzen darstellt und bei welcher die Anlage der Terminalblüthe sehr klein ist. Derartige Verhältnisse am Ende der primären Achse sind es, bei welchen nicht selten die Verkümmern der Terminalblüthe eintritt, so dass mitunter später überhaupt nichts mehr von derselben nachzuweisen ist (vgl. pag. 61). Auch die oft weitgehende Anwachsung der Terminalblüthe an das oberste Doppelborragoid findet in den Verhältnissen, wie sie die Fig. 9 Taf. XI darstellt, ihre Erklärung. Dass der oberste, zunächst der Gipfelblüthe stehende Seitenzweig, wie dies auch Wydler¹⁾ beobachtet hat, hin und wieder auch als einfacher Wickel auftritt, ist bei den erwähnten Umständen nicht gerade auffallend. Wydler²⁾ waren auch bereits die Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Schlussblüthe, sowohl der primären, wie der seitlichen Achsen aufgefallen. Er bemerkt darüber: „Die Gipfelblüthe des Stengels und der Bereicherungszweige kommt oft nicht gehörig zur Ausbildung. So fand ich von ihr zuweilen nur zwei Kelchblätter und eine unvollkommene Corolla, häufig auch nur ein schmales gestieltes Blättchen oder einen pfriemlichen Stiel. Manchmal ist auch das Stengelende spurlos“. Nicht zutreffend ist die folgende Angabe, welche Wretschko³⁾ über *Symphytum officinale* macht: „Die Spitze des Hauptstockes, sowie jene der sich gleich verhaltenden Nebenzweig habe ich hier, wie bei *S. tuberosum*, ohne einen Blütenabschluss gefunden, indem die

1) H. Wydler, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1878, pag. 366.

2) H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Flora 1860, pag. 678 und 679.

3) M. Wretschko, Beitrag zur Entwicklung der Inflorescenz in der Familie der Asperifolien. Jahresbericht über das k. k. akademische Gymnasium in Wien für das Schuljahr 1865—66, pag. 19.

Axillarblüthensprosse, die zu den zwei obersten Blättern gehören, noch über die Basis des oberen derselben eine Strecke verwachsen und sich dann unter nahezu gleichen Winkeln gegen die Hauptachse seitwärts wenden, ohne dass selbst in den jüngsten Knospen an dieser Stelle eine Spur von einer Blüthe wäre.“ Wie die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat, ist diese Ansicht von Wretschko nicht zutreffend; ein vollständiges späteres Fehlen der Schlussblüthe ist nur ausnahmsweise zu constatiren.

Auf die weitere Entwicklung der Terminalblüthe werden wir im zweiten-Teile dieser Untersuchungen einzugehen haben.

Um nochmals auf die Anlage der obersten Doppelborragoide zurückzukommen, so sei besonders auf die in Fig. 9 Taf. XI dargestellten Verhältnisse aufmerksam gemacht. Die Anlage der Terminalblüthe erhebt sich nicht, wie man dies sonst bei Abschluss einer Achse durch eine Blüthe häufig beobachtet, in irgend einer auffallenden Weise über die beiden seitlichen Anlagen empor, vielmehr liegt besonders die Ausgliederung auf der rechten Seite beinahe auf gleicher Höhe. Die hohe Anheftung an der der Schlussblüthe zugewendeten oberen Seite der beiden seitlichen Primordien ist hier eine noch weitergehende, wie bei der Entwicklung der bereits beschriebenen Doppelborragoide der nächst unteren Tragblätter.

Die Entwicklung der Inflorescenz von *Symphytum officinale* ist schon von verschiedenen Forschern untersucht worden und haben wir nun die Resultate unserer Beobachtungen mit denjenigen der bereits vorliegenden Untersuchungen zu vergleichen.

Diejenigen von Schleiden¹⁾ sind von ihm selbst als sehr unvollständig bezeichnet worden und brauchen wir deshalb nicht weiter darauf einzugehen. Bemerkt sei nur, dass Schleiden auf Grund seiner Untersuchungen zu der Ansicht gelangte, dass der Blütenstand der Borraginaceen ein Monopodium sei. Kauffmann²⁾ hat bei seinen Studien über die Bildung des Wickels bei den Asperifolien die Entwicklung des Blütenstandes von *Symphytum peregrinum* verfolgt. Er führt darüber pag. 239 aus: „Diese Bildung geht, wie man aus dem Gesagten erschen kann, durch die sogenannte dichotomische Theilung des Vegetationskegels der Achse vor sich; es wird

1) M. J. Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 3. Auflage, II. Theil, 1856, pag. 237.

2) N. Kauffmann, Ueber die Bildung des Wickels bei den Asperifolien. Nouveaux mémoires de la société impériale des naturalistes de Moscou, tome XIII, livraison III, 1871, pag. 237—251.

nämlich der Vegetationskegel in seiner weiteren Entwicklung gehemmt und durch zwei neue ersetzt, die in Bezug auf einander nicht eine untergeordnete, sondern eine gleichwerthige Bedeutung haben“. Diese Ansicht dürfte wohl nicht ganz stichhaltig sein, besonders die in unseren phylogenetischen Erörterungen pag. 85 angedeuteten Verhältnisse, sowie die Theilungsvorgänge am Vegetationskegel bei Ausgliederung der ersten und letzten Blüten einer Inflorescenz sprechen gegen die von Kauffmann als constant angenommene Gleichwerthigkeit der Theilprodukte des Vegetationskegels. Uebrigens beobachtet man auch bei älteren Borragoiden häufig einen Wechsel in der Grösse der beiden Theilprodukte des jeweiligen Vegetationskegels, wie dies auf pag. 72, 73 und 83 nochmals betont ist. Kauffmann sagt dann noch pag. 240 zur Begründung der von ihm angenommenen Dichotomie: „Die Lage der Theilungsebene oder der Furche, welche den sich in eine Blüthe umbildenden Höcker von dem neu entstandenen Vegetationskegel trennt, zeigt uns ganz deutlich, dass diese Höcker durch dichotomische Theilung entstanden sind. Denn sollte einer dieser Höcker in der Achsel eines Blattes entstanden sein und folglich einer Achselknospe entsprechen, so könnten diese Höcker nicht neben einander sitzen und müssten einer hinter dem anderen zu stehen kommen; die sie trennende Ebene oder Furche müsste dann in Bezug auf das Blatt eine mehr oder weniger parallele Lage besitzen, wie es bei der Bildung der Achselknospen stets der Fall ist. Durch die dichotomische Theilung des Vegetationskegels des Wickels wird auch der Umstand erklärt, weshalb an vollkommen ausgebildeten Wickeln die Blüten nicht über den Mittelnerven der Deckblätter, sondern seitwärts in einiger Entfernung von den ersteren sitzen“.

Warming¹⁾ hat *Symphytum asperrimum* untersucht; es entsprechen die von demselben in Fig. 16 Taf. XI wiedergegebenen Verhältnisse unseren Angaben. Warming bemerkt dazu pag. XLVI: „L'inflorescence commence comme cyme dichotomique, mais les deux axes latéraux la continent comme cyme scorpoïde.“

Die Arbeit von Pedersen über die Theilung der Vegetationspitze bei der Verzweigung der Phanerogamen, in welcher er ausser anderen Borraginaceen auch *Symphytum officinale* untersuchte, kenne

1) Eug. Warming, Forgrenings-forhold hos Phanerogamerne. K. Danske, Videnskab. Selskabs. Skrifter, 1872.

2) R. Pedersen, Theilung der Vegetationspitze bei der Verzweigung der Phanerogamen, Referat von E. Warming in Just's botanischem Jahresbericht, 1873, pag. 234—235.

ich nur als Referat. Seine Resultate sind nach letzterem, dass der Wickel durch wiederholte Verzweigungen der Vegetationsspitze gebildet wird und dass echte Dichotomie bei den Borriginaceen vorkommt, d. h. eine Verzweigung, bei welcher die Entwicklung der Mutterachsen durch Neubildungen (Gabelzweige) gehemmt wird, welche simultan entstehen und zur Zeit ihrer Entstehung die obersten (und zugleich die letzten) Neubildungen der Muttersprossen sind.

Goebel¹⁾ hat unter anderen Borriginaceen ebenfalls *Symphytum officinale* untersucht; er gibt über die Entwicklung des Blütenstandes desselben eine Darstellung in der Fig. 32. Diese entspricht, was das Ende der Inflorescenz und die Ausgliederungsweise der jungen Anlagen betrifft, den thatsächlichen Verhältnissen nicht. Derartige Bilder konnte der Verfasser weder an jungen noch an älteren Inflorescenzen beobachten. Goebel beschreibt die Entwicklung des Blütenstandes von *Myosotis*, von dem er pag. 411 betont, dass er mit dem von *Symphytum officinale* ganz übereinstimme und dass die bereits erwähnte für *Symphytum officinale* gegebene Fig. 32 auch für *Myosotis* gelte, pag. 409 folgendermassen: „Die Inflorescenz ist kein Sympodium, sondern ein Monopodium. Sie besitzt einen fortdauernd thätigen Vegetationspunkt. Derselbe ist stark eingekrümmt, so dass seine Bauchseite die Bauchseite des älteren Theiles der Inflorescenzachse berührt. Er hat eine auf dem Rücken abgeflachte Gestalt. Auf dieser Rückenseite sprossen nun, senkrecht auf derselben, als halbkugelige Höcker die Blütenanlagen hervor (vgl. Fig. 32).²⁾ Sie entstehen in zwei Reihen alternirend und dicht gedrängt, und sind den Rändern der Inflorescenzachse genähert. Von Brakteen zeigt sich keine Spur. Die Blütenanlagen sind bei ihrem Auftreten viel kleiner als der Vegetationspunkt, der im Verhältniss zu ihnen ganz massig entwickelt ist, namentlich bei kräftigen Inflorescenzen. Auch haben sie von Anfang an eine andere Richtung als diese, da sie nahezu senkrecht auf der Rückenfläche stehen.“

Die Schilderung trifft, wie unsere Zeichnungen beweisen, auf die bei *Symphytum officinale* obwaltenden Verhältnisse nicht zu. Besonders auf die Fig. 6 Taf. X, Figg. 4, 5, 6 u. 7 Taf. XI sei nochmals

1) K. Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg II. Bd., 1882, pag. 353—436.

2) In dem Lehrbuch der Botanik von Frank (Leipzig 1890) findet sich im II. Bd. pag. 34 in der Fig. 255 die Darstellung eines jungen Blütenstandes von *Symphytum officinale* nach Sachs. Es scheint mir diese Figur, nach der Aehnlichkeit zu schliessen, eine Reproduction dieser Goebel'schen Fig. 32 zu sein.

aufmerksam gemacht. Die „Theilungszone“, wenn wir diesen Ausdruck gebrauchen wollen, scheint Goebel entgangen zu sein; die Blüten treten nicht in Form kreisrunder Scheiben auf der Oberseite auf. Bei sehr kräftig entwickelten Inflorescenzen habe ich mitunter Bilder gesehen, bei welchen das Ende des Borragoides auf den ersten Anblick grosse Aehnlichkeit mit den von Goebel wiedergegebenen Verhältnissen hatte. Bei genauer Beobachtung und genügender Aufhellung waren indes die Verhältnisse stets so, wie sie geschildert wurden. Wenn Goebel pag. 411 meint, dass die Angaben über die Dichotomie des Borraginaceeninflorescenzvegetationspunktes überhaupt auf unvollständiger Beobachtung beruhen, so ist dies nicht richtig; so viel konnte ich mit Sicherheit constatiren und geht dies aus unseren Figuren deutlich hervor, dass bei Anlage der Blüten ein Ausgliederungsmodus vorkommt, bei dem der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften getheilt wird. Da aber dieses Verhältniss, besonders bei Anlage der ersten und letzten Blüten, nicht immer eingehalten wird, sondern alle Verhältnisse in der Grösse der Theilprodukte vorkommen, wobei ich wiederum besonders die ersten und letzten Stadien der Inflorescenzentwicklung im Auge habe, so kann nach meiner Meinung nicht von Dichotomie im Sinne von Kauffmann die Rede sein; denn diese ist nach meiner Auffassung ein so genau präcisirter Vorgang, der in der absoluten Zweitheilung des Vegetationspunktes besteht, so dass der Begriff Dichotomie jede Varianz ausschliesst. Dass die Theilungsvorgänge, wie dies von verschiedenen Forschern bereits hervorgehoben wurde, besonders durch den jeweiligen Ernährungszustand der Pflanze beeinflusst werde, scheint sehr wahrscheinlich zu sein.

Goebel führt über die Frage pag. 405 aus: „Als gemeinsame Erscheinung dorsiventraler Papilionaceeninflorescenzen mag hier noch einmal hervorgehoben werden, dass der Vegetationspunkt es ist, der schon vor dem Auftreten der Blüten einen Unterschied von Bauch- und Rückansicht zeigt, also keine nachträgliche Verschiebung stattfindet.“

Diese Verhältnisse, die Goebel auch auf die Borraginaceen überträgt, finden sich bei *Symphytum officinale*, *Anchusa officinalis* und *Cerinthe minor* nicht vor; denn hier kann vor Anlage der ersten Blüthe von einer Dorsiventralität des Vegetationskegels, wie aus unseren Zeichnungen ersichtlich, nicht wohl die Rede sein.

Auf die bei *Hyoscyamus niger* und *albus* obwaltenden Verhältnisse, die sich nach den Ausführungen Goebel's mit seinen Beobachtungen bei *Symphytum officinale* und *Anchusa officinalis* decken,

werde ich in einer dem Abschluss nahen Arbeit über die Entwicklung der Inflorescenzen und Blüthen der Solaneen einzugehen Gelegenheit haben. Nur soviel sei hier bemerkt, dass der Verfasser die Ansicht Goebel's über die Inflorescenzen dieser beiden Solaneen nach seinen bisherigen Erfahrungen an *Hyoscyamus niger* ebensowenig theilen kann, wie seine diesbezüglichen Ausführungen über den Blüthenstand der Borraginaceen.

In den Figg. 33 u. 38 Taf. XII hat Goebel eine schematische Darstellung der Verhältnisse bei Anlage des Borragoides gegeben. Diese Auffassung Goebel's ist, wie aus unseren Zeichnungen hervorgeht, nicht richtig.

Was die von Göbel angegebenen Grössenverhältnisse des Vegetationskegels im Vergleich zu den jungen Blüthen betrifft, so muss ich betonen, dass dieselben vor Allem sehr schwankend sind und dass eine auffallende Massigkeit des ersteren im Verhältniss zu den letzteren nirgends zu beobachten war. Besonders die Verhältnisse am Ende eines älteren Borragoids, wie sie in Fig. 3 Taf. XI dargestellt sind, zeigen gerade das Umgekehrte.

Schumann¹⁾ hat in seinen Untersuchungen über das Borragoid auch *Symphytum officinale* und *aspernum* untersucht, ohne hier Zeichnungen über seine Beobachtungen zu geben, was er in seinen Untersuchungen über den Blüthenanschluss²⁾ zum Theil nachgeholt hat.

In letzterem Werke sagt Schumann über *Cerinth*, *Anchusa* und *Symphytum* pag. 301 und 302: „Der Process an dem Gipfelsprosse ist kurz folgender: Die Blätter entstehen an der Hauptachse oder an einem der grossen Lateralstrahlen aus den Rosettenblättern der Grundachse spiral. Der uhrglasförmige Scheitel erhält dann eine Furchung, welche so verläuft, dass sie, wenn ich das letzte Blatt n nenne, auf n-3 zugeht und zwischen n-4 und n-2 hindurchfällt. Auf diese Weise entstehen zwei Parzellen, die eine befindet sich ziemlich genau in der Achsel von n, die andere in der von n-1. In dem Theilprodukte von n-1 erscheint zunächst eine auf der vorigen senkrechte Furchung, die einen Kreisquadranten ausschneidet, der zur Terminalblüthe wird. Derselbe Process wiederholt sich dann im zweiten Theile, der hierdurch ebenfalls eine Blüthe ausgliedert, während das restirende Stück wie beim vorigen zur Grundlag für

1) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889 pag. 75.

2) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890, pag. 300—319.

je ein Borragoid wird.“ Wie aus unseren Ausführungen und Figuren hervorgeht, können wir für *Symphytum officinale* ein solches, nach Schumann constantes Verhältniss nicht bestätigen. Besonders auf die auffallende Inconstanz in der Grösse der Anlage der Terminalblüthe, die Schumann nicht erwähnt, sei nochmals aufmerksam gemacht.

Ueber die Anlage des Doppelborragoids beim Vorhandensein von nur zwei Vorblättern in der Achsel der oberen Tragblätter sagt Schumann in seinem Werke über den Blütenanschluss pag. 302: „Tritt das Doppelborragoid unmittelbar, ohne dass also an der Achse eine grössere Zahl von Laubblättern vorausgeschickt wird, aus der Blattachsel hervor, so wiederholen sich die Verhältnisse bei den Borraginaceen, welche ich schon gelegentlich bei Besprechung von *Sedum* hervorhob. Es entsteht in diesem Falle in der Achsel eines Laubblattes ein transversal gedehnter Vegetationskegel, der in Transversalstellung zwei seitliche Blätter erzeugt. In den Achseln derselben werden durch senkrecht zur langen Achse verlaufende Furchen zwei secundäre Primordien hervorgebracht. Dann dehnt sich die junge Inflorescenzanlage, ohne Zweifel einer vorwiegenden Wachstumszunahme der Hauptachse entsprechend, auf der dorsalen Seite. Das Mittelprimordium, die Anlage der Terminalblüthe, wird durch diese differente Vergrösserung zwischen vorn und hinten im Querschnitte gleichschenkelig dreiseitig und nun treten hinten, der grösseren Lücke entsprechend, zwei Sepalen auf, während vorn nur ein einziges die kleinere Kluft ausfüllt. Die zwei letzten Kelchblätter stellen sich dann in die Lücken auf den Langseiten des Primords. (Taf. VII Fig. 14.) Die so eigenthümliche, bis jetzt nicht ganz gewürdigte inverse Stellung der Terminalblüthe an derartigen, unmittelbar aus der Achsel des Blattes hervortretenden Doppelborragoiden wird also in zwei Fällen hier und bei *Sedum* durch die Gestalt des Blütenprimordiums und offenbar in erster Linie durch die stattfindenden Wachstumsprosse mechanisch bedingt.“

Unsere Darstellung und unsere Zeichnungen bestätigen diese Ausführungen Schumann's, was *Symphytum officinale* betrifft, nicht in allen Stücken. Besonders gilt dies für die Ausgliederung der von Schumann als Primordien der Einzelborragoide bezeichneten Anlagen, von welchen wir nur das eine als Achselprodukt ansehen, während wir das andere als Ausgliederung der Terminalblüthe und das auf der Seite desselben befindliche Vorblatt als steril bezeichnen.

Betreffs der Anlage der Terminalblüthe sowie der Einzelborragoide haben wir wechselnde Verhältnisse beobachtet. Auf die Kelchanlage der Terminalblüthe werden wir im zweiten Theile dieser Untersuchungen einzugehen haben.

Nicht unerwähnt können wir hier die Ergebnisse der Untersuchung von Krauss¹⁾ lassen, der von den Borraginaceen die Gattungen *Myosotis*, *Anchusa*, *Omphalodes*, *Cerinthe*, *Heliotropium* und *Borrage* untersucht hat. Krauss unterscheidet drei Entwicklungstypen:

1. Die nackten Wickel von *Heliotropium* und *Myosotis*, wenigstens an kräftig wachsenden Knospen, sind Monopodien. Ein dick spatelförmiger Vegetationskegel entwickelt auf seiner Oberseite alternirend zwei Reihen von Blütenachsen.

2. Monopodial angelegte Sympodien sind die Wickel der *Echeveria*-Inflorescenz und die vegetativen Achsen von *Solanum nigrum* und von *Physalis*.

3. Dichotomisch angelegte Sympodien sind die Inflorescenz von *Solanum nigrum*, *Omphalodes* und alle untersuchten beblätterten Wickeln.

Ueber die Ursache der Einrollung des Borragoids in jugendlichem Zustande, die zu den interessantesten Erscheinungen in der Morphologie gehört, sind sehr verschiedene Meinungen ausgesprochen worden.

Die Brüder L. und A. Bravais²⁾ wollen die Einrollung durch den Achsenwinkel erklären, den die auf einander folgenden Merithallen mit den jeweilig vorausgehenden relativen Hauptachsen bilden. Dieselben meinen, dass jede Blüthe gegen ihr Tragblatt nach Maassgabe ihres Achsenwinkels hänge und dass, da sich diese Erscheinung stets wiederhole, die Reihe der auf einander folgenden Glieder sich einrollen nach ein und demselben Einrollungsplan.

Wydler,³⁾ der diese Auffassung theilt, spricht sich folgendermaassen aus: „Eine Eigenthümlichkeit der reinen Wickel ist ihre anfängliche Einrollung in einer senkrechten Ebene, wobei die Vorblätter nach unten, die Blüten nach oben gekehrt sind. Diese Einrollung wird theils durch den Winkel bewirkt, den die Glieder (Zweige) der Scheinachse vor ihrer Entfaltung unter sich bilden, theils

1) G. Krauss, Ueber den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. *Botanische Zeitung* 1871 pag. 120—124.

2) L. et A. Bravais, Disposition des inflorescences. *Annales des sciences naturelles seconde série*, tome VII, pag. 295 et 296.

3) H. Wydler, Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen. *Flora* 1851, pag. 310.

trägt dazu die zur Zeit der Knospenlage gegen die Spitze der Wickel hin stufenweise abnehmende Grösse ihrer einzelnen Glieder bei.“

Döll¹⁾ bemerkt: „Der untere Theil der ursprünglich zu einander geneigten Blüthentheile bildet ein Sympodium, welches sich meistens mehr oder weniger streckt. Diese scheinbar gemeinschaftliche Hauptachse nimmt bei völliger Geradestreckung die Lage ein, welche eine die nicht gestreckten Wickel symmetrisch theilende Ebene bezeichnen würde und die noch nachfolgenden Knospen der weiteren Achsen krümmen sich zugleich aus Mangel an Raum abwärts und bringen dadurch die sogenannte skorpionsartige Gestalt der Enden des Blütenstandes hervor.“

Krauss²⁾ ist der Ansicht, dass die stets nach oben geschehende Blütenbildung es mit sich bringe, dass die Vegetationsspitze sich stets nur nach unten entwickeln könne und die spiralige Rollung der Hauptachse resultire.

Hieronymus³⁾ meint in seiner Abhandlung über die Centrolepideen, die sich betreffs der Anlage des Blütenstandes, wie die Borraginaceen verhalten sollen, dass die Theilblüthenstände von *Heliotropium* und *Myosotis* Sympodien seien, bei denen die jedesmalige Anlage einer neuen Seitenachse als Glied der Wickel ein bedeutend grösseres Stück verbrauche, als zur Bildung der je terminalen Blütenanlage übrig bleibt, wobei der Scheitel der letzteren durch die neue Seitenachse schief gestellt werde.

Die Annahme, dass die Anlagen neuer Seitenachsen stets bedeutend grösser seien als die jeweiligen terminalen Blütenanlagen, trifft für *Symphytum officinale*, wie aus unseren Ausführungen und Zeichnungen hervorgeht, nicht zu.

Čelakovský⁴⁾ nimmt ebenso wie Magnus⁵⁾ bei den Sphace-

1) J. Ch. Döll, Flora des Grossherzogthums Baden. 1859, pag. 774 und 775.

2) G. Krauss, Ueber den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Bot. Zeitung 1871, pag. 121.

3) G. Hieronymus, Beiträge zur Kenntniss der Centrolepideen. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle Bd. XII, 3, 4, 1873.

4) L. J. Čelakovský, Ueber die Inflorescenzen der Borragineen. Sitzungsbericht der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, 1874. Referat in Just's botanischem Jahresbericht 1874, pag. 542 und 543.

5) P. Magnus, Zur Morphologie der Sphacelarieen nebst Bemerkungen über die Ablenkung des Vegetationspunktes der Hauptachse durch den nahe am Scheitel angelegt werdenden Tochtterspross. Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Gesellschaft naturforschender Freunde. Berlin 1873. Referat in Just's bot. Jahresbericht 1873, pag. 235 und 236.

larieen als Ursache der Einrollung eine Ablenkung der Hauptachse durch den kräftig auswachsenden Achselspross an. Diese Hypothese, die sich mit der von Hieronymus deckt, scheint dem Verfasser nicht richtig zu sein, weil die Einrollung stets zu Stande kommt, wie gross auch die jungen, weite Schwankungen aufweisenden Anlagen am Vegetationskegel sein mögen.

Eichler¹⁾ tritt der Erklärung der Brüder L. und A. Bravais bei.

Kauffmann²⁾ äussert sich über die Ursache der Einrollung in folgender Weise: „Ausser dem Einflusse, welchen die Lage der Theilungsebene des Vegetationskegels auf die Stellung der Blüthen übt, hat dieselbe für den Wickel auch noch eine andere wichtige Bedeutung; durch die Lage der Theilungsebene des Vegetationskegels wird nämlich die schneckenförmige Gestalt des Wickels bedingt.“

Goebel³⁾ schliesst aus der Thatsache, dass die Einrollung immer in der Verticalen stattfindet, dass hier eine Beziehung zur Schwerkraft vorliege.

Vom Verfasser in dieser Beziehung angestellte Versuche fielen zwar negativ aus, doch da dieselben nicht in der Weise controllirt werden konnten, um zu einem einwandsfreien Resultat zu gelangen, so sind dieselben nicht als ausschlaggebend zu betrachten. Doch sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Silene dichotoma* (Fig. 4 Taf. XV) z. B. die Einrollung der borragoidähnlichen Enden der Inflorescenzen nach Verarmung des Dichasiums nach aufwärts sich vollzieht.

In seiner Organographie der Pflanzen bezeichnet Goebel pag. 73 als biologischen Zweck der Einrollung den Schutz des embryonalen Gewebes. Diese Annahme kann man meiner Meinung nach schliesslich eher für die vorblattlosen, weniger dagegen für die Inflorescenzen mit Begleitblättern gelten lassen.

Der ideenreiche Schumann⁴⁾ tritt in seinen Untersuchungen über das Borragoid pag. 76 der Annahme Goebel's über den Einfluss der Schwerkraft bei, meint aber pag. 77, es sei wohl nicht unwahrscheinlich, dass sich die Krümmung des Sprossgipfels auf den

1) A. W. Eichler, Blüthendiagramme 1875, I pag. 39.

2) N. Kauffmann, Ueber die Bildung des Wickels bei den Asperifolieen. Nouveaux mémoires de la société impériale des naturalistes de Moscou, tome XIII, livraison III, 1871, pag. 242.

3) K. Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg II, 1882, pag. 415.

4) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889.

Mangel an mechanischen Elementen zurückführen lasse. Auf der gleichen Seite bemerkt dann Schumann noch, dass das Borragoid nur ein specieller Fall der echten Wickel sei, dessen bedingende Ursache, wie er glaube, in der dichotomischen Theilung des Vegetationskegels, im Gegensatz zu der lateralen Ausgliederung bei den echten Winkeln, liege.

Hier sei nebenbei bemerkt, dass Schumann in seinen Beiträgen zur Kenntniss der Monochasien¹⁾ auch die ursächlichen Bedingungen für die Entstehung von Wickeln und Schraubeln behandelt, als welche er auch bei Abwesenheit von Begleitblättern die Contactverhältnisse ansieht.

Ich glaube nicht, dass sich die Verhältnisse auf so handgreif-mechanische Weise erklären lassen.

Besonders beim Uebergang von rein dichasialen Inflorescenzen, wie z. B. bei *Calceolaria rugosa* und *Silene dichotoma*, zu Borragoiden resp. borragoidähnlichen Blütenständen dürfte die Schumann'sche Hypothese keinen befriedigenden Aufschluss über die Ursache dieses Uebergangs geben.

Schumann spricht sich in seinen Untersuchungen über das Borragoid auch über den Zweck der Dorsiventralität aus und meint pag. 66: „Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Dorsiventralität eine biologische Eigenthümlichkeit dieser Blütenstände ist, welche die Bedeutung hat, die Blüten in eine möglichst günstige Exposition zu bringen. Man könnte die Inflorescenzen dieser Art, da sie erst durch gewisse Stellungsänderungen einen Unterschied der Rücken- und Bauchseite hervortreten lassen, im Gegensatz zu den schon der Anlage nach dorsiventralen Organen mit dem Namen secundär-dorsiventral belegen.“

Urban²⁾ nimmt an, dass, da die Masse, welche auf der Rücken-seite des Sympodiums producirt werde, viel geringer sei als die der Oberseite, es nicht Wunder nehmen könne, wenn die Scheinachse sich nach jener Seite hin einrolle. „Auch ist es“, so fährt Urban fort, „sehr wohl denkbar, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die kräftigere Sympodialachse sich mit der Blüthe in die Vegetations-spitze theilt oder die Blüthe schon im jugendlichsten Stadium seitlich erscheinen lässt, und dass durch den Druck, welchen die jüngere eingerollte Partie der Inflorescenz auf den Rücken der älteren ausübt,

1) K. Schumann, Beiträge zur Kenntniss der Monochasien. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss., 1889, pag. 555–584.

2) J. Urban, Zur Biologie der einseitswendigen Blütenstände. Ber. d. d. bot. Ges. 1885, pag. 424.

die auf die Rückseite fallenden Vorblätter hier und da entweder gänzlich unterdrückt oder zum seitlichen Ausweichen auf die Flanken gezwungen werden; sie erhielten dadurch zugleich die Fähigkeit, sich in die normale Lage zu Erde und Beleuchtung stellen zu können, wie die Stengelblätter.“

Kerner von Marilaun¹⁾ schreibt: „An den wickelförmigen Blütenständen des Beinwells, des Vergissmeinnichts und des Natternkopfes (*Symphytum*, *Myosotis*, *Echium*) und noch vieler anderer Asperifolien kann man sehen, wie sich die Spindel jedes Mal so streckt und einstellt, dass die an die Reihe kommende Blüthe jene Lage erhält, in welcher sie von den anfliegenden Insecten am besten gesehen und am bequemsten erreicht werden kann, während die älteren Blüten, deren Zeit vorüber ist und für welche der Insektenbesuch keinen Werth mehr hat, den eben aufblühenden aus dem Wege gehen und sich stets so stellen, dass sie den Zugang zu den neuen Blüten desselben Blütenstandes nicht versperren. An dieser Einstellung theiligt sich nicht nur der Blütenstiel, sondern auch die Spindel des ganzen Blütenstandes, und es ist interessant, zu beobachten, wie selbst weit entfernte Stammtheile in Mitleidenschaft gezogen werden, und wie alle die verschiedenen Theile des Achsensystemes genau so weit gestreckt, gehoben, gesenkt und gekrümmt werden, als nothwendig ist, damit jede der an die Reihe kommenden Blüten die günstigste Lage erhält.“ So ganz programmässig geht es übrigens, wie man sich durch öfteres Beobachten überzeugen kann, gerade nicht immer zu.

Wie aus dieser Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten, die zum Theil auch auf unrichtigen Beobachtungen beruhen, hervorgeht, ist alles, was nur irgendwie mit der Erscheinung des Einrollens in Verbindung gebracht werden kann, zur Erklärung derselben herangezogen worden. Diese Thatsache beweist einestheils, wie sehr das Phänomen die Botaniker stets interessirt hat, wie schwierig es aber auch ist, eine irgendwie befriedigende Erklärung zu finden. Verf. hat bei *Symphytum officinale* den Eindruck gewonnen, dass hier die Verhältnisse eine Rolle spielen dürften, die bei den Verwachsungen der Vorblätter, der Anwachsung der oberen Tragblätter und ihrer Achselsprosse nach seiner Ansicht bedingend mitwirken (vgl. pag. 97). Es ist hierbei nicht ausser Acht zu lassen, dass eine verhältnissmässig späte Ausbildung der mechanischen Elemente der rasch wachsenden Inflorescenzen zu constatiren ist. Auch spricht die grosse Inconstanz

1) Anton Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, 1890, I pag. 702.

bei Anlage der jungen Doppelborragoide für den Einfluss der ange-deuteten Factoren.

Betont sei hier übrigens noch einmal, dass die Annahme Goebel's nicht richtig ist, dass bei *Symphytum officinale* der Vegetationskegel bereits vor der Ausgliederung der ersten Blüten eingerollt ist.

Bevor wir auf die Frage über die Natur des Borragoids eingehen, wollen wir noch kurz die Entwicklung der Inflorescenz von *Cerinthe minor*, deren Blütenstand bekanntlich den Typus eines Borragoids mit Begleitblättern darstellt, verfolgen. In der Stellung der letzteren sieht Schumann ein ausschlaggebendes Moment für die Entscheidung der Natur des Blütenstandes. Die morphologischen Verhältnisse von *Cerinthe minor* seien hier als bekannt vorausgesetzt. Bemerkt sei nur, dass auch bei *Cerinthe minor* die Terminalblüte der Doppelborragoide das eine Mal an der Theilungsstelle der Einzelborragoide sich befindet, das andere Mal an einem der letzteren emporgewachsen ist. Im Uebrigen geht die Entwicklung der Inflorescenz bedeutend langsamer vor sich wie bei *Symphytum officinale*.

Die Fig. 17 Taf. XI stellt ein junges Borragoid aus der Achsel eines Tragblattes aus der ungefähren Mitte einer primären Achse dar, welches bereits zwei Blüten ausgegliedert hat. Wir sehen deutlich, dass 1. die Begleitblätter Br^1 , Br^2 und Br^3 an der Theilungsstelle des Primordiums auftreten, und 2. dass dieselben bereits bei ihrer Entstehung rechts und links von der Mittellinie der jungen Inflorescenz stehen.

Wir haben nun die vielumstrittene Frage zu erörtern, als was ist der typische Blütenstand der Borraginaceen aufzufassen? Betreffs der Natur desselben stehen sich zwei Ansichten gegenüber; nach der einen ist das Borragoid seiner Natur nach ein Wickel oder nach der Auffassung älterer Botaniker eine Schraubel, nach der andern eine dorsiventrale Traube resp. Aehre. Für den sympodialen Charakter treten de Candolle, L. und A. Bravais, Wydler, Döll, Wretschko, Eichler, Warming, Pedersen, Kauffmann, Hieronymus, Urban, Čelakovský und Schumann ein, für den monopodialen M. Turpin, Schleiden und Goebel. Krauss hält die Borraginaceeninflorescenzen mit Begleitblättern für Sympodien, die nackten für Monopodien, ein Unterschied, den die Entwicklungsgeschichte nicht bestätigt. Die vorliegende Frage haben wir nach meiner Meinung sowohl vom ontogenetisch-anatomischen, wie vom phylogenetischen Standpunkte aus zu behandeln. Die Phylogenie ist, so lückenhaft sie auch sein mag, und wie sehr sie auch noch vielfach

des Beweises ermangelt, bei Beurtheilung von derartigen Fragen wohl zu berücksichtigen.

Zunächst müssen wir uns indes darüber aussprechen, wie wir monopodiale und sympodiale Blütenstände unterscheiden. Goebel, dessen Angaben über *Symphytum officinale* in seiner bereits öfter erwähnten wichtigen Arbeit über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse allerdings als nicht ganz zutreffend bezeichnet werden mussten, drückt sich in der vorliegenden Frage pag. 416 in folgender Weise aus: „Es ergibt sich mit aller Bestimmtheit, dass die Inflorescenz nicht einen Vegetationspunkt besitzt, der sich jeweils zur Blüthe umwandelt und dann als Achselspross einen Vegetationspunkt trägt, der sich geradeso verhält, wie der erste. Die Inflorescenz von *Anchusa* hat vielmehr, wie die von *Symphytum*, nur einen einzigen apicalen, während des ganzen Wachstums der Inflorescenz functionirenden Vegetationspunkt. Die Achse derselben ist also kein Sympodium, sondern ein Monopodium, ein gewöhnlicher Zweig, der sich von andern nur durch seine eigenthümliche Verzweigungsweise unterscheidet.“

Vergessen wir indes nicht, uns hier daran zu erinnern, dass die Natur auch hier keinen Schematismus kennt und dass der Unterschied von monopodialer und sympodialer Verzweigung nur ein quantitativer ist. In der Natur kann der gleiche Zweck auf verschiedene Weise erreicht werden und es ist nach meiner Meinung wohl nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die eine Art der Verzweigung sich aus der anderen entwickelt hat oder ob beide sich unabhängig von einander entwickelt haben. Wir sind zwar geneigt, die sympodiale Verzweigung von der monopodialen phylogenetisch abzuleiten. Bei *Symphytum officinale* sehen wir bei Ausgliederung der Doppelborrargoide monopodiale und sympodiale Verzweigung in allen Abstufungen neben einander vorkommen, während die sogenannte Dichotomie in diesem Falle den Uebergang von den ersteren zur letzteren oder umgekehrt darstellt. Auch bei den Solaneen *Browallia*, *Salpiglossis* und *Schizanthus* habe ich ganz ähnliche Verhältnisse beobachtet, so dass es auch bei diesen mitunter sehr schwer fällt, zu sagen, welche Art der Verzweigung vorliegt. Warming u. A. haben dies bereits hervorgehoben und betont, dass gabelige Theilung eines Achsenendes und Anlegung lateraler Nebenachsen unter den gleichen Gesichtspunkt fallen und nur quantitativ verschieden sind. Warming¹⁾ bemerkt darüber: „In anderen Fällen rückt die Knospenbildung so weit auf die Stengel-

1) Just's botanischer Jahresbericht, 1873, pag. 231.
Flora, Ergänzgsbd. 1902.

spitze hinauf oder so weit nach deren Mittellinie hinein, dass Zellen des Vegetationspunktes in Mitleidenschaft gezogen werden; eine „Theilung“ findet dann statt und endlich kann die Knospenbildung so weit hineinrücken, dass die Theilungsebene zwischen dem Vegetationspunkte der Knospe und dem Vegetationspunkte des Mutter-sprosses in das Centrum dieses letzteren fällt; dieser Fall muss aber dann so aufgefasst werden, dass eine Dichotomie stattgefunden hat, der alte Vegetationspunkt ist zu Grunde gegangen, weil das Centrum des lebhaftesten Wachstums in relative Thätigkeit übergegangen ist und zwei neue Vegetationspunkte entstanden, beide excentrisch, relativ zum alten.“

Echte Dichotomie, sowie alle Uebergänge zwischen dieser und der lateralen Verzweigung finden sich nach Warming's Ausführungen auch bei den Wickeln der Asperifolien; er bemerkt pag. 232: „Es gibt die allmählichsten Uebergänge zwischen lateraler Verzweigung unterhalb des Vegetationspunktes, von diesem durch zwischenliegende Blätter getrennt, und wahrer Dichotomie.“

Schumann¹⁾ meint allerdings in seinen Beiträgen zur Kenntniss der Monochasien: „Gehen wir auf die ontogenetische Definition der Monochasien zurück, so stellen dieselben ein Sprosssystem dar, in welchem die Achse I. Ordnung geschlossen wird und die Achse II. Ordnung die Fortführung derselben übernimmt; auch diese ist in ihrer Entwicklung begrenzt und überträgt die Fortsetzung des Systems auf die Achse III. Grades u. s. f. Da nun zwischen einer Achse I. Ordnung und der II. Ordnung ein Uebergang undenkbar ist, so kann ein jedes Sprosssystem, bei den Phanerogamen mit geschlossenen Knospen wenigstens, nur entweder ein Monopodium oder ein Sympodium sein; tertium non datur.“

In seinen Untersuchungen über das Borragoid meint der gleiche Autor²⁾ allerdings: „Unbeschadet für die wissenschaftliche Genauigkeit könnte man dann vielleicht der Kaufmann'schen Vorstellung Raum geben, dass neben der monopodialen und sympodialen Verzweigung in den Blütenständen noch eine dritte Form, die dichotomische, vorkommt.“

Nach meiner Erfahrung und Ansicht ist die absolute Form der Verzweigung und die Grösse der jungen Anlage nicht immer allein mass-

1) K. Schumann, Beiträge zur Kenntniss der Monochasien. Sitzungsberichte der Kgl. preussischen Akademie der Wissenschaften, 1899, pag. 573.

2) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutsch. bot. Gesellach., 1899, pag. 75.

gebend für den späteren Habitus, sondern sehr häufig scheint der Umstand eine grosse Rolle zu spielen, wo sich die jüngsten lebenskräftigsten, gleichsam ein Attractionscentrum für den Säftestrom darstellenden Zellen sich befinden. Bei *Physalis*, *Browallia* und anderen Solaneen z. B. haben wir in der Regel ganz typische sympodiale Anlage der Inflorescenzen und doch kommt schliesslich die bekannte, später von einer monopodialen Achse anatomisch nicht zu unterscheidende Scheinachse zu Stande.

Nachdem wir gesehen haben, dass die oben aufgestellte Definition für die Unterscheidung monopodialer und sympodialer Inflorescenzen zwar nur in typischen Fällen zutrifft, wollen wir bei dem Blütenstande von *Symphytum officinale* von dem oben angedeuteten Gesichtspunkte aus auf die thatsächlichen Verhältnisse kurz eingehen und die Frage zu entscheiden suchen, ob wir das Borrageoid nach der üblichen Definition zu den monopodialen oder zu den sympodialen Inflorescenzen zu rechnen haben. Zunächst sei auf unsere Ausführungen und Zeichnungen verwiesen und nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass die Resultate unserer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung sich nicht mit denjenigen von Goebel decken. Wir haben gesehen, dass von einem apicalen Vegetationskegel, auf dessen Rücken die jungen Blüten hervorsprossen, nicht die Rede sein kann. Besonders am Schlusse älterer, nur noch langsam wachsender Inflorescenzen beobachten wir Verhältnisse, wie die Fig. 3 Taf. XI zeigt, welche wenig Aehnlichkeit mit typischen monopodialen Inflorescenzen haben und bei welchen die Angaben von Goebel und Krauss über die Massigkeit des Vegetationskegels im Verhältniss zu den jungen Blüten wohl nicht zutreffen. Diesen Grössenverhältnissen am Ende der Inflorescenzen ist überhaupt kein grosses Gewicht beizulegen, da dieselben sehr wechselnd sind.

Auch unsere Ausführungen über die gewöhnliche, typische Entwicklung der beiden Borrageoide pag. 64, wobei das eine als Achselprodukt des α -Vorblattes, das andere als Ausgliederung der Terminalblüthe aufgefasst, während das β -Vorblatt als steril bezeichnet wurde, sprechen für die sympodiale Natur der Borraginaceeninflorescenz.

Das Entscheidende ist für unsere Frage die Art der Anlage der jungen Blüten.

Wenn Goebel¹⁾ meint, dass eine der beiden entscheidenden Fragen sei: Ist dieser dorsiventrale Bau schon von Anfang an vor-

1) Flora 1889, pag. 82.

handen oder entsteht derselbe nur durch nachträgliche Modification eines Wickels, ist also eine secundäre Erscheinung, so zeigen unsere Figuren deutlich, dass von einem dorsiventralen Bau des Vegetationskegels im Sinne von Goebel vor und bei der Ausgliederung von Blüten nirgend die Rede sein kann.

In seinen Untersuchungen über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse spricht Goebel pag. 412 ferner die Ansicht aus, dass diejenigen Schriftsteller, welche die Inflorescenz durch jeweilige Dichotomie¹⁾ des Vegetationskegels entstehen lassen, versäumt haben, zu erklären, wie es kommt, dass schon die allerjüngsten Blüten vor ihrer Entstehung an die oben erwähnte Stellung zeigen, und dass die hauptsächlichste Veränderung der Anlage gegenüber in der Streckung derjenigen Theile der Inflorescenzachse bestehe, die zwischen den einzelnen Blüten liegen, mit anderen Worten den Internodien der ersteren.

Ohne hier auf die Vorgänge bei der Streckung der Scheinachse einzugehen, möchte ich auf die von mir beschriebene Inflorescenzentwicklung von *Calceolaria hybrida* und *C. rugosa* verweisen, bei welchen Scrophulariaceen²⁾ bei der Verarmung des Dichasiums von Internodien im Sinne von Goebel sicherlich nicht die Rede sein kann und wo ebenfalls eine Scheinachse ähnlich der von *Symphytum officinale* zu Stande kommt. Auch der Längsschnitt durch ein junges Borragoid, den die Fig. 5 Taf. XV darstellt, zeigt deutlich, dass Blüthe an Blüthe, ohne jeden Zwischenraum steht und dass hier von Internodien nicht die Rede sein kann.

An einem solchen Längsschnitt zeigt uns ferner die Gruppierung der Zellen deutlich, dass wir hier von keinem dorsiventralen Bau des Vegetationskegels³⁾ sprechen können. Diese Zellengruppierung ist analog derjenigen, wie sie *DB*¹ und *A* bei der Fig. 4 Taf. XII zeigen und wie wir sie bei typischer, sympodialer Verzweigung beobachten. Auch Warming hat in seiner Fig. 25 Taf. VIII die typischen, analogen Verhältnisse für *Tiaridium indicum* klar wiedergegeben. Bei der bereits erwähnten *Calceolaria rugosa* und *hybrida* liegen die Verhältnisse in dieser Beziehung so klar, dass über den Ort, wo der Vegetationskegel sich befindet, kein Zweifel entstehen kann.

Für die wickelartige Natur des Borragoids mit Begleitblättern

1) Vgl. pag. 72.

2) Fr. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 253—257.

3) Vgl. auch die schematische Fig. 6 Taf. X, sowie pag. 66.

fordert Schumann in seinen Untersuchungen über das Borragoid pag. 67 eine rechtwinkelige Stellung von Deck- und Vorblättern zu einander und zweitens Verlauf der Furchung, welche einen neuen Vegetationskegel herstellt und eine jüngste Blüthe abscheidet, durch die Mediane des Deckblattes. Wir haben, wie dies die Fig. 17 Taf. XI zeigt, bei *Cerinth minor* die beiden Bedingungen erfüllt gesehen, so dass auch diesen mehr schematischen Forderungen für die sympodiale Natur des Blütenstandes Genüge geleistet ist.

Nachdem wir so gesehen haben, dass die ontogenetisch-anatomischen Verhältnisse nicht zu Gunsten der Goebel'schen Annahme einer monopodialen, dorsiventralen Achse, sondern vielmehr für die sympodiale Natur des Borraginaceenblütenstandes sprechen, wollen wir noch kurz auf die Phylogenie dieser Inflorescenzen eingehen. Wie Goebel selbst hervorgehoben hat, ist wohl kein Zweifel daran, dass das typische Borragoid aus dichasialen Blütenständen sich entwickelt hat. Es fragt sich jetzt nur noch, ob wir Beispiele haben, welche uns diese Ansicht bis zu einem gewissen Grade bestätigen. Sehr hübsch sehen wir z. B. einen solchen Uebergang einer dichasialen Inflorescenz zu einer borragoidähnlichen bei der bereits öfters erwähnten *Calceolaria rugosa* und *hybrida*, bei welch' ersterer man hin und wieder bei den ersten Blüten der borragoidähnlichen Inflorescenz auch noch eine Anzahl von Begleitblättern, in ähnlicher Stellung, wie bei den Borraginaceen, findet. Auch bei der Borraginacee *Mertensia sibirica* sieht man Uebergänge vom Dichasium zum Borragoid. Ebenfalls erwähnungswerth scheinen mir hier die Verhältnisse von *Silene dichotoma* (Fig. 4 Taf. XV) zu sein, bei welcher wir gleichfalls einen Uebergang vom reinen Dichasium zu einer, in jugendlichem Zustand borragoidähnlichen Inflorescenz beobachten, nur mit dem Unterschied, dass sich hier die jüngsten Blüten auf der oberen und nicht auf der unteren Seite der Scheinachse befinden. Diese wenigen Beispiele, die sich jedenfalls noch vermehren lassen, berechtigen uns zur Annahme, dass nahe, phylogenetische Beziehungen zwischen dem Dichasium und dem typischen Borragoid existiren. Verfasser gelangt somit sowohl vom ontogenetisch-anatomischen, wie vom phylogenetischen Standpunkte aus zur Ansicht, dass der Blütenstand von *Symphytum officinale* nicht als zu den monopodialen, sondern nach der üblichen Einteilung als zu den sympodialen gehörig, dem Wickel nahe verwandt zu bezeichnen ist, wie das wohl auch von den meisten Botanikern bisher geschehen ist.

II. Die Entwicklung der Blüthe.

Nachdem wir die Entwicklung des Blütenstandes von *Symphytum officinale* untersucht haben, wollen wir nun die Entwicklung der Blüthe selbst verfolgen. Da der Verfasser bei den *Scrophulariaceen*¹⁾ nirgend eine Varianz in der Ausgliederung der Kelchblätter in den von Schumann angegebenen Fällen hatte constatiren können, so war derselbe, da Schumann bei *Symphytum officinale* ebenfalls einen Wechsel in der Anlagefolge der Sepalen angibt, besonders bemüht, die diesbezüglichen Verhältnisse genau zu studiren. Der Blütenstand von *Symphytum officinale* ist ein sehr günstiges Object, den Einfluss der Contactverhältnisse auf die Ausgliederungsfolge der jungen Organe der Blüthe zu beobachten. Denn die Contactbedingungen wechseln hier, wie ein Blick auf unsere Figuren zeigt, in bestimmter Weise.

Wir haben bei einem Doppelborragoid, was die Entwicklung des Kelches betrifft, nach den räumlichen Verhältnissen viererlei Blüten zu unterscheiden.

1. Die Schlussblüthe des Doppelborragoids.
2. Die beiden ersten seitlichen Blüten.
3. Die Blüten rechts von der das Einzelborragoid halbirenden verticalen Ebene.
4. Die Blüten links von dieser Ebene.

Auf die Kelchanlage der Terminalblüthe der primären Achse werden wir besonders einzugehen haben (vgl. auch unsere Ausführungen p. 67—69).

Was nun die Entwicklung der Kelchblätter der Terminalblüthe betrifft, so ist in erster Linie zu bemerken, dass die Reihenfolge der Anlage derselben nicht constant ist, dass dieselbe vielmehr abhängig ist von der Zeit und der Art und Weise der Ausgliederung, sowie von der Form der beiden seitlichen Anlagen. Die Fig. 11 Taf. X zeigt uns die Anlage des Kelches einer Terminalblüthe: S^1 wird hinten links, S^2 vorn, S^3 hinten rechts, S^4 vorn rechts angelegt, während S^5 erst sehr spät ausgegliedert wird, da die junge Blüthe links bei Anlage der übrigen vier Sepalen noch nicht genügend abgetrennt ist. Anders gestaltet sich die Kelchanlage der Schlussblüthe bei dem jungen Doppelborragoid, das die Fig. 12 Taf. X darstellt. Hier entsteht S^1 vorn, S^2 hinten, S^3 links, S^4 und S^5 zuletzt rechts. Wiederum verschieden davon sind die Verhältnisse, die wir in Fig. 8 Taf. X sehen; hier ist das erste Kelchblatt hinten links, das zweite vorn seitlich rechts, das dritte hinten seitlich rechts, das vierte und fünfte sind vorn und

1) Fr. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceen*blüthe. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 266—271.

seitlich links gerade wahrnehmbar. Bei diesem Präparat ist das andere Borragoid entfernt. In der Fig. 11 Taf. XI sehen wir ein junges Doppelborragoid aus dem obersten Theil einer primären Hauptachse. Das erste Kelchblatt erscheint auf der linken Seite, das zweite in der Mitte hinten, das dritte auf der vorderen Seite; die übrigen Sepalen sind noch nicht mit Sicherheit nachweisbar. Bei Fig. 12 Taf. XI ist bei der Terminalblüthe Tb^1 das erste Sepalum hinten, das zweite vorn angelegt. Sehr interessant sind die Verhältnisse, welche Fig. 1 Taf. XI darstellt. Wir sehen ausser der Gipfelblüthe der primären Hauptachse Tb die Schlussblüthen von zwei Doppelborragoiden Tb^1 und Tb^2 , welche bereits ihre Kelche angelegt haben. Bei Tb^1 befindet sich S^1 rechts, S^2 links, S^3 ebenfalls links, S^4 vorn und S^5 ist hinten als kleiner, saumartiger Hügel gerade bemerkbar; die Krone und die Staubgefäße sind bei dieser Blüthe bereits vorhanden. Eine eigenthümliche Form weist die Terminalblüthe Tb^2 des andern Doppelborragoids auf, bei welcher die vier ersten Kelchblätter vorhanden sind, während das fünfte noch gar nicht sichtbar ist. Es unterliegt wohl keinem Zweifel und unsere Abbildungen machen dies jedenfalls sehr wahrscheinlich, dass bei dieser Varianz in der ersten nachweisbaren Ausgliederung des Kelches der Gipfelblüthe der Doppelborragoide die bereits oben erwähnten Contactverhältnisse eine wichtige Rolle spielen; eine andere Erklärung für die Erscheinung der Varianz konnte Verfasser nicht finden. Die Verhältnisse sind besonders an den obersten Inflorescenzen so auffallend variirend. Die folgende kleine Tabelle gibt nochmals ein Bild über die Mannigfaltigkeit der beschriebenen Fälle. Die Terminalblüthe Tb^2 der Fig. 1 Taf. XI blieb unberücksichtigt, weil es nicht gelang, die Reihenfolge der Entstehung der Sepalen mit Bestimmtheit zu constatiren.

Fig. 11 Taf. X	Fig. 12 Taf. X	Fig. 8 Taf. X
S^1 hinten links	vorn	hinten links
S^2 vorn	hinten	seitlich rechts
S^3 hinten rechts	seitlich links	hinten rechts
S^4 vorn rechts	seitlich rechts	vorn links
S^5 seitlich links	seitlich rechts	seitlich links
Fig. 11 Taf. XI	Fig. 12 Taf. XI	Fig. 1 Taf. XI
S^1 seitlich links	hinten	seitlich rechts
S^2 hinten	vorn	seitlich links
S^3 vorn	—	seitlich links
S^4 —	—	vorn
S^5 —	—	hinten.

Nicht unerwähnt soll hier bleiben, dass man allerdings sehr viele junge Inflorescenzen studiren muss, um über diese Ausgliederung der Sepalen Sicherheit zu erlangen.

Wir kommen jetzt zur Kelchanlage der beiden ersten seitlichen Blüten; hier sah ich bei den Präparaten der unteren terminalen¹⁾ Seitensprosse S^1 stets hinten an der Achse entstehen, was bei den räumlichen Verhältnissen leicht erklärlich ist. (Vgl. die Fig. 8, 11, 12 Taf. X und Fig. 11 Taf. XI.)

Die Anlage der übrigen Kelchblätter war, soweit ich constatiren konnte, folgende: S^2 vorn rechts, S^3 hinten links, S^4 hinten rechts und S^5 vorn links. (Vergl. die Fig. 11 Taf. X.) Die zeitliche Ausgliederung war bei den einzelnen Borragoiden verschieden; im Allgemeinen erfolgt dieselbe ziemlich spät. Nicht ganz so regelmässig, wie bei den unteren terminalen Seitensprossen, scheint die Kelchanlage bei den oberen zu erfolgen, wie dies an der Fig. 1 Taf. XI ersichtlich ist. Hier folgt dieselbe wahrscheinlich den sehr wechselnden Contactverhältnissen.

Was nun die Kelchanlage der Blüten unserer dritten Gruppe betrifft, so sei zunächst auf die Fig. 14 Taf. X verwiesen; von den jungen Blütenkörpern hat der rechte $B^{II\ r}$ eine ungefähr dreieckige Gestalt, während der linke $B^{II\ l}$ mehr die Form eines Trapezes hat, dessen rechter Schenkel bedeutend länger ist als der linke. Die Kelchblätter entstehen an den Ecken und zwar in vorliegendem Falle S^1 oben und S^2 unten an den inneren Ecken, S^3 wird an der Ecke hinten, S^4 und S^5 in der Mitte seitlich angelegt. Wie weit hier eine Varianz stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden. In späteren Stadien, d. h. bei älteren Borragoiden, werden die Sepalen in der Regel, soweit ich constatiren konnte, quincuncial S^1 vorn angelegt.

Bei den unteren Blüten, d. h. denen unserer vierten Gruppe, ist die letztere Ausgliederungsweise fast stets zu beobachten; S^1 wird aussen, S^2 innen oben, S^3 aussen, S^4 unten gegen die jungen Anlagen, S^5 oben gegen die älteren Anlagen ausgegliedert; hin und wieder sieht man indes die beiden ersten Kelchblätter unten und das dritte oben in der Ecke entstehen. Auch hier sind also die Verhältnisse nicht ganz regelmässig und richten sich, wie mir scheint, nach den Contactverhältnissen. Alle die erwähnten Unregelmässigkeiten erklären auch die in der Litteratur sich so häufig widersprechenden Angaben über die Homo- und Antidromie von Blüten und Blüten sprossen.

1) Vgl. pag. 60.

Wir haben nun noch auf die Ausgliederung des Kelches der Gipfelblüthe der primären Achse, deren erste Anlage bereits pag. 67 und 68 behandelt wurde, einzugehen. Es wurde dort bereits betont, dass bei deren Anlage eine grosse Verschiedenheit in Betreff der Grösse der jungen Blüthe zu beobachten ist, die bis zur vollständigen Verkümmern der selben führen kann, während man anderseits hin und wieder auch einen sechsblättrigen Kelch beobachtet.

Wohl ausgebildete Gipfelblüthen primärer Achsen sehen wir in der Fig. 1 u. 2 Taf. XI. Bei der letzteren sind bereits drei Sepalen deutlich sichtbar. Soweit die Grösse derselben einen Schluss auf ihre Entstehungsfolge zulässt, so scheinen die beiden Kelchblätter rechts und links zuerst ausgegliedert zu sein, während das hintere kleine zuletzt hervorgetreten ist.

Die Terminalblüthe *Tb* in der Fig. 1 Taf. XI zeigt S^1 rechts, S^2 links, S^3 oben rechts, S^4 hinten rechts; das fünfte Kelchblatt, das ebenfalls hinten sich befindet, ist bei dieser Lage des Präparates nicht sichtbar. Die Kelchanlage der Gipfelblüthe der primären Achse ist, wie mir scheint, in besonders auffallender Weise von den vorhandenen Contactverhältnissen abhängig.

Die Ausgliederung der Krone erfolgt, entsprechend der Transformation des Blütenbodens, durch die Anlage der Kelchblätter. Diese Transformation erfolgte hier nicht so gleichmässig und auf einmal, wie dies bei den untersuchten Scrophulariaceen¹⁾ in der Regel der Fall war, sondern mehr allmählich, der Anlage des Kelches folgend.

Die Ausgliederung der Stamina ist weiten Schwankungen unterworfen, hauptsächlich betreffs der Grösse der jungen Anlagen, wie die Figg. 1, 13 und 14 Taf. XI zeigen. Besonders ist in der letzteren Figur der Unterschied in dem Umfange der jungen Staubgefässe, die absteigend angelegt zu sein scheinen, sehr auffallend.

Es wurden indes auch Fälle beobachtet, in denen die zwei unteren Stamina vor den übrigen wahrzunehmen waren; doch ist diesen Dingen keine grosse Bedeutung beizulegen, da auch anderwärts bei Ausgliederung des Androeceums weite Schwankungen zu beobachten sind.

Die Carpiden, deren erste Ausgliederung bei *Symphytum officinale* schwer zu verfolgen ist, werden ziemlich spät angelegt. Dieselben treten in Form zweier halbmondförmiger, ziemlich nahe bei

1) Fr. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 283 und 284.

einander stehender, in der Mitte jedoch etwas von einander getrennter, dicker Hügel auf. Die Form des Blütenbodens ist zur Zeit der Carpidenanlage eine ziemlich unregelmässige. Fig. 15 Taf. XI zeigt einen Querschnitt durch eine junge Blüthe der Kategorie 3 nach Anlage der Fruchtblätter; Fig. 16 Taf. XI stellt eine junge Blüthe von *Cerinthe minor* dar, bei welcher die Verhältnisse bei Ausgliederung der Carpiden analog denjenigen von *Symphytum officinale*, dabei jedoch leichter zu verfolgen sind. Häufig sieht man ganz regelmässige Verhältnisse; nicht selten aber zeigt, wie soeben bemerkt, der Blütenboden Unregelmässigkeiten in der Form und in der Richtung der Fruchtknotenhöhlung, d. h. verschiedene Orientirung derselben im Verhältniss zur langen Achse der Blüthe.

Die Entwicklung der Blüthe der Borraginaceen ist von Payer¹⁾ und von Schumann²⁾ studirt worden. Der erstere hat *Borrigo officinalis* als Untersuchungsobject verwendet. Es seien hier nur ganz kurz die wichtigsten uns hier interessirenden Ergebnisse Payer's hervorgehoben. Die Kelchblätter entstehen in quincuncialer Reihenfolge. Die Blumenblätter erscheinen alle auf einmal, mit den Sepalen alternirend und vollständig für sich getrennt, erst viel später unter sich verwachsend. Die nach Ausgliederung der Petalen zugleich erscheinenden Stamina sind den Kelchblättern superponirt, zuerst vollständig unter sich frei und ohne jeden Zusammenhang mit der Corolle.

Der Fruchtknoten setzt sich ursprünglich aus zwei halbmondförmigen Hügeln zusammen, die sich an ihren Enden zu berühren trachten. Der eine derselben ist dem zweiten Sepalum superponirt, während der andere mit dem ersten und dritten Kelchblatt alternirt.

Schumann hat in seinem Werke über den Blütenanschluss *Cerinthe*, *Anchusa* und *Symphytum* untersucht, wie bereits im ersten Theil pag. 73 und 74 erwähnt wurde. Er gibt dort für die Terminalblüthe der Doppelborragoide der oberen Tragblätter mit nur zwei Vorblättern bei diesen drei Borraginaceen an, dass an der auf dem Querschnitt gleichschenkelig-dreieitigen Blüthe hinten zwei und vorn ein Kelchblatt auftreten.

Wie wir, allerdings nach Untersuchung sehr vieler junger Doppelborragoide, gezeigt haben, trifft diese Darstellung nicht stets zu,

1) J. B. Payer, *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, texte pag. 546—549, atlas pl. 112.

2) K. Schumann, *Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss*, 1896, pag. 301—307.

womit ich jedoch nicht behaupten will, dass die Angaben Schumann's überhaupt unrichtig sind.

Schumann betont dann noch pag. 308, dass bei *Symphytum* zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage bemerkt werde. Er gibt in Fig. 15 Taf. VII eine Darstellung eines solchen Falles, wie er auch von Goebel in Fig. 32 Taf. XII dargestellt ist. Verf. hat, wie bereits pag. 88 bemerkt, bei den Blüthen der beiden letzten Kategorien diesen Fall im Verhältniss zur gewöhnlichen quincuncialen Anlage der Sepalen selten beobachtet.

Wie bereits am Anfang dieser Arbeit betont wurde, sollte die blüthenentwicklungsgeschichtliche Untersuchung besonders zur Prüfung der Contactverhältnisse und des Einflusses derselben auf die Ausgliederung neuer Anlagen dienen. Wenn wir mit Winkler¹⁾ die Frage aufwerfen, ob die Raumverhältnisse Einfluss auf die Blattbildung des Scheitels, in diesem Falle des Scheitels der Blüthe, haben, so müssen wir dieselbe für *Symphytum officinale* bejahen. Wie wir bei unserer Untersuchung gesehen und wie unsere Figuren zeigen, können wir uns bei dem auffallenden Wechsel in der Gestalt der Primordien und in der Ausgliederung der Kelch- und Staubblätter des Eindrucks nicht erwehren, dass diese Varianz durch die Contactverhältnisse bedingt sei.

Diese Thatsache veranlasst mich, auf einige von Winkler in seinen Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen ausgesprochene Ansichten etwas näher einzugehen. Winkler sagt pag. 18: „Wir müssen es also als morphologisch gegeben ansehen, dass die neuen Organe am Scheitel in einer ganz bestimmten, für jede Pflanze specifischen und im Allgemeinen wohl constanten Verticalentfernung von der Spitze des Vegetationspunktes auftreten. Wahrscheinlich hängt diese Thatsache damit zusammen, dass die Zellen ein gewisses Alter erreicht haben müssen, um befähigt zu sein, Centrum eines Neubildungsherdes zu werden.“ Diese Annahme Winkler's trifft bei *Symphytum officinale* nicht zu. Auch bei anderen, mir bekannten, wickeligen Inflorescenzen ist dies nicht der Fall. Wir sehen im Gegentheil, dass alle Uebergänge von der Bildung regelrechter, von der Spitze des Vegetationskegels ziemlich weit entfernter Achselknospen bis zur dichotomieähnlichen Ausgliederung junger Anlagen vorkommen, also in keiner Weise irgendwie die von Winkler angenommene Gesetzmässigkeit eingehalten wird. Besonders die Vorgänge bei der

1) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. Jahrbücher für wissensch. Bot., 1901, pag. 47.

Ausgliederung der Terminalblüthe der primären Hauptachse bei *Symphytum officinale* sprechen gegen die Ansicht Winkler's.

Einer der wichtigsten Sätze und die Voraussetzung für die mechanische Blattstellungshypothese überhaupt ist die Annahme Schwendener's, dass jeder Punkt am Vegetationskegel die Fähigkeit besitzt, das Centrum einer neuen Anlage zu werden.

Diese Hypothese wird von Winkler bestritten. Er bemerkt pag. 27 über die Streitfrage: „Wir kommen daher mit Nothwendigkeit zu der Annahme, dass aus inneren — vorläufig nicht weiter analysirbaren — Gründen nur ganz bestimmte Punkte des Scheitelumfanges bestrebt sind, Centren für Neuanlagen zu werden, während — wiederum aus inneren Gründen — ganz bestimmten anderen Punkten das Bestreben und vielleicht auch die Fähigkeit dazu abgeht. Mit anderen Worten, es ist keineswegs ein jeder Punkt der Neubildungszone eines Vegetationskegels dem anderen gleichwerthig, nicht alle können Centren neuer Bildungsherde werden.“

Wie unsere Figuren und Ausführungen beweisen, ist die Ansicht Winkler's in ihrer Generalisirung jedenfalls nicht haltbar. Wir haben gesehen, wie bei *Symphytum officinale*, bei Ausgliederung des Kelches und der oberen Seitentriebe, sowie besonders bei Anlage der Terminalblüthe wohl die Ansicht Schwendener's, nicht aber die soeben angeführte Ansicht Winkler's eine Erklärung der Vorgänge zu geben im Stande sind. Niemand dürfte bei *Symphytum officinale* bei den Vorgängen am Vegetationspunkt den Eindruck gewinnen, dass eine partielle Fähigkeit des Vegetationspunktes zur Ausgliederung neuer Anlage vorhanden ist. Dass bei *Symphytum officinale* gerade noch Erscheinungen wie die eigenthümliche Ausgliederung der oberen Seitentriebe, die weitgehende Anwachsung der Tragblätter, die Inconstanz der Blattstellung mit dem auffallenden Wechsel in der Anlage der Kelchblätter und der Staubblätter zusammentreffen, berechtigt uns, hier von einem Einfluss von Druck- und Contactverhältnissen auf einen in seinem ganzen Umfang zur Ausgliederung neuer Anlagen befähigten Vegetationskegel zu sprechen. Dieser Ansicht widerspricht übrigens, es sei dies hier nur nebenbei bemerkt, auch die von Čelakovský¹⁾ vertretene Sprossgliedlehre.

Diese Variationsfähigkeit des Vegetationskegels bei der Verzweigung, wenn dieser Ausdruck hier gestattet ist, ist nach meiner Ansicht besonders erwähnenswerth, weil sie auch beim Variiren der

1) Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome. Bot. Ztg., 1900, pag. 79—113.

Pflanzen im Habitus vielleicht eine Rolle spielt. Entsprechend dieser Annahme müsste dann bei denjenigen Pflanzen, welche eine solche grosse Unregelmässigkeit in der Verzweigung am Vegetationskegel aufweisen, wie z. B. die Solaneen, eine grössere Variationsfähigkeit im Habitus zu beobachten sein, wie bei Pflanzen, bei welchen man eine derartige grosse Inconstanz nicht beobachtet.

Seite 49 führt Winkler dann weiter aus: „Die Druckunterschiede aber, die z. B. Rosenplenter als maassgebend für den Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung bei Keimpflanzen ansieht, dürften grösstentheils so unerheblich sein, dass es schwer fällt, zu glauben, der Scheitel lasse sich durch sie in einer Organbildung irgendwie beeinflussen.“

Dass bei diesem Uebergang von der decussirten zur spiraligen Blattstellung Druckwirkungen, die natürlich ihrerseits auch von dem Ernährungszustand der Pflanze abhängig sind, nach meiner Ansicht eine Rolle spielen dürften, macht mir eine Beobachtung, die ich an *Erythraea pulchella* gemacht habe, wahrscheinlich.

Am 20. September 1900 fand ich die erwähnte *Gentianee*, die gewöhnlich als Varietät der *Erythraea Centaureum* angesehen wird, an dem Rain des von Jagstfeld nach Kressbach führenden sog. Römerwegs und zwar zwischen Jagstfeld und der Landstrasse Kochendorf-Heuchlingen. Die Pflanzen waren sehr klein und waren die schwächsten bereits nach der Ausgliederung von vier decussirt stehenden Laubblättern zur Blütenbildung übergegangen; die Blüten der letzteren hatten vier Kelchblätter, vier Blumenblätter, vier Staubblätter und einen zweifächerigen Fruchtknoten; während bei den weniger zahlreich sich vorfindenden normalen fünfzähligen Blüten Kelch- und Kronenblätter an ihrem unteren Theile in gewöhnlicher Weise mit einander verwachsen waren, war dies bei den vierzähligen Blüten viel weniger der Fall. Gewöhnlich hatten die Pflanzen mit vierzähligen Blüten nur eine einzige solche Blüthe, jedoch beobachtete ich auch einige ebenfalls ziemlich schwächliche Pflänzchen, die mehrere solche vierzählige Blüten hatten. Bei einem Exemplar, das ebenfalls nur eine Blüthe aufwies, beobachtete ich den normalen fünftheiligen Typus; jedoch hatte dieses Exemplar beim Uebergang zu den reproductiven Organen zwei kleinere, nicht ganz decussirt stehende Blättchen, die als Vorblätter zu bezeichnen sein dürften. Ein Pflänzchen mit vier Blättern, dessen Terminalblüthe fehlte (durch Thierfrass etc.), zeigte durchgehends den vierzähligen Typus. In einem anderen Falle waren fünf Kelchblätter, die auffallend klein waren, vor-

handen, es folgten vier Blumenblätter, vier Staubgefäße und zwei Carpiden.

Der Umstand, dass hier bei *Erythraea pulchella* die schwächlichsten Pflanzen fast durchgehends nur vierzählige Blüten hervorbrachten, während die etwas kräftigeren Pflanzen normale fünfzählige Blüten erzeugten, lässt uns vermuthen, dass bei diesen Pflanzen ein gewisser, vom Ernährungszustand jedenfalls zum Theil abhängiger Druck der älteren Blätter auf die jüngeren beim Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung in Betracht kommt. Dies scheint mir deshalb interessant, weil Vöchting¹⁾ in seinen Untersuchungen über die Blütenanomalien von *Linaria spuria* die Meinung ausspricht, dass eine vierzählige Blüthe eventuell schwerer von der Pflanze herzustellen sei, als eine fünfzählige. Er führt darüber Folgendes aus: „Die eben angestellte Betrachtung führt aber zu der scheinbar paradoxen Folgerung, dass eine vierzählige Blüthe schwerer herzustellen ist, als eine fünfzählige, trotzdem zu ihrer Bildung offenbar weniger Nährsubstanz erforderlich ist, als zu der der letzteren. Aber es ist klar, dass es sich hierbei nicht bloss um die Menge des Nährmaterials handeln kann, denn träfe dies zu, dann müssten die Blüten mit 3- und 2-Zahl leichter zu erzeugen sein, als die fünfzähligen.“ Auch bei *Ruta graveolens* beobachtete ich im Jahre 1898 im botanischen Garten der thierärztlichen Hochschule in Stuttgart, dass dieselbe im Frühling zuerst mehr vierzählige, im Sommer mehr fünfzählige und im Spätherbst wieder mehr vierzählige Blüten erzeugte, als nach den bekannten Stellungsverhältnissen zu erwarten waren. Am 17. December desselben Jahres waren an einem Stock nur mehr dreizählige Blüten vorhanden.

Um noch einmal auf die Contactfrage zurückzukommen, so sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass wir bei *Symphytum officinale* Verhältnisse vor uns haben, bei denen der Einfluss der Contactverhältnisse auf die Gestaltungsvorgänge am Vegetationskegel wohl nicht zu bestreiten ist. Verfasser möchte hier, obwohl er bei den Scrophulariaceen Erscheinungen constatirt hat, die der mechanischen Blattstellungshypothese nicht gerade günstig sind, bemerken, dass bei *Symphytum officinale* eben doch ein Complex von Erscheinungen vorliegt, die Verfasser wenigstens nur auf Grund von Ansichten verstehen kann, wie sie der Schwendenner'schen mechanischen Theorie zu Grunde liegen.

1) H. Vöchting, Ueber Blütenanomalien. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1898, pag. 89.

III. Die angewachsenen Seitensprosse.

In dem ersten Theil dieser Untersuchungen wurde eine Beschreibung der morphologischen Verhältnisse von *Symphytum officinale* unter Beifügung einer Tabelle über das Verhältniss der normalen und der angewachsenen Seitensprosse gegeben.

Die Fig. 5 Taf. XV, welche einen Längsschnitt einer primären Achse darstellt, zeigt uns den Unterschied zwischen einem normalen und einem angewachsenen Seitentrieb. Wir sehen rechts in der Achsel des Tragblattes *T* den normalen Achselspross *A* und bei *T*¹ den angewachsenen Spross *A*¹. Wir haben uns nun in erster Linie darüber zu orientiren, wie die beiden so verschieden sich verhaltenden Sprosse angelegt werden. Zur Untersuchung wurde *Anchusa officinalis*, an der Schumann ebenfalls die Verhältnisse studirt hat, und *Symphytum officinale* verwendet, welches Kolkwitz und Schumann untersucht haben. Die erstere Borraginacee war von den mir zur Verfügung stehenden Pflanzen das geeignetste Object. *Anchusa italica* habe ich erst diesen Sommer in bereits entwickeltem Stadium beobachten können. Zunächst sei auf die Figg. 1 und 2 Taf. XII verwiesen; die erstere stellt eine normale Achselknospe des dritten Blattes einer primären Achse von *Anchusa officinalis* dar, links befindet sich das Tragblatt, rechts die Achse. Die Achselknospe reitet beinahe auf der oberen Seite des ersteren und lässt sich leicht mit demselben von der Achse abziehen.

Bei der Fig. 2 Taf. XII sehen wir die etwas weiter entwickelte Achselknospe des fünften Blattes einer primären Achse; dieselbe steht ganz senkrecht zwischen Achse und Tragblatt. Diese beiden Knospen sind in normaler Weise angelegt und verbleiben auch in normaler Weise an dem Orte ihrer Entstehung.

Wenden wir uns nun zu den anwachsenden Seitensprossen. Wenn wir deren typische Anlage sicher beobachten wollen, müssen wir die Verhältnisse da studiren, wo die Erscheinung des Anwachsens am ausgeprägtesten und regelmässigsten auftritt; dies ist bekanntlich am Schluss der Achse der Fall. Sehen wir uns die Figg. 3, 4 Taf. XII, 1 Taf. XIII, 11 und 14 Taf. IX an. Fig. 3 Taf. XII, die einen Längsschnitt durch eine untere Seitenachse von *Anchusa officinalis* darstellt, zeigt uns in der Achsel von *T* die Ausgliederung der jungen Anlage *S*. Wir sehen deutlich, dass die letztere mit ihrer Basis nicht im Tragblattachselgrunde sich befindet, wie dies bei den Figg. 1 und 2 derselben Tafel der Fall ist, sondern mit derselben der Achse aufsitzt.

Die Fig. 4 Taf. XII stellt einen Längsschnitt durch die primäre Achse von *Anchusa officinalis* dar. Die Anlagen A , A^1 , A^2 zeigen wiederum die charakteristische Entstehungsweise der anwachsenden Sprosse. Die Basis der jungen Anlagen verläuft nicht horizontal, sondern mehr oder weniger vertical.

Die Zeichnung zeigt uns ferner, dass die oberen Tragblätter ein ähnliches Verhalten zeigen, wie die oberen Seitensprosse; auch bei ihnen nimmt die Ansatzstelle am Vegetationskegel eine verhältnissmässig grosse Strecke in verticaler Richtung ein.

In der Fig. 1 Taf. XIII, welche einen Längsschnitt durch den Scheitel eines jungen Seitensprosses und dessen Abstammungsachse, dem oberen Theile einer primären Hauptachse von *Symphytum officinale*, darstellt, sehen wir, dass sowohl der Seitentrieb A mit seiner Ansatzbasis weit an der Mutterachse emporreicht, als auch, dass die junge Anlage A^1 in der Achsel von T^1 eine weit hinaufgehende Anheftung an der inneren Seite zeigt. Aehnlich sind die Verhältnisse bei den Figg. 11 und 14 Taf. IX, welche transversale Längsschnitte junger Achselprodukte aus dem oberen Theile einer primären Achse von *Symphytum officinale* darstellen.

Fragen wir uns nun nach der Darstellung der obwaltenden Verhältnisse nochmals, wie unterscheidet sich principiell die Anlage der normalen, in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden Achselsprosse und die der anwachsenden Inflorescenzen? Die ersteren sitzen mit ihrer ganzen, horizontal verlaufenden Basis in der Achsel ihrer Tragblätter, während die letzteren mit ihrer mehr oder weniger vertical verlaufenden Basis mehr oder weniger mit dem Vegetationskegel verbunden sind und bleiben.

Nachdem wir nun den Unterschied in der Anlage der normalen und der anwachsenden Sprosse kennen gelernt haben, wollen wir fragen, wie die letzteren später sich verhalten. Die Figg. 1 Taf. XIII und 1 Taf. XIV zeigen zwei junge angewachsene Sprosse mit Abstammungsachse in einem Stadium, in welchem die Streckung ziemlich weit vorgerückt ist. Irgend welche Zonen oder Curven waren bei keinem der vielen Präparate, die untersucht wurden, sichtbar. Wir sehen, dass die Streckung des Stengels in normaler Weise vor sich geht und die jungen Achselsprosse entsprechend ihrer Ausgliederung sich verhalten. Besonders auf die Fig. 1 Taf. XIV sei nochmals aufmerksam gemacht; dieselbe zeigt ganz deutlich, dass die zum jungen Achselspross gehörenden Zellen in gekrümmten Reihen verlaufen.

Besondere intercalare Gewebezonen, wie sie Schumann und Kolkwitz annehmen,¹⁾ waren nirgends zu constatiren; dagegen beobachtet man häufig deutlich eine Differenz der Gewebe des Achsel sprosses und der Mutterachse, sowie, dass die „Anwachungstiefe“, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, verschieden ist. Es kommen Fälle vor, bei denen der Seitenspross auf weitere Strecken nur mit seiner äussersten Partie mit der „Abstammungsachse zusammenhängt“ und die der Kolkwitz'schen Hypothese der gebogenen intercalaren Zonen direct widersprechen.

Zu bemerken ist noch, dass im Allgemeinen, je weiter der Basis zu die anwachsenden Seitentriebe sich befinden, desto früher und deutlicher die zu demselben und die zur Mutterachse gehörenden Gewebe durch den Verlauf der Zellenreihen zu unterscheiden sind.

Einen Querschnitt einer Achse mit angewachsenem Achselspross zeigt die Fig. 6 Taf. XIII.

Ob man diese Erscheinung nun congenitale Verwachsung, Anwachsung, Vereintwachsung,²⁾ Extraxillation, Verschiebung oder sonstwie nennt, ist nach meiner Ansicht mehr nebensächlich. Wir sehen eben, dass die oberen Laubblätter, vermuthlich infolge des grossen Druckes, den die ersten sehr schnell sich entwickelnden, die inneren, jungen Anlagen fest umschliessenden Laubblätter ausüben, mit ihrem unteren basalen Theile mit der Abstammungsachse verwachsen bleiben, und dass unter diesen Umständen ein Ausgliederungsmodus der oberen Seitensprosse stattfindet, der eine von diesem Modus abhängige Verbindung derselben mit der Abstammungsachse bedingt.

Die Höhe der Anwachsung entspricht ungefähr der Grösse des Winkels, welche eine durch die Mitte der Achse und die Mitte des Scheitels der jungen Anlage gefällte Gerade mit einander bilden. Ich habe die unteren, in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden Achselsprosse die normalen, die anders sich verhaltenden die angewachsenen genannt. Die Anwachsungshöhe der einzelnen Seitentriebe ist bei *Symphytum officinale* ferner ungefähr umgekehrt proportional der Grösse der Blattspreite der Tragblätter.

1) Vgl. pag. 58.

2) Čelakovský, welcher den Ausdruck Vereintwachsthum gebraucht, hat als weiteres Beispiel für dasselbe die häufige Erscheinung der Verwachsung der Staubgefässe mit der Blumenkrone herangezogen; wie mir scheint, mit Recht. Auch die Verwachsung ursprünglich getrennter Individuen infolge von Druck, wie sie z. B. bei Tannen und Fichten nicht selten vorkommt, scheint mir hier erwähnenswerth.

Flora, Ergänzgsbd. 1902.

Die Vermuthung, dass bei diesen auffallenden Wachsthumsercheinungen der Druck, welchen die älteren Blätter auf die jungen Anlagen ausüben, eine Rolle spielen dürfte, wurde durch eine Beobachtung, die ich zufällig bei *Taraxacum officinale* machte, bestärkt. In Heuchlingen, einer württembergischen Staatsdomäne, wo ich mich längere Zeit aufhielt, befand sich eine grössere Spargelanlage, längs deren sich ein mit Gras und Löwenzahn bewachsener Feldweg hinzog. Die Spargelanlage wurde im Herbst 1899 und im Frühjahr 1900 ausser mit Stall- und Kunstdünger kräftig mit Jauche gedüngt, bei welcher Gelegenheit dieser Feldweg, wie ich beobachtete, ausserordentlich stark mit Jauche durchtränkt wurde, da der Fuhrmann beim Befahren der zu dem erwähnten Feldweg senkrecht verlaufenden Spargelreihen stets auf demselben den Wagen drehte, ohne den Hahnen des Fasses zu schliessen. Die im vergangenen Sommer auf dem Feldweg stehenden, sehr kräftigen Pflanzen des Löwenzahns zeigten nun die Eigenthümlichkeit, dass an den fast durchgehends 50—70 cm hohen Blüthenschäften sich 1—3 angewachsene Blättchen befanden. Fig. 5 Taf. XII stellt den oberen Theil eines solchen Blüthenschafes mit zwei angewachsenen Laubblättern in $\frac{1}{3}$ natürlicher Grösse dar. Der Verlauf der angewachsenen Blätter ist deutlich am Blüthenschaft zu verfolgen. Ich glaubte diese Erscheinung wegen der Regelmässigkeit ihres Auftretens auf die erhöhte Nahrungszufuhr und die dadurch bedingte rasche und kräftige Entwicklung der Laubblätter zurückführen zu müssen. Es entspricht diese Ansicht auch der Beobachtung, dass bei *Symphytum officinale* und *Anchusa officinalis* sehr kräftige Pflanzen die weitgehendsten Anwachsungen zeigen, während andererseits bei *Anchusa officinalis* im Herbst bei weniger kräftig entwickelten Pflanzen die Beobachtung zu machen war, dass die Anwachsung auch der obersten Sprosse vollständig unterblieb. Erwähnenswerth scheint mir hier auch die Erscheinung, dass von den Borraginaceen, die ich zu beobachten Gelegenheit hatte, diejenigen mit verhältnissmässig kleinen, schmalen Blättern und weniger raschem Wachsthum, wie z. B. *Lithospermum officinale*, nur die zwei oder drei obersten Achselsprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter eine verhältnissmässig kleine Strecke herausrücken.¹⁾

Nachdem wir die Anwachsung der oberen Achselsprosse verfolgt haben, wollen wir auch noch einen Blick werfen auf die Anwachsung

1) Auch die Beobachtung, dass hauptsächlich bei sehr kräftig entwickelten *Symphytum*-Pflanzen Seitensprosse mit mehr als zwei Laubblättern (vgl. pag. 60) Anwachsungserscheinungen zeigen, scheint mir hier erwähnenswerth.

der oberen Tragblätter, die schliesslich die gleiche Erscheinung, wie ihre Achselsprosse, zeigen, und der Vorblätter mit der Abstammungsachse, sowie auf die Verwachsung der jungen Doppelborragoide miteinander. In der Fig. 6 Taf. XIII sehen wir links das bereits sich abtrennende Tragblatt des Seitentriebes *S*, während *T*¹ das angewachsene Tragblatt des nächst höheren Seitensprosses ist. Die Gefässbündel des Tragblattes *T*¹ sind deutlich abgetrennt von denen der Abstammungsachse. Auch auf die Längsschnitte, welche die Fig. 3 Taf. XII, Fig. 1 Taf. XIII darstellen, sei nochmals aufmerksam gemacht; dieselben zeigen deutlich die lange Ansatzbasis der oberen Tragblätter.

Diese Längsschnitte beweisen auch, dass der an der Achse in den Winkel des Tragblattes herablaufende Streifen wirklich dem Seitentrieb angehört und nicht als Ausgliederung des Stengels aufzufassen ist, welche sich dem Tragblatt zufällig anschliesst.

Die bei *Symphytum* am Stengel herablaufenden Flügel gehören in der Hauptsache dem Blatte an und entstehen dieselben nicht erst nachträglich aus der Achse, um sich den Blättern anzuschliessen, wie dies Kolkwitz¹⁾ angibt. Er meint nämlich in einer Fussnote: „Die am Stengel herablaufenden Flügel, welche im ausgebildeten Zustande deutlich sichtbar sind, gehören nicht zum Blatt, weil sie nicht aus dem Primordium desselben hervorgehen; es sind Stengelflügel, die sich nur an das Blatt anschliessen.“

In dieser Generalisirung ist diese Ansicht von Kolkwitz sicherlich nicht richtig; ich habe mich bei *Symphytum officinale* an Längs- und Querschnitten öfters überzeugt, dass die Flügel sich aus dem Primordium des Tragblattes entwickeln. Auch darf man nicht vergessen, dass die Flügel mit abnehmender Blattspreite an Grösse zunehmen und dass die oberen Tragblätter eine auffallend grosse Ansatzbasis in verticaler Richtung zeigen, wie aus unseren Längsschnitten hervorgeht. Ob aber bei *Symphytum officinale* neben Blattflügeln nicht auch Stammflügel vorkommen, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die oft weitere Strecken reichende Verwachsung junger Doppelborragoide zeigt die Fig. 2 Taf. XIV im Querschnitt. *B* ist das angewachsene β -Vorblatt. Auch hier gewinnt man den Eindruck, dass von einem Anschluss der Flügel an dieses Vorblatt nicht wohl die Rede sein kann.²⁾

1) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Achseltriebe bei *Symphytum officinale*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1895, pag. 281.

2) Nachdem diese Untersuchungen bereits längere Zeit abgeschlossen waren, erschien die Arbeit Tobler's (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXVII, 1901, pag. 99—136) über den Ursprung des peripheri-

Die Erscheinung des Herausrückens der Seitensprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter haben, wie bereits erwähnt, Schumann und Kolkwitz verfolgt. Ersterer beschäftigt sich damit in seinen Untersuchungen über das Borragoid ¹⁾ und führt bei *Ruta graveolens* darüber pag. 57 aus, dass die sog. Anwachsungen der Seitenachsen an die Hauptachse durch Annahme von intercalaren Schaltstücken zwischen der Blattbasis und Abgangsstelle des folgenden Organes reell erklärbar seien. Bei *Anchusa officinalis* sagt Schumann pag. 58: „Wenn nun ein Zweig oberhalb des mit ihm in Beziehung stehenden Blattes, aber unterhalb des nächst höheren Blattes angelegt wird, so kann man sich zwischen dem Tragblatte und dem Zweige beliebig grosse Stücke eingeschaltet denken: niemals wird der letztere auch nur im Geringsten über das nächste Blatt gehoben werden können, weil alle höher als er selbst inserirten Organe bei gleichmässiger Einschaltung, d. h. einer solchen, die sich auf alle Elemente des Querschnittes unterhalb des Zweiges erstreckt, mitgehoben werden. Aus dieser Betrachtung geht nothwendiger Weise hervor, dass die Zweige, welche oberhalb eines Blattes in dem folgenden oder einem noch höheren Internodium angeheftet gefunden werden, auch auf die Ausdehnung dieser entstanden sein müssen.“

Bei dieser Gelegenheit gibt Schumann auch eine biologische Zweckmässigkeitserklärung für die Anwachsungserscheinungen bei diesen Inflorescenzen; er meint nämlich pag. 58: „Eine gewisse Beziehung zwischen dem Maasse der Emporhebung des Sprosses zu dem unter ihm befindlichen Blatte ist insoferne nicht selten zu constatiren, als die Entfernung von der Grösse der Blätter abhängig ist; über grossen Blättern stehen die Axillatriebe, Doppelborragoide darstellend, höher als über kleinen. Man gewinnt den Eindruck, als ob die Pflanze ein Mittel gewählt hätte, um die Blütenstände aus der Nähe der Blätter in eine günstigere Exposition zu bringen; je grösser die Gefahr ist, dass sie in dem Raume zwischen Blatt und Achse verborgen bleiben

schen Stammgewebes. Tobler bemerkt in der Zusammenfassung seiner Resultate: „Für die Stammflügel ist die nachträgliche Entstehung als Höckerbildung auf dem Stamme ohne Zusammenhang mit dem Blatte an *Cirsium* erläutert, auch mit Hilfe directer Wachsthumsmessungen ist ihr Verhältniss zum Stammwachsthum festgestellt. Aehnliche Untersuchungen an *Genista sagittalis* stellten auch hier das Fehlen des Zusammenhangs mit dem Blatte ausser Frage, solche an *Lathyrus* deuteten den Zusammenhang des Ortes der Flügelbildung mit dem Gefässbündelverlauf an.“

1) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889, pag. 57.

könnten, desto höher werden sie von dem weniger beblätterten Theile des Stengels emporgehoben.“

Diese Ausführungen scheinen mir wenig stichhaltig zu sein, da die nicht angewachsenen Inflorescenzen nach meiner Ansicht jedenfalls, wie die Ausbildung der Früchte beweist, eine gerade so günstige Exposition bei der Bestäubung haben, wie die angewachsenen. Ausserdem sind bei *Symphytum officinale* die obersten Tragblätter klein, während die Achselsprosse die weitgehendsten Anwachsungen zeigen.

Auch in seinen Untersuchungen über den Blütenanschluss spricht Schumann¹⁾ pag. 309 die Ansicht aus, dass die schon von den früheren Morphologen bis in die Details an entwickelten Sprossen nachgewiesenen Anwachsungen sich mit Leichtigkeit auf intercalare Dehnungen unterhalb der Tragblätter und auf solche zwischen Tragblättern und Inflorescenzen zurückführen lassen.

In seinen Ausführungen über die angewachsenen Blütenstände bei den Borraginaceen sagt Schumann²⁾ weiter: „Die am Mantel des Vegetationskegels weit heraufragende Beanspruchung zur Erzeugung der Neubildung bedingt zumeist eine gewisse Abänderung für den Ort der nächsten. Wie Fig. 3 zeigt, liegt die Stelle, welche den Anlagebedingungen derselben genügt, an der also die folgende Neubildung auftritt, viel tiefer als die benachbarte ältere. Bezeichnen wir diese an dem Kegel sichtbaren Primordien der Reihe nach mit den Ziffern ihrer Entstehung, so erhält das rechte Nr. 1, das linke 2, die jüngste Neubildung aber 4; weil 3 rechts von 1 sich befindet und unsichtbar bleibt. Fassen wir nun den Ort genauer in's Auge, so bemerken wir sogleich, dass f_4 etwa in gleicher Höhe liegt mit dem Lateralstrahl, der aus der Achsel von f_1 entspringt; er ist aber sichtbar tiefer inserirt als das Primordium aus f_2 . Aus dieser Thatsache erwächst naturgedrungen folgende Erscheinung. Dehnt sich das ganze System, so kann in der Stellung dieser Körper zwar eine quantitativ sehr beträchtliche Trennung von einander geschehen, die Disposition bleibt aber proportionaliter gleich. Deshalb nimmt f_4 einen Ort ein, der zwischen f_1 und der Insertion des Blütenstandes von f_2 liegt, d. h. mit anderen Worten, jene Inflorescenz wird über f_4 extraxillirt. Wir haben also in dem vorliegenden Beispiel einen Fall vor uns, der nach voller Entwicklung des Blütenstandes eine Extraxillation um

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, 1890.

2) K. Schumann, Ueber die angewachsenen Blütenstände bei den Borraginaceae. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1892, pag. 67 und 68.

zwei Internodien aufweisen würde. Der Raum, in dem sich die intercalare Einschaltung zwischen Inflorescenz und Deckblatt vollzieht, ist vorhanden in dem Stücke, mit welchem das Primordium dem Vegetationskegel aufsitzt, denn nur derjenige Theil der Inflorescenzanlage kann in einen Blütenstand umgewandelt werden, der jener Verbindung ledig ist. Indem sich nun oberhalb der Achsel der Fuss des Primords befindet, ist gewissermassen auf den Vegetationskegel ein besonders gekennzeichnetes Gewebestück aufgelegt; da es im Wachsthum nicht zurückbleibt, so wird schliesslich ein Streif erzeugt, der von der Inflorescenz durch die ganze Reihe der Internodien bis in die Blattachsel herabläuft und der immer als ein Wegweiser dafür benutzt wurde, um den scheinbar aus der Ordnung heraustretenden Seitenstrahl wieder für diese Blattachsel einzufangen. Wie uns die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat, ist dieser Spross in Wirklichkeit ein echter Achselspross und nur durch die oben angeregte Besonderheit von dem gewohnten Orte entfernt worden.“

Die Angabe Schumann's, dass die am Mantel des Vegetationskegels weit heraufragende Beanspruchung zur Erzeugung der Neubildung eine gewisse Abänderung für den Ort der nächsthöheren bedinge, kann für die Anwachsungen bei *Symphytum officinale* nicht in Betracht kommen, da die Ausgliederung der Achselsprosse, wie auch die Fig. 6 Taf. IX zeigt, in der Regel am Ende der Achse beginnt und nach der Basis zu, soweit ich mich überzeugen konnte, fortschreitet.

Auch bei *Anchusa officinalis* scheinen nach der Fig. 4 Taf. XII, sowie nach den übrigen mir vorliegenden Präparaten die Verhältnisse sich ähnlich zu verhalten.

Auch Wydler¹⁾ bemerkt, dass das Anwachsen der Blütenzweige einen um so höheren Grad erreicht, je mehr sich die Blütenzweige dem Gipfel ihrer Hauptachse nähern. Verhältnisse, wie sie Schumann in seiner soeben erwähnten, in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft erschienenen Abhandlung über die angewachsenen Blütenstände der *Borraginaceae* pag. 65 in Fig. 2 und 3 für *Anchusa italica* abbildet, konnte Verf. bei *Symphytum officinale* bei Anlage der oberen Seitensprosse, wie dies aus seinen Figuren hervorgeht, nicht beobachten.

Aus den Ausführungen Schumann's geht weiter hervor, dass derselbe die „Anlagehöhe“ des Primordiums allein für ausschlaggebend für die spätere Anwachungshöhe der Seitensprosse hält. Im Allge-

1) H. Wydler, Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen. Flora 1851, pag. 393.

meinen trifft es wohl zu, dass der Seitenspross desto weiter an der Abstammungsachse emporrückt, je weiter seine erste Anlage an derselben emporreicht. Verf. hat bereits betont, dass ausser der Anlagenhöhe auch noch der „Anlagemodus“¹⁾ des Primordiums eine Rolle bei der Höhe der Anwachsung spielt.

Einer besonderen Erwähnung bedarf die Annahme Schumann's, dass der Raum, in dem sich die intercalare Einschaltung zwischen Inflorescenz und Deckblatt vollzieht, vorhanden sei in dem Stücke, mit welchem das Primordium dem Vegetationskegel aufsitzt, da nur derjenige Theil der Inflorescenzanlage in einen Blütenstand umgewandelt werden könne, der jener Verbindung ledig sei.

Wenn Schumann annimmt, dass nur derjenige Theil der Inflorescenzanlage in einen Blütenstand umgewandelt werden könne, der jener Verbindung ledig sei, so ist das in der Schumann'schen Ausführung nicht zutreffend. Es sei auf die Figg. 3, 4 Taf. XII und Fig. 1 Taf. XIII verwiesen; an diesen sieht man, dass die jungen Anlagen der anwachsenden Sprosse sich betreffs der Bildung der Inflorescenz genau so verhalten, wie die der normalen Sprosse; nur werden dieselben anders ausgegliedert, zeigen also eine andere Orientirung betreffs des Scheitels der jungen Anlage.

Kolkwitz²⁾ tritt in seiner Arbeit über die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale* den Ausführungen Schumann's entgegen und sucht das Phänomen durch die Annahme von wellenförmig gebogenen, intercalaren Zonen zu erklären, wie es scheint, um die in den oben erwähnten Ausführungen Schumann's betonten Schwierigkeiten, durch die Annahme von intercalaren Querzonen allein, diese so auffallenden Anwachsungen zu erklären, zu umgehen.

Wie sich Kolkwitz die Sache vorstellt, geht deutlich aus seinem Vergleich mit einer durchbrochenen und wieder mit Kitt verbundenen Marmorsäule hervor, sowie aus seinen Zeichnungen 1 und 2 pag. 381 in seiner zweiten Mittheilung über die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*.³⁾ Pag. 282 und 283 bemerkt er dann: „Bei genauerer Betrachtung derselben (d. h. der Zeichnung No. 6) wird man leicht diejenigen Stellen des Stengels, welche nicht zu den intercalär wachsenden Zonen gehören, gleichsam wie Inseln sich markiren

1) Vgl. pag. 97.

2) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1895, pag. 280—285.

3) R. Kolkwitz, Die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1899, pag. 379—384.

sehen. Da das untersuchte Object erst 20 mm lang war, wuchs es natürlich noch in allen Theilen (es waren nur Primordialgefäße ausgebildet), aber es leuchtet ein, dass die Gewebe der intercalaren Zonen einen weit jugendlicheren Eindruck machen müssen als die übrigen Partien der Stengelloberfläche. Dem ist in der That so. Dicht unterhalb der Linie *e* sind zwei Stellen des Stengels, welche auf gleicher Höhe liegen, die eine durch einen Punkt, die andere durch ein Kreuz bezeichnet.

Von diesen Stellen entnahm ich Stücke des Hautgewebes und constatirte einen auffallenden Unterschied zwischen beiden. An der mit einem Kreuz bezeichneten Partie hatten die Epidermiszellen ein ganz jugendliches Aussehen und zeigten Reihenbildung wie das Cambium im Querschnitt; der Durchmesser der einzelnen Zellen war in der Längsrichtung des Stengels bedeutend kleiner als in der Querrichtung. Spaltöffnungen fehlten oder befanden sich noch in den ersten Stadien der Entwicklung. An der mit einem Punkt versehenen Stelle dagegen besaßen die Epidermiszellen angenähert isodiametrische Form und hatten weniger Theilungen erfahren; die Spaltöffnungen waren bereits vollständig entwickelt. Gleich günstige Resultate liessen sich bei der Untersuchung anderer Epidermisstücke erzielen. Ueberall da, wo in der Abbildung ein Punkt gezeichnet ist, fand ich ältere, an den mit einem Kreuz bezeichneten Stellen jüngere Epidermiszellen.“¹⁾

Ausgehend von dieser soeben erwähnten Kolkwitz'schen Angabe betrachtete der Verf., obgleich ihm das Vorkommen von bei *Anchusa officinalis* in extremen Fällen z. B. geradezu zickzackförmig verlaufenden Zonen, wenig wahrscheinlich schien, als seine wichtigste Aufgabe, diese intercalaren Zonen zu suchen und zu beobachten. Denn wenn sich bei den Epidermiszellen solche Unterschiede wahrnehmen liessen, so musste doch auch an den übrigen Zellen des Stengels der Hebungszone, besonders in der Region der untersten anwachsenden Achselsprosse, irgendwie ein Unterschied bemerkbar sein. Dies ist nicht der Fall; nirgends lässt sich das Vorkommen von besonderen Dehnungszonen nachweisen. Ich habe mich auch erfolglos bemüht, diese verschieden gestalteten Epidermiszellen ungefähr an den von Kolkwitz angegebenen Stellen zu finden. Vielleicht hat Kolkwitz in den mehr isodiametrischen Zellen die Anfänge von Trichomen vor sich gehabt. Die Beobachtungen von Kolkwitz entbehren ebenso, wie diejenigen von Schumann, der

1) Herr Kolkwitz hatte die Liebenswürdigkeit, mir seine über diese Beobachtung gemachte Bleistiftzeichnungen zu übermitteln, wofür ich demselben auch hier nochmals meinen Dank ausspreche.

genügenden anatomischen Untersuchung. Im Uebrigen sei auf unsere Ausführungen und Figuren verwiesen. Dass die Annahme von Kolkwitz mit den thatsächlichen Verhältnissen im Widerspruch steht und seine Darstellung in der Fig. 2¹⁾ denselben direct widerspricht, beweisen die Figg. 1, 3, 4 Taf. XII, 1, 6 Taf. XIII und 1 Taf. XIV. Dass ein Vorgang, der das junge Achselprodukt glatt aus der Achsel seines Tragblattes nach der Meinung von Kolkwitz heraushebt, so dass der Stengelquerschnitt an der Stelle der intercalaren Hebungszone unverändert bleibt, nicht stattfindet, beweisen auch die Figg. 2—5 Taf. XIII, welche die vier auf einander folgenden Achselsprosse einer primären Achse von *Symphytum officinale* darstellen. Dass dieser an der Achse in den Wickel des Tragblattes herablaufende Gewebestreifen wirklich dem Seitentrieb angehört, wurde bereits oben betont (vgl. die Fig. 1 Taf. XIV).

Auch die Einheit des Primordiums ist, wie die erwähnten Zeichnungen darlegen, im Sinne von Kolkwitz nicht aufrecht zu erhalten. Ebenso schliessen die oft verhältnissmässig grossen Strecken, bei welchen Abstammungsachse, Achselprodukt und Tragblatt mit einander verwachsen sind, wie man sich durch Querschnitte der jungen Inflorescenzen überzeugen kann, die Hypothese von Kolkwitz aus. Uebrigens widerspricht die soeben erwähnte Thatsache auch den Schumann'schen Ausführungen. Es sei hier besonders bemerkt, dass alle Uebergänge von der normalen, d. h. vollständig axillären Anlage der Seitentriebe, bis zu den extremsten Fällen sich nachweisen lassen. Die Erwägung, dass diese intercalaren Zonen nur an den oberen Partien des Stengels und dabei in so unregelmässiger Weise auftreten, sowie besonders die Beobachtung, dass sie bei *Anchusa officinalis* auch hin und wieder gar nicht auftreten, macht mir die Existenz von solchen besonderen intercalaren Hebungszonen schon an und für sich wenig wahrscheinlich. Kolkwitz hat ferner den von Schumann wohl beachteten Unterschied in der Anlage der normalen und der anwachsenden Achselsprosse vollständig unbeachtet gelassen.

In dem zweiten Hefte seiner morphologischen Studien kommt Schumann²⁾ nochmals auf die Erscheinung der Anwachsung der Seitensprosse an die Abstammungsachse, sowie auf die Kolkwitz-

1) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1899, pag. 381.

2) K. Schumann, Die Extraxillation der Borraginaceen- und Solaneen-Inflorescenzen. Morphologische Studien Heft II, pag. 207—214.

sche Erklärung derselben zurück. Er führt pag. 207 aus: „Die Höhe der Anheftung, mit anderen Worten die Länge des Fussstückes, steht in einem directen Verhältniss mit der Grösse der Inflorescenzanlage, und diese ist wieder abhängig von dem Umfange des endlichen Blütenstandes. Die höchsten Emporhebungen, welche mir bekannt sind, finden sich bei *Anchusa*, und hier sind auch die Junganlagen sehr umfangreiche Körper. Sie greifen in der ersten Anlage sehr hoch an der Axe empor und reichen oft so weit, dass der obere Rand des Fusses über die Insertion des folgenden, ja des zweiten, in seltenen Fällen sogar des dritten Blattes reicht. Findet nun die Dehnung in der Axe statt, so muss der Blütenstand an der Stelle bezüglich der folgenden Blätter hervortreten, bis zu welcher die Anheftung mittelst des Fusses in der Knospe gereicht hat, er wird also über dem folgenden zweiten oder dritten Blatte aus der Axe entspringen.“

Nach meinen Beobachtungen spielt die Grösse der jungen Inflorescenz jedenfalls nicht die Rolle für die Höhe der Anwachsung, welche ihr Schumann zumisst; die Art und Weise ihrer Ausgliederung ist hier in erster Linie maassgebend. Darin hat Schumann recht, dass die Primordien der oberen Inflorescenzen in der Regel verhältnissmässig gross sind.

Pag. 209 und 210 betont dann Schumann wieder, dass der Blütenstand sich nur aus dem freien, nicht angehefteten Scheitel des Primordiums entwickelt. Wie es scheint, versteht derselbe darunter den dem Ende der Achse am nächst gelegenen Theil des jungen Primordiums. Diese Auffassung wäre, wie unsere Figuren zeigen und wie auch bereits pag. 103 betont wurde, nicht ganz zutreffend. Die den Scheitel des Primordiums halbirende Senkrechte läuft nicht etwa parallel mit der Abstammungsachse, sondern bildet einen mehr oder weniger grossen Winkel mit der letzteren, der Scheitel ist also anders orientirt, d. h. mehr horizontal, wie bei den rein axillären Knospen.

Ueber den gleichen Gegenstand bemerkt Schumann dann pag. 210 weiter: „Ausserdem hat Kolkwitz ganz richtig das freie obere Ende des Primords gezeichnet, von dem er bloss nicht wusste, dass es allein zur Bildung der Inflorescenz aufgebraucht wird; und demgemäss liegt in der That das Verhältniss vor, gegen das er Einspruch erhob, dass nur sein oberer Theil zum Spross auswächst, während die untere Hälfte Bestandtheil des Mutterstammes bleibt.“

Seine Auffassung und diejenige von Kolkwitz über das Zu-

standekommen der Erscheinung der Anwachsung definirt Schumann nochmals pag. 211: „Damit die Extraxillation geschieht, nimmt er (Kolkwitz), wie ich, an, dass sich intercalare Dehnungszonen entwickeln. Im Grunde besteht zwischen uns beiden nun folgende Differenz: Ich setze die Zone als vorhanden voraus, sie liegt in dem hohen Fusse, mit dem das Primord angeheftet ist, sie verläuft quer in gleicher Höhe um die ganze Achse herum und stellt also ein horizontales Querschnittselement dar, das über der Blattachsel liegt. Kolkwitz lässt die Knospe unmittelbar in der Blattachsel sitzen. Unterhalb derselben tritt dann eine Dehnungszone ein, deren Herd er, auf welche Weise verstehe ich freilich nicht, bei der Dehnung entstehen lässt. Nur zwei Fälle sind denkbar: entweder ist dieser Herd vorhanden, und dieses Verhältniss habe ich beobachtet, dann kann das Primord des Blüthenstandes nicht eigentlich in der Achsel eingekeilt sitzen, sondern muss durch den Herd einer intercalaren Zone von der Achsel getrennt sein; oder die Knospe ist in dem Raum zwischen Blatt und Achsel eingekeilt, dann ist ein Raum für die intercalare Zone nicht vorhanden, und eine Dehnung bzw. Emporhebung findet nicht statt. Dieser Fall liegt bei den vegetativen Knospen von *Symphytum officinale* vor, deswegen sitzen die ausgetriebenen Zweige auch stets im Blattachselgrunde, an dem Orte, welchen sie bei der ersten Anlage auch eingenommen haben. Indem aber die Primordien aller extraxillirter Inflorescenzen, wie unsere beiden Figuren weiter zeigen, an der Achse sitzen, werden sie durch die intercalare Zone in verschiedenem Maasse in die Höhe gehoben: entweder bleiben sie, wenn die obere Insertion des Primords in demselben Internod liegt, wie die untere, auf dem Verlaufe desselben sitzen, oder sie werden, wenn die obere Insertion bis ins folgende Internod reicht, um ein oder zwei Blätter extraxillirt.“

Wie unsere Zeichnungen zeigen, kann bei den jungen anwachsenden Inflorescenzen keine Rede davon sein, dass zwischen dem Blatte und dem Primordium der oberen anwachsenden Seitentriebe eine besondere Gewebezone liegt, welche die Achselknospe aus der Achsel ihres Tragblattes heraushebt, und welche bei den unteren in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden Seitensprossen infolge Raummangel fehlen soll.

Schumann hat übrigens, obgleich er dies in obigen Ausführungen angibt, den Beweis für die Existenz besonderer intercalarer Querzonen ebenso wenig erbracht, wie Kolkwitz für seine gebogenen Zonen.

Die Entgegnung von Kolkwitz¹⁾ auf die Schumann'schen Einwände bietet keine Veranlassung, auf dieselbe einzugehen, da neue Momente für die uns beschäftigende Frage in derselben nicht gegeben sind.

Čelakovský²⁾, der selbst keine Untersuchungen am Objecte ausgeführt hat, meint in seiner Besprechung der Untersuchungen von Schumann und Kolkwitz, dass die Entwicklungsgeschichte zwei für die ganze Lage entscheidende Thatsachen ans Licht gebracht habe, nämlich 1. dass die erste urglasförmig gewölbte Anlage des betreffenden Achselsprosses direct über der oberen Insertion des Tragblattes sich hervorwölbe, und 2. dass diese Anlage ein relativ grosses Stück des Kegelmantels in Anspruch nehme.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass bei der Ausgliederung der oberen anwachsenden Seitensprosse alle Uebergänge von dem normalen bis zu dem von Čelakovský erwähnten Anlagemodus vorkommen, dass also die erstere Annahme als allgemein gültig ebenso wenig anzusehen ist, wie die zweite.

Čelakovský geht ferner auf die von Kolkwitz betonte Einheit des Primordiums ein. Wir haben bereits betont, dass diese im Sinne von Kolkwitz, wie sie Fig. 2 (pag. 381 der Ber. d. deutschen bot. Ges. 1899) zur Anschauung bringt, nicht aufrecht zu erhalten ist. Čelakovský berührt weiter die Frage der Berindung des Stengels und diejenige der Bürtigkeit der Seitensprosse. Er ist der Ansicht, dass die Berindung des Stengels ausschliesslich vom Blatt ausgehe, und dass die Achselsprosse stets blattbürtig seien.

Soweit meine Erfahrungen bei der Untersuchung von *Symphytum* und *Anchusa* über diese beiden Punkte reichen, kann ich die Ansicht von Čelakovský nicht bestätigen. Es ist kaum möglich, eine Anlage, wie sie Fig. 3 Taf. XII darstellt, als Ausgliederung des Tragblattes *T* zu bezeichnen.

Damit fällt auch, wenn man nicht der von Čelakovský vertretenen Sprossgliedlehre, die meiner Meinung nach doch zu viel des Problematischen und Unbewiesenen enthält, beipflichtet, die Hypothese, dass die Berindung des Stengels stets und ausschliesslich vom Blatt ausgehe.⁴⁾

1) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei *Symphytum officinale*. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1899, pag. 379—384.

2) L. J. Čelakovský, Ueber die Emporhebung von Achselsprossen. Ber. der deutschen bot. Ges. 1900, pag. 2—15.

3) L. J. Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome. Bot. Ztg., 1900, pag. 79—114.

4) Tobler gelangt in seiner bereits pag. 99 erwähnten Untersuchung des peripherischen Stammgewebes im Gegensatz zu Čelakovský zu dem Resultate, dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe sei.

Zusammenfassung der Resultate.

Ueberblicken wir zum Schluss nochmals die wichtigsten Resultate unserer Untersuchung.

Bei *Symphytum officinale* ist die Verzweigung des Vegetationskegels bei der Anlage der Inflorescenzen nicht constant, sondern variierend; am auffallendsten ist die Erscheinung an den oberen, sofort zur Inflorescenzentwicklung übergehenden Seitensprossen sowie besonders am Schlusse der primären Achse, wo es in extremen Fällen zur Verkümmern der Terminalblüthe kommt.

Bei dem Doppelborragoid ¹⁾ ist nach dem Dafürhalten des Verf. das eine, dem anderen in der Entwicklung vorausseilende Borragoid als Ausgliederung der Terminalblüthe, das andere Borragoid als Achselprodukt des α -Vorblattes aufzufassen, während das β -Vorblatt als steril zu bezeichnen ist.

Die häufig asymmetrische Form und die schiefe Insertion der Vorblätter wurden unter Berücksichtigung der Verhältnisse in erster Linie auf mechanische Factoren zurückgeführt.

Die Annahme von Kauffmann, dass bei *Symphytum* stets reine Dichotomie bei der Entwicklung der Inflorescenz vorliege, konnte nicht bestätigt werden.

Die Angabe von Goebel und von Krauss, dass bei *Symphytum officinale* ein monopodialer, dorsiventraler, den jungen Blüten gegenüber durch seine Massigkeit ausgezeichneter Vegetationskegel vorliege, musste als unzutreffend bezeichnet werden.

Die Inflorescenz von *Symphytum officinale* wurde auf Grund der ontogenetisch-anatomischen Untersuchung und auf Grund phylogenetischer Erwägungen als zu den sympodialen Blütenständen gehörig, dem Wickel nahestehend, aufgefasst.

Von den vielfachen Erklärungsversuchen des Phänomens des Einrollens der Inflorescenzen im jugendlichen Stadium konnte keine als befriedigend angesehen werden. Verf. gewann bei *Symphytum officinale* unter Berücksichtigung der gesammten, bei dieser Borraginacee auffallenden Erscheinungen den Eindruck, dass auch hier die mechanischen Factoren, welche nach seiner Meinung bei der Anwachsung der oberen Seitensprosse und ihrer Vorblätter bedingend mitwirken, eine Rolle spielen dürften.

Bei der Ausgliederung des Kelches wurde ein, sehr wahrscheinlich durch den Contact bedingter Wechsel in der Ausgliederungsfolge

1) Vgl. die Fussnote pag. 56.

der Sepalen festgestellt; besonders bei der Terminalblüthe der Doppelborragoide sowie bei der Terminalblüthe der primären Achse war dieser Wechsel zu constatiren.

Bei der Ausgliederung der Staubgefäße wurden weite Schwankungen beobachtet.

Die Annahme Winkler's, dass die neuen Organe am Scheitel in einer ganz bestimmten, für jede Pflanze specifischen und im Allgemeinen wohl constanten Verticalentfernung von der Spitze des Vegetationspunktes auftreten, lässt sich für *Symphytum officinale* nicht aufrecht erhalten.

Die Vorgänge am Vegetationskegel von *Symphytum officinale* bei Ausgliederung der Inflorescenzen sind nicht wohl vereinbar mit der Hypothese Winkler's, dass nicht jeder Punkt des Vegetationskegels dem anderen gleichwerthig sei, d. h. dass nicht alle Punkte Centren neuer Bildungsherde werden können. Auch der von Čelakovský vertretenen Sprossgliedlehre widersprechen unsere Beobachtungen; dagegen sprechen diese letzteren zu Gunsten der Schwendener'schen Hypothese, dass jeder Punkt am Vegetationskegel Centrum einer Neuanlage werden kann.

Die in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden und die mit der Abstammungsachse verwachsenden Seitensprosse werden verschieden angelegt. Die ersteren sitzen bei ihrer Ausgliederung mit ihrer ganzen, horizontal verlaufenden Basis in der Achsel ihrer Tragblätter, während die letzteren mit ihrer mehr oder weniger vertical verlaufenden Basis mit der Abstammungsachse verbunden sind und bleiben.

Dieser Ausgliederungsmodus allein bedingt nach der Ansicht des Verf. die sogenannte Erscheinung des Anwachsens der Seitensprosse bei normaler Streckung der jungen Achse; besondere Hebungszonen oder Hebungscurven, wie sie Schumann und Kolkwitz annehmen, lassen sich nirgend nachweisen.

Die Ansicht Schumann's, dass die am Vegetationskegel weit heraufragenden jungen Anlagen eine gewisse Abänderung für den Ort der nächsthöheren Anlagen bedingen, trifft bei *Symphytum officinale* nicht zu, da bei demselben ebenso wie bei *Anchusa officinalis* die Ausgliederung der „oberen“¹⁾ Seitensprosse, soweit unsere Beobachtungen reichen, an dem Ende der Achse beginnt und nach der Basis zu fortschreitet.

1) Vgl. pag. 60.

Als die wahrscheinliche Ursache der eigenthümlichen und so auffallend wechselnden Erscheinung des Anwachsens der oberen Seitensprosse an ihre Abstammungsachse musste der wechselnde Druck angesehen werden, den die älteren Laubblätter auf die jüngeren Anlagen ausüben, wobei die Thatsache bemerkbar ist, dass die oberen Tragblätter ähnliche Anwachsungserscheinungen zeigen, wie die in ihren Achseln befindlichen Seitensprosse.

Die bei *Symphytum officinale* am Stengel herablaufenden Flügel sind jedenfalls in der Hauptsache als Blattflügel und nicht als Stengelflügel zu bezeichnen.

Die Hypothese von Čelakovský, dass die Seitensprosse stets blattbürtig seien und dass die „Berindung“ des Stengels stets und ausschliesslich vom Blatt ausgehe, trifft bei *Symphytum officinale* nicht zu.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geh. Regierungsrath Professor Dr. Schwendener in Berlin auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die Aufnahme und für die Anregung, die mir in seinem Institute zu Theil wurde.

Augustenberg, Grossh. badische landwirthschaftliche Versuchsanstalt, October 1901.

Figurenerklärung.

Die Figuren resp. deren Umrisse sind mit Ausnahme der schematischen Figg. 1 Taf. IX und 6 Taf. X, der Figg. 5 Taf. XII, 2, 3, 4 u. 5 Taf. XIII, sowie der Figg. 1, 2, 3 und 4 Taf. XV mit dem Abbé'schen Zeichenapparat gezeichnet. Es sind folgende Abkürzungen häufiger angewendet:

<i>V</i> = Vegetationskegel.	<i>α</i> = erstes Vorblatt.
<i>B</i> = Borragoid.	<i>β</i> = zweites Vorblatt.
<i>DB</i> = Doppelborragoid.	<i>S</i> = Kelchblatt.
<i>T</i> = Tragblatt.	<i>P</i> = Blumenblatt.
<i>Tb</i> = Terminalblüthe.	<i>St</i> = Staubgefässe.
<i>Bl</i> = Blüthe.	<i>C</i> = Carpiden.

Tafel IX.

Symphytum officinale.

- Fig. 1. Junges Doppelborragoid, das ausser den beiden Vorblättern noch zwei weitere Blättchen hat; schematische Zeichnung.
- „ 2. Junges Achselprodukt, das erst nach Ausgliederung mehrerer Laubblätter zur Inflorescenzbildung übergeht, in Vorderansicht. 70:1.
- „ 3. Dasselbe in Oberansicht, die beiden Vorblätter sind abgeschnitten. 70:1.

- Fig. 4. Junges Primordium aus der Achsel eines terminalen Blattes, das nach Anlage der beiden Vorblätter α und β sofort ein Doppelborragoid ausgliedert.
- " 5. α und β asymmetrische Vorblätter im Querschnitt, c ein ungefähr symmetrisches Vorblatt. 60:1.
- " 6. Eine primäre Achse mit den Tragblättern 1—9 und deren Achselprodukten in Oberansicht; die Tragblätter sind zum Theil abgeschnitten. Tb Terminalblüthe der primären Achse. DB^1 und DB^2 die beiden oberen Doppelborragoide. 32:1.
- " 7. Junges Achselprodukt mit den Vorblättern α und β in Vorderansicht. Das α -Vorblatt ist schwach entwickelt. 70:1.
- " 8. Junges Primordium mit den beiden Vorblättern α und β in transversalem Längsschnitt. 70:1.
- " 9. Junges Primordium in transversalem Längsschnitt, links das freie α , rechts das angewachsene β -Vorblatt. 70:1.
- " 10. Junges Doppelborragoid aus der Achsel des vorletzten Tragblattes einer primären Achse in transversalem Längsschnitt. Die Anlage des rechten Borragoids B^r sieht wie ein Achselprodukt aus, während die linke Anlage H aus dem mittleren Höcker, der Terminalblüthe Tb , hervorgeht. 70:1.
- " 11. Junges Doppelborragoid in transversalem Längsschnitt. 70:1.
- " 12. Junges Doppelborragoid in Vorderansicht. 70:1.
- " 13. Junges Doppelborragoid in transversalem Längsschnitt. 70:1.
- " 14. Achselprodukt eines terminalen Tragblattes in transversalem Längsschnitt. Das β -Vorblatt trägt in seiner Achsel eine sehr kleine Anlage, während auf der Seite des α -Vorblattes sich eine weit hinauf ragende Ausgliederung befindet und der mittlere Körper „Dichotomie“ zeigt. 70:1.
- " 15. Dasselbe Achselprodukt in Oberansicht. 70:1.
- " 16. Junges Doppelborragoid in Vorderansicht. Die Anlage des Borragoids links tritt bedeutend aus dem Tragblatt nach vorn hervor. 70:1.
- " 17. Das gleiche Doppelborragoid, wie in Fig. 12, in transversalem Längsschnitt. 70:1.
- " 18. Terminales Achselprodukt; das linke Vorblatt ist abgeschnitten. 70:1.

Tafel X.

Symphytum officinale.

- Fig. 1. Junges Doppelborragoid (Oberansicht) aus der Achsel des viertletzten Tragblattes. In der Mitte die Terminalblüthe Tb , B^r die Anlage des rechten Borragoids. 70:1.
- " 2. Doppelborragoid (schematische Figur); in der Achsel des α -Vorblattes sind acht, in der des β -Vorblattes neun Blüthen.
- " 3. Junges Doppelborragoid, etwas weiter entwickelt, wie das in Fig. 1 (vgl. Fig. 5). 70:1.
- " 4. Dasselbe von hinten gesehen; die Terminalblüthe steht bedeutend den beiden Anlagen rechts und links gegenüber vor. 70:1.
- " 5. Ein ähnliches Stadium. Das junge Doppelborragoid liegt auf der Rückseite, zeigt also die phylloscope Seite. Die rechte Anlage hängt oben nicht mit der Terminalblüthe zusammen, wie die linke, welche nur durch eine flache Rinne von derselben getrennt ist. Tb Terminalblüthe des Doppelborragoides, B^l erste Blüthe des linken Borragoides. (Ausgliederung der Terminalblüthe Tb) B^r erste Blüthe des rechten Borragoides.
- Fig. 6. Zellengruppirung des Borragoidvegetationskegels bei Ausgliederung der Blüthen. (Schematische Zeichnung.)
- " 7. Junges Doppelborragoid, etwas weiter entwickelt, wie das in Figg. 3, 4 und 5 (Oberansicht). 70:1.
- " 8. Einzelborragoid; entwickelteres Stadium wie in Fig. 7. 70:1.

- Fig. 9. Doppelborragoid in Vorderansicht; rechts ist die vertical verlaufende Furchung bereits deutlich sichtbar, während links nur die Quertheilung vorhanden ist. 70:1.
- „ 10. Doppelborragoid (Vorderansicht), etwas weiter entwickelt. 70:1.
- „ 11. Doppelborragoid in etwas vorgeschrittenem Zustande (Oberansicht). 70:1.
- „ 12. Doppelborragoid, etwas älteres Stadium (Oberansicht). 70:1.
- „ 13. Doppelborragoid (Vorderansicht); es sind rechts ausser der Terminalblüthe bereits fünf Anlagen vorhanden, die beiden Vorblätter sind entfernt. 70:1.
- „ 14. Doppelborragoid (Vorderansicht), etwas weiter entwickelt; die beiden Vorblätter sind entfernt. 70:1.

Tafel XI.

Fig. 1—15: *Symphytum officinale*.

- Fig. 1. Contactbild aus der Scheitelregion einer primären Achse. T und T^1 Tragblätter von Doppelborragoiden, Tb Terminalblüthe der primären Achse, Tb^1 und Tb^2 Terminalblüthen der beiden obersten Doppelborragoide. α^1 , β^1 , α^2 und β^2 deren Vorblätter. 70:1.
- „ 2. Ende eines Borragoides nach Ausgliederung von 10 Blüthen. Auffallend ist der Umstand, dass die grosse Blüthe links noch keine Staubgefässanlagen zeigt. 70:1.
- „ 3. Ende eines alten, bereits an der Grenze der Entwicklungsfähigkeit angelangten Borragoides. 70:1.
- „ 4. Ende eines jüngeren Borragoides (Oberansicht). 70:1.
- „ 5. Dasselbe; optischer, medianer Längsschnitt in der Richtung der Linie l . 70:1.
- „ 6. Dasselbe; transversaler Längsschnitt durch die untere, breitere Partie an der Richtung der Linie l^1 . 70:1.
- „ 7. Junges Doppelborragoid, transversaler Längsschnitt. 70:1.
- „ 8. Ende einer primären Hauptachse, die Anlage der beiden obersten Doppelborragoide DB^1 und DB^2 zeigend. 60:1.
- „ 9. Dasselbe; die Anlage der beiden letzten Doppelborragoide DB^1 und DB^2 der zwei obersten Tragblätter von der Seite gesehen. 60:1.
- „ 10. Ende einer primären Achse mit vier jungen Doppelborragoiden in der Oberansicht. Tb Anlage der Terminalblüthe der primären Achse, T^1 , T^2 , T^3 und T^4 die vier obersten Tragblätter. 70:1.
- „ 11. Doppelborragoid aus dem obersten Theile einer primären Hauptachse, die Contactverhältnisse bei Anlage des Kelches der Terminalblüthe des Doppelborragoides zeigend. Tb Terminalblüthe der primären Hauptachse, S deren erstes Kelchblatt, Tb^1 Terminalblüthe eines Doppelborragoides, T dessen Tragblatt, α und β Vorblätter, B^1 , B^{1^1} , B^{1^2} die der Reihe nach ausgegliederten Blüthen des linken Borragoides, V dessen Vegetationskegel, B^{1^3} und B^{1^4} die Blüthen des rechten Borragoides, V^1 Vegetationskegel des letzteren, S^1 das erste Kelchblatt der Blüthe B^{1^3} , T^0 das Tragblatt des letzten obersten Doppelborragoides, α^1 und β^1 dessen Vorblätter. 32:1.
- „ 12. Das Ende einer primären Hauptachse, Tb die Terminalblüthe der letzteren, Tb^1 und Tb^2 die Gipfelblüthen zweier Doppelborragoide. 70:1.
- „ 13. Ende eines jungen Doppelborragoides, die älteste Blüthe hat soeben die Staubgefässe angelegt. 70:1.
- „ 14. Drei junge Blüthen aus einem Borragoide, die verschiedene Grösse der Staubgefässanlagen zeigend. Das Präparat erregt den Anschein einer der Grösse der einzelnen Anlagen entsprechenden zeitlichen Ausgliederung der Stamina. 60:1.
- „ 15. Junge Blüthe zur Zeit der Anlage der Carpiden im Querschnitt. Die Blüthe gehört zur Kategorie No. 3 unserer Eintheilung. 52:1.
- „ 16. Cerinthe minor. Junge Blüthe zur Zeit der Anlage der Carpiden. 70:1.
- „ 17. Dieselbe. Junges Borragoid aus der Achsel eines mittleren Blattes einer basalen Seitenachse in Oberansicht. Br^1 , Br^2 , Br^3 Begleitblätter. 70:1.

Tafel XII.

Figg. 1—4: *Anchusa officinalis*.

- Fig. 1. Nicht anwachsende, junge Achselknospe des dritten Blattes einer primären Hauptachse mit Tragblatt *T* in transversalem Längsschnitt. *A* Abstammungsachse. Die Emergenzen sind nicht mitgezeichnet. 60:1.
- „ 2. Eine etwas entwickeltere Achselknospe des fünften Blattes einer primären Hauptachse in transversalem Längsschnitt, *T* Tragblatt, *A* Abstammungsachse. Die Emergenzen sind nicht mitgezeichnet. 60:1.
- „ 3. Längsschnitt eines jungen, basalen Seitensprosses mit mehreren Laubblättern, die erste Ausgliederung des anwachsenden Seitensprosses *S* zeigend. 94:1.
4. Längsschnitt durch den Scheitel einer primären Hauptachse, die Ausgliederung der oberen anwachsenden Seitensprosse *A*, *A*¹ und *A*² zeigend. *DB*¹ oberstes Doppelborragoid. 52:1.
- „ 5. *Taraxacum officinale*. Blüthenschaft mit zwei angewachsenen Laubblättern. 1:3.

Tafel XIII.

Symphytum officinale.

- Fig. 1. Längsschnitt durch einen der untersten anwachsenden Seitentriebe mit Abstammungsachse. 60:1.
- „ 2—5. Vier aufwärts auf einander folgende Stengelpartien derselben Achse mit einem normalen und drei angewachsenen Seitensprossen und deren Tragblätter. 1:1.
- „ 6. Querschnitt einer solchen Stelle der Achse, an welcher sich das Tragblatt *T* abtrennt, während der Seitenspross *S* noch mit der Achse verwachsen ist. *T*¹ das angewachsene nächst höhere Tragblatt. 52:1.

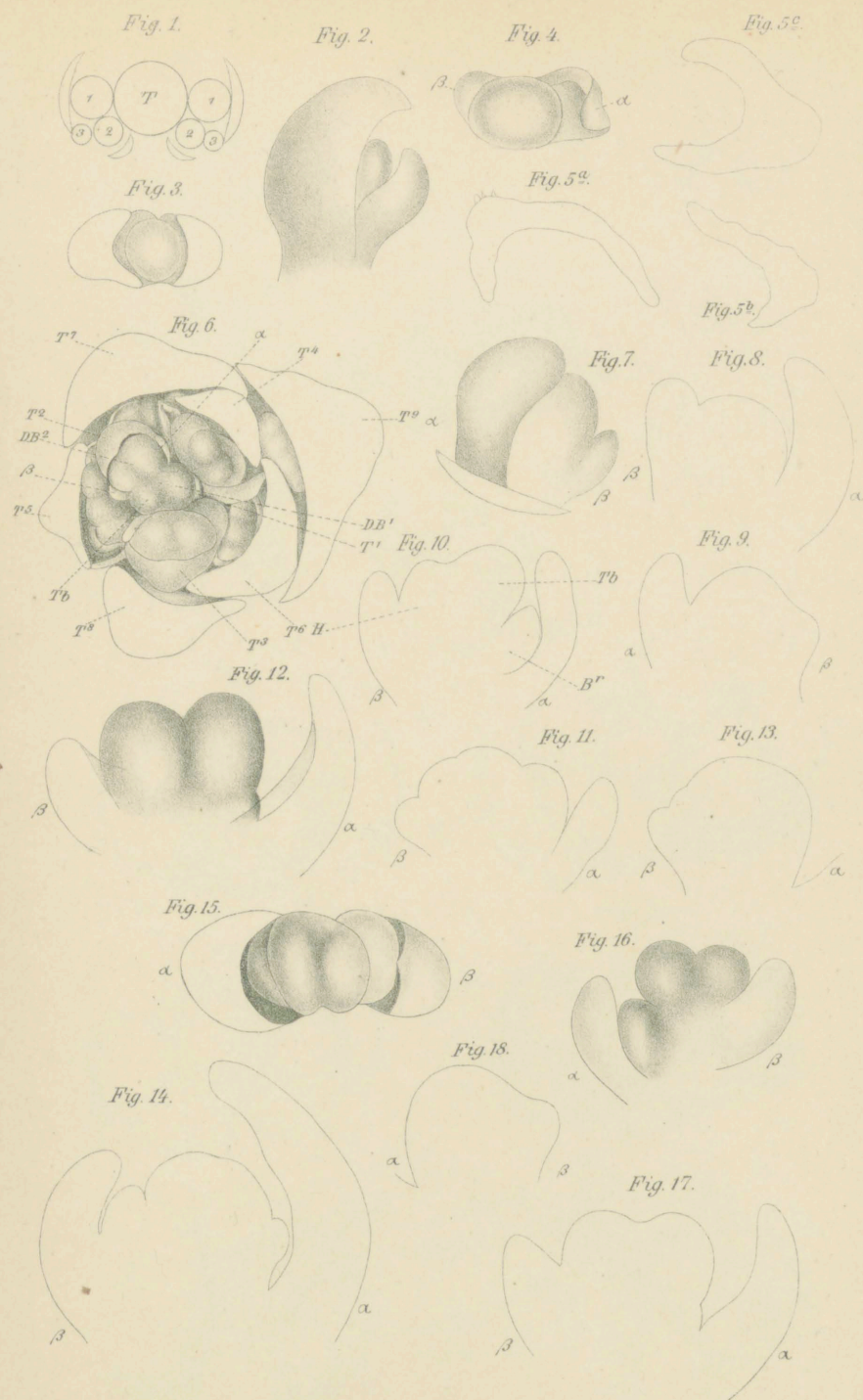
Tafel XIV.

Symphytum officinale.

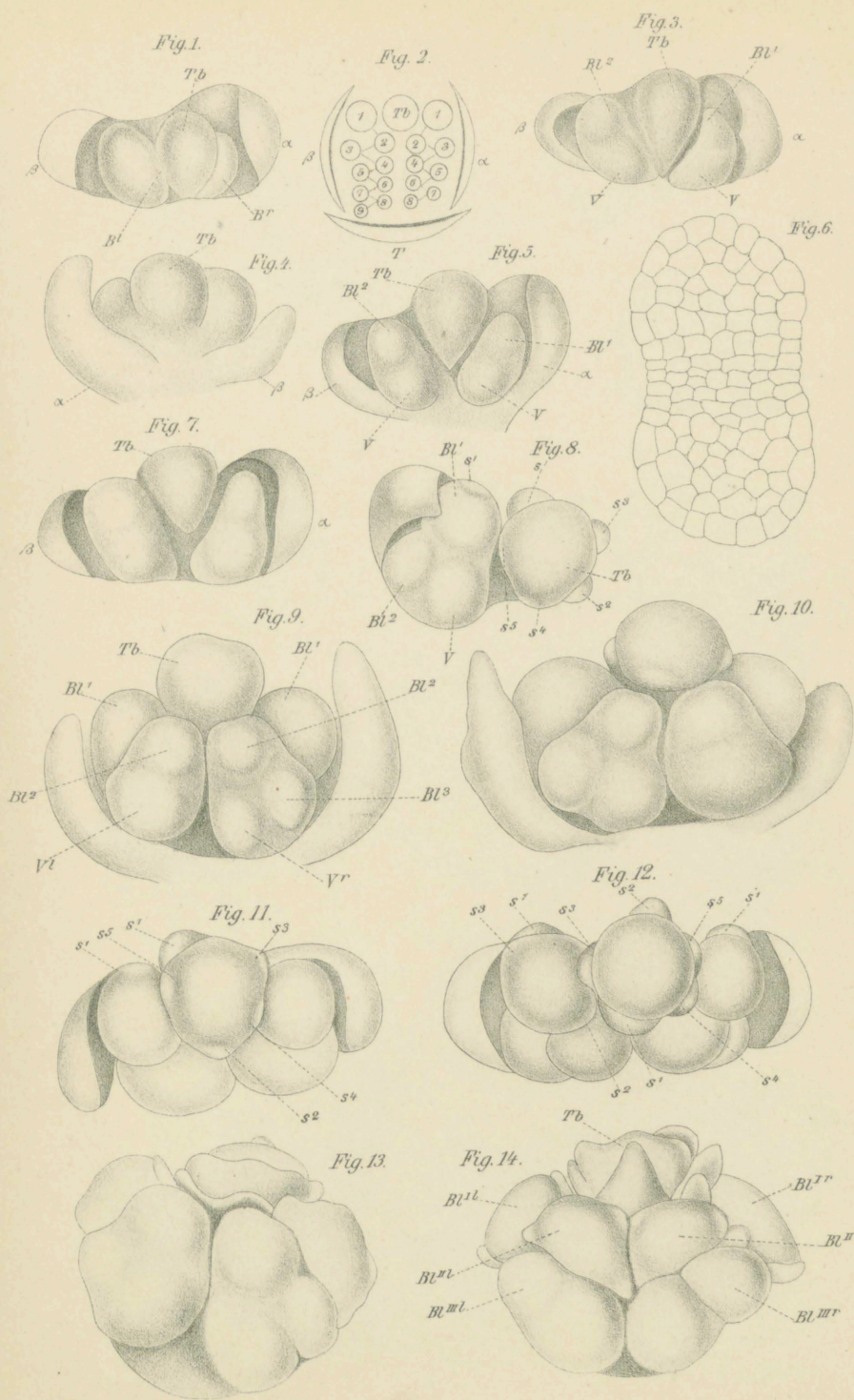
- Fig. 1. Längsschnitt einer Stengelpartie mit dem angewachsenen Seitenspross *S*, *T* dessen Tragblatt. Einige zerschnittene Spiralzellen wurden nicht mitgezeichnet. 94:1.
- „ 2. Querschnitt durch den basalen Theil eines jungen Doppelborragoides, *B* das angewachsene β -Vorblatt. 94:1.

Tafel XV.

- Fig. 1. Doppelborragoid aus der oberen Region einer primären Hauptachse von *Symphytum officinale*. 1:2.
- „ 2. Doppelborragoid aus der oberen Region einer primären Hauptachse von *Symphytum officinale*. 1:4.
- „ 3. Letztes, oberstes Doppelborragoid einer primären Hauptachse mit der Terminalblüthe der letzteren von *Symphytum officinale*. 1:4.
- „ 4. Inflorescenz von *Silene dichotoma*. 1:1.
- „ 5. Längsschnitt durch das Ende einer primären Hauptachse von *Symphytum officinale*. 16:1.

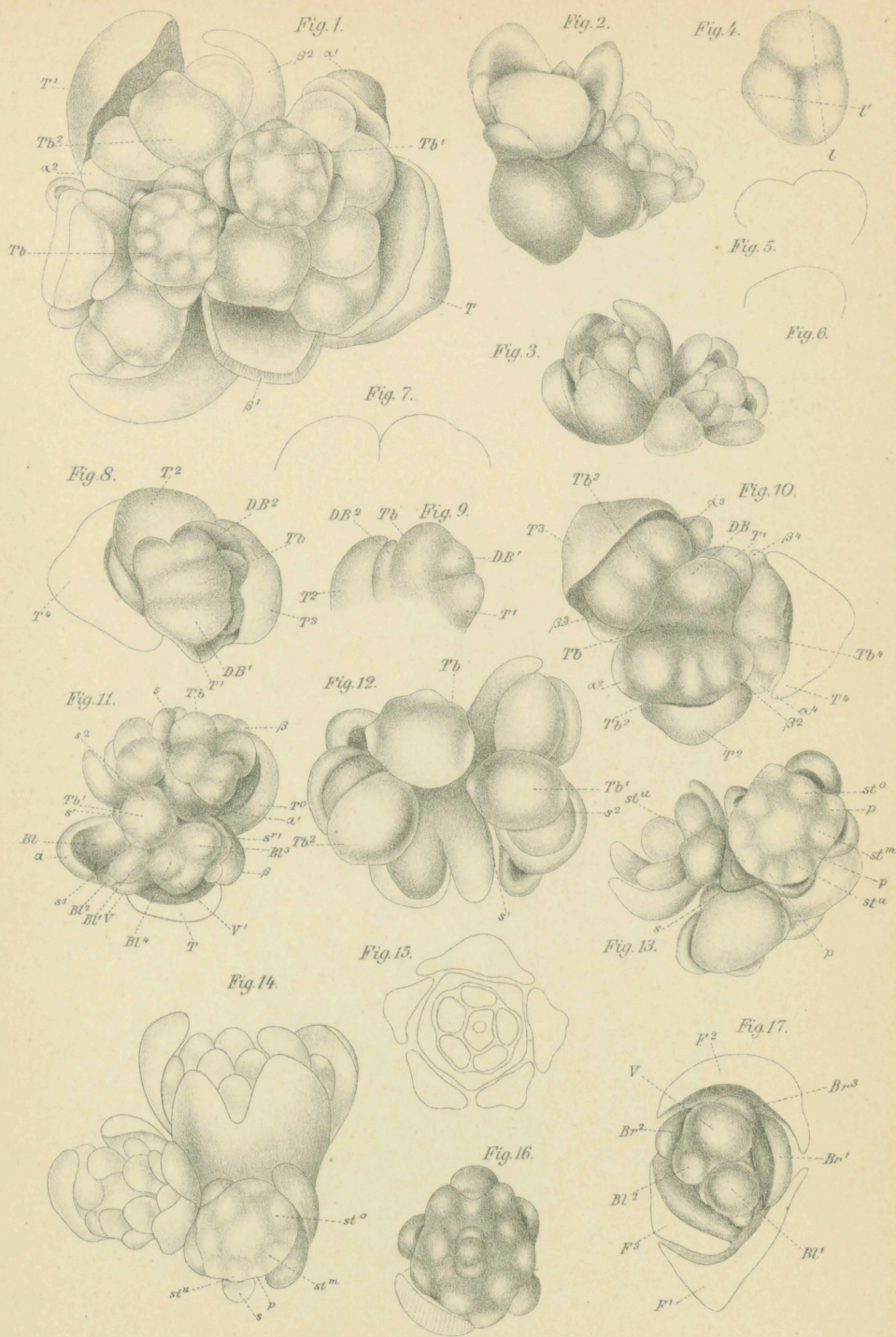


L. I. Thomas, Lith. Inst., Berlin 5.53.



Franz Muth del.

L. I. Thomas, Lith. Inst., Berlin 553.



Franz Muth del.

L. J. Thomas, Lark Inst, Berlin S. 53

Fig. 1.

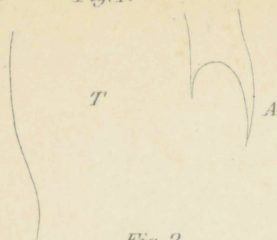


Fig. 2.

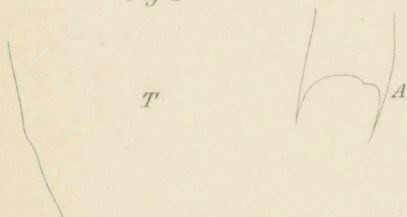


Fig. 3.

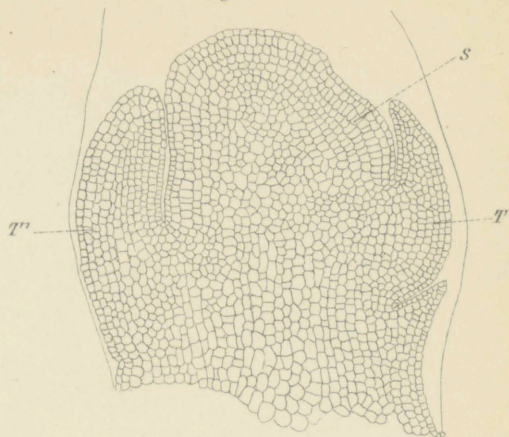


Fig. 4.

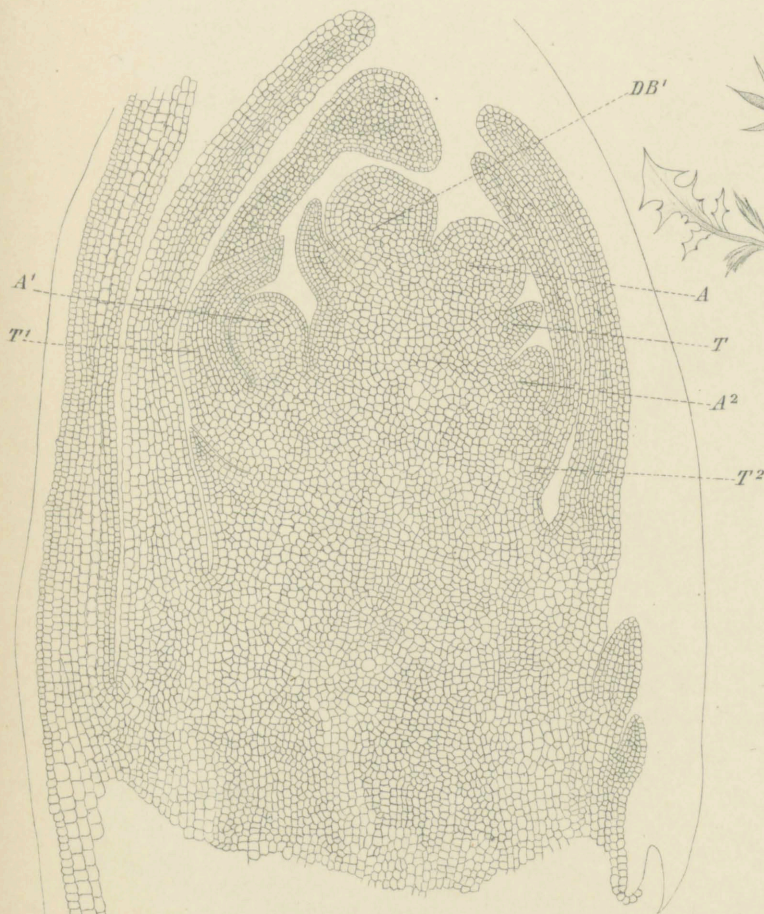


Fig. 5.
 $\frac{1}{3}$

Fig. 1-4 Franz Muth, Fig. 5, Rosa Muth del.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53

Fig. 1.

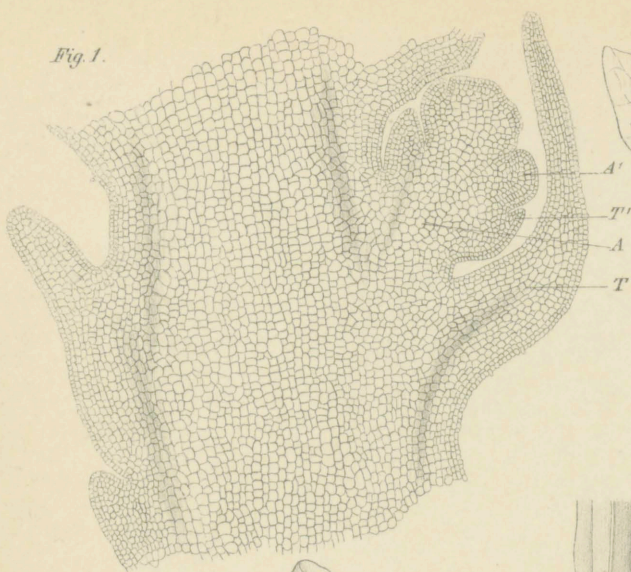


Fig. 4.

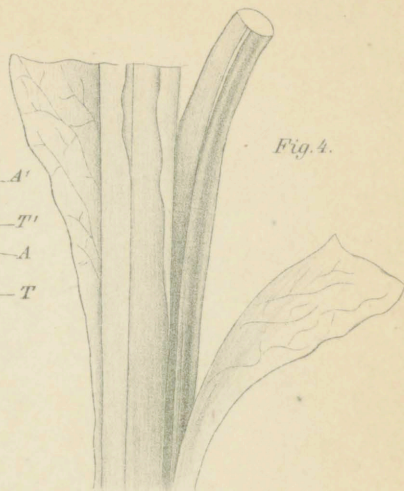


Fig. 2.

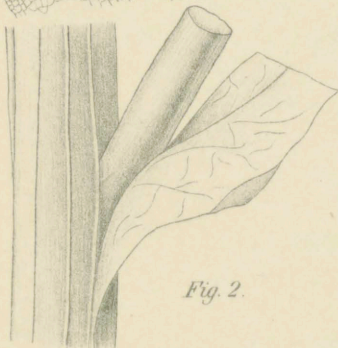


Fig. 3.

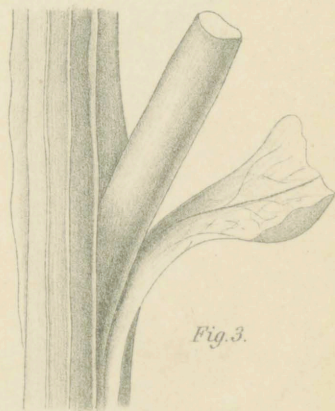


Fig. 6.

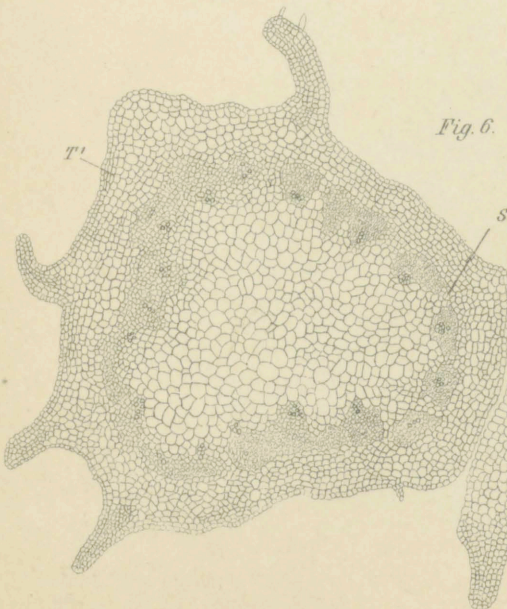


Fig. 5.

Fig. 2-5. Rosa Muth, Fig. 1 & 6 Franz Muth del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin. S. 53

Fig. 1.

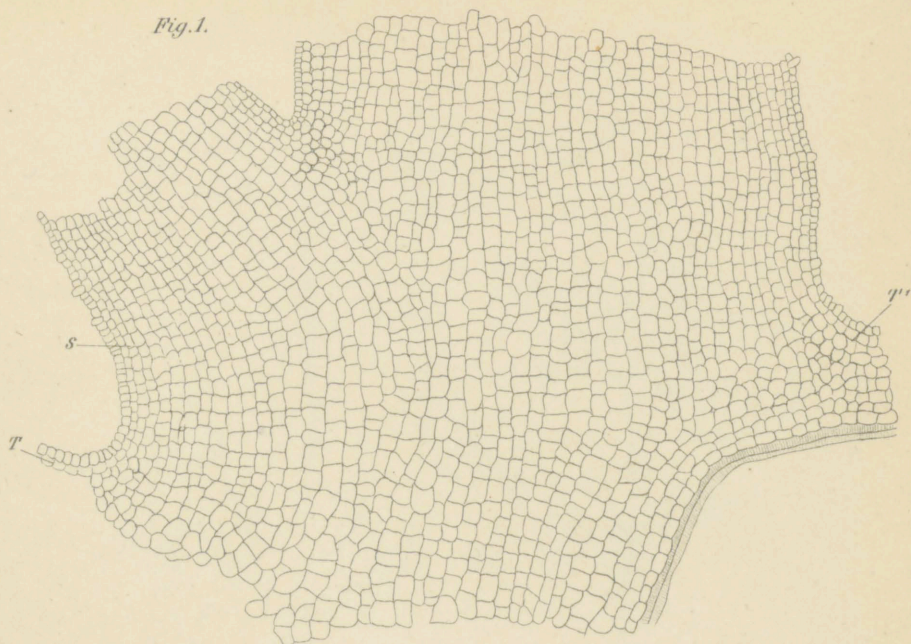
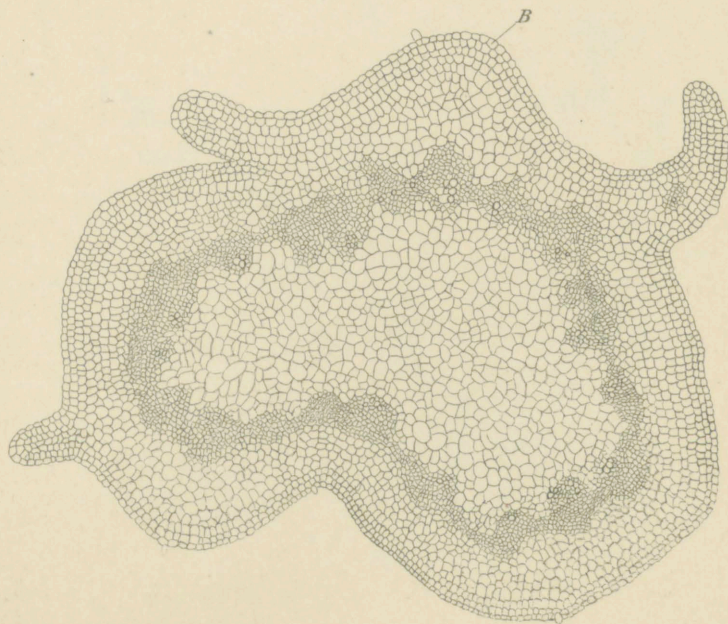


Fig. 2.



Franz Muth del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.



Fig. 1-4 *Rosa Muthi*, Fig. 5 Franz Muth del.

L.J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.