Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen.

Von

L. J. Čelakovský.

(Mit 11 Textfiguren.)

I.

Hofmeister war der erste, der bei der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung der Axenscheitel einiger Gefässkryptogamen die bedeutsame Thatsache entdeckte, dass die Basen der Blattanlagen, mit dem sich streckenden inneren Stengelgewebe nach abwärts vereint wachsend, die äussere Rinde des Stengels[1]) bilden (wie Hofmeister mit leicht misszuverstehendem Ausdruck sagte, dem Stengel Rindenschichten auflagern oder ihn berinden), dass also die anfänglichen Blatthöcker nicht ausschliesslich zu Blättern auswachsen, sondern einen Theil des basalen Zellgewebes an die sich zwischen ihnen streckenden Stengelglieder abgeben. Beweisende Darstellungen gab Hofmeister in den Vergleichenden Untersuchungen (1851) auf Tafel XVIII und XIX Fig. 1 für Equisetum und auf Tafel XXV für Selaginella. Später hat derselbe Forscher in „Flora" 1863 (in dem Referat über eine Arbeit von Stenzel) und in seiner Allgemeinen Morphologie 1868 erklärt, dass „die Entwickelungsgeschichte für die unendliche Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen von den Charen aufwärts den gleichen Berindungsvorgang wie für die Equiseten und Selaginellen ausser Zweifel setzt", dass „sämmtliche peripherische Gewebeschichten der Stämme der meisten Phanerogamen den gleichen Ursprung haben, wie dies jeder gelungene Längsschnitt durch eine reichblättrige, in der Entwickelung begriffene Stengelknospe sehen lässt". Jedenfalls hat er also verschiedene Knospen untersucht, wenn er auch keine weiteren Abbildungen und Beschreibungen derselben publicirt und in der Vergl. Morphologie ausser Equisetum nur noch Pinus und Casuarina beispielsweise genannt hat.

Fälschlich behauptet daher der jüngste Kritiker der Berindungstheorie, Tobler[2]), es seien für Phanerogamen bei Hofmeister

1) Ich gebrauche hier „Stengel" im erweiterten Sinne, statt Kaulom, lieber als den Ausdruck „Stamm", weil auch die Glieder des Kauloms Stengelglieder und nicht Stammglieder genannt werden.

2) Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVII Heft 1 (1901).

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0437-1

„offenbar keine Grundlagen der Theorie und überhaupt keine eigenen Untersuchungen vorhanden, die eine solche Verallgemeinerung gestatten", die Equiseten seien das einzige Object gewesen, welches von ihm in dieser Hinsicht studirt worden ist. Einem Hofmeister gegenüber gewiss eine — kühne, dazu grundlose Unterlegung.

Im selben Jahre 1868 gelangte auch Leitgeb durch die Untersuchung des Stengels von Fontinalis für die Laubmoose zur Ansicht von der Berindung des Stengels durch die Blätter.

Goebel erläutert in Vergl. Entwickelungsgesch. der Phanerog. 1883 den Berindungsprozess bei Moosen und Equiseten, und bemerkt weiter: Ein ganz ähnlicher Vorgang, wie der für Equisetum geschilderte, liesse sich noch für eine ganze Anzahl von Pflanzen anführen, er trete z. B. sehr auffallend bei Pinusarten hervor. Einen dies beweisenden Längsschnitt von Thujopsis dolabrata gibt er auch in Bot. Ztg. 1886 Taf. V Fig. 14 mit der Bemerkung, dass die ganze Stammoberfläche mit Blattbasen berindet ist. Ebendort verweist er auch auf einen analogen Vorgang bei der Bildung des unterständigen Fruchtknotens.[1]) Auch in seiner neuesten, an neuen Beobachtungen so reichen „Organographie" II 2 (1900) pag. 504 hebt Goebel abermals hervor, dass „nicht selten" zwischen gedrängten Blattanlagen keine freie Oberfläche des Vegetationspunktes mehr übrig bleibt, dass in solchen Fällen der untere Theil der Blattanlage mit der Sprossoberfläche „häufig" vereinigt bleibt und „nicht selten" als Blattpolster hervortritt. Tobler erscheint daher wiederum nicht gut berathen, wenn er es bemerkenswerth findet, dass sich Goebel „der Annahme einer allgemeinen Gültigkeit der Berindungstheorie, von den Equiseten ausgehend, enthält".

In seiner Polemik gegen Schwendener's mechanische Theorie: „Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck" (Bot. Ztg. 1899) nimmt auch Jost als erwiesen an, dass die Blattpolster der Coniferen aus der Basis der Blattanlagen hervorgehen. Er bespricht speciell Picea excelsa, Pinus laricio und Abies pinsapo, bemerkt aber, dass es unter den ihm bekannten Coniferen keine gibt, denen solche durch Berindung aus den Blattbasen entstandene Blattpolsterbildungen fehlen würden. Dasselbe sei be-

1) Ich kann mit Vergnügen Goebel's l. c. ausgesprochene Vermuthung, dass sich meine Abhandlung „Ueber den Cupularfruchtknoten", Oesterr. bot. Ztschr. (1874), was die Auffassung der Verhältnisse der Carpelle zur Cupula des unterständigen Fruchtknotens betrifft, mit der seinigen vollkommen deckt, nachträglich bestätigen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0438-7

stimmt der Fall bei den Cycadeen, den Farnen und manchen fossilen Gruppen, die zwischen den Farnen und Gymnospermen stehen. Jost weist aber noch auf die Möglichkeit hin, dass die Erscheinung eine ungleich grössere Verbreitung besitzt, als man wohl auf den ersten Blick glauben möchte. Es werde die Aufgabe weiterer Forschungen sein müssen, hier Klarheit zu schaffen.

Endlich gehöre auch ich zu jenen, welche von der Richtigkeit der Hofmeister'schen Lehre in ihrer vollsten Ausdehnung, was die Charen, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen betrifft, sich seit langer Zeit für überzeugt halten. Ausgesprochen habe ich es z. B. schon in meiner Abhandlung über die Cupula und die Cupularfruchtknoten, Oesterr. bot. Ztschr. 1874, und in meiner „Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen" (1882) habe ich die Blattpolster der Fichte als herablaufende und aufsteigende Blattspuren [1]) im Sinne der Berindungstheorie bezeichnet. Ein Artikel von Kolkwitz in Ber. der deutschen bot. Ges. 1895: „Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale" gab mir die Veranlassung, in denselben Berichten 1900 in einer Mittheilung über dasselbe Thema die Berindungstheorie einmal ausführlicher zu besprechen, wobei ich auf die Analogie des Vereintwachsthums eines Achselsprosses mit der Mutteraxe z. B. bei Symphytum, Sparganium simplex u. dgl. hinwies. In meiner letzten Arbeit „Die Gliederung der Kaulome", Bot. Ztg. 1901, habe ich in der Berindung der Stengelglieder (im Sinne der dort begründeten Auffassung) durch die Blattbasen ein unterstützendes, wenn auch nicht das entscheidendste Moment für die Lehre von der morphologischen Einheit des Blattes und seines Stengelgliedes (des Sprossgliedes) angeführt. Tobler referirt auch hierüber und meint, meine „im Uebrigen theoretische Untersuchung (sollte heissen: das Resultat der Untersuchung) stehe ganz auf Hofmeister's Anschauung, stehe und falle mit dieser". Das ist aber wieder ein leichtfertiges, auch nicht zur Sache gehöriges Urtheil, denn wenn auch die Berindungstheorie fiele, so würde doch die Unterscheidung der holo- und mericyklischen Stengelglieder und die Existenz und morphologische Einheitlichkeit des Sprossgliedes,

1) Wenn ich nicht irre, so ist das Wort auch ursprünglich in diesem Sinne gebraucht worden. Später nannte man die stamm- und blattgemeinsamen Gefässbündel im Stengel „innere Blattspuren" zum Unterschiede von den „äusseren", und jetzt pflegt man nur die Gefässbündel schlechtweg Blattspuren zu nennen. Ich möchte aber die ursprüngliche Bedeutung, für welche der Terminus so bezeichnend ist, wieder hergestellt wissen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0439-5

die durch ganz andere Thatsachen in Cap. 2 und 3 meiner Abhandlung bewiesen werden, nicht fallen — und von etwas Anderem ist dort überhaupt nicht die Rede.

Allein Hofmeister's Theorie steht noch, trotzdem dass in neuerer Zeit an ihren Grundfesten gerüttelt worden ist. Schon Sachs hat, ohne indes auf die Frage näher einzugehen, im Lehrbuch (IV. Aufl. pag. 159) in einer Fussnote erklärt, er betrachte bei Chara, wie bei den Moosen und überall, die Rinde als ursprünglich zum Stamm und nicht zum Blatt gehörend, obwohl sich diese Ansicht mit den von ihm selbst gegebenen schönen Bildern der Axenscheitel von Chara und Equisetum nur gewaltsam vereinigen lässt. In gleichem Sinne bemerkt Kolkwitz in der oben citirten, aus dem botanischen Institut der Universität Berlin hervorgegangenen Mittheilung über Achselsprosse von Symphytum (1895): „Die jungen Anlagen der Blätter entwickeln sich (bei Symphytum wie bei den übrigen Pflanzen) ihrem ganzen Umfange nach zu Blättern, so wie die jungen Anlagen der Seitensprosse in toto zu Axillarzweigen." Der Stengel wird also nach dieser Erklärung von den Blattbasen nicht berindet.

Während aber Kolkwitz nur nebenbei das genetische Verhältniss der Blätter zum Stengel berührt, ist die neueste, bereits oben citirte Arbeit Tobler's aus derselben Quelle, des Berliner botan. Instituts (1901), der directen Widerlegung der Berindungstheorie („Berindungshypothese" nach dem Verf.) gewidmet. Verf. bekennt dasselbe Credo wie Kolkwitz. Es heisst dort gleich in der Einleitung: es liege nahe, gleich beim ersten Auftreten der Blattanlage am Stammscheitel bereits die Trennung von „Stamm" und „Blatt" anzunehmen. Weiter müsse man Alles, was aus dem ersten, nicht selten uhrglasförmigen Blatthöcker entsteht, als zum Blatt gehörig bezeichnen. In den Lücken zwischen Blattanlagen, die nicht oder nicht mehr im Contact stehen, komme der „Stamm" wieder zum Vorschein, was sich nach der Entwickelungsgeschichte damit erklärt, dass die Blattanlagen durch die Streckung des Stammes, an dem sie sich, ihn anfangs mehr oder weniger bedeckend, befinden, auseinander geschoben worden sind. Die durch die Internodien sodann getrennten Ansatzstellen der Blätter bilden die Grenze zwischen Stamm und Blatt, dementsprechend werde man auch die in den Internodien auftretenden Gewebe als genetisch zum Stamm gehörig ansehen.

Alle diese Sätze sollen im Verlaufe dieser Abhandlung gehörig beleuchtet werden.

Verf. sucht nun seine allgemeine Anschauung entwickelungsge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0440-7

schichtlich an den Axenscheiteln von Elodea, Hippuris, Zea mais, von Taxus und Juniperus als Beispielen der vielbesprochenen Coniferen, dann von einigen Laubmoosen nachzuweisen und mit Abbildungen von Längsschnitten zu belegen. Zuletzt theilt Verf. mit, dass die Flügel am Stengel „herablaufender Blätter" nicht etwa von am Internodium herabwachsenden Blattbasen herrühren, sondern aus dem Internodium selbst herauswachsen, was übrigens schon von Kolkwitz behauptet worden war.

Das Resultat der Untersuchung Tobler's lautet also dahin, es sei für die Berindungstheorie kein genügender Beweis vorhanden; für die entgegengesetzte Behauptung, dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe ist, sei dagegen bei verschiedenen Objecten (Elodea, Zea, einigen Coniferen) der Beweis mit Sicherheit erbracht.

Die in der Frage nach der Stengelberindung entscheidenden Thatsachen liegen auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiete, auf welches wir uns daher, zuerst im Allgemeinen, begeben müssen, um die Argumente auf beiden Seiten prüfen zu können. Zuerst mögen die Thatsachen, welche für die Berindung durch die Blattbasen sprechen, erwogen, dann die Ansichten und Argumente auf der Gegenseite erledigt werden, wobei ich mich in thunlichster Kürze an Tobler's Abhandlung halten muss, nicht weil ich ihr eine besondere Bedeutung beilegen möchte, sondern weil sie die einzige ist, die sich eingehend vom gegnerischen Standpunkte aus mit dem Gegenstande beschäftigt, obwohl sie, nach den Umständen ihrer Entstehung zu schliessen, mit ihren Ansichten und Argumenten nicht vereinzelt und ungebilligt dasteht.

Was die Entwickelungsgeschichte betrifft, so ist es nun von entscheidender Bedeutung, vor Allem darauf zu achten, ob in einem frühzeitigen Entwickelungsmomente die Blattanlagen in vollkommenem Contacte stehen oder nicht. Wenn die übereinander im Contacte angelegten Blätter eine umfassende Basis besitzen (zu holocyklischen Stengelgliedern gehören), so berühren sie sich dort auch im ganzen Umfange; wenn sie aber nur einen Theil der Stengelperipherie umspannen (daher ihre Stengelglieder mericyklisch sind), so kann der Contact anfangs entweder zwischen Blättern der Orthostiche (medianer Contact), oder häufiger nur in den Parastichen und dann nur mit den Seiten stattfinden.

In beiden Fällen werden, wenn nunmehr der Stengel sich zu strecken anfängt, zwischen den bisher im engen Contact befindlichen Blattanlagen Internodien gebildet und der Contact wird aufgehoben. Wie dies geschieht, geschehen kann, das bildet den Kern der ganzen Frage. Würden, wie die Gegner der Berindungstheorie annehmen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0441-2

die ganzen Blattanlagen, die im Contact stehen, zu Blättern sich entwickeln, so könnten keine Internodien zwischen ihnen entstehen, so könnten sie nicht aus einander rücken. Denn dort, wo vollkommener Contact zwischen zwei über einander stehenden Blattanlagen, sei es in den Orthostichen oder Parastichen, stattfindet, sind die beiden Anlagen nur durch einen scharf einspringenden Winkel (im Längsschnitt), dessen Scheitelpunkt an der Axe liegt, getrennt. Zwischen beiden tritt dort kein freier Axentheil zu Tage, denn eine mathematische Linie bildet dort die Grenze beider Blattbasen. Kolkwitz nahm an — und nach Allem ist das auch die Meinung Tobler's, obwohl dieser über diesen wichtigen Punkt mit Stillschweigen hinweggeht —, dass diese trennende Linie in eine messbare axile Zone sich verbreitert, wodurch zwischen beide Anlagen (oder auch zwischen zwei Quirle derselben) ein freies Stengelstück (resp. Internodium) eingeschaltet wird. Dasselbe stellte sich Kolkwitz auch vor, um die Emporhebung eines Achselsprosses von Symphytum u. a. über sein Tragblatt zu erklären. Ich habe dies (in Ber. d. d. bot. Ges. 1900) als unmöglich und faktisch nicht stattfindend nachgewiesen und gezeigt, dass eine congenitale Verwachsung oder ein Vereintwachsthum zwischen Achselspross und Mutterachse stattfindet. Die Basis des Achselsprosses, mit welcher derselbe dem Muttersprosse sich inserirt, streckt sich congenital mit dem sich streckenden Hauptspross, wodurch der freie Endtheil des Tochtersprosses an der Mutteraxe emporgehoben wird.

Aehnliches geschieht auch, wenn eine Blattanlage über dem darunter stehenden Blatt, mit dem sie bisher im Contacte war, mit der sich streckenden Axe emporgehoben wird. Denn auch aus der Grenzlinie zweier im Contact befindlichen Blattanlagen kann keine messbare Flächenzone entstehen, und selbst wenn der Winkel abgestumpft wäre und etwa für eine Zellhöhe Raum böte, so ist es doch sicher, dass das intercalare Längenwachsthum des Stengels nicht bloss in einzelnen queren Zellschichten vor sich geht. Ueberdies müssten die intercalaren Wachsthumszonen des Stengels, wenn ihre Entstehung aus den Grenzlinien möglich wäre, gleich diesen wellig gebogen sein, wie dies Kolkwitz richtig gefolgert hat; nur ist es durchaus nicht erwiesen, vielmehr rein hypothetisch und sehr unwahrscheinlich, dass „die Bildung geschlängelter intercalarer Zonen eine ziemlich verbreitete Erscheinung“ sei. Es ist das eben nur eine zwar nothwendige, aber falsche Folgerung aus der falschen Voraussetzung, dass die ersten Blattanlagen in toto zu Blättern sich entwickeln.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0442-8

Das Internodium zwischen zwei im vollkommenen Contact befindlichen Blättern kann also nur unter gleichzeitiger Streckung der Insertionsbasis des oberen Blattes, zu dem es gehört, zur Entwickelung gelangen, und die entwickelungsgeschichtliche Beobachtung steht mit diesem theoretischen Postulat in vollster Uebereinstimmung, wie das beifolgende, verschiedenen noch näher zu besprechenden Objecten entnommene Schema (Fig. 1 *a*) es zeigt.

Weil nun der Contact jugendlicher Blattorgane ausserordentlich verbreitet ist (Schwendener's mechanische Theorie basirt ja mit auf demselben), so konnte Hofmeister ganz wohl die Berindung des Stengels durch die Blattbasen „der unendlichen Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen", „der grossen Masse" derselben zuschreiben.

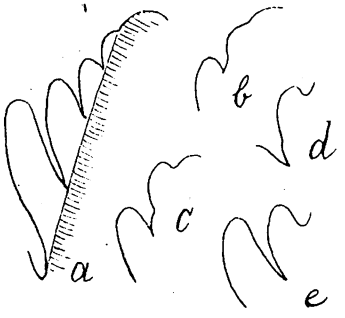


Fig. 1. *a* Schematischer Längsschnitt eines Axenscheitels mit im Contact befindlichen Blättern, deren untere bereits Blattspuren zu bilden anfangen; *b, c, d, e* Entwickelungsstadien eines jüngsten, sein Entwickelungsfeld verbrauchenden Blattes.

Doch ist mehrfach auch darauf hingewiesen worden, und ich habe es in meiner oben citirten Abhandlung in Ber. d. d. bot. Ges. 1900 auch erwähnt, „dass es auch Fälle gibt, wo die Blattprimordien von Anfang an durch deutliche Zwischenräume der Centralaxe getrennt angelegt werden, wo also eine Bildung von Blattspuren bei der Streckung der Stengelglieder nicht gerade nöthig wäre, dann aber müsste die Streckung gerade nur in diesen Zonen stattfinden, was aber doch nicht oder nur selten vorzukommen scheint."

Hierzu habe ich aber noch eine wesentliche Bemerkung zu machen. Es ist nämlich, was die Anlage der Blätter am Axenscheitel betrifft, noch Folgendes zu beachten. Vielfach nimmt jedes Blatt bei seiner Anlage eine kleinere Area auf dem Axenscheitel ein als ihm später zukommt; es wächst dann, wie schon von Hofmeister angegeben, an seiner Basis rascher in die Breite als der Axenumfang in tangentialer Richtung und verdickt sich rascher als die Axe in radialer Richtung wächst. Das stärkere Breitenwachsthum erkennt man daran, dass die Blattbasis einen immer grösseren Theil des Axenumfangs einnimmt, was besonders bei scheidigen Blättern sehr auffällig ist, und das raschere Dickenwachsthum daran, dass, wenn die erste Anlage durch eine Lücke am Axenscheitel von einer darunter stehenden

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0443-4

Blattanlage entfernt war, sie an dieselbe heranrückt und so nachträglich in Contact tritt. Jene Lücke gehört zu dem „Entwickelungsfelde" der Schwendener'schen Theorie, welches die Anlage allmählich vollkommen ausfüllt. Fig. 1 *b* stellt ein jüngstes Blatt mit seinem basalen, in der Fortsetzung der Contur des Axenscheitels gelegenen Entwickelungsfelde dar, *c, d, e* sind Stadien des ins Blatt sich streckenden, in seiner Basis zuletzt verschwindenden Zellgewebes des Entwickelungsfeldes. Erst in der Folge bildet sich da zwischen beiden Blättern ein Internodium, wobei die Basis des oberen Blattes sich mitstreckt, das Internodium berindend. Man muss sich also hüten, bei der Betrachtung mikroskopischer Bilder des Axenscheitels die erwähnte Lücke sofort für das spätere Internodium zu halten und daraus auf eine Bildung des Internodiums ohne Betheiligung der Blattbasis zu schliessen, was einigen Figuren nach, wie ich zeigen werde, in Tobler's Abhandlung z. B. geschehen ist.

Die anfänglich raschere Verdickung der Basis der Blattanlage und deren nachmalige Streckung sind wohl aus einander zu halten, da sie auf einem verschiedenen Processe beruhen. Selbst Hofmeister hat dies (in Allgem. Morphol. pag. 520) nicht gethan, da er dem anfänglichen Dickenwachsthum der Blattbasis, welches „zunächst rascher als das Wachsthum des zugehörigen Axentheils" erfolgt, die Auflagerung neuer Gewebeschichten auf den Axenumfang zuschreibt.[1]) Das kommt daher, dass er nur ganz abstrakt von der im Vergleich mit dem Wachsthum der Axe rascheren Verbreiterung und Verdickung der Blattbasis spricht, ohne zu erörtern, wie das in concreto geschehen kann. Die Sache ist aber die, dass das ganz junge Blatt in der Axe (meist im „Periblem" derselben) einen Zellbildungsherd besitzt (was Hofmeister l. c. pag. 528 ausdrücklich geleugnet hat), der sowohl in tangentialer wie in radialer Richtung sich ausbreitet und so der Blattbasis neue Theile des sich erhebenden Zellgewebes der Axe zuführt. Damit ändert sich die Grenze zwischen Blatt und Axe, die Insertionsebene des ersteren, fortwährend; es ist also die Ansicht, dass das Blatt aus der ersten Höckeranlage von der Axe ein für alle Mal geschieden wäre, ganz irrig. Der umgekehrte Vorgang findet bei der Berindung des Stengels durch die Blattbasen statt, denn damit

1) Tobler verdreht diese Angabe (l. c. pag. 5 Sep) sogar in der Weise, dass nach Hofmeister durch die raschere Zunahme in die Breite und Ausbreitung des Blattes über einen grösseren Theil der Peripherie der Axe die Berindung des Axenumfangs durch Schichten des Blattgewebes zu Stande kommen soll!

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0444-0

werden die in die äussere Blattbasis aus der Axe aufgenommenen Gewebstheile, mit der Streckung der Internodien gleichsinnig wachsend, dem Stengel wieder zurückgegeben, wodurch die Grenze zwischen Blatt und Axe, die wir durch die Insertionsebene gelegt denken, abermals eine Aenderung erfährt. Denn die Berindungsschichten, obzwar blattbürtig, gehören nicht mehr dem Blatte, sondern der Axe, genauer dem Stengelgliede des Blattes, zu. Es darf darum die Frage nach dem Ursprung des Rindengewebes der Axe nicht verwechselt werden mit der Frage nach der Grenze zwischen Blatt und Axe, die „Stammbürtigkeit" mit der „Stammeigenheit". Das Rindengewebe ist zwar stammeigen, aber blattbürtig. Diese Reciprocität im Wachsthum des Blattes und des Stengelgliedes bezeugt eben die morphologische Einheit und Zusammengehörigkeit beider im Sprossgliede, die meiner Sprossgliedlehre zu Grunde liegt.

Welcher Art sind nun die Gegengründe, die von Tobler gegen die Berindungstheorie vorgebracht werden?

Einen Hauptbeweisgrund bildet bei ihm die „Scheitelcurve", welche nach abwärts durch die Blattinsertionen fortgesetzt, in die Oberfläche der Stengelglieder verlaufen soll, woraus geschlossen wird, dass die Rindenschichten der Stengelglieder nicht von den Blattbasen ausgehen können, weil dann diese Schichten über der Stammcurve liegen müssten. Dieser Curve kann aber in der vorliegenden Frage aus mehreren Gründen kein grosses Gewicht beigelegt werden. Einmal ist dies eine subjective nach abwärts verlängerte Linie von keiner streng fixirten Lage, sodann sind die vermeintlichen „Internodien" der jüngsten Blätter oftmals nichts anderes als „Entwickelungsfelder", die freilich nicht berindet sind, aber auch nichts gegen die Berindung der wahren Internodien beweisen; endlich geht auch eine möglichst correct gezogene Forsetzung der Scheitelcurve keineswegs immer in die Aussencontour der wahren Internodien über. Sie ist z. B. am Stammscheitel der Winterknospe von Fraxinus excelsior (in der folgenden Fig. 8) ganz unmöglich. Ebenso wenig würde sie sich für manche Längsschnitte der Scheitelregion bei Sachs, z. B. von Coriaria myrtifolia (Lehrb. IV. Aufl. Fig. 144) bewähren.

Ein anderer Einwand gegen die Berindungstheorie beruht gar auf einem blossen Missverständniss. Es müssten nämlich nach Tobler's Meinung klare mikroskopische Längsschnitte in hinreichend jungen Stadien „nothwendig eine Differenzirung des berindenden und des ursprünglichen Gewebes erkennen lassen", was aber nicht zu sehen ist. Der Verf. spricht von einem „Ueberwachsen des Blattgewebes über

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0445-5

das Axengewebe"; er stellt sich da die „Berindung" wörtlich so vor, dass die Blattbasis auf das bereits angelegte rein axile Internodium herunterwächst und ihm später Rindenschichten auflagert. Das Wort „Berindung" ist allerdings nicht zum glücklichsten gewählt und wird nur der Kürze halber in Ermangelung eines besseren beibehalten; aber derjenige, der die Berindungstheorie kritisirt und widerlegen will, sollte doch wissen, wie das Wort gemeint ist, sollte nicht gegen selbst ersonnene „Möglichkeiten" (wie Gleiten eines Gewebes auf dem anderen und nachträgliches Herabwachsen auf das nächste Internodium) ankämpfen. Der Verf. hat zwar als eine weitere Möglichkeit den richtigen Vorgang der Berindung berührt mit den Worten, „dass das später zur Auflösung des Contactes führende Längenwachsthum des Stammes ein gleichmässig mitlaufendes Wachsthum des Berindungsgewebes nach sich ziehen muss". Allein der auch dagegen erhobene Einwurf, dass damit nur das Berinden der Partieen in den Orthostichen, nicht auch in den seitlichen Lücken, in den Parastichen, erklärt wäre, ist unverständlich und nichtig. Denn wenn die jungen Blätter in der Knospe ganz dicht stehen, so müssen dann ihre berindenden Blattspuren den ganzen Stengel bedecken, etwaige unbedeckte, doch jedenfalls mikroskopische Lücken müssen makroskopisch gegen die auffälligen Blattspuren verschwinden oder (bei Abietineen) mit den Blattspuren sich combiniren.

Dies wird zur Widerlegung der gegen die Berindungstheorie sich auflehnenden Ansichten im Allgemeinen genügen.

II.

Es sollen nun die typischen Beispiele für die Berindung des Stengels durch die Blätter aus der Litteratur und zum Theil nach eigener Beobachtung einer weiteren Prüfung unterworfen werden.

I. Phycophyten.

Schon unter den Thallophyten (besser Phycophyten) zeigt die Gattung Chara sehr klar die Berindung, welche hier zuerst Al. Braun erkannt hat. Die Knotenzellen sind durch concave Wände von den Internodialzellen getrennt und stossen mit den Rändern an einander, die Internodialzellen sind von Anfang an zwischen ihnen eingeschlossen. Da aus den von der Knotenzelle abgeschnittenen Randzellen durch Hervorwölbung ihrer ganzen Aussenwand die Blattanlagen eines Quirls hervorgehen, so stehen die Quirle in vollkommenem Contacte über einander. Jedes Internodium kann sich weiterhin nur so strecken,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0446-1

dass auch die Basis der Blatthöcker sich, nach abwärts und nach aufwärts mitwachsend, zu den „Rindenlappen“ oder Blattspuren entwickelt, was die Längsschnitte bei Sachs (Lehrb. IV. Aufl. Fig. 192) aufs deutlichste erkennen lassen. Tobler lässt hier die Berindung gelten, sagt aber, dass bei Chara aus den Basalzellen der Blätter am Knoten Zellfäden hervorsprossen, die sich an die Internodialzelle fest anschliessen. Das gilt für Batrachospermum, wo die vorgebildeten nackten Internodien erst nachträglich von herabwachsenden, seitlich erst später aneinander sich schliessenden Rindenzellfäden mehr oder weniger vollkommen berindet werden, aber nicht von Chara, wo die Vereinigung der „Rindenlappen“, die wohl den Zellfäden entsprechen, unter sich und mit der Internodialzelle congenital ist.

Unbegreiflich aber ist es, wie Sachs bei Chara die Rinde als ursprünglich dem Stamm und nicht dem Blatt gehörend betrachten und (l. c. pag. 159) angeben konnte, dass deren Internodien schon der ersten Anlage nach zwischen den in merklichen Höhenabständen über einander auftretenden Blattquirlen vorhanden sind, da doch seine eigenen Bilder das Gegentheil zeigen. Man könnte zwar annehmen, dass das Blattprimordium in seiner Basis ein Stück Axe mitnimmt (etwa wie das Staubblattprimordium von Iris die Anlage zum äusseren Perigonblatt), welches dem Längenwachsthum des inneren Stengelgewebes (bei Chara der Internodialzelle) als äusseres Rindengewebe folgend vom Blatt sich wieder loslöst. Allein das wäre nur ein anderer mehr geschraubter Ausdruck für denselben Vorgang. Es ist zwar richtig, dass das Berindungsgewebe in zweiter Instanz aus der Axe stammt, da auch das Blatt diesen Ursprung hat, allein nicht darum handelt es sich, sondern um den directen Ursprung, und der ist aus dem Blatthöcker. Es ist doch natürlich, den Blatthöcker (bei Chara die Hervorwölbung der Randzelle), soweit er über die Insertionsebene sich erhoben hat, als reine Blattanlage anzusehen, da er, wenn das Stengelglied unentwickelt bleibt, oder wenn, wie bei Chara coronata und stelligera und den Nitellen, von Anfang an und für immer die Quirle der Blätter durch Internodien getrennt sind und eine Berindung unmöglich erscheint, gänzlich zum Blatte auswächst. Eher könnte man sagen, dass das Blatt mit seiner berindenden Basis mit dem sich streckenden Internodium (Internodialzelle bei Chara) congenital verwächst, in derselben Weise wie ein Achselspross von Symphytum etc. mit seiner Mutterachse. Für Chara wäre das zutreffend, da an den nacktfüssigen Zweigen derselben die „Rindenlappen“ auch frei von der Internodialzelle als besondere Zellfäden ausgebildet werden. Für die Metaphyten passt aber

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0447-7

diese Vorstellung weniger, da dort Blatt und Stengelglied eine morphologische Einheit bilden.

2. Bryophyten.

Derselbe vollkommene Contact der jüngsten Blattanlagen wie bei Chara herrscht auch bei den Laubmoosen. Aus jedem Segment der Scheitelzelle des Stengels geht dort bekanntlich eine Blattanlage hervor, welche die ganze Aussenwand des Segments verbraucht. Die Blattanlage entsteht terminal zum Segment (lateral nur zum ganzen Stengel), denn die Aussenwand bildet den Gipfel des Segmentes (des Sprossgliedes). „Der Vegetationspunkt", sagt Goebel (Vergl. Entw. pag. 210), „ist also ganz bedeckt mit Blattanlagen, zwischen denen eine freie Stengeloberfläche nicht zu sehen ist." Die untere Basis jeder Blattanlage wächst dann, wie besonders Leitgeb's bekannter Durchschnitt der Sprossspitze von Fontinalis zeigt, nach abwärts mit dem sich streckenden, durch das Stengelsegment repräsentirten Stengelgliede. Tobler weiss aus dem Umstand, den er selbst auch hervorhebt, dass „die Blätter am Stammscheitel noch völligen Contact besitzen, obwohl sie schon beträchtliche Grösse aufweisen", keine Folgerung für den Ursprung des peripherischen Stammgewebes abzuleiten, er vermengt vielmehr diese Frage mit der ganz verschiedenen Frage, wo die Grenze zwischen Stamm und Blatt gelegen ist, indem er die Begriffe „stammbürtig" und „stammeigen" verwechselt. Was er über die Grenze vorbringt, hat darum mit dem Ursprung der Stengelrinde gar nichts zu schaffen und mag daher auf sich beruhen.

3. Pteridophyten.

Sehr deutlich erkennt man auch den Antheil der Blattbasen an der Internodienbildung der Equiseten, wobei auf die vorzüglichen Bilder von Längsschnitten durch die oberen Sprosstheile bei Hofmeister und Sachs zu verweisen ist. Die Blätter stehen wie bei Chara in Quirlen, sind jedoch von Anfang an (congenital) zu gleich hohen Scheiden vereinigt.[1])

Die jüngste Scheide wird am Axenscheitel ringförmig angelegt, aufwärts und abwärts sanft sich abdachend, unmittelbar über der

1) Manche hielten die Scheiden der Equiseten für einzelne, am oberen Rande gezähnte Blätter. Es sind aber ganz bestimmt Blattquirle. Das bezeugen schon die Quirle der schildförmigen, denen von Taxus analogen Sporophylle, die gleich den Scheidenzähnen (den freien Endtheilen der vegetativen Blätter) aus ringförmigen, nur viel niedrigeren Wällen entspringen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0448-3

voraufgehenden, schon etwas mehr nach aufwärts mit der Scheitelkante sich erhoben habenden Scheidenanlage; höchstens liegt unter dem Winkel zwischen beiden und so auch zwischen den folgenden (Sachs l. c. Fig. 279 und 280 bei Equis. telmateja) eine oder zwei Lagen längererer, meist noch ungetheilter Zellen (die unteren Zellschichten des Stengelsegments), die Sachs mit *ii* als „an der Blattbildung sich nicht betheiligend", also internodial bezeichnet. Daran hat sich nun Tobler gehalten und hat in diesen Zellschichten das beginnende stammbürtige Internodium erblickt, dagegen die von Sachs richtig als „Rindengewebe der entsprechenden Internodien" *rr* bezeichnete gestreckte primäre Scheidenbasis [1]) „nach ihrer äusseren Abgliederung und ihrer Richtung im Verhältniss zu der des Stammes" für eine so dicke Basis der definitiven Scheide gehalten. Auf dem Längsschnitt von Equis. variegatum Taf. XVIII Fig. 1 bei Hofmeister sind keine gestreckten „Internodialzellen" [1]) wie bei Equis. telmateja und auch bei E. limosum (Hofm. Taf. XIX Fig. 1) zu sehen, weil die so gestreckten, doch kürzeren, tafelförmigen Oberflächenzellen des schlankeren Vegetationskegels dieser Art alsbald in kurze, isodiametrische Zellen zerfallen. Da meint denn Tobler, dass dieser Scheitel überhaupt noch keine Internodien besitzt, weil die Blattscheiden „noch" dicht über einander im Contacte stehen; da könne über die Herkunft des peripherischen Stengelgewebes „wohl noch gar kein Urtheil gefällt werden". Wirklich nicht? Woher sollen da die Internodien kommen? Es gehört nur eine nicht ganz flüchtige Beobachtung jener Längsschnitte dazu, um zu sehen, dass die Zellschichten *ii*, die sich nicht weiter vermehren, nur zum geringsten Theile zur Bildung der Internodien beitragen, welche vielmehr äusserlich von den immer mehr gestreckten Blattbasen gebildet werden, was besonders unwidersprechlich in der Fig. 281 von Sachs der Gefässbündelverlauf aus der definitiven Blattscheide zu den sich bildenden Fibrovasalsträngen des Stengels zeigt. Zwischen der Blattscheide und dem Internodium ist daselbst auch schon eine seichte Bucht sichtbar, welche zeigt, wie die „Abgrenzung und Richtung" der primären Scheidenbasis sich ändert, weshalb auf solche Momente gar nichts zu geben ist.

Dieselbe Betheiligung der jungen Blattbasis an der Internodienbildung zeigt auch der Längsschnitt durch den Stengel mit zwei Reihen der Ober- und Unterblätter von Selaginella Galeottii auf Hofmeister's Taf. XXV. Die jüngsten Blätter stehen hier wieder in Contact, die

1) Mit dieser Bezeichnung hat Sachs, entgegen seiner theoretischen Ansicht, die Berindung thatsächlich zugestanden.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0449-1

Basis der unteren älteren streckt sich wieder mehr und mehr, mit leicht geschwungener Conturlinie nach dem älteren Blatte darunter sich senkend und mit ihrem äussersten Grunde weiterhin der Axe parallel umbiegend. Auch hier beweist ferner der Verlauf der Gefässbündel im unteren Theile des Längsschnitts, dass die herabgezogene Blattbasis bereits dem Internodium zugehört. Eine aufmerksame Betrachtung der Hofmeister'schen Tafel würde alles Gerede über Spring's Monographie der Lycopodiaceen in Tobler's Arbeit überflüssig gemacht und sein Endresultat rectificirt haben.

4. Gymnospermen.

Ich komme nunmehr zu den Coniferen. Bei diesen ist nun die Betheiligung der Blattbasen an der Berindung der Axe mittels sog. Blattkissen oder Blattpolster so evident, dass auch Sachs dieselbe anerkennen und damit eine Ausnahme von seiner sonstigen Ansicht statuiren musste. (Lehrbuch, IV. Aufl. pag. 499). Tobler dagegen bleibt sich auch hier consequent und sucht entwickelungsgeschichtlich den Nachweis zu führen, dass die Blattkissen[1]) stammbürtig, blosse Wucherungen der ursprünglichen Axenrinde sind, welche anfänglich von der Blattbasis durch einen einspringenden Winkel getrennt sind. Dieser Winkel werde aber durch das weitere Dickenwachsthum dieser Stammpartieen ausgeglichen, und das Blattkissen gehe dann in die Blattbasis über. Sein Hauptbeweis ist der bereits im Allgemeinen besprochene, dass bereits unter dem jüngsten Blatte oder mehreren jüngsten Blättern mehrfach (bei Taxus, Juniperus) ein unberindetes Internodium zu sehen ist, dessen Contur mit der Verlängerung der Stammcurve zusammenfällt. Darauf werde ich später zurückkommen.

Zunächst sei bemerkt, dass schon der blosse Augenschein des fertigen Zustands Blattkissen und Nadel als zu einem Ganzen zusammengehörig zeigt, dass bisweilen (so bei der Fichte) der Grundtheil der Nadel als Stiel allmählich ins Kissen übergeht, mit seinen

1) Bei Tobler herrscht hier eine Verwirrung, dadurch verursacht, dass er nicht weiss, was unter Blattkissen oder Blattpolster allgemein verstanden wird. Er sagt: „Die Blattkissen seien nicht zu verwechseln mit den Stammpartieen, denen sie aufsitzen und die infolge der zwischen ihnen auftretenden Vertiefungen den Eindruck herunterlaufender Blattbasen erwecken", d. h. also, mit den Rindenpartieen der Axe, die man eben Blattkissen nennt. Der Verf. hält nämlich die Nadelbasen, welche bei Abies pinsapo zufällig die Form gerundeter Haftscheiben oder Kissen haben, für die Blattkissen und wundert sich dann, wie Jost die „haftscheibenartigen Blattkissen" von A. pinsapo mit der Berindung in Zusammenhang bringen will.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0450-2

Rändern in die Ränder des Kissens herabläuft und gleich ihm aussen verkorkt und stehen bleibt, während die grüne Lamina abfällt. Das alles macht schon den genetischen Zusammenhang zwischen Kissen und Blattspreite höchst wahrscheinlich. Man beachte ferner einmal die Nadelblätter, welche unter der terminalen Winterknospe der Fichte dichter gedrängt stehen. Dieselben verbreitern sich unterhalb der Nadel in eine breit-ovale schuppenförmige Basis, mit deren Rändern sie sich auch der spiraligen Anordnung gemäss decken. Allein diese schuppenförmigen, aussen verkorkten Blattbasen sind nur oberwärts und nächst den Rändern frei, sonst der Axe „angewachsen", wie Fig. 2*c* eine solche abgeschnittene Blattbasis von innen zeigt. Die

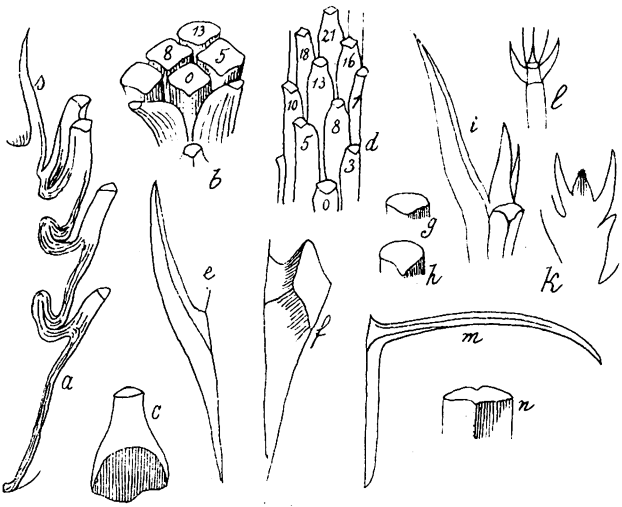


Fig. 2. Picea excelsa. *a* Kranz der am Grunde schuppenförmig verbreiterten Nadelblätter unter der Terminalknospe im Längsschnitt, *b* Tangentialschnitt derselben, *c* Basis eines solchen abgeschnittenen Nadelblattes von innen; *d* Zweig mit Blattkissen. — Cryptomeria japonica. *e* Blatt, *f* desgl. über der Basis durchschnitten, *g h* Querschnitte durch jüngere Blätter, *i* jüngste Blätter über zwei erwachsenen, *k* Längsschnitt durch den Zweiggipfel mit jungen Blättern, *l* Achselknospe mit kleiner aufsteigender Blattspur des Tragblattes. — Cr. elegans. *m* Blatt, *n* vergrösserter Querschnitt desselben.

„angewachsene" Partie der Schuppe ist nichts anderes als die absteigende Blattspur (Blattkissen), die hier ganz auffällig von der längs der Axe gestreckten Blattbasis gebildet wird. Fig. 2*a*, ein Längsschnitt durch den besagten Nadelkranz unter der Endknospe, von der ein unteres Schuppenblatt (Niederblatt) in *s* mit durchschnitten ist, zeigt die verdickten, aussen verkorkten, längs der Axe herabgezogenen, am Grunde durch einen emporgezogenen Winkel von der Axe abge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0451-8

setzten Blattbasen als Blattkissen. Man bemerkt sodann, wie das Blattkissen der tiefer an der mehr gestreckten, dünneren Axe stehenden Blätter sich ebenfalls nach abwärts verlängert und zwischen den benachbarten Blattkissen verschmälert sich hinabzieht.

Fig. 2*b* ist ein Radialschnitt durch die Blattbasen des besagten Nadelkranzes. Diese sind rhombenförmig und die oberen noch dicht an einander grenzend, so wie die Durchschnitte der Blätter in der Knospe (in der nachfolgenden Fig. 6*B* von Abies pinsapo), die Streckung der Blattbasen ist hier eben noch unbedeutend. Noch zeigt Fig. 2*d* ein Zweigstück der Fichte mit den verlängerten Blattspuren, von deren Ursprung noch weiterhin (pag. 455) die Rede sein wird

Die aufsteigende kurze Blattspur, schon an der oberen Basis der zwei unteren Nadelblätter der Fig. 2*a* sichtbar, am obersten noch kaum entwickelt, ist natürlich gleichen Ursprungs wie die absteigende Blattspur, ebenfalls blattbürtig, nämlich während der Axenstreckung vom emporgezogenen inneren Blattgrund gebildet.

Wir haben hier dieselben Verhältnisse der Berindung wie bei einer Chara, auf- und absteigende Blattspuren oder Blattkissen, wie bei Chara auf- und absteigende Rindenlappen, nur dass die ersteren bei der Fichte sehr kurz, bei vielen Coniferen schwach oder gar nicht markirt sind. Die Achselknospe entsteht ebenso wie bei Chara auf der aufsteigenden Blattspur, die bei letzterer, wenn fertil, verkürzt, bei der Fichte verlängert ist, so dass sie bei beiden etwa gleich entwickelt erscheint.

In noch anderer Weise kann man sich, ohne mikroskopische Untersuchung, von der blattbürtigen Natur der Blattkissen der Coniferen überzeugen. Man kann nämlich bei denselben zwei Hauptformen von Blattkissen unterscheiden, entsprechend der verschiedenen Form der Nadelblätter (Blattspreiten) selber.

1. Am häufigsten sind die Blattspreiten transversal mehr oder weniger abgeflacht und verbreitert (dorsiventral), dann sind auch die Blattkissen mässig gewölbt und, worauf es besonders ankommt, der Axe parallel überall gleich hoch erhaben, von der Basis des definitiven Blattes, resp. vom Blattstiel deutlich abgesetzt. Solche Blätter und Blattkissen findet man bei Abietineen, Taxus u. a.

2. Eine andere Form der Blattkissen besteht dort, wo die Blattspreiten von den Seiten zusammengedrückt, also median oder radial (nicht transversal) verbreitert und abgeflacht erscheinen. Diese Form ist seltener, bei Cryptomeria japonica und Araucarien (A. excelsa, A. Bidwilli) zu finden. Die untere scharfe Kante der seitlich stark

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0452-4

zusammengedrückten Blattspreite geht (z. B. bei Cryptomeria japonica Fig. 2 *ef*) allmählich in flachem Bogen in die ebenso scharfe, sich gegen das nächst untere Blatt allmählich senkende mittlere Längskante des Blattkissens über, so dass man nicht sagen kann, wo die Blattspreite aufhört und das Blattkissen anfängt. Es ist ohne Weiteres klar, dass hier die Blattbasen die ganze Axe bedecken, wie bei Blättern auf einer Axe aus gestauchten Stengelgliedern, obzwar sich die Stengelglieder auch hier beträchtlich gestreckt haben.

Aus dem Befunde der obersten jüngsten Blätter lässt sich ferner schliessen, welche Veränderungen mit den Blättern während ihrer Entwickelung vor sich gegangen sind. Diese jungen Blätter sind noch deutlich dorsiventral, auf der Innenseite, wie die Querschnitte Fig. 2 *gh* zeigen, abgeflacht, selbst etwas rinnig, auf der Unterseite mit stumpferer Mittelkante. Diese Blätter sind zwar aussen zur Basis gewölbt (Fig. 2 *g*) sitzen mit zwar breiter, doch noch nicht vorgezogener Basis der Axe ohne merkliches Internodium auf. An tieferstehenden Blättern hat sich die Oberseite mehr vorgewölbt, die Rückenkante ist schärfer geworden (Fig. 2 *h*), die äussere Basis ist schon etwas herabgezogen. Bilateral wird das Blatt schliesslich dadurch, dass die Rückenkante scharf und vorspringend sich gestaltet, wobei die ebenfalls bilaterale Basis zu einer längeren Blattspur vorgezogen wird. Zugleich hat sich auch die Innenseite zu einer stumpferen Kante vorgewölbt und musste sich natürlich auch die obere Basis mit der Axe entsprechend strecken (Fig. 2 *f*). Die ursprünglichen Blattränder verlaufen dann rippenartig auf beiden Seiten des bilateralen Blattes in die Ränder des Blattkissens (*ef*). Ueber der eigentlichen oberen Blattbasis ist dann auch noch eine, zwar sehr kurze und schwach markirte, spitz geendigte obere Blattspur zwischen den absteigenden Blattkissen zweier höherstehenden Blätter bemerkbar. Dieselbe dreieckige zugespitzte Blattspur sieht man wie bei der Fichte auch über dem Achselspross (*l*), woraus folgt, dass dieser hier ebenfalls auf der vergrösserten aufsteigenden Blattspur entspringt.

In den botanischen Gärten wird auch eine Cryptomeria elegans cultivirt, welche man dem Ansehen nach für eine eigene Art halten möchte, welche aber nach dem Zeugniss der Dendrologen nur eine stabil gewordene Jugendform der C. japonica vorstellt, wie solche auch bei anderen Coniferen (z. B. als Retinispora) vorkommen. Dieselbe besitzt viel feinere Zweige und flache, dorsiventrale, schmale, fast fadenförmige Blätter, deren Mediane, wie der Durchschnitt Fig. 2 *n* zeigt, auf der Oberseite von einer feinen Rinne, auf der Unterseite

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0453-0

von einer feinen rippenartigen Kante durchzogen sind. Die Blattkissen verlaufen von unten bis zur Blattbasis parallel der Axe, erscheinen daher fast unter einem rechten Winkel von der Blattspreite abgesetzt (Fig. 2 *m*). Es sind also die Blätter und Blattspuren dieser interessanten Form nach dem vorigen Typus, wie bei einer Abietinee oder bei Taxus gebildet. Dass diese Blattkissen wie die der Normalform von den gestreckten Blattbasen herrühren, beweist ohne Weiteres der genetische Zusammenhang beider Formen, sowie auch das gleiche Verhalten der jüngsten Blätter unter dem Vegetationspunkt.

Bei Thujopsis dolabrata und anderen Cupressineen findet man die beiden Blattformen auf demselben Zweige beisammen. Die Zweige von Thujopsis sind flachgedrückt, deren Blätter dimorph, nämlich auf den breiten Flächen zwei Reihen Blätter vom ersten Typus, dorsiventral, auf den schmalen Kanten zwei vom zweiten Typus, von den Seiten zusammengedrückt, bilateral, mit sehr schmaler Oberseite. Die Blattspur dieser Blätter wird hier noch deutlicher als bei Cryptomeria vom unteren Theile des Blattes gebildet, so dass es aussieht, als seien diese Blätter mit ihren oberen Schmalseiten über ihre halbe Höhe hinauf der Axe angewachsen. Die kurze Spreite der Flachblätter geht mit einem sanft geschweiften Bug in die der Axe parallele Blattspur über. Hier möchte die Ansicht Delpino's (resp. Gaudichaud's), auf die Tobler nach der Schultradition sehr von oben herabsieht, dass die verwachsenen Blätter die Axe bilden, wirklich annehmbar erscheinen.

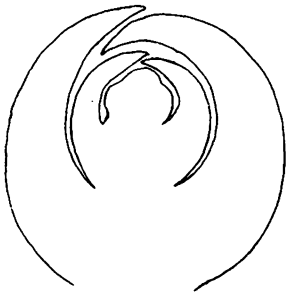


Fig. 3. Thujopsis dolabrata. Längsschnitt des Axenscheitels und der Flachblätter.

Goebel hat bereits in Bot. Ztg. 1886 Taf. V Fig. 14 einen Längsschnitt durch einen Zweig und seinen Vegetationspunkt gegeben und damit das Vereintwachsthum der Blattbasen mit der Axe erläutert. Hier möge noch ein Längsschnitt (den ich vom Assistenten Docenten Dr. B. Němec anfertigen liess),[1]) durch die Endknospe im Winter, und zwar durch die Paare der Flachblätter, Platz finden, welcher den vollkommenen Contact dieser jungen Blätter zeigt (Fig. 3). Nur das oberste Blatt links unter dem ziemlich flachen Axenscheitel erscheint durch ein kurzes Axenintervall von dem darunter stehenden Blatte

1) Ich selbst bin leider durch die Unzulänglichkeit meiner am Staar operirten Augen zur Anfertigung mikroskopischer Schnitte unfähig geworden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0454-5

getrennt, ganz ähnlich wie das oberste Blatt (und dann noch die zwei tiefer folgenden Quirlblätter) von Juniperus communis in Tobler's Fig. 8. Tobler hält das Intervall für ein Internodium und will damit den axilen Ursprung des Rindengewebes der Internodien beweisen. Es ist das aber nur ein von dem Blatte noch unverbrauchter Theil des Axenscheitels, ein „Entwickelungsfeld" dieses Blattes. Das diesem opponirte Blatt unserer Fig. 4 hat bereits das ganze Entwickelungsfeld verbraucht und steht darum im Contact mit dem darunter befindlichen Blatt. Auch in Tobler's Fig. 8 besteht bereits Contact zwischen den unteren entwickelten Blättern, der weiterhin nur durch congenitale Streckung der Blattbasen mit der Axe gelöst werden kann. Damit wird Tobler's gegen die Berindungstheorie ins Feld geführter Hauptbeweis hinfällig.

Die ungleiche Entwickelung der beiden Blätter des obersten Quirles deutet darauf hin, dass dieselben nicht gleichzeitig angelegt worden, und dies würde zur Bestätigung der von mir mehrfach ausgesprochenen Ansicht dienen, dass die quirlige Blattstellung bei den Metaphyten aus der spiraligen hervorgegangen ist. Die Cupressineen sind darum in dieser Hinsicht für fortgeschrittener zu halten als die Taxodieen und die Abietineen.

Von der Mittheilung des Längsschnittes durch die bilateralen Blätter der Knospe von Thujopsis kann ich Abstand nehmen, weil derselbe ganz ähnlich dem der Fig. 3 ist, da in der Knospe der Unterschied der dimorphen Blätter noch nicht so gross ist, wie auf dem entwickelten Zweige. Nur erscheint dort der Axenscheitel höher, weil der oberste Blattquirl dort zwischen die beiden obersten Quirle der Flachblätter in Fig. 3 fällt.

Ich bin übrigens in der Lage, noch weitere mikroskopische Längsschnittsbilder nach Präparaten von Dr. Němec, mit dem Zeichenapparate gezeichnet und von mir verkleinert, von Taxus baccata, Picea excelsa und Abies pinsapo vorzuführen.

Fig. 4 *A* stellt den Längsschnitt durch den oberen Theil einer Winterknospe (im Februar) von Taxus baccata dar. Das jüngste Blatt b_1, unter dem flachen Axenscheitel nur wenig vorgewölbt, ist in der That, wie Tobler es fand, durch einen deutlichen Axentheil von dem darunter durchschnittenen Blatte b_3 getrennt, dagegen hat sich die gleiche Axenpartie unter dem Blatte b_2 bereits mehr in die Basis dieses Blattes erhoben, die nach abwärts folgenden viel grösseren Blätter sitzen bereits alle mit breiter (resp. hoher) Basis im vollen Contact, durch scharfe Winkel von einander getrennt, der Axe auf.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0455-1

Das scheinbare Internodium des jüngsten Blattes ist also abermals kein wahres Internodium, sondern nur ein „Entwickelungsfeld", welches dazu bestimmt ist, im Blatte aufzugehen. Die Internodien entstehen erst unterhalb der tieferstehenden grösseren Blätter, deren Basen wieder mitgestreckt werden. Am entwickelten Zweige sind die Blattpolster wohl entwickelt, der Axe parallel laufend, mit scharfen Rändern, welche in die Ränder des Blattstiels sich fortsetzen.

Ein Längsschnitt durch den Axenscheitel einer anderen Knospe (Fig. 4 *B*) zeigt den Scheitel höher gewölbt und die zwei jüngsten Blätter des Schnittes nach abwärts ausgeschweift verlaufend. Das allerjüngste Blatt ist in diesem Schnitt wahrscheinlich nicht getroffen worden. Es ist wohl wahr, dass die jüngsten Blätter, welche ihr Entwickelungsfeld unlängst in sich aufgenommen haben, jenen älteren Blättern, deren Basis am Internodium sich hinabzieht, ganz ähnlich sehen, aber die zwischenliegenden im Contact befindlichen Blätter belehren uns über den verschiedenen Hergang bei der Bildung dieser zweierlei Blätter.



Fig. 4. Taxus baccata. *A B* Längsschnitte durch zwei Winterknospen. $b_1 b_2 b_3$ Reihenfolge der durchschnittenen Blätter von oben nach unten.

Sodann stellt Fig. 5 (Reichert Obj. 4 Oc. 2) einen Längsschnitt (Mikrotomschnitt) durch eine Winterknospe der Fichte dar, welche im Frühjahr (April) bereits die Knospenschuppen durchbrochen und im unteren Axentheil sich schon merklich gestreckt hat. Die obersten Blattanlagen, deren jüngste b_1 fast noch meniskenförmig, stehen vollkommen im Contact, zur Zeit keine Spur einer freien Axenoberfläche zwischen sich lassend; die Basen der tieferstehenden Blätter haben sich aber mit der Axe nach abwärts mehr oder weniger gestreckt und damit hat die Bildung der hinabsteigenden Blattspuren (Blattkissen) begonnen, von denen die des Blattes b_5 (des von oben fünften der durchschnittenen Blätter) deutlich der Axe parallel verläuft und durch einen geschweiften Bug vom eigentlichen Blatte sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0456-7

abhebt. Der Längsschnitt besitzt eine frappante Aehnlichkeit mit dem von Selaginella des Hofmeister'schen Werkes, auch mit denen von Equisetum, von der verschiedenen Blattstellung natürlich abgesehen.

Hiernach unterliegt es keinem Zweifel, dass sich die Blattbasen, während die Axe sich streckt, an der Bildung der Blattkissen betheiligen. Aber in welchem Maasse? Es erscheint geboten, bei den Abietineen, deren Winterknospen sehr reichblätterig sind, jüngere Entwickelungszustände zu untersuchen, um über die Bildung der Blattkissen völlig ins Reine zu kommen. Jost hat einen Längsschnitt durch eine Knospe mit eben (Anfang Juli) angelegten Blättern von der Fichte in Fig. 12 und von einer etwas älteren Winterknospe, vom November, von Abies pinsapo Boiss. in Fig. 17 seiner Tafel mitgetheilt. Man sieht überall zwischen den Blattanlagen Intervalle der Axe, aus welchen mehr oder weniger vorgewölbte, doch ziemlich flache Höcker sich erheben, welche gegen das über ihnen stehende Blatt meist ansteigend, etwa wie in unserer Fig. 1 *c d*, in dessen Basis übergehen, theilweise aber, bei A. pinsapo, von dem darüberstehenden Blatte auf dem Axenscheitel, sogar durch einen scharf einspringenden Winkel völlig getrennt, nur mit dessen Basis sich berührend, angetroffen werden.

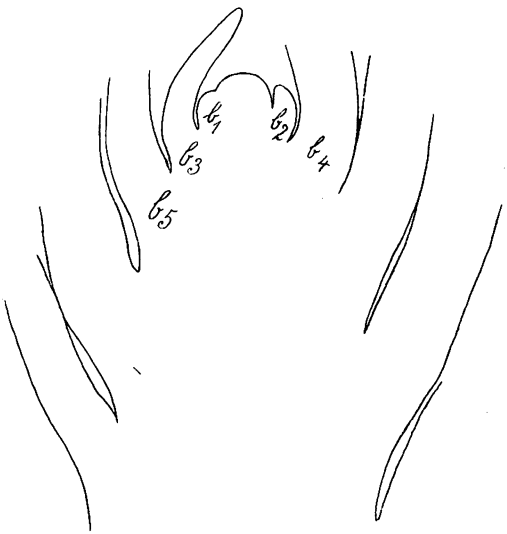


Fig. 5. Picea excelsa. Längsschnitt eines die Winterknospe durchbrechenden sich streckenden Frühlingstriebes. b_1 b_2 b_3 b_4 b_5 Reihenfolge der durchschnittenen Blätter.

Ich habe nach Durchschnitten von Dr. Němec geschlossene Winterknospen von Ab. pinsapo und von der einheimischen Weisstanne im Januar und Februar des heurigen überaus milden Winters untersucht. Fig. 6 stellt in *A* einen halben Längsschnitt, in *B* einen Tangentialschnitt von A. pinsapo dar. Auf dem Längsschnitt sieht man immer je zwei Blattdurchschnitte über einander im vollkommensten Contact, zwischen je zwei Paaren aber die axilen Lücken mit schwach (schwächer als in Jost's Fig. 17) vorgewölbten Erhöhungen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0457-3

Die Regelmässigkeit im Abwechseln der Blattpaare und Lücken lässt schon darauf schliessen, dass nur ein Theil der Lücken durch den Schnitt getroffen wurde. Der Tangentialschnitt Fig. 6*B* lässt dies anschaulichst erkennen. Man sieht dort die 3., 5., 8., 13., 21. Reihen, der Längsschnitt in *A* ging durch eine 21. Reihe (Linie *a a*), anscheinend Orthostich; er schneidet die Blätter 0, 8, die Lücke zwischen Bl. 13 und 16, dann 21, 29, die Lücke zwischen 34 und 37 u. s. f. Die Bezifferung ist auch in Fig. 6*A* eingetragen: es stehen im Längsschnitt über einander Blatt 0, 8 — 21, 29 — 42, 50 — 63, 71. Es sind also die ungefähr rhombischen Querschnitte an der Insertionsbasis der Blätter[1]) nach Fig. 6*A* mit ihren vier Seiten oder doch wenigstens in den 8. Zeilen unter einander im vollkommenen Contact, in den 13. Zeilen aber, z. B. in Linie *bb*, liegen zwischen den Blättern die mit ihnen gleich hohen Axenintervalle.

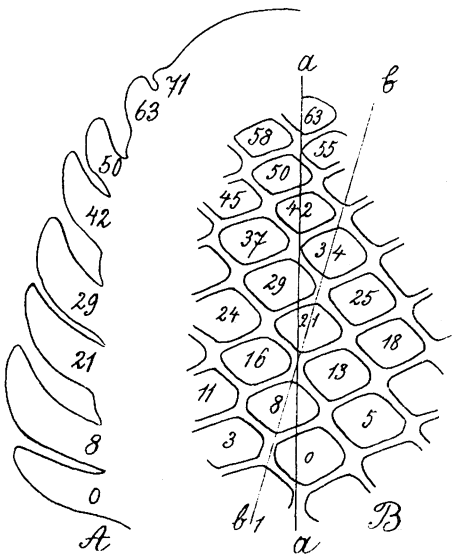


Fig. 6. Abies pinsapo. *A* halber Längsschnitt, *B* Tangentialschnitt der Winterknospe.

Was sind nun diese Intervalle? Sind es Entwickelungsfelder der Blätter, denen sie ganz ähnlich sehen (man vergl. Fig. 3 u. 4), oder sind es Internodien und die Vorwölbungen Anfänge von Blattkissen? Entwickelungsfelder im gewöhnlichen Sinne können es nicht sein, denn ihre Vorwölbungen können von den Blättern nicht aufgebraucht werden. Wenn es aber Blattkissen sind, so weichen sie von anderen Blattkissen dadurch bedeutend ab, dass sie frühzeitig, lange vor der Streckung der Knospenaxe, und nicht aus den Blattbasen, sondern aus den axilen Zwischenräumen entstehen.

Diesmal hat also Tobler recht, wenn er sagt, die Fig. 17 von Jost erwecke entschieden den Eindruck, als ob man es hier mit hervorgewölbten Axenpartien („Internodien") zu thun habe, und Jost selbst gibt zu (l. c. pag. 217), dass es sich da wirklich „um eine Vor-

1) In Fig. 6*B* ist natürlich dieser Contact nicht sichtbar, weil die Querschnitte der Blätter mehr oder weniger über der Insertionsbasis liegen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0458-8

wölbung aus dem Stamm heraus handelt", wie das die (dort auspunktirte) Stammcurve, welche sämmtliche obere Blattansätze mit einander verbindet, deutlich zeigt. Anderseits aber weist Jost darauf hin, dass das Polster unter der Blattbasis, wenn die Knospenaxe sich streckt, wie bei der Fichte langgestreckt erscheint, und dass also auch bei A. pinsapo eine Gliederung des Blattes in Blattkissen und Blattlamina eintritt.

Darin scheint ein Widerspruch zu liegen, denn wie kann das Blattkissen einmal aus der Blattbasis und dann wieder aus der axilen Lücke entstehen? Jost hat zwar in der eben erschienenen zweiten Abhandlung über die Theorie der Verschiebung, Bot. Ztg. 1902, H. 2, in die Stelle „Vorwölbung aus dem Stamm" einen anderen Sinn gelegt, doch aber ist sie auch nach dem strengen Wortlaute ebenso richtig wie der Ursprung aus der Blattbasis. Der scheinbare Widerspruch klärt sich aber in folgender Weise auf.

Man muss das Knospenstadium der Fig. 6 *B* mit dem fertigen Zustand des daraus erwachsenen Zweiges vergleichen. Ich wähle dazu einen Zweig der Fichte (Fig. 2 *d*), weil bei sonst gleichen Verhältnissen die Blattkissen dieser Art scharf getrennt erscheinen, während sie bei Abies pinsapo, wie bei den Tannen überhaupt, in der Jugend schwach, im erwachsenen Zustand infolge ausgleichenden Dickenwachsthums der Axe gar nicht mehr hervortreten.

Man sieht sogleich, dass die Lücke zwischen den Blättern 5 und 8, durch welche Blatt 13 von Bl. 0 in Fig. 6 *B* getrennt wird, dem (oft stark) verschmälerten unteren Theil der Blattspur des Blattes 13 in Fig. 2 *d*, welche zwischen den Blattkissen von Blatt 5 und 8 liegt, genau entspricht. Aber gleichzeitig nimmt man wahr, dass der obere breite Theil des Blattkissens einen anderen Ursprung haben muss, nämlich aus der gestreckten Basis des Blattes 13 selbst. Denn diese Blattbasis, wie die eines jeden Knospenblattes, steht im Ruhezustand der Knospe, wie Fig. 6 *A* zeigt, mit ihrer Unterseite am Grunde im genauen Contacte mit den oberen Seiten der Blätter 5 und 8, von denen das Blatt 13 durch Streckung der Axe nicht anders entfernt werden kann, als durch gleichzeitige Streckung seiner unterseitigen Blattbasis.

Nunmehr wird der Ursprung und die Entstehung der Blattkissen bei Picea, Abies und wohl allen Abietineen vollkommen klar. Die Blattkissen haben hier einen gemischten Ursprung, im unteren Theile aus der Axe, im oberen breiten Theile aus der Blattbasis. Der untere Theil wird schon frühzeitig in der jugendlichen Knospe im

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0459-7

Sommer angelegt und verharrt fast unverändert bis zum nächsten Frühjahr, der obere bildet sich erst beim Auswachsen der Knospe und bei der Streckung der Axe, wie anderwärts die Blattspuren sich bilden. Der schärfere Winkel, der zwischen dem axenbürtigen Blattkissen und der Blattbasis in der Knospe anfänglich besteht, wird beim weiteren Längenwachsthum des Zweiges ausgeglichen.

Der genetische Unterschied beider Theile des Blattkissens scheint hiernach sehr gross zu sein, verringert sich aber durch folgende Erwägung. Das primäre Kissen in der Knospe hängt, obzwar aus dem axilen Intervall hervorgegangen, bald mehr oder weniger hoch, deutlich mit der Rückseite des supraponirten Blattes zusammen, wie es unsere Fig. 6 *A* und z. Th. auch Jost's Fig. 12 und 17 zeigen. Es erscheint also wie eine fersenartige Verlängerung der Blattbasis nach abwärts, wie ein Zuwachs derselben aus der Axe in deren radialer Richtung, hierdurch von dem die Verdickung des Blattes sonst verursachenden Zuwachs sich unterscheidend. Wenn dann, sobald die Axe sich zu strecken beginnt, aus dieser Blattferse der untere Theil des definitiven Blattkissens entsteht, so steht doch auch dieser in einer genetischen Beziehung zur Blattbasis und es stellt sich das ganze Blattkissen als ein einheitliches Gebilde dar. Dieser Auffassung entspricht auch die sonst etwas räthselhafte, halbschematische Fig. 8 von Picea excelsa bei Jost.

Zuletzt sei noch auf den Radialschnitt durch den Nadelkranz unter der Endknospe der Fichte (Fig. 2 *b*) hingewiesen, welcher aus denselben Rhomben wie in Fig. 6 *B* besteht, Durchschnitten von Blättern, deren Basen, besonders die der oberen, sich nur wenig als Blattkissen gestreckt haben.

Längsschnitte durch die Winterknospe von Abies pectinata zeigten mir dasselbe wie die von A. pinsapo, nämlich dieselben Lücken und primären Blattkissen zwischen den Blättern, weshalb ich eine weitere Besprechung derselben sparen kann.

Auch die mikroskopische Untersuchung guter Mikrotomschnitte der Scheitelregion der Coniferen hat ergeben, dass die Blattkissen ganz oder doch zum grösseren oberen Theile (Abietineen) aus der sich streckenden Blattbasis hervorgehen, nur bei den Abietineen, soviel mir bisher bekannt, im unteren Theile auch aus der interfoliaren Axe ihren Ursprung nehmen.

5. Angiospermen.

Bei den Angiospermen findet man dieselbe Bildung der Blattspuren wie bei den Pteridophyten und Coniferen wieder, wenn die-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0460-8

selben auch meistens nicht als Blattkissen vorspringen wie bei den letztgenannten. Die nachstehenden Mikrotomschnitte, ebenfalls von Dr. Němec angefertigt und mit der Camera gezeichnet, mögen es beweisen.

Zuvor will ich aber noch bemerken, dass ein Längsschnitt durch die obere Sprosspartie von Casuarina, den ich gesehen habe und den schon Hofmeister als Beleg zu seiner Berindungstheorie aufführt, im Wesentlichen (natürlich mit Ausnahme der segmentirenden Terminalzelle) mit dem von Equisetum übereinstimmt, weshalb ich von einer Zeichnung desselben absehe.

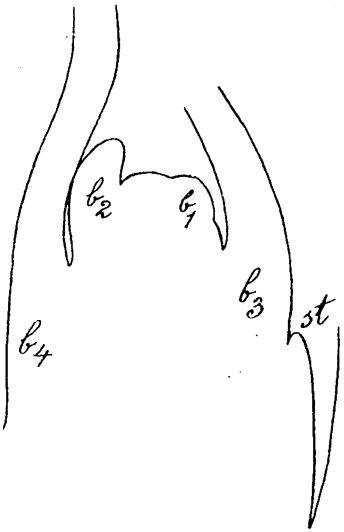


Fig. 7. Salix purpurea. Längsschnitt durch den Axenscheitel. b_1 b_2 b_3 b_4 aufeinander folgende Blätter des Durchschnitts.

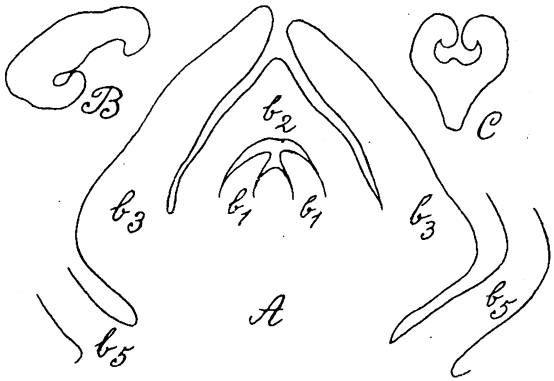


Fig. 8. Fraxinus excelsior. *A* Längsschnitt durch die Winterknospe, $b_1 b_2 b_3 b_5$ decussirte Blattpaare in absteigender Reihenfolge. *B C* zwei Blattquerschnitte mit Anlage der Blättchen aus dem Querschnitt einer solchen Knospe.

Fig. 7 ist ein Längsschnitt durch die Scheitelregion von Salix purpurea. Der Vegetationspunkt ist hier sehr flach, unter dem jüngsten Blatt b_1 befindet sich ein scharf abgesetztes offenbar freies Stück des Axenscheitels, welches wieder sehr an das der Fig. 4 und der Tobler'schen Fig. 5 von Taxus erinnert und welches ohne weitere Orientirung auch wieder für ein ursprünglich axiles Internodium gehalten werden könnte. Es ist das aber zweifellos ein vom Blatt b_1 noch unverbrauchter Theil des Axenscheitels, welcher demnächst von diesem Blatt zu seinem Dickenwachsthum verwendet worden wäre. Denn schon das nächst tiefere Blatt b_2 grenzt ohne Spur einer freien

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0461-4

Axe mit ganz spitzem Winkel an das darunter stehende Blatt an, dessen Basis wie die der übrigen Blätter sich bereits als Blattspur beträchtlich gestreckt hat und damit der Axe wieder anheim fiel. In *st* ist die Stipula nebst Blattspur eines durch den Schnitt sonst entfernten Blattes.

Eigenthümlich ist der Längsschnitt durch eine noch geschlossene Winterknospe von Fraxinus excelsior (Fig. 8*A*). Die decussirten Laubblätter sind innerhalb der nicht mehr mitgezeichneten Schuppenblätter in fünf Paaren vorhanden, davon das oberste Paar b_1, das dritte und fünfte von oben b_3 b_5 median durchschnitten, von den Paaren b_2 b_4 das vordere Blatt durch den Schnitt entfernt, das hintere Blatt b_2 kappenförmig erscheinend. Die drei obersten Paare stehen im lückenlosen Contact, in einer breiten horizontalen Ebene inserirt, der Vegetationspunkt ist verhältnissmässig klein, kurz conisch. Die Blätter b_3 bilden bereits eine wulstig vorspringende Blattspur, die Axe ist unter ihnen und unter den in der Figur nicht sichtbaren Blättern b_4 stark contrahirt. Sollen später die oberen Blattpaare durch Streckung der Axe von einander entfernt werden, so müssen auf den Internodien Blattspuren wie von den Blättern b_3 gebildet werden. Also auch hier ist die Berindung der Stengelglieder durch die Blattspuren unzweifelhaft.

Die in Fig. 8 beigegebenen Querschnitte *B C* der Blätter b_3 b_2, einem ganzen Querschnitt einer zweiten Knospe entnommen, zeigen die Bildung der Seitenblättchen.

Man vergleiche mit dem Längsschnitt von Fraxinus die sehr ähnliche Fig. 118 im Lehrb. von Sachs, 4. Aufl., zu Helianthus annuus, sowie Fig. 129 zu Clematis, beide mit ebenfalls decussirten Blättern, und man wird nunmehr auch in diesen Bildern die Berindung des Stengels durch die Blattbasen erkennen. Die Fig. 144 ebendort, zu Coriaria myrtifolia gehörig, macht auch denselben Eindruck.

Von den Pflanzen mit umfassenden, scheidigen Blättern ist bisher nur von Zea mais die Scheitelregion untersucht worden. Schon Sachs führte (neben Chara), den Mais als Beispiel dafür an, dass „die Internodien schon der ersten Anlage nach vorhanden sind, indem die consecutiven Blätter oder Blattquirle in merklichen Höhenabständen über einander auftreten". Auch Tobler fand die jüngste, noch uhrglasförmige Blattanlage von dem darunter stehenden, bereits scheidigen Blatte durch ein „Internodium" schon ursprünglich getrennt. In Ermangelung eines eigenen Beobachtungsmaterials werde ich mich an die Bilder der genannten Autoren halten. Dem Längsschnitt Tobler's (Fig. 4) fehlt gerade das Wichtigste, der Anschluss an ältere

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0462-9

Blätter. Viel besser und lehrreicher sind die Bilder von Sachs (l. c. Fig. 117 *A* und *B*). Das jüngste Blatt in *A* mit seinem (vermeintlichen) Internodium erinnert stark an das jüngste Blatt mit seinem „Entwickelungsfelde" von Taxus baccata und Salix purpurea unserer Fig. 4 und 7. In *B* (von Sachs) ist das „Internodium" bereits verschwunden, denn die jüngste Blattanlage reicht bereits hinab bis zur Achselknospe des dritten Blattes *b''*, welche (nach der punktirten Contur der Blattscheide des zweiten Blattes *b'*) nicht etwa aus dem „Internodium", sondern unter ihm entsprungen ist. Ferner steht das dritte Blatt unmittelbar ohne ein zwischenliegendes Internodium über einem vierten Blatt *b'''*. Wirkliche Internodien können zwischen allen diesen Blättern nur durch eine Streckung der Blattbasen (die bereits am untersten Blatte anfängt) zugleich mit der Streckung der Axe und Berindung der letzteren durch die Blattbasen sich einschieben. Das scheinbare Internodium unter dem jeweils jüngsten Blatte ist also noch gar kein Internodium, sondern nur ein zur Zeit noch unverbrauchter Rest des Axenscheitels, womit die auf dieses Internodium gestützte Ansicht von Sachs und von Tobler fällt.

Ganz besonders sicher glaubt Tobler den Beweis der Behauptung, dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe sei, bei Elodea und anderen Wasserpflanzen (wie Hippuris) geführt zu haben. Er gibt in Fig. 1 eine Scheitelansicht von Elodea canadensis. Schönere und deutlichere Bilder findet man auf der Wandtafel XXX von Kny. Man ersieht aus denselben, wie die ersten, mit einer sich vorwölbenden Zelle beginnenden Blatthöcker sich alsbald tangential verbreitern, quergestreckte Protuberanzen bildend. Die regelmässig alternirenden Quirle sind bekanntlich dreiblätterig, an Zweiganfängen auch nur zweiblätterig; die Blattanlagen an den oberen Quirlen am Axenscheitel sind noch durch Lücken des Axenscheitels getrennt. Zwischen den übereinander (in Orthostichen) stehenden Blättern zweier supraponirten Quirle liegt immer ein freies Intervall des Axenscheitels, dessen Höhe etwa der Dicke der Blätter gleichkommt. Diese Lücke hält wieder Tobler für ein nacktes Internodium, dessen Contur mit der sog. Stammcurve natürlich zusammenfällt. Allein in diese Lücken reichen von beiden Seiten die Seitentheile je zweier Blätter eines alternirenden Quirles hinein, so dass nur unter der Mediane jedes Blattes eine Axenlücke übrig bleibt. Zwischen den Blättern der aufeinanderfolgenden Quirle, in den Parastichen, herrscht seitlicher Contact.

Allein in den tieferstehenden, älteren Quirlen, die ich an der lebenden Pflanze allein untersucht habe, berühren sich die drei Blätter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0463-5

nicht nur, sondern sie greifen sogar mit den Rändern etwas übereinander. Diese Berührung und dieses Uebergreifen kann nur auf Kosten der erwähnten Stammlücken vor sich gehen, d. h. die Blattbasen verbreitern sich noch derart, dass die freie Stammoberfläche in ihren Rändern aufgeht. Jene Lücken sind also wiederum keine Internodien, sondern Entwickelungsfelder, die von den Blättern aufgebraucht und ausgefüllt werden.

Ich habe aber auch noch eine andere Art der Gattung, die Elodea densa näher untersucht und Herr Dr. Němec hat auf meine Veranlassung auch Mikrotomschnitte gemacht und gezeichnet, welche die fraglichen Verhältnisse vollständig aufklären. Die Art ist viel stattlicher, ihre Quirle sind vier- und fünfblätterig und die Blätter decken sich im selben Quirle an der Basis mit noch breiteren Randtheilen, die Quirle sind also wie bei der vorigen Art nicht ganz vollkommen. Eine mächtige, ungemein reichquirlige und reichblätterige Laubknospe aus dicht gedrängten Quirlen bildet den Abschluss des Stengels.

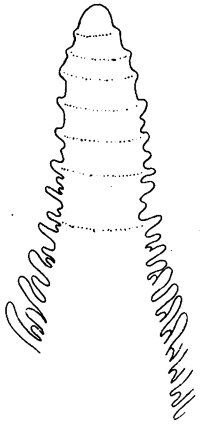


Fig. 9. Elodea densa. Längsschnitt durch den langen Axenscheitel.

Der ungemein lange, mit zahlreichen Quirlen junger kleiner Blätter besetzte Axenscheitel ist in Fig. 9 dargestellt. Die obersten supraponirten Blattquirle lassen wie bei E. canadensis zwischen den annähernd median durchschnittenen, Orthostiche bildenden Blättern grössere Axenintervalle erblicken, tiefer unten erscheinen aber zwischen den Blättern der Orthostiche statt der Lücken je 1—2 kleinere Blattquerschnitte eingeschaltet. Das rührt davon her, dass die Blätter der betreffenden Quirle sich mittlerweile verbreitert haben und mit den Rändern zusammentreffen oder übergreifen, was Fig. 10 *A*, ein Tangentialschnitt über den Blattbasen klar zeigt. Ein Schnitt in der Linie *aa* wird die Blätter des Orthostiches und, je nachdem, den Randtheil einer oder beider zwischenliegenden Blätter treffen. Die Blätter verschiedener Quirle stehen dann in vollkommenem oder fast vollkommenem Contact. Diesen Contact zeigt auch der Längsschnitt durch noch tieferstehende, grösser entwickelte Blätter in Fig. 10 *B*. Man sieht dort in den früheren Lücken zwischen den median durchschnittenen Blättern *bb* des Orthostichs, in welche Gefässbündel eintreten, die eingeschobenen, einander deckenden Blattränder der alternirenden Quirle. In Fig. 10 *C* ist schliesslich ein Längsschnitt des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0464-1

Stengels nach der Linie *bb* in Fig. 10 *A*, geführt durch die supraponirten Seitentheile der Blätter alternirender Quirle und durch die bekannten Squamulae (oder Stipulae) intravaginales *st*, und zwar aus einer noch tieferen Region, wo bereits der Stengel sich zu strecken

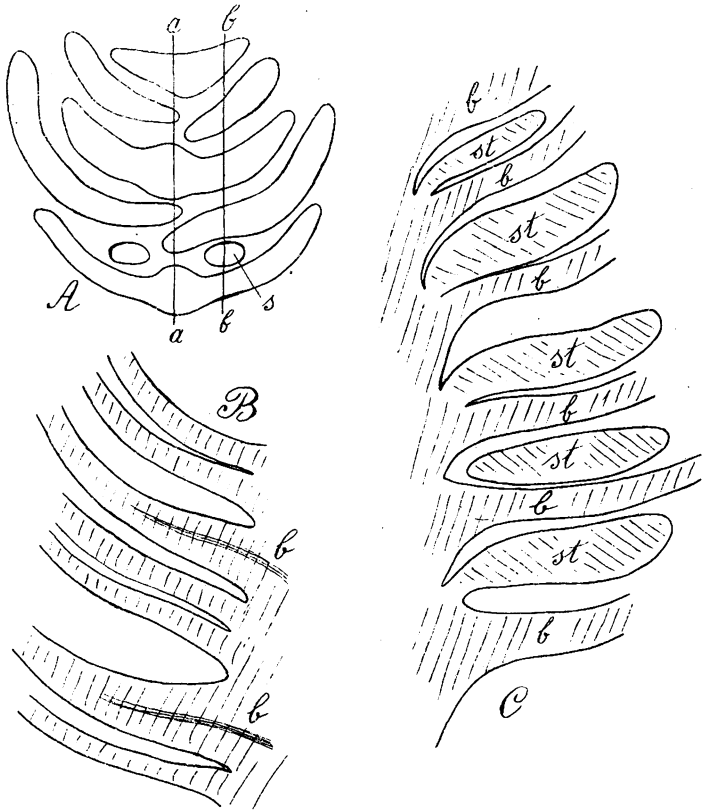


Fig. 10. Elodea densa. *A* Tangentialschnitt durch Blätter von fünf Quirlen am Axenscheitel, *s* squamulae intravaginales; *B* Längsschnitt einer tieferen Partie des Axenscheitels, nach der Linie *aa* in *A*, *bb* Blätter eines Orthostichs, dazwischen über einander greifende Blattränder aus alternirenden Quirlen; *C* Längsschnitt einer noch tieferen Partie nach der Linie *bb* in *A*, mit beginnender Abwärtsstreckung der Blätter längs der Axe, *st* squamulae intravaginales.

und die Quirle aus einander zu rücken anfangen. Man sieht deutlich, wie die unteren Basen der Blätter auf den sich einschiebenden Stengelgliedern, deren Wachsthum folgend, herabgezogen werden.

Auch das „beste Object" zum Nachweise der Stammbürtigkeit der Stengelrinde, Elodea, liefert diesen Nachweis nicht, weil die vermeintlichen nackten Internodien der jüngsten Blätter als blosse, später

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0465-7

verschwindende Entwickelungsfelder zwischenliegender Blätter sich erweisen, die wahren Internodien aber erst viel tiefer und viel später, nur unter nothwendiger Theilnahme der Blattbasen, auftreten.

Im Wesentlichen gleich wie Elodea verhält sich Hippuris, obzwar als dicotyle Pflanze von ersterer verwandtschaftlich weit entfernt. Der Längsschnitt Fig. 11 *A* stimmt im Ganzen mit dem der Tobler'schen Fig. 3 überein, die Bewerthung desselben Objectes ist meinerseits wieder eine andere. Im oberen Theile des Axenscheitels ist rechts ein Orthostich mit den zwischenliegenden Lücken, links sind unterhalb einer solchen Lücke die Randtheile aller alternirenden Quirle

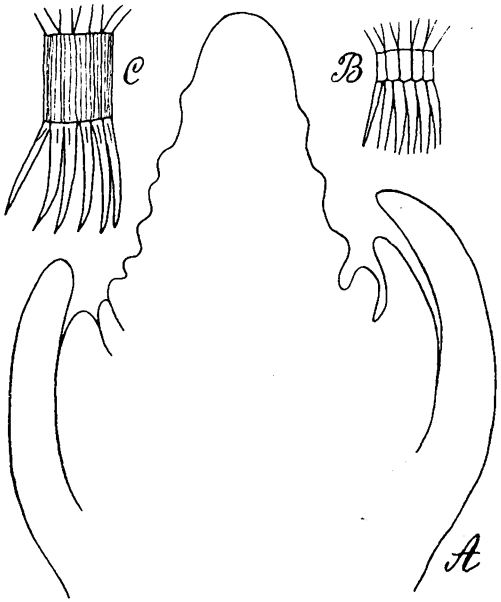


Fig. 11. Hippuris vulgaris. *A* Längsschnitt durch den Axenscheitel. *B C* jüngeres und älteres Internodium zwischen zwei Quirlen.

durch den Schnitt getroffen. Die weiter erwachsenen Blätter der unteren Quirle stehen bereits im vollkommensten Contact über einander, der in tieferer Stengelregion nur durch Verlängerung der Blattbasen nach abwärts gelöst werden kann. Die von den Blattbasen sich herabziehenden, rippenförmigen Blattspuren zwischen noch wenig durch kurze Internodien von einander getrennten Quirlen sieht man ähnlich den Blattkissen der Coniferen durch Furchen getrennt. (Fig. 11 *B*.) Indem aber auf älteren längeren Internodien die verbreiterten Blattspuren selbst wieder längs berippt werden, erscheinen diese (zusammengesetzten) Internodien zuletzt gleichmässig vielrippig. (Fig. 11 *C*.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0466-3

Alle hier vorgeführten Pflanzen aus den verschiedensten Familien und Hauptabtheilungen des Pflanzenreiches beweisen die Richtigkeit der Hofmeister'schen Berindungslehre und haben z. Th. die bisher wenig beachtete Thatsache ans Licht gebracht, dass die Blattanlagen, wenn sie auch anfangs in merklichen Höhenabständen über vorausgehenden Blättern hervorsprossen, später durch Ausnützung des ihnen gebotenen Entwickelungsfeldes in Contact gerathen und nicht anders als durch Abgabe ihrer Basen an die Axe durch entwickelte Stengelglieder aus einander rücken können. Per inductionem kann man bis auf weiteres auf die grosse Verbreitung, ja Allgemeinheit der Berindung des Stengels durch die Blätter schliessen. Doch wird es noch weiterer Untersuchungen bedürfen, um festzustellen, ob nicht doch auch Fälle vorkommen, in denen kein Contact der jungen Blätter und auch keine Berindung der von Anfang an vorhandenen Stengelglieder stattfindet. Denn wenn bei einer Chara und allen Nitellen die Internodien unberindet bleiben können, so ist die gleiche Möglichkeit bei den Metaphyten (Gefässpflanzen) auch nicht ausgeschlossen, nur muss sie anders als in Tobler's Abhandlung factisch nachgewiesen werden. Es sind in dieser Hinsicht besonders Pflanzen mit rudimentärer Blattbildung, wie z. B. Cacteen, zu untersuchen.

Schliesslich kann ich auch das Phänomen der mit Blattflügeln am Stengel „herablaufenden Blätter", dem Tobler noch besondere Aufmerksamkeit gewidmet und das er auch entwickelungsgeschichtlich untersucht hat, nicht mit Stillschweigen übergehen. Er bestreitet die Betheiligung der Blätter bei der Bildung solcher Flügel, namentlich ein wirkliches Herabwachsen der Blattränder auf die Internodien. Er fand bei Cirsium palustre die erste Anlage eines Flügels an Internodien zwischen bereits beträchtlich grossen Blättern. Sie entsteht als senkrechter Auswuchs des Stengels in der Weise einer Emergenz und ihre Bildung schreitet nach oben und unten am Internodium fort. Die Flügel treten somit erst später mit den Rändern der Blattbasis in Berührung und Verbindung.

Ich kann mich nur an diese Angaben halten, die ich als richtig voraussetze. Aber folgt aus ihnen wirklich die völlige Unabhängigkeit der Stengelflügel von den Blättern? Tobler gibt selbst an, dass zwischen den Blattanlagen am jungen Scheitel von Cirsium Contact „in einem reichen Maasse" vorhanden ist, dass das vierte und fünfte Blatt im Profil meist noch im Contact steht. Hieraus folgt, wie nicht anders zu erwarten war, dass die ursprünglichen Blattbasen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0467-8

als Blattspuren die jungen Internodien bekleiden. Die Flügel entstehen also, wenn auch anfangs von den Rändern des eigentlichen (definitiven) Blattes getrennt und verspätet, doch aus den Rändern der Blattspuren und stammen in letzter Instanz doch von den Blattanlagen ab. Dass sie, da die Blattspuren auf den Internodien bereits dem Stengel angehören, erst auf diesem entstehen, soll damit nicht in Abrede gestellt werden.

Uebrigens bedarf es noch weiterer ontogenetischer Untersuchungen, ob nicht anderswo, z. B. bei den Boragineen, die Flügel gleich beim ersten Herabwachsen der Blattbasen im Anschlusse an die Blattränder sich zu bilden anfangen.

Die beschreibende Botanik wird aber den Ausdruck folia decurrentia, der ja nicht auf die Art und Weise der Entwickelung, sondern auf das Aussehen im fertigen Zustand sich bezieht, auch für Cirsium und ähnliche ruhig beibehalten.

Aus der ganzen Darstellung dieser Arbeit wird der aufmerksame Leser bereits es inne geworden sein, welche irrige Vorstellungen und Beurtheilungsfehler es veranlasst haben, dass eine so wohl begründete Lehre, wie die von Hofmeister in die botanische Morphologie eingeführte Berindungstheorie, wieder nicht bloss in Frage gestellt, sondern sogar als durch wiederholte Beobachtungen widerlegt hingestellt werden konnte. Zwei Vorurtheile sind es hauptsächlich: erstlich, dass die jüngsten Entwickelungsstadien, die ersten Anlagen, das morphologische Verständniss allein oder doch in erster Reihe ermöglichen, und zweitens die Vorstellung, dass „mit dem ersten Auftreten der Blattanlage am Axenscheitel bereits die Trennung von Blatt und Stamm“ stattgefunden hat, so dass von da an beide Organe für sich wachsen.

Es werden darum häufig über dem Aufsuchen der ersten Stadien die fortgeschritteneren Phasen und der fertige Zustand vernachlässigt, ohne zu bedenken, dass die ersten Anlagen oft erst durch die Verfolgung der ganzen Entwickelung verständlich werden, wenn auch wiederum vielfach der fertige Zustand ohne Einsichtnahme in die jüngeren Stadien zweifelhaft bleibt. So werden denn ohne Weiteres die Lücken am Scheitel unterhalb jüngster Blattanlagen für Internodien erklärt, ohne zu fragen, wo denn bei eingetretenem Contact der älteren Blätter die vermeintlichen Internodien hingekommen sind,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0468-4

Ebenso irrig ist die ganz willkürliche Annahme, dass die Axe (als einheitliches Gebilde vorgestellt) und ihre eben angelegten Blätter für immer von einander abgesondert wachsen müssen. Daraus wird gefolgert, die im Contact befindlichen jungen Blätter müssten dadurch von einander entfernt werden, dass die Axe zwischen ihnen sich streckt. Wie dies möglich ist, bleibt entweder dahingestellt oder es muss die unfassbare Annahme aushelfen, dass eine blosse Linie, welche an der Axe die in Contact befindlichen Blattbasen trennt, in eine messbare, wachsende Zone übergehen könne.

Wer die Absurdität einer solchen Annahme einsieht, wer von den beiden angezeigten Vorurtheilen frei bleibt oder sich befreit, und wer die leicht zu beobachtende Streckung der Blattbasen im Contact befindlicher Blätter nicht (wie bei den Equiseten) sophistisch wegzudisputiren strebt, der wird keinen Augenblick zweifeln, dass die Internodien (wenigstens der bisher darauf untersuchten Fälle) von ursprünglichen Blattbasen berindet werden, d. h. dass Stengelglied und Blatt, im Sinne meiner Sprossgliedtheorie eine morphologische Einheit bildend, auch eine Zeit lang vereint wachsen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0469-2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Celakovsky Ladislav Josef

Artikel/Article: Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. 432-465