Ueber die Ursachen der Knospenlage der Blätter.

Von

W. Arnoldi.

Obgleich sehr viele Arbeiten über Entstehung, Entwickelung und andere morphologische und biologische Eigenschaften der Blattorgane erschienen sind, bleibt bis jetzt die Frage über die Knospenlage der Blätter wenig aufgeklärt, und sind die Ursachen oder Factoren, die diese oder jene Knospenlage bedingen, noch sehr dunkel. In dieser Beziehung sind nun zwei Arbeiten von Bedeutung — die „Allgemeine Morphologie" von Hofmeister und die Untersuchungen von Diez „Ueber die Knospenlage der Laubblätter", Flora 1887.

Im Absatze 14 seines Werkes bespricht Hofmeister die Knospenlage der Blätter und gibt folgende Definition der Knospenlage und der ihr folgenden Entfaltung der Blätter: „Die Blattgebilde zeigen auf früheren Stufen der Entwickelung sehr allgemein ein anderes Verhältniss des Wachsthums der vorderen (der Achsenspitze zugewendeten) Fläche zu demjenigen der Rückenfläche, als während der letzten Phase der Entwickelung. Das junge Blatt hat fast allerwärts in der Knospe eine andere Richtung und Lage als nach der definitiven Ausbildung. Der Uebergang aus dieser Knospenlage in die von ihr abweichende bleibende Stellung ist die Entfaltung der Blätter."

Aus Obigem sieht man schon deutlich, dass Hofmeister die Ursachen der Knospenlage in den Wachsthumsverhältnissen der Blätter begründet. Und in der That wird diese Annahme durch die folgende Besprechung bestätigt. Die verschiedenen Formen der Knospenlage — klappige (valvate), deckende (imbricative), reitende, einwärts gerollte (convolutive), contorte, eingerollte (involutive), gefaltete (plicative) und rückwärts gerollte — werden als Folgen des ungleichmässigen Wachsthums des Blattes erklärt. Ueberall, den letzten Fall ausgenommen, überwiegt in der Knospenlage das Wachsthum der Rückenfläche eines Blattes dasjenige seiner Vorderfläche; die rückwärts gerollte Knospenlage kommt durch das Ueberwiegen des Wachsthums der Vorderfläche über das der Hinterfläche zu Stande.

Als ein zweiter, die Knospenlage der Blätter bestimmender Factor kommen in Betracht die Raumverhältnisse der Knospen, was am besten bei solchen Pflanzen hervortritt, deren Blätter mit Stipeln versehen

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0444-5

sind. Das ist der Fall z. B. bei einheimischen Waldbäumen — Eichen, Buchen, Erlen, Ulmen u. s. w.

Aus dieser Besprechung der Angaben von Hofmeister sieht man schon, dass Hofmeister eine wahre und geistvolle Anschauung über die Ursache der Knospenlage geäussert hat. Sie ist aber keine vollständige. Der Verfasser sagt nichts Näheres über die Wachsthumsverhältnisse, welche die Knospenlage fördern, da es bekannt ist, dass das Wachsthum der Blätter aus zwei Componenten gebildet wird — nämlich aus dem Embryonalwachsthum und aus der Streckung. Die Vertheilung des embryonalen Wachsthums und dessen Bedeutung für die Knospenlage sind bei ihm ganz ohne jede Berücksichtigung geblieben. Die Raumverhältnisse und deren Bedeutung sind auch nicht mit nothwendiger Klarheit besprochen; ferner sind andere Eigenschaften der Blätter, welche, wie später gezeigt wird, einen Einfluss auf die Knospenlage haben, gar nicht berücksichtigt worden.

Also ist die Auffassung Hofmeister's eine bedeutungsvolle, aber keine vollständige Antwort auf die Frage über die Knospenlage der Blätter. Eine andere, dieser Frage nahe stehende Arbeit stammt von Rudolf Diez. Sie hat einen etwas anderen Charakter und beschäftigt sich mehr mit der Description verschiedener Knospenformen bei sehr vielen Vertretern einer grossen Reihe der Familien.

Der Verfasser dieser Arbeit verfolgte hauptsächlich die Lösung der Frage, ob die Knospenlage allein von der Blattform abhängig sei oder ob sie unabhängig von der Blattform ein charakteristisches Merkmal ganzer Familien und Gattungen darstellt, deren Vertreter verschieden geformte Blätter aufweisen.

Nachdem der Verfasser die Knospenlage bei sehr vielen Pflanzen untersucht hatte, geht er zu den allgemeinen Schlüssen über. Es hat sich nämlich gezeigt, dass es nur äusserst wenig solcher Familien gibt, deren sämmtliche Repräsentanten stets gleiche Knospenlage haben. So z. B. Nymphaeaceen mit von beiden Seiten eingerollter Knospenlage [1]), Polygonaceen mit von beiden Seiten zurückgerollter Knospenlage, Scitamineen mit spiralig eingerollten Blättern und Mimoseen mit stets flachen Fiederblättchen. Auch unter den Gattungen sind nur wenige vorhanden, deren Arten gleiche Knospenlage haben, dagegen, bei gleicher oder ähnlicher Blattform, ist die Knospenlage unter den Arten einer Gattung sehr häufig dieselbe, z. B. bei Magnolia, Epimedium, Juglans, Melianthus, Sambucus u. a.

1) Die Primärblätter von Nymphaeaceen, welche eine andere Knospenlage haben, sind hier nicht erwähnt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0445-1

Aus den verschiedenen Beispielen ist es klar geworden, dass bei gleicher Blattform sehr oft die gleiche Art der Knospenlage vorkommt, und ferner dass die deutlich ausgeprägte Nervatur auch für die Knospenlage maassgebend sein kann. Einen Einfluss auf die Knospenlage hat auch die scharf ausgesprochene Consistenz der Blätter. Die Nebenblätter und Blattstielscheiden üben auch einen Einfluss auf die Knospenlage aus, indem sie die Raumverhältnisse stark verengen, z. B. Magnolia, Rheum, Liriodendron u. a.

Nebst diesen Schlüssen weist der Verfasser auf den Zusammenhang einiger Knospenlagen und Lebensbedingungen oder biologischen Eigenschaften der Blätter hin. So zeigen die meisten Schwimmblätter die gerollte Knospenlage, was der Verfasser mit der schwachen Nervatur und lederigen Consistenz dieser Blätter in Zusammenhang bringt. Er weist auch hin auf den Nutzen der Knospenlage, indem er kurz auf einige Anpassungen zum Schutze der jungen Blätter in der Knospenlage aufmerksam macht. Das Hauptverdienst dieser Arbeit liegt ohne Zweifel in der Masse der erforschten Formen und in dem Beweise, dass die Knospenlage als kein phylogenetisches Merkmal aufgefasst werden darf und lediglich mit der Form und dem Bau der Blätter zusammenhängt.

Was die allgemeine Anschauung des Verfassers bezüglich der Ursachen der Knospenlage betrifft, so sehen wir, dass er im Vergleich mit den Hofmeister'schen Anschauungen einen Rückschritt gemacht hatte. So bleiben in dieser Arbeit die Wachsthumsverhältnisse der Blätter ohne jeder Berücksichtigung, obgleich Hofmeister auf sie hingewiesen hatte. Die Raumverhältnisse und der Einfluss der Formen der Blätter sind auch nicht scharf betont.

Eine ähnliche, nur die verschiedenen Formen der Knospenlage beschreibende Arbeit stammt von Wydler[1]) und findet sich in der „Flora" 1851. Sie ist weder von Hofmeister, noch von Diez erwähnt, enthält aber eine gute Beschreibung und Eintheilung der verschiedenen Typen der Blattknospen. Der oben genannte Verfasser beschränkt sich nur auf die Beschreibung der Knospenlage und beschäftigt sich nicht mit den Fragen über die Ursachen der Knospenlage.

Aus allem Mitgetheilten geht klar hervor, dass die Frage über die Ursachen der Knospenlage nicht als entschieden betrachtet werden kann.

---

1) Wydler, Ueber die Knospenlage der Blätter in übersichtlicher Zusammenstellung. Flora 1851.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0446-7

Auf den Vorschlag von Herrn Prof. Dr. Goebel habe ich mich mit der Frage über die Ursachen der Knospenlage der Blätter befasst, und indem ich zur Schilderung meiner Beobachtungen übergehe, erlaube ich mir, Herrn Prof. Dr. Goebel für seine allseitige Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Dr. Lang für seine Hilfe bei der Redaction des deutschen Textes zu Dank verpflichtet.

In der oben erwähnten Arbeit von Diez sind sehr verschiedene Fälle der Knospenlage beschrieben; es unterscheidet dieser Autor ca. 14 Hauptformen[1]) und eine Anzahl der Combinationen, zu welchen diese Formen sich vereinigen. Eine solche Eintheilung scheint mir aber überflüssig zu sein, da die meisten Formen durch verschiedene Uebergangsstufen mit einander verbunden sind und nicht scharf definirt werden können.

Die Eintheilung, welche Hofmeister gibt, ist mehr natürlich, da bei ihr die Wachsthumsvertheilung als maassgebendes Princip in den Vordergrund tritt. Aber wie ich früher hervorhob, sind die Anschauungen von Hofmeister bezüglich der Wachsthumsverhältnisse der Blätter keine klaren, und es ist hier das embryonale Wachsthum der Blätter zu berücksichtigen.

Wie bekannt, werden die Blätter als Wülste oder Höcker aus dem embryonalen Gewebe am Sprossscheitel angelegt. Bald aber geht das embryonale Blattgewebe in das Dauergewebe über und das folgende Wachsthum eines Blattes wird auf die Streckung zurückgeführt.[2]) Wenn wir jetzt das embryonale Wachsthum der Blätter näher in Betrachtung ziehen, können wir sämmtliche Typen der Knospenlage der Blätter (der Phanerogamen) ganz natürlich in grössere und umfassendere Abtheilungen vereinigen.

Bei einigen Blättern geht das embryonale Wachsthum am Scheitel des Blattes eine lange Zeit vor sich, während bei anderen das embryonale Scheitelwachsthum bald aufhört und durch das embryonale Randwachsthum vertreten wird.

---

1) Die Hauptformen sind folgende: flache, zusammengelegte, kielförmige, rinnenförmige, strahlig gefaltete, längsfaltige, wellig querfaltige, spiralig eingerollte, übergerollte, von beiden Seiten eingerollte, von beiden Seiten zurückgerollte, übergerollte, schneckenförmig eingerollte, rückwärts übergerollte. Diez, l. c.

2) Sonntag, Ueber Dauer des Scheitelwachsthums und Entwickelungsgeschichte des Blattes. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik XVIII. 1887.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0447-2

Das Randwachsthum kann entweder gleichmässig auf den beiden Seiten des Blattes vor sich gehen oder auf einer Seite intensiver als auf der anderen auftreten.

Nach diesem Princip kann man jetzt die sämmtlichen Formen der Knospenlage gruppiren und zwar in folgender Weise:

I. Blätter mit fortdauerndem Scheitelwachsthum — schneckenförmig eingerollte Knospenlage;

II. Blätter mit sehr bald aufhörendem Scheitelwachsthum und fortdauerndem Randwachsthum:

a) das Wachsthum geht gleichmässig auf den beiden Rändern des Blattes vor sich — flache, rinnen-, keilförmige, spiralig eingerollte, zusammengelegte Knospenlage und verschiedene Modificationen derselben;

b) das Wachsthum geht ungleichmässig auf den beiden Seiten des Blattes vor sich — gerollte Knospenlage:

α) stärker auf der äusseren Seite — von beiden Seiten eingerollte Knospenlage;

β) intensiver auf der inneren Seite — von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage.

Diese Eintheilung der Formen der Knospenlage ist natürlich keine absolut strenge, da manche Uebergänge zwischen genannten Typen vorhanden sind. Im grossen Ganzen kann sie aber vortheilhaft durchgeführt werden.

Die Vertheilung des embryonalen Wachsthums kann aber allein die verschiedenen Formen der Knospenlage nicht erklären. Es kommen hiebei verschiedene andere Factoren in Betracht, welche erst später ausführlicher besprochen werden sollen. Hier sei nur bemerkt, dass das embryonale Wachsthum selbst mit der definitiven Form der Blätter in engstem Zusammenhang steht. Die definitiven Formen der Blätter ihrerseits sollen als Resultat des phylogenetischen Entwickelungsganges der Pflanzen betrachtet werden.

Ich gehe jetzt zur Schilderung einer Reihe von Beispielen der verschiedenen Formen der Knospenlage, um aus ihnen die Bedeutung von diesen Factoren zu beweisen und die Rolle der anderen zu erklären. — Zu der ersten Gruppe der Pflanzen, die fortdauerndes Spitzenwachsthum besitzen, gehört eine geringe Anzahl der Repräsentanten und in erster Linie die Cycadeen, dann die Familie der Droseraceen, von welchen zuerst Drosophyllum lusitanicum zu nennen ist. Die Knospe von Drosophyllum lusitanicum ist ganz locker gebaut, die Blätter entbehren der Stipulae, ferner haben sie keine aus der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0448-8

Lamina hervortretenden Rippen, bilden also solche Knospen, deren Lage nur von den Wachsthumsverhältnissen allein abhängig ist.[1])

Das Blatt von Drosophyllum bleibt länger schneckenförmig nach aussen eingerollt und zeigt an der Spitze das embryonale Gewebe in einer Länge von ca. 20 mm. Das Wachsthum geht nicht gleichmässig auf den beiden Blattflächen vor sich, und zwar erfolgt es viel intensiver auf der inneren Seite, was die oben besprochene Einrollung beeinflusst.

Ganz analog wie Drosophyllum verhalten sich in dieser Beziehung die lang- und dünnblätterigen Drosera-Arten, wie Dr. pedata, Dr. binata u. a. Ihre Blätter zeigen auch eine lange Zeit das Vorhandensein des embryonalen Gewebes auf den Blattspitzen; aber es sind die Blätter in der Richtung von aussen nach innen eingerollt.

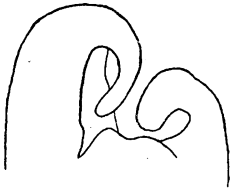


Fig. 1. Drosera capensis. Längsschnitt durch die Knospe.

Je breiter und kürzer die Blätter von verschiedenen Drosera-Arten sind, desto geringer wird das embryonale Scheitelwachsthum und desto mehr tritt das Randwachsthum hervor. Drosera capensis (Fig. 1), Dr. longifolia, Dr. rotundifolia zeigen die verschiedenen Stufen dieses Vorganges, wie es bei der beigegebenen Tabelle I zu sehen ist.

Tabelle I.

Name der Pflanze	Länge des erwachs. Blattes	Länge des Blattes, wenn das Scheitelw. beendet	Verhältn.-Zahlen	Breite des erwachs. Blattes	Breite des Blattes, wenn das Randw. beendet	Verhältn.-Zahlen
Drosophyllum lusit.	150 mm	20 mm	1 : 7,5	2 mm	0,2 mm	1 : 10
Drosera binata . .	140	15	1 : 9,3	2—2,5	0,2	1 : 10—12
Dr. capensis . .	80	1,5	1 : 60	4	0,25	1 : 16
Dr. longif. . . .		0,9		4—5	0,22	1 : 20
Dr. intermed. . .	40	0,5	1 : 80	4	0,3	1 : 13
Dr. rotund. . .	32	0,5	1 : 64	7—8	0,32	1 : 21—24

Nach Sonntag's Angaben zeigen die Blätter von Cycas Thouarsii ein embryonales Scheitelwachsthum in einer Länge von ca. 50 cm! Ich habe die Theilblättchen von Cycas revoluta untersucht und kann folgende Zahlen für die noch mit meristematischer Spitze versehenen

1) Die Abbildung der Knospenlage von Drosophyllum lusitanicum s. in Goebel's Organographie Fig. 330.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0449-6

Blättchen geben. Das ausgewachsene Blättchen ist ca. 250 mm lang; dasselbe mit dem meristematischen Scheitel erreicht ca. 40 mm in der Länge!

Wenn wir jetzt die Zahlen dieser Tabelle I mit den Sonntagschen Angaben und den der Tabellen II—V dieser Arbeit vergleichen, können wir sehen, dass die langblätterigen Droseraceen eine Sonderstelle unter allen anderen Phanerogamen (Cycadeen ausgenommen) bezüglich der Dauer ihres embryonalen Scheitelwachsthums einnehmen. Bei Heracleum Spondylium sind nach Sonntag's Angaben die Verhältnisse zwischen der Länge des Blattes mit noch meristematischem Scheitel und derjenigen des ausgewachsenen Blattes $^8/_{300} = 1/37$. Alle anderen von Sonntag untersuchten Blätter zeigen viel grössere Verhältnisse.

Ausser der Familie der Droseraceen sind die Fälle der schneckenförmigen Einrollung bei den Phanerogamen ziemlich selten. Nach den Angaben von Diez hat Utricularia montana schneckenförmig eingerollte Blätter in der Knospe, was mit der Beschreibung des Wachsthums bei dieser Pflanze, welche Goebel in seinen Arbeiten[1]) gibt, übereinstimmt. Leider sind die jungen Blätter von dieser Utricularia in der Knospenlage nicht abgebildet und das Material war mir unzugänglich.

Ausser den Blättern zeigen auch andere Organe lang andauerndes Spitzenwachsthum und damit verbundene schneckenförmige Einrollung der Vegetationsspitze. Es seien hier die Ausläufer und Sprosse von verschiedenen Utricularien erwähnt, wie das eingehend von Goebel untersucht und abgebildet worden ist.[2])

Zu dieser Kategorie sollen auch einige Ranken gestellt werden. Während einige Ranken ein sehr kurzes Embryonalwachsthum zeigen und dadurch in der Knospe fast gerade oder etwas gekrümmt bleiben (z. B. Bryonia, Fig. 2), zeigen andere ein etwas längeres embryonales Wachsthum und sind in der Knospe entweder stark gekrümmt oder eingerollt (Lagenaria, Sicyos, Benincasa, Fig. 3). So zeigen die drei letzten Cucurbitaceen an der Spitze embryonales Gewebe zur Zeit, wo die junge Ranke 1—2 mm lang ist, während die Ranken von

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen pag. 127 ff. Dort auch sämmtliche Litteraturangaben. — Id., Ueber die Jugendzustände bei Pflanzen. Flora 1889. Auf pag. 41 schreibt der Verfasser: „Die Laubblätter (von Utricularia montana) sind dadurch ausgezeichnet, dass sie, im Gegensatz gegen andere Phanerogamenblätter, lange an der Spitze wachsen."

2) Id. Pflanzenbiologische Schilderungen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0450-8

Bryonia das embryonale Gewebe verlieren zu einer Zeit, wo die Ranke 0,8—0,9 mm lang ist. Die später so stark hervortretende Einrollung dieser Ranke ist nur Folge des intercalaren Wachsthums und der Streckung der schon aus Dauergewebe bestehenden Ranken.

Endlich zeigen die Kelchzähne einiger Valerianeen, welche sich später in den Flugapparat umbilden, eine schneckenförmige Knospenlage und damit verbundenes embryonales Scheitelwachsthum. So besetzen die Kelchzähne von Centranthus rubra (Fig. 4) einen meristematischen Scheitel in der Länge von 1,4 mm, Valeriana officinalis zeigt dasselbe in der Länge von 0,9 mm. Da die definitive Länge dieser Organe nur 6—7 mm erreicht, kann man sagen, dass das embryonale Scheitelwachsthum bei diesen Organen eine verhältnissmässig sehr lange Zeit dauert. Für Centranthus sind die Verhältnisszahlen also $^7/_{1,4} = 1:5$, für Valeria $^7/_{0,9} = 1:8$.

Fig. 2. Bryonia dioica. Eine junge mit dem noch meristemat. Scheitel versehene Ranke. Sie ist etwas gekrümmt, aber nicht eingerollt.

Fig. 3. Lagenaria vulgaris. Eine junge mit meristematischen Gipfel versehene Ranke. Sie ist in der Knospe eingerollt.

Fig. 4. Centranthus rubra. Ein Kelchzahn, welcher wegen des starken Scheitelwachsthums in der Knospe stark schneckenförmig eingerollt ist.

Aus Obigem geht deutlich hervor, dass die schneckenförmige Einrollung an das fortdauernde embryonale Scheitelwachsthum gebunden ist. Es fragt sich nun, woher rührt die eigentliche Einrollung der Blätter? Es ist nicht schwer, sich zu überzeugen, dass die Einrollung eine unbedingte Folge des ungleichmässigen Wachsthums am Scheitel der Organe ist. Bei allen untersuchten Pflanzen wächst die convexe Seite des Organes in der Knospenlage immer intensiver als die concave und verliert zuerst ihren embryonalen Charakter. Die auftretenden Intercellularräume, die sich bildenden verschiedenen Haare, das Auftreten des Chlorophylls und ähnliche Vorgänge weisen übereinstimmend auf die Ausbildung des Dauergewebes hin.[1]) Einige Zahlenangaben erlauben noch besser die ungleichmässigen

1) Siehe auch Sonntag l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0451-3

Wachsthumsverhältnisse zu beurtheilen. Bei Drosophyllum lusitanicum haben die Zellen auf einer stark gebogenen Stelle auf der convexen Seite ca. 18 μ im Durchschnitt, während diejenigen der gegenüberliegenden concaven Seite zu gleicher Zeit nur 8 μ breit sind. Die erwachsenen Zellen der schon aufrecht stehenden Blätter sind auf den beiden Seiten ebenso gross und messen ca. 33 μ. Es sind also während der Entfaltung des Blattes die Zellen der convexen Seite beinahe zwei Mal so gross geworden, dagegen diejenigen der concaven mehr als vier Mal. Das sind nur die Angaben vom Durchmesser. Die Volumenzunahme der einander gegenüberliegenden Zellen an den bezeichneten Stellen differenzirt noch mehr. Die Ausbildung der Tentakeln bei Drosera-Arten zeigt auffallend die zeitliche Vertheilung des überwiegenden Wachsthums auf den beiden Seiten des Blattes.[1])

Während Drosophyllum, Drosera pedata, binata und capensis eine ausgesprochene schneckenförmig eingerollte Knospenlage besitzen, zeigen die anderen Droseraceen einen Uebergang zu anderen Formen der Knospenlage, und zwar sind die Blätter von Drosera rotundifolia in der Knospenlage ganz deutlich von beiden Seiten eingerollt oder eingebogen, was mit dem zunehmenden Randwachsthum in Einklang steht. Diese Pflanze zeigt also auf einen Uebergang zwischen den schneckenförmig eingerollten und anderen Typen der Knospenlage hin. An diese Drosera-Art schliessen sich auch andere Pflanzen, z. B. Soldanella-Arten, an. Die Knospen von Soldanella montana oder alpina sind locker gebaut, die Blättchen zeigen zuerst auch ein kurzes Scheitelwachsthum, welches dann in das Randwachsthum übergeht.

Bei dem grössten Theile der Pflanzen hört das Spitzenwachsthum der Blätter sehr früh auf und bedingt nicht die Form der Knospenlage. Sie hängt von den anderen Wachsthumsverhältnissen und Factoren ab.

---

1) Ebensolche Wachsthumsverhältnisse und damit verbundene schneckenförmige Knospenlage sind, wie bekannt, fast ausschliesslich allein bei den Farnwedeln vorhanden, welche in manchen Fällen selbst Monate lang das vor sich gehende Spitzenwachsthum aufweisen. Zwischen allen anderen Farnen zeichnet sich aber eine kleine Gruppe der Hymenophyllaceen dadurch aus, dass sie keine schneckenförmige Knospenlage zeigt. Nach Untersuchungen Giesenhagen's (Die Hymenophyllaceen, Flora 1890) breiten sich die schildförmigen Blätter von Trichomanes Hildebrantii und peltatum an ihrem ganzen Umfange fortwährend von Anfang fächerförmig aus (siehe Abb. l. c. 1, 26). Das Scheitelwachsthum geht eine gewisse Zeit vor sich, dann hört es auf und das Randwachsthum tritt zu Tage, durch welches die definitive Form des Blattes bestimmt wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0452-9

Ich schildere jetzt zuerst solche Fälle, in welchen die Knospenlage durch das gleichmässig auf beiden Rändern des Blattes vor sich gehende Embryonalwachsthum bestimmt wird. Zu dieser Kategorie sollen in erster Linie die sog. flachen, rinnen- und kielförmigen Formen der Knospenlage gestellt werden als einfachere. Ihnen folgen verschiedene Typen der zusammengelegten Knospenlage, und zwar glatte, wellig-querfaltige und ähnliche Formen.

Die flache Knospenlage kommt bei verschiedenen Pflanzen vor, welche nach der Form ihrer Blätter ganz verschieden sind. Die linealen, lanzettlichen, ellyptischen, eiförmigen u. ä. Blätter können, wie es schon Diez[1]) gezeigt hat, diese Knospenlage haben. Diese flache Form ist nicht streng von der ihr nahestehenden kiel- oder rinnenförmigen zu unterscheiden. Als Beispiel zur Erklärung der flachen Knospenlage kann man Blätter einiger Veronica- oder Mentha-Arten nehmen. Das Primordialblatt von Veronica beccabunga besteht aus einem Höcker, in welchem sich sehr bald nach seiner Entstehung ein Mittelnerv differenzirt, von welchem nach links und rechts die beiden Laminarhälften herauswachsen. Sie haben, wie es aus der Tabelle II zu sehen ist,

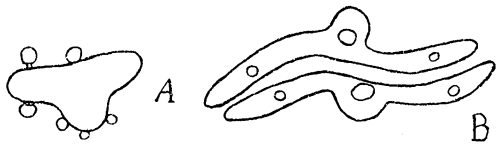


Fig. 5. *A* Mentha aquatica. *B* Veronica beccabunga. Die flache Knospenlage der jungen Blätter.

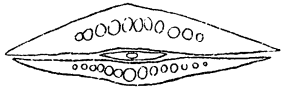


Fig. 6. Amaryllis sp. Flache Knospenlage d. jungen Blätter steht im Einklange mit den Raumverhältnissen d. Knospe.

ein sehr kurze Zeit vor sich gehendes Spitzen- und Randwachsthum und liegen fest mit ihren inneren Flächen einander an. Sie haben keine Nebenblätter, ihre Seitennerven sind schwach ausgebildet und treten erst nach Beendigung des embryonalen Wachsthums aus der Lamina heraus. Auf der Fig. 5 *A B* sind Blätter von Mentha aquatica und Veronica beccabunga dargestellt. Zuerst werden sie ganz flach, dann ändert sich die Form der einzelnen Blätter. Die Gewebedifferenzirung und die Bildung der Anhangsgebilde geht ganz gleichmässig auf den beiden Seiten vor sich. Da diese Pflanzen eine ziemlich locker gebaute Knospe haben und keine Stipeln bilden, ist die Knospenlage nur durch Wachsthumsverhältnisse und gegenseitige Lage der Blätter

1) Diez, l. c. Beispiele pag. 566 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0453-5

bestimmt. Diese Knospenlage ist in manchen Fällen lediglich durch die Form der Blätter bedingt. So haben z. B. alle bandförmigen, vollständig undifferenzirten Blätter der Wasserpflanzen diese flache Knospenlage. Ich weise nur auf Potamogeton natans, Alisma, Sagittaria u. s. w. hin. In anderen Fällen steht die Consistenz der Blätter in directem Zusammenhang mit ihrer Knospenlage. So haben verschiedene Mesembryanthemum-Arten mit sehr dicken Blättern flache Knospenlage, wie es für Mesembryanthemum obconellum und M. perfoliatum von Goebel[1]) und für M. linguaeforme und Crassula ciliata von Henry[2]) abgebildet ist. Das gilt auch für Viscum. Bei anderen Pflanzen steht die flache Knospenlage mit den Raumverhältnissen der Knospe im Einklang. So bei Amaryllis (Fig. 6). Die bandförmigen Blätter sind in den sehr engen Räumen der Knospe flach ausgebreitet.

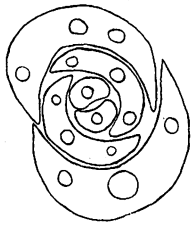


Fig. 7. Dianthus barbatus. Rinnenförmige Knospenlage.

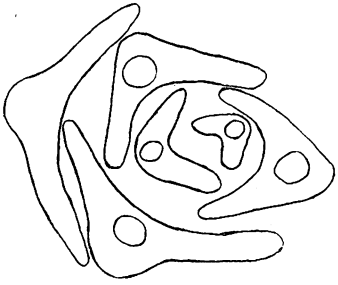


Fig. 8. Rhododendron ferrugineum. Rinnenförmige Knospenlage. Die Mittelnerven gehen allmählich in die Spreiten über.

Alle Pflanzen mit dieser Form der Knospenlage, zu denen auch fast sämmtliche Blätter der Nadelhölzer zu rechnen sind, zeichnen sich durch sehr geringes embryonales Wachsthum aus. Die Blätter von Amaryllis z. B. verlieren ihr meristematisches Gewebe in der Breite von 0,5—0,6 mm. Nach Angaben Sonntag's erreicht die Länge des Coniferenblattes zur Zeit, wo das Scheitelwachsthum beendigt ist, niemals mehr als 0,38 mm; das embryonale Randwachsthum hört auch zu dieser Zeit auf. Endlich zeigen die Zahlen der Tabelle II auch für zwei Veronica- und Mentha-Arten ein sehr geringes embryonales Wachsthum.

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I pag. 49, 51.
2) Henry, Beiträge zur Kenntniss der Laubknospen. N. A. A. C. L. C. Taf. XVII.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0454-1

Tabelle II.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Veronica beccab. .	28 mm	0,55 mm	1 : 59	16 mm	0,3 mm	1 : 57
V. Spuria . . .	70	0,4	1 : 170	20	0,3	1 : 65
Mentha aquat. . .	28	0,45	1 : 60	15	0,25	1 : 60
Sedum acre . . .	7	0,1	1 : 70	2	0,1	1 : 20
Semperviv. tect. .	12	0,2	1 : 60	6	0,1	1 : 60
Lysimachia thyrs. .	72	0,51	1 : 140	15	0,3	1 : 50
Circaea lutetian. .	70+30			50	0,3	1 : 160
Campanula rapunc.	100	0,8	1 : 125	30	0,3	1 : 100
Syringa vulgaris .	110+20	0,85	1 : 155	75	0,33	1 : 227
Calla palustris . .	300	3,5	1 : 86	65	2,5	1 : 26
Houttuynia cord. .	100	1,5	1 : 66	56	3	1 : 18—19
Caltha palustris .	450	4	1 : 112	150	7	1 : 21—22

Die flache Form der Knospenlage des Blattes bleibt nicht immer constant und geht oft bei derselben Pflanze in die rinnen- oder keilförmige über, welche von einander nicht zu trennen sind. Dianthus barbatus und andere Dianthus-Arten (Fig. 7) bieten ein Beispiel der typischen rinnenförmigen Knospenlage. Das kommt dadurch zu Stande, dass die Blätter fleischig sind, keine hervortretenden Rippen besitzen und einfache Form haben. Viele Pflanzen mit fleischigem Bau, wie unsere Sempervivum- und Sedum-Arten zeigen dieselbe Knospenlage.

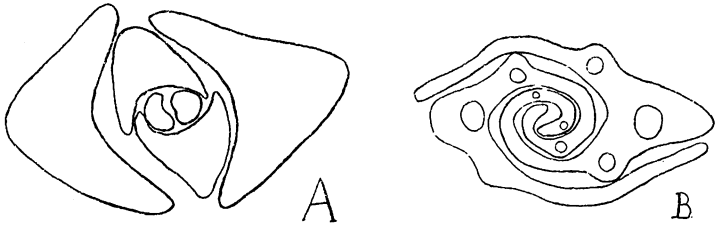


Fig. 9. Scabiosa caucasica. *A* Querschnitt durch die junge Knospe; die Knospenlage der Blätter ist rinnenförmig. *B* Querschnitt durch eine ältere Knospe; die Knospenlage der Blätter ist zwischengerollt.

Als Repräsentanten von diesem Typus kann man Blätter von Lysimachia Rhododendron ferrugineum[1]) oder Syringa vulgaris nehmen. Sie werden als kleine Höcker angelegt, bei welchen bald das Spitzen-

1) Andere Rhododendron-Arten haben öfters die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage. S. auch Diez, l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0455-6

wachsthum aufhört. Es bildet sich ein Mittelnerv, von dem die Spreiten herauswachsen. Der Nerv geht ganz allmählich in die Spreite über, so dass keine scharfe Grenze zwischen diesen Blatttheilen zu unterscheiden ist. Das Randwachsthum geht gleichmässig auf den beiden Seiten des Blattes vor sich.

Bei Rhododendron (Fig. 8) und Lysimachia bleiben die Blätter in der Knospe klein und bewahren bis zur Entfaltung ihre rinnenförmige Knospenlage. Anders geschieht es bei solchen Pflanzen, bei welchen die Blätter schon in der Knospe ziemlich stark auswachsen. Die Knospenlage der Blätter von Scabiosa caucasica auf den jungen Stadien ist rinnenförmig (Fig. 9*A*). Es wachsen nachher rasch die Lamina aus, und da die Blätter einander gegenüber liegen, rollen sich ihre Lamina in einander und bilden die von Diez als „zwischengerollt" bezeichnete Knospenlage. Die anderen Hälften des Blattes wachsen beinahe gerade aus (Fig. 9 *B*).

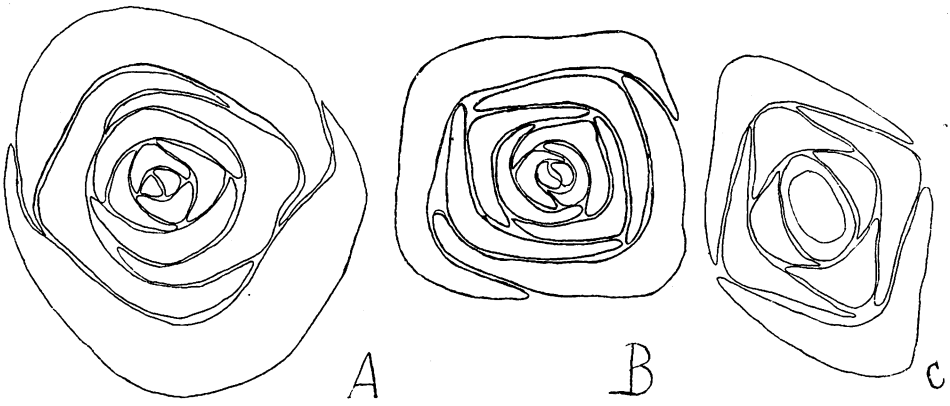


Fig. 10. Syringa vulgaris. Drei Schnitte durch eine Knospe. *A* Oben geführt; die Knospenlage der Blätter ist rinnenförmig. *B* Durch die Mitte geführter Schnitt; die Knospenlage der Blätter ist zwischengerollt. *C* Durch den unteren Theil der Knospe geführter Schnitt; die Knospenlage der Blätter ist wieder rinnenförmig.

Wenn man die Knospen von Syringa vulgaris im späten Herbst oder im Winter beobachtet, sieht man, dass alle Blätter eine zwischengerollte Knospenlage besitzen und nur die äussersten Schuppen die rinnenförmige Lage behalten. Schneidet man eine Knospe im Sommer, zur Zeit, wo die vollständige Ausbildung noch nicht beendet ist, so sieht man, dass die in dem oberen Theile der Knospe sich befindenden Blätter eine rinnenförmige Knospenlage haben (Fig. 10*A*), in der Mitte, wo die Lamina schon ziemlich gross sind (Fig. 10*B*), sind sie zwischengerollt; etwas tiefer nach unten, wo die Knospe dicker und breiter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0456-2

wird, haben die Blätter wieder eine rinnenförmige Knospenlage (Fig. 10 *C*). Solche Unterschiede in der Knospenlage kommen dadurch zu Stande, dass die Knospenlage in directer Beziehung zur Grösse der Blätter und zu den Raumverhältnissen der Knospe steht. Sind die Blätter gross und es steht ihnen wenig Raum zur Verfügung, so rollen sie sich in einander. Sind sie dagegen klein und durch andere Blätter von einander entfernt, so behalten sie ihre ursprüngliche rinnenförmige Knospenlage.

Das letzte Blatt in der Knospe hat fast immer eine andere Knospenlage, was dadurch erklärt sein kann, dass nach ihm kein anderes Blatt steht und es seine beiden Spreiten näher stellen soll. Ein Beispiel dazu liefert Achillea ptarmica, deren Knospenlage auf der Fig. 11 abgebildet ist. Bei der Besprechung der letzteren Beispiele haben wir schon gesehen, welchen Einfluss die Raumverhältnisse auf die Knospenlage der Blätter üben können. Die Knospe von Menyanthes trifoliata zeigt diese Verhältnisse in noch auffallenderer Weise. Nach Diez ist das mittlere Blättchen in der Knospenlage gerollt, während die beiden Seitenblätter zwischengerollt sind. Es kommt dadurch zur Ausbildung, dass das mittlere Theilblättchen zuerst gebildet wird, ihm folgen die beiden Seitenblättchen. Bei seiner Knospenlage können sie am besten den engen ihnen zur Verfügung stehenden Raum ausnützen.

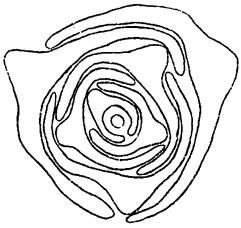


Fig. 11. Achillea ptarmica. Querschnitt durch eine Knospe. Das in der Mitte der Knospe liegende Blatt zeigt eine etwas andere Knospenlage als die übrigen.

Die Seitenblättchen sind in der Knospe so gelagert, dass entweder die Spreite des nach rechts von den Mittelblättchen stehenden Blättchens zwischen den Mittelblättchen und anderen Seitenblättchen geht oder umgekehrt. Die Fig. 12 *A B* zeigen diese Verhältnisse. Das kleinere Seitenblättchen wird zu gleicher Zeit das zwischen dem Mittelblättchen und anderen Seitenblättchen liegende Blättchen.

Es darf noch eine Form der Knospenlage berücksichtigt werden, welche durch das gleichmässig an beiden Seiten des Blattes vor sich gehende Wachsthum charakterisirt ist, aber ein sehr lange dauerndes embryonales Wachsthum hat. Das ist die spiralig eingerollte Knospenlage, welche bei sehr vielen Aroideen, den meisten Scitamineen, einigen Ranunculaceen (Caltha palustris) u. s. w. vorkommt. Die Blätter haben eine verhältnissmässig sehr breite Spreite und sind sehr eng in einander eingerollt, wie es bei den Scitamineen der Fall

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0457-8

ist, oder sie entwickeln sich in den Blattstielscheiden der älteren Blätter und es steht ihnen infolge dessen ein sehr geringer Raum zur Verfügung. Die Verhältnisszahlen zwischen der Breite der schon ausgewachsenen Spreiten und jener der mit dem meristematischen Gewebe versehenen Blätter sind relativ klein und gleichen denjenigen der von beiden Seiten ein- und zurückgerollten Blätter, wie das aus den Tabellen IV und V zu sehen ist. Die meisten Gramineen haben auch dieselbe Knospenlage, es könnte aber in dieser Familie auch eine andere Knospenlage zu Stande kommen, z. B. eine kiel- oder rinnenförmige, wie es für Dactylis glomerata von Deinega abgebildet ist. (Siehe Deinega, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Blätter. Flora 1898.)

Diese Beispiele sind genügend, um die Beschaffenheit der rinnen- und kielförmigen Knospenlage zu zeigen. Wir sehen, dass überall die definitive Form und die Wachsthumsverhältnisse als Ursachen der Knospenlage in den Vordergrund treten. Es kommen daher auch die Raumverhältnisse in Betracht, aber ihre Bedeutung ist noch schwach ausgesprochen.

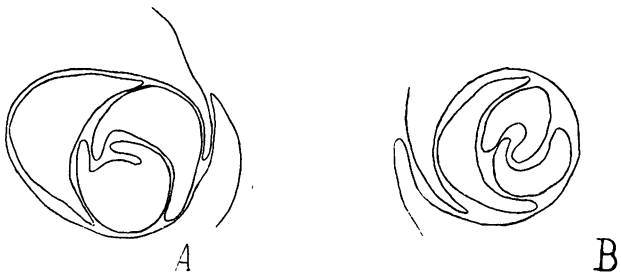


Fig. 12. Menyanthes trifoliata. *A* Querschnitt durch eine Knospe. *B* Idem; die Lage der Seitenblättchen ist eine andere als in *A*.

Wir gehen jetzt zu solchen Formen über, welche dieselben Wachsthumsverhältnisse zeigen, aber eine andere Form der Knospenlage besitzen und zwar die zusammengelegten und verschiedenen Modificationen derselben (zusammengelegt, wellig, querfaltig, strahlig zusammengelegt u. s. w.).

Die einfachste Form von solchen Knospenlagen stellt die sog. glatt zusammengelegte dar. Sie ist ziemlich verbreitet und kommt sowohl bei den einfachen Blättern als auch bei den zusammengesetzten vor und zwar als die verbreitetste Form der Knospenlage der Theilblättchen der zusammengesetzten Blätter.

Man kann natürlich keinen scharfen Unterschied zwischen den

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0458-4

beiden Formen der Knospenlage constatiren. So ist z. B. die Knospenlage der Blätter von Aristolochia Sipho[1]) nach Diez glatt zusammengelegt. Sie kann ebenso gut als rinnenförmige bezeichnet werden, da der Abstand zwischen den beiden Spreiten eine beträchtliche Grösse hat.

Als erstes Beispiel der zusammengelegten Form der Knospenlage können verschiedene Prunus-Arten (P. Padus, P. cerasus, P. laurocerasus) angeführt werden. Die Knospe von Prunus Padus ist von einer Anzahl der Knospenschuppen umhüllt und ihre Blätter sind je mit zwei Stipeln versehen, welche aber verhältnissmässig dünn und klein sind und keine stark ausgesprochene Bedeutung für die Veränderung der Raumverhältnisse in der Knospe haben. Die Blätter verlieren sehr bald nach ihrer Entstehung das Spitzenwachsthum und wachsen am Rande ganz gleichmässig auf beiden Seiten des Blattes heran. Es wird ein mächtiger Mittelnerv gebildet, zu welchem sich die Lamina senkrecht bildet. Sie wachsen immer gerade aus weiter,

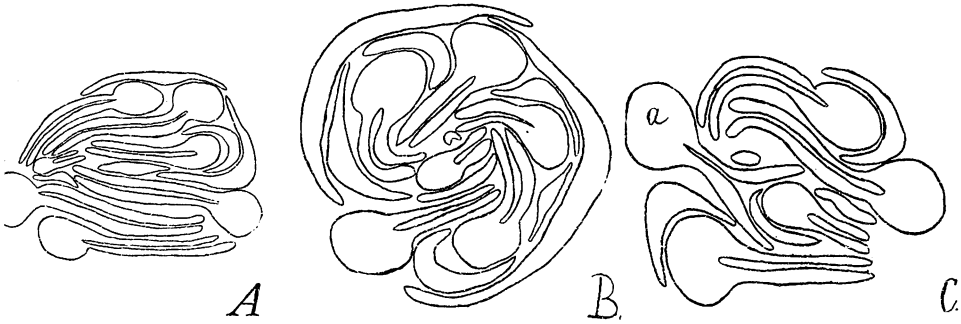


Fig. 13. Prunus Padus. *A* Querschnitt durch die Mitte einer starken Winterknospe. *B* Idem durch den unteren Theil. *C* Idem; ein Ausnahmefall: das Blatt *a* hat eine offene Knospenlage.

wenn sie vor sich einen freien Raum haben. Da die Seitennerven ziemlich spät angelegt werden, zu einer Zeit, wo das Blatt sich entfaltet, wird die Knospenlage durchweg glatt zusammengelegt. Die Fig. 13 *A* zeigt einen Querschnitt durch die Mitte der Knospe von Prunus Padus. Wenn man den unteren Theil der Knospe betrachtet, sieht man, dass die Lamina nicht so stark, die Nerven aber etwas dicker als in der Mitte der Knospe ausgebildet sind. Es können infolge dessen die Raumverhältnisse dieses unteren Theiles der Knospe andere sein und die Blätter bekommen eine andere Knospenlage,

1) Die Abbildungen siehe bei Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellung an Axillarknospen. Flora 1889, Tab. IV Fig. 16.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0459-2

indem sie theilweise stark eingebogen und eingekrümmt sind (Fig. 13*B*). In manchen Fällen begegnen die fortwachsenden Lamina auf ihrem Wege den schon früher gebildeten Blättern. Dann können sie nicht mehr zusammengelegt bleiben und werden theilweise offen, wie es in der Fig. 13 *C* zu sehen ist. Wenn wir von diesem einfacheren Falle ausgehen, können wir allmählich zu den complicirten und von verschiedenen Componenten abhängigen Formen der Knospenlage übergehen.

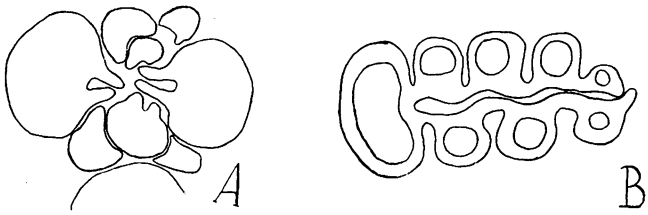


Fig. 14. Rhamnus frangula. *A* Querschnitt durch die ganz junge Knospe; die Blätter zeigen eine glatt zusammengelegte Knospenlage. *B* Idem, durch ein älteres Blatt; es zeigt die zusammengelegte wellig-querfaltige Knospenlage.

Rhamnus frangula und Rh. Purshiana stellen zuerst solche Beispiele dar. Bei diesen Pflanzen sind die Blätter ebenso wie bei Prunus Padus mit Stipeln versehen, doch bleiben die letzteren ganz klein und können keinen Einfluss auf die Knospenlage der Blätter üben.

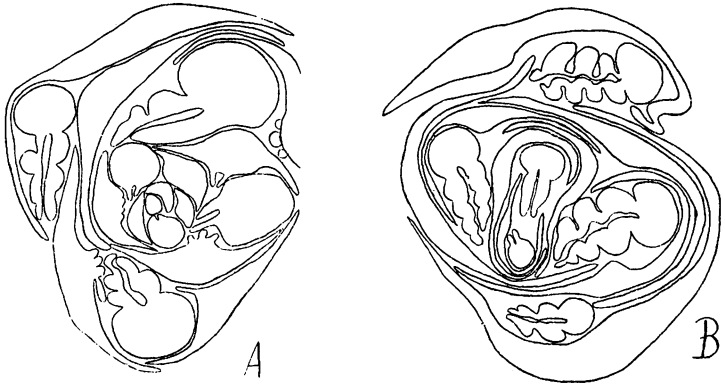


Fig. 15. Rhamnus imeretina. *A* Querschnitt durch eine Winterknospe; die Blätter, welche zuerst senkrecht zur Sprossaxe stehen, haben später eine schiefe resp. parallele Lage bekommen. *B* Durch eine Knospe im Sommer durchgeführter Schnitt; man sieht deutlich den Zusammenhang zwischen den Raumverhältnissen und der gegenseitigen Lage der Btätter.

Die Knospen sind nackt; als Schutzmittel der Knospen dienen bei diesen Pflanzen stark entwickelte Nerven und reichliche Behaarung. Das Blattprimordium gibt sehr früh dem Mittelnerve den Ursprung,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0460-3

aus welchem die Spreiten herauswachsen. Die Blätter stehen senkrecht zur Sprossaxe orientirt (Fig. 14 *A*). Das Blatt wächst auf den beiden Seiten gleichmässig und bekommt eine zusammengelegte Knospenlage, dann bilden sich auch starke Seitennerven aus und infolge dessen geht die zusammengelegte Knospenlage in die sog. zusammengelegt-welligquerfaltige über.

Rhamnus imeretina Kuehne hat stark entwickelte Nebenblätter, welche sich frühzeitig bilden und in auffallender Weise die Räume der Knospe vermindern. Um die Knospe herum werden die Knospenschuppen gebildet, welche die ganze Knospe fest umhüllen. Die ersten Stadien der Blattentwickelung von Rhamnus imeretina stimmen vollständig mit denjenigen der anderen Rhamnusarten überein und die jüngsten Blätter stehen auch senkrecht zur Sprossaxe (Fig. 15 *A*). Der Mittelnerv wächst kräftig, die auch fortwachsenden Spreiten können aber nicht ihre ursprüngliche zur Sprossaxe senkrechte Stellung bewahren, da es ihnen am nothwendigen Raum fehlt; sie fangen an, quer nach einer Seite zu wachsen, und es lagern sich die Blätter infolge dessen mehr und mehr schief, bis sie fast eine parallele Stellung zur Längsaxe des Sprosses bekommen (Fig. 15 *A*). Da bei dieser Rhamnus-Art die Seitennerven auch stark ausgebildet sind, wird die Knospenlage wellig querfaltig. Wegen seiner schiefen Lage hat das Blatt auf der äusseren Seite mehr freien Raum als auf der inneren und wächst infolge dessen früher auf der äusseren als auf der inneren Seite. In der Mitte der jungen, sich in Bildung befindenden Knospen an dieser Rhamnus-Art sind die Raumverhältnisse ziemlich locker und nicht vollständig, wie bei den fertigen Winterknospen, mit den Blättern ausgefüllt. Es bewahren infolge dessen die jungen Blätter eine verhältnissmässig lange Zeit ihre senkrechte Stellung zur Sprossaxe, während die älteren Blätter schon schief oder parallel zu derselben liegen (Fig. 15 *B*).

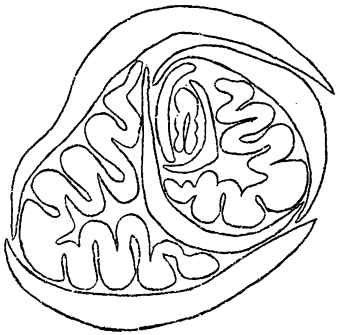


Fig. 16. Alnus glutinosa. Querschnitt durch die Winterknospe. Das junge und die älteren Blätter haben verschiedene Knospenlage.

Unsere Waldbäume, Cupuliferen u. A., zeigen eine Reihe solcher Beispiele, wo die Wirkung der einzelnen Factoren ziemlich leicht zu beurtheilen ist. Alnus glutinosa und andere Arten dieser Gattung haben die Knospen, welche von aussen mit den Stipulen der äusseren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0461-9

Blätter fest eingehüllt sind. Die Blätter haben je zwei Stipulae, welche sich frühzeitig und mächtig bilden und jedem Blatte einen schmalen, geschlossenen Raum darbieten. Diese Stipulae haben ein ganz kurzes embryonales Scheitel- und Randwachsthum und die rinnenförmige Knospenlage. Wenn man die auf verschiedenen Höhen durchgeführten Schnitte durch eine Knospe von Alnus betrachtet, sieht man, dass die Knospenlage der Blätter nicht immer eine und dieselbe bleibt. Es zeigt z. B. ein Querschnitt (Fig. 16) drei Blätter mit ihren Stipulen. Das mittlere und jüngere Blatt ist zusammengelegt und wellig querfaltig. Die beiden äusseren Blätter sind auf ihren äusseren Theilen zusammengelegt, auf den inneren, nach der Mitte der Knospe zugewendeten Seite sind sie vollständig offen. Es kommt infolge dessen zu Stande, dass die jungen, sich bildenden Blätter die älteren nöthigen, sich zu öffnen. Der Beweis hiefür soll später in den allgemeinen Betrachtungen erbracht werden.

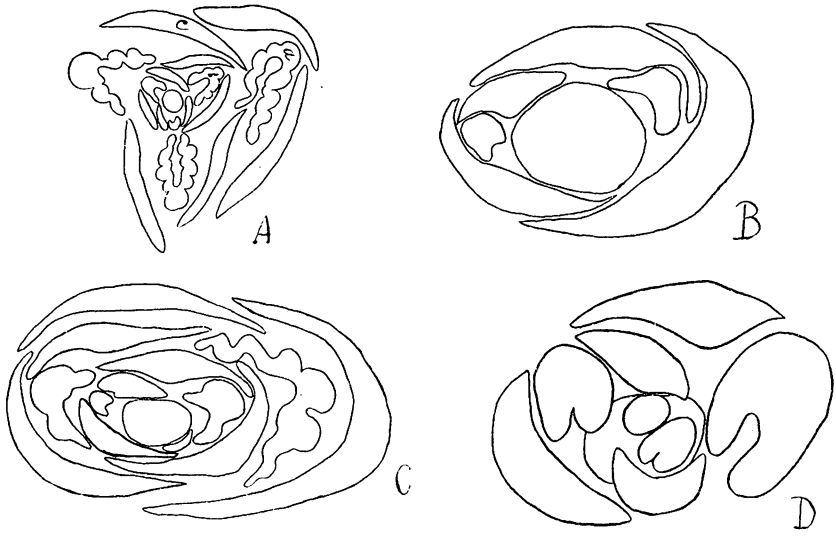


Fig. 17. Corylus avellana. *A* Querschnitt durch eine Endknospe des orthotropen Sprosses (ausführliche Erklärung siehe Text pag. 459). *B* Querschnitt durch eine ganz junge Knospe; das erste Blatt ist quer, das zweite schief zur Sprossaxe gestellt. *C* Querschnitt durch die ältere Knospe. *D* Der mittlere Theil einer schon entwickelten Knospe; alle Blätter sind zusammengelegt.

Ein zweites sehr lehrreiches Beispiel bietet die Knospenlage von Corylus avellana dar. Diese Pflanze wurde mehrmals untersucht und es ist festgestellt, dass bei ihr die Blattanordnung entweder zwei- oder dreizeilig sein kann und dass auf dem Wege des Experimentes

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0462-5

die zweizeilige Blattstellung in die dreizeilige übergeführt werden kann.[1]) Die bei den verschiedenen Blättern ungleiche Form der Knospenlage wurde durch diese Untersuchungen nicht aufgeklärt. Wenn wir die Abbildungen 1, 2, 3 der Abhandlung von Weisse oder die beigegebene Fig. 17 nachsehen, können wir leicht bemerken, dass die Knospenlage der einzelnen Blätter verschieden ist. Während die mittleren Blätter fast zusammengelegt sind, bleiben die äusseren entweder ganz offen oder assimmetrisch geknickt. Die Fig. 17 *A* zeigt die Endknospe eines orthotropen Sprosses. Alle Blätter stehen hier senkrecht zur Sprossaxe; nur das Blatt *a* ist schief gestellt, weil das bei ihm liegende Nebenblatt *c* ihm ein Hinderniss gerade zu wachsen darstellt. Das Blatt *b* wäre, wenn es weiter wachsen könnte, auch zur Seite gedreht. Alle diese Differenzen in der Knospenlage der einzelnen Blätter werden erklärt, wenn man ihre Entstehung an den jungen Knospen verfolgt. Da sieht man klar, dass diese verschiedene Knospenlage nur als Folge der ungleichen Raumverhältnisse, die den sich entwickelnden Blättern zur Verfügung stehen, anzusehen ist. Es ist zunächst auffallend, dass das erste Blatt (die verkümmernden ausgenommen) fast immer offen ist, während die jüngsten Blätter auf der orthotropen und plagiotropen Sprosse fast immer zusammengelegt bleiben. Auf den Fig. 17 *B* u. *C* sind zwei ganz junge Knospen dargestellt. Die jüngere Knospe (*B*) enthält nur zwei Blätter, von welchen das erste schon offen ist und bei weiterem Wachsthum offen bleiben muss; das zweite ist so gestellt, dass es bei weiterem Wachsthum zusammengelegt wird. Es sind solche Fälle nicht selten, wo nicht nur das erste, sondern auch das zweite und selbst das dritte Blatt offen werden (Fig. 17 *C*). In Fig. 17 *D* ist der junge Theil einer grossen Knospe abgebildet. Die Stellung der sich bildenden Blätter fordert ihre zusammengelegte Knospenlage.

Zu dieser Kategorie sollen auch etwas andere Formen der Knospenlage gestellt werden — und zwar strahlig gefaltete, bei angedeuteter einfacher Faltung wellig-querfaltige und ähnliche von Diez beschriebene Fälle. Als Beispiel können die Blätter von verschiedenen Acer-Arten genommen werden. Acer dasycarpum und A. monspesullanum haben die strahlig gefaltete, etwas querfaltige Knospenlage. Die ersten Entwickelungsstadien der Blätter sind dieselben bei den beiden Pflanzen

---

1) Goebel, Organographie pag. 82, 84. — Kny, Ein Versuch zur Blattstellungslehre. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVI. 1898. — Weisse, Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarknospen. Ber. d. D. bot. Ges. 1899.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0463-1

und die strahlige Knospenlage wird durch starke und beinahe zu gleicher Zeit sich bildende Nerven verursacht. Die folgenden Entwickelungsstadien aber sind durch Raumverhältnisse bestimmt, was aus der Vergleichung der Knospen dieser beiden Arten zu sehen ist.

Bei Acer dasycarpum (Fig. 18) sind die Räume zwischen den Knospenschuppen kreuz- oder sternförmig und es können sich dadurch die Blätter in zwei zu einander senkrechten Richtungen entwickeln. Bei Acer monspessulanum (Fig. 19) dagegen beschreiben die Knospenschuppen einen kreisrunden Raum, in welchem die Blätter sich ausbreiten können und infolge dessen sind sie nicht zusammengelegt, aber wellig ausgebreitet.

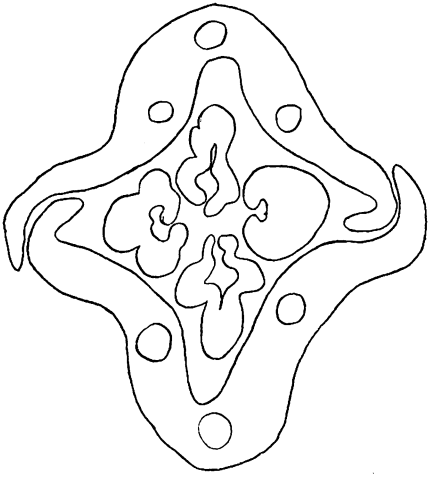


Fig. 18. Acer dasycarpum. Querschnitt durch eine Winterknospe. Die Blätter werden zusammengelegt wegen des engen Raumes, welcher ihnen z. Verfügung steht.

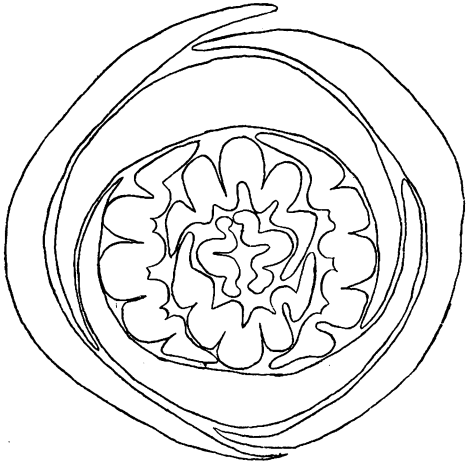


Fig. 19. Acer monspessulanum. Querschnitt durch eine entwickelte Knospe, alle Blätter sind wellig ausgebreitet.

Die Knospenlage der fächerförmigen Blätter[1]), welche auch strahlig gefaltet ist, lässt sich aus denselben Gründen erklären. Ein Beispiel dazu stellt Alchemilla vulgaris dar. Die Blätter von Alchemilla sind beinahe kreisrund und durch sieben fast gleiche Nerven durchzogen. Die Nerven entstehen fast momentan und es kommen die Spreiten zwischen ihnen später zur Ausbildung; sie sind gefaltet, ebenso wie die Lamina der Alnus- oder Corylusblätter. Die Randtheile der

1) Ich übergehe hier die eigenthümliche Knospenlage der Palmenblätter, da sie vor Kurzem durch Untersuchungen Deinega's eingehend verfolgt wurden. (Deinega, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. Flora 1898 Bd. 85.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0464-6

Lamina wachsen, da sie keine starken Nerven haben, gerade aus; da ihnen aber dafür äusserst wenig Raum zur Verfügung steht, krümmen sie sich und werden parallel zur Blattfläche gelagert. Aus der Fig. 20 sieht man die successiven Stadien der Blattbildung von Alchemilla vulgaris.

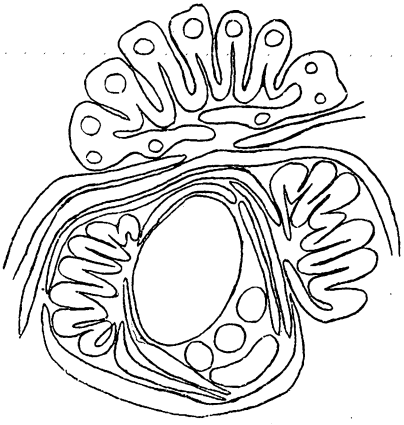


Fig. 20. Alchemilla vulgaris. Querschnitt durch eine Knospe. Die Blattränder sind flach, die übrigen Theile wellig-querfaltig.

Während bei früher besprochenen Typen der Knospenlage die Wachsthumsverhältnisse und die Form der Blätter fast die einzigen Factoren waren, welche die Form der Knospenlage verursachten, tritt bei dem zuletzt besprochenen die Wirkung und die Bedeutung der Raumverhältnisse klar zu Tage.

Bevor ich zur Beschreibung anderer Typen der Knospenlage übergehe, will ich eine Zahlenangabe zur Erläuterung der zusammengelegten Knospenlage beifügen.

Tabelle III.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Prunus Padus . .				20 mm[1])	0,52mm[1])	1 : 40
Ailanth. glandulosa	75 mm	0,700 mm	1 : 75	12	0,26	1 : 46 Thlblttch.
Prunus avium . .	110	1,2	1 : 100	20	0,5	1 : 40
Vicia pisiformis .	22	0,25	1 : 100	9	0,32	1 : 30 „
V. cracca . . .	20	0,16	1 : 120	4	0,2	1 : 20 „
Fraxinus excelsior	86	0,28	1 : 300	16	0,64	1 : 25
Rham. Purshiana .	105	0,2	1 : 500	28	0,07	1 : 40
Rh. frangula . .	60	0,2	1 : 300	17	0,6	1 : 28
Rh. imeretina . .	210	0,8	1 : 260	45	1	1 : 45
Corylus avellana .	90	0,6	1 : 150	30	0,5	1 : 60

Wenn man jetzt die Angaben dieser Tabelle mit denjenigen der Tabelle II vergleicht, kann man sehen, dass das embryonale Scheitelwachsthum ebenso früh aufhört, während das Randwachsthum etwas

1) Es wurden die Hälften der Blätter gemessen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0465-2

länger vor sich geht. Es ist auch bemerkenswerth, dass die Verhältnisszahlen zwischen denselben in ziemlich engen Grenzen schwanken.

Es erübrigt jetzt noch, solche Formen der Knospenlage zu schildern, welche durch das ungleichmässige Wachsthum auf den beiden Rändern des Blattes verursacht werden. Hier kann man zwei Fälle unterscheiden — zuerst solche Blätter, bei denen das Wachsthum stärker auf der äusseren (unteren) Seite erfolgt. Als Resultat von solchen Wachsthumsverhältnissen ergibt sich die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage. Wenn das Wachsthum umgekehrt vor sich geht, tritt die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage zu Tage.

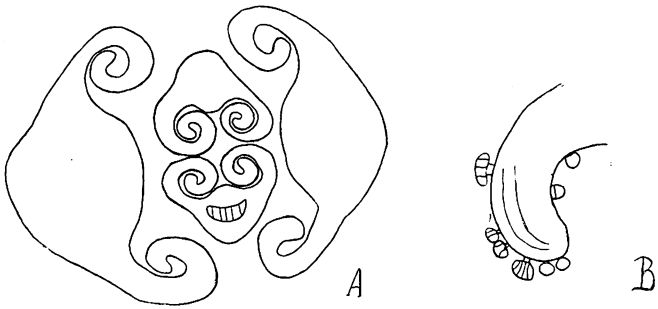


Fig. 21. Viburnum lentago. *A* Die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage wird nur durch die Wachsthumsverhältnisse befördert. *B* Ein Rand des Blattes, stark vergrössert; die Anordnung der Drüsenhaare zeigt eine ungleichmässige Wachsthumsvertheilung auf den beiden Seiten der Spreite.

Viburnum lentago (Fig. 21*A*) kann als eines der einfachsten Beispiele zur Erklärung der von beiden Seiten eingerollten Knospenlage dienen. Bei dieser Pflanze bilden sich, wie bekannt, weder Knospenschuppen noch Nebenblätter, sondern es stellen die stark behaarten Nerven selbst das Schutzmittel für die Knospe dar. Das embryonale Scheitelwachsthum hört bald auf (s. Tab. IV), das Randwachsthum geht verhältnissmässig lange Zeit vor sich und da es auf der äusseren Seite intensiver als auf der inneren ausgesprochen ist, rollen sich die Lamina ein. Die Fig. 21*B* zeigt die Entstehungsfolge der Drüsenhaare auf den Spreiten des Blattes dieser Pflanze. Man sieht deutlich, dass die Gewebedifferenzirung rascher auf der Aussen- als auf der Innenseite erfolgt. Die Einrollung der Blätter bei dieser Pflanze hängt also einzig und allein von der Wachsthumsvertheilung ab.

Fig. 22. Viburnum lantana. Querschnitt durch eine Winterknospe. Die Nerven befördern die wellige Knospenlage.

Viburnum lantana hat dieselbe Knospenlage wie V. lentago;

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0466-8

es werden aber bei V. lantana Seitennerven frühzeitig angelegt und scharf ausgeprägt, was auf die Knospenlage nicht ohne Einfluss ist, wie es aus der Fig. 22 zu ersehen ist. Ebensolche Verhältnisse zeigt auch Cornus mas, eine Pflanze, bei der die Knospe von zwei Schuppen geschützt wird u. a. Evonymus verrucosus, Lonicera xylosteum, verschiedene Diervillea-Arten können auch als Beispiele solcher Knospenlage angeführt werden. Ein Schnitt durch die Mitte der Winterknospe von Evonymus verrucosus zeigt eine Reihe der Blätter, welche eine gegenständige Lage haben und von beiden Seiten eingerollt sind (Fig. 23*A*). Wenn man den oberen Theil der Blätter durchschneidet,

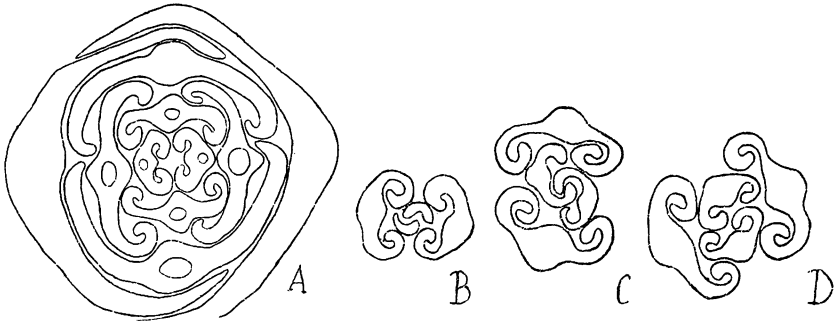


Fig. 23. Evonymus verrucosus. *A* Ein Querschnitt durch die Mitte einer Winterknospe; alle Blätter sind gleichmässig von beiden Seiten eingerollt. *B*, *C*, *D* Drei successive Schnitte durch den oberen Theil einer Knospe; man sieht, dass die Knospenlage mit der Form der Blätter und ihrer Grösse in engem Zusammenhang steht.

so sieht man, dass deren Knospenlage eine andere ist, als diejenige der mittleren Theile derselben, nämlich es sind die Spreiten nicht eingerollt, sondern halb umfassend. Das erklärt sich dadurch, dass die Lamina an diesen Stellen klein bleiben und durch die konische Form der Knospe und durch allseitigen Druck der äusseren Blätter fest an einander liegen müssen. Mit der Zunahme der Grösse der Spreiten und der Ausbildung der Mittelnerven geht die halb umfassende Knospenlage allmählich in die von beiden Seiten eingerollte über (Fig. 23*B*, *C*, *D*). Es scheint, dass solche Differenzen in der Knospenlage der oberen schmalen und unteren breiten Theile der Spreiten eine allgemeine Erscheinung sind.

Bei den bisher geschilderten Pflanzen war die Knospe nur aus Blättern allein gebildet. Einen complcirteren Fall stellen solche Knospen dar, welche neben den Blättern auch Stipulae besitzen. Als Beispiel hiefür kann Rhamnus cathartica gelten. Die ersten Anlagen der Blätter von Rhamnus cathartica sind denjenigen der anderen Rhamnus-Arten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0467-4

ähnlich; dann tritt der Unterschied ein, indem die Lamina von Rh. cathartica nicht regelmässig auf den beiden Seiten wachsen, sondern von beiden Seiten eingerollt sind. Aus der Fig. 24 sieht man, dass die peripherischen Blätter eine etwas andere Knospenlage als die mittleren haben. Aus Obigem ist schon klar, dass die Raumverhältnisse diese Knospenlage fördern. Die peripherischen Blätter können nur in der Richtung nach links und nach rechts sich ausbreiten, während für die mittleren mehr Raum von aussen nach innen zur Verfügung steht. Alle bis jetzt angeführten Beispiele zeigten die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage bei den Pflanzen mit decussirter Blattstellung. Eine solche Knospenlage ist auch nicht selten bei spiraliger Blattstellung, wie es bei Pyrus communis, Populus, manchen Salix u. s. w. zur Erscheinung tritt.

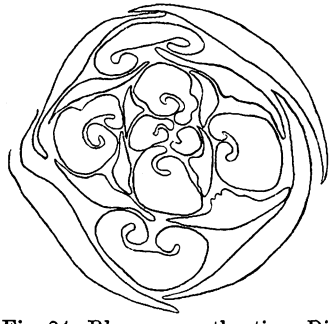


Fig. 24. Rhamnus cathartica. Die Blätter sind von beiden Seiten eingerollt; die Form ihrer Knospenlage wird durch die Raumverhältnisse beeinflusst. Die peripherischen sind flach, während die inneren in der Richtung von aussen nach innen ausgebreitet sind.

Die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage ist sehr verbreitet bei den Wasserpflanzen mit den schwimmenden Blättern, z. B. Nymphaea, Nelumbium, Potamogeton u. s. w. Die jungen Blätter dieser Pflanzen sind in der Blattscheide der älteren verborgen und haben also während ihrer Entwickelung einen engen Raum zur Verfügung. Ihre Knospenlage steht mit der definitiven Form und dem definitiven Bau

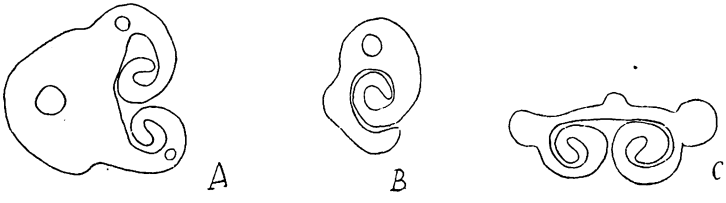


Fig. 25. Victoria regia. *A* Querschnitt durch ein ganz junges Blatt, durch die Mitte desselben geführt. *B* Querschnitt durch den oberen Theil eines Blattes. *C* Querschnitt durch ein älteres Blatt; die stark gebildeten Seitennerven bedingen eine etwas andere Knospenlage als diejenige von *B*.

der Blätter in Uebereinstimmung. Ein Beispiel dafür stellen die jüngsten Blätter von Victoria regia dar, welche noch keine kräftigen Nerven ausgebildet haben. In der Mitte geschnitten, zeigen sie einen mächtigen Mittelnerv und allmählich nach innen eingerollte Spreiten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0468-9

(Fig. 25*A*). Wenn ein Schnitt durch den oberen Blatttheil geführt ist, zeigen sie eine andere Knospenlage, und es sind dann die Spreiten in einander eingerollt, was mit dem schmäleren Blattnerven zusammenhängt (Fig. 25*B*). Wenn man jetzt ein älteres Blatt durchschneidet, bei welchem die Seitennerven schon ziemlich entwickelt sind, sieht man schon eine etwas andere Knospenlage. Das Blatt wird mehr in der Richtung von aussen nach innen plattgedrückt (Fig. 25 *C*).

In seiner schon früher erwähnten Arbeit betont Diez die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage der Wasserblätter verschiedener Pflanzen. Er ist der Meinung, dass eine solche Knospenlage durch den Mangel einer scharf hervortretenden Nervatur und durch die lederige Consistenz der Blätter verursacht wird. Gewiss bleiben diese Eigenschaften nicht ohne Einfluss auf die Knospenlage der Schwimmblätter der Wasserpflanzen. Die maassgebenden Ursachen liegen aber in den Wachsthumsvertheilungen in den Blättern.

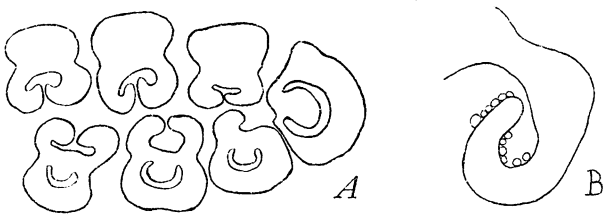


Fig. 26. Pterocarya caucasica. *A* Querschnitt durch ein Blatt; die Theilblättchen zeigen eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage. *B* Ein Schnitt durch den Blattrand; die Entstehungsfolge der Drüsen zeigt die Wachsthumsvertheilung auf den beiden Seiten der Spreite an.

Nicht nur die einfachen Blätter, sondern auch die zusammengesetzten können eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage haben. Wenn es auch nicht gerade sehr oft der Fall ist, so sind doch solche Beispiele keine seltenen. Pterocarya caucasica, Sambucus-Arten u. a. können als solche Pflanzen bezeichnet werden. Die einzelnen Theilblättchen verhalten sich wie die auf beiden Seiten eingerollten einfachen Blätter. Die Fig. 26*A* stellt das ganze Blatt von Pterocarya caucasica dar, während auf der Fig. 26*B* der fortwachsende Rand des Fiederblättchens abgebildet ist. Man sieht aus der Vertheilung der Drüsenhaare, dass das Wachsthum intensiver auf der äusseren als auf der inneren Seite vor sich geht.

Am Schlusse dieses Absatzes will ich eine kleine Tabelle anfügen, um die relativen Zahlenangaben zwischen den erwachsenen und meristematischen Blättern zu zeigen.

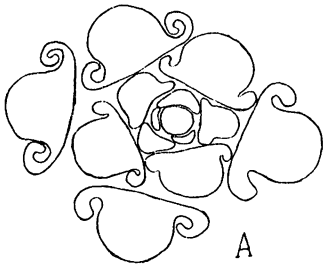
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0469-8

Tabelle IV.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Viburnum lentago .	100 mm	0,5 mm	1 : 200	25 mm	2,0 mm	1 : 12,5
V. lantana . . .	82	0,37	1 : 121	25	1,2	1 : 28
Cornus ammonum .	145	0,4	1 : 350	16	1,3	1 : 13
Rhamn. cathartica .	50	0,4	1 : 125	10	0,8	1 : 12,5
Pyrus communis .	75	1,0	1 : 75	12	1,0	1 : 12
Potam. natans . .	110	1,0	1 : 160	10	0,56	1 : 18
Sambuc. nigra . .	55	1,4	1 : 40	14	1,0	1 : 14
Pterocarya cauc. .	80	0,4	1 : 200	15	0,9	1 : 16
Saururus cernuus .	132	1,5	1 : 88	28	2,0	1 : 14

Die Besprechung dieser Angaben erfolgt etwas später mit derjenigen der zurückgerollten Knospenlage.

Die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage, die letzte Form, zu der ich jetzt übergehe, scheint nicht so häufig zu sein, als die anderen Typen der Knospenlage. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass fast alle Polygonaceen diese Knospenlage haben. Bei anderen Pflanzen kommt diese Knospenlage bei Rhodoraceen, Compositen öfters vor, seltener bei den Repräsentanten von anderen Familien: Rosaceen, Apocynaceen, Rutaceen u. s. w.



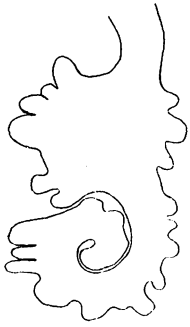


Fig. 27. Rhodora canadensis. *A* Querschnitt durch die Winterknospe, die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage der Blätter zeigend. *B* Querschnitt durch den Blattrand. Die Entstehungsfolge der Drüsen zeigt auf die ungleiche Wachsthumsvertheilung auf den beiden Seiten der Spreite.

Die Beschreibung dieser Knospenlage soll mit der Knospe gewisser Rhodoraceen oder einiger anderen Pflanzen, z. B. Beta vulgaris, beginnen, deren Blätter keine Stipulae haben. Ihre Knospenlage wird nur durch Wachsthumsverhältnisse befördert. Bei Rhodora canadensis

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0470-9

(Fig. 27*A*) bilden die jüngsten Blättchenlagen zuerst sehr starke Mittelnerven, von denen nach rechts und links Spreiten herauswachsen. Das embryonale Wachsthum geht auf der inneren (oberen) Seite intensiver vor sich als auf der äusseren (unteren), was die Zurückrollung verursacht. Die sich bildenden Drüsenhaare erlauben eine leichte Beobachtung der Wachsthumsverhältnisse (Fig. 27*B*). Ebenso werden die zurückgerollten Blätter bei anderen Rhodoraceen gebildet.

Potentilla fruticosa, welche zusammengesetzte Blätter hat, zeigt dieselbe Knospenlage. Die Blätter sind mit Stipulen umgeben, die Theilblättchen aber stehen zu einander ebenso wie die Blätter der Rhodoraceen.

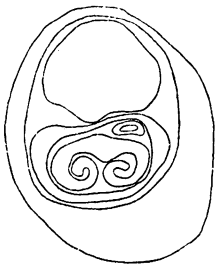


Fig. 28. Rumex scutatus. Querschnitt durch eine Knospe; das Blatt ist von einer Tute umschlossen und weist eine von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage auf.

Phellodendron amurense mit zusammengesetzten Blättern hat dieselbe Knospenlage und die Theilblättchen stehen frei zu einander. Endlich haben wir bei den Polygonaceen (Fig. 28) den Fall, dass alle Blätter von den tutenförmigen Ochrea umschlossen sind. Die Raumverhältnisse werden infolge dessen vermindert und die Blätter rollen sich daher zurück, was nur von dem ungleich vor sich gehenden embryonalen Wachsthum bedingt ist.

Einige Zahlenangaben können zur Illustration der Grösse des embryonalen Wachsthums dienen.

Tabelle V.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Polygonum cuspid.	105 mm	0,5 mm	1 : 210	41 mm	3,3 mm	1 : 13
P. amplex . . .	190	4	1 : 48	39	3,0	1 : 13
Phellod. amurense.	45	0,4	1 : 112	11	1	1 : 11
Rhodora canadens.	55			12	0,68	1 : 18
Rhodod. Cunningh.	120	1,0	1 : 120	42	1,4	1 : 30

Wenn wir jetzt die Angaben der Tabellen IV und V mit denjenigen der Tabellen II und III vergleichen, werden wir sehen, dass Randwachsthum bei den beiden zuletzt besprochenen Typen viel intensiver als bei den ersteren vor sich geht. Wir sehen ferner, dass die Zahlen, welche die Verhältnisse zwischen der Breite der er-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0471-5

wachsenen und der noch meristematischen Blätter zeigen, fast bei allen Pflanzen constant bleiben oder in sehr engen Grenzen schwanken.

Wenn man die eingerollte und die zurückgerollte Knospenlage mit einander vergleicht, kann man sehen, dass sie zwei parallele Reihen bilden. Rhodora und Pyrus, Phellodendron und Pherocarya, Nymphaeaceen und Polygonaceen sind Repräsentanten solcher Reihe. Es ist klar, dass dieselben Ursachen diese Typen der Knospenlage wie die anderen befördern, und es liegt kein anderer Grund vor zur Erklärung des Unterschiedes zwischen diesen beiden Reihen, als Vertheilung des embryonalen Wachsthums in den Blättern.

Bevor ich zu allgemeinen Schlüssen übergehe, welche aus diesen Untersuchungen sich ergeben, werde ich kurz die Knospenlage einiger Ausnahmsfälle beschreiben, und zwar diejenige der sog. heterophyllen Pflanzen und einiger blattähnlichen Gebilde.

Bei der Besprechung derjenigen Blätter, welche mit Nebenblättern ausgestattet sind, habe ich mich nicht mit der Knospenlage der Stipulae beschäftigt. Wenn wir aber diese in Beobachtung ziehen, werden wir sehen, dass in den meisten Fällen die Knospenlage der Stipulae eine andere und fast ausschliesslich rinnenförmige ist. Das hängt ohne Zweifel damit zusammen, dass die Stipulae eine einfachere Form und ein geringes embryonales Wachsthum haben. Nur selten werden die Stipulae stark entwickelt, was z. B. bei einigen Papilionaceen der Fall ist. So hat Lathyrus Aphaca keine Blätter, sondern ihre Function wird von den Nebenblättern übernommen. Ausgewachsen sind sie ca. 20 mm lang und 15 mm breit, aber während ihres embryonalen Wachsthums sind sie bis 0,27 mm lang und 0,3 mm breit. Die relativen Verhältnisse sind also 1 : 74 und 1 : 50 und gleichen denjenigen der wachsenden Blätter. Ihre Knospenlage ist rinnenförmig, wie es in Goebel's Organographie abgebildet ist (Fig. 77 pag. 109). Ebenso ist auch Pisum sativum mit grossen Nebenblättern versehen, welche eine rinnenförmige Knospenlage und ein ganz geringes embryonales Wachsthum haben. Die Stipulae folgen in allen übrigen Verhältnissen denselben Factoren, welche für die Blätter festgestellt sind, d. h. ihre Knospenlage hängt von ihrem Bau und von den Raumverhältnissen in der Knospe ab. Ein Beispiel mag genügen. Bei Rhamnus Cathartica sind die Stipulae halbmondförmig und bilden in der Mitte viele Drüsenhaare, während die Ränder zwischen den älteren Blättern und Stipulis weiter wachsen und die ihnen zur Verfügung stehenden Räume aus-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0472-0

füllen. Ihre Ränder wachsen an und für sich gerade aus, wenn aber kein Raum dazu vorhanden ist, biegen sie sich bogenförmig um, wie es die Fig. 29 darstellt.

Was die Knospenlage der Blätter der heterophyllen Pflanzen betrifft, so ist sie durch dieselben Factoren bedingt, welche die Knospenlage der gleichen Blätter befördern. Die Knospenlage der heterophyllen Blätter macht den Eindruck, als ob die ungleichförmigen Blätter zwei verschiedenen Pflanzen angehörten. Einige Beispiele werden das erklären.

Potamogeton natans hat, wie bekannt, zweierlei geformte Blätter, die einen sind untergetaucht, bandförmig, ohne Stiel und Spreite, während die anderen auf der Wasseroberfläche schwimmen, ovale Spreite und einen langen Stiel haben. Die Knospenlage der Wasserblätter ist höchst einfach und flach, die der Schwimmblätter aber von beiden Seiten eingerollt. Die ersteren haben ein ganz kurzes embryonales Randwachsthum und erreichen im meristematischen Zustande kaum 0,1 mm Breite, während dasselbe bei den anderen längere Zeit andauert. Die Spreiten sind zur Zeit, wo sie das embryonale Randwachsthum beendigen, ca. 0,6 mm breit.

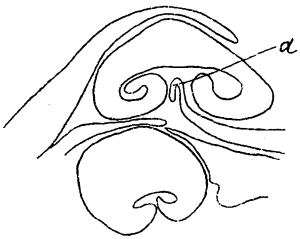


Fig. 29. Rhamnus cathartica. Das Nebenblatt *a* ist auf seinem Rand eingebogen, da ihm kein Raum zum Wachsthum in gerader Richtung zur Verfügung steht.

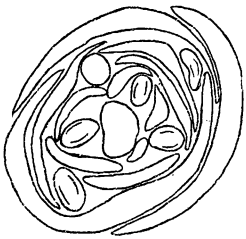


Fig. 30. Acacia saligna. Querschnitt durch eine junge Knospe. Die Phyllodien, welche senkrecht zur Sprossaxe entstehen, bekommen später durch Mangel an Raum eine schiefe bezw. parallele Lage.

Limnophila heterophylla hat fein geschnittene, fast fadenförmige Wasserblätter, während die Luftblätter eine länglich-lanzettliche Form haben. Die Knospenlage der Luftblätter ist rinnenförmig, während die der Theile der Wasserblätter etwas abgeflacht und mit ganz kurzem embryonalem Wachsthum versehen ist.

Cabomba caroliniana mag auch als Beispiel der heterophyllen Pflanzen angeführt werden. Wie es schon Raciborski[1]) nachge-

1) Raciborski, Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 1894.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0473-6

wiesen hatte, besitzt diese Pflanze zweierlei schon auf den frühesten Entwickelungsstadien verschiedene Blätter. Einige von den oben genannten Pflanzen sind insofern von Interesse, als sie zeigen, dass die Knospenlage ausschliesslich von Wachsthumsvertheilung abhängt. So besitzen die Wasser- und Schwimmblätter von Potamogeton je eine Tute, und es stehen ihnen während ihrer Entwickelung dieselben Raumverhältnisse zur Verfügung. Es haben aber die Wasserblätter eine flache, die Schwimmblätter eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage.

Die Phyllodien einiger Acacia-Arten können als Beispiel blattähnlicher Gebilde aufgefasst werden. Bei Acacia saligna entstehen die Phyllodien als kleine Wülste, deren Längsaxe senkrecht zu der des Sprosses liegt. Sie zeigen ein ganz kurzes embryonales Wachsthum und gehen bald in Dauergewebe über. Ihre Knospenlage ist immer flach und steht zu den Raumverhältnissen in denselben Beziehungen, wie diejenige der Blätter. Auf der Fig. 30 ist ein Querschnitt durch die junge Knospe von Acacia saligna dargestellt. Man sieht, dass die mittleren Phyllodien senkrecht zur Längsaxe des Sprosses stehen, da ihnen ein grosser Raum in dieser Richtung zur Verfügung steht. Die zwei äusseren Phyllodien haben die Richtung verloren, und zwar liegt das äusserste jetzt parallel, während das andere eine schiefe Lage zur Längsaxe des Sprosses gewonnen hat.

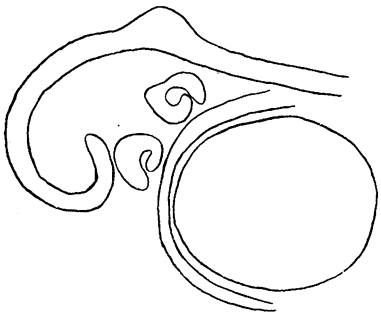


Fig. 31. Lathyrus ochrus. Querschnitt durch eine Endknospe. Die Axe ist flügelartig ausgebreitet und in der Knospenlage eingerollt.

Nach Obigem kann kein Zweifel bestehen, dass die Raumverhältnisse der Knospe eine solche Verschiebung verursacht hatten. Es sei hiebei erwähnt, dass die Phyllodien ein sehr kurzes embryonales Scheitel- und Randwachsthum haben. Die Verhältnisse zwischen den ausgewachsenen und den mit meristematischem Gewebe versehenen Blättern sind für Acacia saligna 1 : 520 (Länge) und 1 : 150 (Breite); für Acacia melanoxylon sind sie 1 : 750 und 1 : 150.

Wenn der Spross anstatt rund zu sein flach oder geflügelt wird, zeigt er auch in der Knospe eine etwas andere Lage als gewöhnliche cylindrische Sprosse. Auf der Fig. 31 ist die junge Knospe von Lathyrus ochrus im Querschnitt dargestellt. Wir sehen hier den einge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0474-2

rollten geflügelten Spross, die Lamina der tiefer auswachsenden Blätter und eine Blüthenknospe. Bei Ruscus sind die Phyllocladien auch in der Knospe flach und zeigen ein sehr frühzeitig erlöschendes embryonales Wachsthum.

Es hat also die Besprechung der blattähnlichen Organe gezeigt, dass sie in ihrer Knospenlage nicht von der der Blätter abweichen.

In Obigem wurden also die Haupttypen der Knospenlage der Laubblätter untersucht und ich gehe nunmehr zu allgemeinen Schlüssen über, welche aus den beschriebenen Beobachtungen zu ziehen sind.

Es hat schon Diez aus seinen Untersuchungen den Schluss gezogen, dass die Knospenlage der Blätter im Allgemeinen nicht mit den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Pflanzengruppen in Zusammenhang steht. Diese Arbeit kann den Schluss von Diez nur bestätigen.

Ferner können wir sehen, dass die Knospenlage eine Resultante von verschiedenen Componenten ist, welche in zwei Gruppen getheilt werden können. Es kommt zuerst in Betracht die definitive Form der Blätter und ihr Bau (Vertheilung und Ausbildung der Nerven, Beschaffenheit der Spreiten u. s. w.), die ihrerseits mit der Vertheilung des embryonalen Wachsthums eines Blattes in nächster Beziehung stehen. Diese Factoren also, die definitive Form und der definitive Bau der Blätter und die Vertheilung des embryonalen Wachsthums, können in eine Gruppe gestellt und als innere Ursachen bezeichnet werden.

Ihnen reihen sich die anderen Factoren an, welche als äussere Factoren zu bezeichnen sind. Es sind die Raumverhältnisse der Knospe.

Während die ersteren in der individuellen Entwickelungsgeschichte einer Knospe immer dieselben bleiben und sich nie verändern, sind die äusseren Factoren inconstant und man kann aus den Beobachtungen der Naturerscheinungen oder auf dem Wege der Experimente zeigen, dass die Raumverhältnisse der Knospe thatsächlich die bei der Bildung der Knospenlage betheiligten Factoren sind; mit deren Veränderungen verändert sich auch die Knospenlage des Blattes.

Wenn die Raumverhältnisse der gesammten Knospe sich ändern, bleiben aber die der einzelnen Blätter unverändert; so ist es selbstverständlich, dass die Knospenlage der Blätter dieselbe bleibt. Die Knospe von Corylus, Tilia und einiger anderen Bäume können radiär und dorsiventral gebaut sein, wie es durch Untersuchungen und Ex-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0475-8

perimente festgestellt worden ist. Da aber die Folge der Organenentwickelung auf beiden Typen der Knospe dieselbe bleibt, verändern sich die Raumverhältnisse und die Knospenlage einzelner Blätter nicht. Man darf nun die Fig. 1, 2, 3 der Arbeit von Weisse[1]) und die Fig. 17 dieser Arbeit nachsehen, um sich zu überzeugen, dass sämmtliche derartige Veränderungen der Raumverhältnisse keinen Einfluss auf die Knospenlage ausüben.

Anders wird es, wenn eine locale Störung der Raumverhältnisse einzelner Blätter vorkommt. Dann verändert sich auch ihre Knospenlage. Diese localen Störungen können entweder durch die Natur selbst oder artificiell veranlasst werden, was in Folgendem an einigen Beispielen gezeigt werden soll.

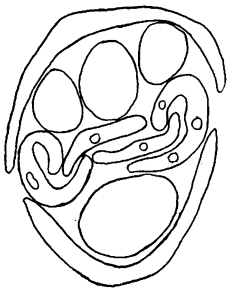


Fig. 32. Evonymus europaeus. Querschnitt durch eine Knospe, in welcher vier Blätter sich entwickelt haben. Die Knospenlage der Blätter ist infolge dessen eine andere als diejenige der Laubknospen.

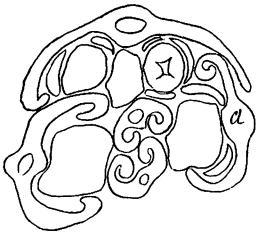


Fig. 33. Evonymus europaeus. Querschnitt durch eine Blüthenknospe. Die Ausbildung der Blüthen vermindert die Raumverhältnisse der Knospe, was einen Einfluss auf die Knospenlage der Blüthen hat. Das Blatt *a* zeigt eine verschiedene Knospenlage auf seinen beiden Rändern.

Evonymus europaeus oder verrucosus haben eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage (Fig. 33). Diese Lage bleibt unverändert und nur die obersten Theile des Blattes haben eine etwas andere Knospenlage, was schon oben besprochen worden ist und was mit der Form der Lamina zusammenhängt. Wenn aber in der Knospe Blüthen zur Ausbildung kommen, verändern sich die Raumverhältnisse der Knospe, und die Knospenlage der Blätter kann infolge dessen nicht eine von beiden Seiten eingerollte sein, da hiefür nicht Raum genug vorhanden ist. Die Fig. 32 zeigt vier Blätter von Evonymus europaeus, welche durch die vier früher ausgebildeten Blüthen so gehemmt sind, dass beinahe eine flache Knospenlage zu Stande kommt.

1) Siehe Weisse l. c. — Auch Syringa vulgaris kann dreireihig beblätterte Sprossebe kommen. Es bleibt dies aber ohne Wirkung auf die Knospenlage der Blätter.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0476-4

Auf der Fig. 33 wird der andere Fall gezeigt; die mittleren Blätter von Evonymus verrucosus zeigen die für sie gewöhnliche eingerollte Knospenlage, während die äusseren beinahe offen sind. Das Blatt *a* zeigt eine verschiedene Knospenlage auf beiden Seiten. Auf einer Seite ist es eingerollt, auf der anderen wächst es gerade aus. — Lonicera alpigena zeigt auch die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage. Nun kommen die Blüthen zur Entwickelung. Die Knospenlage der äusseren Blätter wird kaum eine rinnenförmige, während diejenige der mittleren eine zusammengelegte wird (Fig. 34).

Das Blatt von Caltha palustris hat eine spiralig eingerollte Knospenlage. Wird in der Knospe eine Blüthe angelegt, so rollt sich das Blatt nicht und bleibt offen.[1]) Werden aber die Blüthen später angelegt, zur Zeit, zu welcher schon die Streckung der Blätter beginnt, so können sie natürlich keinen Einfluss auf die Knospenlage haben.

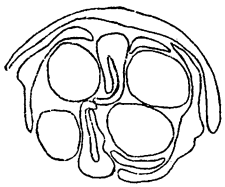


Fig. 34. Lonicera alpigena. Querschnitt durch eine Blüthenknospe. Die Blätter, welche zwischen den Blättern sich befinden, sind zusammengelegt, statt von beiden Seiten eingerollt zu werden.

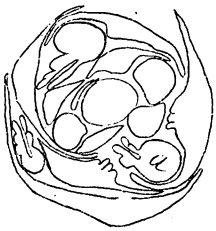


Fig. 35. Rhamnus imeretina. Querschnitt durch eine Winterknospe. Das Blatt *a* hat mehr Raum als die anderen Blätter und steht infolge dessen nicht parallel, sondern beinahe senkrecht zur Längsaxe des Sprosses.

Bei der Besprechung der Knospenlage von Rhamnus imeretina habe ich hervorgehoben, dass die Blätter zuerst senkrecht zur Längsaxe des Sprosses sich bilden, aber später durch die ihnen zur Verfügung stehenden Raumverhältnisse zur Seite geschoben werden. Die Wirkung der Raumverhältnisse wird durch eine Missbildung bestätigt. Wie es die Fig. 35 zeigt, haben die Nebenblätter einen grossen, beinahe kreisrunden Raum gebildet. Infolge dessen ist das Blatt nicht mehr zur Drehung genöthigt und wächst gerade in seiner ursprünglichen Richtung zur Längsaxe des Sprosses aus, während die anderen Blätter in derselben Knospe schief oder beinahe parallel zur Längsaxe des Sprosses entwickelt werden. Bei Alnus, Betula und anderen Cupuliferen ist, wie es auch schon besprochen wurde, die Knospenlage der Blätter nicht durchaus dieselbe. Während die in der Mitte

1) Vgl. Goebel, Organographie pag. 508.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0477-9

der Knospe liegenden Blätter zusammengelegt sind, sind die äussersten beinahe offen. Die zwischen ihnen liegenden sind mehr oder weniger offen. Man konnte schon vermuthen, dass solche Verschiedenheiten nur Folgen der Raumverhältnisse sind. Die weiteren Beobachtungen zeigen das zweifellos. Die mittleren Blätter von Alnus sind in ihren unteren Theilen offen, während sie in den oberen zusammengelegt sind und zwar an solchen Stellen, wo kein Blatt nach innen liegt. Die Winterknospe treibt im Frühjahr aus, und es bilden sich zu dieser Zeit noch neue Blätter. Die letzten von ihnen öffnen sich zur Zeit, zu welcher die Knospe nur ein paar Blätter enthält, die übrigen sind schon durch den in Streckung sich befindenden Spross weit von einander getrennt. Die zwei Stipulae, welche allein das äussere Blatt decken, sind nicht im Stande, einem starken Drucke des wachsenden Blattes zu widerstehen, sie öffnen sich daher etwas, und das Blatt wird auf der ganzen Länge zusammengelegt, was die Fig. 37 *A* und *B* zeigen. Auf der Fig. 37*A* sieht man das Blatt, welches annähernd durch die Mitte geschnitten war, während die Fig. 37*B* den unteren Theil des Blattes darstellt.

Fig. 36. Alnus glutinosa. Ein frei präparirtes Blatt. Der obere Theil ist zusammengelegt, während der untere offen bleibt.

Es muss hier auch der gefüllten Blüthen gedacht werden. Es spielen die Raumverhältnisse bei ihnen eine Rolle für die Knospenlage der umgebildeten Laubgefässe oder Carpelle. In einer Arbeit [1]) bespricht Goebel verschiedene Fälle der gefüllten Blüthen und gibt eine Reihe von Abbildungen der Blüthenknospen.

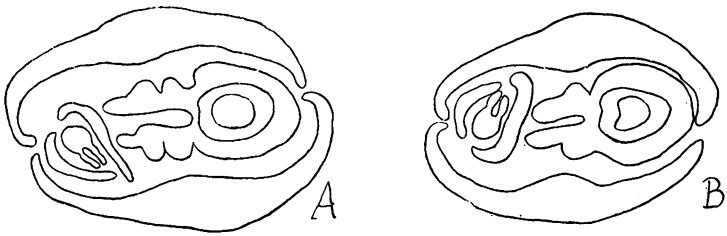


Fig. 37. Alnus glutinosa. *A* u. *B* Zwei Querschnitte durch eine Knospe. Die Blätter bleiben auf ihrer ganzen Länge offen.

So zeigen die Fig. 11 und 12 die Querschnitte durch die Blüthenknospen von Lychnis Chalcedonica und Cheiranthus Cheiri. Während die meisten

1) Goebel, Beitr. z. Kenntniss gefüllter Blüthen. Jahrb. f. wiss. Bot. XVII, 1886.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0478-5

Blätter eine rinnenförmige oder flache Knospenlage haben, zeigen einige von ihnen eine zusammengelegte Knospenlage, was wohl mit den Raumverhältnissen zusammenhängt.

Diese Beobachtungen zeigen in klarer Weise die Wirkung der Raumverhältnisse auf die Knospenlage der Blätter. Einige Versuche, welche angestellt wurden, können das noch bestätigen. Man kann einerseits die Räume der in Entwickelung sich befindenden Knospen verengern, andererseits kann man sie verbreitern und den wachsenden Blättern mehr Raum als sie in der Knospe haben, verschaffen. Die Knospen von Prunus Padus, Evonymus verrucosus und Syringa vulgaris wurden in engen Glasröhren eingeschlossen und die Räume zwischen den konischen oberen Theilen der Knospe und den Röhrenwänden eingegypst.

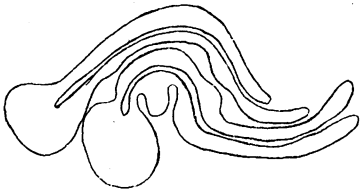


Fig. 38. Prunus Padus. Querschnitt durch zwei Blätter einer Knospe, welche in einer Glasröhre eingeschlossen war.

Wie es auch zu erwarten war, erhielten die Blätter eine andere Knospenlage, welche verschieden von der Knospenlage unter normalen Verhältnissen war, obgleich in beiden Fällen die embryonalen Wachsthumsverhältnisse dieselben geblieben sind. So zeigte Prunus Padus (Fig. 38) eine etwas wellige

Fig. 39. Evonymus verrucosus. Querschnitt durch eine Knospe, welche in einer Glasröhre eingeschlossen und eingegypst wurde.

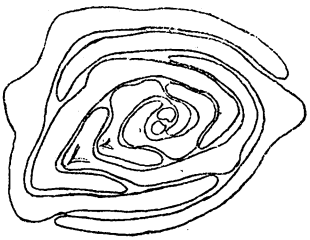


Fig. 40. Syringa vulgaris. Querschnitt durch eine eingegypste Knospe. Die Blätter haben eine andere Knospenlage als in den normalen Fällen bekommen und zeigen die Intercellularräume in den eckig gebogenen Theilen.

Knospenlage, bei Evonymus dagegen (Fig. 39) wurden die Blätter etwas platt gedrückt, während bei Syringa die Blätter eckig wurden und in den Kanten eine Bildung der Intercellular- und Lufträume zeigten (Fig. 40).

Die Magnolienblätter haben je zwei Stipulae, welche zu einer Tute verwachsen sind und nun einen engen Raum für die sich bil-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0479-3

denden Blätter darbieten. Wenn man die jungen Blattanlagen von Magnolia acuminata beobachtet, so sieht man, dass sie eine flach zusammengelegte Lamina haben. Die Lamina breiten sich anfangs gerade aus und werden nicht gewellt; es dauert aber nicht lange, bis sie stärker als die umgebenden Stipulae wachsen. Dadurch werden die Lamina wellig gefaltet (Fig. 41 *A B*).

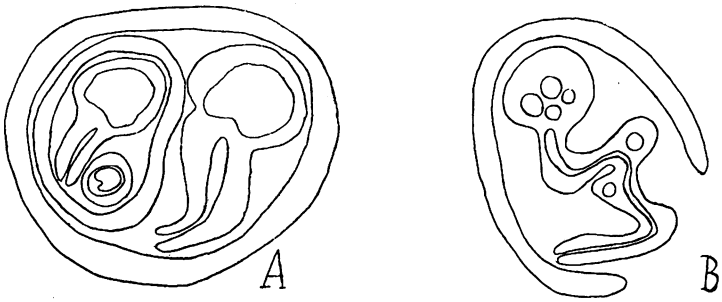


Fig. 41. Magnolia acuminata. *A* Querschnitt durch zwei junge Blätter, welche beinahe glatt zusammengelegt sind. *B* Querschnitt durch ein älteres Blatt, welches infolge Raummangels unregelmässig gekrümmt ist.

Wenn man aber sehr frühzeitig die Stipulae wegschneidet und die Magnolienblätter unter der Glasglocke cultivirt, sterben sie nicht ab, sondern wachsen weiter, und da ihnen nunmehr kein Hinderniss im Wege steht, so bleiben sie flach zusammengelegt und falten sich nicht ein (Fig. 42). Dieser Versuch stimmt also vollständig mit den oben beschriebenen, spät sich entwickelnden Blättern von Alnus überein.

Fig. 42. Magnolia acuminata. Querschnitt durch das Blatt, welches ohne Stipulis gewachsen ist. Seine Knospenlage bleibt eine glatt zusammengelegte.

Wenn man die jungen sich bildenden Knospen etwas verletzt, halbirt u. s. w., kann man auch die Raumverhältnisse in den Knospen verändern. Bei Syringa vulgaris ist die Knospenlage der Blätter, wie schon gesagt, eine rinnenförmige, und es sind die Blätter in der Knospe so ausgebildet, dass die Mittelnerven allmählich in die Lamina übergehen (Fig. 10). Auf den halbirten Knospen zeigen die Blätter eine etwas andere Knospenlage. Die Fig. 43 *A B* stellt eine Knospe dar, welche in der Längsrichtung geschnitten wurde. Die noch in der Bildung sich befindenden Blätter haben eine andere Lage genommen als diejenigen der unbeschädigten Knospe. Ein anderer Fall zeigt, dass der mittlere Theil eines Blattes stark ausgewachsen ist (Fig. 44). Das kommt dadurch zu Stande,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0480-5

dass die nach aussen liegenden Knospenschuppen durchgeschnitten worden sind und infolge dessen das Blatt sich weiter an dieser Stelle entwickeln konnte.

Dasselbe zeigen auch andere Pflanzen. Bei Ulmus oder Rhamnus imeretina bekommen die gewöhnlich rinnenförmigen Knospenschuppen eine zusammengelegte oder unregelmässige Knospenlage, wenn die Knospe halbirt wurde, und die Raumverhältnisse gestatten den Knospenschuppen resp. den Blättern, nach der einen Seite mehr als nach der anderen zu wachsen (Fig. 45).

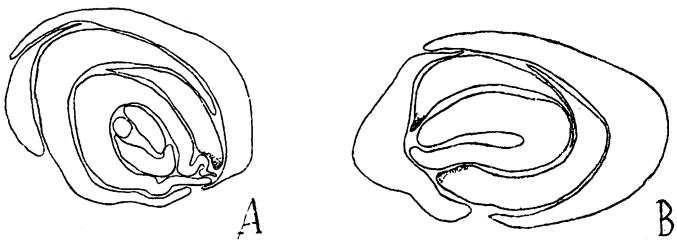


Fig 43. Syringa vulgaris. *A B* Eine halbirte Knospe. Die Knospenlage der Schuppen ist eine andere als in normalen Fällen.

Ein sehr instructives Beispiel stellen die Blüthen von Papaver dar. Wie bekannt, bilden sich die Kelchblätter bei dieser Pflanze sehr früh, während die Kronenblätter ziemlich spät erscheinen und in der Knospenlage wegen Mangel an Raum stark gefaltet werden. Beseitigt man sehr frühzeitig den Kelch und lässt die Krone ohne Kelch sich weiter

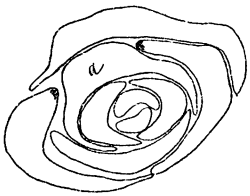


Fig. 44. Syringa vulgaris. Querschnitt durch eine verletzte Knospe. Der mittlere Theil des Blattes *a* ist sehr stark ausgewachsen.

Fig. 45. Ulmus scabra. Querschnitt durch eine halbirte Knospe. Die Schuppen sind zusammengelegt, statt rinnenförmig zu werden (vgl. Fig. 43 *B*).

entwickeln, so wachsen die Kronenblätter gerade aus, ohne Falten zu bilden (Fig. 46*A*). Wenn man einer des Kelches beraubten Blüthe einen künstlichen Kelch aus Glasröhrchen oder Staniol gibt, werden die Kronenblätter bei ihrer weiteren Entwickelung auch gefaltet, da ihnen wieder der enge Raum zur Verfügung steht (Fig. 46 *B*) [1])

1) Die Fig. 36 und 46 *A B* sind von Herrn Assistent Dr. Dunzinger gezeichnet. Ich erlaube mir ihm an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0481-0

Diese Beispiele der Naturverhältnisse und einige Versuche zeigen ganz klar, dass die Raumverhältnisse eine stark ausgesprochene Rolle in der Knospenlage der Blätter spielen.

Aber nicht hierin liegt das Hauptmoment der Knospenlage.

Bei allen diesen Versuchen konnte man nur äusserst geringe Abweichungen in der Knospenlage durch Veränderung der Raumverhältnisse constatiren. Niemals war es gelungen, die Vertheilung der embryonalen Wachsthumszonen zu verändern und dadurch eine neue Knospenlage zu schaffen. Beseitigt man sehr frühzeitig die Ochrea bei Polygonaceen oder die Stipulae bei anderen Pflanzen, deren Blätter auf beiden Seiten ungleichmässiges Wachsthum aufweisen, so bleibt ihre Knospenlage immer dieselbe, d. h. die auf beiden Seiten zurückgerollte, da sie mit den Raumverhältnissen nicht in directer Beziehung steht.

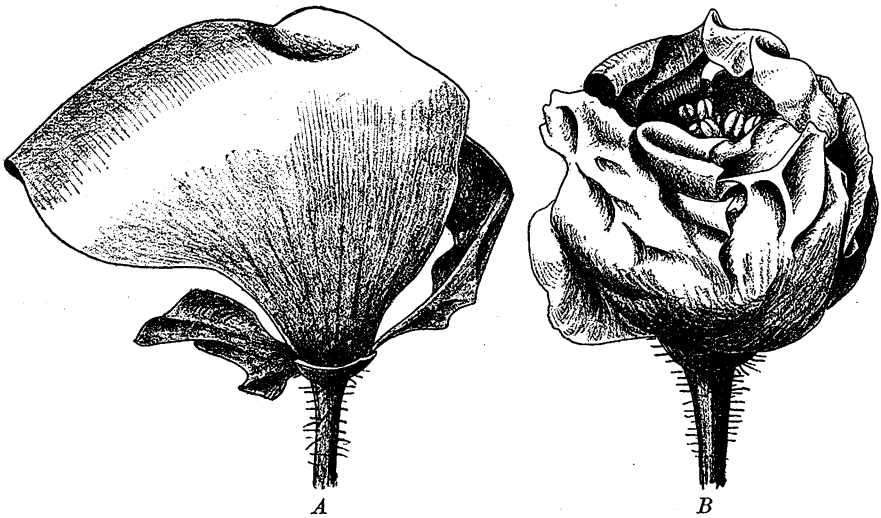


Fig. 46. *A* u. *B* Zwei Blüthen von Papaver. Die Knospenlage der Kronenblätter ist eine verschiedene. (Näheres siehe Text.)

Wenn wir jetzt alles oben Gesagte recapituliren, so können wir sehen, dass die Knospenlage das Resultat von verschiedenen Factoren ist, welche sich in äussere (das sind Raumverhältnisse) und innere (d. i. Vertheilung des embryonalen Wachsthums) theilen lassen.

München, Pflanzenphysiologisches Institut, Juli 1900.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0482-6

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 87

Autor(en)/Author(s): Arnoldi W.

Artikel/Article: Ueber die Ursachen der Knospenlage der Blätter. 440-478