Ueber die Wendung der Blattspirale und die sie bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Coniferen.

Von

Dr. **Arthur Weisse.**

(Mit Tafel I).

In meiner Arbeit über die Blattstellungen an Axillarknospen [1]) konnten die Coniferen wegen Mangel an geeignetem Untersuchungsmaterial nicht in dem Umfange Berücksichtigung finden, wie es ihrer Bedeutung und Eigenart entspricht. Zum Theil gestattete die Untersuchung des mir allein zu Gebote stehenden Hochsommer- und Herbstmaterials nicht, über Vermuthungen hinauszugehen, so dass ich mir vorbehalten musste, zu ihrer Begründung weitere Beobachtungen an jüngeren Entwickelungsstadien anzustellen. Nachdem ich nun zu geeigneterer Zeit einige Repräsentanten der wichtigeren Coniferengattungen in diesem Sinne durchmustert habe, sei es mir gestattet, die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Studien im Folgenden mitzutheilen.

Die Axillarknospen der Coniferen besitzen bekanntlich stets zwei lateral gestellte Primordialblätter, denen entweder decussirte Blattpaare bez. alternirende dreigliedrige Quirle folgen — so bei den *Cupressineen* und einigen *Araucarieen* — oder aber sich spiralig angeordnete Blätter anschliessen, wie es bei der grossen Mehrzahl der Coniferenarten der Fall ist. Die Regeln für die decussirte Blattstellung bedürfen keiner näheren Auseinandersetzung, ebenso ist der Anschluss des ersten dreigliedrigen Quirls an die lateralen Primordialblätter bereits von Schwendener in der »mechanischen Theorie der Blattstellungen« [2]) eingehend beleuchtet worden. Es sind mithin weitere Untersuchungen nur für die Fälle erforderlich, in denen die Blattstellung eine spiralige ist.

Bekanntlich ist die Wendung der Spirale im Allgemeinen durch die Stellung des dritten Blattes vollkommen bestimmt, und zwar handelt es sich hierbei zunächst um die Alternative, ob das dritte Blatt der Axillarknospe dem Tragblatte oder dem Stamme zugewandt hervorspriesse, sodann kommt die Verschiebung nach rechts oder links aus der Mediane in Betracht.

Dass die vordere und hintere Seite der Knospe im Allgemeinen ungleichen Druckverhältnissen ausgesetzt ist, ist theils schon in der

1) Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen. (Flora, LXXII. Jahrgang 1889. S. 114–140.)

2) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. S. 102.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0060-6

Ungleichartigkeit der Organe, von welchen der Druck ausgeht, theils in der morphologisch gegebenen Wachsthumsrichtung der Knospe begründet [1]). Da nun die Seitentriebe der Coniferen mit der Hauptaxe meistens einen nahezu rechten Winkel bilden, so wird hier der Contact zwischen dem bildungsfähigen Stammscheitel und dem Mutterstrahl schon sehr früh aufhören, während er mit dem Tragblatt offenbar noch längere Zeit bestehen bleibt. Demgemäss wird das dritte Blatt der Axillarknospe bei den Coniferen im Allgemeinen nach hinten fallen müssen, eine Thatsache die schon von Schwendener [2]) an einer Reihe von Beispielen nachgewiesen worden ist. Die entgegengesetzte Stellung des dritten Blattes ist von mir nur bei einigen Taxineen beobachtet worden; ich werde hierüber weiter unten eingehender berichten.

Fällt das dritte Blatt auf die Stammseite, ist also die Spirale »hintanschliessend«, so ist die Wendung derselben von der seitlichen Verschiebung des dritten Blattes in der Weise abhängig, dass einer Verschiebung nach rechts auch eine rechtsläufige Spirale entspricht und umgekehrt [3]). Man wird z. B. im ersteren Falle die Blattspirale in der Weise durchlaufen, dass man sich von dem rechtstehenden Primordialblatt 0 auf der Vorderseite zu dem linken Primordialblatt 1 begiebt, dann auf dem kürzeren Wege zu dem rechts-hinten stehenden Blatte 2, von diesem zu dem nach rechts-vorn fallenden Blatte 3 fortschreitet u. s. f.

Als Bedingung für die seitliche Abweichung des dritten Blattes treffen wir bei den Coniferen zunächst die beiden Arten von Asymmetrie an, die auch für die Angiospermen als typisch zu betrachten sind, eine seitliche Verschiebung oder schiefe Insertion des Tragblattes. Ersterer Fall ist dadurch charakterisirt, dass die Mittellinie, welche die Centren des Stammes und der Axillarknospe verbindet, mit der durch die Mitte der Knospe und das centrale Gefässbündel des Tragblattes gelegten Mediane einen mehr oder weniger beträchtlichen Winkel bildet. Es wird offenbar in diesem Falle die Knospe auf derjenigen Seite, nach welcher das Tragblatt aus der Mediane verschoben erscheint, einen stärkeren Druck erleiden und in Folge dessen mit dem Stamme länger in Contact bleiben als auf der entgegengesetzten Seite. Es wird somit das dritte Blatt der Axillarknospe nach dieser freieren Seite hin abweichen müssen.

---

1) Vgl. Schwendener, »Blattstellungen« S. 98.

2) a. a. O. S. 99.

3) Vgl. »Blattstellungen an Axillarknospen« a. a .O. S. 119 u. S. 124.
Um Missverständnissen vorzubeugen, sei bemerkt, dass ich der in der Botanik üblichen Terminologie folgend unter einer »rechtsläufigen Spirale« eine Schraubenlinie verstehe, bei deren akropetalem Durchlaufen man die Axe stets zur Rechten hat.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0061-2

Diese Art von asymmetrischer Bildung des Blattwinkels wurde schon von Schwendener[1]) an einigen Dikotylen constatirt und ist, wie ich in der citirten Arbeit nachgewiesen habe, in der Natur von weiter Verbreitung.

Um die Grösse dieser Asymmetrie durch eine einigermassen vergleichbare Maasszahl ausdrücken zu können, habe ich, wie bei meinen früheren Beobachtungen, die Methode eingeschlagen, dass ich von jeder untersuchten Pflanze denjenigen Schnitt, welcher die fraglichen Verhältnisse am deutlichsten zeigte, mit Hilfe der Camera lucida aufgenommen und an der so erhaltenen Skizze den Winkel, den die beiden in Betracht kommenden Medianen mit einander bilden, direct gemessen habe. Da die Schnitte stets so angefertigt werden müssen, dass sie möglichst senkrecht zur Knospenaxe verlaufen, so war es, da ja bei den Coniferen die Wachsthumsrichtung der Knospe mit der Hauptaxe einen grösseren Winkel bildet, um überhaupt vergleichbare Grössen zu erhalten, meistens erforderlich, die in der Querschnittsebene der Knospe gemessenen Winkel erst auf die zur Hauptaxe senkrechte Ebene zu reduciren.

Der in der Schnittebene direct gemessene Verschiebungswinkel möge mit δ' bezeichnet werden, der Neigungswinkel der Schnittebene zu der Normalebene der Hauptaxe sei ε, so wird unter der Voraussetzung, dass die beiden Schenkel von δ' gleichmässig zur Normalebene geneigt sind, der auf diese Ebene zu reducirende Verschiebungswinkel δ durch folgende Formel bestimmt:

$$\operatorname{tang} \frac{\delta}{2} = \operatorname{tang} \frac{\delta'}{2} \cdot \frac{1}{\cos \varepsilon}.$$

Die so gefundenen Werthe sind für die von mir untersuchten hierhergehörigen Coniferenarten in der folgenden Uebersicht zusammengestellt. Den einzelnen Namen ist zur bequemeren Orientirung die Divergenz, nach welcher die Blätter an dem zu der untersuchten Axillarknospe gehörigen Muttertriebe angeordnet waren, hinzugefügt.

Die seitliche Verschiebung des Tragblattes zeigte sich als Bedingung für die seitliche Abweichung des dritten Blattes an Axillarknospen von *Taxodium distichum L.* ($\delta = 7^0$, Divg. $\frac{2}{5}$, vgl. »Blattstellungen an Axillarknospen« a. a. O. S. 126 u. Taf. IV, Fig. 7.) und an den in den Axeln kotyledonenartig gebildeter Blätter hervorspriessenden Knospen eines vierjährigen Sämlings von *Pinus Pinea L. var. molli putamine* ($\delta' = 7^0$, $\varepsilon = 20^0$, $\delta = 7\frac{1}{2}{}^0$, Divg. $\frac{3}{8}$; vgl. Fig. 1 sowie a. a. O. S. 126) sowie einjähriger Sämlinge von *Pinus ponderosa* Dougl. ($\delta = 7^0$), *Larix leptolepis* Gord. ($\delta = 5^0$) und *Picea excelsa* Lk. ($\delta' = 15\frac{1}{2}{}^0$, $\varepsilon = 45^0$, $\delta = 21\frac{1}{2}{}^0$; bei letzteren an dem Muttertriebe [der Sämlingsaxe] noch keine regelmässige Spiralstellung).

---

1) Schwendener, »Blattstellungen« S. 101 u. Taf. XIII, Fig. 70 u. 72.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0062-8

In manchen Fällen fand sich bei dieser Art von Asymmetrie das dritte Blatt der Knospe noch fast genau median gestellt, und erst das vierte Blatt zeigte dann die entsprechende seitliche Abweichung. Beispiele hierfür liefern unter anderen *Arthrotaxis selaginoides* Don ($\delta' = 9^0$, $\varepsilon = 65^0$, $\delta = 21^0$, Divg. $\frac{3}{8}$) und *Widdringtonia juniperoides* Endl. ($\delta = 11^0$, Divg. $\frac{3}{8}$).

Ausserdem beobachtete ich die seitliche Verschiebung des Tragblattes mehrfach in Verbindung mit anderen die Abweichung des dritten Blattes bedingenden Factoren. Es werden diese Fälle weiter unten an geeigneten Stellen behandelt werden.

Ein zweiter Grund für die seitliche Verschiebung des dritten Blattes der Axillarknospe kann, wie ich in der citirten Arbeit [1]) ausführlicher nachgewiesen habe, in einer schiefen Insertion des Tragblattes bestehen. Offenbar übt die tiefer inserirte Seite des letzteren auf die Knospe den geringeren Druck aus, so dass also das dritte Blatt in dieser Richtung von der Mediane abweichen wird.

Diese Art von Asymmetrie, die besonders bei den Monokotylen weit verbreitet ist, findet sich bei den Coniferen verhältnissmässig seltener. Sichere Beispiele für dieselbe beobachtete ich bei *Podocarpus Meyeriana* Endl. (Divg. meistens $\frac{3}{8}$, häufig je drei Blätter genähert; vgl. Fig. 2.), *Podocarpus salicifolia* Klotzsch et Karsten (Divg. ungleichmässig) sowie an den in den Blattwinkeln der Terminalknospen-Schuppen hervorspriessenden Langtriebknospen von *Pinus Laricio* Poir (Divg. $\frac{5}{13}$) und *Pinus Strobus* L. (Divg. $\frac{8}{21}$).

Ein Zusammenwirken der schiefen Insertion und seitlichen Verschiebung des Tragblattes zeigte sich als massgebende Asymmetrie an Axillarknospen einjähriger Sämlinge von *Pinus silvestris* L. ($\delta = 2\frac{1}{2}^0$; Divg. noch unregelmässig; vgl. Fig. 3).

Für die Wendung der Blattspirale der Axillarknospe ist ferner bei einer Anzahl von Coniferen der Druck der Blattbasen der oberhalb des Tragblatts stehenden benachbarten Blätter des Muttersprosses von bestimmendem Einfluss. Auf die Möglichkeit dieses Zusammenhanges habe ich bereits früher [2]) aufmerksam gemacht, doch war es mir, da mir nur schon zu weit vorgeschrittene Knospen von *Abies Pinsapo* als Untersuchungsmaterial zur Verfügung standen, damals noch nicht möglich, diese Vermuthung durch directe Beobachtung zu begründen.

Denken wir uns, um einen concreten Fall vor Augen zu haben, einen Muttersprosss, dessen Blätter in rechtsläufiger Spirale nach der Diverg. $\frac{8}{21}$

---

1) »Blattstellungen an Axillarknospen« a. a. O. S. 123.

2) a. a. O. S. 126.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0063-3

angeordnet sind, einer Divergenz, die beispielsweise bei den *Picea*-Arten häufig realisirt ist. Wenn wir das Tragblatt mit der Nummer 0 (vgl. Fig. 4) und die folgenden Blätter des Hauptstammes mit den entsprechenden folgenden Nummern versehen, so sind es die Blätter 2, 3, 5, 8 und 13, welche als der zu 0 gehörigen Axillarknospe benachbart überhaupt in Betracht kommen können. Setzt man die Grösse des Stammumfangs gleich u und die Höhe eines Schraubenganges der Grundspirale gleich h, so ergibt sich, falls man die Mitte von Blatt 0 als Coordinaten-Anfangspunkt wählt und den Horizontal-Abstand mit x, die verticale Coordinate mit y bezeichnet, für die Mitte von

$$\text{Blatt } 2) \quad x = -\frac{5}{21}u, \; y = \frac{16}{21}h;$$

$$\text{» } 3) \quad x = +\frac{3}{21}u, \; y = \frac{24}{21}h;$$

$$\text{» } 5) \quad x = -\frac{2}{21}u, \; y = \frac{40}{21}h;$$

$$\text{» } 8) \quad x = +\frac{1}{21}u, \; y = \frac{64}{21}h;$$

$$\text{» } 13) \quad x = -\frac{1}{21}u, \; y = \frac{104}{21}h;$$

Und zwar ist hierin die Abscisse positiv gerechnet, wenn man von 0 aus zu dem betreffenden Blatte im Sinne der Grundspirale, also in unserem Beispiele nach links fortschreitet, während im entgegengesetzten Falle der Abscisse das negative Vorzeichen gegeben ist.

Allgemein erhält man, wenn die Divergenz $\frac{p}{q}$ ist, für Blatt n

$$x = n.\frac{p}{q}u - ku, \; y = n.\frac{p}{q}h,$$

worin k diejenige positive ganze Zahl bedeutet, welche dem Werthe von $n.\frac{p}{q}$ am nächsten liegt.

Welches der in Betracht kommenden Blätter auf die Axillarknospe in gegebenem Falle den für die Stellung des dritten Blattes entscheidenden Druck ausübt, lässt sich nicht allgemein beantworten, sondern ist einerseits von dem Entwickelungsstadium des Muttersprosses bei Anlage der Knospe und der hiermit zusammenhängenden relativen Grösse des Stammumfangs und der Internodien, andererseits von der Grösse und Stellung der Knospenanlage sowie von der individuellen Ausbildung der Blattbasen abhängig. Es wird somit nur bei Pflanzen mit sehr regelmässiger Verzweigung sich der Einfluss eines bestimmten Blattes geltend machen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0064-9

können, im Allgemeinen werden wir zu erwarten haben, dass selbst an dem nämlichen Spross bald dieses bald jenes der dem Tragblatt benachbarten Blätter die seitliche Abweichung des dritten Blattes und folglich auch die Wendung der Blattspirale der Knospe veranlassen kann. Wie ein Blick auf Fig. 4 lehrt, wird die Spirale der Axillarknospe, falls die Blätter 2, 5 oder 13 den entscheidenden Druck ausüben, linksläufig, also in Bezug auf die Spirale des Muttertriebes antidrom, während wenn Blatt 3 oder 8 die Verschiebung des dritten Blattes der Knospe bedingt, eine rechtsläufige, also der Spirale des Hauptsprosses homodrome Spiralstellung zu Stande kommt.

Meine speciellen Beobachtungen ergaben für *Araucaria excelsa* R. Br. die interessante Thatsache, dass die Spiralen der Axillartriebe stets der Spirale des Muttersprosses antidrom verlaufen. Da diese Pflanze eine ausserordentlich regelmässige Verzweigung besitzt und die Axillarknospen stets dicht bei der Terminalknospe, also unter möglichst gleichen Verhältnissen angelegt werden, so kann die Ursache für diesen regelmässigen Wechsel in der Wendung der Spirale nur durch eine von der Wendung der Spirale des Muttersprosses selbst abhängige Eigenthümlichkeit des Blattwinkels bedingt sein. Die Untersuchung jugendlicher Axillarknospen zeigte, dass hier der Druck des Blattes 5 des Haupttriebes von entscheidendem Einfluss für die Stellung des dritten Blattes der Knospe ist (vgl. Fig. 5). Die Blätter des Muttersprosses sind gewöhnlich nach der Divergenz $\frac{5}{13}$ angeordnet, so dass also Blatt 5 vom Tragblatte 0 nur um $\frac{1}{13}$ des Stammumfanges divergirt.

Auch an einem ungefähr dreijährigen Sämling von *Sequoia gigantea* Torrey, der im Gewächshause unter ziemlich gleichmässigen Wachsthumsbedingungen gezogen war, konnte ich eine vollkommene Regelmässigkeit in der Wendung der Blattspirale constatiren. Die Blätter waren hier nach der Divergenz $\frac{3}{8}$ gestellt, die seitliche Abweichung des dritten Blattes der Axillarknospe wurde regelmässig durch den Druck des Blattes 3 des Muttersprosses bedingt (vgl. Fig. 6). In Folge dessen musste die Blattspirale des Axillarbetriebs stets der des Hauptstamms homodrom verlaufen, und in der That zeigten die sämmtlichen Zweige und untersuchten Knospen der Sämlingspflanze immer eine gleichgerichtete, in dem gedachten Falle eine linksläufige, Spirale. Wenn die Regelmässigkeit der Verzweigung auch bei älteren Exemplaren in gleichem Maasse stattfände, so müssten die Sequoia-Bäume stets entweder nur links- oder nur rechtsläufige Blattspiralen besitzen. Um diese Schlussfolgerung zu prüfen, untersuchte ich die Wendung der Spiralen an einem grösseren Aste eines der bekannten Mammuthbäume, die vor dem Palmenhause im Königlichen Botanischen Garten zu Berlin stehen. Es zeigte sich, dass die Spiralen der einzelnen Zweige hier keineswegs durchgängig homodrom verlaufen; doch findet

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0065-5

andererseits auch nicht ein ganz gesetzloser Wechsel in der Richtung der Spiralen statt, sondern die einem gemeinschaftlichen Muttertrieb entspriessenden Seitenaxen zeigen im Allgemeinen eine Gruppirung zu durchschnittlich 4 bis 5 aufeinanderfolgenden Zweigen, die unter einander homodrome Blattspiralen besitzen. Für die mit der Hauptaxe gleichläufigen Spiralen ist der Druck des Blattes 3, für die gegenläufigen der des Blattes 5 des Muttersprosses im Allgemeinen ausschlaggebend. Doch kommt, besonders an stärkeren Sprossen, auch eine seitliche Verschiebung des Tragblattes als mechanische Bedingung hinzu, durch welche die geschilderte Regelmässigkeit gelegentlich Störungen erleidet. Es scheint mir aber aus den beobachteten Thatsachen soviel als sicher hervorzugehen, dass auch hier bei gleichartigen Wachsthumsbedingungen der Druck entsprechender Blätter für die Wendung der Spirale der Seitentriebe massgebend ist.

Für die seitliche Verschiebung des dritten Blattes der Axillarknospe fand ich den Druck eines der Knospe benachbarten Blattes des Hauptstammes ferner als wirksames Moment bei *Abies Pinsapo* Boissier (Divergenz $\frac{5}{13}$ oder $\frac{8}{21}$, seltener $\frac{3}{8}$; Druck von Blatt 5 und 3 als wirksam beobachtet), *Picea orientalis* Link (Divg. $\frac{8}{21}$; wirksam Blatt 3), *Picea alba* Link (Divg. $\frac{5}{13}$; wirksam Blatt 5), *Picea nigra* Link *var. mariana* (Divergenz $\frac{3}{21}$; wirksam Blatt 5), *Dacrydium cupressinum* Soland. (Divg. $\frac{5}{13}$; wirksam Blatt 5) sowie bei einigen in den Blattwinkeln der Terminalknospen-Schuppen stehenden Langtriebknospen von *Pinus Laricio* Poir. (Divg. $\frac{5}{13}$; wirksam Blatt 5). Doch trat bei diesen Pflanzen eine ähnliche regelmässige Beziehung zwischen der Wendung der Spirale des Haupt- und Seitensprosses, wie sie bei *Araucaria excelsa* und *Sequoia gigantea* zu constatiren war, nicht hervor.

Auch für die in den Axeln der Schuppenblätter der Endknospen von *Pinus silvestris* angelegten Knospen, sowie für die Axillarknospen von *Cryptomeria japonica* und *C. elegans*, scheint die seitliche Verschiebung des dritten Blattes in gleicher Weise bedingt zu sein. Doch fand ich die Asymmetrieverhältnisse in diesen Fällen in zu geringem Grade ausgesprochen, um einen sicheren Schluss über die hier wirksamen mechanischen Momente ziehen zu können.

In einigen Fällen beobachtete ich, dass sich zu dem Drucke eines benachbarten Blattes des Muttersprosses noch eine seitliche Verschiebung des Tragblattes als massgebender Factor für die seitliche Abweichung des dritten Blattes der Axillarknospe hinzugesellte. Ist das Tragblatt nach derjenigen Seite aus der Mediane gerückt, auf welcher das mechanisch wirksame Blatt des Muttersprosses steht, so unterstützen sich beide Factoren in ihrem Einfluss auf die fragliche Verschiebung des dritten Blattes der Knospe; im entgegengesetzten Falle wirken sie indessen einander ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0066-1

gegen, und es richtet sich alsdann die seitliche Abweichung des dritten Blattes nach der relativ stärkeren Componente. Beispiele für gegenseitige Unterstützung beider Factoren lieferten mir einige Knospen von *Sequoia gigantea* (Divg. $\frac{3}{8}$; wirksam Blatt 3; Verschiebungswinkel des Tragblatts $\delta = 4^0$) sowie in besonders auffallendem Maasse eine Knospe von *Cedrus Deodara* Loud. (Divg. $\frac{3}{8}$; wirksam Blatt 3; $\delta' = 18\frac{1}{2}^0$, $\varepsilon = 35^0$, $\delta = 22\frac{1}{2}^0$). Ein Beispiel für das Entgegenwirken beider Componenten beobachtete ich an einem einjährigen Sämling von *Tsuga Sieboldii* Carr. Die Blätter des Muttersprosses, der Sämlingsaxe, standen in linksläufiger Spirale mit noch ungleichmässigen Divergenzen. Das Tragblatt war ziemlich beträchtlich nach links aus der Mediane verschoben ($\delta' = 3\frac{1}{4}^0$, $\varepsilon = 65^0$, $\delta = 7\frac{1}{2}^0$), Blatt 8 des Hauptsprosses übte von rechts-hinten her einen Druck auf die Knospe aus. Diese beiden entgegengesetzten Druckwirkungen hatten zur Folge, dass das dritte Blatt der Axillarknospe fast genau in die Mediane fiel, während das vierte Blatt, der seitlichen Verschiebung des Tragblatts entsprechend, nach rechts-vorn zu stehen kam. Ausserdem zeigte sich der Einfluss der beiden in entgegengesetztem Sinne wirkenden Druckkräfte in einer Drehung der Knospe in der Richtung der Uhrzeiger. Während nämlich im Allgemeinen der grösste Durchmesser der Knospe senkrecht zu der durch Stamm und Knospe gehenden Mediane liegt, bildeten in diesem Falle die beiden Linien einen Winkel von ca. 65 Grad.

Während bei allen anderen von mir untersuchten Coniferen-Arten in den Knospen tragenden Blattwinkeln stets nur eine Axillarknospe angelegt wird, zeigt sich bei *Sequoia sempervirens* Endl. das bemerkenswerthe Verhalten, dass sich hier regelmässig Beisprosse entwickeln. Wenn der normale Axillartrieb etwa ein Jahr alt geworden ist, spriesst zwischen ihm und dem Tragblatt ein zweiter Spross von gleicher Dignität hervor, dessen Blattspirale im Allgemeinen zu der Spirale des Haupttriebs antidrom verläuft. An beiden Sprossen ist das dritte Blatt regelmässig dem Stamme zugewandt. Für die seitliche Abweichung desselben fand ich an den normalen Knospen eine mehr oder weniger bedeutende seitliche Verschiebung des Tragblattes massgebend, während für die secundären Knospen im Allgemeinen der Druck der Basis des vierten Blattes des normalen Axillartriebs den Ausschlag für die seitliche Verschiebung des dritten Blattes zu geben scheint. Da nun das vierte Blatt stets nach derselben Seite aus der Mediane gerückt ist, nach welcher das dritte Blatt gerichtet ist, so muss alsdann das dritte Blatt der Beiknospe auf die entgegengesetzte Seite fallen wie bei dem normalen Spross, und es wird in Folge dessen für die Beiknospe eine der Hauptknospe antidrome Blattspirale eingeleitet.

Für einige Taxineen-Arten ist die interessante Thatsache zu constatiren, dass an beinahe sämmtlichen oder doch wenigstens den meisten Zweigen die Nadeln in Doppelspiralen angeordnet sind, also nach dem »système

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0067-6

bijugué« der Brüder Bravais[1]), das bekanntlich sonst in der Laubblattregion nur selten und mehr vereinzelt auftritt. Ein besonders charakteristisches Beispiel für dieses Verhalten liefert *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. An den regelmässig in Scheinquirlen angelegten Axillarsprossen dieser Pflanze finden sich die Nadeln fast ausnahmslos in Doppelspiralen angeordnet. Eine genauere Untersuchung der Axillarknospen zeigt, dass die ersten 20 bis 30 Blätter der Knospe Schuppenblätter mit verhältnissmässig breiter Basis sind, welche stets regelmässig decussirt stehen (vergl. Fig. 7). Auf diese folgen alsdann in ziemlich plötzlichem Uebergang die nadelartigen Laubblätter, welche eine bedeutend schmalere Basis besitzen. Durch diesen Wechsel in den Grössenverhältnissen der Blattanlagen vollzieht sich nun die Verwandlung der decussirten Blattanordnung in eine solche nach dem système bijugué in ganz ähnlicher Weise wie es für *Dipsacus* bei dem Uebergang der Laubblätter in die Hüllblätter bekannt ist. Als häufigste Divergenz der gedrehten Blattpaare beobachtete ich, auf den halben Stammumfang bezogen, die $\frac{3}{8}$-Stellung, der also ein Divergenzwinkel von $67\frac{1}{2}^0$ entspricht (vgl. Fig. 8). Dieses Stellungsverhältniss tritt, falls nicht besondere Wachsthumsstörungen hinzukommen, mit grosser Regelmässigkeit hervor, solange die Grössenverhältnisse der Blattanlagen dieselben bleiben. Es werden nun aber an der den Winter überdauernden Terminalknospe wiederum Schuppenblätter entwickelt, und es zeigt sich bei dem Uebergang der nadelförmigen Laubblätter in die Knospenschuppen sogleich eine Vergrösserung der Divergenz die nach wenigen Schwankungen wiederum die decussirte Stellung der Schuppenblätter herbeiführt.

Zur näheren Veranschaulichung dieser Stellungsänderung mögen die in der folgenden Uebersicht tabellarisch zusammengestellten Werthe der Divergenzwinkel dienen, die ich durch directe Messung an einer mit der Camera lucida aufgenommenen Skizze einer Terminalknospe von *Cephalotaxus drupacea* bestimmt habe. Die Blattpaare 0 und 0′, 1 und 1′, 2 und 2′ vermittelten den Uebergang von den Laub- zu den Schuppenblättern; die unterhalb 0 stehenden Blätter zeigten die reguläre Nadelform, die auf 2 folgenden Blattpaare waren typische Schuppenblätter. Die beiden Blätter eines Paares stehen natürlich niemals mit mathematischer Genauigkeit opponirt, sondern sind stets nach der einen oder anderen Seite hin mehr oder weniger genähert; ich habe die sich für dieselben ergebenden Divergenzwinkel in der dritten Columne vermerkt. Unter $\sphericalangle (m, n)$ ist der Divergenzwinkel zwischen den Blättern m und n zu verstehen.

$$\sphericalangle (0,0') = 175^0$$
$$\sphericalangle (0,1) = 71^0; \quad \sphericalangle (0',1') = 73^0; \quad \text{»} \ (1,1') = 177^0$$
$$\text{»} \ (1,2) = 60^0; \quad \text{»} \ (1',2') = 69^0; \quad \text{»} \ (2,2') = 186^0$$

1) L. et A. Bravais, Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. (Annales des sciences naturelles, part. botan. Seconde série VII. (1837), p. 55 et pl. 2, fig. 4).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0068-2

$\sphericalangle$ (2,3) = 86°; $\sphericalangle$ (2′,3′) = 75°; $\sphericalangle$ (3,3′) = 175°
» (3,4) = 85°; » (3′,4′) = 83°; » (4,4′) = 173°
» (4,5) = 85°; » (4′,5′) = 91°; » (5,5′) = 179°
» (5,6) = 91°; » (5′,6′) = 95°; » (6,6′) = 183°
» (6,7) = 88°; » (6′,7′) = 86°; » (7,7′) = 181°
» (7,8) = 95°; » (7′,8′) = 91°; » (8,8′) = 177°

Bei dem Uebergang der Schuppenblätter in die Laubblätter vollzieht sich in der überwinternden Endknospe die Umwandlung der decussirten Blattstellung in die doppelspiralige in ganz analoger Weise wie in der Axillarknospe, so dass also auch an älteren Zweigen die Laubblätter der Regel nach in Doppelspiralen, die Schuppenblätter decussirt stehen.

In einigen Fällen zeigte sich allerdings auch ein Uebergang in die einfache Spiralstellung, bisweilen auch in eine anfangs regellose Anordnung, die erst allmählich in eine bestimmte einfache Spiralstellung überführte. Doch konnte die Ursache dieser Aenderung meistens in localen Wachsthumstörungen erkannt werden.

Ausser den bisher allein näher ins Auge gefassten, in Scheinquirlen angelegten Axillarsprossen treten bei *Cephalotaxus drupacea* sporadisch auch Axillartriebe auf, welche am Grunde keine Schuppenblätter besitzen, sondern sogleich mit Laubblättern beginnen. Da sich diese Knospen unter wesentlich anderen Verhältnissen entwickeln, wird es zu erwarten sein, dass auch die Blattstellung an ihnen eine andere sei. In der That finden sich die Blätter an diesen Knospen stets in einfacher Spirale angeordnet, und zwar ist das dritte Blatt des Sprosses regelmässig dem Stamme zugewandt. Für die seitliche Abweichung desselben konnte eine geringe seitliche Verschiebung des Tragblattes als massgebende Asymmetrie constatirt werden. Als häufigste Divergenz wurde die $\frac{5}{13}$-Stellung beobachtet.

Ein ganz analoges Verhalten zeigt auch *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc. Auch hier sind die ersten 10 bis 20 Blätter der Axillarknospe Schuppenblätter mit sehr breiter Basis, die stets eine decussirte Anordnung besitzen. Auch bei dieser Pflanze vollzieht sich bei dem Uebergang der Schuppenblätter in die Laubblätter fast ausnahmslos die Verwandlung der decussirten in die doppelspiralige Stellung (Divergenz $\frac{3}{8}$).

An der mit *Cephalotaxus drupacea* nahe verwandten *C. pedunculata* Sieb. et Zucc. stehen die Nadeln gleichfalls fast immer nach dem système bijugué (Divg. $\frac{3}{8}$). Doch macht sich bei dieser Art der bemerkenswerthe Unterschied geltend, dass hier meistens nur die ersten 4 Blätter der Axillarknospe decussirt stehen und dann bereits die folgenden Schuppenblätter in Doppelspiralen angeordnet sind. Hiermit in Uebereinstimmung bleiben auch die Schuppenblätter an den überwinternden Terminalknospen in doppelspiraliger Anordnung. Der Grund für dieses abweichende Verhalten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0069-1

dürfte wohl in der Thatsache zu suchen sein, dass die Basen der Schuppenblätter von *C. pedunculata* weniger breit sind als die von *C. drupacea* und *Torreya nucifera*, so dass der Grössenunterschied zwischen den Basen der jungen Laub- und Schuppenblätter hier nur gering ist.

Häufig, jedoch keineswegs in so regelmässiger Weise, finden sich ferner an den primären Langtrieben von *Phyllocladus trichomanoides* Don, von welchen bekanntlich in meist viergliedrigen Scheinquirlen die Phyllocladien tragenden secundären Zweige ausgehen, die bei dieser Pflanze stets nur schuppenartig entwickelten Blätter nach dem système bijugué angeordnet (Divg. $\frac{5}{13}$). Indessen gelang es mir in diesem Falle nicht, über ein Constatiren dieser Thatsache hinauszugehen.

Ein den letzterwähnten Fällen insofern analoges Verhalten, als auch hier das dritte und vierte Blatt der Axillarknospe in ungefähr gleicher Höhe inserirt ist, beobachtete ich bei *Podocarpus Totara* Don. Da die Blattwinkel dieser Pflanze meistens auffallend symmetrisch gebildet sind, so kann es nicht befremden, dass die ersten Blätter der Axillarknospe fast immer decussirt stehen. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung geht alsdann die Blattanordnung der Axillartriebe früher oder später in eine einfache Spiralstellung über, die nach der Divergenz $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ oder $\frac{5}{13}$ fortschreitet. Bisweilen findet sich auch zunächst eine ganz regellose Anordnung, die erst allmählich zu einer ausgesprochenen Spiralstellung hinüberführt. Die Uebergänge vollziehen sich hier in gleicher Weise wie an den primären Sämlingsaxen mit opponirten Kotyledonen.

Während es für die grosse Mehrzahl der Coniferen als typisch zu betrachten ist, dass das dritte Blatt der Axillarknospe auf die Stammseite fällt, zeigen, wie schon erwähnt, einige Taxineen insofern eine gewisse Hinneigung zum Dikotylentypus, als bei ihnen das dritte Blatt der Axillarknospe regelmässig dem Tragblatte zugekehrt ist. Für *Ginkgo biloba* und *Taxus baccata* ist dieses Verhalten bereits früher von mir constatirt worden [1]); diesen beiden Beispielen kann ich jetzt noch vier andere hinzufügen. Die seitliche Abweichung des dritten Blattes der Knospe fand ich bei diesen Pflanzen im Allgemeinen durch eine seitliche Verschiebung des Tragblattes bedingt. Die speciellen Beobachtungen hierüber ergaben für *Ginkgo biloba* L. Divg. $\frac{1}{2}$, seitliche Verschiebung des Tragblatts $\delta' = 2^0$, Neigungswinkel der Schnittebene $\varepsilon = 56^0$, also der auf den Stammquerschnitt reducirte Verschiebungswinkel $\delta = 3\frac{1}{2}{}^0$; in einem anderen Falle $\delta' = 2^0\,10'$, $\varepsilon = 20^0$, $\delta = 2\frac{1}{2}{}^0$; *Taxus baccata* L. Divg. $\frac{5}{13}$, $\delta' = 3^0\,10'$, $\varepsilon = 28^0$, $\delta = 3\frac{1}{2}{}^0$ *T. tardiva* Laws. Divg. $\frac{5}{13}$, $\delta' = 6^0\,20'$, $\varepsilon = 65^0$, $\delta = 15^0$; *T. cuspidata* Sieb. et Zucc. Divg. $\frac{5}{13}$, Asymmetrie des Blattwinkels nur gering; *Torreya grandis* Fortune Divg. $\frac{3}{8}$, $\delta' = 5^0$, $\varepsilon = 40^0$, $\delta = 6\frac{1}{2}{}^0$ (vgl. Fig. 9); *Saxe-Gothaea conspicua* Lindl. Divg. $\frac{3}{8}$, $\delta' = 8^0$, $\varepsilon = 30^0$, $\delta = 9^0$.

1) a. a. O. S. 125.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0070-2

Diese Abweichung in der Orientirung des dritten Blattes der Axillarknospe ist für *Ginkgo biloba* nicht überraschend, da dieser Baum ja in mancher Beziehung eine Annäherung an den Dikotylentypus zeigt; auffallender ist sie für die anderen der genannten Taxineen und dürfte für einige derselben vielleicht nicht ganz ausnahmslos vorhanden sein, zumal sich bei nahe verwandten Arten auch die entgegengesetzte Orientirung findet. Als eine vermittelnde Stellung kann die oben besprochene decussirte Anordnuug der ersten Knospenblätter angesehen werden, die gleichfalls nur bei nahe verwandten Taxineen hervortrat und eben dadurch charakterisirt ist, dass das dritte und vierte Blatt in ungefähr gleicher Höhe inserirt ist, somit also weder die Stamm- noch die Tragblattseite als die günstigere erscheint. Verständlich wird uns dieses abweichende Verhalten durch die Thatsache, dass bei den Taxineen die Seitentriebe im Allgemeinen unter einem spitzeren Winkel aus dem Mutterstamm hervorspriessen als bei den übrigen Coniferen, jedoch sind die Unterschiede in den einzelnen Fällen keineswegs so extrem, dass man die Orientirung des dritten Blattes mit Sicherheit vorhersagen könnte.

Die allgemeinen Ergebnisse meiner Untersuchung lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen.

A. An den Axillarknospen der bei weitem meisten Coniferen mit spiraliger Blattanordnung steht das dritte Blatt, der sperrigen Verzweigung entsprechend, dem Stamme zugewandt. Die seitliche Abweichung desselben, von welcher im Allgemeinen das Zustandekommen und die Wendung der Spirale abhängt, findet sich durch drei Momente bedingt:

1) durch eine seitliche Verschiebung, welche das Tragblatt in Bezug auf die durch Stamm und Knospe gelegte Mediane darbietet,

2) durch eine schiefe Insertion des Tragblattes,

3) durch den Druck der Blattbasen der oberhalb des Tragblattes stehenden benachbarten Blätter des Muttersprosses.

Die beiden ersten Arten von Asymmetrie sind die auch für die Angiospermen typischen; der dritte Fall wurde dagegen von mir bisher nur an Coniferen beobachtet.

4) An den Beiknospen von *Sequoia sempervirens* ist für die seitliche Verschiebung des dritten Blattes der Druck des vierten Blattes des normalen Axillartriebs massgebend.

B. Bei einigen Taxineen mit weniger sperriger Verzweigung fällt das dritte Blatt der Knospe auf die Tragblattseite. Die seitliche Abweichung desselben wird hier durch eine seitliche Verschiebung des Tragblattes hervorgerufen.

C. Andere Taxineen zeigen eine vermittelnde Stellung zu A und B, indem die ersten Blätter der Axillarknospe decussirt stehen. Der Uebergang zur Spiralstellung vollzieht sich dann erst später. Für einige

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0071-7

hierhergehörige Arten ist das Zustandekommen einer Doppelspirale als typisch zu erachten.

Herrn Professor Dr. Schwendener, der die Liebenswürdigkeit besass, mir die Ausführung der Untersuchungen zu vorstehender Mittheilung im Königlichen Botanischen Institut zu Berlin zu gestatten, spreche ich hierfür sowie für das meinen Untersuchungen entgegengebrachte freundliche Interesse meinen herzlichsten Dank aus.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Axillarknospe eines Sämlings von *Pinus Pinea* L. *var. molli putamine* nebst Stamm und Tragblatt, ca. 15 mal vergr. Das Tragblatt ist nach rechts aus der durch Stamm und Knospe gelegten Mediane verschoben, das dritte Blatt der Knospe steht nach links-hinten.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Podocarpus Meyeriana* Endl., ca. 15 mal vergr. Das Tragblatt ist in der Richtung von links-unten nach rechts-oben schief inserirt. Das dritte Blatt der Axillarknospe fällt nach links-hinten. Die punktirten Linien entsprechen einer tieferen Einstellung.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Axillarknospe eines Sämlings von *Pinus silvestris* L., ca. 26 mal vergr. Das Tragblatt zeigt seitliche Verschiebung nach rechts in Verbindung mit schiefer Insertion von links-unten nach rechts-oben. Das dritte Blatt der Knospe steht nach links-hinten.

Fig. 4. Schema einer rechtsläufigen Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{8}{21}$; vgl. S. 62.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Araucaria excelsa* R. Brown, ca. 12 mal vergr. Der Druck der Blattbasis von Blatt 5 des Muttersprosses bedingt die seitliche Abweichung des dritten Blattes der Axillarknospe.

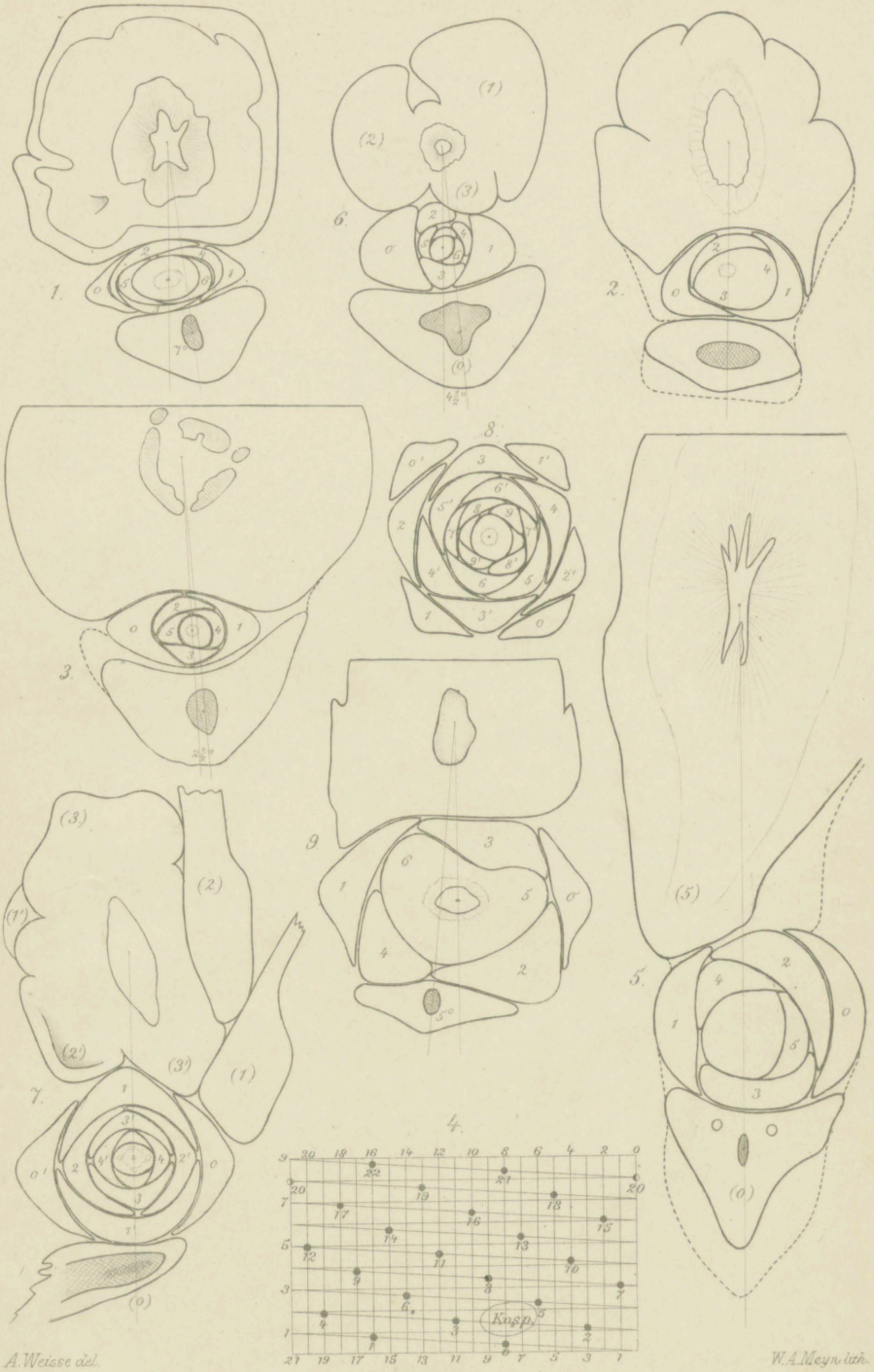
Fig. 6. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Sequoia gigantea* Torrey, ca. 20 mal vergr. Das Tragblatt ist nach rechts verschoben, ausserdem bewirkt der Druck des Blattes 3 des Muttersprosses die Abweichung des dritten Blattes der Axillarknospe nach links.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Axillarknospe von *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc., ca. 15 mal vergr. Die Schuppenblätter der Knospe stehen decussirt.

Fig. 8. Querschnitt durch eine terminale Laubblattknospe derselben Pflanze, ca. 15 mal vergr. Die Laubblätter stehen in einer Doppelspirale mit der Divg. $\frac{3}{8}$.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Axillarknospe von *Torreya grandis* Fortune, ca. 15 mal vergr. Das Tragblatt ist nach links aus der Mediane verschoben, das dritte Blatt der Axillarknospe steht nach rechts-vorn.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0072-3



A. Weisse del. W. A. Meyn lith.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0537-7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: 74

Autor(en)/Author(s): Weisse A.

Artikel/Article: Ueber die Wendung der Blattspirale und die sie bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Coniferen. 58-70