Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen

von

A. Weisse.

(Hierzu Tafel IV.)

Die älteren Arbeiten, in denen die Gesetze der Blattstellungen eingehender erörtert werden, zeigen durchaus den Standpunkt idealistischer Naturanschauung. Sowohl C. Schimper[1]), der Begründer der sogenannten Spiraltheorie, als auch A. Braun[2]), der diese Lehre weiter ausgebildet hat, stehen auf dem Boden dieser Auffassung, welche in den organischen Formen nur die Nachbilder ewiger Ideen sieht und daher auf die Herbeiziehung wirkender Ursachen von vorn herein verzichtet[3]).

Die Abhandlungen der Brüder L. und A. Bravais[4]) betreffen besonders die mathematische Seite der Phyllotaxie und verdienen in dieser Richtung wegen der ungemeinen Klarheit ihrer präcisen Entwickelungen vollste Anerkennung. In morphologischer Hinsicht stehen die Autoren auf dem Standpunkte ihrer Zeitgenossen.

Es ist ein Verdienst von Sachs, den principiellen Gegensatz zwischen der Schimper-Braun'schen Blattstellungslehre und der heutigen Natur-Auffassung betont zu haben. Während er schon in der ersten Auflage seines »Lehrbuchs« die »rein geometrische Natur«[5]) der alten Lehre hervorhob, bezeichnete er in der »Geschichte der Botanik« die »idealistische Auffassung der Natur«[6]) als den Grundfehler dieser Lehre. Inzwischen hatte auch Hofmeister[7]) das Fehlerhafte dieser Anschauung erkannt, und ist es sein unbestreitbares Verdienst, zuerst den Versuch gemacht zu haben, einer mechanischen Betrachtungsweise auch auf diesem Gebiete Geltung zu verschaffen. Allein in der Durchführung dieser Aufgabe gelangte Hofmeister zu manchen Ansichten,

1) C. Schimper, Beschreibung des Symphytum Zeiheri etc. B. Blattstellung. (Geiger's Magazin für Pharmazie etc. 29. Band. 1830. S. 1—71.)

2) A. Braun, Ueber die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung etc. (Flora, XVIII. Jahrg. 1835. S. 145—191) und a. a. O.

3) Vgl. J. Sachs, Geschichte der Botanik. München 1875. S. 181, und S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. S. 1.

4) L. et A. Bravais, Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. (Annales des sciences naturelles, part. botan. Seconde série. VII. 1837. p. 42—110) und Essai sur la disposition générale des feuilles rectisériées. (Ann. d. sc. nat. Sec. sér. XII. 1839. p. 5—41 et 65—77.)

5) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1868. S. 165.

6) J. Sachs, Geschichte der Botanik. S. 181.

7) Wilh. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. (Handbuch der physiologischen Botanik, 1. Band, 2. Abtheilung.) Leipzig 1868.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0120-4

die später wieder aufgegeben werden mussten. Es ist bekannt, einen wie weitgehenden Einfluss er dem ungleichen Wachsthum der Blattränder, der Schwerkraft, der einseitigen Beleuchtung u. s. w. zugeschrieben hat und mit welchen Schwächen seine Beweisführung behaftet ist.

Wir verdanken es dem Scharfsinne Schwendener's, das Stichhaltige der Ansichten Hofmeister's von dem Irrthümlichen geschieden zu haben, wie denn überhaupt erst die klassischen Arbeiten dieses Autors den Namen einer mechanischen Theorie verdienen. Die schon citirte grössere Abhandlung des Verfassers, die »mechanische Theorie der Blattstellungen« bildet die eigentliche Grundlage der modernen Phyllotaxie, an die Jeder, welcher auf diesem Gebiete Untersuchungen anstellen will, anzuknüpfen hat. Der hauptsächlichste Vorzug der Schwendener'schen Betrachtungsweise beruht auf den verhältnissmässig einfachen Mitteln, mit denen sie die mannigfachen Erscheinungen der Blattstellung zu erklären weiss. Im Gegensatz zu den älteren Autoren, in deren Theorien die seitlichen Organe nur die Rolle mathematischer Punkte spielen, legt Schwendener auf die thatsächlichen stereometrischen Verhältnisse derselben das Hauptgewicht. Als Körper von bestimmter Form und Ausdehnung müssen sie, wenn sie mit einander in Contact treten, gegenseitige Druckwirkungen ausüben. Derartige Contact- und Druckverhältnisse liegen nun in jeder Knospenanlage vor, und in ihnen haben wir die eigentlichen Ursachen für die regelmässigen Beziehungen zu suchen, die zwischen den Gliedern der bekannten Schimper-Braun'schen Reihen bestehen. Daneben ist sodann die relative Grösse und Form der Basis, an welche sich die folgenden Organe anschliessen, von entscheidendem Einfluss für das Zustandekommen einer bestimmten Anordnung. In dieser Hinsicht ist für den Hauptstamm der höheren Gewächse die Gestalt und Stellung der Kotyledonen massgebend, während für die axillären Seitenzweige die Raumverhältnisse, welche durch die jedesmalige Beschaffenheit des Blattwinkels bedingt werden, von hervorragender Wichtigkeit sind. Wir finden umfassendere Untersuchungen hierüber in dem dritten Abschnitt der mehrfach erwähnten Schwendener'schen »Blattstellungen«, der über die »Verzweigung des Stammes« handelt. Nachdem der Verfasser im 1. Theile dieses Abschnittes die Erscheinungen der »Dichotomie und Fasciation« erörtert hat, geht er im 2. Theile zu der »Axillarverzweigung« über. Im Folgenden gebe ich zunächst die Hauptpunkte der in diesem Theile niedergelegten Theorie wieder.

Es ist eine auf viele Beobachtungen gestützte Erfahrung, dass die organbildende Thätigkeit des Stammscheitels unterdrückt wird, sobald in Folge eines Contacts mit irgend einem anderen Organe ein hinlänglich starker Druck auf die Oberfläche zn Stande kommt. Die räumlichen Verhältnisse des Blattwinkels, in welchen die Axillarknospe zwischen den Mutterstrahl und das Tragblatt eingekeilt ist, sind in den weitaus meisten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0121-0

Fällen von einer solchen Beschaffenheit, dass der Knospenscheitel in seitlicher Richtung frei oder doch wenigstens in bedeutend geringerem Maasse gedrückt wird, als dies in der Richtung der Stamm und Tragblatt verbindenden Mediane der Fall ist. Es ist daher durchaus nicht überraschend, dass die bei weitem häufigste Stellung der beiden ersten Blätter des Axillartriebs eine laterale ist, und erst die folgenden median oder mehr oder weniger schief gestellt sind. Weniger leicht zu entscheiden ist die weitere Frage, welche Stellung das dritte Blatt zu den beiden lateralen Primordialblättern einzunehmen habe. Die Untersuchung dieser Frage ist besonders für die Fälle von Interesse, in welchen die resultirende Blattstellung eine spiralige ist. Es handelt sich hierbei zunächst um die Alternative, ob das dritte Blatt auf der dem Tragblatte zugekehrten Seite angelegt werde, oder ob es dem Stamme zugewandt hervorspriesse. Es ist jedenfalls klar, dass die vordere und hintere Knospenseite im Allgemeinen ungleichen Druckverhältnissen ausgesetzt ist, »einestheils schon wegen der Ungleichartigkeit der Organe, von welchen der Druck ausgeht, anderntheils wegen der morphologisch gegebenen Wachsthumsrichtung der Knospe, von der man nicht sagen kann, dass sie dem vorwiegenden Druck ohne Widerstand nachgebe. Je nach Umständen wird also bei einer bestimmten Pflanze zuerst auf der Aussenseite, d. h. zwischen Knospe und Tragblatt, bei einer anderen zuerst auf der Innenseite jenes Maass von Druckverminderung eintreten, welches Bedingung der seitlichen Sprossung ist. Auch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass am nämlichen Spross bald die eine, bald die andere Seite als die begünstigte erscheint« [1]).

So klar diese Erwägungen auch vom rein theoretischen Standpunkte aus erscheinen, so schwierig ist es doch, denselben in den einzelnen Fällen die thatsächliche Begründung hinzuzufügen. Da es selbstverständlich unmöglich ist, die Grösse des Druckes, welchem die Knospe auf der Vorder- und Hinterseite ausgesetzt ist, dynamometrisch zu messen, so muss man sich an indirecten Anhaltspunkten genügen lassen. Man wird sich daher besonders auf die extremen Fälle zu stützen haben, bei denen die verschiedenen Druckverhältnisse mit hinlänglicher Sicherheit übersehen werden können. Wenn die Wachsthumsrichtung des Seitentriebs einen nahezu rechten Winkel mit der Hauptaxe bildet, so wird schon sehr früh ein eigentlicher Contact zwischen dem Mutterstrahl und dem Stammscheitel der Axillarknospe aufhören, während derselbe offenbar mit dem Tragblatt noch längere Zeit bestehen bleibt. Es wird daher in diesem Falle das dritte Blatt nothwendig auf die Innenseite fallen müssen; und in der That nimmt bei allen Pflanzen, deren Axillarzweige diesen Bedingungen entsprechen, das dritte Blatt ausnahmslos diese Stellung

1) Schwendener, »Blattstellungen«, S. 98 u. 99.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0122-6

ein. Zahlreiche Beispiele hierfür hat Schwendener besonders unter den *Coniferen* und *Crassulaceen* gefunden. Bei anderen Pflanzen, deren Axillartriebe weniger senkrecht abgehen, zeigt sich dieses Verhalten, wie zu erwarten, nur stellenweise. Auch hierfür hat Schwendener eine Reihe von Beispielen in seinen »Blattstellungen« angeführt. Sodann prüft der Verfasser den entgegengesetzten Fall, in welchem die Axillarknospe in einem sehr spitzen Winkel aus dem Hauptstrahl hervorspriesst und ausserdem der Widerstand des Tragblattes entschieden geringer als derjenige des Stammes ist. Das dritte Blatt ist alsdann ausnahmslos dem Tragblatte zugewandt. Es findet sich diese Stellung bei der grossen Mehrzahl der Dikotylen, von denen Schwendener eine Anzahl besonders charakteristischer Beispiele angiebt.

Für den Fall, dass die den lateralen Primordialblättern folgenden Seitenorgane gegenständig angeordnet sind, bedarf es keiner näheren Auseinandersetzung, da die Regeln für diese Stellung hinlänglich bekannt sind. Anders verhält es sich damit, wenn auf die beiden ersten Blätter ein dreigliedriger Quirl folgt. Zunächst ist ohne weiteres einleuchtend, dass sich zwei Glieder desselben halb seitlich stellen müssen, während das dritte Glied in die Mediane fallen muss, fraglich ist jedoch, ob das letztere nach der Stamm- oder Tragblattseite zu liegen kommt. Die Untersuchungen Schwendener's haben ergeben, dass hierfür dieselben mechanischen Verhältnisse massgebend sind, welche für den Fall einer spiraligen Anordnung die entsprechende Stellung des dritten Blattes bedingen würden. Auch dieses Verhalten hat der Verfasser durch eine grössere Anzahl von Beispielen erhärtet.

Wenn die resultirende Stellung eine spiralige ist, so ist mit der Entscheidung darüber, ob das dritte Blatt vorn oder hinten zu stehen kommt, die Untersuchung keineswegs abgeschlossen, vielmehr handelt es sich hier noch um die weitere Frage, ob dasselbe rechts oder links von der durch Stamm und Knospe gelegten Mediane hervorspriesst. Die Lösung dieser Frage erhält noch ein besonderes Interesse, da durch dieselbe gleichzeitig die Rechts- oder Linksläufigkeit der Spirale im Allgemeinen vollständig bestimmt wird. Für die folgenden Blätter wird nämlich die Druckwirkung von Stamm und Tragblatt nur noch gering sein, so dass nunmehr die durch die Stellung der drei ersten Blätter geschaffene Basis für den weiteren Aufbau von entscheidendem Einflusse ist.

Dass auch die seitliche Coordinate für die Stellung des dritten Blattes durch die Raum- und Druckverhältnisse bedingt werde, ist von Schwendener a. a. O. klar und deutlich ausgesprochen worden, auch hebt er hervor, dass dieselben durchaus individueller Natur sind, und »in dieser Hinsicht die geringfügigsten Abweichungen von der Symmetrie den Ausschlag geben können«[1]). Doch lag es nicht in dem Plane des

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

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0123-1

genannten Werkes, diese Verhältnisse im Speciellen zu untersuchen, vielmehr kam es dem Verfasser nur darauf an, zu zeigen, dass auch diese Frage durch die mechanische Auffassung in befriedigenderer Weise gelöst werden könne, als es der idealistischen Vorstellung mit ihrem unabänderlichen »Grundplan« gelingen konnte. Zu diesem Zwecke war es mehr als hinreichend, diesem allgemeinen Hinweis auch noch die Beschreibung und Abbildung einiger Beispiele hinzuzufügen, welche gestatten, sich über die Art der Asymmetrie des Blattwinkels eine Vorstellung zu machen. Es war meine erste Aufgabe, in dieser Richtung weitere Beobachtungen anzustellen.

Auch die auf den ersten Blick so auffällige Stellung des adossirten Vorblatts, welches sich bekanntlich bei vielen Monokotylen sowie einigen wenigen Dikotylen findet, ist in Schwendener's mehrfach citirter Abhandlung auf die mechanischen Ursachen zurückgeführt worden. Was zunächst das Vorkommen desselben bei den Monokotylen betrifft, so ist es hier bei der stengelumfassenden Beschaffenheit des Tragblattes von vorn herein unwahrscheinlich, dass das Minimum des auf die Axillarknospe ausgeübten Druckes in die transversale Richtung falle. Muss das erste Blatt somit in der Mediane zu stehen kommen, so kann es bei dem schräg nach vorn gerichteten Wachsthum der Knospe, durch welches offenbar ein grösserer Gegendruck des Tragblattes bedingt wird, nur auf der hinteren Seite hervorspriessen. Auch zeigt die »rinnenförmige Vertiefung, welche gewöhnlich am Stengel der Monokotylen unter dem Einfluss der Knospe zu Stande kommt, deutlich genug, auf welcher Seite die grössere Nachgiebigkeit vorhanden ist«[1]). Schwieriger liegen die Verhältnisse bei den Dikotylen mit adossirtem Vorblatt. Ich werde auf dieselben an anderer Stelle zurückkommen.

Durch welche mechanischen Momente die Stellung des auf das adossirte Primordialblatt folgenden zweiten Blattes bedingt werde, ist bisher noch nicht erörtert worden. Ich will im zweiten Abschnitt der vorliegenden Arbeit zu zeigen versuchen, dass hierfür dieselben Asymmetrieverhältnisse massgebend sind, welche bei Axillarknospen mit lateralen Vorblättern die Stellung des dritten Blattes veranlassen.

Ein dritter Abschnitt wird über die Blattstellung an solchen Axillarknospen handeln, welche zu mehreren in einem Blattwinkel auftreten.

I. Ueber die Stellung des dritten Blattes an Axillarknospen mit zwei lateralen Primordialblättern.

Es ist bereits hervorgehoben worden, dass für die Axillarknospen mit seitlichen Vorblättern und spiraliger Blattanordnung durch die Stellung des dritten Blattes die Wendung der Spirale im Allgemeinen vollständig

1) Schwendener, »Blattstellungen«, S. 103.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0124-7

bestimmt ist. Einerseits kommt hierbei in Betracht, ob das dritte Blatt auf der Innen- oder Aussenseite hervorspriesst, andererseits ist die Richtung der seitlichen Verschiebung desselben von wesentlichem Einfluss. Je nachdem das dritte Blatt seine Stellung zwischen dem Tragblatte und den beiden Primordialblättern oder zwischen diesen und dem Stamm einnimmt, kann die Zweigspirale, nach dem Vorschlage Schwendener's [1]), als »vornanschliessend« oder »hintanschliessend« bezeichnet werden. Wir wollen beide Fälle gesondert betrachten.

1. Axillarknospen mit vornanschliessender Blattspirale.

Die vornanschliessende Spirale kommt, besonders an den Axillarknospen der Dikotylen, am weitaus häufigsten vor. Ihre Wendung hängt mit der seitlichen Verschiebung des dritten Blattes in der Weise zusammen, dass die Spirale rechtsläufig [2]) fortschreitet, wenn das dritte Blatt links von der durch Stamm und Knospe gehenden Mediane zu stehen kommt, und umgekehrt. Von der Richtigkeit dieser Behauptung wird man sich leicht durch einen Blick auf Fig. 1 überzeugen. Es sind hier in üblicher Weise die auf einander folgenden Blätter der Axillarknospe mit den fortlaufenden Nummern 0, 1, 2, 3 . . . versehen worden. Die Blätter 0 und 1 sind die beiden lateralen Primordialblätter; dieselben besitzen zwar häufig fast gleiche Insertionshöhe und stehen daher streng genommen dann ausserhalb der eigentlichen Spirale, doch pflegt man ihnen auch dann aus Zweckmässigkeitsrücksichten diejenige Numerirung zu geben, welche der später auftretenden Spirale bei ihrer Rückwärtsverlängerung entspricht. Im vorliegenden Beispiel ist aus diesem Grunde das linksstehende Vorblatt mit der Nummer 0, das rechtsstehende mit der Nummer 1 bezeichnet worden. Man kann nun in einer rechtsläufigen Spirale sich vom Blatte 0 auf der Stammseite nach 1 begeben und dann auf dem kürzeren Wege nach dem links-vorn stehenden Blatte 2, sodann nach dem links-hinten stehenden 3 u. s. w. fortschreiten. Es entspricht somit der Verschiebung des dritten Blattes nach links in der That eine rechtsläufige Blattspirale.

Es fragt sich nun, durch welche Kräfte diese seitliche Abweichung des dritten Blattes bedingt werde. Es ist schon angedeutet worden, dass in dieser Hinsicht häufig der ungleiche Druck, wie er durch asymmetrische Ausbildung des Blattwinkels hervorgerufen wird, entscheidend ist. Da uns zur Beurtheilung dieser Verhältnisse jedoch immer nur indirecte An-

1) Schwendener, »Blattstellungen«, S. 129.

2) Unter einer »rechtsläufigen Spirale« pflegt man in der Botanik bekanntlich eine solche Schraubenlinie zu verstehen, bei deren akropetalem Durchlaufen man die Axe, von oben gesehen, in der Richtung der Uhrzeiger umkreist. Nach der jetzt in der Mathematik üblichen Ausdrucksweise wäre diese Kurve als »linksläufige Schraubenlinie« zu bezeichnen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0125-3

haltspunkte zu Gebote stehen, so wird man von vorn herein nicht erwarten dürfen, dass man an jedem einzelnen Blattwinkel die massgebenden Factoren sicher angeben kann, vielmehr muss man sich eben an die extremen Fälle halten und ist, falls bei diesen eine stete Uebereinstimmung mit der Theorie hervortritt, wohl berechtigt, auch an den Blattwinkeln, bei welchen das dritte Blatt eine seitliche Verschiebung zeigt, ohne dass eine merkliche Abweichung vom symmetrischen Bau zu beobachten wäre, als Ursache dieser Verschiebung einen ungleichen Druck anzunehmen. Es mangelt jedoch nicht an Beispielen, bei welchen alsdann das dritte Blatt fast genau median gestellt ist. Der Uebergang zur Spiralstellung wird dann durch geringere Ungleichheiten, wie sie an organischen Gebilden ja stets vorkommen, in ähnlicher Weise bedingt, wie an der primären Axe im Anschluss an die gegenständigen Kotyledonen.

Um die Art der Asymmetrieverhältnisse, welche hier in Betracht kommen, näher kennen zu lernen, durchmusterte ich eine grössere Anzahl von Blattwinkeln. Um möglichst zuverlässige Resultate zu erhalten, durften nur jugendliche Axillarknospen benutzt werden, da es im anderen Falle immerhin fraglich sein musste, ob die vorgefundenen Asymmetrieverhältnisse auch zur Zeit der Anlage der drei ersten Blätter der Knospe schon vorhanden und somit wirksam gewesen seien. Aus diesen Beobachtungen hat sich als sicher ergeben, dass in der Natur besonders zwei Arten von Asymmetrie in dieser Frage eine wichtige Rolle spielen.

Die eine Art von asymmetrischer Ausbildung giebt sich auf einem durch die Blattwinkel geführten Querschnitt (vgl. Fig. 1) in der Weise zu erkennen, dass die durch die Centren des Stammes und der Axillarknospe gehende Mediane nicht, wie es der Symmetrie entspräche, auch das Centrum des mittleren Gefässbündels des Tragblattes trifft, sondern vielmehr mit der durch Stamm und Tragblatt gelegten Mittellinie einen mehr oder weniger grossen Winkel bildet. Es ist ohne weiteres klar, dass das Tragblatt in diesem Falle auf die beiden Seiten der Knospe einen ungleichen Druck ausüben muss. Und zwar wird, falls nicht noch Druckverschiedenheiten von entgegengesetzter Wirkung im Spiele sind, stets diejenige Seite den stärkeren Druck erleiden, nach welcher das Tragblatt aus der Mediane verschoben erscheint. Das dritte Blatt der Knospe muss demnach stets auf die entgegengesetzte Seite fallen. Auch die Stellung der beiden Primordialblätter wird hierdurch häufig in der Weise beeinflusst, dass das dem dritten Blatte zunächststehende Vorblatt eine tiefere Insertion zeigt. In diesem Falle findet somit die aus theoretischen Rücksichten erfolgte Numerirung der Primordialblätter ihre faktische Begründung.

Das Vorkommen dieser Art von Asymmetrie ist schon von Schwendener auf Seite 101 seiner »Blattstellungen« constatirt worden; auch giebt der genannte Autor hierfür in den Figuren 70 und 72 (auf Taf. XIII d. a. A.) treffliche Beispiele. Es blieb mir daher in diesem Falle

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0126-9

nur übrig, die Zahl der Beispiele zu vergrössern, um dadurch ausser Frage zu stellen, dass die erwähnte Asymmetrie wirklich in der Natur von weitgehenderer Bedeutung sei.

Um über die Grösse der seitlichen Verschiebung des Tragblattes eine bestimmte Vorstellung zu gewinnen, habe ich von jeder untersuchten Pflanze einen Querschnitt, welcher die fraglichen Verhältnisse möglichst deutlich zeigte, mit Hilfe der Camera lucida aufgenommen und an der so erhaltenen Skizze den Winkel, welchen die durch Stamm und Tragblatt gelegte Mittellinie mit der durch Stamm und Axillarknospe gehenden Mediane bildet, mit möglichster Genauigkeit bestimmt. Da jedoch bei der mehr oder weniger unsymmetrischen Form der einzelnen Organe es stets bis zu einer gewissen Grenze dem subjectiven Ermessen des Beobachters anheimgestellt bleibt, wo er den Mittelpunkt der einzelnen Organe annehmen will, so können diese Winkelangaben nur auf eine ungefähre Genauigkeit Anspruch machen. Um überhaupt vergleichbare Grössen zu erhalten, war es nöthig, auch die Lage der einzelnen Querschnittsebenen in Rechnung zu ziehen. Es musste bei Anfertigung der Schnitte stets darauf Bedacht genommen werden, dass sie möglichst senkrecht zur Axe der Knospe geführt würden. Im Allgemeinen fiel zwar die Ebene dieser Schnitte ungefähr mit der zur Hauptaxe senkrechten Ebene zusammen. In anderen Fällen bildeten jedoch die beiden Ebenen einen grösseren Winkel, und musste dann der in der Querschnittsebene gemessene Verschiebungswinkel erst auf die zur Hauptaxe senkrechte Ebene reducirt werden [1]).

In der folgenden Uebersicht ist die so gefundene Grösse des Verschiebungswinkels den Namen der von mir untersuchten Pflanzen beigefügt worden. Auch habe ich der Vollständigkeit halber die ungefähre Divergenz [2]), wie sie an der Spirale des zur Axillarknospe gehörigen Muttertriebes hervortrat, hinzugesetzt.

---

1) Die Ausführung dieser Reduction erfordert eine einfache trigonometrische Rechnung. Bezeichnet δ' den in der Querschnittsebene gemessenen Verschiebungswinkel, δ den entsprechenden Winkel in der zum Hauptstamm senkrechten Ebene und ε den Neigungswinkel beider Ebenen, so findet die Beziehung statt:

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

2) Die Divergenzen sind nach der von Schimper und Braun eingeführten Bezeichnungsweise in Brüchen des Kreisumfangs gegeben, die wegen der bekannten Eigenschaft, Näherungswerthe der Kettenbrüche

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}}, \quad \cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}}, \ldots$$

zu sein, besonders bequem sind, um die vorhandenen Divergenzen wenigstens annähernd richtig zu bezeichnen. (Vgl. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen [Sitzgsber. d. Akad. d. W. z. Berlin XXXII (1883) S. 745]).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0127-4

Es zeigte sich die seitliche Verschiebung des Tragblatts als Ursache für die seitliche Abweichung des dritten Blattes an Axillarknospen folgender Pflanzen mit vornanschliessender Spirale:

Von Dikotylen: *Solanum Dulcamara* L. (seitliche Verschiebung des Tragblattes $\delta = 6\frac{1}{2}^0$, Divergenz $\frac{2}{5}$; vgl. Fig. 1), *Lupinus albus* L. ($\delta = 12\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *Ononis hircina* Jacq. ($\delta = 3^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *Prunus Padus* L. ($\delta = 4\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *P. Mahaleb* L. ($\delta = 4\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{1}{3}$), *P. Armeniaca* L. ($\delta = 4^0$, Divg. $\frac{3}{8}$), *P. Cerasus* L. ($\delta = 9^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *Ribes aureum* Pursh. ($\delta = 7^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *Reseda odorata* L. ($\delta = 2\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *Matthiola annua* L. ($\delta = 5\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{2}{5}$). Ferner nach Schwendener: *Solidago canadensis* L. (vergl. »Blattstellungen« Taf. XIII, Fig. 70) und *Chrysocoma Coma aurea* L. (vgl. ebd. Fig. 72).

Von Coniferen: *Ginkgo biloba* L. ($\delta' = 2^0\ 10'$, $\varepsilon = 20^0$, also $\delta = 2\frac{1}{2}^0$ [vgl. Anm. 1 a. d. vor. S.], Divg. undeutlich) und *Taxus baccata* L. ($\delta' = 3^0\ 10'$, $\varepsilon = 28^0$, $\delta = 3\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{5}{13}$).

Bei allen diesen Pflanzen entsprach stets einer Verschiebung des Tragblattes nach rechts die Abweichung des dritten Blattes der Axillarknospe nach links und umgekehrt. Die einzige Ausnahme fand sich an einer allerdings schon sehr weit vorgeschrittenen Axillarknospe von *Prunus Cerasus*. Es war hier das Tragblatt um cr. $5\frac{1}{2}^0$ nach links verschoben, und trotzdem stand das dritte und vierte Blatt der Axillarknospe noch ungefähr median; erst mit dem fünften Blatte, das nach rechts-vorn fiel, begann eine rechtsläufige Blattspirale. Wenn in diesem Falle somit an Stelle der erwarteten linksläufigen Spirale eine rechtsläufige eintrat, so ist doch ein eigentlicher Widerspruch gegen die Theorie keineswegs vorhanden. Die gekreuzte Stellung der vier ersten Blätter der Axillarknospe zeigt nur, dass in diesem Falle mit der asymmetrischen Stellung des Tragblattes nicht eine genügende Druckverschiedenheit verbunden war, um bereits durch die Stellung des dritten Blattes die Richtung der Spirale zu fixiren. Diese Beobachtung verliert überdies dadurch an Bedeutung, dass die Axillarknospe, wie erwähnt, schon sehr weit in der Entwickelung vorgeschritten war und somit nicht mehr einen sichern Anhalt für die bei der Anlage der ersten Blätter vorhandenen Verhältnisse zu geben gestattet. Dass die Querschnittsansicht durch nachträgliches Wachsthum bereits thatsächlich verändert war, zeigte eine unregelmässige Deckung der Ränder des dritten und vierten Blattes, indem auf der linken Seite das dritte Blatt über das vierte, auf der rechten dagegen das vierte Blatt über das dritte griff [1]).

Die zweite Art von asymmetrischer Ausbildung des Blattwinkels, welche in vielen Fällen für die seitliche Verschiebung des dritten Blattes

1) Unregelmässige Deckungen der Blattränder finden sich bei älteren Knospen nicht gerade selten. In auffälliger Häufigkeit wurden dieselben von mir an älteren Axillarknospen von *Prunus Armeniaca* beobachtet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0128-0

der Axillarknospe von entscheidendem Einfluss ist, besteht in einer schiefen Insertion des Tragblattes. Die Thatsache, dass die Blätter dem Stamme häufig mehr oder weniger schief inserirt sind, ist längst bekannt: dieselbe tritt besonders an den Blattnarben mancher Holzgewächse sehr deutlich hervor und wurde hier schon von Zuccarini[1]) als systematisches Kennzeichen verwerthet. Doch ist meines Wissens die mechanische Beziehung dieser Erscheinung zur Blattstellung bisher unerörtert geblieben.

Die schiefe Insertion des Tragblatts ist häufig so bedeutend, dass sie schon äusserlich leicht wahrgenommen werden kann. In allen Fällen ist dieselbe aber durch Untersuchung der Querschnitte, welche senkrecht zu der durch Stamm und Tragblatt gehenden Medianebene durch den Blattwinkel geführt sind, sicher zu erkennen. Verfolgt z. B. die Insertionslinie am Stamm im Allgemeinen die Richtung von links-unten nach rechts-oben, so wird sich dies auf dem geeigneten Querschnitt in der Weise zu erkennen geben, dass auf der linken Seite bereits Stamm und Tragblatt getrennt erscheinen, während dieselben auf der rechten Seite noch verwachsen sind (vgl. Fig. 2), und umgekehrt. Dass in Folge der schiefen Insertion des Tragblattes die beiden Flanken der Axillarknospe verschieden starken Druckwirkungen ausgesetzt sein müssen, bedarf wohl nicht erst eines besonderen Nachweises; auch ist es ohne weiteres klar, dass der geringere Druck auf der freieren Seite vorhanden sein muss, d. h. auf derjenigen Seite, nach welcher die Insertionslinie abfällt. Auf dieser Seite werden wir daher an Axillarknospen mit lateralen Primordialblättern im Allgemeinen das Hervorspriessen des ersten und dritten Blattes zu erwarten haben; und in der That fand ich bei meinen diesbezüglichen Untersuchungen an allen Blattwinkeln, welche eine deutliche schiefe Insertion des Tragblattes zeigen und im Uebrigen symmetrisch gebildet waren, das dritte Blatt der Axillarknospe stets nach der fraglichen Seite verschoben.

Die Gestalt der Insertionslinie ist bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. In den einfachsten Fällen stellt sich dieselbe auf der Stammoberfläche, wenn wir uns diese in eine Ebene abgewickelt denken, im Ganzen als eine schräg ansteigende gerade Linie dar, die in der Mitte häufig ein wenig eingebuchtet ist — flache Insertionslinie —; bei anderen Pflanzen bildet die Insertionslinie hingegen eine nach oben mehr oder weniger convex vorgewölbte Kurve, die bei schiefer Insertion ungefähr die Gestalt eines schief gestellten Parabelbogens annimmt (vgl. Fig. 4), jedoch am Scheitel wieder eine concave Einbuchtung erhalten kann (vgl. Fig. 6) — gewölbte Insertionslinie —.

---

1) Zuccarini, Charakteristik der deutschen Holzgewächse im blattlosen Zustande. München 1829.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0129-9

Ich fand die schiefe Insertion des Tragblattes als bedingenden Factor für die seitliche Verschiebung des dritten Blattes an Axillarknospen folgender Pflanzen mit vornanschliessender Spirale:

Mit flacher Insertionslinie: *Solidago Virga aurea* L. (Divergenz der Spirale des Muttertriebs $\frac{2}{5}$; vgl. Fig. 2 und 3), *Prunus domestica* L. (Divg. $\frac{2}{5}$), *Oxalis stricta* L. (Divg. undeutlich), *Chenopodium Bonus Henricus* L. (Divg. $\frac{2}{5}$).

Mit gewölbter Insertionslinie: *Verbascum thapsiforme* Schrad. (Divg. $\frac{2}{5}$; vgl. Fig. 4), *Anchusa officinalis* L. (Divg. $\frac{3}{8}$), *Symphytum officinale* L. (Divg. $\frac{2}{5}$).

In manchen Fällen tritt neben der schiefen Insertion auch eine seitliche Verschiebung des Tragblattes auf. Letzteres ist dann gewöhnlich nach derjenigen Seite aus der Mediane gerückt, nach welcher die Insertionslinie ansteigt, und unterstützt somit die mechanische Wirkung der schiefen Insertion. Findet die Verschiebung des Tragblattes nach der entgegengesetzten Seite statt, — wofür mir übrigens kein deutliches Beispiel bekannt ist, — so muss sie der schiefen Insertion jedenfalls entgegenwirken und kann dieselbe unter Umständen ganz unwirksam machen oder sogar an Wirkung übertreffen. Da diese Umstände sich jedoch im Allgemeinen schwer übersehen lassen, so werden Blattwinkel dieser Art zur Prüfung unserer Theorie überhaupt nur wenig geeignet sein.

Schiefe Insertion des Tragblattes in Verbindung mit einer seitlichen Verschiebung desselben beobachtete ich als massgebende Asymmetrie für die Stellung des dritten Blattes an Axillarknospen folgender hierher gehöriger Pflanzen:

Helichrysum arenarium DC. (Insertionslinie gewölbt, seitliche Verschiebung des Tragblattes $\delta = 2^0$, Divg. $\frac{2}{5}$), *Oenothera biennis* L. (Insertionslinie flach, Asymmetrie des Blattwinkels meist gering, Divg. $\frac{2}{5}$), *Raphanus sativus* L. (Insertionslinie gewölbt, vgl. Fig. 6; $\delta = 4\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{1}{3}$; vgl. Fig. 5). Ausserdem fand ich diese Asymmetrie vereinzelt an Blattwinkeln der schon genannten *Verbascum thapsiforme*, *Prunus domestica*, *Reseda odorata*, *Chenopodium Bonus Henricus*.

2. Axillarknospen mit hintanschliessender Blattspirale.

Bei Pflanzen mit weitabstehenden Zweigen fällt, wie bereits hervorgehoben wurde, das den beiden lateralen Vorblättern der Axillarknospe folgende dritte Blatt gewöhnlich auf die Stammseite. Es kommt somit hier bei spiraliger Blattanordnung eine hintanschliessende Spirale zu Stande. Die Wendung derselben hängt wiederum im Allgemeinen von der Richtung der seitlichen Verschiebung des dritten Blattes ab. Doch wird hier im Gegensatz zur vornanschliessenden Spirale durch die nach links abweichende Stellung des dritten Blattes eine linksläufige Spirale eingeleitet [vgl. Fig. 7.]. Man muss nämlich in diesem Falle sich von dem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0130-0

linken Primordialblatt 0 auf der Tragblattseite nach dem rechten Vorblatt 1 begeben und schreitet dann nach dem links-hinten stehenden dritten Blatte 2, sodann nach dem links-vorn stehenden 3 u. s. w. fort. Zahlreiche Beispiele für die hintanschliessende Spirale liefern nach der Angabe Schwendener's[1]) besonders die Coniferen und Crassulaceen; bei anderen Pflanzengruppen mit weniger weit abstehenden Zweigen findet sich dieselbe nur vereinzelt und zwar meistens im Wechsel mit der vornanschliessenden Spiralstellung.

Die seitliche Verschiebung des dritten Blattes der Axillarknospe wird auch in diesem Falle, wenigstens was die hierhergehörigen Dikotylen betrifft, im Allgemeinen durch asymmetrische Bildung des Blattwinkels veranlasst. Für die *Coniferen* konnte ich diese Frage nur bei wenigen Arten sicher beantworten, da die Axillarknospen an dem mir zu Gebote stehenden Hochsommer- und Herbstmaterial meistentheils schon zu weit vorgeschritten waren, um hierüber Aufschluss geben zu können. Doch zeigen die beobachteten Fälle wenigstens, dass auch bei den Coniferen die Asymmetrie des Blattwinkels in dieser Frage von bestimmendem Einfluss sein kann.

Wir treffen auch an den Axillarknospen mit hintanschliessender Spirale die beiden massgebenden Arten der asymmetrischen Bildung des Blattwinkels, welche in der seitlichen Verschiebung und schiefen Insertion des Tragblattes ihren Grund hatten, wieder an. Wenn auch das Tragblatt hier nicht einen directen Druck auf das dritte Blatt der Knospe auszuüben im Stande ist, so werden durch die asymmetrische Stellung desselben doch die Raumverhältnisse des Blattwinkels in gleicher Weise beeinflusst, wie es bei den Axillarknospen mit vornanschliessender Spirale der Fall war; nur tritt hier an Stelle des Druckes des Tragblattes auf der Vorderseite der entsprechende Gegendruck des Stammes in Wirksamkeit.

Beim Durchmustern der bekannteren Coniferenarten fand ich bei der grossen Mehrzahl derselben das dritte Blatt der Axillarknospe dem Stamme zugewendet, nur *Ginkgo biloba* und *Taxus baccata* zeigten die entgegengesetzte Stellung. Diese Abweichung vom Verhalten der übrigen Coniferen hat bei *Ginkgo* durchaus nichts Auffallendes, da dieser Baum seinem ganzen Habitus nach eine entschiedene Hinneigung zum Dikotylentypus zeigt. Auch bei *Taxus* bilden die Seitentriebe mit dem Mutterstamm einen spitzeren Winkel, doch sind die Verhältnisse des Blattwinkels im Uebrigen dem anderer Coniferen ähnlich, so dass hier ein Schwanken in der Stellung des dritten Blattes wahrscheinlich wäre. Die speciellen Beobachtungen über beide Pflanzen sind bereits im vorigen Abschnitte mitgetheilt worden; es mag hier nur noch einmal

1) Schwendener, »Blattstellungen« S. 99.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0131-5

erwähnt werden, dass für die seitliche Abweichung des dritten Blattes bei ihnen eine geringe seitliche Verschiebung des Tragblattes massgebend war. Dieselbe Asymmetrie fand ich unter den hierhergehörigen Coniferen in deutlicher Weise bei *Taxodium Distichum* L. (seitliche Verschiebung des Tragblatts $\delta = 7^0$, Divg. $\frac{2}{5}$; vgl. Fig. 7.) und an den Blattwinkeln der kotyledonenartig umgebildeten Schuppenblätter eines vierjährigen Sämlings von *Pinus Pinea L. var. molli putamine* ($\delta' = 7^0$, $\varepsilon = 20^0$, $\delta = 7\frac{1}{2}^0$, Divg. $\frac{3}{8}$).

Für den Einfluss der schiefen Insertion des Tragblattes auf die Stellung des dritten Blattes der Axillarknospe haben sich bei den Nadelhölzern mir bisher keine sicheren Anhaltspunkte ergeben, doch dürfte an den Blattwinkeln mit schuppenartigen Tragblättern sich die schiefe Insertion auch wohl bei diesen geltend machen.

Bei denjenigen Coniferen, deren Nadeln eine schildförmige Insertionsfläche zeigen, wofür besonders *Abies Pinsapo* Boissier ein characteristisches Beispiel liefert, bietet der Blattwinkel so wesentlich von dem Dikotylentypus abweichende Verhältnisse dar, dass hier dem Druck des Tragblattes wohl nicht mehr ein Einfluss auf die Stellung des dritten Blattes zukommen dürfte. Die Axillarknospe, welche fast senkrecht zum Mutterstamm hervorspriesst, wird hier von dem Tragblatte und den diesen benachbarten Blättern eng umschlossen. Es dürfte daher sehr wohl möglich sein, dass die seitliche Abweichung des dritten Blattes der Knospe in diesem Falle durch die Druckverschiedenheit jener Blätter veranlasst werde. Es können hierbei im Allgemeinen nur die drei Blätter in Betracht kommen, welche oberhalb des Tragblatts mit diesem die Eckpunkte eines schiefgestellten Parallelogramms bilden. Denken wir uns das Tragblatt mit der Nummer 1 versehen und die folgenden Blätter des Hauptstamms entsprechend weiter numerirt, so sind es die Blätter 3, 4 und 6, welche der zu 1 gehörigen Axillarknospe zunächst stehen. Von diesen hat, wenn wir z. B. die Divergenz $\frac{3}{8}$ voraussetzen, die an den jüngeren Zweigen von *Abies Pinsapo* besonders häufig ist, Blatt 3 die geringste vertikale Entfernung von 1, dafür aber einen noch grossen horizontalen Abstand. Es folgt sodann in vertikaler Richtung Blatt 4 mit nur halb so grossem horizontalen Abstand und endlich Blatt 6 mit derselben horizontalen aber bedeutend grösserer vertikalen Distanz. Welches dieser Blätter auf die Axillarknospe im gegebenen Falle den grössten Druck ausübt, dürfte einerseits von dem Alter des Mutterstrahls bei Anlegung der Knospe und der damit zusammenhängenden absoluten Grösse der vertikalen Abstände, andererseits von der Stelle, an welcher die Knospe hervorspriesst, sowie von der individuellen Ausbildung der in Betracht kommenden Blattbasen abhängen. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage liesse sich daher nur durch Untersuchung von Axillarknospen in entsprechend jungem Entwickelungsstadium geben. Da es

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0132-1

mir jedoch an hierfür geeignetem Material bisher mangelte, so muss ich eine auf directe Beobachtung gestützte Begründung der ausgesprochenen Vermuthung mir noch vorbehalten.

Auch bei den *Crassulaceen* lassen sich die Asymmetrieverhältnisse, durch welche die Wendung der Spirale am Axillartrieb bedingt wird, nur schwer übersehen. Das dritte Blatt steht hier gewöhnlich noch fast genau median, und kommt die eigentliche Spirale dann erst mit den folgenden Blättern zu Stande. So z. B. bei *Sedum oxypetalum* H. B. et Kunth (Divg. $\frac{2}{5}$) und an einigen Knospen von *S. reflexum* L. (Divg. $\frac{2}{5}$ und $\frac{3}{8}$). In anderen Fällen beobachtete ich bei letzterer Pflanze einen auf die Primordialblätter folgenden dreigliedrigen Quirl, nach dem dann erst die Blattanordnung in eine spiralige überging.

Zu den Pflanzen, bei denen das dritte Blatt stets oder doch wenigstens häufig dem Stamme zugewandt ist, gehören ferner einige *Euphorbien*. Dieses Verhalten ist für *Euphorbia palustris L.* (Divg. $\frac{3}{8}$) schon von Wydler[1]) angegeben worden. Doch liefert diese Pflanze für die Beurtheilung unserer Frage ein nur wenig characteristisches Beispiel. Leichter lassen sich die Verhältnisse bei *E. orientalis* L. (Divg. $\frac{3}{8}$) überblicken. Dass hier der Druck des Tragblattes ein ausserordentlich starker ist, zeigt sich aus der tiefen Einbuchtung, welche die Knospe in dem plastischen Stamme verursacht, einer Erscheinung, die ganz an das ähnliche Vorkommniss bei den Monokotylen mit adossirtem Vorblatt erinnert. Als wirksame Asymmetrie für die seitliche Abweichung des dritten Blattes macht sich hier eine deutlich ausgesprochene schiefe Insertion des Tragblattes geltend. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *E. Gerardiana* Jacq. (Divg. $\frac{3}{8}$). Die schiefe Insertion des Tragblattes ist hier allerdings nur sehr gering, doch kommt dafür eine seitliche Verschiebung desselben hinzu. Bei der cacteenartigen *Euphorbia splendens* Bojer (Divg. $\frac{2}{5}$) bietet der Blattwinkel ein eigenartiges Verhalten. Die im Verhältniss zum Stammumfang ausserordentlich kleine Axillarknospe steht hier häufig schon bei der Anlage des dritten Blattes nicht mehr mit dem Tragblatte in Contact. Es wird hierdurch verständlich, dass bei dieser Pflanze das dritte Blatt der Knospe häufig nach vorn fällt, während das fast senkrechte Hervorspriessen desselben gerade das Gegentheil vermuthen liesse. Die Asymmetrieverhältnisse, welche die Wendung der Spirale des Axillartriebs bedingen, lassen sich hier nur schwer beurtheilen.

Von sonstigen hierhergehörigen Pflanzen zeigte *Verbascum Lychnitis* L. (Divg. $\frac{2}{5}$) eine ziemlich beträchtliche seitliche Verschiebung des Tragblatts ($\delta = 7\frac{1}{2}^0$), *Hippophaë salicifolia* Don (Divg. $\frac{3}{8}$) schiefe Insertion

1) H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Flora, XLIII. Jahrgang 1860. S. 355 uud 356.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0133-7

des Tragblattes als mechanischen Grund für die seitliche Abweichung des dritten Blattes der Axillarknospe. Die dem Stamme zugekehrte Stellung desselben ist für die erstgenannte Pflanze sowie für die der zweiten nahe verwandte *Hippophaë rhamnoides* L. bereits von Wydler[1]) beobachtet worden. Auch an den Axillarknospen von *Ficus Carica* L. (Divg. $\frac{2}{5}$) findet sich nicht selten das dritte Blatt auf der Stammseite. Für die seitliche Abweichung desselben zeigte sich die seitliche Verschiebung des Tragblatts ($\delta = 9^0$) als massgebend.

Ein von allen übrigen bisher genannten Pflanzen abweichendes Verhalten macht sich bei *Salix Caprea* L. bemerkbar. Während die Wendung der hintanschliessenden Spirale von der seitlichen Verschiebung des dritten Blattes im Allgemeinen in der Weise abhängt, dass der Verschiebung nach links eine linksläufige Spirale entspricht, wird hier durch die Abweichung nach links gerade eine im weiteren Verlaufe rechtsläufige Spirale eingeleitet. Versieht man die auf einander folgenden Blätter in gewöhnlicher Weise mit Nummern (vgl. Fig. 8.), so wird durch die Blätter 0, 1, 2 allerdings eine linksläufige Spiralstellung begonnen; man kann jedoch zu dem nach rechts gewendeten Blatte 3 nur in der entgegengesetzten Richtung gelangen und schreitet dann in rechtsläufiger Spirale zu dem links-vorn stehenden Blatte 4 u. s. w. fort. Wird durch diese Thatsache einerseits ein neues Bedenken gegen die Schimper-Braun'sche Vorstellung von einem idealen Grundplan, nach welchem sich die Blattstellung zu richten habe, hervorgerufen, so wird andererseits durch dieselbe die Vermuthung angeregt, dass auch hier die veränderte Blattstellung durch veränderte Raum- und Druckverhältnisse bedingt werde. Vielleicht liesse sich dies Verhalten in folgender Weise erklären.

Die beiden lateralen Primordialblätter sind bei *Salix Caprea* zu einer Scheide verwachsen[2]), deren Basis stets auf der dem Tragblatte zugewendeten Seite bedeutend stärker als auf der Stammseite ausgebildet ist. Dieselbe zeigt somit eine Querschnittsansicht, die der eines

---

1) H. Wydler, a. a. O. S. 354 und 355.

2) Diese Eigenschaft ist schon von J. Ch. Döll in der „Flora des Grossherzogthums Baden" (Carlsruhe 1859.) S. 485 als eine Eigenthümlichkeit der *Salicaceen* hervorgehoben worden. Auch Hofmeister macht auf dieses Verhalten aufmerksam und stellt auf S. 619 seiner „Allgem. Morphologie" einen Querschnitt durch eine Axillarknospe von *Salix Caprea* dar, welcher die besprochene eigenthümliche Blattstellung deutlich zeigt. Der Schnitt liegt jedoch zu hoch, um auch über die Gestalt der Basis der Primordialblätter Aufschluss geben zu können. — Es beruht offenbar auf einem Versehen, dass Hofmeister a. a. O. S. 507 dieselbe Figur in umgekehrter Lage wiedergiebt. Die an diese Figur geknüpften Betrachtungen werden somit hinfällig.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0134-3

adossirten Vorblatts mancher Monokotylen sehr ähnlich ist, nur dass in unserem Falle die stärkere Seite des Ringes nicht der Stammseite sondern dem Tragblatte zugekehrt ist. Auf dieser Seite wird folglich die Scheide auch den grössten Druck auf die Knospe ausüben und somit für die Stellung der folgenden Blätter dieselbe mechanische Wirkung wie ein dem Tragblatte zugewandtes Blatt haben müssen. Es wird hierdurch nun auch vollständig verständlich, wesshalb das dritte Blatt nach hinten fällt, während sonst bei dem verhältnissmässig spitzen Winkel, unter dem die Knospe aus dem Stamm hervorspriesst, ein Grund hierfür nicht ersichtlich wäre. Die seitliche Abweichung des dritten Blattes wird auch hier durch die Asymmetrie des Blattwinkels bedingt. In dem in Fig. 8 dargestellten Falle war das Tragblatt um cr. $6^1/_2{}^0$ nach rechts verschoben, und stand das dritte Blatt dementsprechend etwas nach links gewandt. Denkt man sich nun die beiden verwachsenen Primordialblätter durch ein Blatt ersetzt, dessen Mitte ungefähr in (I) liegt, so nimmt das folgende Blatt 3 nur die zu erwartende Stellung ein. — (Die Spirale des Muttertriebs zeigte die Divergenz $\frac{2}{5}$.)

3. Axillarknospen mit lateralen Primordialblättern und zweizeiliger Blattstellung.

Ist die Blattstellung eine zweizeilige, so wird an Axillarknospen mit seitlichen Vorblättern das dritte Blatt gleichfalls eine transversale Stellung einnehmen müssen. Es kann sich in diesem Falle daher nur darum handeln, ob dasselbe der linken oder rechten Seite zugekehrt ist. In den meisten hierhergehörigen Fällen zeigen schon die beiden Primordialblätter eine deutlich verschiedene Insertionshöhe, und ist es dann selbstverständlich, dass das dritte Blatt über dem tiefer inserirten Vorblatte zu stehen kommt. Wir haben somit alsdann die weitere Frage zu erörtern, auf welcher Seite das erste Primordialblatt hervorspriessen muss.

Nach den früheren Erfahrungen werden wir schon vermuthen dürfen, dass hierin wieder die Druckverschiedenheiten, wie sie durch eine asymmetrische Bildung des Blattwinkels bedingt werden, den Ausschlag geben müssen. Meine Untersuchungen hierüber haben diese Vermuthung vollständig bestätigt und gezeigt, dass hierbei dieselben Asymmetrieverhältnisse in Frage kommen, welche an Knospen mit spiraliger Blattanordnung die seitliche Verschiebung des dritten Blattes veranlassten.

Ich fand die seitliche Verschiebung des Tragblatts als massgebenden Factor an Blattwinkeln folgender Pflanzen:

Medicago sativa L. ($\delta = 7^0$; vgl. Fig. 9.), *Trifolium incarnatum* L. ($\delta = 5^1/_2{}^0$), *Rumex scutatus* L. ($\delta = 10^0$).

An anderen Blattwinkeln von *Trifolium incarnatum* machte sich eine geringe schiefe Insertion des Tragblattes geltend.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0135-9

II. Ueber die Stellung des zweiten Blattes an Axillarknospen mit adossirtem Vorblatt.

Es findet sich, wie bereits erwähnt ist, an den Axillarknospen einer grösseren Zahl von Monokotylen sowie einiger wenigen Dikotylen ein dem Stamme zugekehrtes Primordialblatt. Die mechanische Ursache für dieses eigenthümliche Verhalten hat Schwendener in den mehrfach citirten „Blattstellungen" in überzeugender Weise nachgewiesen, und sind die Grundgedanken dieser Entwickelung bereits in dem einleitenden Theile der vorliegenden Arbeit mitgetheilt worden. Ich gehe daher sogleich zur Erörterung der weiteren Frage über, durch welche Einflüsse die Stellung des zweiten Blattes bedingt werde. Wir haben hierbei wiederum zu unterscheiden, ob die resultirende Blattanordnung eine spiralige oder zweizeilige ist.

Im ersteren Falle ist durch die Stellung des zweiten Blattes die Wendung der Spirale vollständig bestimmt. Dieselbe hängt lediglich davon ab, nach welcher Seite das dem adossirten Vorblatte folgende Blatt aus der Mediane verschoben ist. Fällt dieses z. B. nach rechtsvorn (vgl. Fig. 10), so wird hierdurch eine rechtsläufige Spiralstellung eingeleitet; das dritte Blatt kommt alsdann nach links-hinten, das vierte ungefähr nach rechts zu stehen u. s. w.

Dass an Knospen mit adossirtem Vorblatt das zweite Blatt im Allgemeinen auf der vorderen Seite hervorzuspriessen geneigt ist, bedarf wohl keiner weiteren Erklärung. Für die Richtung der seitlichen Verschiebung aber zeigen sich auch hier die durch die Asymmetrie des Blattwinkels bedingten Druckverschiedenheiten als wirksam. Die herrschenden Asymmetrieverhältnisse können besonders deutlich an den Blattwinkeln der schuppenartigen Niederblätter der Rhizome beobachtet werden. So fand ich an dem Rhizom von *Alisma Plantago* L. die Schuppenblätter in ziemlich beträchtlicher Weise schief inserirt (vgl. Fig. 10.) und das zweite Blatt der Axillarknospe stets nach der abfallenden Seite der Insertionslinie gewendet. Im Ganzen dasselbe Verhalten zeigte auch *Juncus lamprocarpus* Ehrh., nur dass hier die schiefe Insertion des Tragblattes weniger deutlich hervortrat.

Unter den hierhergehörigen Pflanzen mit zweizeiliger Blattstellung trifft man besonders in der Laubblattregion der Monokotylen häufig den Fall an, dass die dem adossirten Vorblatt folgenden Blätter des Axillartriebs transversal gestellt sind. Auch das Vorblatt selbst zeigt alsdann eine Hinneigung zur lateralen Orientirung. Es behält zwar seine eigenthümliche mehr oder weniger zweikielige Gestalt bei, ist jedoch auf der einen Seite beträchtlich stärker entwickelt als auf der anderen. Es übt daher in Bezug auf die Orientirung des folgenden Blattes dieselbe mechanische Wirkung aus, wie ein nach der Seite der kräftigeren Entwickelung gewendetes laterales Primordialblatt. Das zweite Blatt der Knospe muss

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0136-4

daher der schwächeren Seite des Vorblatts zugekehrt sein. Die ungleichseitige Ausbildung des Vorblattes selbst hat in den Asymmetrieverhältnissen des Blattwinkels ihren Grund, und zwar zeigt dasselbe stets auf der relativ freieren Seite die stärkere Entwickelung. In dieser Beziehung ist besonders die schiefe Insertion des Tragblattes von Wichtigkeit, während die seitliche Verschiebung des mittleren Gefässbündels des Tragblattes bei der meist scheidenartigen Basis desselben weniger in Betracht kommt.

Ein deutliches Beispiel für dieses Verhalten liefert *Phalaris canariensis* L. Hier sind die Blätter abwechselnd in der Richtung von links- unten nach rechts- oben und in der Richtung von rechts- unten nach links- oben schief inserirt, so dass die übereinander fallenden Blätter stets in demselben Sinne schräge Insertion zeigen. In Verbindung hiermit steht die abwechselnde Wendung in der Rollung der Blattscheide, eine Eigenthümlichkeit, die sich bekanntlich an den meisten Gräsern findet, und auf deren Zusammenhang mit der Blattstellung an Axillartrieben schon Schimper[1]) in ausführlicher Weise aufmerksam gemacht hat. Die tiefer inserirte Seite der Blattbasis greift stets über den Rand der höher inserirten Seite über, und kommt so die von Schimper betonte „Antitropie" der Blätter zu Stande. Am Stengel lassen sich infolge dessen zwei verschiedenartige Seiten unterscheiden, eine Seite, auf der die tiefer inserirten, und eine, auf der die höher inserirten Hälften der Blattscheide liegen. Nach ersterer Seite sind stets die kräftiger entwickelten Kiele der Vorblätter gerichtet.

Eine seitliche Verschiebung des Tragblatts fand ich in deutlich ausgesprochener Weise nur an einigen Blattwinkeln von *Tradescantia virginica* L. als wirksamen Factor. Das Vorblatt zeigte dann stets an derjenigen Seite die schwächere Ausbildung, nach welcher das mittlere Gefässbündel des Tragblattes aus der Mediane gerückt war. Die Asymmetrie des Vorblatts war hier bisweilen so stark, dass man dasselbe fast für lateral ansehen konnte.

Ein anderes, eigenthümliches Verhalten zeigen die Axillarknospen an dem Rhizom von *Acorus Calamus* L. Bekanntlich sind die kriechenden Rhizome dieser Pflanze in auffallender Weise dorsiventral gebaut. Die schuppenartigen Niederblätter stehen in zweizeiliger Anordnung an den beiden Flanken und sind, ähnlich wie die Laubblätter der Gräser, abwechselnd in entgegengesetztem Sinne schief inserirt, derart, dass die absteigende Seite der Insertionslinie stets auf der dorsalen, die ansteigende auf der ventralen Seite verläuft. Dieses eigenthümliche Verhalten lässt sich besonders an den Blattnarben älterer Rhizome sehr leicht verfolgen;

1) Schimper, Beschreibung des *Symphytum Zeyheri* etc., a. a. O. S. 46 u. flg.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0137-0

die ventrale Seite ist an den bekanntlich in doppelter Zickzacklinie angeordneten Wurzeln stets ohne weiteres erkennbar. Der wesentliche Unterschied in dem Aufbau der Axillarknospe dieser Pflanze von dem vorigen Falle besteht darin, dass hier das adossirte Vorblatt im Ganzen symmetrisch gestaltet ist und die folgenden Blätter nicht transversal, sondern in eigenthümlicher Weise schief gestellt sind (vgl. Fig. 11.). Das zweite Blatt nimmt hier genau dieselbe Stelle ein, wie an den Axillarknospen mit spiraliger Blattanordnung. Es steht dem Tragblatte zugewandt, nach derjenigen Seite aus der Mediane gerückt, auf welcher infolge der schiefen Insertion des Tragblatts der geringere Druck herrscht. Das dritte Blatt ist sodann nach der gerade entgegengesetzten Richtung gewendet, während das vierte Blatt über das zweite fällt u. s. f. Die Ebene, welche die Mitten der gegenüberstehenden Blätter verbindet, muss demnach, wenn das Tragblatt in der Richtung von rechts-unten nach links-oben schief inserirt ist (vgl. Fig. 11 und 12.), von rechts-vorn nach links-hinten verlaufen, und umgekehrt. Dem dorsiventralen Baue entsprechend, muss daher an den auf der linken Flanke hervorspriessenden Axillarknospen die erwähnte Ebene von rechts-vorn nach links-hinten, an den Knospen der rechten Flanke von links-vorn nach rechts-hinten gerichtet sein. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung der Knospe zeigt sich die Eigenthümlichkeit, dass sich diese die Mitten der gegenüberstehenden Blätter verbindende Ebene in der Weise dreht, dass sie, solange der Seitentrieb rhizomartig erscheint, allmählich auf dem kürzeren Wege zur horizontalen Lage kommt. Bei dem Aufwärtskrümmen des Seitentriebes wird diese Drehung in demselben Sinne fortgesetzt, so dass schliesslich am aufgerichteten Laubtrieb die gedachte Ebene eine im Allgemeinen ganz bestimmte Lage einnimmt. Diese Lage ist natürlich verschieden, je nachdem der Seitentrieb aus der linken oder rechten Flanke hervorgesprossen ist, in beiden Fällen aber zeigt die Ebene, falls nicht gerade der rhizomartige Theil des Seitentriebs unregelmässige Krümmungen erfahren hat, die bemerkenswerthe Eigenschaft, dass sie mit der durch die Axe des Mutterrhizoms gelegten Vertikalebene nach der Wachsthumsrichtung des Mutterrhizoms convergirt.

Von den hierhergehörigen Dikotylen nehmen die verschiedenen Rebenarten ein besonderes Interesse in Anspruch. Das einfachste Verhalten zeigt *Ampelopsis cordata* Michx. (vgl. Fig. 13.), an deren Axillarknospe das Vorblatt genau adossirt steht und auch die folgenden Blätter abwechselnd nach vorn und hinten in die Mediane fallen[1]). Den Grund für die adossirte Stellung des Primordialblattes dürfte man hier wohl in der kräftigen Entwickelung der Nebenblätter zu suchen haben. In der That sind die Nebenblätter dieser Pflanze, besonders an noch jugend-

1) Vgl. auch Hofmeister, Allg. Morph. S. 538 Fig. 162.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0138-6

lichen Laubblättern, ausserordentlich gross und kräftig (vgl. Fig. 13.), so dass sie auf die Axillarknospen, die bereits frühzeitig angelegt werden, hier jedenfalls einen starken seitlichen Druck bewirken dürften. Bei den übrigen Rebenarten sind die Nebenblätter zwar nicht ganz so kräftig entwickelt, doch werden sie an ihrer Basis auch wohl hier auf die Knospenanlage einen genügend starken Druck ausüben, um ein Hervorspriessen des Vorblatts in lateraler Richtung unmöglich zu machen.

Auch die Sommertriebe von *Ampelopsis hederacea* Michx. haben im Allgemeinen adossirte Vorblätter. Doch sind dieselben, wie Schwendener in den „Blattstellungen" entwickelt[1]), bei dieser Pflanze nicht mehr genau median, sondern „mehr oder weniger schief gestellt, oft so stark, dass man sie eher als transversal bezeichnen möchte". Den Grund für dieses abweichende Verhalten sieht Schwendener in dem frühen Hervorspriessen und der raschen Entwickelung einer Axillarknospe zweiter Ordnung im Blattwinkel des Vorblatts (vgl. „Blattstellungen" Taf. XIII, Fig. 74 sowie die sehr ähnliche Verhältnisse darstellende Fig. 14 d. vorlg. A.), durch welche die Axe des primären Axillarsprosses (Fig. 14, II) auf die Seite gedrängt und auch das zweite Blatt dieses Sprosses in gleicher Richtung aus der Mediane verschoben wird. Um die weitere Frage zu beantworten, wodurch die Richtung, nach welcher der Axillarspross erster Ordnung gedrängt wird, bedingt werde, durchmusterte ich mehrere Blattwinkel in verschiedenen Entwickelungsstadien und kam zu dem Schlusse, dass auch in dieser Frage die Asymmetrieverhältnisse des Blattwinkels ausschlaggebend sind. Im Allgemeinen ist es bei der wilden Rebe eine schiefe Insertion des Tragblattes, durch welche der Unterschied zwischen rechts und links hervorgerufen wird. Die Axillarknospe zweiter Ordnung spriesst in dem Blattwinkel des primären Vorblatts ungefähr median hervor und drückt somit anfangs ihren Muttersprоss in gerader Richtung an sein Tragblatt. Da dieses nun aber an der tiefer inserirten Seite einen geringeren Widerstand leistet, wird der gedachte Spross allmählich mehr und mehr nach dieser freieren Seite ausweichen, so dass bei seiner weiteren Entwickelung die Axillarknospe zweiter Ordnung mit ihrem Tragblatt nach der entgegengesetzten Seite hinübergedrängt wird. Auch die Blattstellung an der Axillarknospe zweiter Ordnung zeigt eine deutliche Asymmetrie, doch lassen sich die massgebenden Druckverhältnisse hier nicht mehr mit genügender Sicherheit überblicken.

Ein sehr ähnliches Verhalten ist an den Blattwinkeln der sogenannten „Lotten" von *Vitis* zu bemerken. Während bei *V. riparia* Michx. das Vorblatt der primären Axillarknospe — der „Geize" — ungefähr dieselbe Stellung wie bei *Ampelopsis hederacea* einnimmt, ist es bei *V.*

1) Schwendener, »Blattstellungen« S. 104 und Taf. XIII, Fig. 74.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0139-4

vinifera L. (vgl. Fig. 14.) häufig in so hohem Grade schief gestellt, dass man es schon als transversal bezeichnen könnte (vgl. Schwendener's „Blattstellungen" S. 105 und Taf. XIII, Fig. 43 und 45.). Auch hier entwickelt sich sehr frühzeitig in dem Blattwinkel des Vorblattes eine Axillarknospe zweiter Ordnung — die junge Lotte —, welche ihren Mutterspross zur Seite drängt. Die Richtung dieser Verschiebung wird auch in diesem Falle durch die Asymmetrie des Blattwinkels bedingt, doch zeigte sich hier im Gegensatz zu Ampelopsis die seitliche Verschiebung des Tragblattes als massgebend. Spezielle Beobachtungen ergaben an einem Blattwinkel von *V. riparia* $\delta = 9^0$, *V. vinifera* $\delta = 10^0$ (vgl. Fig. 14.). Das zweite Blatt der Geize fällt stets auf die Seite, welche, der seitlichen Verschiebung des Tragblattes entsprechend, die freiere ist.

III. Ueber die Blattstellung an Axillarknospen, deren mehrere in einem Blattwinkel hervorspriessen.

Es finden sich bekanntlich in den Blattwinkeln einer grösseren Anzahl von Pflanzen ausser der gewöhnlichen Axillarknospe noch eine oder mehrere succedane Knospen von gleicher Dignität, die man als Beiknospen zu bezeichnen pflegt. Dieselben entwickeln sich gewöhnlich in basipetaler Reihenfolge, nur bei der Gattung *Passiflora* stehen, nach der Angabe Eichler's[1]), die Beisprosse stets über den normalen Achselsprossen.

In vielen Fällen treten die Beiknospen nur sporadisch in einzelnen Blattwinkeln auf, während sie für andere Pflanzen geradezu als typisch zu bezeichnen sind. Ein Beispiel für das erstere Verhalten liefert *Rubus Idaeus* L. (Divg. $\frac{2}{5}$). In den Blattwinkeln des Schösslings dieser Pflanze finden sich nicht selten zwei gleichartige Axillarknospen, von denen die jüngere gerade unter der Hauptknospe, dem Tragblatte zunächst hervorspriesst. In Bezug auf die Blattstellung an den beiden Knospen kann wohl als Regel angesehen werden, dass dieselben im Allgemeinen gegenläufige Blattspiralen zeigen. Die Axillarknospen von *Rubus* besitzen, wie es bei den Dikotylen am häufigsten ist, zwei laterale Primordialblätter, während das dritte Blatt dem Tragblatte zugewandt ist. Die seitliche Verschiebung desselben wird an der Hauptknospe durch schiefe Insertion des Tragblatts bedingt, die besonders an jüngeren Blättern deutlich wahrgenommen werden kann. Infolge derselben entwickelt sich überhaupt die ganze Basis der Knospe nach der freieren Seite hin stärker und wird somit auch auf dieser einen stärkeren Druck auf die junge Beiknospe ausüben. Da für die letztere die schiefe Insertion des Tragblatts im Allgemeinen von geringerer Bedeutung sein muss,

---

1) A. W. Eichler, Ueber Beisprosse ungleicher Qualität. (Jahrbuch des Kgl. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin. I. 1881. S. 178--187).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0140-5

wird für gewöhnlich das dritte Blatt auf die entgegengesetzte Seite wie bei der Hauptknospe fallen müssen. Doch kann in einzelnen Fällen auch hier der Einfluss der Asymmetrie des Blattwinkels überwiegen und somit eine homodrome Blattspirale an der Beiknospe zu Stande kommen.

Unter den Pflanzen mit regelmässig auftretenden Beisprossen geben uns die *Aristolochien* besonders interessante Beispiele. Das einfachere Verhalten zeigt *A. Clematitis* L., in deren Blattwinkeln nach einander drei bis vier Axillarknospen, in einer eigenthümlichen Zickzacklinie angeordnet, hervorspriessen (vgl. Fig. 15). Der Blattwinkel eines jugendlichen Blattes bietet hier keine von dem gewöhnlichen Dikotylen-Typus abweichende Formen dar, und zeigen daher auch die Knospen die gewohnte transversale Stellung der ersten Blätter[1]). In Bezug auf die Insertionshöhe und Ausbildung der beiden Vorblätter macht sich hier stets ein deutlicher Unterschied zwischen dem ersten und zweiten Blatte bemerkbar, so dass die Blattstellung, die hier eine zweizeilige ist, bereits durch die Orientirung des ersten Blattes vollständig bestimmt ist. Für die erste Knospe ist wiederum die Asymmetrie des Blattwinkels massgebend. Ich konnte besonders an den jüngeren Blättern, deren Achsel erst eine Knospe enthielt, stets eine ziemlich beträchtliche schiefe Insertion beobachten und fand auch die Stellung des ersten Primordialblatts mit derselben in regelmässiger Uebereinstimmung. Im Laufe der weiteren Entwickelung tritt eine eigenthümliche Erweiterung des Blattgrundes ein, während welcher die Axillarknospe allmählich mehr und mehr auf die tiefer inserirte Seite hinüberrückt. Die erste Beiknospe spriesst nun auf der erweiterten Blattbasis vor der Hauptknospe hervor und wird durch die Contactwirkung mit der letzteren nach der Seite der höheren Insertion des Tragblatts hinübergedrängt. Es ist ohne weiteres verständlich, dass auch auf diese Seite das erste Vorblatt der jungen Knospe fallen muss. Für die Anlage der folgenden Knospe wird nun in ähnlicher Weise wieder die andere Seite die günstigere sein u. s. f., so dass hierdurch die zickzackförmige Anordnung der Knospen und die stets nach aussen gerichtete Stellung des ersten Vorblatts ihre einfache Erklärung finden.

Die Blattwinkel von *A. Sipho* L'Hérit. zeigen wesentlich abweichende Verhältnisse. Die succedan auftretenden Knospen stehen hier in gerader Linie unter einander (vgl. Fig. 16.) und besitzen sämmtlich adossirte Vorblätter. Dieser völlige Umschlag in der Blattorientirung bei so nahe verwandten Pflanzen, der für die idealistische Auffassung eine gänzliche Aenderung des Grundplans bedeuten müsste, wird durch die mechanische Theorie in ungezwungenster Weise erklärt. Gestützt auf die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen, giebt Schwendener in den

1) Vgl. Schwendener, »Blattstellungen« S. 104.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0141-1

schon oft citirten »Blattstellungen« [1]) eine ausführliche Darstellung der hier wirkenden mechanischen Verhältnisse. Beim Hervorspriessen der ersten Knospe besteht, nach den Beobachtungen des genannten Forschers, zwischen dieser und dem Tragblatte inniger Contact. Da nun die Formverhältnisse des Blattwinkels eine seitliche Anlegung des Primordialblattes unmöglich machen, und der Stengel bei dem schief nach aussen gerichteten Wachsthum der Knospe nur einen geringen Druck auf dieselbe auszuüben im Stande ist, so muss das Vorblatt naturgemäss auf die Stammseite fallen. Einige Zeit nachher beginnt der Blattgrund sich in vorwiegend tangentialer Richtung auszudehnen und bildet, indem die Flügel früher als die Mediane mit dem Stamme verschmelzen, den Anfang der eigenthümlichen Rinne (vgl. Fig. 16.), welche an älteren Blattwinkeln die Reihe der Beiknospen umgiebt. Indem nun die erste Knospe sich vom Tragblatt entfernt, spriesst auf der freigewordenen vorderen Seite derselben eine zweite Knospe hervor, welche sich dicht an das Tragblatt anschmiegt. Ihr erstes Blatt wird daher, da sich auf der hinteren Seite durch das intercalare Wachsthum des Stammes der nöthige Spielraum darbietet, wiederum die adossirte Stellung einnehmen. Die Erweiterung des Blattgrundes schreitet nun in derselben Weise fort und gewährt so der Anlage einer dritten und häufig auch noch einer vierten Knospe den erforderlichen Raum. Für die Orientirung ihrer Vorblätter sind die gleichen Umstände wie für die zweite Knospe massgebend.

Eine äusserlich ähnliche Anordnung zeigen auch die Beiknospen von *Gleditschia triacanthos* L. (vgl. Fig. 17). Wie bereits Hofmeister [2]) bemerkt hat, bilden sich die achselständigen Hauptknospen dieses Baumes regelmässig zu Dornen um, während die folgenden Beiknospen sich zu normalen Seitenzweigen entwickeln. Dieselben sitzen auch hier, ähnlich wie bei *Aristolochia Sipho*, in einer Rinne versteckt, welche sich am Grunde des Blattstiels ausbildet. Die Knospen zeigen jedoch in Bezug auf die Blattstellung die wesentlichen Unterschiede, dass ihre Primordialblätter in die transversale Richtung fallen und die folgenden Blätter eine spiralige Anordnung besitzen (Divergenz am ausgebildeten Zweige ungefähr $\frac{2}{5}$). Diese vollständige Verschiedenheit in der Orientirung der Vorblätter muss bei der grossen Aehnlichkeit, welche die Verhältnisse der älteren Blattwinkel mit denen von *Aristolochia Sipho* zeigen, auf den ersten Blick durchaus auffallen. Doch giebt auch in diesem Falle das Studium der verschiedenen Entwickelungsstadien den nöthigen Aufschluss. Es ist schon von Ad. Hansen [3]) darauf aufmerksam gemacht

1) Schwendener, »Blattstellungen« S. 103 u. folg. sowie Fig. 77 auf Taf. XIII.

2) Hofmeister, a. a. O. S. 429. Vgl. auch Eichler, a. a. O.

3) Ad. Hansen, Ueber Adventivbildungen. (Sitzgsber. der phys.-med. Societät zu Erlangen, 12. Heft. 1880. S. 114—118, sowie Bot. Centralblatt III. 1880. S. 1001—1005.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0142-7

worden, dass die Knospen in normaler Weise in der Achsel des Tragblattes angelegt werden und der dieselben umschliessende Wall erst später durch das Emporwachsen des benachbarten Rindengewebes zu Stande kommt. In der That zeigt ein jugendlicher Blattwinkel zur Zeit des Hervorspriessens der ersten Knospe ganz und gar die gewöhnlichen Raumverhältnisse, so dass also die laterale Stellung der Primordialblätter durchaus naturgemäss ist. Da die Wachsthumsrichtung des jungen Triebes fast rechtwinklig zum Stamme ist, so muss das dritte Blatt nach hinten fallen; die seitliche Abweichung desselben wird auch in diesem Falle durch die Asymmetrie des Blattwinkels veranlasst, die hier im Allgemeinen in einer geringen seitlichen Verschiebung des Tragblatts begründet ist. Im Laufe der weiteren Entwickelung rückt die erste Knospe aus dem Blattwinkel an dem Stamme empor und schafft so den für die Anlegung der zweiten Knospe erforderlichen Raum. Letztere spriesst gewöhnlich nicht genau senkrecht unter der älteren Knospe hervor, sondern erscheint etwas zur Seite gedrängt, ähnlich wie wir es bei *Aristolochia Clematitis* in ausgesprochnerer Weise bemerken konnten. Das tiefer inserirte Vorblatt fällt dementsprechend auf die der ersten Knospe abgewendete Seite, ebenso rückt das nach hinten gekehrte dritte Blatt in gleicher Richtung aus der Mediane. Gewöhnlich finden diese Verschiebungen in dem Sinne statt, dass die Wendung der Blattspirale der zweiten Knospe der der ersten antidrom ist. In gleicher Weise wird nun, nachdem auch die zweite Knospe sich vom Tragblatt entfernt hat, eine dritte Knospe angelegt. Dieselbe erscheint nach der entgegengesetzten Seite aus der Mediane gerückt und erhält so eine der zweiten Knospe gegenläufige Blattspirale. Die Bildungsfähigkeit der Blattbasis bleibt nun hierbei gewöhnlich noch nicht stehen, sondern es wird noch eine vierte und fünfte Knospe, ja bisweilen auch noch eine sechste und gar eine siebente Knospe hervorgebracht. Dieselben zeigen bei ihrer Entwickelung durchaus die zickzackförmige Anordnung und im Allgemeinen einen regelmässigen Wechsel in der Wendung der Blattspiralen. Erst durch die folgenden Streckungen und Veränderungen des Blattgrundes erscheinen die älteren Knospen mehr geradlinig angeordnet, und indem gleichzeitig die Umwucherung des seitlichen Rindengewebes allmählich fortschreitet, kommt die äussere Aehnlichkeit der älteren Blattwinkel mit denen von *Aristolochia Sipho* zu Stande.

Von der Gattung *Passiflora*, deren Beiknospen, wie bereits bemerkt wurde, akropetal hervorspriessen, habe ich *P. coerulea* L. auf die in Frage stehenden Verhältnisse untersucht. Die Blätter dieser Pflanze sind spiralig nach der Divergenz $\frac{2}{5}$ angeordnet. In den Btattwinkeln befindet sich (vgl. Fig. 18) dem Tragblatte zunächst der axilläre Hauptspross, der hier regelmässig in eine blattlose Ranke umgewandelt erscheint, und über diesem eine Beiknospe, die sich zum Bereicherungs-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0143-3

zweige ausbildet. Die ersten Blätter der letzteren stehen im Allgemeinen transversal, etwas dem Stamme genähert, das dritte Blatt ist stets nach vorn gewendet. Schon die beiden Primordialblätter zeigen deutlich verschiedene Insertionshöhen und erweisen sich auch durch sonstige ungleichartige Ausbildung leicht als das erste und zweite, so dass die Wendung der Blattspirale in diesem Falle schon an der Stellung des ersten Vorblatts erkennbar ist. Die Orientirung desselben hängt von den Asymmetrieverhältnissen ab, welche der Winkel zwischen Stamm und Ranke in Bezug auf die Stellung der Knospe darbietet. Gewöhnlich befindet sich die Beiknospe nicht genau über der Mitte der zur Ranke umgebildeten Knospe, sondern erscheint mehr oder weniger zur Seite gerückt. Es muss daher auf derjenigen Seite, nach welcher die Knospe aus der Mediane verschoben ist, der geringere Druck herrschen, und mithin auf dieser das erste Vorblatt hervorspriessen. In dem Blattwinkel desselben entwickelt sich frühzeitig eine Axillarknospe zweiter Ordnung, die gleichfalls transversale Primordialblätter besitzt. Doch lassen sich an dieser die für die Wendung der Spirale massgebenden Druckverschiedenheiten nicht mit genügender Sicherheit angeben.

In dem in Fig. 18 dargestellten Falle betrug der Winkel, welchen die durch Stamm und Ranke gelegte Mediane mit der Verbindungslinie von Stamm- und Knospen-Centrum bildet, in der Ebene des Schnittes gemessen, cr. 8°. Da diese Ebene zum Stammquerschnitt um ungefähr 50° geneigt ist, ergiebt sich auf letzteren bezogen ein Abweichungswinkel von cr. 12½°.

Zum Schlusse mögen die Ergebnisse der auf den vorliegenden Blättern mitgetheilten Untersuchungen kurz zusammengefasst werden.

Durch die angeführten Thatsachen findet die von Schwendener ausgesprochene Ansicht, dass die Wendung der Blattspirale an achselständigen Knospen durch die in den Blattwinkeln herrschenden Druckverhältnisse bedingt werde, ihre volle Bestätigung. Wir sahen, dass hierfür im Allgemeinen die Abweichung von dem symmetrischen Bau des Blattwinkels von ausschlaggebendem Einflusse ist, und fanden, dass besonders zwei Arten von Asymmetrie in dieser Frage eine hervorragende Rolle spielen. Einerseits zeigte sich die schon von Schwendener hervorgehobene seitliche Verschiebung, welche das Tragblatt in Bezug auf die durch Stamm uud Knospe gelegte Mediane darbietet, andererseits aber auch eine schiefe Insertion des Tragblatts von weiter Verbreitung.

Dieselben Arten von Asymmetrie erschienen auch bei den Axillarknospen mit zweizeiliger Blattanordnung im Allgemeinen für die Orientirung des ersten resp. dritten Blattes als massgebend.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0144-8

Für die Blattstellung an Beiknospen erwies sich in mehreren Fällen auch der Druck der Hauptknospe als entscheidender Factor.

Ausserdem sind in der vorstehenden Arbeit die Fragen der Blattstellung für die Axillarknospen einiger mehr vereinzelt dastehender Fälle erörtert worden. Ueberall gewann ich die Ueberzeugung, dass die beobachteten Thatsachen nur im Sinne der von Schwendener vertretenen mechanischen Auffassung eine ungezwungene Erklärung zuliessen.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Axillarknospe von *Solanum Dulcamara* L. nebst Stamm und Tragblatt, cr. 10 mal vergr. Das Tragblatt ist in Bezug auf die durch Stamm und Knospe gelegte Mediane nach rechts verschoben, das dritte Blatt der Knospe fällt nach links-vorn.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Solidago Virga aurea* L., cr. 6 mal vergr. Das Tragblatt ist in der Richtung von links-unten nach rechts-oben schief inserirt.

Fig. 3. Höherer Schnitt durch denselben Blattwinkel. Das dritte Blatt der Axillarknospe steht nach links-vorn.

Fig. 4. Stengeltheil von *Verbascum thapsiforme* Schrad., cr. 2 mal vergr. Das Tragblatt ist abgetrennt, um die Insertionslinie zu zeigen.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Raphanus sativus* L., cr. 6 mal vergr. Die punktirten Linien entsprechen einer tieferen Einstellung. Das Tragblatt ist etwas nach links aus der Mediane gerückt und in der Richtung von rechts-unten nach links-oben schief inserirt. Das dritte Blatt der Axillarknospe fällt nach rechts-vorn.

Fig. 6. Stengeltheil von derselben Pflanze, cr. 2 mal vergr. Das Tragblatt ist abgetrennt, um die Insertionslinie zu zeigen.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Axillarknospe von *Taxodium distichum* L., cr. 28 mal vergr. Das Tragblatt ist nach rechts verschoben, das dritte Blatt der Knospe steht nach links-hinten, das vierte nach links-vorn.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Salix Caprea* L., cr. 6 mal vergr. Das Tragblatt ist nach rechts verschoben, die beiden Primordialblätter der Axillarknospe sind am Grunde verwachsen, das dritte Blatt ist nach links-hinten, das vierte dagegen nach rechts gewendet.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Blattwinkel von *Medicago sativa* L., cr. 28 mal vergr. Das Tragblatt ist nach rechts verschoben, das erste und dritte Blatt der Axillarknospe steht nach links.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Axillarknospe eines Rhizoms von *Alisma Plantago* L., cr. 6 mal vergr. Das Tragblatt ist in der Richtung von rechts-unten nach links-oben schief inserirt. Das Vorblatt steht adossirt, das zweite Blatt nach rechts-vorn.

Fig. 11. Blattnarbe eines Schuppenblattes an der linken Flanke eines Rhizoms von *Acorus Calamus* L., ½ natürlicher Grösse. *A* Axillarknospe, *V* ventrale, *D* dorsale Seite. Die Blattnarbe zeigt schiefe Insertion in der Richtung von rechts-unten nach links-oben.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0145-4

Fig. 12. Querschnitt durch eine analog gestellte Axillarknospe derselben Pflanze, cr. 20 mal vergr. Das Vorblatt steht adossirt, das zweite Blatt nach rechts-vorn.

Fig. 13. Querschnitt durch den Blattwinkel eines jüngeren Blattes von *Ampelopsis cordata* Michx., cr. 14 mal vergr. *NN* Nebenblätter des Tragblattes. Das Vorblatt der Axillarknospe ist adossirt, das zweite Blatt nach vorn gewendet.

Fig. 14. Querschnitt durch den Blattwinkel eines jüngeren Blattes von *Vitis vinifera* L., cr. 10 mal vergr. *NN* Nebenblätter des Tragblattes. Der Mutterstamm ist mit I, die Axe zweiter Ordnung mit II, ihr Vorblatt mit O_2 bezeichnet. In der Achsel des letzteren steht die Knospe III, deren Vorblatt mit O_3 bezeichnet ist.

Fig. 15. Qnerschnitt durch einen Blattwinkel von *Aristolochia Clematitis* L. mit 4 zickzackförmig angeordneten Axillarknospen, cr. 10 mal vergr. Die Vorblätter der Knospen stehen transversal.

Fig. 16. Schnitt durch einen Blattwinkel von *Aristolochia Sipho* L' Hérit. mit 3 über einander liegenden Axillarknospen, cr. 6 mal vergr. Die Vorblätter der Knospen sind adossirt.

Fig. 16a Zur Orientirung über die Lage der Schnittebene der Hauptfigur.

Fig. 17. Schnitt durch einen Blattwinkel von *Gleditschia triacanthos* L. mit 5 über einander liegenden Axillarknospen, cr. 6 mal vergr. Die älteste Knospe I, die sich zum Dorn entwickelt, ist in einer höheren Schnittebene gelegen.

Fig. 17a. Zur Orientirung über die Lage der Schnittebene der Hauptfigur.

Fig. 18. Schnitt durch einen Blattwinkel von *Passiflora coerulea* L., cr. 14 mal vergr. I Mutterstamm, IIa älterer, sich zur Ranke umbildender Axillartrieb, IIb Beiknospe, III achselständige Knospe des zu IIb gehörigen Vorblattes 0.

Kleinere Mittheilungen.

Herr J. Bornmüller, Inspector des bot. Gartens zu Belgrad, weilt seit Ende Februar in Amasia (Klein-Asien), um die bisher nur sehr oberflächlich bekannte, aber sehr reiche Flora jenes Gebietes zu erforschen. — In einem Briefe, datirt vom 16. März, schreibt er an Prof. Haussknecht in Weimar folgendes:

»Bereits 3 Wochen weile ich nun schon in dem von mächtigen schroffen Felsbergen eingeengten Amasia; dasselbe wird mir, seiner interessanten und romantischen Lage wegen, noch längere Zeit einen angenehmen und vor Allem botanisch höchst fruchtbaren Aufenthalt bieten. Als ich das fruchtbare Thal des Iris-Flusses betrat, war es fast noch Winter, doch nach der langen Reise durch beschneite Gegenden, durch öde wilde Gebirge, die das ganze nördliche Anatolien erfüllen, erfreute sich das Auge an den zerstreuten Frühlingsboten, die hier an den sonnigen geschützten Bergabhängen erschienen. Helleborus orientalis bei Samsun, Crocus Ancyrensis, micranthus, der mächtig entwickelte Galanthus Redoutei und das massenhaft auftretende Cyclamen Coum sind bereits im Rückgang begriffen. — Auf die wenigen sonnigen Tage folgte eine starke Kälte, so dass man sich in den ofenlosen Wohnungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0146-0

Fig. 12. Querschnitt durch eine analog gestellte Axillarknospe derselben Pflanze, cr. 20 mal vergr. Das Vorblatt steht adossirt, das zweite Blatt nach rechts-vorn.

Fig. 13. Querschnitt durch den Blattwinkel eines jüngeren Blattes von *Ampelopsis cordata* Michx., cr. 14 mal vergr. *NN* Nebenblätter des Tragblattes. Das Vorblatt der Axillarknospe ist adossirt, das zweite Blatt nach vorn gewendet.

Fig. 14. Querschnitt durch den Blattwinkel eines jüngeren Blattes von *Vitis vinifera* L., cr. 10 mal vergr. *NN* Nebenblätter des Tragblattes. Der Mutterstamm ist mit I, die Axe zweiter Ordnung mit II, ihr Vorblatt mit O_2 bezeichnet. In der Achsel des letzteren steht die Knospe III, deren Vorblatt mit O_3 bezeichnet ist.

Fig. 15. Qnerschnitt durch einen Blattwinkel von *Aristolochia Clematitis* L. mit 4 zickzackförmig angeordneten Axillarknospen, cr. 10 mal vergr. Die Vorblätter der Knospen stehen transversal.

Fig. 16. Schnitt durch einen Blattwinkel von *Aristolochia Sipho* L' Hérit. mit 3 über einander liegenden Axillarknospen, cr. 6 mal vergr. Die Vorblätter der Knospen sind adossirt.

Fig. 16a Zur Orientirung über die Lage der Schnittebene der Hauptfigur.

Fig. 17. Schnitt durch einen Blattwinkel von *Gleditschia triacanthos* L. mit 5 über einander liegenden Axillarknospen, cr. 6 mal vergr. Die älteste Knospe I, die sich zum Dorn entwickelt, ist in einer höheren Schnittebene gelegen.

Fig. 17a. Zur Orientirung über die Lage der Schnittebene der Hauptfigur.

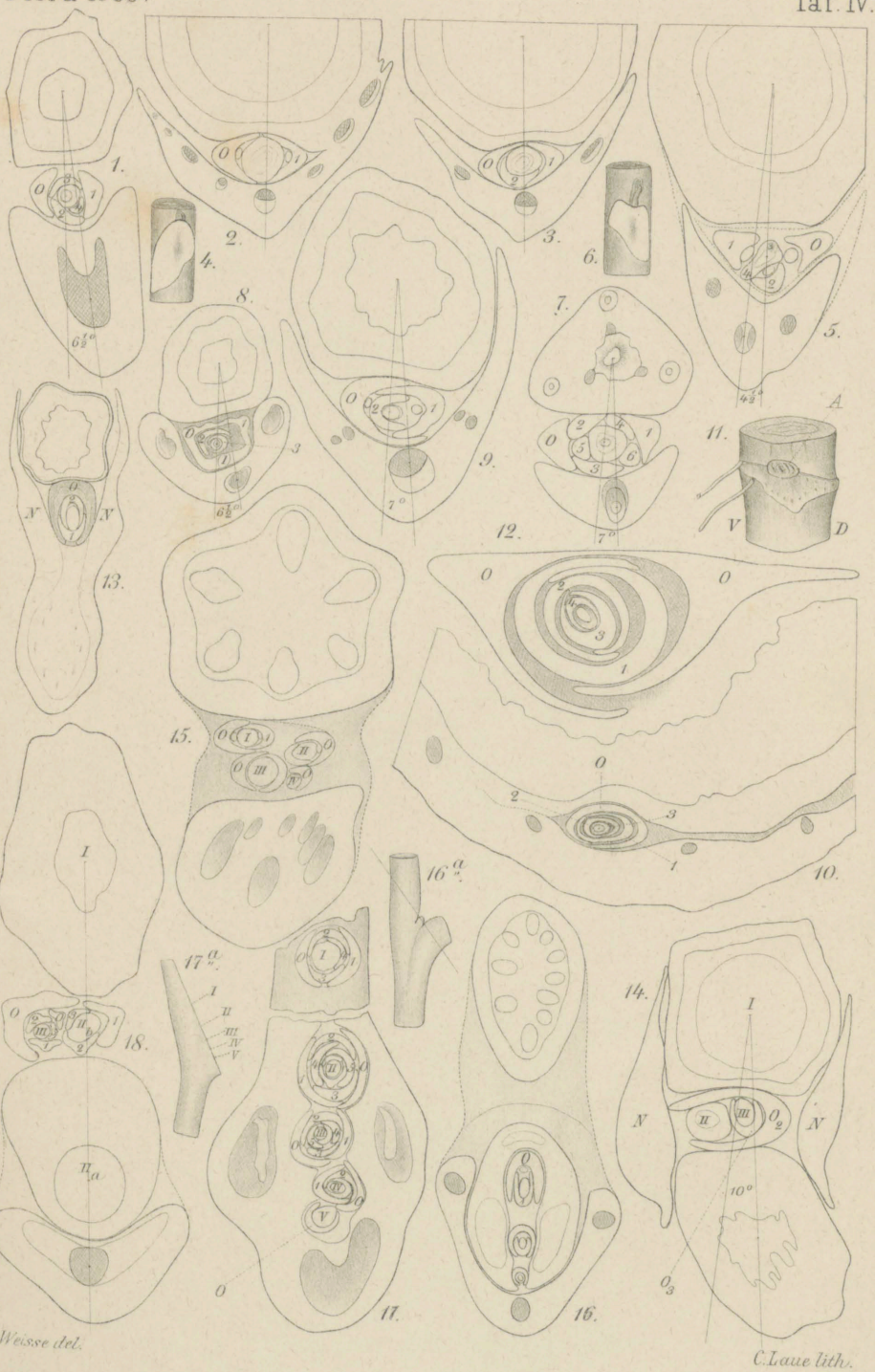
Fig. 18. Schnitt durch einen Blattwinkel von *Passiflora coerulea* L., cr. 14 mal vergr. I Mutterstamm, IIa älterer, sich zur Ranke umbildender Axillartrieb, IIb Beiknospe, III achselständige Knospe des zu IIb gehörigen Vorblattes 0.

Kleinere Mittheilungen.

Herr J. Bornmüller, Inspector des bot. Gartens zu Belgrad, weilt seit Ende Februar in Amasia (Klein-Asien), um die bisher nur sehr oberflächlich bekannte, aber sehr reiche Flora jenes Gebietes zu erforschen. — In einem Briefe, datirt vom 16. März, schreibt er an Prof. Haussknecht in Weimar folgendes:

»Bereits 3 Wochen weile ich nun schon in dem von mächtigen schroffen Felsbergen eingeengten Amasia; dasselbe wird mir, seiner interessanten und romantischen Lage wegen, noch längere Zeit einen angenehmen und vor Allem botanisch höchst fruchtbaren Aufenthalt bieten. Als ich das fruchtbare Thal des Iris-Flusses betrat, war es fast noch Winter, doch nach der langen Reise durch beschneite Gegenden, durch öde wilde Gebirge, die das ganze nördliche Anatolien erfüllen, erfreute sich das Auge an den zerstreuten Frühlingsboten, die hier an den sonnigen geschützten Bergabhängen erschienen. Helleborus orientalis bei Samsun, Crocus Ancyrensis, micranthus, der mächtig entwickelte Galanthus Redoutei und das massenhaft auftretende Cyclamen Coum sind bereits im Rückgang begriffen. — Auf die wenigen sonnigen Tage folgte eine starke Kälte, so dass man sich in den ofenlosen Wohnungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05167-0146-0



A. Weisse del. C. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: 72

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

Artikel/Article: Beiträge zur mechanischen Theorie der Klarstellungen an Axillarknospen 114-140