# FLORA.

## 63. Jahrgang.

**No. 23.** **Regensburg, 11. August** **1880.**

**Inhalt.** Dr. Lad. Čelakovsky: Ueber die Blüthenwickel der *Borragineen.* — P. Gabriel Strobl: Flora der Nebroden. (Fortsetzung.)

## Ueber die Blüthenwickel der Borragineen.

Von Dr. Lad. Čelakovský.

Das Nachstehende soll nur eine vorläufige Mittheilung, ein Resumé einer grösseren Abhandlung sein, welche nebst zwei Tafeln mit Abbildungen in einem zur Edition vorbereiteten Archiv für exakte Naturwissenschaft in böhmischer Sprache erscheinen soll. Es handelt sich mir hier um einen praecisen Nachweis, dass der Blüthenstand der *Borragineen*, trotz dem gegentheiligen Anschein der in neuerer Zeit wiederholt sehr betonten Entwickelungsgeschichte, eine wahre und ächte Wickel ist, was von allen vergleichenden Morphologen seit De Candolle für wahr gehalten worden ist. Dagegen wird bekanntlich von neueren Ontogenetikern (unter welchem Namen ich der Kürze wegen jene Forscher bezeichne, die nicht nur entwickelungsgeschichtliche Studien machen, sondern auch mit der Entwickelungsgeschichte, als angeblich höchster Instanz in allen morphologischen Fragen, alle morphologischen Verhältnisse erklären zu können glauben) auf Grund der Entwickelungsgeschichte behauptet, dieser Blüthenstand sei eine einseitige (nach Göbel's Bezeichnung „dorsiventrale") Traube oder Aehre. Andeutungen dieser Art findet man schon in Schleiden's Grundzügen S. 247, ferner im Lehrbuch von Sachs, 4. Aufl. S. 574. Am entschiedensten vertritt die ontogenetische Auffassung neuestens Göbel in den Arbeiten des Bot. Inst. in



Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0357-2

Würzburg, Bd. II in der Abhandlung: Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Daselbst zieht Göbel auch sehr scharf gegen die Wickeltheorie zu Felde. Er sagt z. B. l. c. S. 412: „Die Inflorescenzaxe ist (nämlich für Wydler und andere comparative Morphologen) ein Sympodium, weil sie von der Spiraltheorie für ein solches von jeher erklärt worden ist; dies ist das einzige Argument des obigen Satzes. Und zwar ist diese Erklärung nicht etwa abgeleitet aus Beobachtungen im fertigen Zustand, sondern nur daraus, dass die Theorie sich denselben nicht anders entstanden denken kann." S. 413 wird dort behauptet, wie schon früher von Schleiden, dass „die morphologische Erklärung der Cymentheorie schon mit den makroskopisch zu beobachtenden Thatsachen am *Borragineen*-Blüthenstand im Widerspruch steht." S. 418 heisst es: „Die Wickeltheorie — und dieser Punkt verdient aufs Nachdrücklichste hervorgehoben zu werden — ging also nicht etwa aus von einer exakten Beobachtung der thatsächlichen Verhältnisse. Sie trat an dieselben vielmehr heran mit einem Schema und dachte sich die Stellungsverhältnisse so lange zurecht gerückt, bis sie in das Schema passten. Sie mussten aber in dasselbe passen, weil dorsiventrale Pflanzenorgane für Spiral- und Axillartheorie nicht existiren".

Es wird sich zeigen, wie wenig alle diese den vergleichenden Morphologen gemachten öfter wiederholten Ausstellungen und kathegorischen Urtheile begründet sind und wie sie sich nur dadurch erklären lassen, dass Göbel die Thatsachen nicht kennt, auf welche jene Männer (De Candolle, Braun, Wydler, Döll, Eichler) ihre Auffassung gebaut haben. Es wird sich sogar zeigen, dass G. die Wickeltheorie kritisirt, ohne den Begriff der Wickel, von der in der Wickeltheorie allein die Rede ist, aufgefasst zu haben.

Es soll vielmehr gezeigt werden, dass die Wickeltheorie aus exakten Beobachtungen abgeleitet ist, dass ihr die makroskopisch zu beobachtenden Thatsachen nicht im mindesten widersprechen, vielmehr genau zu ihr passen, ohne dass es nöthig wäre, der Spiral- und Axillartheorie zulieb etwas erst künstlich zurecht zu rücken. Dann wird sich auch zeigen, dass die Theorie der dorsiventralen Sprosse bei den *Borragineen* allzu vorschnell das Princip der Axillarität aufgegeben hat.

Freilich darf man sich nicht damit begnügen, sich nur die Entwickelungsweise der *Borragineen*-Wickel anzusehen, um sie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0358-8

beurtheilen zu können, sondern man muss alle Thatsachen des ganzen Aufbaues kritisch und von Punkt zu Punkt fortschreitend und vergleichend in Betracht ziehen. Dann erkennt man erst, dass die Entwickelungsgeschichte eine ganz andere Bedeutung hat, als die ist, welche ihr die ontogenetische Theorie der dorsiventralen Sprosse beilegt.

Zum exakten Nachweise der Wickel der *Borragineen* eignen sich besonders *Asperugo procumbens* und *Myosotis sparsiflora*. Die erstere trägt fast immer, die letztere sehr häufig die drei obersten Aeste der Hauptaxe (des Stengels) und ebenso deren Tragblätter, die nach $^2/_5$ gestellt sind, ziemlich genau in gleicher Höhe, fast in einen Quirl zusammengeschoben. Zwischen diesen 3 Aesten genau central steht als Fortsetzung des Stengels die erste Blüthe, deren Bedeutung als Terminalblüthe evident ist. Dies stellt der Grundriss Fig. 1 dar. $B_1$ $B_2$ $B_3$ sind die drei obersten Stengelblätter, $A_1$ $A_2$ $A_3$ ihre Achselsprosse, T die Terminalblüthe. Zwei Umstände modifiziren jedoch und verdecken etwas die Axillarität der Sprosse $A_2$ und besonders $A_3$; erstens der, dass die Tragblätter $B_2$ und im höheren Grade noch $B_3$ auf dem Achselspross emporgehoben oder verschoben sind, und zweitens der, dass die Tragblätter, in höherem Grade wieder $B_3$, ihre Achselsprosse nicht vollständig beiderseits umfangen, wie Fig. 1 es zeigt. $B_3$ lässt nämlich $A_3$ auf der Seite seines kathodischen Randes (die Spirale immer nach dem kurzen Wege mit $^2/_5$ gezogen) frei, und da es auf ihm verschoben ist, so lauft seine kathodische (äussere) Blattspur an dem Achselsprosse auf die Hauptaxe hinab. Aehnlich, nur nicht so hochgradig, verhält sich der anodische Blattrand und zugehörige Blattspur von $B_2$, wie der Grundriss statt weiterer Worte am Besten es erklärt. Mit anderen Worten, die Medianen der Blätter und ihrer Achselsprosse fallen nicht in eine Ebene, beide Medianen bilden je einen Winkel, der für $B_3$ und $A_3$ der grössere ist.

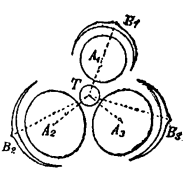


Fig. 1.

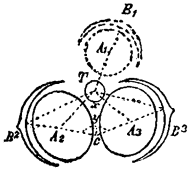


Fig. 2.

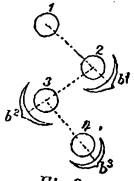


Fig. 3.

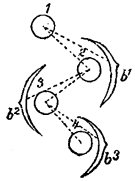


Fig. 4.



Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0359-6

Was die Verschiebung der Tragblätter betrifft, so ist dies eine im oberen Stengeltheile vieler *Borragineen* sehr verbreitete Erscheinung, die schon längst, namentlich von Wydler, hervorgehoben worden ist. Sie steht jedenfalls in einem gewissen geraden Verhältnisse zur relativen Kräftigkeit des Achselsprosses. An kräftigen Exemplaren von *Nonnea pulla* z. B., deren Stengel eine grössere Anzahl von traubig angeordneten Zweigen trägt, welche zuerst in Dichasien und dann in Wickeln ausgehen, kann man die Verschiebung oft gut *gradatim* verfolgen. Die untersten schwächsten Zweige dieser Art stehen noch normal im Blattwinkel, die Tragblätter noch direkt am Stengel; die folgenden kräftigeren Zweige nehmen aber ihr Tragblatt auf eine kleinere, die obersten auf eine grössere Strecke mit empor. Dagegen findet an Exemplaren mit schwächeren Zweigen die Verschiebung allgemein gar nicht oder nur unbedeutend statt. Auch bei *Asperugo* bemerkt man die Abhängigkeit der Verschiebungsgrösse von der relativen Kräftigkeit des Achselsprosses. $A_1$ ist bisweilen nur ein schwacher Zweig, dann steht er wie gewöhnlich genau in der Blattachsel von $B_1$, wird er aber kräftiger gebildet, so nimmt er $B_1$ eine freilich nur kleine Strecke mit empor. Ueberhaupt steigt (bei *Asperugo*, *Myosotis sparsiflora*, *Lithospermum arvense* u. a.) die Grösse der Verschiebung von $B_1$ zu $B_3$ hin, für $B_3$ ist sie konstant am bedeutendsten.

Die zweite zu erklärende Eigenthümlichkeit ist nun die excentrische Stellung des Achselsprosses $A_2$ zu $B_2$ und besonders von $A_3$ zu $B_3$. Zunächst die unvollständige Deckung der Achselsprosse ist ebenfalls eine Folge ihrer relativen Kräftigkeit. Das kann man am Besten an $A_1$ konstatiren. Ist nämlich dieser Spross schwach, so steht er nicht nur unverrückt in der Blattachsel, sondern er wird auch von $B_1$ vollständig umfangen; ist er aber kräftiger, so umfängt auch ihn das ein wenig emporgehobene Tragblatt mit seiner Basis nicht ganz, und zwar mit beiden Rändern nicht, daher dessen beide Blattspuren am Achselspross ein Stückchen herablaufen, den Spross seitlich frei lassend. Die Excentricität der Achselsprosse $A_2$ und $A_3$ und damit die ungleiche Deckung auf beiden Seiten der Tragblätter erklärt sich aber mit der plötzlichen Abschwächung oder Verschmächtigung des Hauptsprosses in der Terminalblüthe, welche offenbar dadurch stattfindet, dass der kleinste Theil des Axenscheitels zur Terminalblüthe wird, während der viel grössere Rest in die Achselsprosse $A_2$ und $A_3$ sich theilt. Der Grund-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0360-7

riss zeigt am Kürzesten, wie der bestmögliche Verbrauch des Axenscheitels unter den gegebenen Umständen und bei $^2/_5$ Stellung der Blätter $B_2$ und $B_3$ die excentrische Stellung der beiden Sprosse und besonders des Sprosses $A_3$ hervorbringt.

Bei *Myosotis sparsiflora* findet man nun häufig (bei *Asperugo* sehr selten) das Blatt $B_1$ und dessen Achselspross von den beiden folgenden Blättern beträchtlich weit nach unten abgerückt, d. h. den die Blätter $B_2$ und $B_3$ tragenden Stengeltheil über $B_1$ bedeutend gestreckt. In diesem Falle rücken die Blätter $B_2$ und $B_3$, von $B_1$ und $A_1$ nicht mehr beeinflusst, gegen die Terminalblüthe mehr zusammen (Fig. 2), die Excentricität ihrer Achselsprosse erscheint noch auffälliger, weil zugleich die Terminalblüthe in Beziehung auf das oberste Ende des Hauptsprosses excentrisch erscheint. Sie steht nicht in dem Gabelwinkel zwischen $A_3$ und $A_2$ etwa bei C, sondern seitlich von C gegen das tieferstehende Blatt $B_1$ hin. Für diese Stellung ist es aber gleichgiltig, ob der zwei Blätter ($B_2$ und $B_3$) mit kräftigen Achselsprossen tragende Spross noch ein tieferstehendes Blatt $B_1$ besitzt oder nicht. Daher zeigt bei *Asperugo* der Achselspross von $B_2$, der konstant nur 2 Vorblätter unter der Terminalblüthe trägt, ebenfalls die Lage der Theile in der Fig. 2.

Die Stellung der Theile nach dem Grundrisse Fig. 2, auf die ich schon in meiner Arbeit über den morphologischen Aufbau von *Vincetoxicum* und *Asclepias* (Flora 1877 Nr. 1—3) aufmerksam gemacht habe, ist eine sehr verbreitete und allgemein gesetzliche, wenn die beiden Blätter nicht genau opponirt und ihre Achselsprosse im Verhältniss zur Terminalblüthe sehr kräftig sind. Ich will nur der *Nemophila insignis* Erwähnung thun, welche sich wiederholt dichasial verzweigt. Die erste Terminalblüthe zeigt die Stellung der Fig. 2, weil die untersten zwei Gabelzweige am kräftigsten und deren Tragblätter nicht nach $^1/_2$ opponirt stehen. Die oberen Terminalblüthen nehmen schon genauer das Centrum C der Gabel ein, weil ihre Vorblätter ziemlich opponirt und wohl auch die Zweige minder kräftig auftreten.

Da das organische Centrum des Sprosses nach seiner Abschwächung ebenfalls in der Terminalblüthe liegt, so bleibt der Divergenzwinkel x (in Fig. 2) derselbe wie in Fig. 1. Trotzdem konvergiren beide Blätter nach der entgegengesetzten Seite, nach Massgabe des Winkels y (Convergenzwinkels), der bei dem Centrum C des die Blätter tragenden Sprosstheils ge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0361-3

legen ist. Darum hat schon Wydler mit Recht davor gewarnt, dass man die Divergenz der Blätter nicht, wie es auch schon geschehen ist, nach ihrer Convergenz beurtheile. Da nun also der Divergenzwinkel bei x gegen C hin geöffnet ist, so folgt daraus, dass die Blattspirale, die $B_2$ mit $B_3$ verbindet, immer auf der von der Terminalblüthe abgewandten Seite herumlauft.

Endlich drittens kommt es vor, dass auch der Achselspross $A_2$ mit seinem Tragblatte tief unter $B_3$ abgerückt erscheint, oder, was dasselbe besagt, dass sich der Stengeltheil zwischen $A_2$ und zwischen Terminalblüthe (nebst $B_3$ und $A_3$) bedeutend streckt. Die Terminalblüthe ist dann aus der Gabel zwischen $A_2$ und $A_3$ längs $A_3$ in genau senkrechter Richtung emporgerückt. Bei *Myosotis sparsiflora* kann man dies wieder nicht selten sehen, für *Asperugo* aber ist dieser Fall selten; ich fand ihn nur einmal unter vielen untersuchten. Die relative Stellung von T, $B_3$ und $A_3$ bleibt wesentlich dieselbe wie in Fig. 2; sie ist es auch dann, wenn der betreffende Spross nur das eine Blatt ($B_3$) bildet. Da in diesem dritten Falle dem Blatte $B_3$ mit seinem Achselsprosse ein Blatt $B_2$ sammt Achselspross nicht als Gleichgewicht beigesellt ist, so erscheint die Stellung des Achselsprosses $A_3$ zum Tragblatt und Terminaltriebe sehr auffällig und merkwürdig. Trotzdem kann die Stellung von $A_3$ als im Blattwinkel von $B_3$ ebensowenig wie in den beiden früheren Fällen (Fig. 1 und 2) bezweifelt werden. Die so merkwürdige Achselstellung hängt eben mit der Abschwächung des Terminaltriebes und der viel grösseren ursprünglichen Anlage des Achselsprosses nothwendig und nach einem mechanischen Gesetze zusammen, wie in den früheren Fällen. Auch diese Stellung habe ich in dem Aufsatz über *Vincetoxicum* und *Asclepias* zuerst hervorgehoben und erklärt und damit den sogenannten „extraaxillären Spross" dieser Pflanzengattungen als wahren Terminaltrieb nachgewiesen, was, wie zu sehen, nicht überall Beachtung gefunden hat. Hier liegt der Schlüssel zum Verständniss der Wickeln der *Borragineen* (mancher *Solaneen* u. a.), denn in diesen haben wir es mit lauter „extraaxillären Sprossen", nämlich abgeschwächten Terminaltrieben (Blüthen) zu thun. Diese Terminaltriebe (auch schon die erste im dritten Falle emporgenommene Terminalblüthe T) stehen eben wegen ihrer Abschwächung seitlich zu dem aus den Basalgliedern der consekutiven Sprosse gebildeten Sympodium. Denn nach einem mechanischen Gesetze erhält, worauf ich noch zurückkomme,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0362-9

immer das kräftigere von zwei benachbarten, anfangs in einer Masse der Anlage noch vorhandenen Gebilden die terminale, das schwächere die laterale Stellung, die morphologische Bedeutung mag sein, welche sie wolle. Woraus folgt, wie verkehrt das Beginnen ist, aus der lateralen oder terminalen Stellung morphologische Folgerungen zu ziehen, worin alle Ontogenetiker sehr zuversichtlich vorgehen.

Durch den Vergleich der drei besprochenen Fälle, durch das sichere und exakte Vorschreiten von dem unmittelbar Gewissen zu dem anfänglich Problematischen ist der unanfechtbare Beweis geliefert, dass im dritten Falle die unterste Blüthe der Terminalwickel der höher hinauf gerückten Terminalblüthe des ganzen Stengels entspricht, obgleich sie seitlich zur Wickelaxe (dem Sympodium) steht und, wie ich gleich hinzusetze, zweifelsohne auch so entsteht. Was aber von der ersten Blüthe der Wickel gilt, das kann den folgenden nicht abgesprochen werden, da sie genau dasselbe Stellungsverhältniss zu ihrem Vorblatt und Achselspross, nämlich dem nächstfolgenden in die zweite Blüthe ausgehenden Gliede des Sympodiums aufweisen.

Die Art der Verkettung der konsekutiven Blüthensprosse und demnach die Stellung der Blüthen und Vorblätter auf demselben Sympodium ist aber genau diejenige, welche der echten Wickel entspricht.

Dagegen behauptet nun Göbel, die Stellung der Blüthen in 2 Reihen auf der Rückseite und der Blätter auf Bauchseite und Flanken der Inflorescenzaxe sei mit einer Wickel nicht verträglich. „Die Wickeltheorie, heisst es l. c. S. 413, muss ja nothwendig annehmen, dass die Blüthen in der Anlage in einer Ebene liegen, die senkrecht steht zur Einrollungsebene“, — und in demselben Sinne lauten mehrere andere Stellen. Hiemit verräth aber Göbel, dass er sich unter „Wickel“ etwas Anderes vorstellt, als was unter diesem Namen nach der morphologischen Terminologie zu verstehen ist. Er meint nämlich eine Fächel (welchen Begriff zuerst Buchenau in Pringsheim's Jahrbüchern praecisirt hat), denn nur deren Blüthen liegen in einer Ebene, die der Wickel keineswegs. Ueber den Unterschied der Wickel von der Fächel kann man z. B. Eichler's Einleitung zu den „Blüthendiagrammen“ nachsehen. Göbel's Irrthum ist offenbar durch das für die Wickel oft unrechtmässiger Weise gebrauchte, von ihm selbst auf

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0363-5

seiner Taf. XII Fig. 44 reproducirte Schema entstanden. Dieses Schema ist aber nur für die Fächel exakt; denn die Wickel ist exakt nicht im Profil, sondern nur im Grundriss auf einer Ebene, dem Papiere, zu schematisiren. Fig. 3 ist der Grundriss einer gewöhnlichen (pleiopodialen) Wickel (wie bei *Sedum*, *Scrofularia*), in der die Medianen der Tragblätter und ihrer Achselsprosse zusammenfallen, was, wenigstens ursprünglich, dann eintritt, wenn jeder Achselspross kleiner angelegt wird als sein Muttersprоss und daher seitlich zu demselben. Für die *Borragineen*, *Solaneen* etc. ist das Schema insofern zu modifiziren, als bei ihnen nach dem bereits aufgewiesenen Princip die Medianen jedes Tragblattes und zugehörigen Achselsprosses einen Winkel bilden. Für sie gilt also das Schema Fig. 4. Sicherlich ist in diesem Grundriss einer Wickel die Stellung der Blüthen und Blätter des „dorsiventralen Sprosses" der *Borragineen* genau ausgedrückt. Die entgegengesetzte Behauptung Schleiden's und neuerdings Göbel's ist entschieden zurückzuweisen, zumal insoweit ihr die Verwechselung der Wickel mit der Fächel zu Grunde liegt. Wenn wir nun beachten, dass die Tragblätter der Wickel bei *Asperugo* u. a. auf ihren Achselspross jedesmal, sowie das Blatt $B_3$, emporgehoben sind, so haben wir den Bau der Wickel vollkommen erklärt.

Es geht wohl aus vorstehender Darstellung hervor, dass die Wickeltheorie der *Borragineen* allerdings auf exakten Beobachtungen des fertigen Zustands beruht und durch dieselben auch bewiesen wird. Es ist dabei nichts erst zurecht gerückt gedacht worden, einem mitgebrachten Schema zu Gefallen. Wir haben auch die Axillarität keineswegs vorausgesetzt, um die Wickel herauszubekommen, sondern sie Schritt für Schritt bewiesen. Wir haben dabei eine interessante Form der Axillarität als solche streng nachgewiesen und auch erklärt. Die hier vorgebrachten Beobachtungen waren theilweise wenigstens auch den älteren Morphologen nicht fremd, daher es nicht zu viel gesagt war, dass Göbel, nach seinen oben citirten Urtheilen, die Thatsachen, welche dem vergleichenden Morphologen massgebend sind, gar nicht gekannt haben kann. Dafür imputirte er Diesen seine eigene Imagination mit dem Ausspruch, dass sie die *Borragineen*-Inflorescenz aus dem einzigen Grunde für ein Sympodium gehalten haben, weil die Spiraltheorie, für welche dorsiventrale Organe nicht existiren, sie seit jeher dafür erklärt habe. Wofür wird noch alles die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0364-0

Spiraltheorie verantwortlich gemacht werden! Meine Beweisführung zeigte, dass die Spiraltheorie zum Beweise der *Borragineen*-Wickel durchaus nicht herangezogen zu werden braucht. Nicht diese, sondern die vergleichende Kritik hat sie dafür erklären müssen. Ich z. B. bekenne als Vertheidiger der *Borragineen*-Wickel, dass ich durchaus nicht alle Anschauungen der Schimper-Braun'schen Spiraltheorie theile, dass ich namentlich eine Spiraltendenz des Wachsthums der Axe ablehne, dass ich die genetische Spirallinie nur als Construktionslinie betrachte und statt ihrer in gewissen Fällen auch eine genetische Zickzacklinie der Blätter für möglich halte. Was die *Borragineen*-Wickel betrifft, so theile ich gleich Göbel auch nicht die Ansicht Wydler's, nach der jeder Blüthenspross zwei Vorblätter haben soll, von welchen das erste unterdrückt sei. Ich sehe keinen triftigen Grund für diese Annahme und, was den Ausschlag gibt, die Wickel würde, wenn man sie danach konstruirt, von der wirklich vorhandenen Wickel in den Stellungsverhältnissen wesentlich abweichen.

Die Dorsiventralität gewisser Organe, seien es Blüthen oder Blüthenstände, braucht als thatsächliches Vorkommen auch der vergleichende Morphologe nicht zu leugnen. Die von Göbel gegebene Entwickelungsgeschichte der botrytischen Blüthenstände mancher *Papilionaceen* zeigt, dass es allerdings auch dorsiventrale Sprosse gibt. Zum Nachweise derselben gehört aber ausser der monopodialen Axenbildung auch jene Stellung der Brakteen, welche dem botrytischen Charakter der Inflorescenz gebührt. Die ausschliessliche Beachtung der monopodialen Bildung und die Geringachtung des Princips der Axillarität trägt die Schuld, dass Göbel unter dem Namen dorsiventrale Sprosse zweierlei heterogene Dinge zusammenfasst, nämlich einfache dorsiventrale Sprosse und Sprossketten (Sympodien).

Beweist denn die Entwickelungsgeschichte wirklich, dass die *Borragineen*-Wickel ein dorsiventraler Spross ist? Göbel meint freilich (l. c. S. 422): „Will man die Wickeltheorie beibehalten, so muss man entweder die Entwickelungsgeschichte ignoriren oder die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen als unrichtig erweisen.“ — Das Ignoriren von irgend welchen Thatsachen kann freilich niemals wissenschaftlich sein und die Richtigkeit der entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen ist unbestreitbar; ich selbst habe mich davon bei *Cynoglossum*, *Aspe-*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0365-6

*rugo*, *Echinospermum*, *Myosotis palustris* überzeugt. Aber es gibt noch ein Drittes: man kann und, wenn zwingende Gründe vorliegen, muss die entwickelungsgeschichlichen Thatsachen anders verstehen als der Ontogenetiker. Denn dass der Sinn der Entwickelung und das, was die vergleichende Untersuchung zeigt, übereinstimmen müssen, ist ein selbstverständliches Axiom. Wenn Beides nun so wie hier einander zu widersprechen scheint, so muss entweder die vergleichende Untersuchung etwas Wesentliches übersehen oder missverstanden haben, oder die Entwickelungsgeschichte, falls thatsächlich richtig, muss doppeldeutig sein, und gerade jene anscheinend natürliche Deutung, welche den Widerspruch herbeiführt, muss unrichtig sein.

Nun lassen aber die Thatsachen, welche die vergleichende Untersuchung festgestellt hat, für die *Borragineen*-Inflorescenz schlechterdings keine andere Auffassung zu als die der Wickeltheorie; ich hoffe und bin überzeugt, dass man meiner hier gegebenen Darstellung auch keinen wesentlichen Fehler wird ausstellen können. Folglich muss die ebenfalls richtig beobachtete Entwickelung einen anderen Sinn haben, als ihr Göbel und die Ontogenetiker überhaupt beigelegt haben.

Die Wickeltheorie mit der Entwickelung auszusöhnen habe ich schon früher unternommen, so in einem kurzen Aufsatz über die *Borragineen*-Inflorescenz insbesondere, dann in der Abhandlung über terminale Ausgliederungen. Die Sitzungsberichte der böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, worin sich die Arbeiten befinden, scheinen aber ausserhalb Oesterreichs wenig verbreitet und bekannt zu sein, daher kam es, dass sowohl Wydler und Eichler als auch Göbel in ihren späteren Arbeiten erklärten, meine genannten Aufsätze nur dem Titel oder kurzen Referat nach zu kennen. Darum wiederhole ich an dieser Stelle Folgendes.

Ich habe schon im Verlaufe dieser Darstellung das Gesetz formulirt, nach dem zwei benachbarte Gebilde entweder in terminaler oder lateraler Stellung auftreten können. Die Beispiele dafür sind bekannt, aber nicht immer richtig verstanden worden.

In der Regel werden die Petalen und ihnen superponirten Staminen am Blüthenboden gesondert angelegt, auch wenn sie später, mit vereinter Basis aus dem Boden sich nachschiebend, am Grunde congenital verwachsen. Nachher werden aber die Staminen durch die kräftig heranwachsende, ihre Richtung behauptende Corolle seitlich nach Innen abgelenkt. In der *Primu-*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0366-2

*laceen*-Blüthe aber enthält jeder primäre Höcker die Anlage von Petalum und Stamen in sich. Das erstere tritt, als das anfänglich schwächere, (die anfangs allgemein schwache Anlage den Petalen ist ja bekannt) bei der Trennung, die wie eine Verzweigung aussieht, seitlich nach abwärts hervor, während das kräftige Stamen die ursprüngliche Richtung, also die Spitze des Höckers behauptet. Wenn aber dann das Petalum weiter wachsend stärker wird, so stellt es sich in die verlängerte Richtung des Podiums und lenkt das Stamen nach Innen ab, so dass wieder der gewöhnliche spätere Zustand herbeigeführt wird.

Der Grund der abweichenden Entwickelung bei den *Primulaceen* ist aber kein anderer, als der, dass das Stamen, welches sich sonst später erst bildet, verfrüht angelegt wird, gleichzeitig mit dem darunter stehenden Petalum, und da es an dem noch wenig gestreckten Blüthenboden an Raum zur freien Anlage beider Theile gebricht, mit ihm vereinigt als ein Höcker sich erhebt.

Ein anderes Beispiel bieten Blatt und Achselknospe dar. Gewöhnlich entsteht zuerst der Blatthöcker an der Axe, viel später an seiner Basis (meist auch aus der Mutteraxe) der Höcker für die Achselknospe in von der Längsaxe des Blattes nach Innen divergirender Richtung. Durch Warming und Andere wissen wir aber, dass sich Richtung und Entwickelung beider Theile völlig umkehren kann; es erscheint nämlich an der Axe ein Höcker, dessen grösster Theil zur Knospe wird, aus dessen unterer Basis das Tragblatt sich nach abwärts abzweigt. Auch hier bildet sich das obere Glied — die Knospe — sehr kräftig und verfrüht, zugleich mit dem unteren Glied, dem Mutterblatt, in einem Höcker der Anlage nach vereinigt (das ist eben primäre congenitale Verwachsung). Mit dem sich streckenden kräftigen Spross wird auch die Blattspur des Tragblattes öfter mitgestreckt und so geschehen jene Verschiebungen (sogenannte Anwachsungen) des Tragblattes auf dem Achselspross, wie sie bei den *Borragineen* so häufig vorkommen. Die Absurdität der etwaigen Annahme, dass hier das Tragblatt vielmehr Vorblatt eines tragblattlosen Seitensprosses sei, worauf der entwickelungsgeschichtliche Schein hinweist, lässt sich vergleichend (wie oben für *Nonnea*) nachweisen.

Ganz dasselbe Gesetz erklärt auch die „extraaxillären Sprosse". Wenn ein Achselspross über dem obersten Blatt des Axenscheitels entsteht, so kann dies in zweifacher Weise ge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0367-8

schehen. Entweder ist seine Anlage kleiner als der überbleibende Axenscheitel (Terminaltrieb), dann wächst letzterer terminal fort und die Achselknospe entsteht lateral zu ihm. Wenn ein solcher Achselspross rasch erstarkt, so dass er den Terminaltrieb bald an Grösse übertrifft, so stellt er sich stets in die verlängerte Richtung des Muttersprosses, also terminal, indem er dessen Endtheil zur Seite drückt. Was hier der erstarkende Achselspross erst nachträglich thut, das kann ein ursprünglich so kräftig angelegter Achselspross sofort thun. Nämlich in diesem zweiten Falle enthält der noch ungetheilte Axenscheitel eine sehr grosse Anlage des Achselsprosses und eine kleinere für den Terminaltrieb. Die erstere wächst bei der äusseren Trennung beider Anlagen terminal zum Muttersprosse fort, der faktische Terminaltrieb aber wächst als der schwächere Theil gleich in lateraler Richtung abgelenkt (als sogenannter extraaxillärer Spross) weiter.[1]) In der *Borragineen*-Wickel wiederholt sich nun derselbe Vorgang; jeder Spross derselben hat nur ein Vorblatt und dessen Achselspross bildet sich immer wieder in verlängerter Richtung des Muttersprosses. Das Sympodium bildet sich also nach Art eines Monopodiums, dessen sog. Vegetationspunkt aber nach jeder Abzweigung einer Blüthenanlage eigentlich ein anderer ist, nämlich eine andere Achselknospe. Dazu kommt noch, dass eben wegen der Kräftigkeit des Achselsprosses auch das Tragblatt verspätet und am Achselsprosse selbst sich bildet, nämlich erst dann, wenn sich Anlage der Blüthenknospe und dem Tragblatt zugehörige Achselknospe (als Vegetationspunkt) bereits durch eine Furche gesondert haben. Selbstverständlich müssen die Tragblätter auf dem Sympodium (der „Inflorescenzaxe") selbst und nicht auf den Blüthenstielen als Terminaltrieben entstehen, womit eine weitere, von Göbel l. c. S. 418 gemachte, vom äussersten Missverständniss zeugende Einwendung wegfällt.

Für die meisten *Borragineen*-Wickeln, bei denen jüngste Blüthenanlage und „Vegetationspunkt" weniger in der Grösse differiren (*Cynoglossum*, *Lithospermum*, *Echinospermum*, *Asperugo* u. s. w.), genügt das Gesagte. Wenn aber der Vegetationspunkt

[1]) Wenn Hieronymus, Eichler, Magnus sagen, der Terminalspross werde vom Achselspross seitlich abgelenkt, so meinen sie es offenbar in obiger Weise, nämlich gleich anfänglich und nicht erst nachträglich abgelenkt, womit Göbel's Einwurf, „dieses beruhe auf unvollständiger Beobachtung" ebenfalls entfällt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0368-4

so mächtig erscheint, wie bei *Symphytum* (Göbel l. c. 32) oder gar bei *Klugia* oder bei *Urtica*, wo ebenfalls Wickeln vorliegen, so muss man wohl annehmen, dass der Vegetationspunkt bereits mehrere konsekutive Sprossanlagen in sich enthalte, deren Anlegung noch mehr beschleunigt worden, so dass eine Art Prolepsis der Sprossanlagen im Vegetationspunkt stattfindet.

Es gibt also monopodial entstehende Wickeln. Die Begriffe Monopodium und Sympodium schliessen sich nicht aus. Denn der Begriff des Monopodiums bezieht sich nur auf die Art und Weise der Entwickelung[1]), der des Sympodiums aber seit Alters her auf die Zusammengesetztheit aus konsekutiven Sprossen. Für das Gegentheil der monopodialen Entwickelung eines Sympodium's ist also ein anderer Terminus nothwendig und ich habe (in „Terminale Ausgliederungen") den Ausdruck pleiopodial und Pleiopodium vorgeschlagen. Das Sympodium der Wickel kann sich mithin sowohl pleiopodial (z. B. bei den *Crassulaceen*) als auch monopodial (*Borragineen* u. a.) entwickeln[2]).

Ein Punkt von Wichtigkeit ist von den Ontogenetikern, welche die Wickel der *Borragineen* entwickelungsgeschichtlich studirten, gänzlich unbeachtet geblieben. Was wird denn aus dem Vegetationspunkt, wenn die Wickel zum Abschluss kommt? Den Abschluss der reichblüthigen und lange fortwachsenden Wickeln von *Myosotis silvatica*, *Asperugo* u. s. w. konnte ich bis jetzt (Ende Mai) noch nicht beobachten, wohl aber den der armblüthigen Wickeln von *Myosotis sparsiflora*. Ende Mai fand ich bei dieser keine Spur eines „Vegetationspunktes" wie an den reichblüthigen Wickeln, sondern nur eine letzte, noch sehr junge (nur den Kelch angelegt habende) Blüthenanlage. An ganz entwickelten Wickeln der genannten *Myosotis* (auch an entwickelten armblüthigen Wickeln von *Pulmonaria offic.*) findet sich eine Spur des „Vegetationspunktes" eben so wenig. Für eine Beobachtung früherer Wickelzustände war es Ende Mai schon zu spät, doch gleichviel: entweder hat sich die Wickel

[1]) Auch der einfache Spross ist ein Sympodium, nämlich von Sprossgliedern, wie ich in dem Aufsatz über terminale Ausgliederungen gezeigt habe. Nähme man trotzdem an einem „Wickelmonopodium" Anstoss, so müsste man es mit Warming ein Pseudomonopodium nennen.

[2]) Oder intermediär dichopodial, wenn Mutter- und Tochterspross gleich gross, dann auch gleichmässig von der bisherigen Wachsthumsrichtung abweichend (als Dichotomium) sich bilden. Die Monopodien vieler *Borragineen* nähern sich schon stark den Dichopodien, daher auch Kaufmann, Kraus Pedersen geradezu Dichotomirungen der Inflorescenzaxen annahmen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0369-2

monopodial wie immer entwickelt und dann hat sich der „Vegetationspunkt" ganz in die letzte Blüthenanlage umgewandelt, oder es findet bei *M. sparsiflora* die gemächlichere pleiopodiale Entwickelung statt. Beides wäre aber ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der hier dargelegten Auffassung.

Die Geschichte der *Borragineen*-Wickel gibt zu einer allgemeinen, übrigens nicht das erstemal angestellten Betrachtung Anlass. Es ist ein Vorurtheil zu glauben, dass die Entwickelungsgeschichte in allen Fällen Mehr und Besseres zeigt, als die zwar makroskopische aber vergleichende Untersuchung des fertigen Zustands. Die Entwickelungsgeschichte, welche sich durch Aenderung des Kräfteverhältnisses gleichnamiger Glieder sehr ändern und ganz umkehren kann, so dass das Terminale zum Lateralen und das Laterale zum Terminalen wird, ist in diesen Fällen beirrend und unzureichend, um morphologische Schlüsse und Deutungen zu gestatten, ohne dass man sich zuvor in vergleichender Weise über den zu deutenden Gegenstand orientirt hat. Die Entwickelungsgeschichte ist unfähig zu entscheiden, ob z. B. bei den *Borragineen* ein botrytischer oder cymöser Blüthenstand vorliegt, oder wird sie dazu nach den Kriterien des Terminalen und Lateralen benützt, so liefert sie puren Irrthum; der richtige Gebrauch derselben besteht aber darin, nach anderweitiger vergleichender Feststellung des cymösen Charakters, auf den Grund zu leiten, aus welchem die Stellung von Terminaltrieb, Achselspross und Tragblatt gerade so ist, wie wir sie sehen.

Vielleicht werden die Erörterungen über die *Borragineen*-Wickel das unbegrenzte und blinde Vertrauen der Ontogenetiker in die Entwickelungsgeschichte auf ihr richtiges bescheideneres Mass zurückführen. Die Sache ist gar zu evident, auch steht die Wickeltheorie seit Langem in gutem Ansehen bei der grossen Mehrzahl der Botaniker; während die Brongniart'sche Ovulartheorie, die mit jener grosse Analogie hat und ebenso wahr ist, äusserlich nicht so günstig situirt ist. Was Methode und Resultate betrifft, so verhält es sich nämlich mit den Auffassungen des Ovulums, wie mit denjenigen der *Borragineen*-Wickel. Es gibt ein ontogenetisches und ein comparatives Resultat für beide Dinge; das erstere besteht darin, dass das Ovulum eine Knospe oder nach neuerer Version ein Sporangium ist, welches die Hüllen als seine Produkte erzeugt, und es entspricht ganz der Theorie des dorsiventralen Sprosses der *Borragineen*. Die Methode, wel-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0370-3

che zu diesen beiden ontogenetischen Resultaten führt, ist die nämliche, die entwickelungsgeschichtliche, oder wie es auch heisst, die der „direkten Untersuchung". Die comparative Methode aber entspringt der Erkenntniss, dass die direkte entwickelungsgeschichtliche Untersuchung in solchen Fragen zu nichts Stichhältigem führen kann, und besteht in einer indirekten aber immer vergleichenden Untersuchung. Alle Thatsachen, die eine exakte und lückenlose Vergleichung mit der zu erforschenden Natur eines Pflanzentheils zulassen, sind ihr gleich willkommen und beweiskräftig, darum auch solche Vergrünungsabnormitäten, welche sich in klare lückenlose Reihen zusammenstellen lassen. Die comparative Methode führt aber zur Wickel einerseits und anderseits zur Foliolartheorie des Ovulums. Das ontogenetische Resultat ist in beiden Fällen unrichtig, weil es auf der irrigen Voraussetzung beruht, dass die terminale und laterale Stellung konstant und zur morphologischen Beurtheilung geeignet sind.

---

## Flora der Nebroden.

Von

Prof. P. Gabriel Strobl.

(Fortsetzung.)

*Aegilops ovata* L. Presl Cyp. et Gram. sic., Fl. sic., Bert. Fl. It., Guss. Syn. et Herb!, Parl. Fl. Pal. et It., *Triticum ovatum* Gren. Godr., Cesati etc. Comp.

An Weg- und Feldrändern, auf Rainen und trockenen Bergabhängen vom Meere bis 1300 m. sehr gemein, z. B. um Cefalù, Castelbuono, Isnello, Polizzi etc.; am höchsten al ferro beobachtet! April-Juni. ⊙.

*Aegilops triticoides* Req. Bert. (non Sicil), Guss. * Syn. et * Herb!, * Parl. Fl. Pal. et It., Todaro fl. sic. exsicc. N. 1202!, *Triticum Requieni* Cesati etc. Comp., *Tr. vulgari-ovatum* Gren. Godr.

Auf trockenen Hügeln, Feldern und an Wegen vom Meere bis 700 m.: Bei Cefalù (Herb. Guss!), Finale, Collesano, unter Gangi (Guss. Syn., Parl. Fl. It.); schon etwas ausserhalb unseres Gebietes, bei Caltavuturo, von Todaro zahlreich für seine Fl. S. exs. gesammelt! April, Mai. ⊙.

*Aegilops triuncialis* L. Guss. * Syn. et * Herb.!, Parl. Fl. It., *echinata* Presl Cyp. et Gram. sic. Fl. sic. *triaristata* Req., Bert. Fl. It. (non Sic.), non W., *Triticum triunciale* Gr. Godr. Cesati etc. Comp.

Auf trockenen, sandigen Hügeln, an sandigen Rändern der Giessbäche. Nur bei Finale (Herb. Guss!, Guss. Syn., Parl. Fl. It.). Mai-Juni. ⊙.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03644-0371-9

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: 63

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

Artikel/Article: Ueber die Blüthenwickel der Borragineen 355-369