Ueber den morphologischen Aufbau von *Vincetoxicum* und *Asclepias*.

Von Dr. Lad. Čelakovsky.

(Mit Tafel I.)

Im Jahrgang 1857 N. 1 dieser Zeitschrift hat H. Wydler eine ausführliche Darstellung der Inflorescenz und des ganzen Stammaufbaues der *Vincetoxicum*-Arten mitgetheilt, welche in der Hauptsache und in den meisten Details so sachgemäss und richtig war, dass ich schwerlich einen Anlass gefunden hätte, das morphologische Thema abermals zum Gegenstande einer Abhandlung zu machen, wenn Wydler's Auffassung neuerer Zeit nicht mehrfach angefochten worden wäre. Gegen dieselbe ist aber in neuerer Zeit besonders die Entwickelungsgeschichte, die Wydler nicht kannte, in's Treffen geführt worden, und sind neue Deutungen aufgekommen, die trotz der gemeinsamen entwickelungsgeschichtlichen Basis auch wieder unter einander im Streite liegen, so zwar, dass die von Wydler gewonnene morphologische Einsicht in die betreffenden Verhältnisse wohl getrübt, aber kaum durch eine bessere ersetzt erscheint. Im Nachstehenden versuche ich es, Wydler's Auffassung gegen die gegnerischen Bedenken zu vertheidigen und neu zu stützen, indem ich die gegentheiligen Ansichten über den Aufbau der Stengel der *Asclepiadeen* zu widerlegen suche.

Es handelt sich vornehmlich um eine sichere Beantwortung der Frage, ob der blühende Stengel von *Vincetoxicum* ein Monopodium oder ein Sympodium darstellt, und damit auch um eine Erklärung der Inflorescenzaxen, welche in die problematische Categorie der „extraaxillären" Sprosse gehören.

Die verschiedenen Auffassungen des *Vincetoxicum*-Stengels lassen sich zunächst in folgender Weise übersichtlich zusammenstellen:

I. Der Stengel aufgefasst als monopodiale Axe, die Inflorescenzaxen als laterale Sprosse.
   1. Empirische Auffassung. Die Inflorescenzen sind „extraaxilläre", völlig deckblattlose Seitensprosse.
   2. Warming's Auffassung. Die Inflorescenzen sind (übrigens durch wiederholte Dichotomie entstandene) Seitensprosse mit auf dieselben verschobenem hochblattartigen Deckblatt (so wie z. B. bei *Thesium*).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0008-8

3. Payer's und Hochstetter's Theorie. Die Inflorescenzaxen sind dem Stengel angewachsene Achselsprosse je eines Blattes des nächst tieferen Blattpaars.

II. Der Stengel ist ein Sympodium, die Inflorescenzen überall terminal.

4. St. Hilaire's und Wydler's Deutung. Jedes Glied des Sympodiums ist das Achselprodukt eines Blattes des unter der Inflorescenz unmittelbar befindlichen vegetativen Blattpaars.

5. Eichler's Theorie. Jedes Glied des Sympodiums ist das Achselprodukt eines Blattes des zweitunteren Blattpaares unterhalb jeder Inflorescenz und mit der Inflorescenzaxe bis zudem nächstfolgendenBlattpaare verschmolzen.

Die unbefangene, nicht weiter orientirte Betrachtung des fertigen Zustands zeigt den ganzen Stengel als einfache monopodiale Axe, welche schief gekreuzte Blattpaare und im oberen Theile neben einem Blatte jedes nahezu opponirten Paares je einen Inflorescenzzweig trägt, der viel schwächer als die Stengelaxe ist und wie ein Seitenspross aussieht, jedoch abweichend von normalen Seitensprossen, die in einer Blattachsel zu entspringen pflegen, ohne ein Tragblatt neben jenem Blatte jedes Paares steht, welches eine grössere Achselknospe beherbergt. (Fig. 3). Die Inflorescenzaxe heisst darum auch häufig extraaxillär oder interpetiolar. Die beiden Blätter sind sowohl im sterilen als im oberen blühenden Stengeltheil auf einer, und zwar die oberen auf der von der Inflorescenz abgekehrten Seite etwas mehr genähert, als auf der anderen. Die Inflorescenzen stehen immer abwechselnd nach zwei Seiten, in zwei nicht immer ganz senkrechten Längszeilen (Fig. 3 und Grundriss Fig. 4) und sind unter einander antidrom.

Wydler schloss nun aus dieser Stellung der Inflorescenzen und deren regelmässigen Antidromie, dass der obere Stengeltheil trotz seiner scheinbaren Einfachheit ein wickelartiges Verzweigungssystem darstellt, gebildet aus Sprossen, die sämmtlich aus einem Stengelgliede mit einem Paare subopponirter Laubblätter und der dazu terminalen Inflorescenz bestehen. Die Spirale der Hochblätter lässt sich nämlich sehr wohl in die beiden Laubblätter hinabverfolgen, und es zeigt sich, dass das neben der Inflorescenz befindliche Blatt das erste, das opponirte, dessen Achselspross das folgende 2blättrige Sympodialglied ist, das zweite Blatt ist, wenn eine Spiralstellung mit annähernd gleichen Diver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0009-7

genzen herauskommen soll. (S. Fig. 4, worin die Laubblätter und erstes Hochblatt wie 1, 2, 3 aufeinander folgen.)

Dasselbe zeigt auch der von Warming in Fig. 9 der Tafel VII seiner Recherches gegebene früheste Entwicklungszustand, den ich in Fig. 15 vereinfacht kopirt habe. Darin sind bb′ die beiden Laubblätter, die der Inflorescenz J″ mit dem erten Hochblatt β vorausgehen. A mit den Blättern aa′ und mit J′ bildet den sympodialen Achselspross von b′. Die Spirale ist deutlich bb′ β, folglich b′ das zweite Blatt. Ebenso ist cc′ β' γ δ die bis in die Hochblätter fortgesetzte Spirale der mit J‴ beschlossenen Axe, folglich c′, in dessen Achsel der die Blätter bb′ tragende Sympodialspross steht, wieder das zweite Blatt.

Nur von dem ersten Sympodialspross behauptet Wydler, er entspringe aus der Achsel des ersten der beiden obersten Blätter des vegetativen Stengels, was aus der fortgesetzten Spirale der ersten Inflorescenz hervorgehe. Fig. 3 seiner Tafel I. stellt das auch im Grundriss dar. Dies muss ich nun jedenfalls für irrig erklären. Es widerspricht das der Antidromie der aufeinander folgenden Inflorescenzen, die denn auch Wydler's Fig. 1 Taf. I. darstellt. In dieser bildet Fig. α' β' den Anfang einer rechtsgewundenen Spirale (im Sinne A. Braun's)[1]) der dritten Inflorescenz, welche auch in Wydler's Fig. 1 der Taf. II. construirt ist. Nun ist aber die erste Inflorescenz homodrom mit der dritten, folglich auch rechtsgewunden, dann ist aber das Blatt + A, in dessen Achsel der erste Sympodialspross entspringt, das zweite, ebensogut, wie das darüber stehende Blatt β'.

Noch in einer anderen Hinsicht ist die schematische Fig. 1 der Taf. I Wydler's fehlerhaft, nämlich was die relative Stellung der auf einander folgenden Blattpaare und somit zugleich die der Blüthenstände betrifft. Zwei consecutive Blattpaare mit ihren Inflorescenzen sind bei Wydler so gezeichnet, wie es unsere Fig. 22 im Grundriss zeigt. Nämlich das erste Blatt des höheren Blattpaares setzt dort gegen die Lücke des vorausgehenden, in welcher die Inflorescenz J′ steht, d. h. also gegen die anodische Seite des Tragblattes ein. In Wirklichkeit fällt Blatt 1 des höheren Paares gegen die von der ersten Inflorescenz J′ abgekehrte Lücke, d. h. also nach der kathodischen Seite seines Tragblattes. (Fig. 4). In Folge dessen stehen die Längszeilen der Inflorescenzen um einen grösseren als einen rechten Winkel

1) Ich construire die Spirale überall nach kurzem Wege.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0010-8

ab; zwischen beiden liegt die Längszeile der Blätter 2, wie es Fig. 3 und 4 darstellt.

In Folge der unrichtigen Wahrnehmung, dass der erste Sympodialspross in der Achsel des ersten der beiden obersten Blätter des vegetativen Stengels entspringe, nahm Wydler auch an, dass die geförderten Knospen am vegetativen Stengeltheil überall in der Achsel des ersten Blattes stehen. In der Regel ist zwar ein Unterschied in der Höhe beider Blätter nicht ausgesprochen, doch findet man bisweilen Exemplare, wie das der Fig. 3, an denen die Blätter etwas ungleich hoch stehen, und da befand sich die geförderte Knospe in der Achsel des zweiten Blattes, also nach derselben Regel, die die Blattpaare der Sympodialglieder beherrscht. Freilich giebt es hievon auch Ausnahmen, wo die geförderte Knospe in der Achsel des tieferen Blattes steht (wie in Fig. 10), doch sind solche Fälle vereinzelt und wohl noch weiter aufzuklären. Da bei regelmässiger Stellung die geförderten Knospen der aufeinander folgenden Blattpaare etwa um 1 R von einander abstehen, so kommt immer die des 5. Paares über die des ersten zu stehen, in der Fig. 3 der erste Sympodialspross aus Blatt 10 über die Knospe von Blatt 2.

Die sympodiale Bildung des Stengels von *Vincetoxicum* erkannte Wydler aus der Blattstellung und aus der wickelartigen Anordnung der Inflorescenzen, die Entwicklungsgeschichte kannte er noch nicht. Wir verdanken letztere den vorzüglichen Untersuchungen Warming's, und diese scheinen, wenigstens nach den bisher geläufigen Begriffen, gegen Wydler's Ansicht zu sprechen. Schon die Betrachtung des fertigen Zustands ergab eine Schwierigkeit für dessen Auffassung, die nämlich, dass der supponirte Achselspross des zweiten Blattes (Blatt a^2 in Fig. 19) nicht genau in dessen Blattachsel, und dass die Inflorescenzaxe, die als Terminalspross in der Mediane des Blattes a^2 also ziemlich genau über Blatt a' stehen sollte, in Wirklichkeit stark von derselben zur kathodischen Seite des Blattes a' gegen a^2 hin abgelenkt erscheint. (Siehe auch Fig. 4, 9, 15.)

Wydler suchte diese Stellungsverhältnisse damit zu erklären, dass er annahm, die terminale Inflorescenz sei durch den kräftigen sympodialen Achselspross seitlich verschoben worden. „Wenn dieser Zweig, sagt Wydler, weiter fortwächst und sich senkrecht in die Fortsetzung des vorausgehenden Sprosses stellt, so wird die neben ihm befindliche Gipfelinflorescenz durch den gegenüberliegenden fehlenden Zweig nicht im Gleichgewicht ge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0011-3

halten, sie wird noch mehr aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben und zwar auf die Seite des fehlenden Zweiges, d. h. des sterilen Blattes, wo sie auf kein Hinderniss trifft." Ferner beobachtete Wydler an starken Exemplaren, dass aus beiden Blättern des der ersten Inflorescenz unmittelbar vorausgehenden Blattpaars ein belaubter sympodial zusammengesetzter Zweig mit Inflorescenzen ausging. Diese 2 Zweige, constant von ungleicher Grösse, bildeten unter sich eine Gabel, in deren Winkel die unterste Inflorescenz fiel. Mit Recht bemerkte der Verfasser, es sei offenbar, dass letzere hier den Gipfel des Stengels einnimmt, woraus dann auch die terminale Stellung der folgenden Inflorescenzen sich ergiebt. Aber auch diese gabelständige unterste Inflorescenz stehe selten genau in der Mitte zwischen beiden Zweigen, neige sich vielmehr etwas nach dem schwächeren Zweige hin. Die Ursache davon sei der stärkere Zweig, der bei seinem kräftigen Wachsthum sich senkrecht aufrichtend, die Inflorescenz nach dem schwächeren Zweig treibt, eine Erscheinung, die wir bei *Allionia nyctaginea*, *Petunia*, *Lychnis dioica* und hundert anderen Pflanzen ebenfalls antreffen.

In dieser Erklärung ist Einiges richtig, Anderes nicht. Richtig ist es, dass die relative Mächtigkeit des Achselsprosses die Ursache der Ablenkung des Terminalsprosses ist, aber diese Ablenkung geschieht nicht erst später durch Kräftigung und Aufrichtung des Achselsprosses, sondern ist schon ursprünglich, wie durch die Entwicklungsgeschichte nachgewiesen ist (siehe Fig. 15, 16). Die Inflorescenz J′ (in Fig. 15) entsteht auf dem breiten platten Axenscheitel schon ursprünglich in der seitlichen und verschobenen Lage, die sie später besitzt, und der übrigbleibende Scheiteltheil A wächst ursprünglich senkrecht in verlängerter Richtung des vorausgehenden Sprosses, so dass nicht etwa sein späteres Wachsthum die Ursache der Verschiebung sein kann, was auch Eichler mit Recht gegen Wydler's Erklärung betont hat. Ferner ist die Verschiebung des Terminaltriebs gegen den schwächeren oder fehlenden Seitenspross nicht recht klar. Der Terminalspross T (in Fig. 19) sollte nach gangbarer Vorstellung zwischen den Seitensprossen A und A′ stehen, er ist aber aus ihrer Mitte verschoben, folglich nicht zum schwächeren Sprosse A′ hin, sondern von ihm weg. Bei *Apocynum cannabinum* sind die beiden Achselsprosse oft von gleicher Stärke (Fig. 20), und doch steht der schwache Terminalspross nicht zwischen ihnen, sondern zu beiden seitlich verschoben, woraus folgt, dass das Ueberwiegen des einen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0012-9

Sprosses über den andern oder das gänzliche Fehlen des letzteren bei *Vincetoxicum* nicht der wahre Grund der Verschiebung sein kann.

Die Stellung der Inflorescenzaxe zwischen beiden Laubblättern (statt über einem derselben), die schon im frühesten Entwicklungsstadium von Warming beobachtet worden, bewog Eichler, Wydler's ganze Auffassung zu verwerfen. Doch konnte Eichler, als hervorragender Anhänger der guten vergleichend-morphologischen Richtung, die sympodiale Zusammensetzung des oberen Stengeltheils nicht verkennen und mit den nichtssagenden exceptionellen „extraaxillären" Sprossen sich nicht zufrieden stellen. In diesem Dilemma nahm er zu einer Verwachsungstheorie seine Zuflucht.

Bereits Payer (Comptes rendus 1842) und dann Höchstetter (Flora 1850 Nr. 12) nahmen Verwachsungen der Inflorescenzaxe mit dem die beiden benachbarten Laubblätter tragenden tieferen Stengelglied an. Sie hielten jedoch den ganzen Stengel für eine einfache Axe (Monopodium), die Inflorescenz aber für einen Seitenspross aus der Blattachsel eines tiefer stehenden Blattpaares, welcher Spross bis zum nächst höheren Blattpaar mit dem Stengel verwachsen sei und, wegen ungefährer Decussation der Blattpaare, zwischen den Blättern des oberen Paares sich von ihm trennen sollte. (In Fig. 14 wäre danach die zwischen b und b′ stehende Inflorescenzaxe T Achselprodukt von B.)

Um die sympodiale Zusammensetzung des Stengels zu wahren, kehrte Eichler nur die Deutung der als angewachsen supponirten Inflorescenzaxe und des mit ihr verschmolzenen Stengelgliedes um, erstere deutete er als Terminalspross, (T in Fig. 14) letzteres als Achselspross A des gegenüberstehenden Blattes B′, so dass bb′ nicht zur Achse T, sondern bereits zum nächstfolgenden Sympodialsprosse gehören würde.

Dagegen lässt sich aber Verschiedenes einwenden. Zunächst ist zu bemerken, dass mit dieser Verwachsungstheorie die seitliche Verschiebung der Inflorescenz, die Wydler's Ansicht so sehr entgegenzusein scheint, nicht behoben wird. Thatsächlich liegen die Sachen nicht ganz so, wie Eichler annimmt, und wie es die Fig. 14 ausdrückt. Die Decussation der Blattpaare ist eine ziemlich unvollkommene nnd die Inflorescenz geht bei *Vincetoxicum* nicht genau zwischen den Blättern bb′ ab, sondern sie steht seitlich dicht neben dem einen, nämlich neben dem sterilen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0013-5

Blatt b′ (dem — Blatte Wydler's), viel mehr entfernt von dem fertilen, den Sympodialspross erzeugenden (dem + Blatte). Siehe Fig. 4. Ich verweise auch auf die Warming'sche Figur 9 (in meiner Fig. 15 kopirt), die sehr gut übersichtlich dasjenige darstellt, was man ebenso auch am entwickelten Stengel beobachtet. Daselbst ist A mit den Blättern aa′ und der Inflorescenz J′ der Achselspross von b′ nach Wydler's (und meiner) Auffassung. Nach Eichler's Auffassung aber soll J′ der terminale Sprosstheil jener Axe sein, welche die Blätter bb′ trägt, und A mit den Blätter aa′ soll der mit J′ verschmolzene Achselspross von b sein. Aber der Spross A mit den Blättern aa′ steht keineswegs genau in der Achsel, d. h. in der Mediane von b, und J′ steht dem Blatte b ebensowenig diametral gegenüber, wie nach der Auffassung Wydler's. Wenn also Eichler findet, dass die Entwickelungsgeschichte gegen Wydler's Deutung spricht, so muss man sagen, dass dies mit seiner eigenen Deutung nicht minder der Fall ist. Die Verwachsungstheorie Eichler's erreicht also (ebensowenig die von Payer und Hochstetter) ihren Zweck nicht. Davon überzeugt man sich am besten bei der Betrachtung des Stengels der *Asclepias*-Arten, bei welchen die von Eichler ganz allgemein für die *Asclepiadeen* angenommene Verwachsung allerdings zugegeben werden muss, was auch Wydler nicht entgangen war. Die angewachsene Blüthenstandaxe lässt sich sehr deutlich längs des ganzen Internodiums bis zu dem nächst tieferen Blattpaare verfolgen, da sie zu beiden Seiten durch eine Furche von dem eigentlichen Stengelinternodium gesondert ist, wie es Fig. 1 und 2 zeigen. Wie schon Eichler bemerkt hat, ist die Verwachsung bisweilen minder vollständig, der Inflorescenzzweig trennt sich dann vom Internodium in verschiedener Tiefe unter dem Blattpaare, bis zu welchem er sonst angewachsen zu sein pflegt. So ist in Fig. 2 die Inflorescenzaxe J″ nur unbedeutend angewachsen, daher steht sie nahe über dem vollständig (bis zu den Blättern BB) angewachsenen Inflorescenzzweige J′, während bei CC keine Inflorescenz abgeht, da die folgende Blüthenstandaxe III der Axe IV wieder vollkommen bis zu den Blättern DD angewachsen ist. Verfolgt man jede angewachsene Inflorescenzaxe bis zu den Blättern des tieferen Stockwerkes, so findet man, dass ihre Stellung dort ebenso extraaxillär ist, neben und etwas über dem — Blatte wie bei *Vincetoxicum*. Die hier wirklich vorhandene Verwachsung von der Art, wie sie Eichler im Allgemeinen annimmt, ist also nicht geeignet, das Abnorme der extraaxillären Stellung zu erklären.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0014-1

Dagegen verschafft man sich leicht die Ueberzeugung, dass bei den *Vincetoxicum*-Arten keine Anwachsung stattfindet, dass die Inflorescenzaxe frei ist und wirklich dort entspringt, wo sie von der Scheinaxe abgeht. Denn sie entspringt dort nicht nur neben dem die kleine Knospe bergenden — Blatte, sondern etwas über demselben, so zwar, dass ihre Basis von der des Blattes von unten her etwas gedeckt wird. Das ist auch aus der Fig. 15 (Warmings) ersichtlich. Dort gehört Inflorescenz J′ zu den Blättern aa′, und J″ zu bb′, denn es haben diese Inflorescenzen genau die Lage zu ihren Blättern wie im fertigen Zustand. Da steht nun J″ deutlich über Blatt b, von diesem seitlich etwas umfasst, daher es nicht möglich ist, dass bb′, wie es Eichler's Theorie verlangt, Vorblätter von J′ wären und J″ seine Vorblätter bei cc′ besässe.

(Fortsetzung folgt.)

Ueber einige Beziehungen des Turgors zu den Wachsthumserscheinungen.

Von Dr. Carl Kraus in Triesdorf.

Drei wesentliche Punkte dürfen nicht ausser Acht gelassen werden, wenn es sich um die Beurtheilung der Einwirkung des Turgors auf die Wachsthumserscheinungen handelt: dass die an einer isolirten Zelle eruirten Druckgesetze in einer Vereinigung von Zellen mannigfache Modifikationen erleiden; dass die Wachsthumsverhältnisse eines mit einem zweiten in Verbindung stehenden Organes nicht ohne gleichzeitige Berücksichtigung dieses letzteren erklärt werden können; dass endlich der Turgor je nach seiner Intensität an dem gleichen Organe und bei gleichen äusseren Einwirkungen ganz verschiedene, selbst direkt entgegengesetzte Wachsthumserscheinungen hervorrufen kann. Gerade dieses letztere Moment ist bei dem abweichenden Verhalten von Pflanzentheilen gegen die Einwirkung von Feuchtigkeit, Schwerkraft, in manchen Fällen wohl auch von Licht massgebend. [1])

1) Vergleiche meine ersten Mittheilungen über diesen Gegenstand in Flora 1876 Nr. 28: Mechanik der Wachsthumsrichtungen von Keimlingswurzeln. — In dieser vorläufigen, hier in einzelnen Punkten klarer gestellten Mittheilung sind der Vollständigkeit wegen auch bereits von Anderen vorher

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0015-7



Fig. 1.

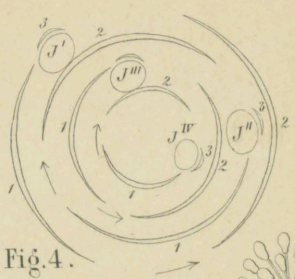


Fig. 4.

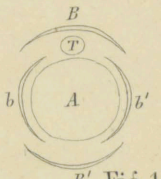


Fig. 14.

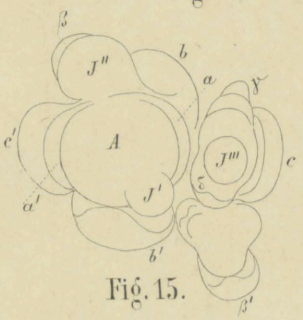


Fig. 15.



Fig. 2.

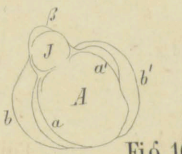


Fig. 16.

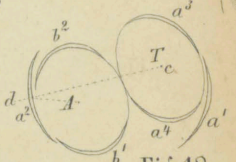


Fig. 18.



Fig. 5.

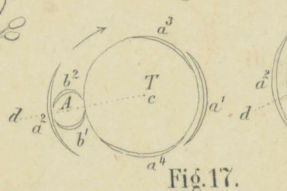


Fig. 17.

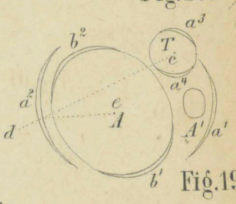


Fig. 19.

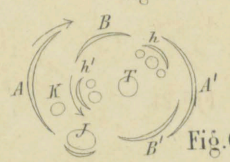


Fig. 6.

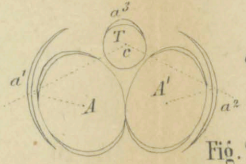


Fig. 20.

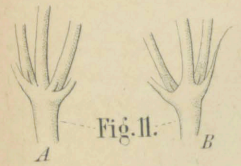


Fig. 11.

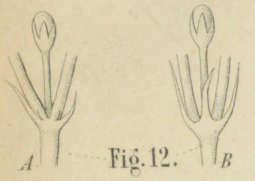


Fig. 12.

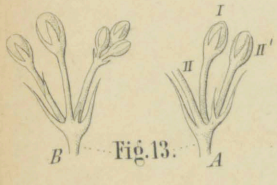


Fig. 13.

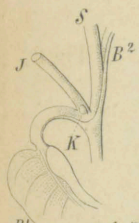


Fig. 7.

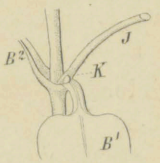


Fig. 8.

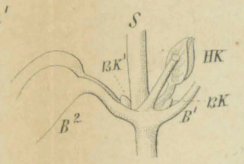


Fig. 9.

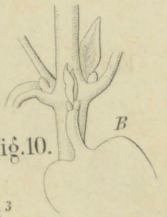


Fig. 10.

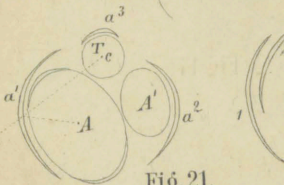


Fig. 21.

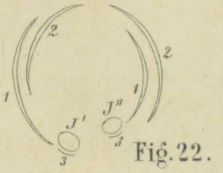


Fig. 22.



Fig. 3.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: 60

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

Artikel/Article: Ueber den morphologischen Aufbau von Vincetoacicum und Asclepias 2-9