K. SCHUMANN: Spross- und Blüthenentwickelung von Paris und Trillium. 153

des Zuckers her, der im Stande ist, die stickstoffhaltigen Dissociationsproducte der lebendigen Eiweissmolecüle in dem Masse, wie sie entstehen, der Hauptsache nach immer wieder zu Eiweiss zu regeneriren. In der That ist auch in den Lichtknollen von II weit mehr Zucker verbraucht worden, als in den Dunkelknollen von I, während der hohe Zuckergehalt der Lichtknollen von IV der Mitwirkung eines Nebenumstandes sein Zustandekommen verdankt. Wir erwähnten nämlich bereits oben, dass diese Untersuchungsobjecte deutlich diastasereicher als alle übrigen waren.

Das Licht wirkt auf keimende Kartoffelknollen in mancher Hinsicht ähnlich ein, wie eine Temperatur, die höher liegt als das Temperaturoptimum für das Wachsthum, aber niedriger als das Temperaturoptimum für die Athmung.¹) Eine solche Temperatur setzt die Wachsthumsgrösse der Zellen herab, steigert aber die Kohlensäureproduction im Athmungsprocess. In ähnlicher Weise werden keimende Kartoffelknollen ebenfalls durch das Licht beeinflusst.

Jena, im Februar 1893.

16. K. Schumann: Spross- und Blüthenentwickelung von Paris und Trillium.

Mit Tafel X.

Eingegangen am 24. Februar 1893.

Wie die Sprosse aller nur einigermassen durch eine Besonderheit ausgezeichneten Pflanzengruppen unseres Vaterlandes, so ist auch die so auffallende Einbeere der Gegenstand gründlicher Untersuchungen unserer Morphologen gewesen, und alle Einzelheiten, die der Betrachtung mit blossem Auge oder mit Hilfe der Lupe sich zugänglich zeigten, sind bestimmt, richtig erkannt und beschrieben worden. Der erste, welcher die Sprossverkettung der Grundaxe, allerdings nur flüchtig und nicht eben glücklich berührte, war IRMISCH²), der bei Gelegenheit der Dar-

¹⁾ Temperaturen von 35° C. sind z.B. in vielen Fällen schon höher als das Temperaturoptimum für das Wachsthum, aber niedriger als das Temperaturoptimum für die Athmung. Letzteres liegt oft bei 40-45° C. Vergl. Detmer, diese Berichte, Bd. X, Heft 8.

²⁾ IRMISCH, Morphologie monocotylischer Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850, p. 180.

stellung ähnlicher Verhältnisse von Polygonatum officinale und multiflorum kurz die Bemerkung machte, dass der über die Erde sich erhebende, vierblättrige, mit einer Blüthe abschliessende Laubspross von
Paris quadrifolia das Ende der unterirdischen Hauptaxe darstelle.
Seiner Ansicht zufolge musste natürlich ein Fortsetzungsspross aus der
Achsel eines unterirdischen Niederblattes die Weiterführung der Grundaxe übernehmen, und diese war demgemäss IRMISCH zufolge ein Sympodium. Eine directe Widerlegung dieser Vorstellung gab bereits
DÖLL¹), der zeigte, dass die Laubsprosse Seitenzweige aus Niederblättern seien.

In seinen so wichtigen Untersuchungen über den Sprossaufbau der Gewächse, die er unter dem Namen der Verjüngung und des Individuums veröffentlichte, berücksichtigte ALEX. BRAUN2) auch unsere Pflanze. Er zeigte, dass Paris eine zweiaxige Pflanze ist, und dass aus einer unterirdischen Grundaxe, welche gewöhnlich drei Niederblätter erzeugt, ein Laubspross entsteht, der seinen Ursprung aus der Achsel des dritten Niederblattes nimmt. Er bringt zunächst ein zweikieliges, mehr oder weniger tief gespaltenes, dorsal gestelltes Blatt hervor, das ALEX. BRAUN mit der Spathella vieler Monocotylen vergleicht und geht, nachdem er vier laubige Blätter erzeugt hat, in eine viergliedrige Blüthe aus. ALEX. BRAUN beschreibt die Ordnung der Niederblätter am Rhizom nach der 1/4 Stellung; er weiss, dass in den Achseln der übrigen Grundaxenschuppen Niederblattknospen vorkommen und dass sich mitunter an ihrer Stelle Blüthenanlagen finden, die aber unentwickelt absterben. Zu dieser Erkenntniss hat nun WYDLER3) noch einige sehr bemerkenswerthe Thatsachen hinzugefügt. Er untersuchte im August eine Grundaxe, an der eben die Früchte ihrer Reife entgegengingen und fand den für das nächste Jahr bestimmten Spross bis zu einer Länge von 2,5-4,5 cm herangewachsen, das unterste, d. h. erste Niederblatt desselben war schon verwelkt, und die Knospe des Laubtriebes, die bestimmt war, im kommenden Sommer auszutreiben, mass bereits 2,2 cm. Sie liess die rechtsgedrehten Laubblätter mit der Blüthenknospe leicht und deutlich wahrnehmen. An der Basis des Sprosses sah er die zwei neuen niederblattartigen Gebilde, welche ALEX. BRAUN mit der Spathella verglichen hatte und ausserdem ein Knöspchen, das wiederum eine Laubsprossanlage und noch ein Knöspchen einschloss. und innerhalb dieses bemerkte er oft ein weiteres drittes. Nach seiner Erfahrung "stehen die Knospen in einer bald rechts, bald links verlaufenden Schraubenlinie, so nämlich, dass je die fünfte Knospe wieder wie die relativ erste zu stehen kommt." Bis

¹⁾ Döll, Flora von Baden I, 386.

²⁾ ALEX. Braun, Verjüngung in der Natur, 1851, p. 29 und 37, Individuum 1852, an mehreren Orten.

³⁾ Wydler in Flora 1854, p. 54.

hierhin ist in seinen Schilderungen nichts neues enthalten, alle diese Thatsachen sind schon von ALEX. BRAUN mitgetheilt, wenn er auch die Knospen nicht untersucht hat. Neu ist aber die Ansicht, dass diese Knospen "auf ebenso viele Jahrgänge vertheilte Generationen" sind. Um über seine Meinung einen Zweifel nicht aufkommen zu lassen, hat WYDLER noch einen Holzschnitt beigefügt, an dem wir, umhüllt von ihren niederblattartigen Tragblättern, die mit ihren Spathellen versehenen Laubsprosse für die Jahre 1851-1854 in rechtwinkligen Divergenzen von einander abstehen sehen. Die sehr wichtige Discussion WYDLER's über die Natur der Spathella wird uns unten noch beschäftigen. Neuerdings hat DUTAILLY1) diese wunderbare, vieljährige Anticipation der Entwickelung nochmals entdeckt, nur hat er eine zeitlich noch weiter vorgeschrittene Anlage vorgefunden, die bis zum sechsten Jahre reichte. HEIM2), welcher in dem letzten Jahre eine sehr gründliche Monographie über die Pflanze veröffentlichte, hat die Meinung DUTAILLY's nicht ohne eine gewisse Reserve wiedergegeben.

Genauere morphologische Untersuchungen über Trillium sind mir nicht bekannt geworden. Ich hatte mich schon längere Zeit mit beiden Gattungen abgegeben und beschloss, die Angelegenheit zu erledigen, als ich die oben erwähnten Arbeiten DUTAILLY's und HEIM's zu Gesichte bekam. Die Veröffentlichung dieser Untersuchung wird trotz der letzteren beiden nicht ganz überflüssig erscheinen, weil immer noch eine Reihe von Fragen zu erörtern, bez. zu erledigen ist, die sich nur durch die Beobachtung der frühesten Entwickelungsstadien und durch eine mehrjährige Verfolgung der Wachsthumsverhältnisse befriedigend beantworten lassen. Nun hat zwar HEIM die Entwickelungsgeschichte der Blüthe mitgetheilt, aber sie beginnt von einem Punkte, in dem bereits die ganze Ordnung der Dinge gegeben ist: die wichtigsten Momente, wodurch diese Ordnung bestimmt wird, die Anlage der Blüthenprimordien, die Entstehung der Spathella, die Ausgliederung des Kelches vermisse ich. Zudem bleibt HEIM die oben erwähnte Anticipation fraglich, die Behauptung WYDLER's sowohl wie DUTAILLY's erschien auch mir doch zu wenig genau begründet, so dass eine derartige auffallende, höchst merkwürdige, trotz meiner ziemlich umfangreichen Erfahrung in solchen Fragen mir bisher nicht begegnete Erscheinung einer wiederholten Prüfung werth war.

Ich will nun zuvörderst ganz kurz eine Schilderung der sich entwickelnden Grundaxen der beiden von mir untersuchten Gattungen vorausschicken. Was zunächst die Keimung von Paris quadrifolia anbetrifft, so ist es mir nicht gelungen, die Samen zur Entwickelung zu bringen, obschon sie in grosser Menge erzeugt und, wie es scheint, voll-

¹⁾ DUTAILLY in Bull. soc. Linnéenne de Paris 1892. p. 1001.

²⁾ Heim, Rech. médic. sur le genre Paris. Paris 1892, p. 13.

kommen ausgebildet werden. Bei Trillium ist dies, nach meinen allerdings nicht umfangreichen Erfahrungen, nicht in dem Masse der Fall. Trotzdem, dass ich zahlreiche Früchte untersuchte, habe ich niemals einen reifen Samen mit Keimling gefunden. In der Litteratur sind mir ebenfalls keine Angaben über die Keimpflanzen von Paris begegnet, auch Herr Geh. Rath WINKLER, unsere competente Autorität, war nicht im Stande, mir Mittheilungen darüber zugehen zu lassen. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass der Keimling von Paris, wie ihn bereits GÄRTNER richtig abgebildet hat, ein äusserst winziger, kugelförmiger, ungegliederter Körper ist, weder von der Wurzel, noch von dem Stämmchen und dem Keimblatt ist eine Andeutung vorhanden. Es wäre lohnend, der Keimungsgeschichte von Paris eine erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken.

Wenn man eine Grundaxe von Paris quadrifolia L. aus dem Boden hebt, so findet man, dass sie einen zwei- bis dreimal mehr oder weniger sanft gebogenen Körper von der Dicke eines Rabenfederkiels darstellt, welcher durch ringförmige Linien und Narben gegliedert ist und periodisch etwas anschwillt. An den Stellen, wo sich die Grundaxe im letzten Sinne verdickt, bemerkt man eine elliptische Narbe (Fig. 1 bei I, II); hier hat vor einem oder mehreren Jahren ein Laubstengel gesessen. Zwischen je zwei solchen Orten liegen nun meistens, das hat AL. BRAUN schon richtig gesehen, zwei Knoten mit Ringnarben, selten ist nur einer da (Fig. 1 zwischen I und II), so dass sich also gewöhnlich jeder Jahrestrieb aus drei Internodien aufbaut, wie der genannte ausgezeichnete Morphologe sagte, ist "je das dritte Niederblatt fertil". Diese Thatsache allein genügt nun schon, uns die Ansicht WYDLER's und DUTAILLY's von jener vieljährigen Anticipation in einem eigenartigen Lichte zu zeigen. Wir würden, wenn wirklich jede der von beiden Autoren gesehenen Knospen um ein Jahr später als die vorhergehende einen Laubstengel zu Tage förderte, schwerlich die 1-2 sterilen Niederblätter herausbekommen.

Nimmt man im Anfang des Monats Juni, wenn sich die oberirdischen Paris-Sprosse in voller Entfaltung befinden, eine Grundaxe aus der Erde, so zeigt sich, dass sie in regem Wachsthume ist. Am Fusse des blühenden Stengels tritt in senkrechter Richtung ein Gebilde hervor, das sich bereits als neue Grundaxe kennzeichnet; in dem mir vorliegenden Falle hatte es die Länge von 12 mm. Von dieser Grösse kamen auf einen soliden Träger, das erste Internod der Grundaxe, 7 und auf die demselben aufgesetzte Knospe 5 mm. Wurde das äusserste Blatt der letzteren abgelöst, so machte sich eine kleine (0,5 mm lange) Knospe bemerkbar, welche von der Spathella, oder sagen wir jetzt lieber von dem adossirten Vorblatte umgeben war und die bei einer Prüfung unter dem zusammengesetzten Mikroskope zwei Blattkreise deutlich erkennen liess: die Anlagen der äussersten vier Laubblätter und

die von vier Perigonblättern. Die Tragaxe, an deren Fusse die besagte Knospe lag, zeigte wiederum ein Internod, aber nur von 3 mm Länge, und auf ihm sass eine 2 mm lange Knospe. Wurde von ihr das umhüllende Blatt abgetragen, so fand sich abermals eine der vorigen ähnliche Blüthenknospe von 1 mm Länge, eingeschlossen vom adossirten Vorblatte, sie war aber weiter entwickelt als jene, denn ich konnte in Vorblatte, sie war aber weiter entwickelt als jene, denn ich konnte in der Blüthe bereits die Anlage der Karpiden nachweisen. Trug ich auch diese Knospe ab und löste die Umhüllung der Fortsetzung der Grundaxe, so sah ich das wirkliche Ende derselben: ein Blüthenprimordium, das eben das adossirte Vorblatt erzeugte und daneben von gleichem Umfange den Sprossscheitel, der von einem Blatte scheidig umfasst war (Fig. 4). Schon wenige Wochen später war ein derartiger Fortschritt in der Entwickelung der Grundaxe nachweisbar, dass über die gesammte Natur derselben auch nicht der geringste Zweifel mehr gestattet war. In der vorletzten Woche des Juni fand ich, dass sich J'' d. h. das zweite Zwischenknotenstück auf etwa 6-7 mm gedehnt hatte: in der Achsel des Blattes, welches am ersten Knoten sass behatte; in der Achsel des Blattes, welches am ersten Knoten sass, befand sich eine Blüthenknospe von der gleichen Ausbildung wie die vorhin vom ersten Knoten beschriebene: sie war nur aus dem Vorblatte, den Laub- und den Kelchblättern zusammengesetzt und wies deutliche Spuren auf, dass sie im Begriffe war, zu vertrocknen und zu verkümmern. Gehe ich nun endlich zu einer Grundaxe über, die ich im Februar aus der Erde nahm, so fand ich eine verkümmerte Blüthe an dem ersten und zweiten Knoten und allein die Knospe, welche dem dritten Internodium aufgesetzt war, enthielt einen voll entwickelten, jungen Laubtrieb mit einer Blüthe, die in allen Organen fertig und zur Vollblüthe bereit war. Die Knospe aber, welche den ganzen Stamm beschloss, barg stets eine mehr oder weniger entwickelte Blüthenanlage für das nächste Jahr, die entweder nur die Vorblattanlage oder neben ihr schon die Anfänge der vier Hüllblätter umschloss. Die Blüthenanlage befand sich stets in der Umhüllung des letzten, den Vegetationskegel scheidig umfassenden Blattes; da sie und der Körper, welcher die Axe fortsetzte, stets gleiche Grösse hatten, so konnte es zweifelhaft sein, ob wir ein Sym- oder ein Monopodium vor uns haben. Der Umstand indess, dass jene Fortsetzung stets vor der Scheidenspalte, die Blüthe ausnahmslos bei der Mediane des Blattes oder ungefähr bei ihr liegt, beweist, dass die Grundaxe von Paris ein Monopod ist, dass der Blüthenspross die relative Hauptaxe nicht beschliesst, sondern dass sie ein echter Seitenstrahl aus dem Niederblatte ist. Läge ein Sympodium vor, so würde die Stellung beider Körper umgekehrt sein: der Blüthenspross müsste vor der Scheidenspalte, d. h. also blattgegenständig liegen, die nun als Fortsetzungsspross fungirende Knospe müsste ein Lateralstrahl sein, der vor der Mediane des Niederblattes sich befände.

DUTAILLY hat sich also bei seiner Darstellung in zwei Haupt-

punkten geirrt, einmal betrachtete er fälschlicherweise die Grundaxe von Paris quadrifolia L. als Sympod, und dann ist die ganze Vorstellung nicht richtig, dass die Blüthe sei "une fleur qui débute trois ans avant son épanouissement." Daraus geht nun unmittelbar hervor, dass auch die Analyse der Grundaxe unrichtig ist. Ihm ist selbstverständlich bekannt, dass die Stücke, welche zwischen zwei Blüthensprossen sich befinden, aus 2-3 Internodien aufgebaut werden. Nur meint er, dass dieselben durch die Dehnung der um eine Blüthensprossknospe befindlichen Internodien entstanden seien: "la base de chaque bourgeon doit porter tantôt une, tantôt deux écailles au dessous de celle qui enveloppe directement l'axe aérien florifère. Ces écailles sont aisées à constater dans l'intérieur du bourgeon principal étudié en août. Elles ont alors une forme prismatique-triangulaire et sont insérées sur la base même de chacun des deux bourgeons inclus, presque à la même hauteur. Plus tard l'accroissement intercalaire de la base de ces bourgeons éloigne les écailles l'une de l'autre suivant la longueur, et l'on se convaincra alors qu'il s'agit ici d'organes réellement alternes, fait difficilement constatable à l'état jeune." Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich meine, dass DUTAILLY die beiden Hälften des adossirten Vorblattes für zwei der alternirenden Schuppen gehalten hat, und wenn er meint, dass deren ungleich hohe Insertion in jugendlichem Zustande schwer nachweisbar sei, so hat er in diesem Punkte insofern Recht, als sie überhaupt mathematisch gleich hoch stehen¹).

Die Entwickelung des Paris-Sprosses erfolgt nun dergestalt, dass sich zuerst am Vegetationskegel ein Blatt einstellt, das jenen allmählich vollständig umklaftert, dann tritt eine Dehnung ein, wodurch der zuerst einer Kugelcalotte (Fig. 2 v) gleichende Körper die Form einer Ellipsoidkappe (Fig. 3) annimmt. Senkrecht auf die lange Axe des Querschnittsareales wird dann die Kappe durch eine Furche in zwei gleich grosse Hälften parcellirt. Diejenige Portion, welche nach der Mediane des letzten Blattes zugewendet liegt (Fig. 3 fl'), wird hierauf zum Blüthenprimord, dessen Entwickelungsgeschichte wir unten verfolgen werden; während die vor dem Schlitze liegende Hälfte v den soeben beschriebenen Process wiederholt. Auch diese nicht häufige Entwickelungsart eines Monopodiums soll uns gegenwärtig noch nicht beschäftigen, ich will erst einem anderen Verhältnisse einige Worte widmen.

Indem fortgesetzt dieselbe Art der Ausgliederung an der Grundaxe von Paris eingehalten wird, indem also ausschliesslich Blüthensprosse entwickelt werden, ist die Möglichkeit einer Verästelung der Grundaxe völlig ausgeschlossen. Jeder meiner Fachgenossen, der

¹⁾ Herr Dr. Taubert war so freundlich, mich neuerdings darauf aufmerksam zu machen, dass Dutailly selbst seine Beobachtungen als unrichtig erkannt hat; vergl. Bull. soc. Linn. de Paris 1892.

Paris quadrifolia gesammelt hat, wird sicher die Beobachtung gemacht haben, dass er nur selten, vielleicht noch niemals, eine verzweigte Grundaxe aus der Erde genommen hat, selbst wenn er sie in der ganzen 20-25 und mehr Centimeter messenden Länge herausgehoben hat. Mir selbst sind, da ich doch nach Verzweigungen suchen musste, solche endlich in mehreren Exemplaren begegnet; ALEX. BRAUN hat auch in seinem Individuum eine Grundaxe abgezeichnet, die einen Seitenzweig trug. Wo kommt derselbe nun her? Nach einiger Mühe gelang es mir, den wünschenswerthen Aufschluss über diesen Punkt zu erhalten. Wenn man nämlich solche Exemplare sammelt, welche durch Zufall beschädigt sind, so findet man in den Achseln der verwitternden und verwitterten Niederblätter einen weissen, guergedehnten etwas wulstigen Körper, welcher gerade so aussieht, als wäre er im Stande, einen Seitentrieb hervorzubringen (Fig. 5). Durch den Vergleich mit anderen Pflanzen wird es offenbar, dass der weisse Wulst nichts anderes ist, als der angeschwollene Fuss einer abortirten, vertrockneten und später abgefallenen Laubsprossknospe (Fig. 6 bei F). Würde man nun nach dem Vegetationskegel an der Stelle suchen, welche die erste Berechtigung hätte, ihn zu erzeugen, nämlich am apicalen Ende des Wulstes, so würde dies ein vergebliches Beginnen sein, er liegt nämlich seitlich (Fig. 5 bei Vk in der Nähe des Grundes) und erscheint, wenn man die obersten Gewebeschichten des Höckers abgehoben hat, in der Form einer wie polirt glänzenden Wölbung. Mit dieser Wahrnehmung stimmt denn auch die Erfahrung überein, dass die Zweige des Rhizomes seitlich aus der Hauptaxe hervortreten und somit, wenn auch nicht extraxillär, so doch extramedian sind.

Ich habe oben gesagt, dass jedesmal der Vegetationskegel parcellirt wird und in eine Blüthensprossanlage und einen neuen Vegetationskegel, den man zweckmässig wieder "conjugirt" nennen kann, zerfällt. Mit dieser Aussage scheint aber die Thatsache in einem offenbaren Widerspruche zu stehen, dass, wie bekannt ist, sterile Sprosse, die der Blüthen entbehren, häufig genug an der Pflanze vorkommen. Ganz sicher gehen diese blüthenlosen Sprosse nicht bloss aus noch zu jugendlichen Exemplaren hervor; wir finden vielmehr an recht grossen und auch soweit normal entwickelten Grundaxen, besonders in gewissen Gegenden, häufig Laubtriebe ohne Blüthen. Ich zweifle nicht daran dass eine dieses Jahr eine gut entwickelte Blüthe erzeugende Pflanze unter Umständen im nächsten einen sterilen Laubtrieb hervorbringen kann.

Nachdem ich eine grosse Menge von Grundaxen geprüft und überall die Anlage von Blüthen in den Seitenstrahlen gefunden hatte, also auch stets an denen, welche als dritte an dem Triebe zu oberirdischer Entfaltung gelangen mussten, war mir die Ueberzeugung geworden, dass hier die Blüthe, wie bei den Internodien J' und J" durch

Verkümmerung geschwunden sein musste. Um mich von der Richtigkeit zu überzeugen, trug ich von solchen sterilen Sprossen sehr sorgfältig die zwischen den Laubblättern befindliche Spitze der Pflanze ab und konnte nun unter dem einfachen Mikroskop mühelos an jedem Sprosse die Anwesenheit einer zwar fehlgeschlagenen, aber in allen Cyklen entwickelten Blüthe nachweisen.

Die amerikanische und im östlichen Asien verbreitete Gattung Trillium weist ähnliche Verhältnisse mit Paris auf, wie sich schon nach der so ähnlichen Tracht erwarten lässt. Ich untersuchte T. sessile L. und T. grandiflorum Salisb. Beide können als Representanten für zwei Formen der Grundaxe gelten: T. grandiflorum hat nämlich ein etwa birnförmiges oder eiförmiges, senkrecht gestelltes Rhizom, während das von T. sessile horizontal verläuft und dasjenige eines Polygonatum in's Gedächtniss ruft, nur ist es viel dicker und plumper. Man kann wohl sagen, dass es einen Zwischenzustand zwischen der dünnen, weitknotigen Grundaxe von Paris und der im höchsten Masse zusammengezogenen von Trillium grandiflorum darstellt. Ein wesentlicher Unterschied gegen die Pflanze, welche uns vorhin beschäftigt hat, liegt bei dieser Gattung nun darin, dass gar nicht selten mehrere Blüthensprosse zur Entwickelung gelangen. Die Betrachtung indess einer Grundaxe, zumal der von Trillium sessile, zeigt uns, dass hier wie bei Paris auch sterile Knoten, d. h. solche, welche keinerlei Laubtriebe erzeugt haben, vorkommen.

Wer im Juni Trillium sessile prüft, wird finden, dass nach Wegnahme der in der Ein- oder Mehrzahl vorhandenen blühenden Triebe wiederum ein weisser, hier etwa 1 cm hoher Kegel gefunden wird, welcher die Axe abschliesst (Fig. 7). Nach Abnahme eines scheidigumfassenden Niederblattes kommt man auf eine innere, ebenfalls kegelförmige Knospe, der dicht ein von einer weissen Hülle umgebener Körper angepresst ist (Fig. 8 fl). Wird der letztere losgelöst, so zeigt sich, dass die Hülle aus einem adossirten Vorblatt (Fig. 9) besteht, das hier aber nicht wie bei Paris aus zwei gesonderten oder ganz kurz verbundenen Hälften besteht, sondern ein einheitliches Organ darstellt, das nur an der Spitze auf ca. 1/3 bis 1/4 der ganzen Grösse eingeschnitten ist. Die rechte und linke Flanke desselben packen aber die Blüthe fast völlig ein (Fig. 9). Sie sind von knorpliger Consistenz und greifen ein wenig übereinander. An den Seiten sind sie breit geflügelt; sie unterscheiden sich also ausser durch die Grösse auch sonst noch recht erheblich von den entsprechenden Organen bei Paris (Fig. 6).

Die von dem adossirten Vorblatte eingeschlossene Blüthe zeigt schon deutliche Spuren ihres Verfalles, sie ist geknittert und sieht wie verwelkt aus. Tragen wir nun das Scheidenblatt ab, welches uns das Innere jener Knospe verbirgt, die neben dieser Blüthe steht, so nehmen wir ganz dieselben Verhältnisse wahr, welche uns nach Entfernung des ersten Blattes entgegentraten. Die hier vorhaudene Blüthe ist entweder

ebenfalls schon im Welken begriffen, oder sie kann noch vollkommen frisch sein und den Eindruck machen, als ob sie schon im nächsten Frühlinge zum Austriebe gelangen würde; dann folgt eine weitere Blüthenanlage, die entweder alle Organe schon angelegt zeigt, oder deren Gynaeceum noch nicht sichtbar ist, hierauf begegnet eine Blüthenknospe, die höchstens bis zu den Kelchblättern ausgebildet ist, endlich bemerken wir einen Vegetationskegel mit einer letzten Nicderblattanlage.

Im Herbste sind dann im Ganzen mindestens fünf mehr oder weniger ausgebildete Anlagen von Blüthensprossen, die in dem nächsten Jahre austreiben könnten, vorhanden, neben denen die Knospe für den Spross des folgenden Jahres bereits sichtbar ist und eine Blüthenknospe besitzt. Dass auch von jenen Seitenstrahlen nicht alle zur Entwickelung kommen, lehrt die thatsächliche Beobachtung, denn die Erscheinung des von einer Welkung begleiteten Fehlschlags einzelner ist deutlich wahrnehmbar.

Ganz dieselben Beobachtungen machte ich an mehreren Exemplaren von Trillium grandiflorum. Die für das nächste Jahr in Vorbereitung befindliche Knospe umschloss wieder fünf Seitenzweige, von denen der Laubtrieb aus dem ersten Niederblatte stets eine offenbare Welkung zeigte, und wurde durch den Vegetationskegel beschlossen. Kleinere Knöllchen, die erst vor einem bis zwei Jahren aus der Keimpflanze sich entwickelt haben mussten, zeigten eine minder weit vorgeschrittene Ausbildung; jedes besass einen Laubspross mit nur einem Blatte ohne Blüthe, und die Knospe für das nächste Jahr setzte sich zusammen aus einem Achselproducte, an dem das adossirte Vorblatt entwickelt war, dann folgte sogleich der Vegetationskegel, der eben den Process der Parcellirung durch die auf der langen Axe des Ellipsoids senkrechte Furchung zeigte. Die von mir wohl mit Recht für zweijährig gehaltene Knolle trug einen Laubspross mit zwei Blättern; die Knospe aber umschloss einen Blüthenspross, der bereits die Laubblattrosetten und die Kelchblätter in ihrer Anlage aufwies, der nächste Achselspross besass wenigstens schon die Laubblätter; dann erst folgte der ellipsoidisch gedehnte Vegetationskegel, an dem sich aber eine Spaltung noch nicht vollzogen hatte.

Aus dieser Besprechung geht klar und deutlich hervor, dass in den wesentlichsten Zügen die Gattung Trillium in der Entwickelung ihrer Grundaxe dem Beispiele ihres Verwandten Paris folgt; auch ihre Grundaxe stellt ein Monopodium dar, und die über die Erde tretenden Laubtriebe sind Lateralstrahlen aus der Achsel von schuppenartigen, scheidig die Axe umfassenden Niederblättern. Ferner ist beiden gemeinsam, dass sämmtliche Lateralstrahlen gleichartig gebaut sind: auf ein adossirtes Vorblatt folgt ein Quirl von Laubblättern, die sämmtlich gleichhoch inserirt sind, bei Trillium allerdings, worauf auch der Name anspielt, in der Drei-, bei Paris quadrifolia gemeinlich in der Vierzahl.

Eine Blüthe endlich beschliesst diese Sprosse. Wie bei Paris aber kommen nicht alle Anlagen zur vollen Entwickelung; schon im Juni sahen wir ausnahmslos eine, zuweilen zwei der Anlagen verwelkt und der Vernichtung entgegengehend (Fig. 10). Zweifellos werden bei Trillium sessile stets mehrere derselben preisgegeben. An dem horizontalen Rhizome kommen immer die Blüthensprosse in Wegfall, welche nach unten zu gewendet sind; meist entwickelt sich bei dieser Pflanze von allen überhaupt nur einer, doch findet man keineswegs zu selten deren zwei auf der zenithwärts gewendeten Seite der kräftigen Grundaxe.

Die nach unten gewendete Stellung muss zweifellos eine Hemmungsursache für die Entwickelung der Sprosse von Trillium sessile sein, denn an der senkrecht gestellten Grundaxe von Trillium grandiflorum sind 2 bis 3 Sprosse an einem Rhizome eine gewöhnliche Erscheinung; bei dieser Art werden demgemäss weniger Anlagen fehlschlagen.

Meine Bemühungen, an Trillium Seitenzweige zu finden, waren zuvörderst vollkommen resultatios. Nur ganz zufällig war ich unter besonderen Verhältnissen im Stande, ein gelegentliches Vorkommen doch zu constatiren. Mir fiel auf dem Monocotylenfelde des Berliner botanischen Gartens auf, dass an einer Stelle in der Abtheilung des Trillium sessile eine überraschend grosse Zahl sehr kleiner, nur mit ein bis zwei Blättern versehener blüthenloser Laubtriebe dicht znsammengedrängt standen. Ich grub nach und fand, dass bei einer neulichen Verlegung der Pflanzen die Knolle eines Individuums von dem Spaten mitten durchgestossen und völlig halbirt worden war. Die eine Hälfte war nun wieder auf der gehörigen Stelle mit eingegraben worden, die Wundfläche war vernarbt und an der heilen Peripherie des Grundaxenstückes waren eine grosse Zahl jener nicht entwickelten, in ruhende Augen umgewandelten Knospenfüsse zum späteren Austriebe gekommen. Die meisten waren bis über die Erde gelangt und hatten sich dort in der Weise von ein- bis zweijährigen Pflanzen entwickelt, andere aber sassen als stark gekrümmte, den Brutzwiebeln (Zehen) des Knoblauchs ähnliche Gebilde auf der einer Placenta gleichenden schwarzbraunen Unterlage. Dass sich in der That der Fuss der absterbenden Blüthen auch bei Trillium zu einem Grundhöcker stark verdickt, ist eine Thatsache, die man leicht an der Pflanzengattung nachweisen kann (Fig. 10).

Ich will nunmehr auf die Entwickelungsgeschichte der Blüthe etwas genauer eingehen; zuvörderst haben wir aber noch die Frage nach der Stellung der Blätter an den Grundaxen von Paris zu erledigen. Da jede Spur einer Spreite an den Schuppen fehlt, welche als einziger Factor zur Bestimmung der phyllotaktischen Verhältnisse dienen kann, so ist es sehr schwer, genaue Angaben über die Dispositionen zu machen, zumal die mehrfachen Krümmungen der Grundaxe die Sache keineswegs erleichtern. Benutzt man als feste Punkte die Insertions-

mitten der austreibenden und abortirenden Laubsprosse, so kann man ziemlich gut constatiren, dass das vierte Achselproduct wieder über eine als 0-Punkt festgehaltene Knospe zu stehen kommt. Diese Beobachtung stimmt mit den Angaben WYDLER's überein, welcher auf Grund eines reichlichen Untersuchungsmateriales eine Blattstellung nach dem Quotienten 1/4 erkannt hat. Ausserdem ist seine Mittheilung richtig, dass die Verbindungscurve bald rechts, bald links um die Axe verläuft. Da das Achselproduct des dritten Blattes in der Regel zum Austriebe kommt, so muss, bei rechts verlaufender Wendung, die Verbindungslinie der aufeinander folgenden ausgetriebenen Sprosse resp. ihrer Narben links aufsteigen.

Die Blattstellung nach der constanten Divergenz von 90° ist bei Monopodien eine ebenso seltene Erscheinung, als sie bei Sympodien mit einheitlicher, pseudomonopodialer Scheinaxe häufig ist. Die Ursache, warum die Blätter um rechte Winkel von einander abstehen, ist uns nicht einleuchtend: sie erfahren diese Abweichung dann, wenn der Fortsetzungsspross nur ein Blatt erzeugt und aus der Achsel des letzteren wieder ein neuer Forsetzungsspross hervorbricht. An allen diesen Seitensprossen entstehen die Primärblätter in transversaler Stellung zum Deckblatte, sind, also zu ihm rechtwinklig gelegen. Wird nun immer in der gleichen Weise der neue Spross erzeugt, so muss dessen erstes Blatt stets rechtwinklig zum Deckblatte orientirt sein, demgemäss divergiren alle Phyllome, sobald die Merithallien zu einer einheitlich fortlaufenden Axe verschweisst sind, an dieser um 90°.

Nun sind bekanntlich zwei Fälle möglich: bei der Wickel liegt der Tochterspross bald rechts, bald links zum Tragblatte, folglich werden auch die Blätter abwechselnd um 90° nach rechts und nach links gestellt sein; die Schraubel dagegen ist dadurch ausgezeichnet, dass der Tochterspross zur Mediane des Deckblattes stets dieselbe Lage einhält. Wenn wir also in der Schraubel die Blätter durch eine Curve verbinden wollen, so wird sich dieselbe nicht pendelnd von rechts nach links bewegen, sondern wird in gleichmässigem Fortschritte die Axe spiral umkreisen und nach einem Wege von 90° immer wieder ein Blatt antreffen.

Ganz die gleiche Ordnung ergiebt sich nun, wenn wir bei den Gattungen Paris und Trillium gleichgelegene Punkte in den Phyllomen der Grundaxe, natürlich aber nur dieser, nicht etwa der Laubsprosse, verbinden. In den Blättern der blühenden Triebe herrscht nämlich eine grosse Mannichfaltigkeit: einmal hat Paris quadrifolia, wie der Name sagt und allgemein bekannt ist, gewöhnlich viergliedrige Wirtel, doch sind auch 5-6- oder 3 gliedrige bekannt; die letzteren sind wieder bei Trillium eine Norm, welche nur äusserst selten verlassen zu werden scheint; ausser Europa finden sich aber Arten der Gattung Paris, die mit noch höheren Gliederzahlen im Laubblattwirtel

behaftet sind (P. polyphylla Sm. mit 6—10, P. incompleta M. Bieb. mit 6—8 Blättern). Wie verschieden nun auch immer die Laubblattwirtel zusammengesetzt sein mögen, die Grundblätter sind, soweit ich das Verhältniss zu untersuchen vermochte, ausnahmslos in der Weise disponirt, die ich für Paris quadrifolia angegeben habe.

Wäre das Rhizom von Paris und Trillium ein Sympodium, so würde nach dem oben Gesagten die Anreihung der Schuppenblätter nach der Divergenz 1/4 unserem Verständnisse keine Schwierigkeiten bereiten. Da dasselbe aber ein Monopodium ist, so werden wir die ursächlichen Bedingungen erst zu ergründen haben. Ich habe neulich gezeigt1), dass die Blattstellungen nach den sehr kleinen Divergenzbrüchen ¹/₆, ¹/₆, ¹/₇ nur dann entstehen, wenn einmal die Blätter mit scheidigen Basen den Stengel umfassen und zweitens die Scheiden von dem Nervus medianus aus gemessen asymmetrische Flanken besitzen. Da nun bei den Blättern von Paris bezw. Trillium beide Verhältnisse zutreffen, so lag die Vermuthung nahe, dass hier dieselben Verhältnisse obwalten können, wie bei Costus unter den Zingiberaceae, jener Gattung, die ich hauptsächlich auf die merkwürdigen Dispositionen hin geprüft habe. Wenn man meine Figuren 2-4 betrachten will, so wird die Asymmetrie der Blattanlagen in die Augen springen. Der. höchste Punkt des Blattwalles kann als Orientirungspunkt betrachtet werden; in Fig. 4 habe ich die Linie h, welche als höchste Linie in der Scheide gezeichnet ist, die Höhenlinie, construirt, um den Unterschied der beiden Flankenstücke recht klar hervorzuheben. Wenn aber in der That die offene Stelle in der Scheide bei der weiteren Blatterzeugung mit einem Primordium unter der Divergenz von 90° besetzt wird, so müssen sich die Flankenstücke in den Abmessungen verhalten wie 1:3. Ein solches Verhältniss habe ich nicht nachweisen können; überdies lässt das constante Einhalten der 1/4 Stellung bei allen Exemplaren, die ich untersuchte, und allen, die vor mir geprüft worden sind, vermuthen, dass die Ursache in einem anderen Momente gesucht werden muss. Denn darin liegt gerade eine Besonderheit jeder Blattstellungen nach kleinsten Quotienten, dass sie nicht constant für eine Art sind, sondern je nach der Ueppigkeit der Sprosse oft die Kette 1/5, 1/6, 1/7, 1/8 in mehreren Gliedern durchlaufen, wobei natürlich die Zwischenbrüche nicht fehlen, welche die Uebergänge von einem zum anderen bilden.

Wenn wir uns nun die Bilder genauer betrachten, welche die Verhältnisse am Vegetationskegel zur Zeit der Anlage des Lateralstrahles wiedergeben, so fällt uns vor allen Dingen in die Augen, dass dieselben in einem erheblichen Umfange denen gleichen, welche uns bei der Anlage der Wickel in der Form des Borragoids begegnen.

¹⁾ K. SCHUMANN, Morphologische Studien. Heft I, pag. 32.

Die Parcellirung eines elliptisch gedehnten Vegetationskegels durch eine in der kurzen Axe des Querschnittsareales gelegene Furchung in zwei symmetrische Stücke, die Blüthenanlage und einen conjugirten neuen Vegetationskegel, ist beiden gemeinsam. Die Verschiedenheit zwischen einem Borragoidscheitel und der Sprossspitze von Paris bezw. Trillium, denn bei beiden Gattungen sind die Bilder gleich, kann vorläufig überhaupt nicht erkannt werden; sie liegt darin, dass bei dem Borragoide der conjugirte Vegetationskegel (bezw. der Fortsetzungsspross des Systemes) dem Deckblatte zugewendet ist, dass er also einen Achselspross aus ihm darstellt, während er bei Paris von dem Deckblatte abgewendet ist. Diese Differenz bedingt eben, dass das Borragoid ein Sympodium ist, während bei Paris ein Monopodium vorliegt.

Das Vorkommen dieser Art von Sprossentwickelung unter den Monopodien ist bisher nicht bekannt geworden und verdient deswegen das erhöhte Interesse der Morphologen. Da nun die Entwickelung offenbar mit der des Sympodiums übereinstimmt, so würde auch die Blattstellung nach ¹/₄ nothwendig resultiren müssen, wenn die Blätter in den Endpunkten der langen Ellipsenaxe, wie bei den Sympodien aufträten. Das ist nun aber bestimmt nicht der Fall. Vergleichen wir Fig. 3, 2 und 4, so bemerken wir deutlich, dass der höchste Punkt des Walles, der den Anfang des Blattes darstellt, ungefähr dorthin fällt, wo sich das Blüthenprimordium mit dem conjugirten Vegetationskegel berührt mit einer geringen Abweichung, die von der Furche abgewendet ist. In Fig. 3 können wir erkennen, dass sogar die Stelle im Ende der langen Axe noch gar keine Spur des Walles zeigt, welche bei den Sympodien als der Ort der Höhenlinie in dem Walle bezw. als Ort der Blattmediane gelten muss.

Trotz alledem werden die Blätter aber doch um 90° divergiren, falls der Entstehungsplatz der Phyllome constant bleibt und die langen Axen der Ellipsen, welche man als Durchschnittsareal des gedehnten Vegetationskegels erhält, rechtwinklig auf einander stehen. Die Constanz des Entstehungsortes zur Lage der parcellirenden Furche ist in dem Umfange, welcher überhaupt bei organischen Körpern zulässig sein kann, gewährleistet. Die zweite Forderung wird ebenfalls erfüllt, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird. Kippt man ein Präparat von dem Entwickelungszustand, welchen Fig. 3 wiedergiebt, um, so dass man es von der Seite her betrachten kann, so sieht man, dass die trennende Furche sehr flach ist und dass beide Primordien durch einen relativ hohen gemeinschaftlichen Fuss verkuppelt sind. Ich habe früher gezeigt, dass bei den Sympodien in diesem Fusse die Ursache der Scheinaxenbildung, d. h. der Verschweissung der Merithallien erkannt werden muss. Hier bewirkt er eine Abhängigkeit der Wachsthumsrichtungen beider Parcellirungsproducte, des Laubsprossprimords

und des conjugirten Vegetationskegels, weil eben beide Körper eng aneinander gefesselt sind. Dehnt sich (Fig. 3 und 4) das Primordium der Seitensprosse in der Richtung senkrecht zur Mediane, und diese Dehnung muss natürlich inne gehalten werden, so hat der conjugirte Vegetationskegel die Dehnung mitzumachen; ist aber die Richtung bestimmt, welche die lange Axe der Ellipse annehmen wird, so ist auch die Lage des folgenden Laubsprossprimords zum vorhergehenden gesichert. Da die Dehnung der Laubsprossanlage, welche die Form einer Ellipsoidkappe des Vegetationskegels hervorbrachte, senkrecht zur Symmetrale jener geschah, so muss auch die Symmetrale der zweiten Laubsprosssnlage in der Verlängerung die der ersten schneiden, d. h. die Laubsprosssymmetralen divergiren untereinander um 90°. Haben nun die Blätter, welche die Laubsprosse stützen, irgend welche festen Lagen, nun so müssen diese eo ipso auch nach 1/4 geordnet sein.

Die Betrachtung, welche wir an der Hand der Abbildungen angestellt haben, führt uns naturgedrungen zu der Ueberzeugung, dass der Laubspross nicht median zu seinem Deckblatte stehen kann, weil dessen Symmetrale und die Höhenlinie des stützenden Blattes nicht zusammenfallen. Um den thatsächlichen Nachweis dieses Verhältnisses auch an dem entwickelten Sprosse zu führen, construirte ich mir an dem Knospenkegel von Trillium sessile (Fig. 7) die Höhenlinie des Scheidenblattes; am Fusse des Kegels, dort wo die Höhenlinie die Insertionslinie des Blattes schnitt, stach ich mit dem Messer ein. Fiel Höhenlinie und Laubsprosssymmetrale zusammen, so musste der Lateralstrahl in der Mitte getroffen werden. In Fig. 8 ist ψ der von dem Messer hervorgebrachte Einschnitt, er divergirt von der Symmetrale des Laubsprosses f, von dem das adossirte Vorblatt entfernt ist, um eine mit blossem Auge erkennbare, ja sehr ansehnliche Grösse.

Die Gattung Trillium stimmt in der Art der Sprossausgliederung mit Paris vollkommen überein, daher ist es einleuchtend, dass auch die definitive Anordnung der Sprosse am Rhizome die gleiche sein muss. Wenn nun bei allen diesen Pflanzen die Zahl der Wirtelglieder, wie dies bei Paris quadrifolia thatsächlich zutrifft, gleichfalls vier betrüge, so würde man zweifellos von formalistischer Seite in dieser Wahrnehmung den Ausfluss einer immanenten Idee, eines Bauplanes, eines Bildungstypus erkennen; da aber dieses Verhältniss nicht bloss von Gattung zu Gattung wechselt, sondern auch in differenten Arten, ja sogar in derselben Art verschieden ist, so wird man ebenso gern auf jene transcendentale Beeinflussung verzichten.

Unsere nächste Aufgabe wird nun sein, Thatsachen aufzusuchen, welche wir wegen ihrer regelmässigen Wiederkehr berechtigter Weise als bedingende Ursachen für die Entstehung dieser variablen Blattstellungen betrachten dürfen. Zu diesem Behufe wollen wir die Entwickelung der Lateralstrahlen verfolgen. Ich gehe zu diesem Zwecke

von Trillium sessile aus. Die erste Veränderung, welche an dem Primordium des letzteren bemerkt wird, ist, dass es eine gerundet dreiseitige Form annimmt und dann durch seichte Furchen zwei grosse rundliche Menisken abscheidet (Fig. 13 ad. V.); beide stehen mit einander oben in directem Zusammenhange, und nur eine ganz seichte Vertiefung an der Berührungsstelle lehrt, dass sie nach diesem Orte hin ein wenig abfallen. Der Centraltheil des Primords hebt sich an der oberen Spitze, er wird frei von seiner Umgebung, wenn er am Fusse noch mit den Menisken in enger Verbindung steht und legt an dem freien Ende ein weiteres Blattprimord L' an (Fig. 14). Die inneren Seiten von ad. V. wuchern nun derartig, dass sie das obere Ende des Blüthencentrums taschenartig oben und unten übergreifen, so dass Blatt L' nur sichtbar wird, wenn beide aufgeschnitten werden (Fig. 15). Die nun individualisirte, über ad. V. gehobene Basis wird mit zwei weiteren Primordien L" (Fig. 15) besetzt. Ist diese Anlage vollzogen, so ermangelt die weitere Entwickelung jeden Interesses, da ein Cyklus nach dem anderen im Contacte mit den Gliedern des vorigen angelegt wird, bis die pentacyklische Blüthe fertig ist; eine zeitliche Beschleunigung der Glieder auf der Oberseite ist dabei deutlich wahrnehmbar.

Was für Organe sind nun, dies ist die nächste Frage, die ersten vier bezw. drei Primordien ad. V., L' und L''? Ueber die mit ad. V. bezeichneten giebt uns Fig. 9 Aufschluss, es sind die beiden Hälften des adossirten Vorblattes, die in der allerfrühesten Zeit getrennt sind (worüber uns die beiden einander übergreifenden freien Spitzen in Fig. 9 orientiren), sehr bald aber mit einander verschmelzen, d. h. durch eine gemeinschaftliche Basalscheide gehoben werden. L' und L" sind die Primordien des folgenden Cyklus, d. h. des Laubblattwirtels.

Bei Paris quadrifolia ist der Entwickelungsgang folgender. Auch das Primordium des Laubsprosses dieser Pflanze wird gerundet dreiseitig und scheidet an den oberen Ecken zwei ohrenartige Phyllomanlagen (Fig. 11 a) ab. Zwischen sie schiebt sich wiederum die individualisirte Oberkante des Centrums und erzeugt ein Blatt L'; nachher erscheinen in absteigender Folge zwei seitliche Organe (Fig. 12 L"), die zwischen sich noch Raum genug lassen, dass sich ein letztes unteres Blatt einschieben kann, dessen Anlage in Fig. 12 gerade vorbereitet wird.

Die Natur der bis jetzt vorhandenen Körper stimmt mit derjenigen der ersten Phyllome bei Trillium überein. Die beiden Primordien a bilden später das adossirte Vorblatt; L', L" und das vordere Blatt werden zu Laubblättern. Die klar hervortretende Sonderung der beiden Vorblatthälften von Paris ist auch an der fertigen Pflanze noch evident (Fig. 6), denn das Vorblatt (die Spathella der früheren Morphologen) ist tief zweispaltig, manchmal kann man eine Vereinigung durch einen gemeinschaftlichen Fuss überhaupt nicht nachweisen. Der geringere

Umfang der ersten Anlage bleibt ebenfalls in späteren Zeiten offenbar, wie der Vergleich von Fig. 6 und Fig. 9 lehren mag. Beide sind Knospen der Laubsprosse in etwa gleichen Entwickelungsstadien. Fig. 6 ist *Paris* entnommen, Fig. 9 *Trillium grandiflorum*; dort sieht man die Knospe frei nur von den Seiten umfasst hervortreten, hier wieder fast ganz eingehüllt, und in den meisten Fällen ist der Verschluss an *Trillium* noch viel vollkommener.

Der Unterschied in den Flankenstücken, die von den beiden Vorblatthälften an den Primordien von Paris und Trillium beansprucht werden, ist constant. Die adossirten Vorblattprimordien von Trillium sind stets viel grösser als die von Paris. Demgemäss bleibt für die Besetzung mit Primordien des nächsten Cyklus bei Trillium ein geringerer freier Raum zur Verfügung als bei Paris. Wir werden also auch verstehen, warum bei Paris mehr Blätter erzeugt werden als bei Trillium.

Nothwendiger Weise muss noch eine Voraussetzung gemacht werden, damit wir dieses Verhältniss ursächlich begründen können, nämlich die Constanz der Insertionsgrössen der Laubblattprimordien, und diese scheint in der That nur in engen Grenzen zu schwanken. Um nun eine Probe auf die Richtigkeit meiner Schlussfolge zu machen, beschloss ich Paris-Sprosse zu untersuchen, welche fünfgliedrige Blattwirtel hervorbrachten. Im Grossen und Ganzen sind Abweichungen von der Vierzahl bei Paris gerade keine allzu seltene Erscheinung; wie es aber meistens geht, begegneten sie mir sehr spärlich, als ich sie brauchte. Die meisten, etwa 2 pCt. aller vorhandenen Laubtriebe, fand ich in dem Laubwalde hinter dem Bredower Forsthause bei Berlin; später habe ich viele Hunderte von Sprossen an den mit einem ungemein üppigen Pflanzenwuchse bekleideten Seebergen des ostpreussischen Samlandes durchgemustert, dort aber nur zwei Exemplare mit fünfblättrigem Wirtel gesammelt. Bei allen Pflanzen waren die Blüthen trotz der Fünferwirtel viergliedrig.

An diesem Materiale konnte ich mit Bestimmtheit nachweisen, dass die Neigung zur steten Wiederkehr der fünfblättrigen Laubquirle in solchen Rhizomen besteht, doch kommen auch gelegentliche Ausnahmen vor. Die zu untersuchenden Punkte waren folgende: wie verhalten sich die Grössen der Vorblattprimordien, in welcher Weise sind die 5 Laubblattanlagen bezüglich der letzten vertheilt, und wodurch wird es bedingt, dass auf die 5 blättrigen Wirtel des ersten Phyllomcyklus meist ein vierblättriger des äusseren Perigons folgt?

Es gelang mir, über alle drei Punkte eine ziemlich befriedigende Auskunft zu erlangen. Ich sah zunächst an diesen Pflanzen die Parcellirung des Vegetationskegels durch die Furchung der Ellipsoidkappe senkrecht auf die lange Axe. Da in diesem Verhältnisse irgend eine Besonderheit gegen ein Normalsystem nicht vorliegt, so habe ich dasselbe in Fig. 3 zur bildlichen Darstellung dieser Furchung benutzt.

Eine offenbare Lücke ist in meinen Untersuchungen insofern geblieben, als ich den Anfang der Ausgliederung der beiden Vorblattprimordien nicht gesehen habe; soviel konnte ich aber an weiter fortgeschrittenen Exemplaren erkennen, dass die beiden Hälften des adossirten Vorblattes erheblich kleiner waren, als gewöhnlich. Dieser Relation entsprechend hatten sich auch zwei Laubblattanlagen in den grösseren zwischen ihnen befindlichen Raum an der Oberkante des Primords eingefügt (Fig. 16 L'), so dass die Disposition der Laubblätter an den 5 gliedrigen Quirlen bezüglich des Tragblattes $^2/_3$ ist. Nun sollte man meinen, dass zufolge des Contactes in Alternanz mit diesen 5 Blättern die Glieder des zweiten Cyklus auch in der Fünfzahl auftreten müssten. Solche Blüthen giebt es zwar, sie sind aber sehr selten; allen Botanikern, [welche auf die Abwandlungen in den Quirlzahlen bei Paris Acht gegeben haben, ist bekannt, dass sich zu fünfgliedrigen Laubquirlen allermeist viergliedrige Blüthen gesellen.

Die Ursache dieser abnormen Erscheinung ist an meiner Fig. 16 sehr gut zu erkennen. Die beiden Blattanlagen, welche mit L' bezeichnet sind, stellen die zwei ersten Phyllome nach dem adossirten Vorblatte dar. Man sieht, kurz nach ihrem Auftreten müssen die beiden Bildungsherde im Vegetationskegel zusammengeflossen sein, die Anlagen wurden durch ein gemeinschaftliches Fussstück in die Höhe gehoben und wirken von nun an trotz der Duplicität ihrer Entstehung doch nur wie ein einfaches Organ in den Contactverhältnissen, welche die Vertheilung der Perigonblätter des äusseren Cyklus ordnen. Bleiben dagegen die beiden Primordien unverbunden, was, wie gesagt, selten vorkommen wird, so haben wir fünf selbstständige Contactkörper, und die Folge muss nothgedrungen eine fünfgliedrige Blüthe sein.

Wie sich die Sache bei den 6- und mehrgliedrigen Laubquirlen verhält, die sich theils bei Paris quadrifolia, theils bei P. polyphylla und P. incompleta finden, vermag ich nicht zu sagen. Ob hier ein zweiter Kreis von Laubblättern erzeugt wird, oder ob an einem relativ umfangreicheren Vegetationskegel die Primordien des adossirten Vorblattes als Contactkörper noch weiter an Grösse zurücktreten, oder ob sie vielleicht durch Emporheben des Vegetationskegels ganz ausser Contact treten, wie dies z. B. an den Vorblättern zygomorpher Blüthen beobachtet werden kann, das alles zu entscheiden bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten. Mehrere oder mindestens 2 Kreise von Laubblättern müssen unter den Verwandten ganz bestimmt zuweilen angelegt werden, dafür ist Medeola virginica L. eine sichere Gewähr, denn bei ihr sind dieselben zahlreich und durch ein gedehntes Internodium in zwei Etagen übereinandergestellt.

Zum Schlusse, gewissermassen als Endergebniss dieser Arbeit, will ich noch zwei Fragen einige Worte widmen, von denen die erste eine theoretisch-morphologische, die andere eine methodologische Bedeutung K. SCHUMANN:

hat; jene betrifft die Homologien des adossirten Vorblattes der Monocotylen, diese die Prüfung, ob ich die beschriebenen Verhältnisse unter dem Gesichtspunkte von Ursache und Wirkung betrachten darf.

Die erste ist eine vielumstrittene Frage, deren Beginn bis in die ersten Anfänge vergleichend morphologischer Studien verfolgt werden kann, den knappsten Ausdruck, auf einen speciellen Fall bezogen, fand sie in der Frage: "Ist die Palea superior der Gräser, beziehungsweise der Schlauch der weiblichen Carex-Blüthe als ein einfaches, unter Umständen gespaltenes Blatt anzusehen oder als ein Blattpaar, das unter Umständen eine weitgehende Verbindung seiner Elemente aufweist?" Sensuell kommt natürlich beides auf eins heraus, man sieht, dass ein Blatt, welches heute allgemein als Zweiganfangsblatt betrachtet wird, bald vollkommen ganzrandig, bald mehr oder weniger tief in zwei Stücke gespalten oder wenigstens ausgerandet ist.

Wenn nun auch mehrfach die Thatsache, dass dieses adossirte Vorblatt in zwei gesonderten Primordien angelegt werde, bezüglich ihrer Richtigkeit angezweifelt worden ist, so habe ich sie doch in so vielen Fällen, und zu diesen gehört ganz besonders der oben bei Paris beschriebene, bestätigt gefunden, dass sie nicht fernerhin in Frage zu stellen ist. Wer nun meint, dass in diesen beiden Anlagen wirklich zwei gesonderte Blattanfänge vorliegen, für den ist die ganze Angelegenheit erledigt. Es giebt aber bekanntlich unter den Systematikern nicht wenige, welche die Zustimmung zur Deutung der sensuellen Wahrnehmung ablehnen und meinen, wenn auch zwei gesonderte Organe auftreten, so sind diese doch nur einem Blatte gleich, das nur schon vor seiner Entstehung, das congenital gespalten wurde.

Während früher die ganze Frage eine rein formalistische war, während es sich ehemals nur darum handelte, ob der Monocotylentypus in diagrammatischem Ausdrucke besser zu seinem Rechte käme, wenn man gegenüber dem Deckblatte einen medianen Strich oder zwei seitliche hinzeichnete, hat sie jetzt einen mehr realen Boden erhalten. Heute gilt es nicht mehr, sich mit schematischen Zeichnungen abzufinden, sondern eine Entscheidung darüber zu fällen: haben die Vorfahren der Monocotylen bezw. der Gräser, Carex, Paris etc., kurz die Gruppen mit paariger Vorblattanlage in dorsaler Stellung ein Blattpaar besessen oder nicht? Ist das Blatt einfach gewesen, so muss es, calculirt die gegenwärtige, vergleichende oder besser gesagt phylogenetische Schule, gespalten worden sein, und diese Spaltung ist erblich fixirt worden, sie tritt congenital in Erscheinung.

Was heisst nun, das betreffende Blatt ist gespalten worden oder hat sich gespalten in realem Sinne, also in dem Sinne, dass man in der Vorzeit bei den Verwandten bezw. den Vorfahren einen bestimmten Vorgang setzt. Spaltungen einer Palea superior kommen heut zu Tage noch mehrfach in der Gattung Sporobolus vor, wo die Frucht bei der Reife jenes Blatt in zwei Hälften trennt; GRISEBACH und HOCHSTETTER haben irrthümlich auf diese Spaltung, die sie als ursprünglich, nicht durch mechanische Eingriffe bedingt, ansahen, die beiden Gattungen Diachyrium und Triachyrium gegründet.

Meint man nun, dass eine solche oder ähnliche Zerreissung erblich fixirt worden ist? Oder denkt man an einen Gewebeschwund, wie er z. B. bei gewissen Palmenblättern die Sonderung in Abschnitte herbeiführt?

Gegen die erbliche Fixirung der mechanischen Zerreissung sprechen aber gerade die vermeintlichen Gattungen Di- und Triachyrium am lautesten; so lange ihre Arten existiren, und das mag wohl schon eine ziemlich lange Zeit währen, haben sie es nicht dahin gebracht, die immer wieder von Neuem geschehende Zerreissung erblich zu fixiren, denn untersucht man die Blüthe mit der nöthigen Vorsicht, so findet man die Palea superior ausnahmslos in ungetheiltem Zustande.

Ganz ähnlich steht es mit den congenitalen Verwachsungen. Dort, wo wir die Angelegenheit controlliren können, nehmen wir eine erbliche Fixirung nicht wahr. Die Compositen sind sicher, wie aus den Früchten hervorgeht, die fossil bekannt sind, ebenfalls mindestens aus dem mittleren Tertiär bekannt. In ihren Androeceen zeigen sie die vortrefflichsten Beispiele fester Verkittung, die doch das erste Stadium einer Verwachsung sein muss. Und doch giebt es nicht einen einzigen Fall unter den Compositen oder den verwandten Familien, welche congenital verbundene Staubblätter erzeugten, obschon sie doch im Pflanzenreich keineswegs fehlen, wie Cyclanthera und ein Phyllanthus zeigen. In gewissen Fällen ist es vollkommen unmöglich, dass sich solche Verbindungen überhaupt erblich fixiren können; ich will nur auf die so fest verwachsenen Perigonzipfel von Ceropegia Sandersonii hinweisen, bei denen ein Querschnitt auf die Verkittungsstelle keine Grenze der beiden ursprünglich freien Lappen mehr erkennen lässt, ferner auf die enge Vereinigung der Kelch-, Perigon- vaer Staubblattspitzen von Sterculia, Geomitra, Bagnisia und viele Asclepiadaceae.

Ueberhaupt finden wir dort, wo congenitale Verbindungen gesetzt werden, in der Regel keine Andeutungen dafür, dass die Vorfahren einst reale Vereinigungen erfahren hätten, und im Allgemeinen dort, wo reale Verbindungen heute vorkommen, können wir congenitale, erblich fixirte in der Nachbarschaft nicht nachweisen. Ich betrachte alle sogenannten congenitalen Vereinigungen als die Bildungen von Hohlkörpern, Röhren, Bechern etc., die nicht als morphologische Kategorien aufzufassen sind, sondern als biologischen Besonderheiten dienend betrachtet werden müssen. Wie man heute wenig Neigung zeigt, den unterständigen Fruchtknoten noch als ein congenitales Verwachsungsproduct der Basen von Kelch-, Blumen-, Staub- und Fruchtblättern

anzusehen, eine früher weit verbreitete Meinung, die auch heute noch z. B. in England ihre Anhänger hat, so wird man auch später wahrscheinlich den Gedanken fallen lassen, dass in irgend einer entlegenen Zeit einmal die vielleicht fusslangen Basen mancher sympetalen Corollen erst an einander gelegt, dann verklebt gewesen sind, bis sie zur Verwachsung kamen, die endlich erblich fixirt wurde; man wird es vielmehr für angemessener erachten, in der Röhre einen Hohlkörper zu sehen, welcher die freien Blumenblätter, hier nicht weiter zu berücksichtigender Zwecke wegen, in die Höhe gehoben hat.

Wenn es nun heute nicht wenige Gräser und eine Reihe von Carex-Arten giebt, welche adossirte Vorblätter von vollkommener Einheit in der Ausbildung und ersten Anlage besitzen, so könnte man sich auch denken, dass die Spaltung aus ihnen durch localisirtes Spitzenwachsthum an zwei gesonderten Punkten entstanden sei. Wenn dieser Process die Spaltung erzeugt hätte und wenn er erblich fixirt worden wäre, so würde sich derselbe auch heute noch in der gleichen Weise abspielen, denn sonst wäre eben eine erbliche Fixation nicht vorhanden. Es ist schon vielmals gesagt worden, dass die ganze Vorstellung der congenitalen Spaltung u. s. w. eine contradictio in adjecto ist. Wir können gar nicht verstehen, wie ein Ding, bevor es überhaupt da ist, gespalten werden kann, hier treiben leider noch die platonischen Ideen in unserer sehr reell zu behandelnden Wissenschaft ihr Wesen. Gestehen wir uns doch ruhig ein, warum diese Spaltungen, diese congenitalen Processe überhaupt statuirt werden; doch einzig und allein deswegen, weil Relationen in der Welt der endlichen Dinge wahrzunehmen sind, die, um sie in das System einzupassen, einer Umdeutung bedurften.

Ich habe dem adossirten Vorblatte in seiner gepaarten Anlage eine wiederholte Aufmerksamkeit gewidmet und habe sie sorgfältig lange Jahre untersucht und über sie nachgedacht. Die Thatsache steht fest, dass es bald und zwar in derselben Gattung Carex tief getheilt, bald ungetheilt ist, ja ich kann jetzt sagen, dass man bei Saccharum officinarum beide Verhältnisse an derselben Art zu finden vermag. Wenn ich von der letzterwähnten Pflanze, deren Entwickelungsgeschichte ich noch nicht vollständig ermittelt habe, Abstand nehme, so vermag ich zu sagen, dass alle getheilten oder an der Spitze ausgeschnittenen, adossirten Vorblätter der Monocotylen in zwei Primordien angelegt werden, alle ganzrandigen aber in nur einem. Beide Formen werden durch Uebergänge aller Grade verbunden, und so muss man sich unbedingt der Ansicht anschliessen, dass auch die duplicirt erscheinenden Vorblätter dem einen so oft bei den Monocotylen auftretenden homolog gesetzt werden müssen.

Für mich ist nun die nächste Frage, welches ist denn die Ursache dieser Duplicität? Wie schon oben gesagt, kann ich mich für eine erb-

lich fixirte Spaltung nicht erwärmen, denn eine spontane Spaltung ist heute nirgends zu sehen, ja nach meiner Erfahrung nicht wohl möglich, und man soll für phylogenetische Erklärungen von keinen Vorgängen Gebrauch machen, die nicht aus der Gegenwart bekannt und deren Zukömmlichkeit nicht durch unsere Erfahrung verbürgt ist. Zur Vorbereitung der Frage diente mir eine Wahrnehmung, die ich an Menyanthes und Nelumbium machte; beide sind Dicotylen, haben aber adossirte Vorblätter und zwar ganzrandige. Finden sich in Verbindung mit dieser ausgezeichneten Besonderheit, die gemeinlich als Attribut nur der Monocotylen betrachtet wird, eine andere, von der wir mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass sie mit der vorigen in einem Abhängigkeitsverhältnisse steht? Jene beiden Pflanzen sind durch Blätter mit scheidigen Basen und durch flache, scheibenförmige Primordien der Seitenstrahlen ausgezeichnet. Da nun, so weit meine Erfahrung reicht, die Form solcher Primordien nur an Pflanzen vorkommt, deren Blattbasen einen relativ breiten Stengel eng umklaftern, und da die ungetheilten adossirten Vorblätter abermals nur an solchen flachen, scheibenförmigen Primordien durch eine bogenförmige Furche abgetrennt werden: so schliesse ich, dass das adossirte Vorblatt mit dem scheibenförmigen Primord und durch dieses mit den scheidigen Blattbasen in einem ursächlichen Zusammenhange steht.

Wenn andererseits die Bipartition des adossirten Vorblattes sich ausnahmslos nur dort findet, wo ein relativ schmaler dorsaler Contact an einem umfangreichen, kreisförmig umrissenen Blüthenprimord eine Buchtung auf der Oberkante hervorruft (vergl. meine Abbildungen über Gramineen-, Iridaceen-Blüthen¹) und Fig. 4) und somit eine Lappung desselben bedingt, so sehe ich mich genöthigt, auch diese Verhältnisse mit einander in eine engere Verbindung zu bringen und erkenne in der Form des Contactkörpers die bedingende Ursache für die Entstehung der einen wie der anderen Form des Primärblattes an monocotylen Sprossen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung kann in's Feld geführt werden, dass einmal auch Blätter, die keine Vorblätter sind, in ihrer Gestalt sogleich verändert werden, sobald die oben genannte Bedingung eintritt. So z. B. hat Panicum eine Terminalblüthe, der 2 Paar Spelzen vorausgehen. Für die letzte Spelze wird in dem Contacte mit einer Blüthenanlage aus der Achsel der zweiten Spelze ein Hemmungskörper geschaffen, welcher der vierten Spelze genau das Ansehen einer Palea superior verschafft; ferner wird der gespaltene Schlauch der Carex-Blüthe zu einem ganzrandigen, sobald das Zweigprimord sich soweit hebt, dass es aus dem Contacte mit dem Axenende gelöst wird.

Diese Thatsachen haben uns nun der zweiten Frage wieder nahe

¹⁾ K. SCHUMANN, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. Taf. III.

gebracht, die noch einige Berücksichtigung finden sollte, der Frage nämlich, ob überhaupt die von uns untersuchten und geschilderten Vorgänge unter dem Gesichtspunkte von Ursache und Wirkung betrachtet werden können. Es ist hier nicht zum ersten Male, dass ich mich mit dieser Frage beschäftige, und es wird nicht zum letzten Male sein. Alle unsere Wissenschaften setzen eine bestimmte Regulative voraus, welche den Gang der Forschung leitet. Die biologische Richtung glaubt, dass alle Organe einen bestimmten Zweck haben, oder wenigstens gehabt haben, denn nur unter dieser Bedingung ist eine Untersuchung über die Function der Organe denkbar. Dagegen setzt sich die phylogenetische das Axiom, dass alle Gewächse von einander abstammen, diese Regulative bedingt allein die Untersuchung über die Entfaltung des Pflanzensystems. Endlich kann man auch von dem Gedanken ausgehen, dass die Formen der Gewächse eine Wirkung bestimmter Ursachen sind. Ich habe neulich auseinandergesetzt, dass für mich Ursache und Wirkung ihren Ausdruck finden in der Ermittlung von constanten Erscheinungspaarlingen, deren Componenten stets die gleiche Folge haben. Der Einwurf, dass hiermit kein anderer Erfolg erzielt würde als eine Beschreibung, ist richtig. Dass wir aber die Causalität überhaupt nur als Beschreibung auffassen können, wird auch von Physikern anerkannt, und die Physik ist doch in Sonderheit die Wissenschaft, welche sich mit der Aufdeckung von Ursachen befasst. Wer sich darüber weiter unterrichten will, wird in der Einleitung zu KIRCHHOFF's Lehrbuch der Physik das Nöthige finden. Das beste Mittel zur Prüfung der Richtigkeit eines Erscheinungspaarlinges ist das Experiment.

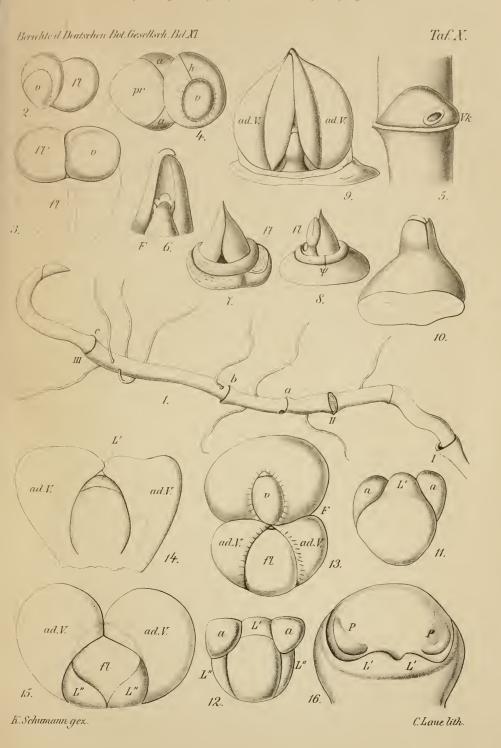
Um nun auf meinen Fall zu kommen, so würde ich in strengem Sinne durch das Experiment zwei Behauptungen beweisen müssen: erstens, dass die Stellung der Rhizomblätter nach 1/4 durch die enge Verbindung zweier Primordien, und zweitens, dass die Drei- bezw. Vierzahl der Laubsprosscyklen durch die Grösse der Vorblattanlage bedingt würde. Wer sich ein Urtheil über die Möglichkeit bilden will, den Vegetationskegel durch operative Eingriffe unter andere Bedingungen als die normalen zu versetzen, dem empfehle ich, sich einmal den Sprossgipfel von Paris und Trillium anzusehen. Mir ist die Ueberzeugung geworden, dass wir vorläufig nicht vermögen, eine der gegebenen Erscheinungen zu verändern, also entweder den conjugirten Vegetationskegel von seiner anhaftenden Parcelle zu befreien, oder die Primordien der adossirten Vorblätter zu verkleinern. Ueberhaupt sind meine Versuche nach dieser Richtung hin, auch bei anderen Objecten, einen Erfolg zu erzielen, vollkommen gescheitert. Ich werde aber trotzdem nicht erlahmen, sie an geeigneten Objecten unter bestimmten Abänderungen zu erneuern, wenn ich die Zeit und die zu solchen Untersuchungen durchaus nöthige Musse finden sollte.

Wenn ich nun auch versucht habe, bestimmte Erscheinungen an

den Paris- und Trillium-Blüthen auf ihre nächste Ursache zurückzuführen und sie somit unserem Verständnisse näher zu bringen, so denke ich natürlich nicht im Entferntesten daran zu meinen, ich hätte sie mechanisch erklärt. Warum gerade die von mir als Ursachen aufgefassten Thatsachen so und nicht anders sind, das weiss ich nicht, sie sind, wie wir uns ausdrücken, die Aeusserungen inhaerenter, erblich übertragener Besonderheiten.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Paris quadrifolia L., Grundaxe. I, II, III Knoten mit entwickelten Laubsprossen, a und b mit durch Fehlschlag geschwundenen.
 - " 2. Dieselbe: Abspaltung von /l, einer Blüthe und v, eines conjugirten Vegetationskegels an einem elliptisch gedehnten Vegetationskegel.
 - 3. Dieselbe; wie vorige, etwas jüngerer Zustand.
- 4. Dieselbe; Entstehung der beiden Stücke des adossirten Vorblattes a am Blüthenprimord pr; h Höhenlinie im ersten Blatte des fortwachsenden Sprosses v.
- " 5. Dieselbe: Grundhöcker eines durch Fehlschlag geschwundenen Laubtriebes; bei Vk Vegetationspunkt des Seitenstrahles.
- " 6. Dieselbe; die Anlage eines Laubsprosses im Welken begriffen; später abfallend bis auf den Grundhöcker.
- " 7. Trillium sessile L., Stammknospe; bei fl die Narbe eines entwickelten vorjährigen Laubsprosses.
- 8. Dasselbe: von der vorigen Knospe ist das äusserste Blatt und von der links befindlichen Laubsprossknospe fl das adossirte Blatt abgetragen; ψ ist die Marke, wo die Höhenlinie des abgetragenen Blattes die Axe trifft; fl liegt nicht in der Höhenlinie.
- 9. Trillium grandiflorum Salish.: Knospe eines Laubtriebes, der durch Welken fehlschlägt, von dem adossirten Vorblatt ad. V. eingeschlossen.
- " 10. Dasselbe: abgewelkte Knospe mit stark geschwollenem Grundhöcker.
- ". 11. Paris quadrifolia L., Blüthenentwickelung: Anlage der Vorblatthälften a und des ersten obersten Laubblattes L'.
- ". 12. Dieselbe, weiteres Stadium: Anlage der zwei seitlichen Laubblätter L" und Vorbereitung zum Auftreten des vorderen.
- 3. 18. Trillium sessile I.. Blüthenentwickelung. F Furchung, durch welche die Blüthe fl und der conjugirte Vegetationskegel v getrennt worden sind; an dem Blüthenprimordium erscheinen die Primordien des adossirten Vorblattes ad. V., die bereits verbunden sind.
- , 14. Dasselbe; Anlage des ersten Laubblattes L'.
- ... 15. Dasselbe; Auftreten der beiden vorderen Laubblätter L".
- " 16. Paris quadrifolia L. Gepaarte Anlagen des oberen Laubblattes, welche schon verbunden sind und wie ein einfacher Körper im Contacte zur Anlage der äussersten Perigonblätter wirken.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Schumann Karl Moritz

Artikel/Article: Spross- und Blüthenentwickelung von Paris und Trillium

<u>153-175</u>