

deren Epidermiszellen umgeben. Ihre Bildung geht an der lebenskräftigen Pflanze vor sich. An den von mir am salzigen See bei Eisleben gesammelten Exemplaren fanden sie sich vom August bis zum Ende der Vegetationszeit im Oktober.

Vielleicht liegt in der Bildung ein pathologischer Fall vor, obwohl freilich keinerlei Verletzung des Gewebes zu konstatiren war und auch die in vielen Fällen recht auffällige centrale Lage der betreffenden Zellen gegen diese Ansicht spricht.

8. K. Schumann: Die Aestivation der Blüten und ihre mechanischen Ursachen.

Eingegangen am 18. Februar 1886.

I. Geschichtliches.

Die Untersuchungen, welche sich auf die Morphologie der Knospen beziehen, sind nicht sehr zahlreich. Ausser den grundlegenden Arbeiten von Henry¹⁾ über die Laubknospen, die bei weitem nicht mehr den Ansprüchen der Gegenwart genügen, ist eigentlich nur noch der betreffende Abschnitt in Hofmeisters²⁾ allgemeiner Morphologie zu nennen, welcher in bekannter Meisterschaft eine grosse Anzahl Fragen einer glücklichen Lösung entgegenführt. Ich habe nun versucht auf Grund sehr zahlreicher, viele Jahre hindurch fortgesetzter Beobachtungen die Knospenlage der Blätter genauer zu prüfen, womöglich die grosse Mannigfaltigkeit der gefundenen Verhältnisse unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen und dann die mechanischen Ursachen dieser Verschiedenheiten festzustellen. Im Folgenden will ich den ersten Theil nämlich die Knospenlagen der Blüten mittheilen.

Ich wurde hauptsächlich durch eine Bemerkung von Al. Braun dazu angeregt, die Frage aufzunehmen. In seiner Arbeit über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen³⁾ sagt er: „Die Aestivation ist ein gefährliches Irrlicht für den unerfahrenen Wanderer auf dem Pfade der taxologischen Untersuchung. Ihre Täuschungen und

1) Henry, Nov. Act. Acad. Caes. Leop. XIX (1 u. 2), XXI (1), XXII (1).

2) p. 533.

3) A. Braun, Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen in Nov. Act. Acad. Caes. Leopold. t. XV. 1831. p. 29.

zugleich ihre Gesetze aufzudecken, wäre nichts Geringes und nichts Leichtes.“ Er führt darauf 5 verschiedene Deckungen der Petalen von *Rubus odoratus* an. Etwas eingehender hat sich Wydler¹⁾ mit der Frage der Variabilität der imbrikaten Deckung beschäftigt. Unter der Ueberschrift *Bicornes* kommt er gelegentlich der Besprechung über die Deckungsfolge in der Blumenkrone von *Azalea*, *Rhododendron* und *Ledum* zu dem Resultate, dass die Aestivation unzuverlässig sei, um die Aufeinanderfolge der Blumenorgane zu ermitteln. Dazu fügt er die Bemerkung: Jene längst bekannte Unsicherheit und Unbrauchbarkeit sieht man bei wenig Blumen ungebundener auftreten, als bei der schönen *Pirola minor*, welche an 37 in dieser Hinsicht untersuchten Blüten 17 Knospenlagen der Krone zeigte.“ Durch ein Diagramm versinnbildlicht er nun diese Verhältnisse; er bezeichnet nämlich nach der Deckung die Petalen mit den Zahlen von 1 bis 5 und drückt durch Positionsverschiedenheit dieser Zahlen die einzelnen Fälle der Aestiva-

tion aus, also z. B.
$$\begin{array}{cccc} & 4 & & 3 \\ 1 & & 2 & , & 1 & & 5 & \text{u. s. w.} & \text{In einer Rand-} \\ & 3 & 5 & & & 4 & 2 \end{array}$$

bemerkung äussert er, dass er bereits 1834 die Variationen an *Bignonia radicans* feststellte, der Inkorrektheiten nicht zu gedenken, die bei den Papilionaceen, Labiaten etc. typisch seien; dann versucht er durch Korrekturen die vermeintlichen Stellungswidrigkeiten einzurenken.

II. Allgemeines über die Aestivation.

Der Begriff der Blütenknospe ist in den meisten Fällen dahin zu definieren, dass wir darunter den Komplex von Generationsorganen verstehen, die von Blütenhüllen umschlossen werden. Es giebt aber auch Ausnahmen von dieser Erklärung; denn in einer ganzen Reihe von Pflanzenfamilien betheiligen sich auch Phyllome der Hochblattregion an der Bildung der Knospe, so z. B. schliessen die Vorblätter der Malvaceen, nicht selten zu einem äusseren Calyculus zusammen, der so gross werden kann, dass er die wahre Knospe umgiebt und auch zur Zeit der Anthese nicht in Wegfall kommt. Ein gleiches Verhalten bemerken wir bei *Magnolia fuscata*, hier umhüllen die beiden ungleich hoch inserierten, scheidenartigen Vorblätter die Knospe, wobei noch der merkwürdige Umstand wahrgenommen werden kann, dass das eine von ihnen an der Spitze eine kleine Blattspreite trägt. Bei *Dissochaete bibracteata* aus der Familie der Melastomaceen umgeben zwei grosse Bracteen, welche klappig aneinander stossen, die Knospe; in beiden Fällen verschwinden aber die Blattgebilde vor der vollen Anthese. Besonders auf diese Organe Rücksicht zu nehmen, ist nicht

1) Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse in Flora 1852, p. 431.

nöthig, weil sie in ihrer Aestivation unter dieselben Gesichtspunkte fallen, welche für die übrigen Blatcyklen gelten.

Was die Zeit anbetrifft, zu der man die Untersuchungen über die Aestivation in fertigem Zustande anstellen muss, so eignet sich dazu am besten der Moment unmittelbar vor der Anthese. Zu früh darf man die Knospen nicht untersuchen, weil die Petalen sehr oft in der Entwicklung dem Androeceum und Gynaeeum gegenüber beträchtlich zurückbleiben; nach dem Moment des Aufblühens darf man ebenso wenig die Lage derselben prüfen, weil in gewissen Fällen sekundäre Modifikationen auftreten, die den früheren Sachverhalt verschleiern. Ich fand solche Abänderungen bei *Clematis*, welche zuerst klappige dann imbricate Aestivation hat, ferner bei *Dictamnus* und *Impatiens* mit gemischter Deckung in der Knospe, die später imbricat wird und bei einigen anderen Blüten.

Zur Untersuchung der Ursachen, welche die Knospenlage bedingen, ist es dagegen sehr oft nöthig, auf die allerersten Anlagen zurückzugreifen d. h. die volle Entwicklungsgeschichte der Blüthe zu studieren.

Die Frage: wann kann überhaupt eine gegenseitige Deckung der einzelnen Glieder des Blatcyklus eintreten?, ist zwar sehr einfach zu lösen, aber doch nicht ganz mit Stillschweigen zu übergehen. Bei allen Blüten, seien es regelmässige oder unregelmässige, tritt erst dann eine theilweise Deckung oder eine solche ein, dass jedes Blatt mit seinen beiden Nachbarn in Bezug tritt, wenn die Summe der Maximalbreiten aller Laminartheile grösser ist als der Umfang des äusseren Berührungskreises¹⁾ in der gleichen Höhe der Blätter; oder bei asteromorphen Blüten, wenn die Maximalbreite jeder Lamina grösser ist als $\frac{2\pi r}{m}$ unter m die Zahl der Glieder des Cyklus

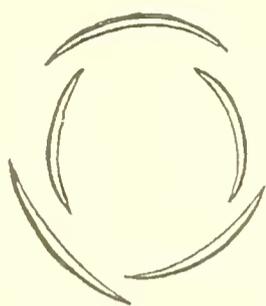
verstanden. Ist die grösste Breite gleich oder kleiner, so nennen wir den Kelch oder die Blumenkrone offen. Bei Kelchen mit geschlossener Aestivation ist in den meisten Fällen die Blumenkrone auch geschlossen, indess sind die Fälle besonders bei kleinblüthigen Gewächsen nicht selten, wo die Blumenkronen offen sind. Hat dagegen der Kelch offene Praefloration, wie dies bei sehr vielen Gamopetalen der Fall ist, so muss die Blumenkrone die Funktion der äusseren Umhüllung der wichtigsten Blütenorgane in erhöhtem Maasse übernehmen und ist daher stets in der Knospenlage geschlossen.

Man kann von vornherein zwei verschiedene Gruppen von Deckungen unterscheiden. Einmal nämlich die Deckungen bei succedaneum Auftreten der Glieder eines Cyclus und dann die Deckungen bei simultantem Erscheinen derselben.

1) Wenn wir uns die Blütenknospe kegel- oder cylinderförmig denken.

III. Die Aestivation bei succedan angelegten Gliedern.

In dieses Kapitel gehört zunächst die so häufig beobachtete quincunciale Aestivation der Kelche. Gehen wir von demjenigen Falle aus, dass das erste Kelchblatt links vorn liegt, das zweite also median nach hinten fällt, so erhalten wir in der Knospelage, wenn die Bedingung erfüllt ist, dass überhaupt eine gegenseitige Beziehung der Kelchblätter oder Abschnitte stattfinden kann, jenes Bild, welches durch die beistehende Figur im Aufriss wiedergegeben wird; ich will auf andere Lagen des ersten Kelchblattes keine Rücksicht nehmen, da sich die hier findenden Relationen leicht auf die anderen Fälle übertragen lassen.



Uebersichtlicher aber als solche Zeichnungen, die ich später in häufigeren Wiederholungen darstellen müsste, ist eine von mir gewählte Bezeichnungsweise der Aestivationen durch Buchstaben. Ich bezeichne ein Blatt, welches eine solche Lage hat, dass beide Seiten decken, mit *a*: ein solches, welches vom Centrum der Blüthe betrachtet, links gedeckt wird und rechts deckt mit *b*, ein anderes, welches rechts gedeckt wird und links deckt mit *b'*; wenn das Blatt dagegen auf beiden Seiten gedeckt wird, so soll es mit *c* benannt sein. Bei der quincuncialen Lage wäre es nun zweckmässig, die Zeichen für die Blätter und ihre Lagen nach der generischen Folge hintereinander zu schreiben, die Formel also für dieselbe würde sein

$$a a b' c c.$$

Ich ziehe es aber vor, ohne Rücksicht auf die Entstehungsfolge die Blätter nach ihrer unmittelbaren Berührung hintereinander zu verzeichnen; nach einiger Uebung liest man sich in die Formel hinein und kann die Diagramme leichter konstruiren, als bei jener Benennung. Die quincunciale Aestivation schreibe ich demgemäss:

$$a c a c b'.$$

Diese Aestivation ist im Pflanzenreiche bei asteromorphen Blüten ungemein verbreitet, denn sie tritt bei choristopetalen Kelchen mit hypogyner und epigyner Insertion in vielen Familien mit einer solchen Regelmässigkeit auf, dass ich bei ihnen überhaupt noch keine Ausnahmen gefunden habe. Anders ist es bei gamosepalen Pflanzen und gewissen choristosepalen, welche perigynische Insertion haben. Hier hat schon Eichler¹⁾ in seinen Blüthendiagrammen bei *Ribes* bezüglich der Kelchdeckung die Notiz mitgetheilt, dass ein vielseitiges Schwanken im Kelchanschluss an die Bracteen herrsche, mit anderen Worten, dass das Kelchblatt mit der Deckung *a* eine verschiedene Stellung habe. Die Aestivation entspricht durchaus nicht immer einer $\frac{2}{3}$ Spirale, und

1) Eichler, Blüthendiagramme II. 432.

es können 3, 4, ja selbst alle Abschnitte convolutiv sein. Er glaubt, dass diese Erscheinung auf Variationen in der Prothese oder wahrscheinlicher auf Metatopieen zurückzuführen sei. Ich will vorläufig auf diese Sache nicht eingehen, sondern später darauf zurückkommen, wenn ich von der imbrikaten Knospelage der Blumenblätter sprechen werde. Dabei ist aber zu bemerken, dass auch bei ähnlichen Kelchen, wenn die Sepalen grösser werden, das Schwanken in der Deckung nicht sehr gross ist, bei *Prunus*, z. B. die mit ihrem stark vertieften Blütenboden den Kelchen von *Ribes* so nahe steht, konnte ich Differenzen überhaupt nicht konstatiren.

Die Ursache, wesswegen bei allen freien Kelchblättern, also besonders bei hypogynen Insertionen die Constanz in der quincuncialen Deckung so hervorstechend ist, liegt meiner Meinung nach in der spiraligen Anlage und der dieser entsprechenden Wachstumsförderung der relativ nach aussen gelegenen Glieder. Hierdurch werden naturgemäss die inneren von den äusseren umgeben und da nun die Anlage der Kelche nach $\frac{2}{5}$ Stellung bei allen pentameren Blüten in bei weitem den meisten Fällen die Regel ist; so müssen, wenn nicht andere bald zu besprechende Umstände hinzutreten, auch die Aestivationen dieser Anlage entsprechen. Lügen die Primordien der Kelche alle auf derselben Peripherie und entwickelten sie sich gleich oder ungleichförmig; so müssten Verschiebungen aus dieser Ordnung viel häufiger sein. Wenn nun bei secundärer Hebung der Primordien durch ein intercalar eingeschaltetes Stück wie bei *Ribes*, die sich noch nicht deckenden Kelchblätter in denselben Kreis gestellt werden, dann müssen auch Abweichungen von der Regel, die wir soeben erwähnten, im Gefolge sein.

Bei Blumenkronen ist die regelmässig quincunciale Deckung eine der grössten Seltenheiten. Ich kenne nur 2 Fälle: Der eine betrifft *Ternstroemia*; hier liegen die Blumenblätter genau so in der Knospelage, wie der Kelch und niemals habe ich an Herbarmaterial eine Ausnahme constatiren können; dabei ist noch die ebenso merkwürdige Thatsache zu erwähnen, welche kaum wieder im Gewächsreiche angetroffen wird, dass Kelch und Korolle genau dieselbe Orientirung zeigen, es liegt also immer je ein Blumenblatt hinter einem Kelchblatt. Den zweiten Fall berichte ich nach Payer; er betrifft die Hippocrateaceen. Ich habe mir bei den sehr kleinen Blüten kein recht klares Bild davon verschaffen können und muss es späteren Untersuchungen anheimstellen, wie weit die Regelmässigkeit ohne Ausnahmen ist. Die Stellung der Petalen zum Kelch ist hier übrigens die normale.

Weitere, äusserst regelmässige Deckungen bei succedan angelegten Gliedern nehmen wir bei den Kelchen der Cruciferen wahr; hier entstehen immer die 2 medianen Sepalen zuerst, dann das Paar transversaler. Da sich nun die äusseren schneller vergrössern als die inneren, so ist die

Folge, dass die Deckung auch eine regelmässig wiederkehrende ist. Dieselbe Gesetzmässigkeit beobachten wir bei den aufsteigenden Deckungen der Kronen von den Rhinanthaceen, Utricularien, Caesalpinien etc. und den absteigenden von Kelch und Korolle bei *Antirrhinum*, der Korollen von *Bignonia*, *Orobanche*, Labiaten, Stylidiaceen, und Papilionaceen etc.¹⁾ Die Deckung entspricht auch in diesen Fällen der Anlagefolge; indessen können hier Ausnahmen beobachtet werden. Es kommt z. B. vor, dass ein früher angelegtes Blatt im Wachsthum zurückbleibt und dann von einem später sich entwickelnden umfasst wird, wie ich dies ausnahmsweise an dem hinteren Kelchblatt der Cruciferen fand. In wieweit solche sekundären Veränderungen zur Norm geworden sind, habe ich vorläufig nicht genügend untersucht; ich glaube aber, schon jetzt hervorheben zu können, dass solche Abweichungen sich finden.

Werden zwei sich berührende Blätter zugleich erzeugt, wie die beiden vorderen Blumenblätter der Papilionaceen oder von *Viola*, so wechselt die Lage dieser beiden in der Weise, dass bald das rechte, bald das linke an der Berührungsstelle aussen liegt.

Ebenso constant wie die quincunciale Knospenlage choristosepaler Kelche und die immer wiederkehrende anderer succedan angelegter Glieder ist die klappige Aestivation. Da sie sowohl bei den succedan, wie bei den simultan sich ausbildenden Blattorganen angetroffen wird, so könnte sie ebensogut auch dort behandelt werden. Sie ist unter den Dicotylen weit verbreitet, in manchen Familien oder noch grösseren Gruppen herrscht sie bei der Kelchdeckung ausschliesslich; so ist sie das Hauptmerkmal zur Abgrenzung der Ordnung der Columniferen, sie findet sich ferner in den Kelchen der Capparidaceen, Limnathaceen, Rhamnaceen etc.; bei offenen Kelchen sind klappige Praeflorationen der Korollen nicht selten zu beobachten, z. B. an vielen Rubiaceen, den Compositen, Lobeliaceen, Goodeniaceen etc.

Die Ursache der klappigen Aestivation liegt darin, dass sehr früh in dem betreffenden Primordium ein ungleiches Wachsthum sich bemerkbar macht und zwar ist dasselbe stets in der peripherischen Zone des Kelchblattes gefördert, die centrale dagegen bleibt zurück. Hierdurch erhalten die jungen Anlagen eine sehr charakteristische Kappenform; man bemerkt dabei auch noch, dass sich die Ränder etwas verdicken, während sie bei allen anderen Knospenlagen mehr scharf bleiben. Geht nun die Flächenvergrösserung so weit vor sich, dass die benachbarten Blätter mit einander in Berührung treten, so schieben sie sich nicht übereinander, sondern stemmen sich gegen einander und

1) Ob mit dem geförderten Wachstume gewisser Cyklenglieder auch correspondirende Vergrösserungen im Blütenboden zu beobachten sind, sollen spätere Untersuchungen genauer feststellen.

platten sich ab; wachsen sie an der Rückenseite dann noch weiter, so rollen sie sich an den Rändern ein und es entsteht die induplicativklappige Deckung; setzt sich dagegen die Förderung des Wachstums um, so dass die Innenseite sich mehr als die äussere vergrössert, so resultirt daraus die reduplicative Aestivation; beide finden sich an den Petalen, die erstere ausgezeichnet bei den grossblüthigen *Clematis*-Arten, die letztere bei *Cobaea*, *Solanum* etc.

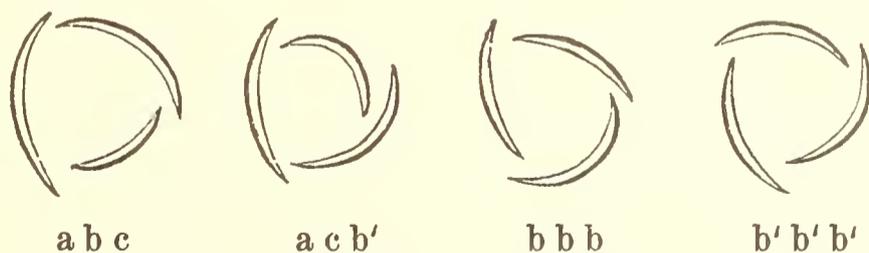
IV. Die Aestivation bei simultan angelegten Gliedern.

Diese hat nur vorzugsweise für die Blumenkronen Geltung, ist aber bei ihnen, soweit die Pflanzen asteromorph sind, recht häufig. Ich will sie wieder in 2 Formen theilen, welche von einander ganz wesentlich verschieden sind, nämlich in die imbricate und die gedrehte Deckung.

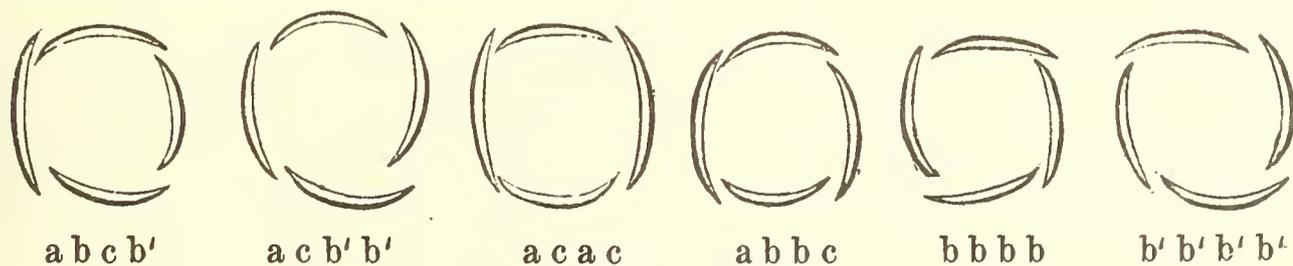
1. Die imbricate Knospenlage.

Wie bekannt, ist sie derart variabel, dass feste Gesetze darüber bis jetzt noch nicht gefunden worden sind. Es wird zunächst von Interesse sein, diejenigen Möglichkeiten ins Auge zu fassen, die überhaupt vorkommen können. Ich will zu diesem Zwecke von den zweigliedrigen Blattcyklen anfangen und allmählig bis zu den 5-gliedrigen aufsteigen. Zuerst wollen wir ein beliebig gelegenes Blattpaar, oder beliebige Blattgruppen, die zu einem durch die Vorblätter seiner Lage nach fest bestimmten Kelch nicht in Beziehung stehen, betrachten. Die beiden Blätter können gegen einander 3 verschiedene Lagen einnehmen, entweder wird nämlich das eine Blatt das andere umfassen (nach der oben angegebenen Abkürzung wird sich die Lage ausdrücken lassen durch a c), oder es wird das Paar eine rechts oder eine links gedrehte Deckung aufweisen (bei Rechtsdrehung b b, bei Linksdrehung b' b').

Haben wir nun 3 Blätter gegeneinander in Beziehung zu setzen, so sind folgende Fälle möglich:

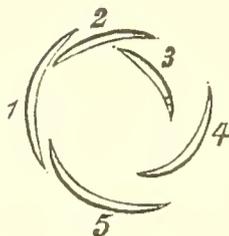


Wenn 4 Blätter zusammentreten, so können dieselben in folgenden Deckungen sich kombiniren:

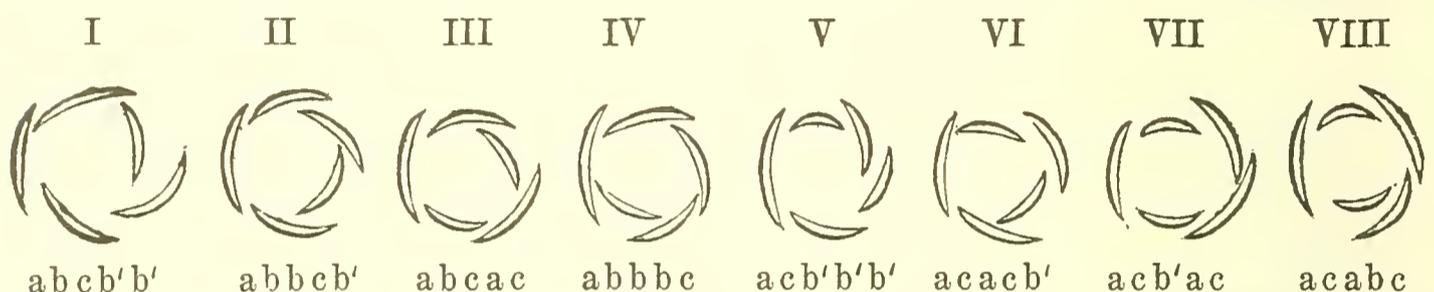


dies giebt im ganzen 6 Fälle.

Bei 5 Blättern denke ich mir zunächst 3 festliegend, z. B. 1, 2 und 5, so können 3 und 4



nur 2 verschiedene Lagen einnehmen; bei festliegendem 1 mit der Stellung a, von der wir ja mit Ausnahme der gedrehten Knospenlage immer ausgegangen sind, können aber 2 und 5 auch nur 2 verschiedene Lagen haben, nämlich 2 entweder b oder c, 5 aber entweder b' oder c; folglich sind im Ganzen 2.2.2 Fälle denkbar, sie sind folgende:



dazu würden dann noch die beiden gedrehten Aestivationen stossen. Lassen wir diese letzteren in allen Fällen vorläufig weg und ordnen wir dann die gewonnenen Resultate, so erhalten wir folgende Reihe.

Bei 2 Blättern giebt es 1 Deckung			
„ 3	„	„	2 Deckungen
„ 4	„	„	4 „
„ 5	„	„	8 „
.			.
.			.
.			.
.			.
.			.
.			.

„ n Blätter giebt es $2^{(n-2)}$ Deckungen.

In allen Fällen würde dann noch 2 hinzu zu addiren sein wegen der beiden spiraligen Aestivationen und die endgültige Formel für die Zahl der Deckungsfälle bei n Blättern, wobei das äusserste eine beliebige Stellung hat, wäre

$$2^{(n-2)} + 2.$$

Stellen wir uns nun vor, dass das Blatt, welches die a-Lage hat und desswegen als das erste des Blumenblattcyklus zu betrachten wäre, bei 2 Blättern eine doppelte, bei 3 eine 3 fache, bei 4, 5 n Blättern eine 4, 5 n fache Stellung einnehmen kann, so wäre die endgültige Zahl der Möglichkeiten für n Blätter =

$$n \cdot 2^{(n-2)} + 2$$

Diese Zahl ist jedoch etwas zu gross; es reduciren sich nämlich bereits bei 5 Blätter die 8 Fälle nach unserer obigen Betrachtungsweise auf 6; denn

III hat die Formel $abcac$ und VI hat die Formel $ac|acb'$
 VIII „ „ „ $ac|abc$ „ VII „ „ „ $acb'ac$

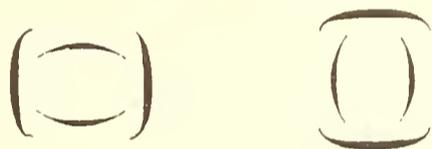
Lesen wir nun die Formel VIII von dem Strich an nach rechts und fügen die beiden vorderen Buchstaben an, so erhalten wir die Formel für III; thun wir dasselbe bei VI, so erhalten wir die Formel für VII. Eine Betrachtung der Figur lehrt uns auch, dass in der That die Diagramme in beiden Fällen gleich sind, dass wir das eine nur um $\frac{360^\circ \cdot 3}{5} = 216^\circ$ zu drehen brauchen, um das andere zu erhalten.

Die Gesamtzahl der möglichen Fälle bei pentameren Gliedern giebt also nicht

$$5 \cdot 2^{(5-2)} + 2 = 42$$

sondern nur $5 \cdot 6 + 2 = 32$.

Eine ähnliche Betrachtung ergiebt, dass auch bei tetramerem Cyclus im Ganzen 2 Fälle ausfallen, dann nämlich, wenn die Blattpaare symmetrisch gegen die Mediane vertheilt sind, also folgende Lage haben:



liegt nämlich rechts das Blatt 1 und links ganz gleich in der Stellung a das Blatt 3, so ist diese Lage nicht zu unterscheiden von der, dass Blatt 1 links liegt und Blatt 3 rechts; ganz dasselbe gilt dann, wenn Blatt 1 nach rückwärts oder nach vorwärts fällt. So erhalten wir, da sich die Verhältnisse für 2 und 3 Blätter nicht vereinfachen lassen, folgende Reihe der möglichen Deckungen:

Bei 2 Blättern giebt es im Ganzen 4 Fälle

„ 3	„	„	„	„	„	8	„
„ 4	„	„	„	„	„	16	„
„ 5	„	„	„	„	„	32	„
.
.
.
.
„ n	„	„	„	„	„	2^n	„

Ich habe nun im Laufe mehrerer Jahre bei den verschiedensten Blüten wohl über 1000 Diagramme aufgenommen und vergleichend zusammengestellt, um eine Einsicht in die Stellungsverhältnisse zu erlangen, welche in der Natur besonders häufig oder vielleicht ausschliesslich auftreten. Ich will aber, da man nur dann dem Gesetz näher

kommt, wenn man sehr viele Diagramme derselben Spezies zur Verfügung hat, nur einige wenige Beobachtungsreihen mittheilen; die übrigen sind viel unvollständiger und dienten mir eigentlich nur zur Bestätigung der erkannten Variabilität.

Ich habe zuerst alle die möglichen Fälle berücksichtigt, welche überhaupt vorkommen können; ich brachte also die Blüthe in die richtige Kelchstellung und zeichnete dann das Diagramm ab. Da ich aber bald erkannte, dass der Quirlnatur gemäss alle Blumenblätter in asteromorphen Blüthen nicht bloss gleichzeitig angelegt wurden, sondern sich auch gleichförmig entwickelten, so war sicher keines von ihnen bevorzugt, und ich habe später immer nur nach einem Blatt gesucht, welches die Lage a hatte und nun von hier aus das Diagramm entworfen.

Ich glaube, dass die Uebersichtlichkeit hierdurch wesentlich gewonnen hat und dass andererseits den Thatsachen kein besonderer Eintrag geschehen ist. Dimere Blumenkronen fand ich nicht, welche so gleichmässig sich entwickeln, dass sie imbricate Deckung zeigen; ich prüfte aber das Verhältniss zweier gleichzeitig angelegter Kelchblätter bei *Papaver alpinum*, *bracteatum* und *Meconopsis Cambrica* und fand hier alle 4 möglichen Fälle, nur dass die spiralige Deckung die seltenste war. Die 3-zähligen Blüthen untersuchte ich an den Perigonien von *Tulipa* und konnte hier dasselbe bestätigen. Zur Beobachtung der tetrameren Corollen dienten mir Cruciferen: *Cardamine pratensis*, *Aubrietia deltoidea* und *Campbelli*, *Lunaria rediviva*, und zwar zeigte mir *Cardamine pratensis* die Fälle

a b b c a b c b' a c b' b' b b b b

die übrigen drei wiesen mir auch noch a b c b' und b' b' b' b' auf. Ich unterlasse es hier die numerischen Werthe anzugeben, weil die Zahl der Beobachtungen zu gering war, um eine bestimmte Relation in der Häufigkeit erkennen zu lassen.

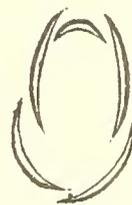
Dies soll nun bei den 5-gliedrigen Corollen in etwas ausgedehnterem Masse geschehen. Gerade sie waren der Ausgangspunkt meines Gedankenganges gewesen, an ihnen war mir die grosse Mannigfaltigkeit der Deckungen aufgefallen, sie hatte ich desswegen zur besonderen Berücksichtigung herangezogen. Ich zeichnete von folgenden Arten Diagramme auf. Von *Primula elatior* und *officinalis* (232), *Saxifraga crassifolia* (194), *Nonnea lutea* (69), *Pirus floribunda* (39), *Caccinia glauca* (38), *Prunus Chiasa* (33), *Geranium phaeum* (24), *Amygdalus communis* (22), von *Rhododendron ponticum*, *Ranunculus bulbosus*, *Pyrenaicus*, *Villarsii*, *Pirus communis*, *Cydonia Japonica*, *Geum rivale*, *Ramondia Pyrenaica* und *Serbica* je ungefähr 20; von anderen Pflanzen noch weniger. Bei *Primula elatior* fand ich, indem ich bei den Aufzeichnungen noch die normale Kelchstellung festgehalten hatte und das

erste Blumenblatt von der entsprechenden Stelle aus rechnet, mit 2 Ausnahmen die ganze Reihe der oben berechneten Fälle.

Anstatt das ganze weitläufige Material in Tabellen mitzutheilen, will ich mich auf die 3 Arten beschränken, für welche ich die meisten Beobachtungen besitze: *Primula elatior*, *Saxifraga crassifolia*, *Nonnea lutea*.

	<i>Primula elatior</i>		<i>Saxifraga crassifolia</i>		<i>Nonnea lutea</i>	
		pCt.		pCt.		pCt.
I. Fall abcb'b' . .	28	16	35	18	20	28
II. „ abbc'b' . .	30	17	36	18	10	14
III. „ abcac . . .	35	20	33	17	10	14
IV. „ abbbc . . .	28	16	28	14	10	14
V. „ acb'b'b' . .	24	13,5	21	11	10	14
VI. „ acacb' . . .	22	12,5	33	17	11	14
VII. „ bbbbb . . .	3	2	3	2	1	1
VIII. „ b'b'b'b'b' .	5	3	5	3	vac.	
Summa . . .	175		194		72	

Aus dieser Tabelle ersieht man zunächst, dass von einer Constanz in der Deckung der Blüten keine Rede sein kann, da alle nur denkbaren Fälle der Deckung auch beobachtet worden sind, nur das negative Resultat erwächst daraus evident, dass die Neigung zur gedrehten Knospenlage selten ist. Wenn wir diese eliminieren und denjenigen Deckungen zuschlagen, welchen sie zunächst verwandt sind, so wird die Vertheilung eine noch regelmässiger. Der rechts gedrehten Deckung b b b b b ist nämlich zunächst verwandt der IV. Fall a b b b c und der links gedrehten b' b' b' b' b' der V. Fall a c b' b' b'; übertragen wir die Zahlen auf die respectiven Relationen, so wächst bei *Primula elatior* der Prozentsatz von Fall V von $13\frac{1}{2}$ auf $16\frac{1}{2}$ und von Fall IV von 16 auf 18; bei *Saxifraga crassifolia* aber der V. von 11 auf 14 und IV. von 14 auf 16; besonders in der letzten Reihe sehen wir die Ausgleichungszahl $16\frac{2}{3}$ dann nahezu in allen Fällen erreicht. Auffallend ist bei *Nonnea lutea* die beträchtliche Abweichung von der Norm beim I. Fall. Indess ist auch diese Abnormität nicht schwierig zu erklären. Denken wir uns nämlich das Blatt mit der Lage a rechts oben, so haben wir die typische absteigende Präfloration der Labiatenblüthe. Nun sind die Boragineen ja zunächst mit den Labiaten verwandt: sie zeigen auch diese Annäherung in der zuweilen auftretenden Zygomorphie. Ich glaube sicher, dass diese Neigung zur bilateralsymmetrischen Ausbildung in der



normal asteromorphen *Nonneablüthe* gerade durch die relative Häufigkeit dieser Aestivation ihren Ausdruck findet.

Wenn nun die Resultate über die Verhältnisse der Deckung auch immer noch nicht die gewünschte Uebereinstimmung zeigen, so liegt meiner Meinung nach die Sache darin, dass die Zahl der Beobachtungen noch nicht genügend gross ist. Als ich über ein noch geringes Zahlenmaterial verfügte, waren die Abstände unter einander noch wesentlich grösser; je mehr ich untersuchte, desto mehr schwanden die Differenzen in direktem Verhältniss; gerade die Stetigkeit in der Verminderung der Unterschiede ist mir ein Beweis, dass man bei weiteren Beobachtungen zu demjenigen Resultate gelangen wird, welches ich vermuthe: dass nämlich, abgesehen von den wenigen gedrehten Praeflorationen, eine Verschiedenheit in der Häufigkeit der Deckungen nicht besteht. Und diese kann auch aus allgemeinen Erwägungen nicht vorhanden sein: wenn, was sicher ist, die einzelnen Petalenprimordien, ihrer Wirtelnatur entsprechend, alle zu gleicher Zeit in einer Kreisperipherie angelegt werden, wenn sie alle gleichförmig an Grösse zunehmen, welches soll dann in irgend einer Weise das bezorzugte sein? Sie setzen sich eben alle so gut wie es geht unter einander ins Gleichgewicht und die Folge davon ist, dass alle diejenigen Fälle, welche überhaupt gedacht werden können, auch auftreten müssen. Das gleiche gilt von den Bedenklichkeiten, die Eichler über die Aestivation der Sepalen von *Ribes* äussert. Dass die Kelche nach $\frac{2}{5}$ Stellung in normaler Weise bei den Ribesiaceen angelegt werden, hat Payer nachgewiesen. Dadurch aber, dass sie vor der gegenseitigen Deckung in die Höhe gehoben werden und so in einen Kreis rücken, wird ganz dieselbe Sachlage hervorgerufen wie bei den nach der Quirlstellung angelegten Petalen. Es müssen dadurch ebenso viele Fälle der Deckung zu erwarten sein wie dort also 32, und so haben wir bei unserer Voraussetzung weder nöthig Metatopieen, noch Veränderungen der Prothese anzunehmen. Dass bei allen diesen Beobachtungen die gedrehte Knospenlage so äusserst selten gefunden wird, hat ihren Grund in Verhältnissen, die aus dem folgenden Abschnitte klar werden dürften.

Was von den Petalen und Kelchabschnitten mit variabel imbrikater Knospenlage gilt, bezieht sich auch auf andere Organe pentamerer Blüten, wenn diese den Bedingungen genügen, unter welchen jene Aestivation entsteht. So habe ich eine gleich mannigfaltige Deckung bei den dreieckigen apikalen Anhängseln der cucullaten, klappig deckenden Petalen von *Theobroma* gefunden; ebenso beobachtet man dieselbe Erscheinung bei den Staubgefässanhängsel von *Viola*.

Complicirtere Cyklen als die pentameren habe ich nicht untersucht, einmal, weil die Blüten mit vielzähligen Quirlen selten sind und dann, weil wir andere Verhältnisse auch bei ihnen nicht finden werden.

Was die polymeren Blüten mit spiraliger Anlage der einzelnen

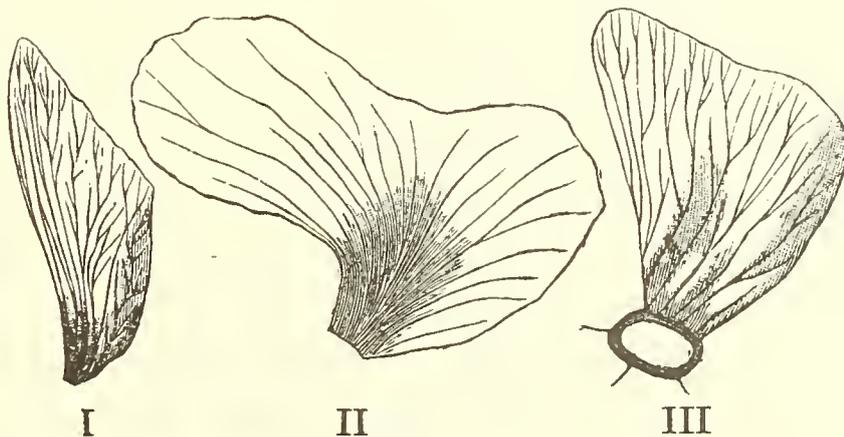
Phyllome anbetrifft, also diejenigen aus der Gruppe der *Aphanocyclicae*, so habe ich diese leider noch nicht untersucht: nur von *Calycanthus* habe ich notirt, dass die äusseren Blätter meistens die Lage a besitzen; diejenigen Glieder, welche auf den nächsten Umlauf der Spirale überleiten, haben meist die Lage b bei rechtsumläufiger Spirale; im übrigen finden sich diese Blätter an verschiedenen Stellen des Blüthenumfangs.

2. Die gedrehte Knospenlage.

Unter den Familien, welche durch asteromorphe Blüten ausgezeichnet sind, giebt es eine ganze Reihe, die stets in den Petalen gedrehte Knospenlage zeigen. In gewissen Gruppen solcher Pflanzencomplexe ist sie so ausnahmslos entwickelt, dass man eine ganze Ordnung mit dem Namen *Contorten* belegt hat. Hier habe ich z. B. bei den *Gentianeen* und *Apocyneen* niemals eine Abweichung gesehen. In der Ordnung der *Columniferen* ist die contorte Aestivation der Petalen ebenso die Regel, wie die valvate Knospenlage der Kelche; allerdings finden sich bei einzelnen *Malvaceen* gelegentlich imbricate Deckungen und bei gewissen *Tiliaceen* kann man die Anfänge zur klappigen Deckung der Petalen bemerken. Im Ganzen aber sind solche Fälle höchst unwesentliche Ausnahmen. Man muss also diese stets wiederkehrende contorte Deckung als typische, von der zufälligen, welche fast ebenso selten unter den Blüten mit normal imbricater Deckung sich beobachten lässt, unterscheiden.

Die Richtung der Drehung ist beiderseitig, sie kann ebensowohl rechts- wie linksläufig sein; in Blütenständen mit cymöser Ausbildung setzt sie bei den aufeinander folgenden Blüten oft abwechselnd aus der einen Drehung in die andere um.

Wenn man die Blumenblätter solcher contorten Blüten untersucht; so fällt sogleich der Umstand auf, dass sie nicht bilateral-symmetrisch sind, sondern dass die eine Seite des Blattes gefördertes Wachstum zeigt. Von Fall zu Fall finden sich Angaben über diese Schiefe der Petalen, so z. B. erwähnt sie *Wydler* bei *Malva* und fügt hinzu, dass die grössere Seite die gedeckte ist; auf die Allgemeinheit dieser Erscheinung ist bis jetzt aber noch nicht hingewiesen worden.



Ich bin der Frage, welche Seite des Blumenblattes die grössere sei, auch näher getreten. Hier finden sich nun sehr mannigfaltige Verhältnisse; I. ist das Blumenblatt von einer *Kielmeyera*, II. von *Vinca*, III. von einer *Dombeya*; sie stammen alle aus rechts gedrehten Blüten, also die gedeckte Seite ist in allen Fällen die linke. Nun ist es offenbar, dass bei I die vorgezogene Seite die linke ist, in II und III aber ist die vergrösserte die rechte. Demnach sind, wie es scheint 2 Modifikationen zu unterscheiden: solche gedrehte Knospenlagen, bei denen die Seite mit gefördertem Wachsthum die rechte und solche, bei denen sie die linke ist. Die Sache ändert sich aber sogleich, wenn wir das Blatt in 2 Stücke zerlegen dadurch, dass wir die Spitze d. h. den von der Basis am weitesten entfernten Punkt mit der Mitte der Basis verbinden, dann fällt die grössere Hälfte stets auf die rechte Seite. — Diese Spitze ist aber vom ersten Anfang an, wie ich entwicklungs-geschichtlich an *Malva*, *Hibiscus*, *Abutilon* gefunden habe, stets excentrisch nach links gewendet; da nun kein Theil des äusseren Umfangs sich während des Wachsthums des Blattes über die einmal angelegte Spitze erhebt, so geht daraus hervor, dass in allen Fällen von rechtsgedrehter Knospenlage die Förderung des Wachsthums auf der rechten Seite liegt. In der That zeigen auch die successiven Alters-Zustände der Knospen von Malvaceen die entsprechenden Bilder.

Die Richtigkeit dieser Betrachtung vorausgesetzt, muss bei Blüten mit contorter Knospenlage eine Verschiebung der Petaleninsertion im Sinne der Drehung nachzuweisen sein und zwar wird die Grösse der Verschiebung eine Funktion sein von dem Increment auf der deckenden Seite, nicht von der Schiefe der Petalen an sich; also der grosse Lappen auf der gedeckten Seite von *Kielmeyera* wird dabei gar nicht in Betracht kommen und die Petalen dieser Gattung werden unter Umständen viel weniger aus ihrer ursprünglichen Ansatzstelle verschoben sein, wie die eines weniger schiefen Blumenblattes. Ich konnte diese Deviation am deutlichsten nachweisen bei *Dombeya*, aber auch *Kielmeyera*, *Nerium*, *Vinca* liessen sie scharf erkennen. Bei *Hermannia* bildet sich am Grunde des Petalums, welches im fertigen Zustande sehr auffallend gedreht ist ein Nagel mit einem Mittelnerv aus; dieser läuft nun nicht in die Kelchbucht aus, sondern er trifft je nach der Drehung ein wenig rechts oder links seitlich die Ränder der Sepalen.

Wenn nun auch konstatirt worden ist, dass bei gedrehter Korolle eine Wachsthums-Förderung des Blumenblattes im Sinne der Drehung stattfindet; so genügt dieselbe doch nicht, um die contorte Knospenlage mechanisch zu erklären. Es tritt doch durch diese einseitige Vergrösserung nichts anderes ein, als dass die Berührungsstelle des Zusammenstosses zweier Blumenblätter nach rechts oder nach links je nach der rechten oder linken Drehung verlegt wird; an diesem Orte müsste sich dann dasselbe Spiel wiederholen, welches wir bei der im-

brikaten Aestivation beobachteten. Man muss vielmehr nothwendigerweise voraussetzen, dass diese Vermehrung des Wachstums sich auch auf die weiter central gelegenen Regionen der Blüthe fortsetzt. Schröder¹⁾ hat aber bereits in seiner Arbeit über das Malvaceen-Androeceum klar und deutlich die Thatsache ausgesprochen, dass „die tangentielle Zunahme der wachsenden Staminalhöcker sich nicht gleichmässig auf den Umfang vertheilt, sondern in den zehn zwischen Kelch- und Staminalhöckerinterstitien liegenden Sektoren abwechselnd grösser und kleiner ist.“ Die schematische Fig. 12 auf Tafel III giebt darüber einen graphischen Ausdruck. Das ist aber gerade der Umstand, welcher für die mechanische Erklärung der contorten Aestivation gebraucht wird. Durch dieses geförderte Wachstum im Sinne der Drehung erhält das Petalum eine schiefe Stellung, derzufolge die äussere Hälfte über die innere des nächstfolgenden hinweggehoben wird. Wächst dasselbe nun weiter nach beiden Richtungen, so schiebt es sich mit der geförderten Seite über das andere hinweg. Ich habe an *Abutilon* und *Malva* dieselben Bilder wie sie Schröder für *Sida* abzeichnet, gesehen; und werde später bei geeignetem Material prüfen, wie weit diese Thatsache auch für andere Pflanzen mit gedrehter Knospenlage Geltung hat.

Die gewonnenen Resultate können kurz durch folgende Sätze ausgedrückt werden:

1. Gegenseitige Deckung von Blütenblättern findet nur statt, wenn die grösste Breite der Blätter grösser ist als der Umfang der Knospe in der Höhe, wo dieselbe stattfinden kann, dividirt durch die Zahl der Blätter.

2. Es giebt konstante und inkonstante Deckungen.

A) Die ersteren sind diejenigen, bei welchen entweder alle Glieder des Cyclus dieselbe Lage haben, oder bei denen die korrespondirenden Glieder gleichsinnig orientiert sind.

Hierher gehören:

a) Die isotropen Deckungen: alle Glieder haben die gleiche Lage.

α) die valvate Deckung, hervorgebracht bei simultan oder succedan angelegten Gliedern durch gefördertes Wachstum der äusseren oder inneren Oberfläche,

β) die contorte Deckung, hervorgerufen durch rhythmische Ab- und Zunahme der Wachstumsenergie in aliquoten Theilen des Blütenbodens.

b) Die anisotropen Deckungen: die einzelnen Glieder haben theilweise verschiedene Lage. Sie werden bedingt durch succedane Anlage der Glieder und dieser entsprechende Vergrösserung derselben. (Quincunciale, auf- und absteigende, decussierte Deckung.)

1) Jahrb. des Berliner botan. Gartens. II. 156.

- B) Die inkonstante Deckung, bei welcher die Blätter verschieden gelagert sind, ist die imbricate; ihre Ursache liegt in der simultanen Entstehung der Glieder und ihrem gleichförmigen Wachstum.

9. E. Bachmann: Botanisch-chemische Untersuchungen über Pilzfarbstoffe.

Eingegangen am 19. Februar 1886.

Auf Grund einer mehrjährigen Beschäftigung mit den Farbstoffen der Pilze (ausschliesslich der Bakterien) werde ich demnächst als wissenschaftliche Beilage zum Schulprogramm des Realgymnasiums zu Plauen i. V. eine Arbeit publiziren, aus welcher ich einige Resultate von allgemeiner Bedeutung herausgreifen und für diese Berichte als vorläufige Mittheilung zusammenstellen möchte. Meine Untersuchungen waren theils botanisch-mikroskopische, theils chemisch-spektroskopische. Einerseits habe ich die Frage zu beantworten gesucht, in welchem Theil der Pilzzelle die färbende Substanz ihren Sitz hat und woran sie mikrochemisch zu erkennen ist, andererseits, ob die Classe der Pilze, gleich anderen Abtheilungen des Pflanzenreichs, Farbstoffe von allgemeiner Verbreitung besitzt, ob sie vielleicht sogar das eine oder andere Pigment mit den chlorophyllführenden Pflanzen gemein hat.

Eine Zusammenstellung alles dessen, was bisher durch mikroskopische Untersuchung der Pilze über deren Farbstoffe bekannt geworden ist, findet sich in de Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Das Resultat zu dem der Verfasser dieses berühmten Werkes kommt, lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass die den Pilzen eigenen Pigmente, wenn nicht ausschliesslich, so doch ganz vorherrschend entweder Inhaltsbestandtheile bilden oder in die Membranen eingelagert sind. Im ersten Falle sind sie, wie die Sporen der Rostpilze zeigen, an Fette oder fettähnliche Inhaltskörper gebunden. Dieser Satz bedarf jedoch in mehrfacher Hinsicht einer Vervollständigung, denn 1. rührt die charakteristische Färbung einiger Pilze von einem Excret her, welches nicht in, sondern auf der Zelloberfläche zur Ablagerung ge-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [4](#)

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

Artikel/Article: [Die Aestivation der Blüten und ihre mechanischen Ursachen. 53-68](#)