

Mittheilungen.

I. L. J. Čelakovský: Ueber die Emporhebung von Achselsprossen.

Mit einem Holzschnitt.

Eingegangen am 8. Januar 1900.

Nachdem SCHUMANN in diesen Berichten, Bd. X, 1892, das Phänomen der sogenannten angewachsenen, d. h. über ein nachfolgendes, event. auch ein zweit- und drittfolgendes Blatt aus der Blattachsel emporgehobenen Blütenstände bei den Borragineen besprochen und erklärt hatte, gab KOLKWITZ im Bd. XIII dieser Berichte 1895 eine wesentlich verschiedene Erklärung dieser Verschiebung ab. Mir war es gleich beim Durchlesen der letzteren Mittheilung klar, dass die darin enthaltene Darstellung des Vorgangs auf einer unhaltbaren Voraussetzung beruht, doch hielt ich mit meinem Urtheil zurück in der Erwartung, dass SCHUMANN, den die Sache näher anging, gelegentlich darauf zurückkommen und seine im Wesentlichen richtige Auffassung des Vorgangs vertheidigen würde, was dieser denn auch in seinen neuesten „Morphologischen Studien“ II, 1899 gethan hat. Er schloss an letzterem Orte seine Ausführungen mit dem Ausspruch, dass die von KOLKWITZ gegebene Analyse nicht bloss äusserst complicirt, sondern auch fehlerhaft sei. Hierauf hat KOLKWITZ neuerdings im Bd. XVII (1899) dieser Berichte in einer Apologie seiner Ansicht geantwortet: „Nein, sie (die Analyse) ist leichtverständlich für Jedermann und vollkommen logisch.“

Es sei mir nunmehr gestattet, zur Klärung der Sachlage auch meinerseits einen Beitrag zu diesem Thema zu liefern, da ich zu der Darstellung von SCHUMANN, der ich in merito zustimme, auch die letzte Mittheilung von KOLKWITZ berücksichtigend, mehreres zu bemerken habe.

Die Entwicklungsgeschichte hat zwei für die ganze Frage entscheidende Thatsachen an's Licht gebracht: 1. dass, wie beide Autoren übereinstimmend gefunden haben, die erste uhrglasförmig gewölbte Anlage des betreffenden Achselsprosses (von *Symphytum* und von *Anchusa italica*) direct über der oberen Insertion des Tragblattes sich hervorwölbt, so dass zwischen ihrer Basis und dem Tragblatt gar kein freier Theil der Mutteraxe besteht, sondern dass

nur eine mathematische Linie, im Längsdurchschnitt der Scheitelpunkt eines sehr spitzen Trennungswinkels beide scheidet, und 2., dass diese Anlage, wie noch besonders SCHUMANN hervorgehoben (siehe Bd. X dieser Berichte, S. 65, Fig. 2 und 3), ein relativ grosses Stück des Kegelmantels in Anspruch nimmt, so dass sie mit hohem (in der Richtung der Hauptaxe langgestrecktem) Fussstück dem Kegel aufsitzt und mit ihrer oberen Insertion über die Insertion des nächsten, eventuell auch zweit- oder drittnächsten Blattes der Hauptaxe von Anfang an hinaufreicht.

Aus diesen beiden Thatsachen ergibt sich mit Nothwendigkeit Folgendes: Aus der ersteren Thatsache folgt, dass, wenn zwischen Achselspross und Tragblatt eine intercalare Zone entstehen soll, dies nur in der Weise geschehen könnte, dass 1. die Basis des Blattes an seiner oberen Insertionslinie, dem longitudinalen Wachsthum des Innengewebes der Axe an dieser Stelle folgend, (zu einer aufsteigenden Blattspur) emporgezogen würde und dass sie somit die Oberfläche jener intercalaren Stengelzone bekleiden würde, oder 2. dass ein gegen das Tragblatt schauender Basaltheil der Sprossanlage, dem inneren Wachsthum der Mutteraxe entsprechend, sich entlang derselben so strecken würde, dass, wie SCHUMANN sich ausgedrückt hat, von der Sprossanlage „gewissermassen auf dem Vegetationskegel ein besonders gekennzeichnetes Gewebestück aufgelegt wird“. Eventuell könnte auch beides zugleich stattfinden und zur Bildung der intercalaren Zone beitragen. Thatsächlich findet die zweite Eventualität statt; denn es wird dadurch, um wieder SCHUMANN's Worte zu gebrauchen, „ein Streif erzeugt, der von der Inflorescenz bis in die Blattachsel herabläuft und der immer als ein Wegweiser dafür benutzt wurde, um den scheinbar aus der Ordnung heraustretenden Seitenstrahl wieder für diese Blattachsel einzufangen.“ Ich nenne diesen Streif (analog der Blattspur) die herablaufende Spur des emporgehobenen oder — in der Sprache der comparativen Morphologie zu reden — des der Mutteraxe congenital angewachsenen Achselsprosses („Lateralstrahls“).

Aus der zweiten Thatsache in Verbindung mit der ersten ergibt sich ebenso einfach, dass zur Emporhebung der axillären Inflorescenz über das nächste Blatt oder noch ein bis zwei weitere Blätter ein ringsum gleichmässiges Längenwachsthum der Mutteraxe vollkommen genügt. Es bedarf dann keiner an sich nicht sehr wahrscheinlichen Hypothese von wellenförmig gebogenen Wachsthumzonen.

Da die longitudinalen Distanzen der auf einander in der genetischen Spirale folgenden Blattanlagen anfangs sehr gering sind, und der Achselspross nach SCHUMANN gleich über dem jüngsten Blatt angelegt wird, so braucht der sich mit der Mutteraxe streckende Basaltheil der Achselsprossanlage zur Zeit der eintretenden Streckung

gar nicht gross zu sein, um von Anfang an über das nächste bis drittnächste Blatt zu reichen und sich dann beliebig lang auszu dehnen.

KOLKWITZ geht dagegen von dem Grundsatz aus, dass die erste höckerförmige Anlage des Seitensprosses ein morphologisch einheitliches Gebilde ist, welches in seiner Gesamtheit zum Seitenspross auswächst. Aus seiner Fig. 3 bei Blatt 18, Taf. XXII dieser Berichte XIII, ergebe sich ganz klar, dass das Primordium wirklich in toto zum Seitentrieb auswächst. Würde die intercalare Zone zwischen Spross und Tragblatt aus der Basis des Sprosses gebildet, so wäre die erste uhrglasförmig hervorgewölbte Anlage morphologisch nicht einheitlich, da sich der Spross nur aus dem oberen Theile der Anlage, aus dessen unterem Theile aber ein Streifen der Mutteraxe entwickeln würde. Dieses Schicksal wäre nach der Meinung des Autors ungewöhnlich und unwahrscheinlich. Da nun das Primordium unmittelbar ohne den geringsten axilen Zwischenraum dem Tragblatt angrenzt, so folge aus der morphologischen Einheit des Primordiums, dass die Grenzlinie zwischen demselben und dem Tragblatt, nach Innen fortgesetzt, es ist, aus welcher sich durch Wachstum die intercalare Zone entwickelt. Diese kann aber, weil das folgende Blatt höher steht als die untere Insertion der Sprossanlage, nicht horizontal geradlinig, sondern muss wellenförmig verbogen verlaufen.

Das ergibt sich in der That ganz logisch aus der Prämisse der morphologischen Einheit des bis zum Tragblatt herabreichenden Primordiums, wenn dieses im Ganzen emporgehoben werden soll. Wenn die Prämisse richtig ist, so muss auch die Folgerung richtig sein.

Allein man muss gegen letztere einwenden — und SCHUMANN hat dies bereits gethan —, dass die Grenzlinie zwischen Tragblatt und Axillarprimordium eben nur eine blosse mathematische Linie (der Längsschnitt in KOLKWITZ's eigenen Figuren 2 und 3, diese Berichte XIII, ein blosser mathematischer Punkt) ist, aus der nimmermehr eine messbare Flächenzone entstehen kann, welcher Einwurf durch die Argumentirung der KOLKWITZ'schen Erwiderung (diese Berichte XVII, S. 382) nicht beseitigt wird. Denn man kann die Durchschnittsfigur 2 der KOLKWITZ'schen Tafel noch so sehr vergrössern, so wird der Punkt immer nur ein Punkt bleiben, die Grenzlinie immer nur eine Linie, in der nicht einmal für eine Zellhöhe Raum ist, und doch ist es sicher, dass das Längenwachstum des Stengels nicht bloss in einzelnen Zellschichten stattfindet. Da nun die Folgerung offenbar unmöglich ist, so muss die Prämisse unrichtig sein, d. h. der primäre Höcker kann nicht im Ganzen emporgehoben werden. Solche sich unmittelbar berührenden jugendlichen Organe könnten, wie KOLKWITZ richtig sagt, auf diese Weise nicht

aus einander rücken, oder die verlangte morphologische Einheit des Höckers wäre im obigen Sinne nicht vorhanden.

KOLKWITZ sagt überdies in seiner ersten Mittheilung: „Bei *Symphytum officinale* begegnet man also denselben Verhältnissen wie bei den übrigen Pflanzen: die jungen Anlagen der Blätter entwickeln sich ihrem ganzen Umfange nach zu Blättern, die jungen Anlagen der Seitensprosse in toto zu Axillarzweigen.“

Damit ist aber, was die Blätter betrifft, ein unter den Botanikern sehr verbreitetes und doch für die richtige morphologische Erkenntniss sehr schädliches, irriges Vorurtheil ausgesprochen. Schon HOFMEISTER hat gelehrt, dass sehr allgemein die sich streckenden Internodien des Stengels von den unteren Basaltheilen der ersten Blattanlagen berindet werden, dass also die Berindung des Stengels eigentlich von den Blättern ausgeht¹⁾. Dies hat STENZEL²⁾ zu einer Art Erwiderung veranlasst, in welcher er die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zwar zugab, aber die Ansicht zu begründen suchte, das Blattprimordium sei noch nicht Blatt, sondern ein noch unbestimmtes Gebilde, dessen grösster Theil zwar zum Blatt sich entwickelt, dessen Basis aber für den Stengel bestimmt ist und ihm wieder zufällt. Man kann dem in praxi unbedenklich zustimmen. Da haben wir also ein solches „nicht einheitliches“ Gebilde, ein Gebilde, welches sich keineswegs in toto zum Blatt entwickelt.

Es scheint, dass die jüngere Generation der Botaniker es nicht für nöthig hält, die ältere Litteratur zu berücksichtigen, sonst könnten nicht längst widerlegte Ansichten immer wieder von Neuem auftauchen. Und HOFMEISTER war doch ein Entwicklungsforscher ersten Ranges, der von denen, die für ihre morphologischen Anschauungen nur die Entwicklungsgeschichte berücksichtigen, nicht ignorirt werden sollte. Das Lehrbuch von SACHS, aus dem die jüngeren Generationen

1) Flora XLVI, 1863, S. 173, wo es heisst: „Die Entwicklungsgeschichte stellt es für die unendliche Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen von den Charen aufwärts ausser Zweifel, dass eine Berindung des Stengels von den Basen der jüngsten Blätter ausgeht. Die Interfoliarstücke entwickelter Stengel, mögen sie auch nach späterer Vermehrung und Dehnung ihrer Zellen in Richtung der Länge noch so sehr gestreckt sein, noch so scharf von den Blättern gesondert erscheinen, — sie bestehen gleichwohl bei der grossen Masse der beblätterten Pflanzen in ihren äusseren Schichten aus Geweben, die ursprünglich Theile der dicht gedrängten Blätter waren.“ HOFMEISTER verweist dazu auf SPRING (Lycopodiaceen) und auf seine Vergleichenden Untersuchungen S. 90. Er bemerkt weiter, es müsse unter solchen Umständen als ein Gegenstand von sehr untergeordneter Wichtigkeit gelten, ob die Adventivknospe eines Farns am Blattkissen (*Nephrolepis*, *Aspidium cristatum*) oder am Wedelstiel steht (*Aspidium filix mas*). In beiden Fällen sei sie eine Sprossung des Blattes, und es könne nicht befremden, wenn beide Fälle an derselben Pflanze neben einander vorkommen, wie bei *Aspidium spinulosum*.

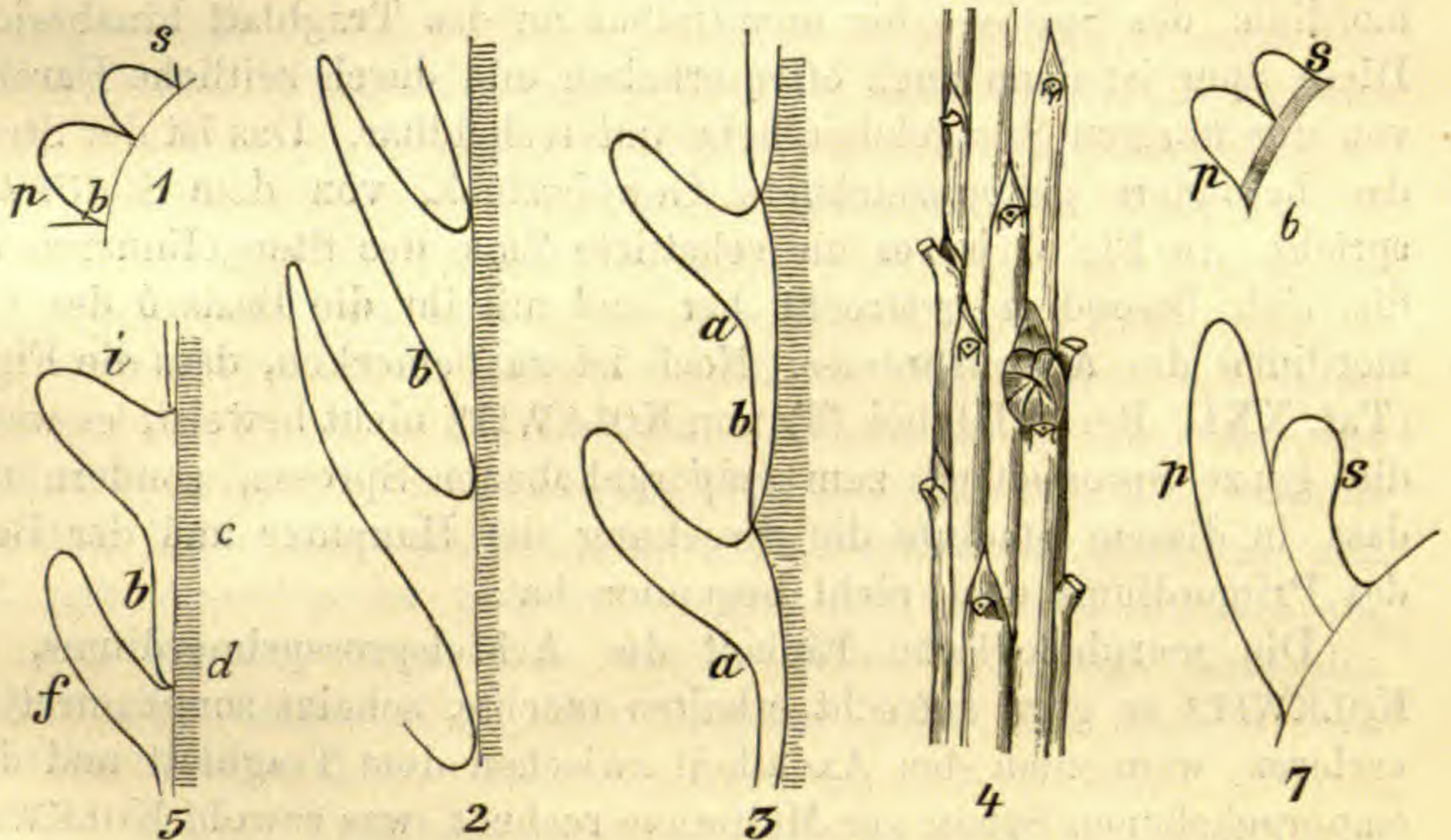
2) Flora 1864: Betrachtungen über die Grenze zwischen Blatt und Stamm.

hauptsächlich ihre erste Belehrung schöpfen, enthält über diesen Gegenstand freilich nichts weiter als eine kurze, ohne Kenntniss der vorausgegangenen Litteratur kaum verständliche Fussnote (IV. Aufl. S. 159), dass der Verfasser bei *Chara* wie bei den Moosen und überall die Rinde als ursprünglich zum Stamm und nicht zum Blatt gehörend betrachte.

Dass thatsächlich, wenn die ersten Blätteranlagen lückenlos dicht über einander, so wie der Achselspross von *Symphytum* dicht über seinem Tragblatt, angelegt werden, die intercalirten Stengelzonen nur aus den Basaltheilen dieser Höckeranlagen hervorgehen können, hervorgehen müssen, wie das nach HOFMEISTER's Ausspruch jeder gelungene Längsdurchschnitt durch eine reichblättrige, in der Entwicklung begriffene Stengelknospe sehen lässt, zeigen die Fig. 1 bis 3. In Fig. 1 stehen die Blattprimordien, einen ganz spitzen Winkel mit einander bildend, über einander, die Stengelglieder sind nach SCHLEIDEN's Terminologie gänzlich unentwickelt. Auf Sprossen mit dauernd unentwickelten Stengelgliedern bleibt dies Verhältniss erhalten, nur vergrössert sich im Durchschnitt das Blatt, insbesondere die Blattbasis, indem in gleichem Maasse das innere Gewebe des Stengels in die Länge und auch im Umfange wächst. Anders wird schon die Sache, wenn nur das Fussstück des Blatthöckers mit dem sich streckenden inneren Stengelgewebe sich weit mehr in die Länge zieht, als sonst das Primordium sich verdickt, wie Fig. 2 zeigt und wie man es bei manchen Coniferen, ausgezeichnet z. B. bei der *Cryptomeria japonica*, sehen kann. Hier kann man schon einigermaßen zweifeln, ob man den gestreckten Basaltheil zum Stengel oder noch zum Blatte rechnen soll. Rechnet man ihn noch zum Blatt, was für die Anschauung das natürlichste ist, so hat der Stengel keine entwickelten (freien) Stengelglieder, da er ganz von den Blättern bedeckt ist, wiewohl er sich bedeutend gestreckt hat und die oberen Blattinsertionen sich von einander weit entfernt haben. Wollte man aber die gestreckten Basen zum Stengel rechnen, so würde der Stengel sonderbar gezähnt sein und zwischen seinen Zähnen und den Blättern wäre nicht einmal eine approximative Grenze zu setzen. Entwickelte Stengelglieder endlich entstehen, wenn die abwärts gelegene Basis der Primordien sich derart streckt, dass sie mit der Stengelaxe ungefähr parallel läuft, was dadurch herbeigeführt wird, dass der sich streckende Stengeltheil, zwischen der oberen Insertion des Blattes und der des darunter gelegenen Blattes zugleich nach abwärts mehr in die Dicke wächst als nach aufwärts, so dass z. B. die in Fig. 1 zur Stengeloberfläche stark geneigte Strecke *b* (bis etwa zu dem Punkte) in Fig. 3 zu einer senkrecht geraden wird. Durch den bei *a* (Fig. 3) entstandenen Winkel oder Bug markirt sich eine mehr oder weniger deutliche Grenze zwischen dem definitiven Blatt und dem von der

Blattspur berindeten Stengelglied. Der ursprüngliche Blatthöcker wird also nicht im vollen Umfange zum Blatt, sondern giebt eine absteigende Blattspur an die Centralaxe ab, aus der er durch die erste Vorwölbung (erste Periblemtheilungen im „Axenscheitel“) hervorgegangen ist.

Die absteigenden Blattspuren, die aus den Basen der Blattprimordien hervorgegangen sind, werden manchmal, so bereits bei den Lycopodien und Coniferen (unter diesen z. B. ausgezeichnet bei der Fichte, weniger schön bei der Tanne) als sogenannte Blattkissen ausgebildet, zwischen denen tiefere Furchen verlaufen (Fig. 4, Fichte). In anderen Fällen erscheinen sie weniger markirt, aber doch durch von den Blatträndern herablaufende erhabene Linien, Kanten und bei herablaufenden Blättern durch den Blattrand fortsetzende Blattflügel abgegrenzt¹⁾, in noch anderen Fällen umgeben sie als eine



continuirliche, nicht durch entsprechende Furchen oder Linien abgetheilte Rindenschicht den Stengel, der dann stielrund erscheint.

Nicht verschwiegen soll werden, dass es auch Fälle giebt, wo die Blattprimordien von Anfang an durch deutliche Zwischenräume der Centralaxe getrennt angelegt werden, wo also eine Bildung von Blattspuren bei der Streckung der Stengelglieder nicht gerade nöthig wäre, dann aber müsste die Streckung gerade nur in diesen Zonen

1) Wenn also KOLKWITZ meint (Ber. XIII, S. 281, Anm. 1), dass die am Stengel von *Symphytum* herablaufenden Flügel nicht zum Blatt gehören, weil sie nicht aus dem Primordium desselben hervorgehen, sondern Stengelflügel sind, die sich nur an das Blatt anschliessen, so halte ich das nicht für richtig, obwohl ich hier die Entwicklung nicht studirt habe. Sie gehören ohne Zweifel zur Blattspur, welche aus der Basis des Primordiums hervorgeht.

stattfinden, was aber doch nicht oder selten vorzukommen scheint, indem auch dann innen vom Fusstheil des Primordiums Längenwachsthum der Axe stattfindet, wodurch Blattspuren gebildet werden müssen.

Hiernach ist die Vorstellung, die KOLKWITZ mit dem Auseinanderücken zweier dicht über einander angelegten Blattwirtel, z. B. von *Hippuris*, gemäss der Fig. 7 und 8 seiner Tafel XXII in Ber. XIII verbindet, nicht richtig. Denn da die Basen der Blätter des Quirls sich strecken und das ihnen gemeinsame Internodium berinden, so bedarf es keiner wellenförmigen intercalaren Zonen.

Genau derselbe Vorgang, der die Bildung der Blattspuren bewirkt, kann auch eine Achselknospenanlage betreffen, wenn sich der Stengeltheil, den die Insertionsfläche des Achselsprosses bedeckt, besonders streckt; es muss eine auf der Mutteraxe herablaufende Spur der Seitensprossaxe besonders dann gebildet werden, wenn das Primordium des Sprosses bis unmittelbar an das Tragblatt hinabreicht. Diese Spur ist dann auch öfter erhaben und durch seitliche Furchen von der übrigen Stengeloberfläche unterscheidbar. Das ist der Streif, das besonders gekennzeichnete Gewebestück, von dem SCHUMANN spricht. In Fig. 5 ist es die schattirte Zone des Stengelinneren *cd*, die sich besonders gestreckt hat und mit ihr die Basis *b* des Primordiums des Achselsprosses. Noch ist zu bemerken, dass die Fig. 3 (Taf. XXII, Ber. XIII bei 13) von KOLKWITZ nicht beweist, es werde die ganze Sprossanlage zum emporgehobenen Sprosse, sondern nur, dass in diesem Stadium die Streckung der Hauptaxe und der Basis des Primordiums noch nicht begonnen hat.

Die morphologische Einheit des Achselsprossprimordiums, die KOLKWITZ so gern aufrecht erhalten möchte, scheint somit unrettbar verloren, wenn man den Axentheil zwischen dem Tragblatt und dem emporgehobenen Spross zur Mutteraxe rechnet, was sowohl KOLKWITZ als auch SCHUMANN, jeder in seiner Weise, thun. Es giebt aber doch einen Weg, auf dem jene Einheit zu retten ist, wofern man nämlich die falsche Scheu vor der congenitalen Verwachsung, von der die moderne Richtung in der Morphologie nicht gern hört, herzhafte aufgibt. Diese moderne, katexochen ontogenetische Richtung behauptet zwar, der Vorgang, den die vergleichende Morphologie congenitale Verwachsung nennt, falle durchaus unter einen anderen Gattungsbegriff als die wirkliche mechanische Verwachsung. Und doch war es ein bedeutender Entwicklungsforscher, PAYER, dem wir die brillante Grundlegung der Organogenie der Blüten verdanken, der gerade für die congenital verwachsenen Organe den Ausdruck *conné* (*connatus*, d. h. vereint geboren) gebraucht, also dabei eine Vereinigung zweier verschiedenen Glieder anerkannt hat. Deren Vereinigung (das ist der gemeinsame Gattungsbegriff) kann durch wirk-

liche oder mechanische Verwachsung erst später nach ihrer Anlage stattfinden, oder schon gleich bei ihrer Geburt oder Entstehung bestehen. Dies und nichts anderes besagt die congenitale Verwachsung, wofür man auch, wenn man das Wort Verwachsung durchaus nur für die mechanische Vereinigung gebraucht wissen will, congenitale Vereinigung und Vereintwachsthum setzen könnte, obwohl am Worte weniger gelegen ist.

Der die Emporhebung erfahrende Achselspross einer *Borraginee* (in Fig. 5) ist in Wahrheit in seinem unteren Theile mit seinem Mutterspross eine grössere Strecke weit vereint oder „verwachsen“, wie die ältere vergleichende Morphologie es nannte. Das Primordium bleibt morphologisch einheitlich und wird gänzlich zum Achselsprosse, es wächst aber eine Strecke weit mit dem Muttersprosse gemeinsam fort und trennt sich erst an der oberen Insertionslinie, die durch die gemeinsame Streckung emporgeschoben erscheint, von demselben. Mit seiner angewachsenen Basis reicht es auch im erwachsenen Zustand bis zur Blattachsel hinab. Nur so kann die morphologische Einheit KOLKWITZ's gerettet werden, und zwar völlig einwandfrei.

Dass diese herablaufende Spur des Achselsprosses diesem selbst und nicht wirklich der Hauptaxe angehört, ist gerade bei *Symphytum* sehr einleuchtend, da vom erhobenen Achselspross, wenn derselbe unter der Inflorescenz 2 laterale Vorblätter trägt, diese mit ihren vorderen (dem Tragblatt zugekehrten) Rändern auf die angewachsene Strecke und nahe bis zur Achsel des Tragblattes herablaufen, was unbegreiflich wäre, wenn der herablaufende Streifen zur Mutteraxe und nicht zum Achselspross gehören würde, und was noch weniger der Fall sein könnte, wenn eine ursprüngliche intercalare Zone des Stengels die Emporhebung des Sprosses nach der Ansicht von KOLKWITZ verursachen würde.

Ganz analoge Verschiebungen des Achselsprosses beobachtet man auch anderwärts, es sei nur an die weiblichen Inflorescenzen von *Sparganium simplex* erinnert. Dort springt, wie bekannt, der herablaufende Wulst unter dem freien Sprosstheil so stark vor und ist durch 2 so tiefe Furchen von der Hauptaxe getrennt, dass es ohne alle Entwicklungsgeschichte evident ist, dass dies ein dem Stengel angewachsener unterer Theil des Inflorescenzsprosses ist. Ich zweifle nicht, dass dafür noch ein weiterer Beweis mit der Anatomie der beiden Pflanzen beigebracht werden könnte, welche weder SCHUMANN, noch KOLKWITZ zu Hülfe genommen haben und welche zu untersuchen ich mir für den nächsten Sommer vorgenommen habe.

Weil nun bei *Symphytum* wie bei dem *Sparganium* der Achselspross gar nicht aus der Blattachsel heraus rückt, und seine Emporhebung nur scheinbar ist, da er mit seiner der Axe angewachsenen Basis bis zur Blattachsel herabreicht, so kann ich auch SCHUMANN's

neuen Terminus „Extraaxillation“ nicht billigen, auch schon aus einem zweiten, zwar minder wichtigen Grunde, dass man nämlich sonst unter extraaxillären Sprossen, wie man sie unter anderem gerade auch bei den Borragineen und zwar in der Wickel (dem Borragoid) hat erblicken wollen, etwas ganz anderes zu verstehen pflegt.

SCHUMANN constatirt eine Extraaxillation (eigentlich Supraaxillation), weil er den von der Basis des Sprossprimordiums gebildeten Gewebstreif nicht zu diesem, sondern zur Mutteraxe rechnet, und dieses wieder darum, weil er den Begriff der congenitalen Verwachsung nicht anerkennt.

Er sagt (Ber. X. S. 63): „Man bezeichnet diese Sprosse als angewachsen, indem man sich einer früheren Anschauungsweise gleichsam erinnert, die in der That glaubte, dass diese Sprosse ursprünglich frei gewesen seien, dass sie sich aber — wie und wann, darüber war man sich kaum klar — an die Tragaxe angelegt hätten und mit ihr verwachsen wären. Gegenwärtig hat die vergleichende Morphologie natürlich diesen Gedanken aufgegeben; man ist aber dabei aus dem Gebiete der Vorstellung doch nicht herausgetreten, sondern hält an der Verwachsung fest, indem man sie als congenital ansieht“.

Damit wird natürlich eine Abweisung dieser Vorstellungsweise in milder Form ausgesprochen. Ich weiss nicht, dass jemals ein älterer Morphologe an eine ontogenetische mechanische Verwachsung gedacht hätte; dass aber einmal im phylogenetischen Sinne — und die vergleichende Morphologie war immer, wenn auch nicht klar sich dessen bewusst, im Grunde des Herzens phylogenetisch — diese Sprosse wie bei anderen Pflanzen frei, d. h. bald über der Blattachsel abzweigend gewesen sind, das dürfte doch nicht zu bezweifeln sein. Die vergleichende Morphologie ist aber nicht aus Gedanken-trägheit, sondern mit vollem Bewusstsein und klarer Absicht nicht aus dem Bereiche der Vorstellung herausgetreten, weil sie dieselbe als vollkommen richtig und nothwendig anerkennt.

Zum Ueberflusse sei noch darauf hingewiesen, dass auch andere congenitale Verwachsungen oder Vereinigungen in keiner anderen Weise zu Stande kommen, als wie die Vereinigung des Achselsprosses mit seinem Mutterspross, wie bei den Borragineen. Es wird wohl niemand bestreiten, — die hartgesottensten Genetiker etwa ausgenommen — dass die Staubgefässe einer Labiate oder Borraginee bis zu einer bestimmten Höhe mit der Corollenröhre congenital verwachsen oder vereinigt sind. Krone (zunächst freie Petalenprimordien) und Staubgefässe werden erst unter einander frei auf der Blüthenaxe angelegt (wie in Fig. 1, wo *p* ein Petalum im Längsdurchschnitt, *s* ein Stamen sein mag, freilich nach Primulaceenweise superponirt, nicht alternirend gedacht, was aber irrelevant ist). Es

erhebt sich sodann eine unter der Insertion beider Primordien gelegene gemeinsame Zone der bisherigen Axe, welche zur vereinten Basis der beiden wird, womit die congenitale Vereinigung beginnt (Fig. 6, wo die schattirte Zone die vereinte Basis bedeutet). Die beiden Anlagen wachsen nun gemeinsam in die Höhe, wobei die Staubblattanlage, soweit sie frei war, auf ihrer Aussenseite gehoben wird, während sie mit ihrer Innenseite, im vereinten Theile immer mehr sich streckend, auf der Innenwand der Corolle bis zur Insertion auf der Axe herabläuft (Fig. 7), und dort auch oft als wulstförmig erhabene Spur (angewachsenes Filament) zu sehen ist. Das Staubblatt trägt sich gerade so wie der besprochene Achsel spross mancher Borragineen, und die Corolle so wie die Mutteraxe des letzteren, nur ist der Achsel spross schon von Anfang an mit dem Mutterspross vereinigt, das Staubblatt wird es erst später, und steht das Staubblatt nach innen von der Corolle, der Achsel spross aussen am Muttersprosse, das Vereintwachsthum ist aber ganz dasselbe.

Hier muss ich mir noch eine Abschweifung erlauben. Eine zweite wichtige entwicklungsgeschichtliche Thatsache, von der Art wie die Berindung des Stengels durch die Blattbasen, ist von dem ersten eifrigen deutschen Apostel der ontogenetischen Forschung, von SCHLEIDEN, aufgedeckt worden, und doch wird dieselbe selbst von jenen, die ausschliesslich, sogar auf unzureichende Entwicklungsgeschichten ihre Schlüsse bauen, ebenfalls ignorirt. Ich meine die Thatsache, dass die Blattprimordien, wenigstens vielfach, noch einige Zeit lang unter ihrer Insertionsfläche, also im Innern der Axe, durch Wachsthum und Zelltheilung entstandene Gewebspartien in ihre frei ausgegliederte Basis aufnehmen und so über die frühere Insertionsfläche gehoben werden, was SCHLEIDEN so ausdrückte, „dass sich das Blatt gleichsam aus der Axe hervorschiebt“¹⁾. HOFMEISTER stellte ein solches Hervorschieben gänzlich in Abrede²⁾; dafür ist auch das Capitel seiner Allgemeinen Morphologie, welches von der zunehmenden Verbreiterung und Verdickung der Blattbasis über die Axenoberfläche handelt, recht unklar stylisirt; denn eine solche Verbreiterung, z. B. um die ganze Axe herum, ist gar nicht möglich, ohne dass bisher der Axe angehörende Zellgewebssplatten in die Blattbasis übertreten. Unmöglich wäre auch die congenitale Vereinigung (Verwachsung) anfangs getrennt angelegter Primordien eines Kreises (z. B. einer Corolle) und zweier anfangs bis zur Axe hinab getrennter Kreise (z. B. einer Corolle und eines Staubblattkreises), wenn nicht neue

1) Grundzüge. 3. Aufl. S. 120 und 177.

2) Natürlich ist das Hervorschieben nicht so zu nehmen, dass das ganze Blatt sich allmählich hervorschieben würde, sondern nur die Basis des Blattes erfährt diesen Process.

Theile der oberflächlichen Axenschichten in die Blattbasen sich erheben würden. Beruht ja doch die erste Erhebung eines Blatthöckers auf einem solchen Prozesse, warum sollte dieser nicht noch weiterhin andauern können? Das Lehrbuch von SACHS enthält nichts über das Hervorschieben der Blattbasis, nur wird (Aufl. IV, S. 226) die Bildung der sympetalen Corolle damit erklärt, dass „die ganze ringförmige Zone des jungen Blütenbodens, welche die Corolle trägt, hervorwächst“, dass also „der glockenförmige Theil das gemeinsame Basalstück“ ist. — Ganz recht, aber das gemeinsame Basalstück bleibt doch nicht axil im morphologischen Sinne und kann nur soviel bedeuten, dass es die vereinigten hervorgewachsenen Basalstücke aller Blätter des Corollenkreises sind, Gewebspartien der Axe ursprünglich, welche sich, wenn zwischen ihnen passive Zwischenräume der Axe geblieben wären, auch getrennt in die Basen der dann freien Corollenblätter erhoben haben würden. Nachdem aber die Primordien in Folge der Erhebung weiterer Axenpartien sich bis zur Berührung ihrer Basen beiderseits verbreitert hatten, waren eben solche passiven Zwischenräume nicht mehr vorhanden, die Zellbildungsherde flossen in eine continuirliche Ringzone zusammen, damit kam eben die congenitale Vereinigung der Blattbasen in eine Ringmembran zu Stande, welche Vereinigung von einer mechanischen Verwachsung der bereits über das Insertionsniveau erhobenen Blattränder nur dem Entwicklungsmodus nach, aber nicht principiell verschieden ist, weil der Effect beiderseits derselbe, hier daher ebenfalls Verwachsung, aber congenitaler Art ist. Die herrschende Ansicht, dass der Blatthöcker, einmal angelegt, sofort definitiv von der Axe abgegrenzt ist, muss als unrichtig bezeichnet werden, weil, wie gezeigt, einerseits noch weiterhin Axengewebe in's Blatt übergehen, andererseits Gewebe des Primordiums als Blattspur der Axe wieder zurückgegeben werden kann, wie ich das auch neuerdings¹⁾ gegen die Vorwürfe einer Abhandlung ZINGER's²⁾ wieder in Erinnerung gebracht habe.

Nachdem also die Emporhebung des Achselsprosses von *Symphytum* und anderen Borragineen sehr wohl als eine congenitale Anwachsung desselben an die Mutteraxe anzusehen ist und nachdem dieser Vorgang analog ist der Bildung der absteigenden Blattspuren, so ergiebt sich die logische Folgerung, dass auch die Blattspuren als dem Stengel congenital angewachsene gestreckte Blattbasen angesehen werden können. Die Anwachsung eines Achselsprosses ist freilich eine seltene, die der Blattspuren aber eine allgemeine Erscheinung.

1) Epilog zu meiner Schrift über die Placenten der Angiospermen. Sitzungsber. der k. böhm. Gesellschaft der Wissensch. 1899.

2) Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen. Flora, 85. Bd. 1898.

Der Gedanke ist aber zunächst nicht abzuweisen, dass die spornartigen, dem Stengel unterhalb der Blattinsertion anliegenden, aber von ihm freien Verlängerungen oder Aussackungen der Blattbasis z. B. bei manchen *Sedum*-Arten als freie Blattspuren zu betrachten sein könnten, was noch entwicklungsgeschichtlich zu prüfen wäre. Aber bei den Charen, die überhaupt in der ersten (und einzigen) antithetischen Generation (dem Gametophyten) so manche Uebereinstimmung mit dem Bildungsgesetz der zweiten Generation (dem Sporophyten) der Phanerogamen aufweisen, werden aus den Basen der Blattanlagen die absteigenden „Rindenlappen“ gebildet, die mit den absteigenden Blattspuren der Phanerogamen und Metaphyten (Gefässpflanzen) überhaupt gleiche Bedeutung haben. Die Zweigvorkeime aber bilden nach PRINGSHEIM's Untersuchungen (Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. III, Taf. XIII, Fig. 1, 2, 3) dieselben Rindenlappen als freie Zellfäden, die dem untersten nackten Internodium nur locker anliegen oder gar weit abstehen. Auch bei *Batrachospermum* kommen dieselben Berindungs fäden, aus der Basis der Blätter (denn dafür sind die wirtelförmigen Kurzzweige zu halten) sprossend, vor. Im Princip und theoretisch kann man also immerhin auch die Blattspuren der Metaphyten als der Centrale des Stengels angewachsene Blattbasen betrachten, obwohl man sie praktisch nach der Art ihres dem Stengel folgenden Wachsthums mit STENZEL und SACHS auch weiterhin als dem Stengel zugehörig ansehen wird.

Die Charen fordern aber noch zu einem weiteren Vergleich mit den Phanerogamen heraus. Denn auch aus dem nach oben schauenden Basaltheil jedes primären Blattes entsteht bei den Charen ein aufsteigender Rindenlappen, und der Achsel spross des ersten Blattes jedes Quirls entsteht, wie die Fig. 203 bei SACHS (l. c. S. 305) anschaulich zeigt, aus einem kurzen aufsteigenden Rindenlappen. Es fragt sich, ob auch bei den Phanerogamen aufsteigende Blattspuren existiren und ob auch bei ihnen die Achselknospen auf denselben entspringen, was auch für die angewachsene Achselknospe von *Symphytum* etc. von Belang ist. Für die Coniferen lässt sich die Frage sicher bejahend beantworten. Ausser den absteigenden Blattkissen bilden sie auch aufsteigende Blattspuren aus, am schönsten bei der Fichte zu beobachten. Jedoch sind diese Blattspuren nur kurz, viel kürzer als die absteigenden, spitz dreieckig, zwischen je 2 absteigenden Spuren der höher stehenden Blätter gelegen, wie die Fig. 4 es darstellt. Wenn ein Blatt der Fichte eine Achselknospe bildet, so entsteht sie richtig auf der aufsteigenden Blattspur, welche dann viel grösser, länger ist, aber oberhalb der Knospe mit der gewöhnlichen dreieckigen Spitze endet, wie ebenfalls aus Fig. 4 zu ersehen ist. Die aufsteigende Blattspur hat ihren Ursprung ebenfalls in der Basis

der ersten Blattanlage, welche sich auch nach aufwärts, wenn auch nicht so bedeutend, mit dem inneren Stammgewebe zugleich streckt. Daraus ergibt sich, dass die Achselknospe ein Product des Blattes ist, nämlich der als obere Blattspur dem Stamme folgenden, ihm gewissermassen wieder zufallenden Blattbasis. Diese Betrachtungsweise lässt sich ohne Bedenken auch auf andere Phanerogamen übertragen, wenn auch die obere Blattspur zumeist nicht besonders gekennzeichnet ist. So wird es besser verständlich, dass, wie besonders WARMING nachgewiesen, der Ursprung des Achselsprosses sehr variirt, indem der Spross bald ganz aus der Axe über dem Blatte, bald, und das am häufigsten, streng in der Blattachsel, auf Axe und Blattbasis zugleich, bald, namentlich als Blüthenspross (bei *Hippuris* nach SACHS, bei *Salix* nach HEGELMAIER), nur aus der ausgegliederten Blattbasis entstehen kann, und warum überhaupt die normale Sprossbildung so bestimmt an das Blatt gebunden ist. So wie bei gewissen Farnen, welche die oben citirte Stelle aus HOFMEISTER nennt, der Adventivspross bald aus dem Wedelstiel, bald aus der absteigenden Blattspur entspringt, und dabei nach HOFMEISTER's Ansicht, der man principiell zustimmen muss, immer ein Product des Blattes bleibt, so gilt das Gleiche auch vom Achselspross, der im Grunde nur ein stabil gewordener Adventivspross der Oberseite des Blattes ist. Wenn aber bei *Symphytum* und anderen Borragineen, bei *Sparganium simplex* u. a. die Basis des Achselsprosses mit der Axe congenital wachsend sich streckt, so streckt sich auch die aufsteigende Blattspur des Tragblattes (welches darum auch sehr treffend Tragblatt des Sprosses genannt wurde), so wie die Blattspur der Fichte, auf welcher ein Achselspross entsteht.

Fassen wir also das Blatt theoretisch in der weitesten Begriffsbestimmung auf, so dass wir auch die auf- und die absteigende Blattspur dazu rechnen, — wozu die Entwicklungsgeschichte des Blattes uns berechtigt — so müssen wir zugestehen, dass alle Production neuer Glieder, seien es Sporangien im weitesten Sinne (darunter Pollenfächer, Ovula), seien es Seitensprosse oder auch Trichome, bei den Metaphyten vom Blatte ausgeht, wie bei den Charen, und dass dem Caulom im engeren Sinne (bei den Charen die Internodialzellen und inneren sterilen Knotenzellen) nur die Trägerrolle für die Blätter zukommt. Doch würde eine weitere Verfolgung dieses Gedankens, so wie des Begriffs der mit den Blattspuren äusserlich gegebenen Stengelglieder (Phyllopodien), hier zu weit führen. Jedenfalls aber bildet das eigentliche Blatt (im engeren Sinne) mit seinen beiden Blattspuren eine morphologische Einheit, ebenso wie der emporgehobene Achselspross mit seiner dem Stengel angewachsenen Spur.

Um aber die streitige Frage der Emporhebung des Achselsprosses bei den Borragineen und anderen Pflanzen zum Abschluss zu bringen,

so wird sie in der Weise erledigt, dass SCHUMANN den Vorgang richtig aufgefasst, KOLKWITZ aber mit Recht die morphologische Einheit des Sprossprimordiums betont hat, was sich beides nur mit der Anerkennung des Begriffes der congenitalen Verwachsung oder des Vereintwachsthums vereinigen lässt.

2. Bruno Schroeder: *Cosmocladium saxonicum* de Bary.

Mit Tafel I.

Eingegangen am 8. Januar 1900.

Im Algenmaterial aus Goslawitz bei Oppeln, welches Herr Landgerichts-rath SCHMULA mir mitbrachte, fand ich vereinzelt *Cosmo-cladium saxonicum* de Bary in Gemeinschaft mit anderen Desmidiaceen, wie verschiedenen *Micrasterias*-Species und mit Bacillariaceen, wie z. B. *Tabellaria fenestrata*, welche am reichlichsten vorkam und die Hauptmasse des Materials bildete. Dasselbe entstammte einem langsam fliessenden, flachen Graben an einem Bahndamme¹⁾.

In Präparaten, in welchen *Cosmocladium* zwischen Detritus und kleinen, einzelligen Algen eingeengt lag, bemerkte ich, dass die Zell-colonien dieser Desmidiacee von einer dicken, hyalinen, gemeinsamen Gallerthülle umschlossen waren. Um die Beschaffenheit der Gallert dieser seltenen, bald zu den Desmidiaceen, dann zu den Palmellaceen, zu den Sciadiaceen und endlich wieder zu den Desmidiaceen gestellten Alge kennen zu lernen, ferner um über den Bau der Zellmembran, die Herkunft und die Bedeutung der sogenannten Verbindungsfäden, die paarweise die benachbarten Zellen halten, Genaueres in Erfahrung zu bringen, liess ich mir von Herrn SCHMULA weiteres Material senden, welches ich mit dem zuerst erhaltenen in Cultur nahm.

Dieses Algenmaterial, welches einen fein zertheilten weichen Schlamm bildete, wurde in drei Theile gesondert. *A* kam in einer Flasche in das Doppelfenster eines nach Westen zu gelegenen Zimmers, *B* in eine flache Glasschale, die 1 m weit von demselben Fenster entfernt im Zimmer stand, das durch Luftheizung eine ziemlich constante Temperatur hat, und *C* wurde mit etwas Mistdecoct vermischt der Fäulniss überlassen. In *B* wurde das Wasser gewöhnlich jeden

1) Am gleichen Standorte sammelte Herr Landgerichts-rath SCHMULA noch *Batrachospermum moniliforme* Roth, *Tetraspora lubrica* Ag. und *Closterium calosporum* Wittr.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die Emporhebung von Achselsprossen. 1-15](#)