© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verdickte Wände haben und, ihm innen anliegend, einen Kreis von ganz isolirten Gefässbündeln, in denen nur die Holzgefässe festere Wände besitzen; das Innere wird von dünnwandigem Grundgewebe gebildet.

Bekannt ist es wohl, dass *Tropaeolum majus* so zu sagen zwei Vegetationszeiten in einem Sommer hat. Zur Hauptblüthezeit, Ende Juli und Anfang August, werden wenig neue Blätter gebildet, und darauf pflegen die Pflanzen auffallend zurückzugehen, haben wenig Blätter, keine Blüthen und sehen sehr kümmerlich aus. Später aber, im September besonders, erholen sie sich rasch wieder, bekommen viele neue Blätter und entwickeln auch noch zahlreiche Blüthen, so dass sie noch im October sehr üppig erscheinen, so lange, bis der Frost der Herrlichkeit ein Ende macht.

Die hier beschriebene Abwärtsbewegung der welkenden Blätter zu Gunsten der neu sich entfaltenden Spreiten ist ein Gegenstück zu den mit einem Gelenk erfolgenden, zur Erreichung einer günstigen Lichtlage dienenden Krümmungen der Blattstiele, die ich früher (in der Festschrift für SCHWENDENER, S. 37—62, Berlin 1899) beschrieben habe.

---

56. A. Weisse: Ueber die Blattstellung von Liriodendron tulipifera.

Mit Tafel XXIII.

Eingegangen am 28. October 1902.

Durch ein Citat in GOEBEL'S Organographie[1]) wurde ich auf eine Arbeit von EICHLER[2]) aufmerksam gemacht, in der sich nicht nur die auch von GOEBEL übernommene Angabe findet, dass die Laubblätter von *Liriodendron tulipifera* in der Knospe nach $^1/_2$, am entfalteten Spross dagegen nach $^2/_5$ angeordnet sind[3]), sondern auch eine mechanische Erklärung dieses Verhaltens versucht wird. Da ein derartiger Uebergang bisher bei keiner anderen Pflanze beob-

1) K. GOEBEL, Organographie der Pflanzen, I., Jena 1898, S. 81, Anm. 1.

2) A. W. EICHLER, Ueber die Blattstellung von *Liriodendron tulipifera* (Verhandlungen des Botan. Vereins der Provinz Brandenburg, XXII, 1880, Sitzungsber S. 82—84).

3) Auch K. PRANTL bemerkt in seiner Bearbeitung der *Magnoliaceae* in ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien, III. Theil, 2. Abtheilung (Leipzig, 1891), S. 13, dass die Blätter der Magnoliaceen im Allgemeinen wechselständig, „bei *Liriodendron* der Anlage nach zweizeilig" stehen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

achtet worden ist, mich aber auch die EICHLER'sche Erklärung nicht völlig befriedigte, so hielt ich eine Nachuntersuchung für geboten. Diese führte nun zu dem unerwarteten Ergebniss, dass EICHLER bei der Beobachtung ein Versehen unterlaufen ist. In der That sind nämlich die Blätter auch in der Knospe dem Stamm spiralig inserirt; nur bei der Betrachtung hoch geführter Querschnitte kann man allerdings leicht zu der Ansicht gelangen, dass eine zweizeilige Blattstellung vorliege.

EICHLER geht, wie gesagt, von der Annahme aus, dass die Anordnung der jüngsten Blätter genau zweizeilig sei, und glaubt, dass die Veränderung der Blattstellung durch Druck herbeigeführt werde, „und zwar den Druck, welchen die jungen Blätter zufolge ihrer eigenthümlichen Knospenlage auf einander ausüben". Den Aufbau der Knospen beschreibt EICHLER im Uebrigen ganz richtig an der Hand von Abbildungen, von denen ich die wichtigste (Fig. II von EICHLER) in Fig. 1 wiedergebe. EICHLER führt ausdrücklich an, dass die Figur von Blatt 5 an „halbschematisch" nach einem Querschnitt entworfen sei; sie macht also nur den Anspruch, die Raumverhältnisse annähernd richtig wiederzugeben.

Ich theile im Folgenden denjenigen Abschnitt der EICHLER'schen Arbeit, der für unsere Frage in Betracht kommt, wörtlich mit:

„Die Blätter des Tulpenbaumes besitzen bekanntlich, wie alle übrigen Magnoliaceen, Stipeln, welche nach der Entfaltung rasch hinwegfallend, vorher zu einer Tasche zusammenschliessen, in welche die jüngeren Theile eingehüllt sind[1]). Das junge Blatt wächst nun so rasch, dass es schon bald nach seiner Anlage an das Dach der umhüllenden, dem nächstälteren Blatte angehörigen Stipulartasche anstösst und sich nun wie ein gebogener Finger nach innen krümmt. Indem es ferner — dies wieder wie bei den übrigen Magnoliaceen — seine beiden Spreitenhälften längs der Mittelrippe nach einwärts zusammenfalzt, so kommt das ganze eingebogene Endstück einseitig neben die von den eigenen Stipeln gebildete Tasche zu liegen und übt nunmehr, selbst wieder von der Stipulartasche des nächstälteren Blattes eingeschlossen, einen seitlichen Druck auf erstere aus. Betrachten wir jetzt das hieraus resultirende Verhalten an der Hand der Fig. II, indem wir dabei von aussen nach innen (am Zweige von unten nach oben) gehen. Die Blätter 1—4 sind bereits entfaltet und ihre Stipeln theils weggefallen, theils im Wegfall begriffen (in der Figur nicht mitgezeichnet); auch Blatt 5 ist noch entfaltet, alles übrige aber im Knospenzustande und in der Stipulartasche von

1) Bei *Liriodendron* sind die Stipeln nur zusammengeschlossen, nicht verwachsen, bei anderen Magnoliaceen findet zuweilen auch das letztere statt. (Anmerkung von EICHLER.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blatt 5 (st_5) eingeschlossen. Man sieht darin zunächst Blatt 6, das mit seiner Spreite einseitig neben der eigenen Stipulartasche (st_6) herabgebogen ist und dadurch diese Tasche etwas zur Seite drückt; in Tasche st_6 befindet sich Blatt 7, das sich zu der ihm angehörigen Nebenblatttasche auf dieselbe Weise verhält, ebenso Blatt 8; dann sind nur noch 2 ganz jugendliche Blattanlagen sichtbar, bei welchen Spreite und Stipulartasche noch nicht so weit ausgebildet sind, um jenes Verhalten eingehen zu können. Diese letzten Blätter stehen nun noch genau nach $^1/_2$, auch Blatt 8 fällt noch ziemlich in ihre Ebene; von da ab aber sieht man, wie in Folge der seitlichen Verschiebung der Stipulartaschen die Divergenz der Blätter von Schritt zu Schritt kleiner wird, bis sie mit Blatt 5 den nunmehr constant bleibenden Betrag von $^2/_5$ erreicht hat, hier hört eben in Folge der Entfaltung der Blätter die einseitige Druckwirkung auf."

„Wenn, wie die Fig. II es darstellt, ein beliebiges Blatt, z. B. Blatt 6, auf die rechte Seite einer Stipulartasche herabgebogen ist (rechts: von der Insertionsstelle des Blattes aus genommen), so müssen auch alle übrigen Blätter des Zweiges auf die rechte Seite ihrer Nebenblatttaschen sich herunterbiegen und muss die $^2/_5$-Spirale rechtswendig werden (in De Candolle's Sinne und nach kurzem Weg gerechnet). Dies ergiebt sich sofort aus Betrachtung der Fig. II. In der vom eingebogenen Blatt 6 herübergedrückten Stipulartasche 6 ist der grösste Druck da, wo das Blatt der Tasche anliegt, der geringste aber auf der gegenüber befindlichen Seite; auf letzterer wird sich also das neue Blatt 7 herabbiegen, weil es hier am wenigsten Widerstand zu überwinden hat. Aehnlich wird sich Blatt 8 wieder auf die dem Blatte 7 gegenüberliegende Seite herüberbiegen und so fort. Es erfährt denn auf diese Weise auch die ursprüngliche $^1/_2$-Divergenz der Blätter eine Ablenkung in immer dem gleichen Sinne, wodurch eben die regelmässige $^2/_5$-Spirale zu Stande gebracht wird. — Hätte sich die Spreite auf die linke Seite ihrer Stipulartasche herabgebogen, so würde dies aus gleicher Ursache bei allen Blättern geschehen und die Spirale linkswendig geworden sein."

Nach der Eichler'schen Erklärung soll also der einseitige Druck der zurückgebogenen Blattspreite die Veränderung der Blattstellung bedingen. Es erschien mir von vornherein als höchst unwahrscheinlich, dass dieser Druck gross genug sein könnte, um eine Verschiebung älterer Blattanlagen herbeizuführen. Sollte also die angegebene Aenderung der Blattstellung wirklich eintreten — woran ich zunächst nicht zweifelte — so mussten noch andere, näher an den Insertionsstellen der Blätter zu suchende Asymmetrieverhältnisse aufzufinden sein, welche diese Verschiebung bewirken könnten.

Da Eichler über seine Untersuchung in der Sitzung vom 25. Juni 1880 referirte, so glaubte ich annehmen zu müssen, dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch sein Untersuchungsmaterial aus dieser Zeit stammte. Um möglichst vergleichbare Entwickelungsstadien zu erhalten, verschaffte ich mir daher Material, das gleichfalls Ende Juni vom Baum geschnitten wurde. Es stammt von einem kräftigen Exemplar des alten Botanischen Gartens in Berlin. Ich konnte an diesem zunächst leicht constatiren, dass an allen ausgetriebenen Zweigen, ebenso wie am älteren Holz, die Blätter in $^2/_5$-Spiralen angeordnet waren. An den vorjährigen Trieben kräftigerer Zweige waren 10—11 Blattnarben zu zählen. An den diesjährigen Sprossen waren am 24. Juni d. J. meistens schon 6—7 Blätter entfaltet. Die beiden untersten Blätter des diesjährigen Triebes waren gewöhnlich schon abgefallen, das dritte Blatt war verhältnissmässig klein, die Blätter 4, 5 und 6 waren voll entwickelte grosse Laubblätter. Blatt 7 war noch in Entfaltung begriffen, seine Nebenblätter umhüllten die Endknospe. Dieses Blatt war also in demselben Entwickelungszustand wie Blatt 5 in der EICHLER'schen Figur, so dass ich allerdings etwas älteres Material gewählt hatte. Jedenfalls war es aber, ebenso wie das EICHLER'sche, Sommermaterial, bei welchem das Austreiben der Blätter noch nicht beendigt war.

Ich fertigte nun von mehreren Endknospen Serienschnitte an, die ich der Reihe nach untersuchte. Die hoch über dem Scheitel geführten Querschnitte gewährten nun allerdings bisweilen ganz den Eindruck, als wenn die beiden innersten, auf ihnen getroffenen Blätter genau opponirt ständen (vergl. Fig. 2), doch lehrten die tiefer geführten Schnitte, dass die Insertionen dieser Blätter niemals opponirt, sondern stets spiralig angeordnet waren (vergl. Fig. 3). Wahrscheinlich hat sich also EICHLER dadurch täuschen lassen, dass er seine Beobachtungen an Schnitten vornahm, die zu hoch über dem Scheitel geführt waren. Da seine Figur schematisirt ist, so lässt sich die Höhe des Querschnitts, welcher derselben zu Grunde lag, nicht genauer bestimmen.

Betrachtet man die auf einander folgenden Serienschnitte in der Reihenfolge von oben nach unten, so kann man deutlich sehen, wie bei den inneren Blättern die scheinbare Divergenz immer kleiner wird, bis sie in der Insertionshöhe der Organe etwa die Grösse $^2/_5$ erreicht. Offenbar wird diese Abweichung durch die eigenthümliche zweiseitig zusammengedrückte Gestalt der Stipulartaschen bedingt, in die, wie schon EICHLER ganz richtig anführte, die jungen Blätter hineinwachsen. Doch erleidet hierbei nicht die primäre Blattstellung eine Aenderung, sondern es nehmen nur die oberen Theile des Blattstiels und der Spreite eine von der Insertion abweichende Lage ein, indem die Spreite auf die kathodische Flanke, dagegen der Blattstiel in die Ecke der Tasche gedrängt wird, welche dem zu dieser gehörigen Hauptblatt gerade gegenüber liegt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Noch deutlicher kann man die wahren Stellungsverhältnisse an den Terminalknospen beobachten, die für die Ueberwinterung bestimmt sind, da in diesen die Zahl der angelegten Blätter etwas grösser als in den Sommerknospen ist. Ich gebe im Folgenden eine kurze Beschreibung einer Herbstknospe, die Anfang October zur Untersuchung gelangte. Dieselbe stammt von demselben Baume, von dem auch das Sommermaterial geschnitten war.

An dem diesjährigen Triebe des untersuchten Zweiges waren im Ganzen 10 Blätter entwickelt. Die 3 untersten waren bereits abgefallen, die folgenden 6 waren wohl ausgebildete Laubblätter, von Blatt 10 war die Lamina abgeworfen, die zugehörigen Stipeln bildeten die Winterhülle der Knospe. In Fig. 4 ist ein Querschnitt durch diese abgebildet, der ziemlich hoch über dem Scheitel geführt worden ist. In ihm sind die zu dem letzten Blatt des diesjährigen Triebes gehörigen Nebenblätter mit st_0 bezeichnet. Als 1 ist dasjenige Blatt numerirt, welches als erstes im kommenden Frühjahr ausgetrieben wäre, und so fort. Auch auf diesem Schnitt erscheinen die Blätter 1 und 2 ungefähr opponirt, Blatt 3 schliesst sich aber schon deutlich im Sinne einer rechtsläufigen Spirale an. Weitere Blätter waren in dieser Höhe noch nicht getroffen.

In Fig. 5 gebe ich nun einen tiefer geführten Querschnitt durch dieselbe Knospe wieder, der sie in der Höhe des Stammscheitels durchschneidet. Man sieht auf diesem deutlich die spiralige Anordnung aller 6 angelegten Blätter. An der mit Hülfe der Camera lucida hergestellten Aufnahme wurden die folgenden Divergenzwinkel gemessen:

zwischen Blatt	1	und	2	zu	162°
„ „	2	„	3	„	146°
„ „	3	„	4	„	149°
„ „	4	„	5	„	151°
„ „	5	„	6	„	135°

Die durchschnittliche Divergenz betrug also 148° 36′, war also von der Divergenz $^2/_5 = 144°$ noch um $+ 4° 36′$ verschieden. Diese noch ziemlich erhebliche Abweichung wird hauptsächlich dadurch hervorgerufen, dass die Divergenz zwischen den beiden ältesten Blättern 1 und 2 noch um 18° zu gross erschien. Da die Insertionsstellen gerade dieser Blätter noch relativ tief unterhalb der Schnittebene der Figur liegen, so war es nach dem oben Gesagten wahrscheinlich, dass auf tiefer geführten Schnitten sich die scheinbare Divergenz zwischen diesen beiden Blättern noch verkleinern musste. In der That betrug dieselbe auf demjenigen Schnitt, welcher Blatt 2 dicht über seiner Insertionsstelle durchschnitt, nur noch 148° (vergl. Fig. 6). Setzt man diesen Werth in die Rechnung ein, so ergiebt sich als Mittel aus den 5 gemessenen Winkeln die Divergenz

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

145° 48′, die also nur noch um + 1° 48′ von $^2/_5$ verschieden ist. Man erhält also einen Werth, der $^2/_5$ so nahe kommt, wie es genauer bei der Unsicherheit der zu wählenden Mittelpunkte der Organe nicht zu erwarten ist.

Aus der vorstehenden Untersuchung geht hervor, dass die von EICHLER aufgestellte und auch von GOEBEL und PRANTL aufgenommene Behauptung, dass die Laubblätter von *Liriodendron tulipifera* nur an den ausgetriebenen Zweigen spiralig, dagegen in der Knospe zweizeilig angeordnet seien, unrichtig ist. Vielmehr werden die Blätter am Stammscheitel sogleich spiralig angelegt. Nur auf hoch über dem Scheitel geführten Querschnitten beträgt die scheinbare Divergenz der Blätter ungefähr 180°. Diese Abweichung von der wirklichen Divergenz der Blattinsertionen wird durch die eigenthümliche Knospenlage der Blätter bedingt. Wahrscheinlich ist durch diesen Umstand der Irrthum EICHLER's entstanden.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Liriodendron tulipifera*. Die Fig. 2—6 sind nach Querschnitten mit Hülfe der Camera lucida aufgenommen.

Fig. 1. Grundriss eines rechtswendigen Zweiges, von Blatt 5 an halbschematisch nach einem Querschnitt. 1, 2, 3 etc. die successiven Blätter; st_5, st_6 die Stipulartaschen der Blätter 5 und 6 (nach EICHLER).

„ 2. Querschnitt durch eine Endknospe im Sommerzustand, oberhalb des Scheitels geführt, mit Fortlassung der äusseren Blattdurchschnitte. Die Numerirung der Blätter entspricht ihrer Reihenfolge am diesjährigen Triebe; st_8 Nebenblatt zu 8; Spr_9 Spreite zu 9 u. s. w. Vergrösserung 30fach.

„ 3. Tiefer geführter Querschnitt durch dieselbe Knospe. *Ax.* Axillarknospe zu Blatt 9, *St.* Stamm. Vergrösserung 30fach.

„ 4. Querschnitt durch eine Endknospe im Herbstzustand, oberhalb des Scheitels geführt. Die Stipeln st_0 gehören zu dem letzten Blatt des diesjährigen Triebes. 1 das erste Blatt im Knospenzustande. Vergrösserung 16fach.

„ 5. Tiefer geführter Querschnitt durch dieselbe Knospe, in Scheitelhöhe. Vergrösserung 32fach.

„ 6. Noch tiefer geführter Querschnitt durch dieselbe Knospe. Vergrösserung 16fach.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2.

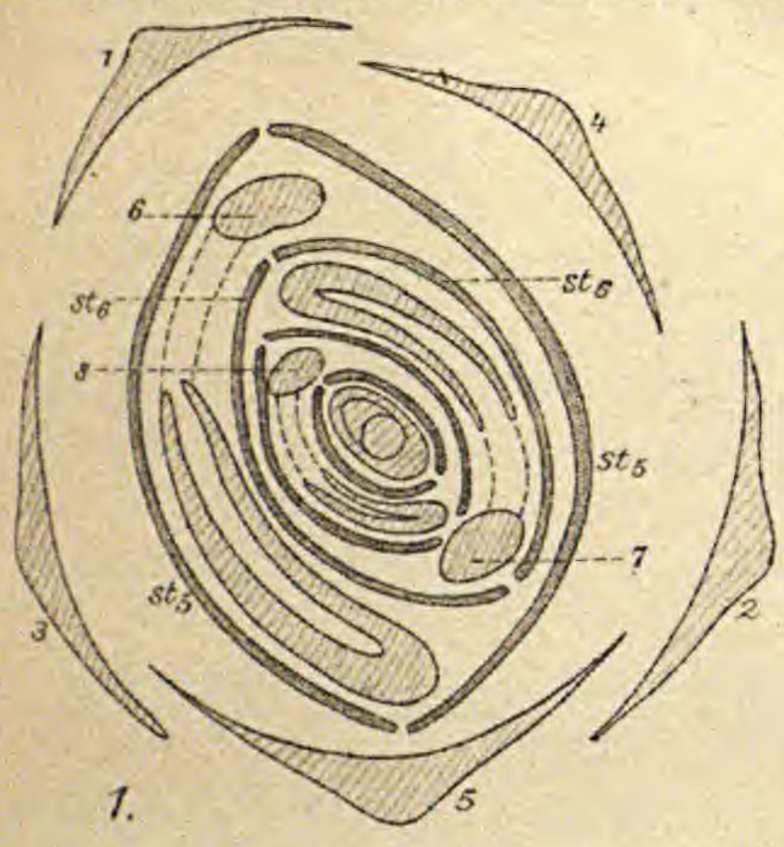
3.

1.

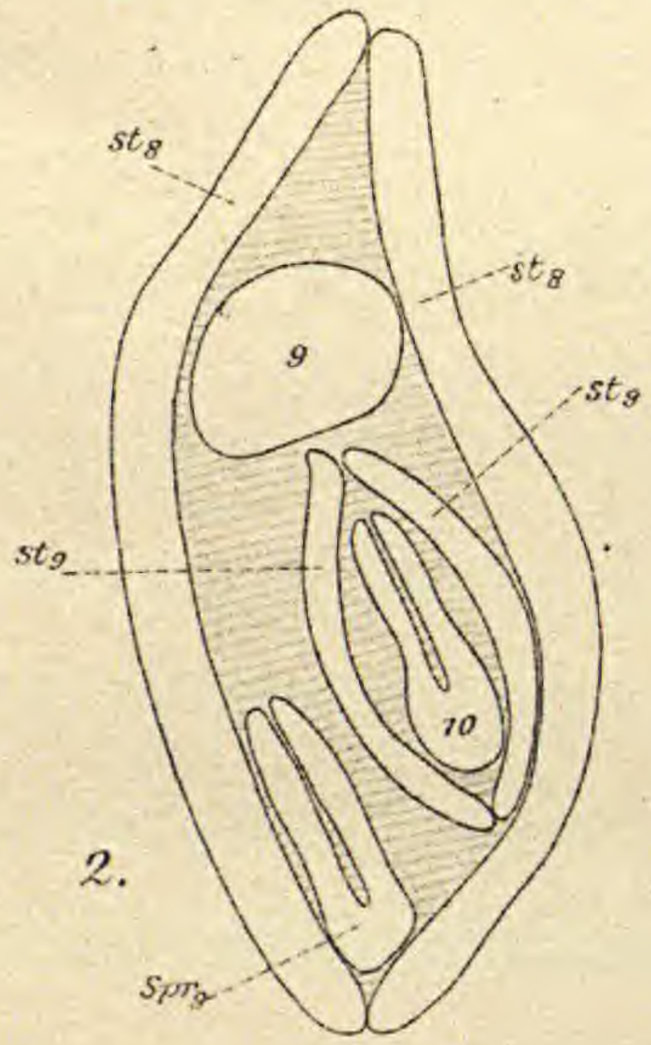
F. Heydrich gez.

E. Laue lith.

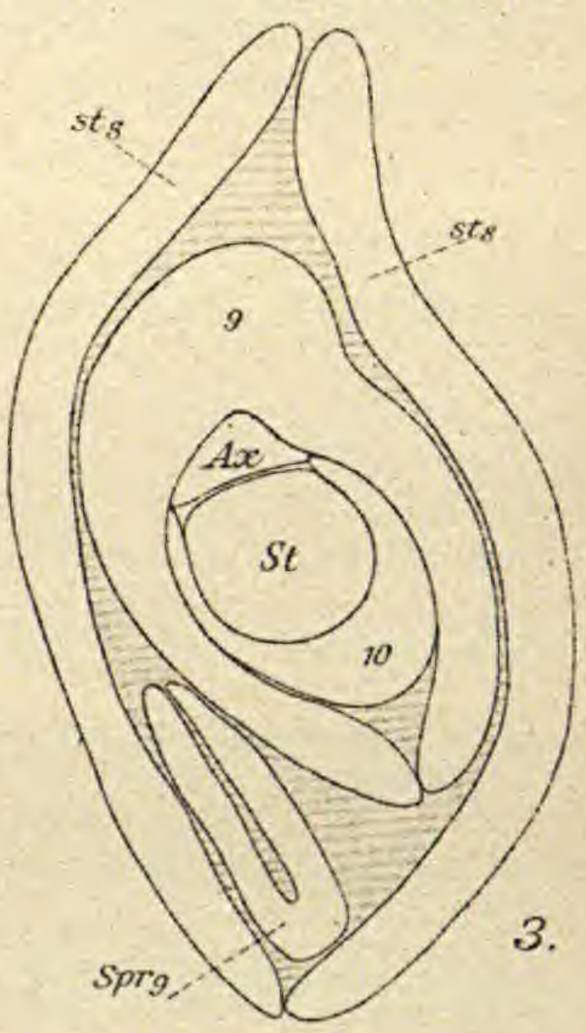
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



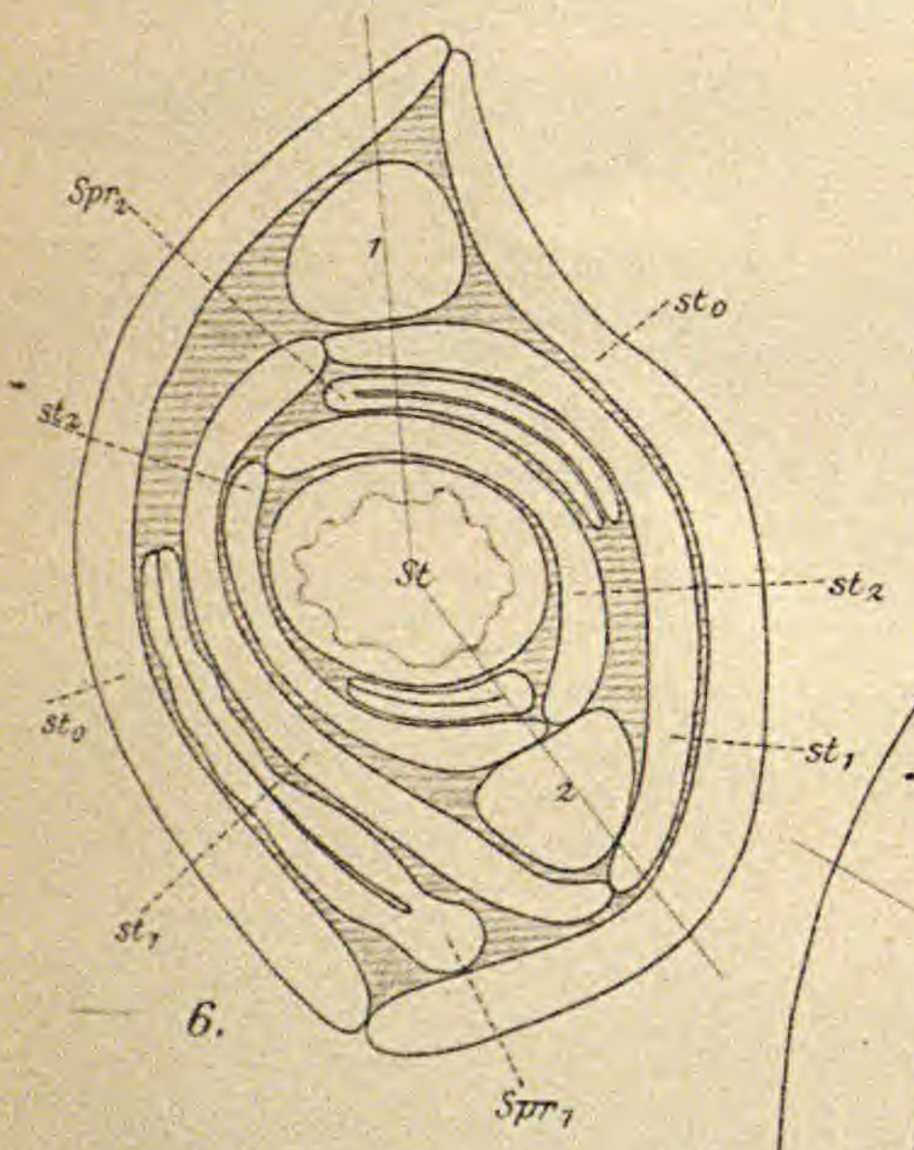
1.



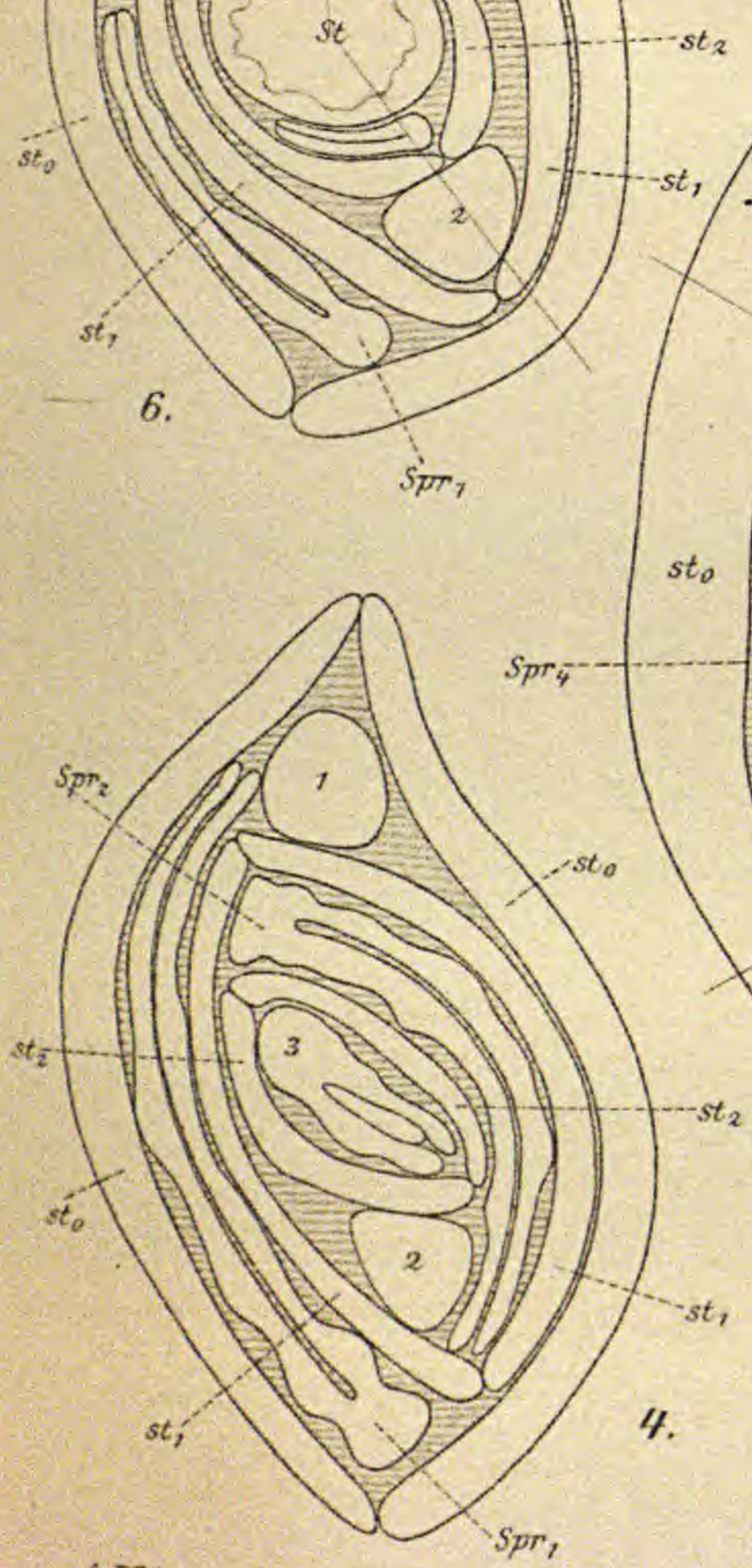
2.



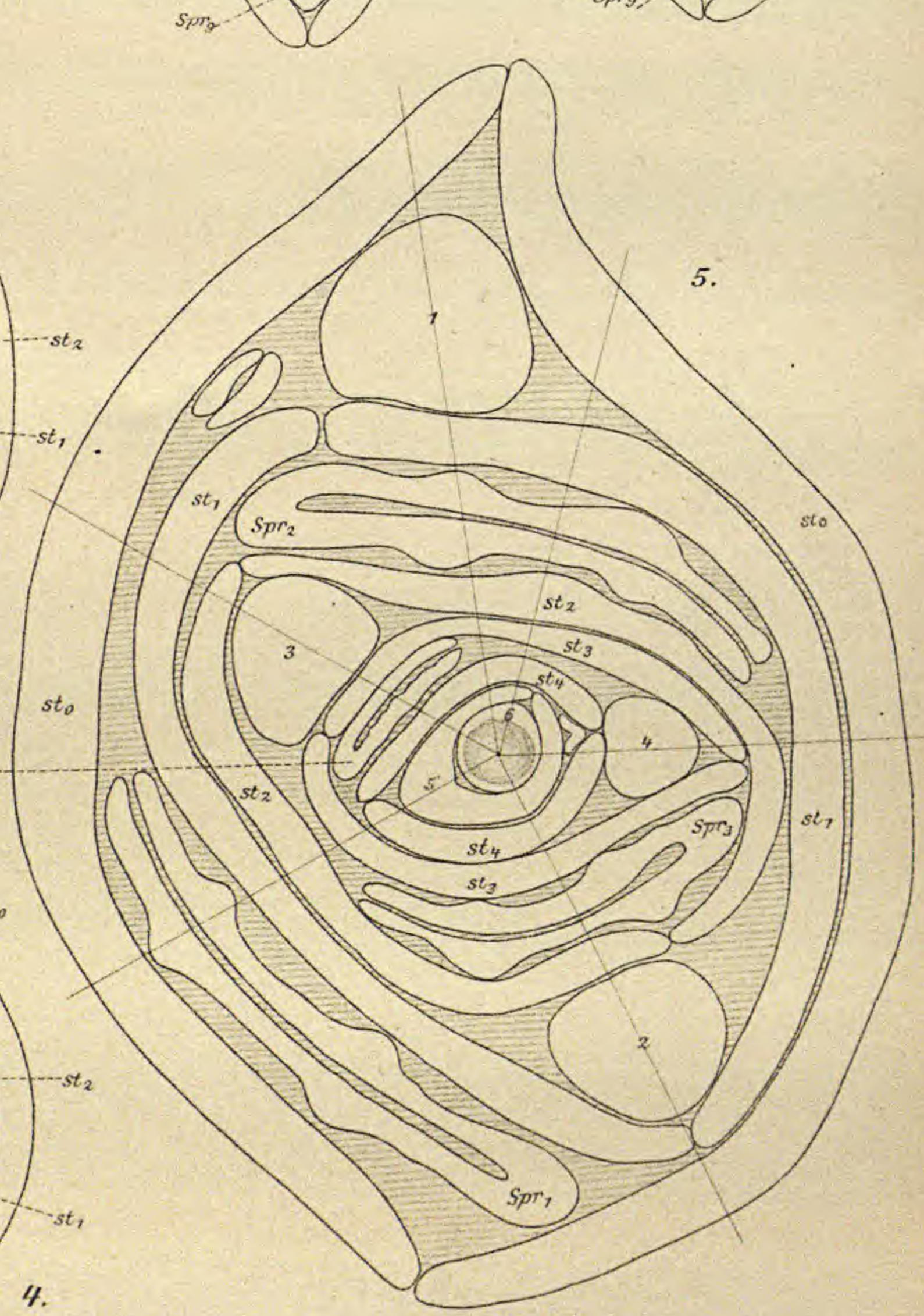
3.



6.



4.



5.

A. Weisse gez.

E. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Weisse (auch Weiße) Arthur

Artikel/Article: Ueber die Blattstellung von Liriodendron tulipifera. 488-493