Über Wirrzöpfe an Salix.

Von **Otto Renner**, München.

Tubeuf erwähnt in einer Mitteilung über die „Wirrzöpfe und Holzkröpfe der Weiden“ [1]), daß die Wirrzöpfe „teils durch Wucherungen der Blattknospen, teils durch Wucherungen und Vergrünungen weiblicher Blüten“ entstehen. Küster [2]) weist ausdrücklich darauf hin, daß aus männlichen Kätzchen hervorgegangene Weidenwirrzöpfe nicht bekannt seien, während er über einen Fall von Prolepsis männlicher Infloreszenzen ohne Verbildung berichtet. Unter anderen Schlagwörtern werden sich aber in der Literatur jedenfalls genug Vorkommnisse finden, die hierher zu zählen sind. Zwischen den typischen Wirrzöpfen und kaum vergrünten Kätzchen findet sich eine kontinuierliche Reihe von intermediären Umbildungsstadien, und solange die Ätiologie für keinen Fall sicher aufgeklärt ist, liegt kein Grund vor, den extremen Fällen einen besonderen Platz zu reservieren. Es soll hier jedoch nur eine Arbeit neueren Datums von Velenovský [3]) berücksichtigt werden, der seinerseits die ältere Literatur verglichen hat. Aber es fehlt auch nicht ganz an solchen Beobachtungen über Vergrünung männlicher Kätzchen, die ausdrücklich zu den Wirrzöpfen in Beziehung gebracht werden. Ungefähr zur selben Zeit mit Küsters Publikation machte A. Toepffer [4]) eine kurze Mitteilung über Wirrzöpfe an Weiden, wobei er, unter Bezugnahme auf die Angabe von Tubeuf, auch zwei Fälle erwähnt, in denen die krankhaften Bildungen aus männlichen Kätzchen hervorgegangen waren.

Der Verfasser fand nun im Oktober Verlaubung männlicher Blüten bei proleptisch entfalteten Kätzchen von Salix alba f. pendula an einem Baum, der augenscheinlich Jahr für Jahr im Sommer zahlreiche Wirrzöpfe produziert. Die Kätzchen, welche zuletzt ausgetrieben und sich kaum gestreckt hatten, wichen im Aussehen von normalen wenig ab. Die Staubblätter waren großenteils in weißes Filament und gelbe Anthere gegliedert, doch auch oft mehr oder weniger vergrünt, wobei die rudimentären Pollensäcke immer noch irgendwo auf der Fläche oder am Rand der ziemlich breiten, lanzettlichen, behaarten Spreiten zu finden waren. Die Diskusdrüsen waren manchmal beide noch fleischig und

---

1) Naturwissensch. Zeitschrift f. Land- und Forstwirtschaft, 2. Jahrg., Heft 8.

2) Notiz über die Wirrzöpfe an Weiden. Naturwissensch. Zeitschrift, 3. Jahrg., Heft 3.

3) Vergleichende Studien über die Salix-Blüte. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII, pag. 124.

4) Teratologisches und Cecidiologisches von den Weiden. Allgem. Bot. Zeitschr. für Systematik etc., Nr. 5, Jahrg. 1905.

kahl, doch fehlten immer die Wasserspalten an der Spitze, die wohl der Ausscheidung des Nektars dienen, und dabei war fast allgemein eine Spaltung in pfriemliche Stücke zu beobachten. Die Zahl der Teilungsstücke war bei dem hinteren, der Kätzchenspindel zugewendeten Nektarium regelmäßig zwei (Fig. 1), bei dem vorderen, an die Braktee anstoßenden bewegte sie sich zwischen zwei und fünf, wenn die Spaltung nicht überhaupt unterblieben war (Fig. 6). Die beiden aus der adossierten Drüse hervorgegangenen Teile waren aber auch sehr häufig als völlig getrennte, linealische, grüne, behaarte Blättchen entwickelt (Fig. 5), und endlich nahm die Stelle des hinteren Nektariums dann und wann ein kleiner Sproß mit wenigen Laubblättchen ein (Fig. 2, 3, 4). Die vordere Drüse war nie so stark verbildet.

In anderen Kätzchen, die sich nach der Sprengung der Knospenhülle bedeutend gestreckt hatten, war die Umbildung soweit vorgeschritten, daß eine Zurückführung der hier auftretenden Gebilde auf die Organe

Fig. 1.

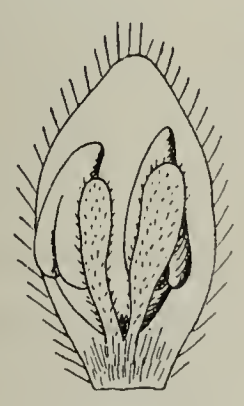
Fig. 2.

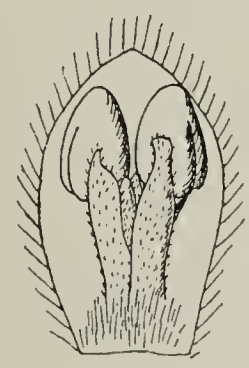
Fig. 3.

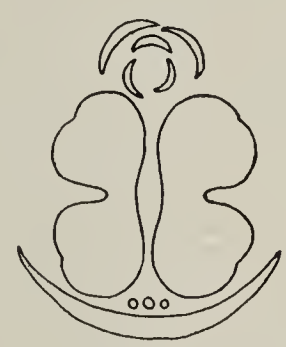
Fig. 4.

der männlichen Blüte nicht mehr möglich erschien. In den Achseln der mehr oder weniger laubblattartigen, manchmal mit kleinen Nebenblättern versehenen Deckschuppen hatte sich in einem Kätzchen überall ein kleiner unverzweigter Laubsproß mit einer ganzen Anzahl von schmalen Blättchen entwickelt. In einem anderen Fall waren die Deckschuppen an ihren verlängerten Achselsprossen hinaufgewachsen, die Verlängerung der Sproßachsen über die Anwachsstelle hinaus war aber nicht mit Sicherheit zu erkennen; vielmehr trugen die vergrößerten, in Form eines einseitig aufgeschlitzten Bechers entwickelten Brakteen in ihrem Grund eine größere Anzahl von Laubsprossen, die kaum sämtlich durch Verzweigung des Achselsprosses erster Ordnung, sondern eher teilweise als Neubildungen entstanden sein dürften. Die Anordnung dieser Sprosse war sehr wechselnd. Verhältnismäßig häufig standen der Kätzchenspindel zugewendet zwei Sprosse mit wenigen, relativ großen Blättern, an das Deckblatt anstoßend ein ähnlicher Sproß, und der Mittelgrund war bedeckt von mehreren knospenförmigen Sprößchen mit sehr kleinen zahlreichen Blättern.

Durch das Entgegenkommen des Herrn Toepffer hatte der Verfasser auch Gelegenheit männliche Wirrzöpfe von Salix incana zu untersuchen, die von demselben Baum stammen wie die von Toepffer a. a. Ort kurz beschriebenen. Am 15. April 1905 gesammelte männliche Zweige tragen je mehrere normale Kätzchen und wenige veränderte, die durch plumpere Form und vergrößerte Brakteen auffallen. In der Achsel jedes Deckblattes sind einmal die beiden normalerweise auftretenden Staubblätter mit gelben Antheren und kurz gebliebenen Filamenten zu finden; dann gegen die Kätzchenachse hin 8—12 akzessorische Stamina mit kurzem Filament und grüner, dicker, aus 4—6 Längswülsten gebildeter Anthere; endlich um den ganzen Komplex von Staubblättern herum zahlreiche Laubblättchen, am schwächsten zwischen

Fig. 5.

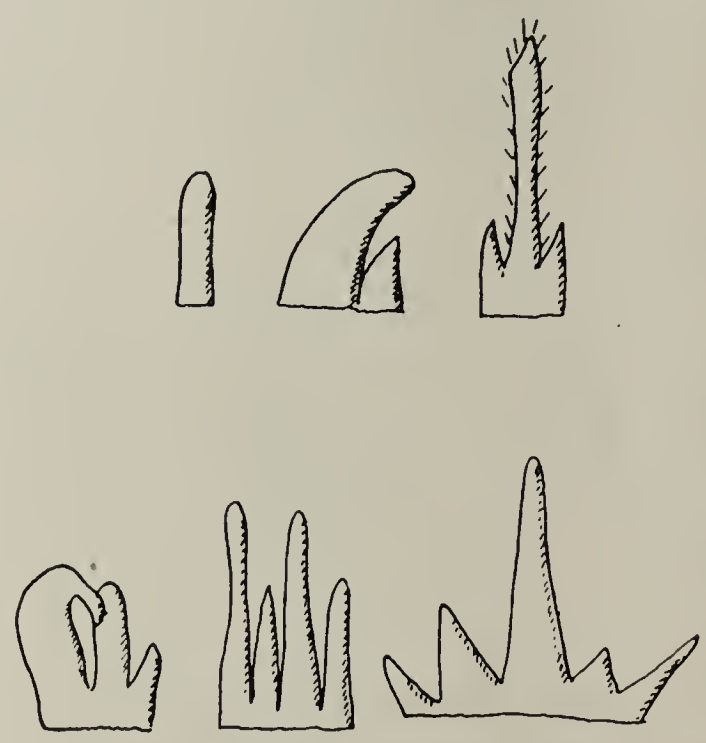

Fig. 6.

der Braktee und den Stamina, am stärksten auf den Seiten entwickelt. Vom Diskus — Salix incana besitzt nur den hinteren Zahn — ist kein unzweideutiger Überrest zu finden. In anderer Weise umgebildet sind die Blüten an Zweigen, die am 24. Juni 1904 eingelegt wurden. Auch hier sind die normalen Staubblätter als solche überall erhalten. Auffallend ist nur die durchgehends beobachtete Gliederung der Filamente, die in gesunden Blüten fehlt. Die Staubfäden besitzen nämlich ein kurzes dickes Fußstück, dem der etwa fünfmal längere, bei Berührung sich leicht ablösende fadenförmige Teil aufgesetzt ist. Die Lebensdauer der Staubblätter war also über das gewöhnliche Maß hinaus verlängert, aber eine Zurücksetzung in der Ernährung gegenüber den zu weiterem Wachstum befähigten Teilen ist durch die Abgliederung, die allem Anschein nach schon ein Vertrocknen der Filamente eingeleitet hatte, doch angedeutet. Überzählige Staubblätter sind nicht zur Entwicklung gekommen, dafür sind zahlreiche kleine Laubsprosse mit

gezähnten Blättchen vorhanden, so daß die Blüten wie bei Toepffer die „Form kleiner gefüllter Röschen" zeigen. Gewöhnlich ist zwischen die ganz versteckten Stamina und die Braktee ein sehr kleines Sprößchen eingeschoben, mehrere Sprosse stehen seitlich, und die größte Zahl ist gegen die Spindel hin entwickelt. Von der Drüse fehlt wieder jede sichere Spur. Ob die akzessorischen Blätter und Sprosse sämtlich als selbständige Neubildungen aufgetreten sind oder teilweise der Diskusanlage ihre Entstehung verdankten, läßt sich nicht entscheiden. Die dritte Möglichkeit, daß sie alle auf den Diskus zurückgehen, ist aber jedenfalls abzuweisen, weil die fraglichen Bildungen über die Seiten der Blüte bis nach vorn übergreifen, also über einen viel größeren Raum sich ausbreiten als der ist, den das Nektarium sonst einnimmt.

Noch einen Schritt weiter geht die Verbildung an einem Kätzchen, das nach der Versicherung des Herrn Toepffer von einem im Münchener botanischen Garten kultivierten männlichen Exemplar der Salix pentandra stammt. In der Achsel der laubigen Deckblätter stehen zahlreiche Laubsprosse von der verschiedensten Größe, die Staubblätter fehlen. Von dem oben bei Salix alba an letzter Stelle beschriebenen Fall unterscheidet sich dieses Vorkommen nur durch die größere Zahl und stärkere Ausbildung der Sprosse, in die die einzelne Blüte aufgelöst erscheint.

Die Zeichnungen Küsters a. a. Ort gaben Veranlassung, auch an verbildeten weiblichen Blüten zu untersuchen, ob die serialen Beisprosse des in der Fruchtknotenhöhle zur Entwicklung gelangenden Sprosses auf den Diskus sich zurückführen lassen. Das dem Münchener Garten entnommene Material, ein weibliches Kätzchen von Salix rubra, verdankt der Verfasser der Freundlichkeit des Herrn Dr. Roß. Im unteren Teil der Infloreszenz findet sich hier eine Anzahl von fast normalen Blüten mit kaum verändertem Fruchtknoten und wohl entwickeltem hinterem Nektarium; das vordere fehlt bei Salix rubra regelmäßig. An der Stelle des hinteren Diskuszahns, also wohl aus dessen Anlage hervorgegangen, sind in den oberen vergrünten Blüten vor dem stark vergrößerten Fruchtknoten, in dessen Innerem die Blütenachse durchgewachsen ist und zahlreiche Blätter produziert hat, wenige ziemlich große Blätter zu sehen, meistens zwei in Transversalstellung, doch auch oft drei oder nur eines, und gewöhnlich um deren Basis herum noch ein geschlossener Kranz von winzigen krümeligen Sproßanlagen (Fig. 7, 8, 9). Wie Längsschnitte zeigen, gehören diese Blätter einem Sproß mit sehr kurzer Achse an, dessen unregelmäßig verzweigte Spitze zahlreiche winzige Blättchen trägt und zwischen den ersten großen, seitlich eingerollten Blättern versteckt ist. Dieselbe Eigentümlichkeit des Wachstums zeigt übrigens auch der im Innern des Frucht-

knotens entstandene Sproß, bei dem schon Appel[1]) etwas Ähnliches wahrgenommen hat. Zwischen Fruchtknoten und Deckschuppe fehlt jede Neubildung. An diesen Fall scheint die Beobachtung von Küster sich anzuschließen, der vor und hinter dem Pistill je einen Sproß mit zwei bis vier großen Blättern gefunden hat, wobei der hintere dem vorderen gegenüber immer merklich gefördert war. Vielleicht gehört die hybride Form, die er vor sich hatte, zu denen, die auch in der weiblichen Blüte zwei Drüsen besitzen, und dann dürfte der Sproß zwischen Fruchtknoten und Braktee dem vorderen Nektarium entsprechen. Aber natürlich kann auch eine Neubildung vorliegen.

Mit einer von den beschriebenen Variationen deckt sich das von Velenovský mitgeteilte Vorkommen. Er fand regelmäßig die adossierte

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Drüse gespalten oder durch zwei in die Transversalstellung rückende Blättchen ersetzt, die vordere Drüse, wenn vorhanden, einfach. Ein ziemlich belangloser Unterschied gegenüber dem oben geschilderten Fall bei Salix alba besteht nur darin, daß das Auftreten dieser vorderen Drüse bei Salix aurita, die ihm vorlag, als Neubildung — oder wenn man anders will als Rückschlagserscheinung — zu betrachten ist, weil bei dieser Art normaliter nur die hintere Drüse zur Entwicklung kommt. Die ganze Umbildung faßt Velenovský als Anamorphose auf, die ihm die Mittel zu einer Rekonstruktion der ursprünglichen Blütenverhältnisse an die Hand gibt: die adossierte Drüse weist sich durch ihre Neigung zur Spaltung als dem Vorblattpaar entsprechend aus, das vordere Nektarium ist der Rest eines hypothetischen Perigons. Die Beobachtungen des Verfassers zeigen nun, daß bei Vergrünung aus dem hinteren Diskuszahn ein Blattpaar wohl werden kann, aber nicht werden muß, und daß die vordere Drüse sich nicht wesentlich anders verhält. Daß das vordere Nektarium nie so weit auswächst wie das hintere derselben Blüte, findet sein Analogon in der bei Salix alba

1) Über Phyto- und Zoomorphosen. Inaug.-Diss. Würzburg, Königsberg 1899.

mehrfach beobachteten Art der Entwicklung der ganzen Kätzchen — die an die Knospenschuppe anstoßenden Blüten waren meist viel weniger vergrünt als die dem tragenden Zweig zugewendeten —, und hat seinen Grund wahrscheinlich in den Raumverhältnissen.

Wenn aus den Vergrünungserscheinungen mit einiger Wahrscheinlichkeit ein Schluß auf den primitiveren Blütentypus sich ziehen ließe, aus dem die wohl bedeutend reduzierte Blüte der Salicaceen hervorgegangen ist, so wäre damit ein sehr erwünschter Anhaltspunkt für die bis jetzt ganz unsichere Stellung der Salicaceen im System gegeben. Aber die Annahme des Rekonstruktionsversuchs von Velenovský wäre bei der Variabilität der abnormen Bildungen reine Willkür. Eher könnte sogar die von Velenovský beobachtete Erscheinung als Spezialfall desjenigen Umbildungsmodus betrachtet werden, bei dem aus den Nektarien Sprosse hervorgehen. Der Vegetationspunkt dieser Sprosse wäre dann zur Bildung der beiden von Velenovský als Vorblattpaar gedeuteten Blätter aufgebraucht worden, wie der Vegetationspunkt der männlichen Blüte von Salix zwischen den Staubblättern nicht zu finden ist. Aber diese Deutung erscheint dem Verfasser um nichts weniger gekünstelt als die von Velenovský. Die unbefangene Betrachtung der Tatsachen, ohne schematisierende Konstruktionen im Sinne der formalen Morphologie, läßt nur das eine erkennen, daß an den Stellen, wo in der gesunden Blüte Nektar absondernde Drüsen erscheinen, die infolge eines abnormen Reizes ungewöhnlich reichlich zusammenströmenden Baustoffe in wechselnder Weise Verwendung finden. Im einfachsten Fall wird die Drüse nur vergrößert, aber gewöhnlich nicht als ungegliederter Körper, sondern unregelmäßig zerschlitzt (Fig. 1, 6); bei den in Fig. 6 unten dargestellten Fällen läßt sich die Vermutung kaum abweisen, daß die Art der Entwicklung unmittelbar durch die Raumverhältnisse bedingt ist; eine Ausdehnung in medianer Richtung ist zwischen der Braktee und den enganliegenden Staubblättern ohne bedeutende Arbeitsleistung nicht möglich, während der seitlichen Verbreiterung kaum ein Widerstand entgegensteht. Wo noch größere Mengen von Baumaterial verfügbar sind, können die Teilstücke der Drüse blattartig auswachsen, oder es bildet sich gar ein Vegetationspunkt, der mehrere Blätter an einer kurzen Achse produziert. In extremen Fällen treten außerdem noch Neubildungen von derselben Inkonstanz der morphologischen Dignität auch an Stellen auf, wo in der normalen Blüte Organanlagen ganz fehlen.

Die Differenzen in der Art der Verbildung sind wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß zur Zeit der Infektion bezw. der Reizübermittlung die betroffenen Infloreszenzen in verschiedenen Entwicklungsphasen sich befanden. Wenn die Reizung in einem Stadium erfolgt,

in dem die Organe der einzelnen Blüte noch nicht angelegt sind, so dürfte der Blütenvegetationspunkt zu einem Laubsproß mit zerstreuter Blattstellung auswachsen. Bei höherer Intensität des Anstoßes kann das ganze Feld in der Achsel der Braktee meristematisch werden und Beisprosse des Hauptachselsprosses ohne Regelmäßigkeit produzieren. Es mag auch sein, daß manchmal Gruppen von Sprossen, die als unabhängige Neubildungen erscheinen, in Wirklichkeit Verzweigungssysteme darstellen. Sind die Blütenorgane am Vegetationspunkt schon ausgegliedert, wenn der Reiz die Blüte trifft, dann kann eine vollständige Auslöschung des Blütencharakters nicht mehr eintreten. Die Sporophylle vergrünen höchstens, an Stelle der Nektarien entstehen Blätter oder Sprosse, und im freien Blütengrund treten gelegentlich, wahrscheinlich wenn der Reiz sehr stark ist, noch überzählige Sporophylle oder Laubblätter oder auch Sproßanlagen auf. Von einem Durchwachsen der Blütenachse kann man mit Sicherheit nur bei der weiblichen Blüte reden, weil hier der Ort des Vegetationspunktes im Inneren der Fruchtknotenhöhle wohl bestimmt ist. Bei der männlichen Blüte stellt von den zahlreichen Sprossen, wie sie von Salix incana beschrieben worden sind, vielleicht kein einziger die Fortsetzung der Blütenachse dar, weil nach der Angabe von Hegelmaier der Vegetationspunkt in der Bildung der beiden (terminalen) Staubblätter ganz aufgeht. Die Wahrnehmung, daß die Drüsen oft viel stärker verändert sind als die Sporophylle derselben Blüte, verträgt sich gut mit der Entwicklungsgeschichte, der zufolge die Anlegung der Nektarien zeitlich ziemlich weit hinter die Entstehung der Staubblätter bezw. der Karpelle fällt.

Erklärung der Figuren.

1—6 Salix alba, männlich; 1, 2, 3, 5 12mal, 4 16mal, 6 36mal vergrößert. 1. Blüte von hinten, Nektarium gespalten. 2. Blüte von hinten, an Stelle des Nektariums ein Sproß mit zwei großen und einigen viel kleineren Blättern. 3. Ebenso, nur der aus dem hinteren Nektarium hervorgegangene Sproß stärker entwickelt. 4. Querschnitt durch die in Fig. 3 dargestellte Blüte; das vordere Nektarium, zwischen der Braktee und den Staubblättern, in drei Teile gespalten. 5. Blüte von hinten, die Staubblätter verlaubt, an Stelle des Nektariums zwei grüne Blättchen. 6. Verschiedene Formen des vorderen Nektariums, sämtlich in medianer Richtung sehr flach.

7—9 Salix rubra, weiblich, $1^1/_2$mal vergrößert. 7. Blüte von der Seite, Fruchtknoten stark vergrößert, an Stelle des Nektariums ein Sproß. 8. Eine ähnliche Blüte von hinten. 9. Blüte von hinten; Fruchtknoten spathaförmig aufgeschlitzt, von dem in seinem Grund entstandenen Sproß ein Blatt sichtbar; das erste Blatt des aus dem Nektarium hervorgegangenen Sprosses sehr groß, laubig.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: Über Wirrzöpfe an Salix 322-328