Ueber den Sprossscheitel der *Linaria spuria*.

Von

Hermann Vöchting.

Mit Tafel II und III.

In meiner Arbeit über Blüthen-Anomalien[1]) wurden in dem Abschnitte über die Entwickelungsgeschichte der Blüthe auch kurz die Vorgänge am vegetativen Scheitel der *Linaria spuria* besprochen. Ich zeigte, dass der Uebergang von der Quirl- zur Schraubenstellung, der sich an den Scheiteln der Sprosse dieser Pflanze regelmässig vollzieht, mit der Anschluss-Theorie Schwendener's nur unter Annahme gewisser Hülfs-Hypothesen vereinbar ist.

Auf meine Bemerkungen hat Schwendener in einem in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie[2]) veröffentlichten Aufsatze erwidert. Er beschreibt den Scheitel der *Linaria spuria* in der Spiralregion, sucht den Contact der Entwickelungsfelder der jüngsten Anlagen zu erweisen, und behauptet darauf hin, meine Angaben seien unhaltbar. Er geht ferner auf meine Untersuchungen über die Blüthenentwickelung ein, und glaubt darthun zu können, dass meine gegen Schumann gerichteten Ausführungen nicht sämmtlich zutreffen.

Allein Schwendener ist in seiner Erwiderung auf die Punkte, die in meiner Darstellung die Hauptsache bildeten, gar nicht eingegangen. Am vegetativen Scheitel war es der Uebergang von der einen Stellung in die andere, auf den mein Einwurf sich stützte; in der Blüthen-Region waren es in erster Linie die Anomalien, auf Grund deren ich mich gegen die Anschluss-Theorie aussprach. Gerade dieser Punkte aber hat Schwendener nicht mit einem Worte gedacht.

1) H. Vöchting, Ueber Blüthen-Anomalien. Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI. Leipzig. 1898. p. 439.

2) S. Schwendener, Ueber die Contactverhältnisse der jüngsten Blattanlagen bei *Linaria spuria*. Sitzber. d. K. pr. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1899, p. 94 ff.

Da ich annahm, dies müsse jedem, der sich mit der Sache befasste, alsbald auffallen, so hielt ich anfänglich eine Antwort auf Schwendener's Angaben nicht für nothwendig. Von verschiedenen Seiten wurde ich jedoch darauf hingewiesen, dass mein Schweigen unrichtig gedeutet werden könne, und ich beschloss daher, den Gegenstand von neuem vorzunehmen. Ueber anderen Arbeiten aber verzögerte sich die Sache und wäre vielleicht doch noch unausgeführt geblieben. Da erschienen im letzten Sommer die kritischen Erörterungen Schwendener's zu Winkler's Untersuchungen über Blattstellung. Nunmehr glaubte ich die Ausführung meines Vorhabens nicht länger aufschieben zu sollen.

Es schien mir jedoch nothwendig, nicht nur die streitigen Punkte von neuem, und zwar jetzt eingehender, zu behandeln, sondern die Untersuchung auf einige Gegenstände auszudehnen, die einst zwar schon wahrgenommen wurden, deren nähere Behandlung aber nicht der Umgrenzung der früheren Arbeit entsprach. Vor allem gilt dies von der verschiedenen Wachsthumsgeschwindigkeit des Blattes in der Quirl- und in der Spiralregion am Stengel, ein Gegenstand, der zwar nicht unmittelbar mit der Blattstellung zusammenhängt, wohl aber auf die in den beiden Regionen herrschenden Unterschiede Licht wirft. Damit mag sich der grössere Umfang rechtfertigen, den diese Arbeit gewonnen hat.

a) Der Laubspross.

Mein verehrter Gegner leitet seine Erwiderung mit dem Citat eines Satzes aus meiner Arbeit ein und knüpft daran die Bemerkung, dass man nicht erfahre, was ich unter eigentlichem Contact verstehe. Der Satz selbst lautet: „Ein Blick auf unsere Abbildungen überzeugt alsbald, dass die Stellung der Blätter, ihre quirlige und schraubige Ordnung, sowie der Uebergang von der einen zur anderen, nicht durch eigentlichen Contact verursacht werden kann, da ein solcher gar nicht stattfindet". Ich glaubte, dass der Sinn, den ich mit dem Worte Contact verbinde, schon aus dem unmittelbar folgenden, von Schwendener nicht citirten, Satze hervorgehe: „Auch mit Hofmeister's Lückensatz und Schwendener's Anschluss-Theorie stehen die beobachteten Thatsachen nicht im Einklang". Hier wird zwischen Contact und Anschluss unterschieden. Deutlicher aber erhellt meine Ansicht aus folgender Stelle in derselben Arbeit (p. 64, Randnote 4): „In seiner

letzten Arbeit über Blattstellung (Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsbericht d. k. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1895, p. 645 ff.) hat Schwendener noch einmal seine theoretischen Ansichten dargelegt. Er unterscheidet nunmehr streng — wie uns scheint, strenger als in seinen früheren Arbeiten — zwischen zwei Stadien in der Entstehung der seitlichen Sprossungen, einem, das erst secundär eintritt, in dem die Glieder sich wirklich berühren, und einem, das voraufgeht, in dem sie noch nicht in Contact stehen. In diesem Stadium zeigen die Anlagen aber schon dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. „„Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwicklungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreitet, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenso vollständig beanspruchen.““

Schwendener lässt dahingestellt, welcher Ausdruck für die eben angedeuteten räumlichen Beziehungen passender sei, ob Contact oder Anschluss. Mir scheint, man sollte die Bezeichnung Contact hier durchaus vermeiden. Die Ursachen, welche die räumlichen Dispositionen bewirken, haben im Innern des Gewebes ihren Sitz und sind uns ihrer Natur nach unbekannt. Der Ausdruck Contact wird leicht dazu führen, die für den wirklichen Contact der schon älteren Glieder entwickelten Vorstellungen auf das noch unbekannte Gebiet zu übertragen, und so zu Unbestimmtheit Veranlassung geben. Das Werk Schumann's zeigt dies deutlich.

Unsere eigenen Untersuchungen drehen sich ausschliesslich um die primären, vor dem eigentlichen Contact stattfindenden Verhältnisse.“

In diesen Zeilen, denen eine eingehende Erörterung desselben Gegenstandes in meiner Arbeit über die Blattstellung der Cacteen vorausgegangen war, glaubte ich mich so deutlich über den Sinn, der mit dem Worte Contact verbunden wurde, ausgesprochen zu haben, dass jedes Missverständniss ausgeschlossen war.

Wenden wir uns nunmehr zur Sache selbst. Da nicht anzunehmen ist, dass jedem Leser die in meiner Arbeit angeführten Thatsachen bekannt sind, so führe ich das über den Bau der entwickelten Pflanze Gesagte hier noch einmal, und zwar in erweiterter Form, aus.

An jedem Sprosse der *Linaria spuria* stehen die Blätter und damit ihre Achsel-Producte in zweierlei Stellung. Die ersten Glieder sind stets in zweigliedrigen alternirenden Quirlen, die späteren in Schraubenstellung geordnet; zwischen den beiden Stellungen findet sich eine Uebergangs-Zone. An der Hauptachse wird der basale Theil von 6—8, zuweilen auch mehr, echten Quirlen eingenommen. Daran schliesst sich eine Strecke der Achse, auf welcher die Glieder der Quirle ihre Divergenz zwar noch beibehalten, ihre Distanz aber verändern; sie rücken anfangs wenig, dann mehr auseinander. Nun endlich folgt die Region mit Spiral-Stellung, die Quirle lösen sich völlig auf; die Glieder verändern nicht bloss ihre Distanz, sondern auch ihre Divergenz.

Der Uebergang von der einen Stellung in die andere vollzieht sich gewöhnlich in der Art, dass die Glieder des letzten, der Distanz nach schon aufgelösten, Wirtels nicht mehr genau um 180° von einander abweichen, sondern sich einseitig um ein Geringes nähern. Das nun folgende erste einzelne Blatt steht über der grösseren Lücke zwischen den Blättern dieses Quirles, jedoch dem älteren Gliede einseitig stark genähert; indess das sich nun anschliessende Blatt die Mitte über der kleineren Lücke einnimmt. Hiermit ist die Spiral-Stellung herbeigeführt.

Die Blätter der Uebergangs-Zone und die der benachbarten Regionen mit den verschiedenen Stellungen haben dieselbe Gestalt und ähnlichen Umfang. Weiterhin werden sie in der Spiralregion allmählich kleiner. An den Seitensprossen erster und höherer Ordnung finden sich dieselben Verhältnisse, jedoch mit der Abweichung, dass die Zahl der Quirle geringer ist, als an der Hauptachse, meist nur 4—6 beträgt.

Mit der Verschiedenheit der Stellung der Blätter hängt ein Unterschied ihrer Achselsprosse zusammen. In der Quirl-Region entstehen als primäre Producte Laubsprosse, in der Spiralregion Blüthen. Die Uebergangs-Zone weist Schwankungen auf; nachdem schon die Blüthenbildung eingeleitet war, kann noch ein Laubspross entstehen und ebenso kann ein Quirl in einer oder in beiden Achseln Blüthen hervorbringen. Im ganzen aber halten sich die Producte der beiden Regionen getrennt, und es kommen grössere Abweichungen von der Stellungsregel nicht häufig vor. Doch wurden auch solche hier und da wahrgenommen. So fanden sich unter den Pflanzen einer spät gemachten Aussaat einzelne, deren Hauptachsen schon unter der mittleren Quirl-Region mit Blüthen

besetzt waren, und daneben andere, an denen umgekehrt an hochstehenden Theilen der Hauptachse in einzelnen Blattachseln Laubsprosse als primäre Producte entstanden waren.

Damit wenden wir uns zu den Entwickelungsvorgängen.

Zur Untersuchung des Scheitels in der Uebergangs-Region dienten früher fast ausschliesslich Seitensprosse, nicht die Hauptachse selbst. Jene stehen bis spät in den Herbst zur Verfügung; an dieser kann man den Uebergang nur in früherer Jahreszeit untersuchen. Gelegentlich gemachte Beobachtungen hatten gelehrt, dass der Scheitel der Hauptachse im jugendlichsten Alter eine Form aufweist, die man an den Achselsprossen nicht wahrnimmt, ein Umstand, der nunmehr zur näheren Verfolgung der Sache veranlasste.

Der Scheitel des Keimlings gewährt ein Bild, das an die bekannten Formen erinnert[1]). Zwischen den beiden Kotyledonen ist nur ein schmaler Scheitel vorhanden, ja man kann von einem solchen kaum sprechen, da die die Kotyledonen verbindende Linie nach oben concav ist. Vor der Anlage der ersten Laubblätter verbreitert sich der Scheitel und nun entstehen zwei mit den Kotyledonen sich kreuzende Hügel, das erste Laubblattpaar. Auch diese Hügel umschliessen noch keinen eigentlichen Vegetationspunkt, die Verbindungslinie zwischen beiden ist noch nach oben concav; aber die beiden Glieder sind weiter von einander entfernt, als die jungen Kotyledonen. Dieses Verhältniss beobachtet man auch noch beim dritten Blatthügelpaare, Fig. 2, Taf. II, und selbst noch beim vierten; dann aber treten gewöhnlich neue Vorgänge ein. Die nächsten beiden Hügel entstehen unterhalb des Scheitels, aber in relativ grösserer Entfernung von einander als früher, und der Scheitel bleibt nun und fortan überhaupt als flacher Hügel erhalten. Zwischen den ersten dieser Blattpaare ist er noch schmal, Fig. 3, Taf. II; zwischen den folgenden aber wird er allmählich breiter (vergl. Fig. 31, 4, 16, 15 u. 27, Taf. II). Die beiden Glieder der Quirle können anfänglich von gleicher oder etwas ungleicher Grösse sein (s. die angegebenen Figuren und Fig. 15, Taf. II). Auch in vorgeschrittenen Entwickelungszuständen können sie noch gleiche Grösse aufweisen; gewöhnlich aber eilt das eine im Wachsthum voran, sodass die zwei Glieder des fertigen Quirles im Umfange

1) Vergl. J. Hanstein, Die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Botanische Abhandlungen etc. Herausgegeben von J. Hanstein, 1. Heft, Bonn 1870, Taf. III, Fig. 43.

etwas von einander abweichen. Besonders hervorzuheben ist die Thatsache, dass die Umgestaltung des Scheitels von einer schmalen Furche zu einer flach gewölbten rundlichen Kuppe keine Aenderung der Blattstellung nach sich zieht. In den ersten Quirlen sind die Mittelpunkte und die Ränder der jüngsten Blatthügel wenig, in den späteren weiter von einander entfernt; ihre Divergenz verändert sich aber nicht. Dieser Umstand allein zeigt schon, dass die räumlichen Verhältnisse am Scheitel für den Ort der Blattanlagen nicht entscheidend sein können.

Etwas abweichend sind die Entwickelungsvorgänge an den Seitenachsen. Zunächst fehlt der erste Zustand, in dem der Vegetationspunkt eine schmale Furche bildet, völlig; der Scheitel hat von Anfang an die Form einer flach gewölbten Kuppe. Die Blatthügel entstehen unterhalb des Scheitels im wesentlichen in der an der Hauptachse beobachteten Weise, doch sind die beiden Glieder des Wirtels in den meisten Fällen ungleich; das eine entsteht etwas früher als das andere, und eilt im Wachsthume voran. Gleichheit der Hügel kommt auch hier vor, aber nicht häufig. Unsere Fig. 18 und 8, 19, 26, 28, 29, 30 und 32, Taf. II, erläutern das gewöhnliche Vorkommen. Fig. 19, Taf. II, zeigt einen Scheitel in der Ansicht von oben, Fig. 18, Taf. II, in der von der Seite. Die beiden älteren Blätter weichen im Umfange wenig, die beiden jüngsten etwas mehr von einander ab. Grösser ist der Unterschied zwischen den Gliedern des in Fig. 28, 29 u. 30, Taf. II, dargestellten Scheitels und noch grösser an dem in Fig. 26, Taf. II, abgebildeten. Hier haben die Glieder des ältesten Quirles fast dieselbe Grösse; beträchtlich verschieden aber sind die des folgenden: das hintere über den Scheitel gekrümmte Blatt ist bedeutend länger, als das zugehörige vordere. Von dem dritten Wirtel ist erst das eine links stehende Blatt als Hügel vorhanden; das Schwesterglied fehlt noch.

In der eigentlichen Quirl-Region stehen die Blattanlagen meistens ziemlich genau opponirt, doch kommt es auch vor, dass die zwei Glieder sich einseitig etwas nähern. In diesem Falle entsteht das erste Blatt des nächsten Quirles in der grösseren Lücke zwischen den beiden letzten Gliedern. Ein solches Beispiel zeigt Fig. 32, Taf. II, die den Scheitel eines Achselsprosses mit dem ersten und zweiten auf die Vorblätter folgenden Blattpaare darstellt.

Auf einen wohl zu beachtenden Umstand sei hier noch hingewiesen. Wie ein Blick auf unsere Figuren lehrt, sind die Entwickelungsunterschiede zwischen den Paaren der aufeinander fol-

genden Quirle auffallend gross. Es ist, als ob die Glieder eines Paares jedesmal stossweise mit verhältnissmässig grossen Intervallen angelegt würden (vergl. verschiedene Figuren, bes. Fig. 4, 26 und 35 auf Taf. II). Um dieses Verhältniss genauer zu bestimmen, wurde die Länge der Blattanlagen und Blätter einiger Sprosse so genau wie möglich gemessen. Drei Beispiele aus diesen Bestimmungen werden den Sachverhalt am besten erläutern. Die Messung der Glieder des ersten Sprosses wurde von mir, die der Blätter des zweiten und dritten von stud. Birlinger ausgeführt.

In den beiden ersten Fällen waren die nicht starken Achsen mit 10 Blattpaaren besetzt, deren ältestes die Kotyledonen, deren jüngstes mikroskopische Hügel bildeten. An den Gliedern der drei letzten Paare konnte die Länge nicht mehr festgestellt werden. Am dritten Beispiele waren einige Blattpaare mehr vorhanden; hier liess sich die Länge der Glieder bis zum zehnten Paare genau bestimmen. In der Reihenfolge wird mit dem sicher messbaren jüngsten Paare begonnen; die noch jüngeren Hügel werden nicht aufgeführt. Rechts und links von dem Doppelstriche stehen jedesmal die zusammengehörenden Glieder eines Quirles. Die Maasse beziehen sich bloss auf die Länge des Blattes, diese genommen von der oberen Ansatzstelle an der Achse bis zur Spitze. In der letzten Columne sieht man die Unterschiede zwischen den Längen der aufeinander folgenden Paare. Die Länge ist in mm angegeben. Im zweiten und dritten Beispiele ist an den entwickelteren Gliedern ausser der gesammten auch noch die Länge des Stieles und der Fläche besonders angeführt (Tabelle siehe folg. Seite).

Verfolgen wir nun, wie sich der Uebergang von der Quirl- zur Schraubenstellung vollzieht. Der kurzen Darstellung in unserer ersten Arbeit lassen wir heute einige nähere Angaben folgen.

Der am häufigsten vorkommenden Uebergangsform, die wir für die fertigen Glieder feststellten, entsprechen die Vorgänge am Scheitel. Sie besteht, wie erwähnt, darin, dass auf den letzten Wirtel mit opponirten Gliedern ein solcher folgt, in dem die beiden Blätter sich einseitig etwas nähern. Wie dies am Scheitel geschieht, giebt unsere Fig. 33, Taf. II, an. Die Blätter des äusseren Quirles stehen hier noch fast genau opponirt; ihr Grössenunterschied ist gering. Das nun folgende erste Blatt des jüngsten Quirles hat seinen Ort ziemlich genau in der Mitte der einen Lücke über dem vorhergehenden; das zweite, eben angelegte, in der Figur rechts stehende, weicht dagegen von der Mittelstellung um annähernd 17°

	Länge des Stieles mm	Länge der Fläche mm	Gesammtlänge mm	Gesammtlänge mm	Länge der Fläche mm	Länge des Stieles mm	Unterschied mm
			1. Spross.				
1. Quirl	—	—	0,06	0,046	—	—	
							1,394
2. „	—	—	0,8	0,7	—	—	
							4,0
3. „	—	—	3,0	2,5	—	—	
							24,0
4. „	—	—	15,0	14,5	—	—	
							25,0
5. „	—	—	27,5	27,0	—	—	
							14,5
6. „	—	—	35,0	34,0	—	—	
							21,5
7. „	—	—	46,0	44,5	—	—	
			2. Spross.				
1. Quirl	—	—	0,1	0,06	—	—	
							0,61
2. „	—	—	0,4	0,37	—	—	
							2,0
3. „	—	—	1,37	1,4	—	—	
							7,73
4. „	—	—	4,5	6,0	—	—	
							25,0
5. „	1,5	15,0	16,5	19,0	17,5	1,5	
							29,0
6. „	4,0	26,5	30,5	34,0	29,5	4,5	
							18,0
7. „	12,0	30,0	42,0	40,5	29,5	11,0	
			3. Spross.				
1. Quirl	—	—	0,1	0,05	—	—	
							0,53
2. „	—	—	0,39	0,29	—	—	
							1,52
3. „	—	—	1,2	1,0	—	—	
							5,3
4. „	—	—	4,0	3,5	—	—	
							15,0
5. „	1,0	11,5	12,5	10,0	9,0	1,0	
							23,0
6. „	2,0	21,5	23,5	22,0	20,0	2,0	
							39,0
7. „	6,0	35,5	41,5	43,0	36,0	7,0	
							15,0
8. „	9,0	40,0	49,0	50,5	41,0	9,5	
							16,5
9. „	13,0	45,0	58,0	58,0	43,0	15,0	
							17,0
10 „	17,0	34,5	51,5	47,5	31,5	16,0	

ab; es ist von dem einen Blatte um 107°, von dem andern um 73° entfernt. — Den weiteren Fortgang lehrt der in Fig. 11, Taf. II, gezeichnete Scheitel. Hier sind die Glieder des letzten Wirtels einander einseitig um etwa 19° genähert, ihre Medianen weichen auf der einen Seite um 165°, auf der andern um 195° von einander ab. Der jüngste Blatthügel, mit dem die Spiral-Stellung beginnt, liegt in dem grösseren Zwischenraume, jedoch so, dass seine Mediane mit der des grösseren vorhergehenden Blattes einen Winkel von annähernd 78°, mit der des jüngeren dagegen einen solchen von 117° bildet. — Ganz ähnliche Verhältnisse weisen die in den Fig. 13, Taf. II, 11 und 17, Taf. III, abgebildeten Scheitel auf. Von ihnen ist es nur ein Schritt zu der Region mit völliger Schraubenstellung.

Wir gelangen damit zu einem weiteren Falle, in dem der Uebergang von der einen Stellung in die andere nicht in der eben beschriebenen Art vermittelt wird, sondern sprungweise stattfindet. Schon Fig. 19 auf Taf. X unserer Arbeit zeigte diesen Vorgang; ein ähnliches Bild giebt unsere neue Fig. 34, Taf. II. Die beiden äusseren Glieder sind noch ziemlich genau um 180° von einander entfernt, mit ihnen hört die Quirl-Stellung auf. Das nächstjüngere Blatt steht nicht mehr in der sich mit jenem Paare kreuzenden Ebene, sondern weicht davon um annähernd 25° ab; es ist von dem einen Blatte des Wirtels um 115°, von dem andern um 65° entfernt. Das nun folgende Glied bildet mit ihm einen Winkel von 149 oder rund 150° und fällt in die senkrecht zum letzten Quirle stehende Median-Ebene. Von ihm weicht das sich zunächst anschliessende um einen Winkel von etwa 125,5° ab, und mit diesem endlich bildet der jüngste Blatthügel einen Winkel von fast derselben Grösse, von 124,5°. Die Uebereinstimmung der beiden letzten Divergenzen deutet darauf hin, dass nun schon der constante Winkel erreicht ist, der fortan eingehalten werden würde.

Scheitel, wie der eben beschriebene, fanden sich noch mehrfach; im ganzen aber ist ihr Vorkommen weniger häufig, als das der zuerst erörterten.

Wie erwähnt, hat Schwendener die ganze Quirl- und Uebergangs-Region unberücksichtigt gelassen und lediglich Scheitel aus der Spiralregion untersucht. Zu dieser wenden wir uns jetzt.

In meiner früheren Untersuchung war ich zunächst bemüht, die Stellung der Blätter am entwickelten Sprosse zu bestimmen;

allein dies gelang nicht. Nun wurde versucht, den Divergenz-Winkel an Knospenquerschnitten festzustellen, jedoch ebenfalls ohne Erfolg. Wurden zarte Schnitte angefertigt, sodass man die Vorgänge am Vegetationspunkte beobachten konnte, dann waren die Querschnitte der älteren Blätter nicht in ihrer natürlichen Lage zu halten. Machte man dagegen dickere Schnitte, die den Ort der älteren Blätter festzustellen gestatteten, dann liessen sich die Umrisse der Scheitelglieder nicht genau erkennen. Wie meine Untersuchung ergab, hat die Achse bis zur Ansatzstelle des 11. bis 12. Blattes eine Länge von 0,8—1 mm. Da endlich die Messung der Divergenz an Scheiteln mit wenigen Anlagen ziemlich ungleiche Werthe lieferte, so verzichtete ich auf die fragliche Bestimmung, und zwar um so mehr, als für die Begründung meiner Ansicht über die Ursachen der Stellung der Blätter die Kenntniss des Divergenz-Bruches bedeutungslos war.

Was ich aus den angeführten Gründen nicht gab, das findet man nun in Schwendener's Arbeit, Knospenquerschnitte mit 8, 9 und selbst 11 Blattanlagen. Als ich seine Fig. 1, 3 und 4 zuerst betrachtete, entstanden Zweifel darüber, ob sie wirklich nach Scheiteln der *Linaria spuria* hergestellt seien. Da aber in der Arbeit angegeben ist, die Präparate entstammten dem von mir übersandten Materiale, so mussten diese Bedenken schwinden.

Um jedoch darüber klar zu werden, warum mich die Bilder Schwendener's so fremd anmutheten, beschloss ich, nunmehr ebenfalls Knospenquerschnitte mit einer grösseren Anzahl von Blättern zu untersuchen. Zur Ueberwindung der vorhin angegebenen Schwierigkeiten wurden Knospen in bekannter Art in Paraffin eingebettet und dann mit dem Mikrotom geschnitten. Gegen dieses Verfahren liesse sich vielleicht einwenden, dass die Blätter dadurch möglicher Weise, etwa durch Aus- oder Einwärtskrümmen oder durch seitliche Biegung, aus ihrer natürlichen Lage verschoben würden. Um diesem Einwande zu begegnen, wurde der Durchmesser der Knospen auf bestimmter Blatthöhe an lebenden, frisch präparirten Knospen gemessen. Dabei fand sich, dass die Gestalt der Blätter in der Knospe durch die Einbettung nicht oder doch so unbedeutend verändert wird, dass die Abweichung sich der Messung entzieht.

Von den erwähnten Knospenquerschnitten sind nun in unseren Fig. 22 und 23 auf Taf. III zwei möglichst genau durch Zeichnung wiedergegeben. Von dem in Fig. 22 dargestellten Scheitel ist ferner

in Fig. 24 bei stärkerer Vergrösserung ein zweiter Schnitt, jedoch ohne die vier äusseren Blätter, gezeichnet, der auf jenen nach unten folgte. Der Durchmesser des Vegetationspunktes entspricht annähernd dem in den Fig. 1—3 in Schwendener's Tafel. Man vergleiche nun seine Abbildungen mit den meinigen. Ich bin ausser Stande, sie in Einklang zu bringen. Die Form und Grösse der Blätter, ihr gegenseitiger Abstand in der Knospe, ganz besonders aber das Verhältniss zwischen dem Umfange des Vegetationspunktes und seinen älteren Producten sind in seinen und meinen Figuren beträchtlich verschieden. Bei einer Grösse des Scheitels, wie er in seiner Fig. 1 gegeben ist, müsste der Umfang eines Knospenquerschnittes mit 12 Blättern das Mehrfache des in der Abbildung dargestellten betragen. Leider giebt Schwendener die bei seinen Zeichnungen angewandten Vergrösserungen nicht an. Es würde mich interessiren, zu erfahren, in welcher Art seine Präparate hergestellt sind und welche Vergrösserungen seinen Figuren zu Grunde liegen.

So verschieden aber auch unsere Bilder sind, in einem Punkte stimmen sie, wenn auch nicht völlig, so doch fast überein. Schwendener giebt als Divergenz-Winkel $139^1/_2{}^0$ an. Ich finde, aus mehreren Messungen meiner Figuren abgeleitet, 140^0. Dies ist ein Werth, der wenig von $138^6/_{13}{}^0$, der $^5/_{13}$-Stellung, abweicht.

Eine andere Zahl ergab sich, als sieben Scheitel mit wenigen — 4 mit 4, 3 mit 3 — Blattanlagen untersucht wurden. Diese Objecte waren frisch präparirt, mit verdünnter Kalilösung aufgehellt und die Zeichnungen bei 170facher Vergrösserung hergestellt worden. Der Mittelwerth dieser 24 Divergenz-Winkel betrug $146{,}4^0$; als Minimum wurde 120^0, als Maximum 163^0 beobachtet. Der mittlere Winkel weicht um $2{,}4^0$ von der $^2/_5$-Divergenz ab, die aber am ausgewachsenen Sprosse nicht wahrgenommen wurde.

Die sämmtlichen Messungen weisen darauf hin, dass die Blätter am Laubsprosse unserer Pflanze in einem Verhältnisse stehen, das der Hauptreihe angehört. Welches genaue Verhältniss aber vorliegt, lässt sich mit Bestimmtheit auch heute noch nicht sagen.

Wie früher schon angedeutet, entwickeln sich die Blätter in der Spiralregion gleichförmiger, als in der Quirl-Region. Dieser Unterschied soll zunächst genauer festgestellt werden. Wir geben im nachfolgenden zwei, an verschieden starken Sprossen gewonnene, Reihen von Messungen, die mit dem jüngsten, eben messbaren

Gliede beginnen. Die erste Reihe wurde wieder von mir selbst, die zweite von Herrn Birlinger ausgeführt. Jene wurde an einer Hauptachse vorgenommen, an der auch die Blätter der Quirl-Region fast völlig erhalten waren; diese umfasst bloss Glieder aus der Spiralregion. In jener werden wieder nur die Gesammtlängen der Blätter, in dieser ausserdem auch die Länge der Fläche und des Stieles gesondert angegeben.

1. Spross[1]).

	Gesammtlänge des Blattes	Unterschied		Gesammtlänge des Blattes	Unterschied
1. Blatt	0,1		12. Blatt	11,0	
		0,1			3,5
2. „	0,2		13. „	14,5	
		0,16			0,5
3. „	0,36		14. „	15,0	
		0,27			4,5
4. „	0,63		15. „	19,5	
		0,12			3,0
5. „	0,75		16. „	22,5	
		0,75			3,0
6. „	1,5		17. „	25,5	
		0,25			0,5
7. „	1,75		18. „	26,0	
		1,75			0,0
8. „	3,5		19. „	26,0	
		0,75			— 1,0
9. „	4,25		20. „	25,0	
		1,25			9,5
10. „	5,5		21. „	34,5	
		1,5			— 0,5
11. „	7,0		22. „	34,0	
		4,0			6,0
12. „	11,0				

	Gesammtlänge der Blätter		Unterschied
1. Quirl	40,0	41,0	
			13,0
2. „	46,0	48,0	
			11,0
3. „	52,0	53,0	
			32,0
4. „	67,0	70,0	
			19,0
5. „	77,0	79,0	
			9,0
6. „	82,0	83,0	
			— 69
7. „	47,0	49,0	
8. „	Kotyledonen verwelkt		

1) Dieser Spross war ungewöhnlich kräftig entwickelt.

2. Spross.

	Länge des Stieles	Länge der Fläche	Gesammtlänge	Unterschied
1. Blatt	—	—	0,06	
2. „	—	—	0,09	0,03
3. „	—	—	0,17	0,08
4. „	—	—	0,3	0,13
5. „	—	—	0,84	0,54
6. „	—	—	1,3	0,46
7. „	—	—	2,1	0,8
8. „	—	—	2,5	0,4
9. „	—	—	3.5	1,0
10. „	—	—	4,0	0,5
11. „	—	—	5,0	1,0
12. „	—	—	6.5	1,5
13. „	—	—	7,5	1,0
14. „	0,5	9,0	9,5	2,0
15. „	0,5	10,5	11,0	1,5
16. „	1,0	11,5	12.5	1,5
17. „	1,0	12,5	13,5	1,0
18. „	1,5	13,5	15,0	1,5
19. „	1.5	14,5	16,0	1,0
20. „	2,0	15.0	17,0	1,0
21. „	2,0	17,0	19,0	2,0
22. „	2,5	18,5	21,0	2,0
23. „	2,5	19,5	22,0	1.0
24. „	3,0	21,0	24.0	2,0
25. „	3,0	23,0	26,0	2,0
26. „	3,5	22,0	25,5	— 0,5
27. „	3.5	25.5	29.0	3,5

(Fortsetzung der Tabelle.)

	Länge des Stieles	Länge der Fläche	Gesammtlänge	Unterschied
27. Blatt	3,5	25,5	29,0	
				3,5
28. „	4,5	28,0	32,5	
				1,5
29. „	4,5	29,5	34,0	
				5,5
30. „	6,0	33,5	39,5	
				1,0
31. „	6,5	34,0	40,5	
				10,0
32. „	8,0	42,5	50,5	
				— 0,5
33. „	8,0	42,0	50,0	
				— 5,5
34. „	9,0	35,5	44,5	
				— 4,0
35. „	9,0	31,5	40,5	

Die Vergleichung der beiden Reihen ergiebt anfangs eine verhältnissmässig grosse Uebereinstimmung. Die zweite Reihe beginnt mit einem jüngeren Gliede, als die erste, deren erstes Blatt etwa dem zweiten der zweiten Reihe entspricht. Später, etwa vom 14. Gliede an, ist in der ersten Reihe die Entwickelung rascher, als in der zweiten, ein Umstand, der offenbar damit zusammenhängt, dass dort in der betreffenden Zone die Spiral- in die Quirl-Stellung übergeht, während hier die sämmtlichen Glieder der reinen Spiralregion angehören.

In der ersten Reihe sind unter den Quirlen nur die echten Wirtel verstanden, deren Glieder auf genau oder annähernd gleicher Höhe stehen; die Blätter der Uebergangs-Zone sind zur Spiral-Stellung gerechnet. Aus der Länge der Glieder 17—22 erkennt man aber sofort die noch paarweise zusammengehörenden Blätter.

Vergleicht man die früher gegebenen beiden, an Sprossen mit Quirl-Stellung gewonnenen, Reihen mit den eben angeführten, so zeigen sich beträchtliche Unterschiede. Um diese anschaulich vorzuführen, wurden die beiden folgenden Tabellen zusammengestellt. In der ersten sind verglichen das erste Beispiel mit Quirl-, und das zweite mit Spiral-Stellung, in der zweiten das dritte mit Quirl- und das zweite mit Spiral-Stellung. Auf der linken Seite des Doppelstriches stehen die Glieder der aufeinander folgenden Quirle, rechts die entsprechenden Blätter der Spiralregion. In der Columne „Unterschied“ sind auf beiden Seiten die Unterschiede zwischen den aufeinander folgenden Paaren angegeben.

Quirl-Region				Spiralregion			
	Unterschied	Gesammtlänge der Blätter		Gesammtlänge der Blätter		Unterschied	
1. Quirl		0,06	0,046	0,1	0,2		1. u. 2. Blatt
	1,391					0,69	
2. „		0,8	0,7	0,36	0,63		3. „ 4. „
	4,0					1,26	
3. „		3,0	2,5	0,75	1,5		5. „ 6. „
	24,0					3,0	
4. „		15,0	11,5	1,75	3,5		7. „ 8. „
	25,0					4,50	
5. „		27,5	27,0	4,25	5,5		9. „ 10. „
	14,5					8,25	
6. „		35,0	34,0	7,0	11,0		11. „ 12. „
	21,5					11,5	
7. „		46,0	44,5	14,5	15,0		13. „ 14. „
1. Quirl		0,1	0,05	0,06	0,09		1. u. 2. Blatt
	0,53					0,32	
2. „		0,39	0,29	0,17	0,3		3. „ 4. „
	1,52					1,67	
3. „		1,2	1,0	0,84	1,3		5. „ 6. „
	5,3					2,46	
4. „		4,0	3,5	2,1	2,5		7. „ 8. „
	15,0					2,9	
5. „		12,5	10,0	3,5	4,0		9. „ 10. „
	23,0					4,0	
6. „		23,5	22,0	5,0	6,5		11. „ 12. „
	39,0					5,5	
7. „		41,5	43,0	7,5	9,5		13. „ 14. „
	15,0					6,5	
8. „		49,0	50,5	11,0	12,5		15. „ 16. „
	16,5					4,5	
9. „		58,0	58,0	13,5	14,5		17. „ 18. „
	— 17,0					5,0	
10. „		51,5	47,5	16,0	17,0		19. „ 20. „

Aus diesen Tabellen geht näher hervor, was früher schon allgemein ausgesprochen wurde, und was für die scheitelständigen Glieder auch aus den Figuren erhellt. (Vergl. mit den Abbildungen der Quirle die der Spiralregion entnommenen Fig. 1, 2, 3 und 5, Taf. III). In der Quirl-Region geschieht die Entwickelung der Blätter sprungweise, in der Spiralregion mehr gleichförmig; dort wachsen die einmal angelegten Glieder rasch, hier langsamer. Die Unterschiede zwischen den entsprechenden Gliedern der beiden Regionen sind anfangs gering, erreichen dann eine bedeutende Grösse und nehmen später wieder ab. Sie treten am deutlichsten hervor, wenn man die Längen der zusammengehörenden zwei Glieder addirt und dann vergleicht. Das Maximum der Verschiedenheit zeigen in der ersten Tabelle der 4. und 5. Quirl und die entsprechenden

Glieder der Spiralregion, in der zweiten der 7. Wirtel und die zugehörigen Blätter der spiraligen Ordnung.

Die gewonnenen Erfahrungen lehren also, dass in der Quirl- und Spiralregion verschiedene Gesetze der Entwickelung der Blätter herrschen. Die grosse Wachsthums-Curve, die aus unseren Zahlen deutlich hervortritt, hat in den beiden Regionen ganz verschiedenen Verlauf, eine Thatsache, die um so mehr auffällt, wenn man bedenkt, dass die Glieder in den beiden Regionen, besonders in der Uebergangs-Zone, sich äusserlich in allen Punkten gleichen. Ob und in wie weit die hier gewonnenen Thatsachen eine Verallgemeinerung zulassen, wird eine vergleichende Untersuchung, die in Angriff genommen ist, lehren.

An das Mitgetheilte knüpft sich zunächst die Frage, ob die Blätter sich in den verschiedenen Regionen nicht schon in ihrer ersten Anlage von einander unterscheiden lassen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die Vergleichung der in unseren Figuren abgebildeten Scheitel aus der oberen Quirl-Region, Fig. 4, 16, Taf. II, Fig. 20, Taf. III, mit den der Spiralregion entnommenen, Fig. 2, 10, 14, Taf. III, lässt darüber keinen Zweifel. Die Blatthügel entstehen in einiger Entfernung vom Mittelpunkte unterhalb des Scheitels, über den sie sich dann rasch erheben. Wie sich dabei der Vegetationspunkt in den beiden verschiedenen Regionen verhält, wird uns noch beschäftigen.

Wenden wir uns nun zu der Contact-Frage. Es seien zunächst die Aeusserungen Schwendener's in den Hauptpunkten wörtlich angeführt.

Zu seiner Fig. 1 bemerkt er: „so ergiebt sich z. B. in Fig. 1 ein wahrscheinlicher Contact der Blattanlage 9 mit 6 und 7, also auf der Dreier- und Zweierlinie, sowie ferner der Anlage 10 mit 7 und 8 und der Anlage 11 mit 8 und 9. Dabei ist wohl zu beachten, dass die axillaren Blüthenanlagen, wo solche vorhanden sind, gemeinsam mit dem zugehörigen Tragblatte als Contactkörper fungiren. Man wird in diesem Falle mit der Möglichkeit zu rechnen haben, dass auch auf der Fünferlinie, so z. B. zwischen 6 und 11, und ebenso zwischen 4 und 9 eine Zeit lang Contact besteht".

Zu Fig. 3 wird angegeben, dass „der Contact zwischen den jüngeren Anlagen auf der Zweier- und Dreierlinie zum mindesten als wahrscheinlich und in Folge Hinzutretens von Blüthenknospen auch auf der Fünferlinie als möglich zu bezeichnen ist".

Es werden sodann die Längenschnitte besprochen. In Fig. 7 ist der Abstand zwischen Blatt 6 und 9 so gering, „dass die Annahme eines ursprünglichen Contactes durchaus gerechtfertigt erscheint. Dasselbe gilt von der Zweierzeile 6, 8, 10 u. s. w.“ Zu den Blättern 10 und 7 in Fig. 7 wird bemerkt: „Auch hier ist die Annahme eines vorhanden gewesenen oder noch vorhandenen Contactes sehr naheliegend“.

Ueber die Contact-Verhältnisse in Fig. 8 werden nur Vermuthungen geäussert. Zum Schlusse wird Fig. 2 erörtert. „In Fig. 2 verdient namentlich das Verhältniss zwischen dem zugekehrten Blatt 7 nebst Axillarknospe und der schwach vorgewölbten Anlage 10 hervorgehoben zu werden. Hier ist ein Anschluss in meinem Sinne kaum zu bezweifeln. Ausserdem zeigt die Figur, dass zwischen 7 und 2 auch auf der Fünferzeile noch nahezu Contact besteht“.

Dies sind die Beobachtungen, auf Grund deren meine Angaben für unhaltbar erklärt werden. Richtig sei nur „dass die ursprünglichen Beziehungen durch die Streckung der Internodien frühzeitig gestört werden. Und mit Rücksicht darauf scheint mir diese Pflanze zur Beurtheilung von Blattstellungsfragen ein wenig geeignetes Object zu sein“.

Wie der Wortlaut der oben vorgeführten Angaben zeigt, sieht Schwendener den Contact thatsächlich nirgends, er rechnet nur mit Möglichkeiten und Wahrscheinlichkeiten, die aber, was kaum gesagt zu werden braucht, in mechanischen Dingen nicht ausreichen.

Da ich aus dem Texte Schwendener's und seinen Abbildungen nicht mit Bestimmtheit zu entnehmen vermag, was er in den einzelnen Fällen unter Contact versteht, ob wirkliche Berührung der Glieder oder Anschluss der Felder, so haben wir die Sache nach beiden Seiten zu prüfen.

Die Untersuchung des Scheitels unserer Pflanze bietet geringe Schwierigkeit. Er ist verhältnissmässig gross und lässt sich leicht frei präpariren und in die verschiedenen Lagen bringen. Genaue Orientirung aber gestatten nur Vegetationspunkte mit wenigen Blättern. Die Internodien strecken sich so rasch, dass, wie früher angegeben, das 12. Batt 0,8—1 mm tief unterhalb der Scheitelmitte steht.

Betrachten wir nun zunächst den Scheitel in der Längenansicht. In den Fig. 1, 2, 3 u. 5, Taf. III, sind fünf Bilder zur Orientirung gegeben, die kurz erläutert werden sollen.

Fig. 1 zeigt einen Scheitel mit 6 Blättern bei 80facher und Fig. 2 denselben Scheitel ohne das älteste Blatt, das schon 0,9 mm lang ist, bei 170facher Vergrösserung. Wie man sieht, liegt das jüngste Blatt, 6, links in seiner Median-Ebene horizontal; das nächst ältere, 5, rechts auf der Vorderseite; das folgende, 4, im Hintergrunde ziemlich genau in der Mitte; das nächste, 3, auf der linken Seite, mit seiner rechten Hälfte vorn übergreifend; das zweite endlich auf der rechten Seite, stark nach unten übergreifend.

An dem in Fig. 3 gezeichneten Scheitel steht das jüngste Blatt vorn auf der linken Seite, das folgende, 3, rechts nach unten übergreifend; das dritte links nach unten übergreifend, und das vierte rechts, stark nach vorn übergreifend.

Der dritte Scheitel, Fig. 5, hat sein jüngstes Blatt, 6, rechts auf der Hinterseite; sein zweites, 5, links auf der Hinterseite, sein drittes, 7, rechts auf der Vorderseite, sein viertes, 3, links auf der Hinterseite; das folgende, 2, links auf der Vorderseite, und das älteste endlich, 1, rechts, mit seiner Mediane annähernd horizontal liegend.

Bei der Auswahl der hier wiederzugebenden Scheitelzeichnungen wurde darauf geachtet, dass das jüngste Blatt dem Beschauer gegenüber verschiedene Orte einnimmt. Auf die freie Stellung dieses Gliedes in Fig. 3 und die des zweiten Blattes in Fig. 2 sei besonders hingewiesen.

Aus einem ähnlichen Bilde, wie es unsere Fig. 5 in den Anlagen 1 und 4, diese mit ihrem Achsel-Producte, gewährt, glaubt Schwendener bestimmt auf Contact schliessen zu können. Um jede irrthümliche Deutung unserer Figur auszuschliessen, sei bemerkt, dass die fraglichen beiden Anlagen an der paraboloidischen Oberfläche, die der Vegetationspunkt hier hat, weit von einander entfernt lagen; die eine war schräg nach oben, die andere schräg nach unten gerichtet.

Mit diesen Bildern vergleiche man die Ansichten des Scheitels von oben: Fig. 7, 9, 10, 23, Taf. II, Fig. 13, Taf. III. Jede neue Blattanlage entsteht in etwa 140° Entfernung von der letzten und zwar mit verhältnissmässig grossem, durch unsere früher gegebenen Zahlen näher bestimmtem Entwickelungsabstande.

Ein vergleichender Blick auf die Scheitel- und Längenansicht lehrt nun ohne weiteres, dass ein wirklicher Contact, eine Berührung der Glieder, nirgends stattfindet; alle stehen so locker und

weit von einander entfernt, dass von Druck des einen auf das andere gar nicht die Rede sein kann.

Schwendener bemerkt, dass man, wo Achselknospen vorhanden, diese gemeinsam mit dem Tragblatte als Contact-Körper aufzufassen habe. Allein diese Körper stehen, sobald sie als solche ihrem Umfange nach in Betracht kommen könnten, so tief unter dem Scheitel, dass sie ausser Stande sind, die Vorgänge an diesem zu beeinflussen. Wie soll die Achselknospe des Blattes 2 Fig. 2, Taf. III, einen Druck auf über ihr stehende Organe ausüben? Und ebensowenig wie in der Spiralregion üben die jungen Glieder in der Quirl-Region einen Druck auf einander aus. Ein Blick auf unsere Figuren genügt, um hiervon zu überzeugen.

Da also wirklicher Contact der Glieder nicht vorhanden ist, so bleibt zu untersuchen, ob die Areae der Anlagen sich berühren. Die Glieder in dieser Region entstehen, wie früher angegeben, etwa 140° von einander entfernt, und ihre Internodien strecken sich sehr rasch. Ich habe mich nun oft und ernstlich bemüht, das Bild der Area einer jungen Anlage zu gewinnen, immer aber vergebens. Auch führte es nicht zum Ziele, wenn die Achselsprosse als Contact-Körper ihren Tragblättern zugetheilt wurden. Mit Schwendener stimme ich also insofern überein, dass auch ich den Contact und Anschluss der Glieder nicht wahrnehme, weiche aber darin von ihm ab, dass ich hier mit Wahrscheinlichkeiten und Möglichkeiten nicht zu rechnen vermag. Was ich sehe, sind Zeilen, nicht aber Contact-Zeilen. Die bei Schwendener wiederholt vorkommende Berufung auf einen vielleicht ursprünglich vorhandenen Contact scheint mir nicht zulässig zu sein, da man die Entwickelungsvorgänge unschwer übersehen kann.

Aber nehmen wir einmal an, der Anschluss sei als Möglichkeit zuzugeben, so wären damit die Schwierigkeiten, die der Theorie im Wege stehen, keineswegs überwunden. Der Spross hat nicht nur eine Spiral-, sondern auch eine Quirl- und Uebergangs-Region, und die Theorie muss sich in allen drei Regionen bewähren. Sehen wir uns nunmehr die Dinge von dieser Forderung aus an und treten damit der Anschlussfrage überhaupt näher, als es bisher geschah.

Was die Schwierigkeiten anbelangt, die der Erklärung durch Areae im allgemeinen im Wege stehen, so brauche ich hier nicht darauf einzugehen. Es sei auf die sorgfältigen Untersuchungen

Winkler's[1]) verwiesen. Für unseren besonderen Fall schicken wir nur Folgendes voraus.

Nach Schwendener entspricht, wir wiederholen es, jeder Anlage „eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwicklungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls vollkommen beanspruchen". Das heisst, die Bedingungen, welche die Entstehung einer Anlage an einem bestimmten Punkte bewirken, hemmen die Bildung einer weiteren Anlage auf ihrem ganzen Felde, auch zu der Zeit schon, in der dieses noch nicht ausgefüllt ist. Für die geometrische Betrachtung empfiehlt es sich, diese hemmende Wirkung vom Mittelpunkte der Anlage ausgehend zu denken.

Wie früher mitgetheilt, entstehen an der Hauptachse die ersten Blattanlagen der Quirl-Region dicht vor einander, sodass der Scheitel nur eine schmale Furche bildet. Will man den Blatthügeln Areae zuschreiben, so berühren sich diese also seitlich rechts und links, und, was wohl zu beachten ist, auch völlig oder fast völlig auf ihren Innenseiten[2]). Dieses Verhältniss ändert sich aber. In den späteren Quirlen bleibt der Scheitel als gewölbte Kuppe erhalten und die Blätter entstehen als seitliche Wölbungen in nicht unbeträchtlicher medianer Entfernung von einander (Fig. 16, Taf. II). Die Blattanlagen sind jetzt auf beiden Seiten durch Zwischenräume getrennt. Wir können aber nicht umhin anzunehmen, dass die von den Mittelpunkten der Areae ausgehende Wirkung sich anfänglich zu beiden Seiten über diese Räume ausdehne; denn geschähe dies nicht, dann müssten sich hier ja der Theorie nach alsbald zwei weitere Anlagen bilden. — Wächst nun der Scheitel an Umfang und nehmen die Basen der letzten Anlage nicht in proportionaler Weise zu, so entstehen Räume, über die sich die hemmende Wirkung jener Mittelpunkte nicht mehr erstreckt, und in Folge dessen treten zwischen und über diesen zwei neue Anlagen auf.

Hat der Scheitel die Form einer Kuppe angenommen, dann kann man durch die Mittelpunkte der Anlagen auf der Höhe ihrer oberen Ansatzstellen einen Kreis gelegt denken, und sonach sagen,

1) H. Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, I. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, Leipzig, 1901, p. 1 ff.

2) Ganz nebenher sei darauf hingewiesen, dass die Annahme, nur eine ringförmige Zone des Scheitels sei zur Blattbildung geeignet, hier thatsächlich nicht zutrifft.

die hemmende Wirkung einer jüngsten Anlage erstrecke sich nach rechts und links auf je 90°. Es ist dabei nebensächlich, ob die Linie wirklich ein Kreis oder eine Ellipse mit geringem Unterschiede der Hauptdurchmesser ist.

Die Entstehung der Quirle in der unteren und oberen Region lässt sich nach dem Angeführten nur dann mit der Theorie der Areae vereinigen, wenn man annimmt, dass der Umfang der Felder in den beiden Regionen verschieden, dass er in der unteren kleiner, in der oberen grösser sei. Die grössere Area bleibt nun durch mehrere Quirle erhalten; dann ändert sich das Verhältniss, es beginnt die Spiral-Stellung. Wir fassen zunächst den zweiten der früher beschriebenen Fälle ins Auge; vergl. unsere schon 1898 gegebene Fig. 19, Taf. X, und die neue Fig. 34, Taf. II. Diese zeigen, wie die Wirtelstellung plötzlich verlassen wird. Das Blatt in der zuletzt genannten Abbildung weicht nicht um 90° von den beiden vorhergehenden ab, sondern von dem einen um 115°, von dem andern um 65°. Die beiden Areae des letzten Quirles sind also ungleich geworden; die Wirkung erstreckt sich auf der rechten Seite beim unteren Blatte, auf die Mittelpunkte bezogen, über 115°, beim oberen nur über 65°. Das nun sich anschliessende Blatt 3 weicht von 2 auf der oberen Seite um 49°, auf der unteren Seite um 211° ab; die Wirkung der Anlage 2 reicht also auf der einen Seite des Scheitels über einen kleineren Theil des Kreisumfanges, als auf der anderen. Das Verhältniss der Anlage 3 zu den beiden älteren 1a und 1b ist wieder das frühere, es weicht von ihnen um je 90° ab.

Man vergleiche ferner den seltenen Fall, in dem das erste Blatt des sich eben auflösenden Quirls noch normale Stellung hat, Fig. 33, Taf. II, das jüngere aber von dem einen älteren um etwa 110°, von dem anderen nur um 70° abweicht.

Damit kommen wir zu der ersten Form des Ueberganges, in der die Glieder des letzten Quirles nicht mehr um 180° von einander entfernt, sondern einseitig etwas genähert sind. Hier bildet sich, soweit ich gesehen, ausnahmslos das erste Blatt der Spirale über der grösseren Lücke dem einen Blatte zugewandt (Fig. 11, 12, Taf. III). Das folgende Glied entsteht dann über der kleineren Lücke. Alles weitere braucht nicht ausgeführt zu werden.

Bei diesem Uebergange ist noch besonders auf den Umstand hinzuweisen, dass, wenn die Quirle des letzten Wirtels ungleich gross sind, die neue Anlage stets der grösseren genähert ist. Nach

der Theorie der Areae sollte dies nicht der Fall, die Anlage vielmehr dem kleineren Blatte zugewandt sein.

Was veranlasst nun diesen Wechsel in der Stellung der Glieder? Was vor allem bewirkt die Abweichung des ersten Gliedes, das die Spiral-Stellung einleitet? Nach der Anschluss-Theorie lässt sich dies nur dann erklären, wenn man annimmt, dass der Umfang der Wirkungs-Sphäre einer Blattanlage veränderlich ist. Es gelten bei diesem Uebergange von einer Stellung in die andere dieselben Erwägungen, die ich für die Erklärung der Uebergänge an den Scheiteln der *Phyllocactus*-Arten und des *Lepismium* anstellte. Nur wenn man die Hülfs-Hypothese macht, dass bei sonst constanten räumlichen Verhältnissen die Grösse der Areae wechseln kann und dass diese ferner asymmetrische Gestalt annehmen können, lassen sich diese Thatsachen mit der Anschluss-Theorie in Einklang bringen.

Noch einem Einwande ist zu begegnen. Man könnte fragen, ob thatsächlich Scheitel und Blattanlagen in der Spiralregion nicht andere relative Grössenverhältnisse aufweisen, als in der oberen Quirl-Region, und ob nicht darauf die Verschiedenheit in der Blattstellung zurückzuführen sei. Auf den ersten Blick scheint der Scheitel in der Spiralregion in der That gewölbter zu sein, als in jener Quirl-Region (vergl. Fig. 24, Taf. II, und Fig. 17, Taf. III). Betrachtet man aber die Form der Kuppe näher, besonders zu der Zeit, in der eben ein neuer Blatthügel entsteht, so ergiebt sich, dass der centrale Theil des Scheitels in den beiden Regionen denselben Bau hat (vergl. die verschiedenen Figuren, besonders Fig. 14 und 20, Taf. III). Zumal die Untersuchung der Uebergangs-Region lässt keinen Zweifel darüber, dass dem Wechsel in der Blattstellung keine Veränderung des Scheitels und ebensowenig eine Veränderung in der Grösse der Blatthügel voraufgeht (vergl. Fig. 12, 14, Taf. II, und Fig. 12, Taf. III).

Ganz davon abgesehen aber lehren uns die untere und obere Wirtel-Region, dass an ganz verschieden gebauten Scheiteln dieselbe Blattstellung verursacht werden kann.

Wir sind somit genöthigt, der Blatt-Area in den verschiedenen Regionen sehr verschiedene Grösse zuzuschreiben, zunächst eine kleine in der unteren, eine grössere, überhaupt die grösste, in der oberen Quirl-Region, dann eine kleinere und dabei asymmetrisch gestaltete in der Uebergangs-Zone und endlich eine annähernd constante und besondere in der Spiralregion; im ganzen also für dieselbe Blattanlage wenigstens vier verschiedene Grössen.

Macht man aber die Annahme, dass solche Verschiedenheit der Entwickelungsfelder möglich sei, dann taucht alsbald die weitere Frage auf: welche Ursachen bewirken die stufenweise Veränderung jener Wirkungs-Sphären, der Gestalt der Areae? Diese Ursachen sind dann das Entscheidende für die Stellung; ihnen nachzugehen, ist die neue Aufgabe; die Anschluss-Theorie verliert damit ihre Bedeutung als Erklärungsmittel.

Die hier beschriebene verschiedene Entstehung der Quirle an der Hauptachse bildet keine vereinzelte Thatsache. Bei den Linarien, besonders den verwandten Arten, kommt sie höchst wahrscheinlich vor, sicher ferner bei *Antirrhinum majus*. Unsere Fig. 22 u. 25, Taf. II, stellen zwei Scheitel mit annähernd gleich grossen Blättern dar, der erste ein dritter, der zweite ein sechster Quirl. Fig. 15, Taf. III, giebt dazu noch die erste Anlage der Blatthügel im sechsten Quirl. Zu beachten ist, dass auch hier die Achselsprosse ihre Quirle von Beginn an unterhalb des Scheitels erzeugen und dass dieser stets erhalten bleibt.

In Schwendener's gegen Winkler gerichteter Schrift[1]) findet sich ein Passus, der auch mich anzugehen scheint, und den ich deshalb nicht glaube mit Stillschweigen übergehen zu sollen. Die Stelle lautet:

„Es erscheint mir indessen nicht ganz überflüssig, noch einen Blick auf die Methode zu werfen, welche meine Tübinger Fachcollegen in ihrer Kritik befolgen. Wie schon oben erwähnt, hatte ich mir die Aufgabe gestellt, eine mechanische Erklärung zu finden für die in vielen Fällen so auffallende Annäherung der Divergenzen an den Grenzwerth der gegebenen Reihe. Es ergab sich, dass bald die seitliche Verschiebung nach dem Dachstuhlprincip, bald die relative Grössenabnahme der Organe, bald auch das Zusammenwirken beider Vorgänge die fraglichen Stellungsänderungen herbeiführt. In welchem Maasse der eine oder der andere Factor in einem bestimmten Falle betheiligt ist, konnte nur durch Beobachtung entschieden werden. Und selbstverständlich war ich hierbei auf solche Organsysteme angewiesen, bei denen entweder die Dachstuhlverschiebung oder das Kleinerwerden der Organe oder beides zu beobachten war.

1) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsber. d. Königl. preuss. Akad. d. Wissensch., XXV. Berlin 1901, p. 561 bezw. 6.

Man sollte nun meinen, es wäre für meine Kritiker angezeigt gewesen, für die Nachprüfung dieselben oder doch ähnliche Objecte zu wählen. Das geschah aber nicht. Sie berichten bloss über Beobachtungen an Laubsprossen von *Linaria*, *Anagallis*, *Antirrhinum* u. s. w., bei welchen Stellungsänderungen durch Dachstuhl-Verschiebung oder durch Kleinerwerden der Organe gar nicht vorkommen. Die Hauptfrage blieb also ausser Betracht. Das ist eine eigenthümliche Methode, die im wesentlichen darauf hinausläuft, Vorkommnisse zu bestreiten, die man nicht selbst gesehen hat und auch nicht sehen wollte."

Ich gestehe, dass mich diese in den letzten Worten an's Persönliche streifende Bemerkung überrascht hat[1]). Wie wiederholt hervorgehoben, umfasst die Theorie Schwendener's zwei Dinge: erstens den Versuch, die Blattstellungsverhältnisse durch seitliche Verschiebung nach dem Dachstuhlprincip oder durch relative Grössenabnahme der Organe zu erklären; zweitens die Uebertragung der hierbei gewonnenen Vorstellungen auf die primäre Anlage der Glieder am Scheitel, die Annahme, dass der für die weiter entwickelten Glieder beobachtete oder angenommene Contact auch für die Areae der jüngsten Glieder gelte.

Schwendener verlegt nun den Schwerpunkt in den ersten Theil seiner Theorie, und verlangt, dass, wer sich mit dem zweiten Theile befassen wolle, sich auch auf den ersten einlassen und sich ferner an die von ihm bevorzugten Untersuchungs-Objecte halten solle. Dieses Verlangen ist unbegründet.

Abweichend von Schwendener legte ich früher und lege ich heute noch den Nachdruck auf die primären Vorgänge am Scheitel, auf die Frage, ob der Ort der jüngsten Glieder vor allem Contact durch innere oder äussere Ursachen gesetzmässig bestimmt wird oder nicht. Wer diese Frage beantworten will, hat sich lediglich an die Untersuchung des Scheitels zu halten und jede Theorie zunächst bei Seite zu lassen. Lautet die Antwort bejahend, so ist dem später etwa eintretenden Contact der Organe und seinem Einflusse auf deren Stellung nur secundäre Bedeutung zuzuschreiben. Das Dachstuhlprincip, und was damit zusammenhängt, kann dann höchstens für eine bestimmte Klasse von Stellungsverhältnissen in Betracht kommen.

1) Es ist zu bedauern, dass Schwendener in seiner Erwiderung auf Winkler's Abhandlung den Boden des rein Sachlichen verlassen hat. Noch niemals haben persönliche Erörterungen wissenschaftliche Fragen entschieden.

Von diesem Gesichtspunkte ging ich vor einigen Jahren aus, als ich versuchte, auf experimentellem Wege der Lösung des Problems näher zu treten[1]). Die bei dieser Untersuchung an den Cacteen gewonnenen Ergebnisse widersprachen den Annahmen Hofmeister's und Schwendener's. Sie bejahen die eben bezeichnete Frage und zeigen, dass die Anschluss-Theorie hier nur unter Voraussetzungen gilt, die sie geradezu beseitigen. Schwendener[2]) hat hierauf erklärt, dass diese Fälle eigentlich nicht ins Gebiet der Blattstellung, sondern in das Kapitel über den Einfluss äusserer Bedingungen auf Gestaltungsvorgänge gehörten. Wohin man die Thatsachen stellt, scheint mir gleichgültig zu sein. Gewiss ist aber, dass jene Cacteen einen gewölbten Sprossscheitel haben, an dem ihre Blätter entstehen, und dass die histologischen Vorgänge sich hierbei abspielen, wie bei anderen Pflanzen. Das genügt für die uns hier beschäftigenden Fragen.

Die bei den Cacteen über die Bedeutung des Anschlusses gewonnenen Erfahrungen fand ich bestätigt bei der Untersuchung der Sprosse der *Linaria spuria*; sie gelten ferner, wie Winkler bewiesen hat, für eine beträchtliche Anzahl verschiedener anderer Pflanzen von gewöhnlichem Habitus. Es sei deshalb noch einmal auf seine Arbeit und die verschiedenen darin citirten Angaben anderer Autoren verwiesen.

Was endlich das Verlangen Schwendener's nach einer bestimmten Wahl der Untersuchungs-Objecte anlangt, so erledigt sich dies zwar schon durch das eben Gesagte, doch sei noch folgendes beigefügt. In ihrer ursprünglichen Form hatte die Theorie Schwendener's allgemeinen Charakter[3]), wie ihn eine mechanische Theorie nothwendiger Weise haben muss. Sie muss ihrer Natur nach alle Fälle umfassen. Ausnahmen kann sie nur dann gestatten, wenn diese lediglich scheinbar sind und sich bei näherer Untersuchung als Bestätigung der Theorie ergeben. Die Wahl der Objecte kann daher keiner Beschränkung unterliegen.

Mir schien und scheint es nun richtiger zu sein, zur Entscheidung der Hauptfrage ganz einfache Objecte zu verwenden, an denen man die Entstehung der einzelnen Glieder leicht verfolgen

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI. Berlin 1894, p. 438 ff.

2) S. Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsber. d. Berl. Akad., Jahrg. 1895, p. 654.

3) Wie schon der Titel der Arbeit verräth. Er lautet: „Mechanische Theorie der Blattstellungen", nicht etwa einer bestimmten Klasse von Stellungen.

kann. Besonderer Werth ist solchen Objecten beizulegen, die verschiedene Stellungen an demselben Sprosse aufweisen, und an denen sich der Uebergang von der einen Stellung in die andere sicher feststellen lässt. Die Uebergänge bilden einen der wichtigsten Prüfsteine für jede Theorie. Solche Objecte bieten die alaten Cacteen und unsere Scrophulariaceen. Wie wir gesehen, bewährt sich an ihnen die Theorie Schwendener's nicht.

Damit wenden wir uns zum Blüthensprosse.

b) Der Blüthenspross.

Von meinen gegen Schumann's Darstellung erhobenen Einwänden erwähnt Schwendener, wie schon anfangs betont, des wichtigsten, der Anomalien, mit keinem Worte. Indem er an die bekannte Stellung des Deckblattes, der Vorblätter und ersten Kelchblätter zahlreicher dicotyler Blüthen erinnert, sucht er die bei den Linarien normal vorkommenden besonderen Verhältnisse, vor allem das Fehlen der Vorblätter, auf die allgemeine Regel zurückzuführen. Da nach seiner Meinung das Fehlschlagen dieser Glieder keine Stellungsänderungen bewirkt, so nimmt er zur Erklärung an, „dass die entsprechenden Stellen am Mutterorgan nicht mehr organbildend wirken können, und folglich nur noch als passive Hindernisse, gleichsam als „Ausweichsteine", in Betracht kommen" [1]).

Weiter heisst es dann: „Aus den im Vorhergehenden bezeichneten Thatsachen folgt nun drittens, dass Vöchting offenbar etwas zu weit geht, wenn er sagt, der junge Blüthenspross stehe zu der Zeit, wo er das erste Kelchblatt bildet, ringsum frei in der Blattachsel. Selbst angenommen, diese Angabe sei nach dem unmittelbaren Eindruck des mikroskopischen Bildes begründet, so müsste sie doch bedeutungslos erscheinen gegenüber der Thatsache, dass um diese Zeit der ersten Blätter am Blüthenspross noch Analogie mit den vegetativen Seitentrieben bereits vorgezeichnet ist. Und für die letzten lassen sich die von mir hervorgehobenen mechanischen Momente nicht in Abrede stellen."

Als Antwort hierauf führe ich zunächst noch einmal die Entwickelung des Laub- und Blüthensprosses kurz vor Augen.

Der Achselspross entsteht als kleiner Hügel an der Achse über der Mitte des Tragblattes Fig. 4, 19, 18, Taf. III. Bei seiner weiteren

1) S. Schwendener, Ueber die Contactverhältnisse u. s. w., p. 98 bezw. 6.

Entwickelung gelangt er rasch in die eigentliche Blattachsel Fig. 16, Taf. III, und nimmt dabei in seinem grössten Querschnitte den Umriss einer Ellipse an, deren grosser Durchmesser senkrecht zur Blatt-Mediane gerichtet ist. Diese Form rührt aber nicht etwa vom Contact des Tragblattes und der Achse her; denn der Hügel steht völlig frei in der Blattachsel. — Soll nun aus der Anlage ein Laubspross werden, so erzeugt sie an den beiden schmalen Enden der Ellipse zwei Hügel, die beiden Vorblätter. Darauf bildet der Scheitel in der Richtung der Mediane des Deckblattes zwei weitere Glieder, denen sich die folgenden Paare in decussirter Ordnung anschliessen.

Gestaltet sich die Anlage dagegen zur Blüthe, dann unterbleibt die Bildung der Vorblätter, obwohl man sie nach der Gestalt der Ellipse erwarten dürfte. Nun entsteht zuerst an der der Achse zugewandten breiten Seite das innere Kelchblatt, dem sich die zwei hinteren seitlichen anschliessen und diesen wieder die beiden vorderen seitlichen.

Ob die Annahme von „Ausweichsteinen“ berechtigt ist, lasse ich dahingestellt. Dagegen spricht die Thatsache, dass ich unter den vielen Tausenden von normalen Blüthen, die zu statistischen Zwecken untersucht wurden, niemals Vorblätter beobachtet habe. Wären sie als reducirte Anlagen vorhanden, etwa als kleine Zellengruppen, so dürfte man erwarten, dass sie sich hier und da ausbilden.

Sehen wir von dem elliptischen Umrisse der Sprossanlage ab, so ist also die weitere Entwickelung des Laub- und Blüthensprosses gänzlich verschieden. Die Analogie, von der Schwendener spricht, ist nicht vorhanden. Führten die Blüthenanlagen in der That Vorblätter in der Gestalt von „Ausweichsteinen“, dann müsste nach Analogie des Laubsprosses zuerst hinten und vorn je ein Kelchblatt entstehen. Dies geschieht aber nicht. Es bildet sich erst das hintere und darnach treten von innen nach aussen die beiden seitlichen Paare hervor, diese also an Orten, an denen sie jener „Ausweichsteine“ wegen nicht entstehen könnten.

Schwendener hat Zweifel über die Richtigkeit meiner Angabe geäussert, dass die Sprossanlage zu der Zeit, wo die ersten Blätter erzeugt werden, völlig in der Blattachsel stehe. Dem gegenüber füge ich meiner früher gegebenen Abbildung einige weitere bei.

Zunächst giebt es Fälle, in denen der Raum in der Achsel sehr weit ist, wo man die freie Stellung der Blüthe bei jeder Ein-

stellung gewahren kann; so in den Beispielen, die unsere Fig. 6, 7 und 21. Taf. III, geben. Dann kommen solche vor, in denen der Raum enger ist, wie in den Fig. 8 und 9, Taf. III, dargestellten; die genaue Untersuchung, besonders der medianen Region, beseitigt auch hier jeden Zweifel; doch können solche Objecte bei oberer und unterer Einstellung zu Täuschungen führen. Endlich mag es geschehen, dass auch einmal die Anlage innen oder aussen die Stengel- oder Blattoberfläche berührt; das Variationsprincip lässt dies mit Bestimmtheit erwarten.

An den älteren Anlagen beobachtet man zwischen Knospe und Tragblatt gewöhnlich Haarbildungen, die aber auch völlig fehlen können. Dass sie, wo vorhanden, die Entwickelung der Organe an der Knospe nicht beeinflussen können, lehrt ihre ganze Beschaffenheit ohne weiteres. Auch kann man in einzelnen Fällen aus den mikroskopischen Bildern ersehen, dass sie von den jungen eben hervortretenden Blatthügeln zur Seite gebogen werden.

Die ganze Beweisführung Schwendener's ist sonach nicht zutreffend.

Für Schwendener besteht über den Contact der inneren Organe der Blüthe kein Zweifel; eine Abbildung, Fig. 6, Taf. III, soll zeigen, wie Kelch- und Blumenblätter sich aneinander schmiegen. Ein Blick auf diese Figur lehrt, dass das Object schief lag. Das linke innere seitliche Kelchblatt hat eine Ausbuchtung, die dem gegenüber liegenden rechten fehlt. Dieser entsprechend ist die Blüthenachse, an der eben die Blumenblätter entstehen, eingebuchtet, das Ganze asymmetrisch gestaltet. Diese Figur soll den Beweis für den Contact geben! — Erneute Untersuchung hat an meinem früher gewonnenen Urtheile nichts geändert; ich brauche daher auch meiner Darstellung nichts hinzuzufügen[1]). Doch dürfte eine allgemeine Bemerkung über den Druck wachsender Organe auf einander am Platze sein.

Ich habe die Behauptung aufgestellt[2]), dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert. Wie mir scheint, versteht sich dies von

1) Hinsichtlich der räumlichen Verhältnisse in den Blüthenanlagen der übrigen Scrophulariaceen wolle man die Arbeit F. Muth's vergleichen: Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüthe. Beitr. z. wiss. Botan., herausgeg. von Fünfstück, Bd. III. Stuttgart 1899. p. 218 ff.

2) H. Vöchting, Ueber Blüthen-Anomalien u. s. w., p. 157. — Vergl. ferner die Erörterung des Gegenstandes in Winkler's Arbeit, p. 47.

selbst. Von Schwendener[1]) erfahre ich nun, dass meine Ansicht nicht zutreffe. „Der Vöchting'sche Satz „„dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Contact liefert““, auf den Winkler mit besonderem Nachdruck hinweist, hat für turgescente wachsende Organe keine Geltung. Diese drücken sich zum mindesten mit ihrer Turgorkraft, die beispielsweise bei einer mittleren Höhe von 5 Atmosphären 50 g pro Quadratmillimeter beträgt. Schon auf Grund dieser allgemeinen Erwägungen geht es schlechterdings nicht an, Druckwirkungen bei Axillarknospen von vornherein zu verwerfen. Wo Contact vorhanden, kann bei wachsenden Organen oder Geweben der Druck nicht ausbleiben.“

Hierauf ist zunächst zu erwidern, dass ich keineswegs behauptet habe, Druckwirkungen seien bei Axillarknospen von vornherein zu verwerfen. Ich habe nur gesagt, dass auch aus vollkommener Berührung noch kein Beweis für vorhandenen Druck folge, eine Ansicht, welche selbst die so bestimmt gehaltenen Angaben Schwendener's nicht zu erschüttern vermögen. Zu näherer Erläuterung mag gerade das Beispiel der Axillarknospe und des Deckblattes hervorgezogen werden, die sich von Beginn an berühren mögen. Es kann erstens der Fall eintreten, dass das Deckblatt im Umfange rascher wächst als die Knospe; dann werden sie sich von einander entfernen, es wird ein Zwischenraum entstehen. Oder es kann zweitens die Knospe rascher wachsen als das Deckblatt; dann werden die beiden Organe gegenseitig einen Druck auf einander ausüben. Oder endlich drittens, es können die beiden Glieder proportional an Umfang zunehmen, sich dauernd berühren, aber keinen Druck auf einander ausüben. Welche von diesen Möglichkeiten, neben denen noch andere, wie Einwärtskrümmungen des Deckblattes u. s. w., vorkommen können, nun im einzelnen Falle zutrifft, muss die Untersuchung lehren. Auf Grund der zahlreichen, im Laufe der Jahre angestellten Beobachtungen über Blüthenentwickelung bin ich zu der Ansicht gelangt, dass in den Fällen, in denen überhaupt innige Berührung der Organe vorlag, die dritte Möglichkeit am meisten für sich hatte.

Damit gelangen wir zur Hauptsache, zu den Anomalien.

Unsere *Linaria spuria* gewährt darum ein aussergewöhnliches Interesse, weil sie constant neben der normalen Blüthe eine ganze Schaar anomaler Formen hervorbringt, deren grosse Mehrzahl in

1) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen, 1901, p. 567 bezw. 12.

Blattachseln entsteht, die in jeder Hinsicht normal gestaltet sind. Wie in meiner Arbeit ausgeführt, gelang es, die am häufigsten vorkommenden Anomalien entwickelungsgeschichtlich zu untersuchen. Ich kann heute hinzufügen, dass es im letzten Winter möglich war, meine früheren Beobachtungen durch erneute Untersuchung zu bestätigen und in einigen Punkten zu ergänzen[1]). Es sei hier zur Vergleichung mit dem eben Ausgeführten nur das Nothwendigste hervorgehoben (vergl. die Figuren in jener Arbeit).

Untersucht wurde erstens die fünfzählige Pelorie. Es fand sich, dass ihr Kelch wie bei vielen anderen actinomorphen Blüthen nach der $^2/_5$-Ordnung entsteht, beginnend mit einem vorderen seitlichen und schliessend mit dem medianen vorderen Blatte, die ganze Folge also völlig verschieden von der normalen.

Sodann konnte die Anlage der nach $^1/_4$ gebauten Blüthe verglichen werden. Sie hat ein kleines medianes vorderes, zwei etwas grössere seitliche vordere und zwei noch grössere seitliche hintere Blätter. Der Grösse der Glieder nach ist hier die Entwickelung wieder „absteigend", aber in ganz anderer Art, als bei der normalen Form.

Endlich erwähnen wir noch der vierzähligen Pelorie, die schon früher und auch im verflossenen Winter wieder beobachtet wurde. An ihr entstehen zunächst zwei Kelchblätter rechts und links von der Median-Ebene, dann zwei damit alternirende in beträchtlichem Entwickelungsabstande folgend, die ganze Bildung also wieder durchaus specifisch.

Diese Beispiele mögen genügen.

Wir haben also die Thatsache vor uns, dass in der gleich gestalteten Blattachsel einer und derselben Pflanze Blüthen von solcher Verschiedenheit erzeugt werden, dass, wenn die einzelnen Formen an ganzen Stöcken constant aufträten, diese nicht etwa als verschiedene Arten der Gattung oder als verschiedene Gattungen derselben Familie, sondern als Vertreter ganz verschiedener Familien zu bezeichnen wären. Diese Thatsache ist mit Schwendener's Anschluss- und Contact-Theorie unvereinbar; sie ist unvereinbar mit jeder Theorie, die den Ort der Blüthenglieder bloss durch die räumlichen Verhältnisse erklären will.

Wir stehen also auf der Seite Nägeli's[2]), wenn er sagt: „Die

1) Die Präparate wurden theils von Herrn stud. Birlinger, theils von mir selbst hergestellt.

2) C. v. Nägeli, Mechan.-physiolog. Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884, p. 491.

beim ontogenetischen Wachsthum an den Caulomspitzen primär auftretenden Stellungen sind beständig und durch Vererbung bestimmt, was sich namentlich bei der vergleichenden Morphologie der Blüthen klar herausstellt."

Es sind sonach innere Ursachen, die bestimmen, ob eine Sprossanlage sich zu einem Laub- oder Blüthensprosse gestalten soll, innere Ursachen, welche nicht nur die morphotische Natur der Blattgebilde, sondern auch deren Ort im System bestimmen.

Die inneren Ursachen äussern sich hier als Symmetrie-Gesetze. Dass diese in erster Linie die Form der Blüthe bewirken, wird schwerlich jemand bestreiten, der sich eingehend mit Blüthenentwickelung beschäftigt, die bis ins Feinste gehenden Unterschiede in der Gestaltung beobachtet hat, welche der einzelnen Art zukommen. Wie die Form des Blattes ein specifisches Merkmal ist, so auch die der Blüthe, und zwar nicht bloss in ausgebildetem Zustande, sondern in allen Entwickelungs-Stadien, auch den ersten, in denen die Glieder ihren Ort erhalten.

Die Symmetrie-Gesetze beruhen auf der specifischen Structur der Art oder des engeren Formenkreises, dem das Individuum angehört; man könnte auch sagen, sie sind ein Ausdruck dieser specifischen Structur. Wie die Form des Krystalles von der Natur des Salzes abhängt, so ist auch, mag sonst die Verschiedenheit noch so gross sein, die organische Form von der Structur nicht getrennt zu denken.

Fragt man endlich nach dem, was allgemein unter inneren Ursachen zu verstehen sei, so kann es sich natürlich nur um die Aeusserung einer Ansicht handeln. Ich begreife darunter die sämmtlichen Bedingungen, welche sich aus der Configuration der den Körper zusammensetzenden Theile ergeben. Ihnen stehen die von aussen auf das System wirkenden Ursachen als äussere Bedingungen gegenüber[1]). Ein Beispiel mag dies erläutern. Betrachtete man unser Sonnen-System von einem fernen Fixsterne aus, so gewahrte man erstens eine Bewegung des ganzen Systems im Weltraume, die durch andere Welt-Systeme, durch äussere Kräfte, verursacht wird. Zweitens sähe man die Bewegung der Glieder unseres Systems um ihren Mittelpunkt, bewirkt von den im System

1) Wir fassen die Begriffe „äussere und innere Bedingung", „äussere und innere Kraft" also streng im Sinne der Mechanik auf. Man vergleiche, um nur ein Beispiel zu nennen, das bekannte ausgezeichnete Werk Delaunay's: Traité de Mécanique rationelle. Septième Édition. Paris 1885. p. 240.

selbst vorhandenen, den inneren, Kräften. Aehnlichen Verhältnissen begegnen wir in jedem lebendigen Körper, nur mit dem Unterschiede, dass die äusseren und inneren Bedingungen hier ungleich verwickelter sind, als in jenem einfachen Falle. Von morphotischen Vorgängen kommen hier besonders zwei Gruppen in Betracht, die man als Compensationen und Correlationen bezeichnet und die ihrem Wesen nach unbekannt sind. Sie aufzuhellen ist eine Aufgabe der Zukunft. Wie dies möglich sein soll, ohne dass man das Princip der Erhaltung der Energie zu Grunde legt, ist dem Verfasser nicht verständlich.

Wir würden es nicht für nöthig halten, unsere Ansicht über die Natur der inneren Ursachen zu äussern, wenn sie nicht in der jüngsten Zeit weit auseinander gehende Deutungen erfahren hätten.

Figuren-Erklärung.

Die Untersuchung wurde mit Zeiss'schen Systemen, den Apochromaten (Trocken-Systemen) von 16, 8, 4 mm Brennweite und den Compensations-Ocularen 4 und 6 ausgeführt. Zum Zeichnen diente Abbe's grosser Apparat. Die Figuren wurden, wo nicht anders angegeben, sämmtlich nach Scheiteln der *Linaria spuria* entworfen.

Tafel II.

Fig. 1 (170). Scheitel aus der Quirl-Region. Zwischen den beiden ungefähr gleich grossen Blatthügeln ist schon ein convexer Scheitel vorhanden. Vergleiche damit die Fig. 24 *a* und *b*, die die Form des Scheitels bei annähernd 300facher Vergrösserung wiedergeben.

Fig. 2 (170). Scheitel der Hauptachse der Keimpflanze bei der Anlage des dritten Blattpaares; die Scheitel-Region hat hier noch concaven Umriss.

Fig. 3 (170). Wie voriger, aber die Blätter weiter entwickelt; der Scheitel eben flach werdend.

Fig. 4 (170). Entstehung der Blätter eines späteren Quirles unterhalb des convexen Scheitels.

Fig. 5 (170). Ansicht des Scheitels in der Quirl-Region von oben; die jüngsten Blätter stehen einander genau gegenüber.

Fig. 6 (170). Scheitel mit zwei Blattpaaren, in den Achseln des älteren die Anlagen der Achselsprosse. Die Entfernung der jungen Blatthügel von diesen ist beträchtlich.

Fig. 7 (170). Scheitel in der Spiralregion, von oben gesehen; die Nummerirung folgt dem Alter der Blätter. In den Achseln des 1., 2. und 3. Blattes die Achselsprossanlagen, die jüngste eben sichtbar.

Fig. 8 (170). Scheitel in der Quirl-Region. Längenansicht des Scheitels zu dem Oberflächenbilde Fig. 20. Der kleinere vordere Blatthügel ist mit ausgezogener, der hintere mit punktirter Linie angegeben, zwischen beiden der Contour des Scheitels.

Fig. 9 (170). Aehnliches Bild wie Fig. 7. An den Blattanlagen 3 und 4 geben die punktirten Linien den Umriss der oberen Theile an.

Fig. 10 (170). Wie voriges Bild, mit vier Blattanlagen.

Fig. 11 (170). Uebergang der Wirtel- in die Spiral-Stellung. Die Glieder des letzten Quirles stehen einander nicht genau gegenüber; in der grösseren Lücke auf der Seite des grösseren Blattes die jüngste Anlage. Hierzu Fig. 14.

Fig. 12 (85). Aehnliches Bild wie das vorige in der Längenansicht. Auf der Vorderseite des Scheitels steht links, dem grösseren Blatte des letzten Quirles zugewandt, das die Spirale einleitende jüngste Blatt. Den Umriss des Scheitels bei 170facher Vergrösserung zeigt Fig. 12, Taf. II.

Fig. 13 (170). Scheitel aus der Uebergangs-Region von der Wirtel- zur Spiral-Stellung. Der links gelegene Blatthügel leitet wahrscheinlich die Spirale ein.

Fig. 14 (170). Medianer Längenschnitt zu Fig. 11.

Fig. 15 (170). Wirtel mit fast gleich grossen Blattanlagen.

Fig. 16 (170). Anlage des Quirles unterhalb des Scheitels (vergl. Fig. 4) des 9. Blattpaares an der Hauptachse.

Fig. 17 (110). Achselspross-Scheitel in der Ansicht von oben. Das ältere, noch fast genau opponirte Blattpaar ist das zweite am Sprosse. Die Glieder des nächsten Paares stehen nicht mehr einander genau gegenüber; in der grösseren Lücke bildet sich eben das erste Glied des folgenden Quirles. In den Achseln der beiden älteren Blätter die punktirt angegebenen Umrisse der Achselsprosse, davon einer eben die Vorblätter angelegt hat.

Fig. 18 (170). Junger Achselspross, die älteren Blätter die Vorblätter. Am Scheitel entsteht das 2. Blattpaar.

Fig. 19 (170). Obere Ansicht zu der vorigen Figur.

Fig. 20 (170). Ansicht von oben zu Fig. 8.

Fig. 21 (170). Scheitel aus der Spiralregion mit zwei Blattanlagen.

Fig. 22 (170). *Antirrhinum majus*. Scheitel aus der unteren Quirl-Region; am Orte des Scheitels in diesem Stadium eine Furche. Dazu Fig. 25.

Fig. 23 (170). Scheitel aus der Spiralregion. In dieser Figur ist der Umriss des Scheitels auf der mittleren Höhe des jüngsten Blattes angegeben; von dem Blatthügel abgesehen hat er fast kreisrunde Form.

Fig. 24 (300). Form des in Fig. 1 dargestellten Scheitels, *a* in der Mediane des jüngsten Blattpaares, *b* in der dazu senkrechten Richtung.

Fig. 25 (170). *Antirrhinum majus*. Scheitel aus der oberen Quirl-Region der Hauptachse; der Scheitel convex. Vergl. das in Fig. 22 dargestellte Bild mit Blättern von fast derselben Grösse.

Fig. 26 (85). Achselspross. An dem äusseren Blattpaare ist der Verlauf der oberen Ränder mit ausgezogenem Striche, der Contour in der Mediane mit punktirten Linien angegeben, in den Achseln die Sprossanlagen. Im nächsten Quirl ist das vordere Blatt kürzer als das hintere, das sich über den Scheitel hinbiegt. Vom dritten Quirle wird eben links ein Blatt angelegt. Hier wie in den meisten ähnlichen Figuren sind die nicht verdeckten Contouren mit ausgezogenen, die verdeckten, übrigens an den aufgehellten Präparaten bei entsprechender Einstellung mit voller Deutlichkeit wahrnehmbaren, mit punktirten Linien gezeichnet.

Fig. 27 (110). Scheitel einer sehr kräftigen Hauptachse mit dem eben entstehenden 8. Blattquirl.

Fig. 28, 29, 30 (170). Achselspross mit den Vorblättern und dem eben sich bildenden 2. Blattpaare in den drei Hauptansichten. Die Glieder des jüngsten Paares hier auffallend ungleich.

Fig. 31 (170). Aehnliches Bild wie in Fig. 3. Es entsteht der gewölbte Scheitel vor der Bildung eines neuen Blattpaares.

Fig. 32 (110). Achselspross. Die Glieder des letzten Quirles sind einseitig genähert, in der grösseren Lücke entsteht eben das erste Blatt des nächsten Wirtels. In den Achseln der älteren Blätter die mit punktirten Linien angedeuteten Sprossanlagen.

Fig. 33 (170). Scheitel mit Uebergang der Wirtel in die Spiral-Stellung. Die jüngste Blattanlage weicht beträchtlich von der Mediane der gegenüber stehenden ab. Dies die seltenere Form des Ueberganges.

Fig. 34 (170). Scheitel mit der häufigeren Form des Ueberganges von der einen Blattstellung in die andere. Die Glieder des letzten Quirles. 1 *a* und 1 *b*, stehen noch genau opponirt; Blatt 2 aber weicht von der bisherigen Ordnung ab und nähert sich einseitig dem Blatte 1 *a*. Damit ist die Spirale eingeleitet.

Fig. 35 (170). Scheitel in der Quirl-Region. Die inneren Contouren der älteren Blätter geben den Verlauf und den Ansatz der Blattränder an. Achselsprosse sind hier noch nicht sichtbar.

Tafel III.

Fig. 1 (85). Scheitel aus der Spiralregion. Die Blätter sind dem Alter entsprechend nummerirt. Rechts oben neben der Figur der Umriss des 11. Blattes in natürlicher Grösse.

Fig. 2 (170). Derselbe Scheitel ohne Blatt 1 bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 3 (170). Scheitel aus der Spiralregion. Das jüngste Blatt, 1, liegt vorn.

Fig. 4 (170). Scheitel aus der Uebergangs-Region. Blatt 1 und 2 bilden noch einen Quirl mit ungleich entwickelten Gliedern. Dem grösseren genähert steht auf der Vorderseite die jüngste Anlage 3, offenbar die Spirale einleitend. Vergl. die Querschnittsbilder Fig. 34, Taf. II und Fig. 16, Taf. III.

Fig. 5 (170). Scheitel aus der Spiralregion. Das jüngste Blatt, 6, liegt rechts auf der Hinterseite.

Fig. 6 (170). Blüthenanlage in der Blattachsel, vor der Bildung des ersten Kelchblattes.

Fig. 7 (170). Wie vorige: es wird eben das erste Kelchblatt angelegt.

Fig. 8 (170). Wie vorige, ebenfalls mit dem ersten Kelchblatthügel. Die punktirte Linie giebt den Verlauf des Gefässbündels im Blatte an.

Fig. 9 (170). Blüthenanlage vor der Bildung des Kelches.

Fig. 10 (170). Scheitel aus der Spiralregion, rechts die jüngste Blattanlage.

Fig. 11 (170) Scheitel in der Quirl-Region, von oben gesehen. Entstehung der nicht genau opponirten Wirtel und Wirtelglieder.

Fig. 12 (170). Form des Scheitels Fig. 12, Taf. II, stärker vergrössert.

Fig. 13 (170). Scheitel in der Spiralregion mit den vier jüngsten Blattanlagen Es liess sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob das 5. Blatt schon im Entstehen begriffen war; daher die Linie punktirt.

Fig. 14 (170). Bildung eines Blatthügels in der Spiralegion. Vergl. die Entstehung des Blattes in der Quirl-Region Fig. 20.

Fig. 15 (170). *Antirrhinum majus*. Scheitel in der oberen Quirl-Region. Die beiden Hügel rechts und links vom Scheitel bilden die Anlage des 6. Blattpaares.

Fig. 16 (170). Junger Blüthenhügel in der Blattachsel.

Fig. 17 (170). Scheitel mit dem Beginne der Spiral-Stellung. Die Blätter a^1 a^2 stehen noch einander fast genau gegenüber; Blatt b dagegen nähert sich stark einseitig dem älteren Blatte a^1.

Fig. 18 (300). Umriss des Scheitels in der Spiralregion bei starker Vergrösserung. Links eine Achselsprossanlage.

Fig. 19 (170). Junge Blüthenanlage.

Fig. 20 (170). Anlage des jüngsten Quirlblattes, wie an dem Fig. 26, Taf. II dargestellten Scheitel, bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 21 (170). Blüthenanlage mit dem ersten Kelchblatte. Die punktirte Linie wie in Fig. 8.

Fig. 22 (85). Knospendurchschnitt in der Spiralregion auf der Höhe des Vegetationspunktes, dessen Kuppe abgehoben war. In der Achsel des 9. Blattes der mit punktirter Linie angedeutete Achselspross, in der Achsel des 1. Blattes die Durchschnitte der 5 Kelchzipfel.

Fig. 23 (85). Knospendurchschnitt, dicht unter der Kuppe des Scheitels, die, wie im vorigen Falle, durch den voraufgehenden Schnitt abgehoben war. Blatt 12 trat als Hügel kaum deutlich hervor. In der Achsel des 1. Blattes die Durchschnitte zweier Kelchzipfel.

Fig. 24 (170). Durchschnitt des in Fig. 21 gezeichneten Sprosses bei stärkerer Vergrösserung, ohne die drei äusseren Blätter. An den Blättern 9 und 10 ist hier die Basis mit der Ansatzstelle vom Schnitte getroffen (s. den Text p. 93).

Nachträgliche Bemerkung.

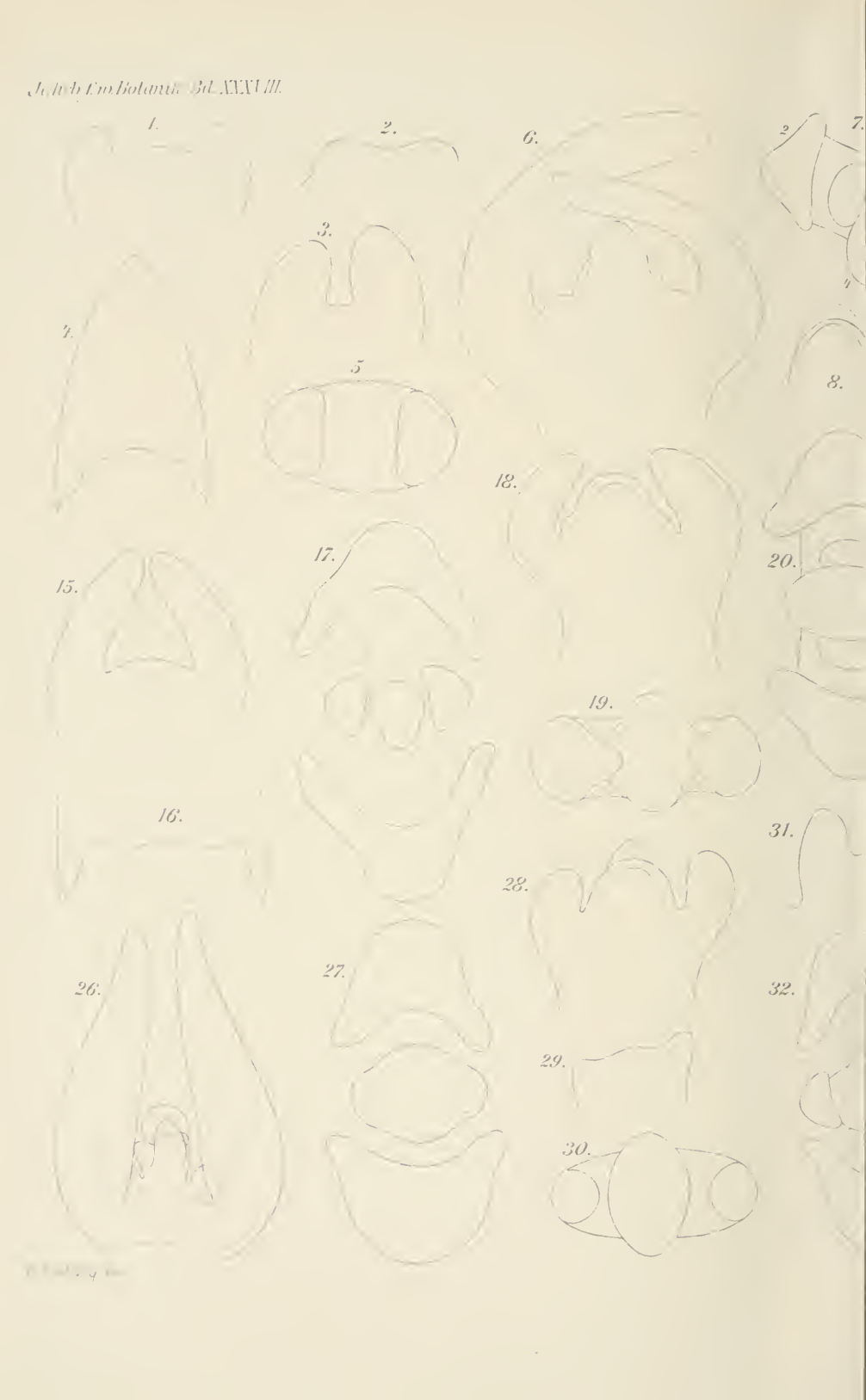
Kurz vor dem Drucke dieses Aufsatzes erschien eine gegen Winkler's Kritik der mechanischen Blattstellungs-Theorie gerichtete Abhandlung Leisering's[1]), in der auch meiner Arbeit wiederholt gedacht wird. Die Antwort auf seine Einwürfe, soweit sie mich betreffen, ist schon im Vorstehenden enthalten, doch mag hier noch auf ein paar Punkte eingegangen werden.

Leisering giebt zu, dass es „manchmal nicht ganz leicht" sei, den Contact der Glieder am Scheitel der *Linaria spuria* festzustellen. Doch konnte er an einem in seiner Fig. 20, Taf. VII, dargestellten Präparat den Contact zwischen den Basen der Blätter 5 und 3 bestimmt beobachten. An demselben Scheitel standen ausserdem nach seiner Meinung Blatt 2 mit Blatt 5 durch dessen Achselknospe in Contact.

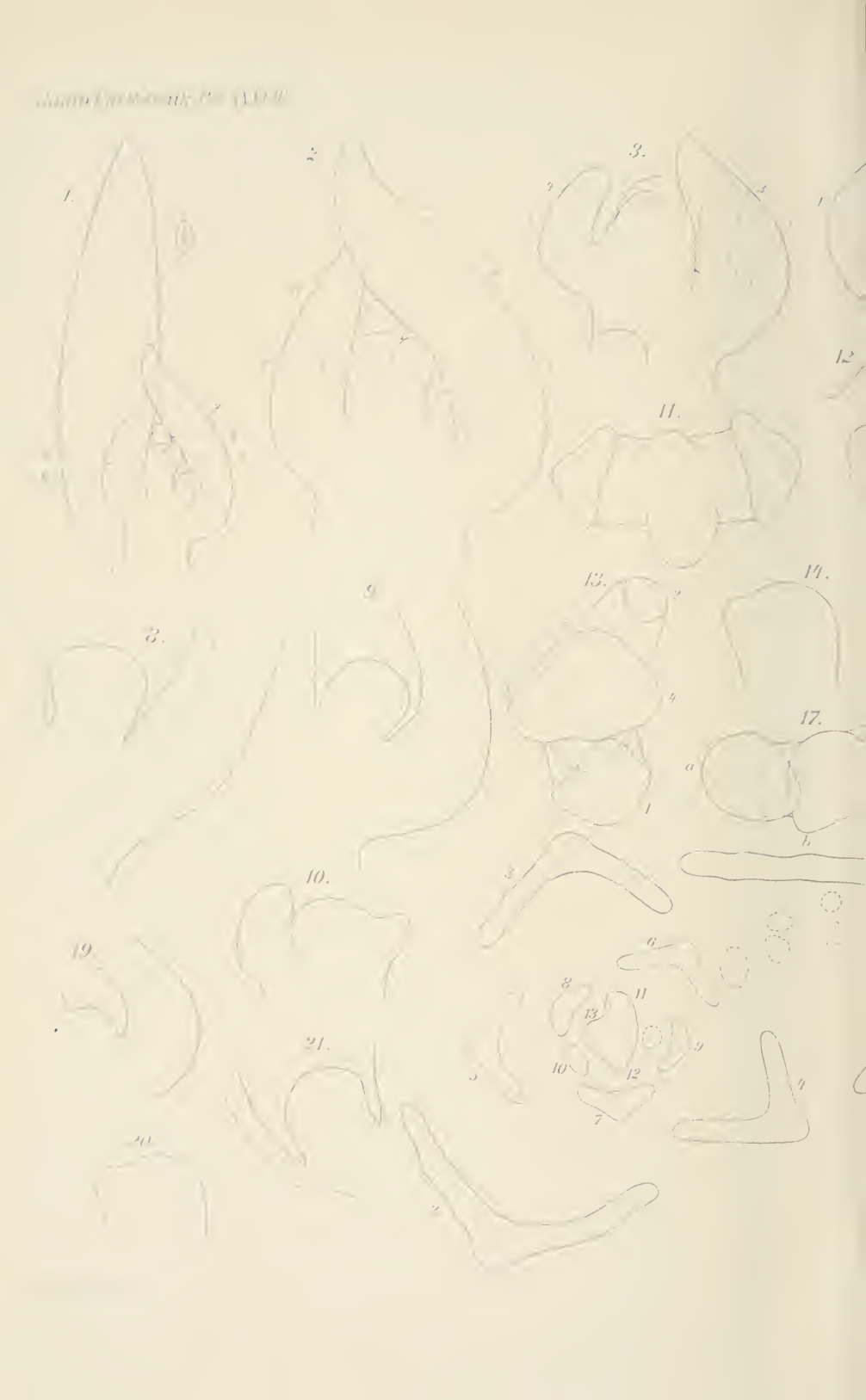
1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, Heft 3, p. 421 ff.

Was den Contact der Blattbasen anlangt, so mag er gelegentlich zu beobachten sein; ich will das nicht bestreiten. Die von mir aufgeworfene Frage wird dadurch keineswegs entschieden. — Contact der Blattbasen mit schräg darunter stehenden Achselknospen kommt aber nach meinen Beobachtungen nicht vor; die Knospen stehen zu tief unter den Blättern. Eine Stellung der Glieder, wie sie Leisering's Fig. 28, Taf. VIII, giebt, ist an normalen Sprossspitzen nicht vorhanden. Schon die Umrisslinien des rechts stehenden Blattes und seiner Achselknospe verrathen, dass man es hier nicht mit normalen Verhältnissen zu thun hat.

Schliesslich noch ein Wort über die Stellung der Achselknospe. Nach meinen Beobachtungen entsteht sie ringsum frei in der Blattachsel. Schwendener bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe, und Leisering folgt ihm hierin. Dieser findet die junge Knospe bis zur Anlage der ersten Blatthügel stets in „sehr schönem Contact" mit Achselspross und Tragblatt. Beide geben Figuren zu ihren Beobachtungen, Schwendener in seiner Fig. 2, Taf. I, Leisering in seiner Fig. 30, Taf. VIII. Diese Abbildungen habe ich mit lebhaftem Interesse betrachtet, da sie einen bemerkenswerthen Unterschied aufweisen. Schwendener's Figur zeigt die Knospe auf der Aussenseite mit dem Deckblatte in Contact, auf der Innenseite aber frei. Hier muss ja Raum für das erste Kelchblatt sein. Leisering, der an diesen Umstand vielleicht nicht gedacht hat, stellt die Knospe auf der Innenseite in Contact, auf der Aussenseite dagegen frei dar. — Ich bin weit davon entfernt, hier irgend welche Absicht zu vermuthen, aber die Frage drängt sich doch auf, ob nicht die Theorie hier ein klein wenig das Urtheil der Beobachter beeinflusst habe. Ueber alles weitere wolle man das im Text Gesagte vergleichen.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.

9.
10.
11.
12.
13.
17.
21.
22.
23.
24.
25.
33.
34.
35.



4.
5.
6.
15.
16.
7.
18.
27.
22.
23.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Vöchting Hermann

Artikel/Article: Ueber den Sprossscheitel der Linaria spuria. 83-118