

580.5
OS
v. 54

ÖSTERREICHISCHE
BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von Dr. Richard R. v. Wettstein,
Professor an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LIV. Jahrgang, N^o. 1.

Wien, Januar 1904.

Ueber den Blütenbau der *Adoxa Moschatellina* L.

Von † Theodor Novák (Prag).

Mit 2 Tafeln (I—II).

Wie bekannt, ragt am Wurzelstock der *Adoxa Moschatellina* L. aus der Achsel eines Blattes oder einer Schuppe ein zweiblättriger Stengel hervor, der gewöhnlich in einer fünfzähligen, knäueförmigen Inflorescenz (Glomerulus) endet. Auf den ersten Anblick scheint es (wie auch die Mehrzahl der Systematiker angibt), als habe die terminale Blüte einen zweiblättrigen Kelch, vier zusammengewachsene Petalen, acht Staubgefäße, vier Fruchtblätter; bei den Seitenblüten, die zwei in einem Winkel von 90° zusammentreffende, gegenständige Paare bilden, ist der Kelch dreiblättrig, die Blüte indessen fünfzählig mit zehn Staubgefäßen. Von Bracteen ist in dieser Inflorescenz keine Spur zu finden. Diese letztere Erscheinung wäre übrigens nicht gerade sonderbar, denn die vollständige Unterdrückung der Bracteen kommt in der Regel auch bei ganzen Familien vor, wie bei den Gräsern und Coniferen. Schwerer war die Primarie des Kelches zu erklären. Wydler¹⁾, Braun²⁾ und Engler³⁾ halten dafür, dass sich diese Zahl auf einen fünfzähligen Kelch zurückführen lässt, dessen viertes und fünftes Blatt (das hier und da ja abnorm vorkommt!) unterdrückt wurden. Braun behauptet auch, Spuren von Bracteen und vom Blütenprophyllon beobachtet zu haben. Da hätte die Terminalblüte ursprünglich einen vierzähligen Kelch gehabt, wie ihn in der That auch Payer⁴⁾ zeichnet, das eine Blättchen etwas kleiner auch für normale gereifte Blüten.

1) Wydler, Morphologische Mittheilungen IV, Botanische Zeitung 1844.

2) Braun, Sitzungsberichte des botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg 1875.

3) Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien IV, 4. *Adoxaceae* von Fritsch 1891.

4) Payer, Traité d'anorganogénie comparée de la fleur 1857.

Eine andere Erklärung bietet Eichler¹⁾: der vermeintliche Kelch der *Adoxa* ist nichts Anderes als ein Involucrum aus zusammengewachsenen Bracteen. Bei den Seitenblättern wird es von der stützenden Bractea und dem Prophyllon gebildet, bei der Terminalblüte sind es sterile Bracteen, aus deren Achsel manchenmal in der That ein drittes Blütenpaar hervorkommt; dann ist die Endblüte in der Regel ohne Involucrum. Jedoch entwickelt sich zeitweise noch ein Paar von Bracteen, welche den scheinbaren Kelch der siebenten, der Endblüte, bilden; in einem anderen Falle bleibt nicht nur dieser, sondern auch das vorangehende Paar der Bracteen steril und verursachen ein Gebilde, welches als vierzähliger Kelch angeführt wurde. Als Prophyllon der Terminalblüte müssen die gegenständigen Blätter des Stengels betrachtet werden, ihre Stützbractea ist eine Schuppe, eventuell ein Blatt an der Hauptachse, d. h. am Rhizom.

Eichler's Erklärung schliesst sich auch Drude²⁾ an. Ein Beweis dessen, dass die Blätter des vermeintlichen Kelches nicht von gleicher Art und Bedeutung sind, ist die Erscheinung, dass sie sehr oft ungleichmässig entwickelt sind (Fig. 3, 9, 11), und zwar pflegt das nach unten gekehrte (vordere) Blatt, welches gleichsam die Stützbractea vorstellt, kleiner zu sein. Wenn nun Involucrum in der That ein Kelch wäre, so liesse sich eine Beziehung zur cyklischen Anordnung der übrigen Blüthenheile erwarten.

Als ich die grosse Variabilität der *Adoxa* in Bezug auf die Zahl und Form der Blüthenheile bemerkte, stellte ich der klaren Uebersicht halber statistisch die Verhältnisse von 24 Inflorescenzen von Pflanzen zusammen, die ich zu gleicher Zeit und an gleichem Orte gesammelt hatte.³⁾ Nur drei Inflorescenzen zeigten die oben beschriebene typische Anordnung. In einem der Fälle hatte die Terminalblüte eine dreizählige Hülle, fünf Fruchtblätter, in dem zweiten war das Involucrum dreiblättrig, der Fruchtblätter gab es vier (das Perigon mit den Staubgefässen war schon abgefallen). Dies lässt sich entweder durch die Theilung der Bracteen oder durch die Erscheinung einer neuen Bractea erklären; im ersten Falle gab es nur drei Seitenblüten, so dass das neue Blatt des vermeintlichen Kelches gewiss die Stützbractea der verschwundenen Blüte war. Einmal kam auch eine fünfzählige Terminalblüte vor, doch war die Hülle wieder bloß zweiblättrig. Ich fand auch eine Terminalblüte (in die Serie der 24 Inflorescenzen nicht mit einbegriffen), welche vier Involucralblätter in zwei Paaren von ungleicher Grösse hatte (Fig. 16); sie kann wohl als geeignete Illustration zu Eichler's Erklärung des vierblättrigen Kelches dienen. Was die Seitenblüten anbelangt, so waren 1—4 davon im Ganzen vierzählig

¹⁾ Eichler, Blütendiagramme I, 1876, II, 1878 (in den Nachträgen).

²⁾ Drude, Ueber die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Adoxa* zu *Chrysosplenium* und *Panax*. Botanische Jahrbücher 1884.

³⁾ Ein reiches Material, an anderen Orten gesammelt, zeigte bei genauer Untersuchung die angeführte Variabilität in gleichem Masse.

(Fig. 9, 11, 14), aber die Hülle der Bracteen (Bractealhülle) war durchwegs dreiblättrig; in selteneren Fällen verkrüppelte das untere Blatt bis auf eine unbedeutende Spur, aber die Stellung der übrigen war auch hier der typischen Stellung sehr nahe (Fig. 13). Ebenso häufig waren Blüten mit sechszähligen Perigon, an dieses schloss sich die dreiblättrige Hülle sehr angemessen an und stand stets hinter den Spalten des Petalenpaares. Aber an der Hälfte dieser Funde gab es bloß zehn Petalen und fünf Fruchtblätter, so dass es nothwendig ist, eine sekundäre Theilung jeder Petale anzunehmen. In der That war es auch möglich, den Uebergang von der fünfzähligen zur sechszähligen Blüte vollständig zu verfolgen (Fig. 7, 10, 15, 8). Aus diesen Angaben geht hervor, dass die Zahl des vermeintlichen Kelches nicht die Zahl der Glieder in den übrigen Kreisen bestimmt, sondern sich nach der Lage der Blüte richtet; und dies erklärt uns eben Eichler's Annahme, der ihn, (den vermeintlichen Kelch) für ein Bracteal-Involucrum hält. — An einer der Inflorescenzen war sogar das untere Blütenpaar verkümmert, die eine Blüte war von einer blattartig hochentwickelten und am Ende sogar getheilten Bractea gestützt; auf der Basis befand sich noch ein kleines Segment, welches man wohl auch für eines der Prophylla halten konnte (Fig. 22). Alle diese Belege sprechen, wie es mir scheint, deutlich genug für Eichler's Erklärung des vermeintlichen Kelches.

Eichler selbst hat im II. Theil seiner „Blütendiagramme“ diese Ansicht widerrufen, weil Braun Blüten mit Spuren von Bracteen auffand, er fand sogar Blüten, die auf der Achse der Seitenblüten unter deren dreizähliger Hülle (oder am Ende doch — deren Kelches!) entstanden waren. Vergeblich habe ich mich bemüht, ein ähnliches Document aufzufinden und kann auf Grundlage der mir selbst bekannten Facta nur die ursprüngliche Ansicht Eichler's bestätigen. Drude, der seine Erwägungen auf diese basiert, ist übrigens über Eichler's Widerruf auch mit Stillschweigen hinweggegangen. Wenn die Homologie mit *Chrysosplenium* auch anders als im Involucrum bewiesen werden wird, dann wird es vielleicht auch möglich, über diese Streitfrage positiv zu urtheilen. Durch die Homologisierung der Petalenkreise ist, glaube ich, die morphologische Uebereinstimmung genügend bewiesen. Endlich spricht auch die Umwandlung der zweifelhaften Bractea in ein blattähnliches Gebilde nicht wenig gegen die Behauptung, sie sei doch nur ein Kelchblatt.

Der folgende Kreis wurde noch von Eichler für eine sympetale Corolla gehalten. Indem Eichler einen unterdrückten fünfzähligen Kelch annahm, gelangte er zu einem Schema, das sich vom typischen Diagramm der Caprifoliaceen nur dadurch unterscheidet, dass der mediane Zipfel des (gedachten) Kelches nach vorn zielt, welche Orientation ausnahmsweise auch bei *Sambucus Ebulus* L. vorkommt. Gegen die Anerkennung dieses Petalenkreises für den Kelch wendet Eichler ein, dass die Krone typisch

fehlen würde, oder dass es nothwendig wäre, ausser dieser noch den Petalenkreis zu ergänzen, was, wie er meint, für eine Caprifoliacee ganz unwahrscheinlich sei. Der Kreis dieses logischen Urtheils ist augenscheinlich: die systematische Stellung der *Adoxa* ist doch zweifelhaft und lässt sich aus ihr nichts für die Morphologie schöpfen, die ja in der directen Betrachtung ein viel besseres Kriterium besitzt. — Nicht eins mit Eichler's Ansicht, erklärte Drude die gelbgrünen Petalen der *Adoxa* für ihr Perigon und wies darauf hin, dass Eichler's eigenes Diagramm des *Chrysosplenium* (wo auch ein Verschieben der Bracteen auf die Nebenachse vorkommt), auffallend mit dem Blütenschema übereinstimme, welches er für die *Adoxa* beantrage; nur fügt er die Hypothese von dem unterdrückten Kreise der Petalen hinzu, welche den Sepalen opponiert sind und ohne Spur verschwanden.

Bevor ich an die Lösung dieses Antherenproblems heranschreite, wird es angezeigt sein, die zygomorphische Symmetrie der Seitenblüten zu beachten, welche besonders im Perigon auffällt. Es herrscht nicht der geringste Zweifel, dass diese Zygomorphie eine Function des Geotropismus und des Wachstums der Pflanze ist. In Hinsicht auf die Entwicklung der Pflanzen hat Payer beobachtet, dass der obere (hintere) Theil der Blüte sich viel früher und schneller entwickle als der untere (vordere). An verkümmerten Blüten habe ich, soweit es ihre Deformation erlaubte, gesehen, wie die unteren Petalen kaum mehr wie Höcker aussahen, wogegen die oberen noch immer die Petalenform beibehalten hatten. Es gibt kaum eine entwickelte Pflanze, an der die Vorherrschaft der oberen Hälfte nicht bemerkbar wäre; und doch wird die Blüte allgemein als typisch aktinomorph angeführt. Zeitweise kommen auch gänzlich unregelmässige Blüten vor (Fig. 11); auch da lässt sich allenfalls diese Abweichung als Wachstumserscheinung erklären: in der viertheiligen Inflorescenz hat sich die vierzählige Blüte (Fig. 11) bedeutender auf jener Seite entwickelt, wo die Nachbarschaft einer anderen kein Hindernis bot. Auch im Perigon erscheint gewöhnlich eine Eintheilung der Petalen, welche schon im Involucrum vorgekommen sein mag und der wir in den Kreisen der Staubgefässe abermals begegnen. Geschieht diese Zweitheilung am Seitentepale, wird dadurch die mediane Symmetrie gestört (Fig. 3); öfters jedoch, eben im zygomorphischen Sinne, zertheilt sich eine, der Zahl nach ungerade obere Petale mehr oder minder tief, wodurch eine beinahe vollständige, sechsgliedrige Aktinomie in den Tepalen entstehen kann (Fig. 8, 10, 12, 15), an die sich ein bald fünfzähliges, bald sechszähliges Androeceum und Gynoeceum anschliesst.

Die Terminalblüte ist schon ihrer Lage wegen Modificationen ihrer Aktinomie nicht ausgesetzt; ohne Zweifel ist auch ihre Form und Vierzähligkeit nicht ohne inneren Zusammenhang mit der Zahl der Blüten in der Inflorescenz, deren Glieder besonders zu Anfang der Entwicklung bedeutend zusammengedrängt sind.

Dieser staunenswerten Variation in Bezug auf die Zahl und Form der Perigonblättchen ist auch die himalayische Varietät *inodora* Falc. zuzuschreiben, deren Terminalblüten (nach Bentham-Hooker) in der Regel fünfblättrig, deren Seitenblüten aber sechsblättrig sind.

Der vollentwickelte Staubgefässkreis wird von Allen, die ihn beschrieben, gleich erklärt. Die Basis von acht oder zehn monothecischen Antheren vereinigt sich da in eine Art von kleinem Kragen¹⁾, welcher auf der Unterseite mit dem Perigon zusammengewachsen ist. Je ein Paar von ihnen, hinter dem Einschnitte des Perigons stehend, ist einander näher und würde, vereint, ein einziges normales introrses Staubgefäss abgeben. Und so wird allgemein behauptet, dies sei nur ein einziges Staubgefäss, erst an der Basis getheilt (nicht dedoubliert!). Diese Erklärung, die ja ziemlich wahrscheinlich klingt, wird durch die entwicklungs-geschichtliche Angabe Payer's gestützt, dass beide Antheren aus nur einem Primordium entstehen. Es lässt sich aber auch darauf hinweisen, dass die in sie führenden Gefässbündel von einem einzigen Punkte ausgehen, was besonders gut zu beobachten ist, wenn man das Perigon mitsammt dem Androeceum abreisst. An einer Blüte, deren oberes Petalum tief gespalten war, war dem Einschnitt gegenüber ein sechstes Staubgefäss entwickelt, dessen Faden erst am Ende getheilt erschien und zwei Antheren trug; dies ist gewiss ein direkter Uebergang zum normalen dithecischen Staubgefässe (Fig. 15).

Schon oben habe ich erwähnt, dass Drude die *Adoxa* mit dem obdiplostemonen *Chrysosplenium* vergleicht. Bei diesem ist der hinter den Einschnitten des Perigons stehende Staubgefässkreis schwächer, bei der *Adoxa* würde nur dieser entwickelt sein, sowie bei der Saxifragacee *Heuchera* mit einem einzigen Staminalkreise. Der zweite, den Tepalen opponierte Kreis soll hier nicht einmal in Spuren vorkommen. Meiner Meinung nach ist es jedoch möglich, die Verwandlung dieser Staubgefässe in jenem Gebilde zu sehen, welches nirgends angegeben noch abgebildet ist, weder in Blütenabbildungen noch in Diagrammen vorkommt. Bevor ich die literarischen Angaben kennen lernte, zeichnete ich dasselbe als einen regelmässigen Blüthenheil; als ich aber zu meiner Verwunderung nicht im Stande war, etwas darüber nachzulesen, durchforschte ich mikroskopisch eine zahlreiche Serie von Blüten, von verschiedenen Fundorten herstammend — und das Gebilde fehlte an keiner. Auf der Basis jedes Tepals sitzt eine traubenähnliche Drüse, zusammengesetzt aus zahlreichen eiförmigen Körperchen, die wieder aus einigen Zellen mit grossen, deutlichen Nucleen bestehen (Fig. 17, 19); sie ist fest an den Kragen der Staubgefässe gedrückt, jedoch an denselben nicht angewachsen, wie bei

¹⁾ Die bezüglichen Beschreibungen erwähnen jedoch nichts von diesem Gebilde und die offenbar sehr schematisierten Abbildungen geben dasselbe nicht wieder.

sechzigfacher Vergrößerung beobachtet werden kann. An frischen Blüten habe ich vor dem Oeffnen der Staubbeutel auf der Basis der Tepale glänzende Tropfen wahrgenommen, die gewiss das Secret dieser Drüsen repräsentieren.¹⁾ Dieser Kreis von fünf Drüsen wechselt genau mit dem (zweimal) fünfzähligen Kreise der Staubgefäße in den Seitenblüten ab; in der Terminalblüte ist derselbe auch vierzählig. Für dieses Verhältnis ist besonders die Blüte Fig. 10 lehrreich; da ist das obere Blatt des Perigons tief gespaltet, aber ebenso, wie nur zehn Staubgefäße entwickelt sind, so steht auch die fünfte Drüse, zwar vergrößert, jedoch nicht geteilt, seinem Einschnitte gegenüber, wogegen anderswo mit zwölf Staubgefäßen sechs Drüsen vorkommen. Entschlossen wir uns nun, die *Adoxa* in die Nähe des *Chrysosplenium* zu stellen, so ist es möglich, ihre Drüsen mit den drüsenartigen Staminodien des Genus *Parnassia* zu vergleichen, welches nun direct unter die Saxifragaceen eingereiht wird. Bei diesem ward schon von Buchenau²⁾ und Wettstein³⁾ die Verwandlung der Staubgefäße in Drüsen beobachtet. Auf Grund dieses Einklanges können wir wohl die Drüsen der *Adoxa* mit Recht für ein Gebilde betrachten, das den zweiten Staubgefäßkreis vertritt; weist ja schon ihre Lage darauf hin. Es könnte allenfalls eingewendet werden, dass ein Gebilde von so geringem Umfange viel eher eine Excrecenz der Oberfläche des Tepals sei, als ein selbständiges Phylloem; aber zu der Drüse führt ein selbständiger Gefäßbündel, wie am Durchschnitte ersichtlich ist (Fig. 23), und ist es deshalb wahrscheinlicher, dass wir hier zwei auf der Basis congenital zusammengewachsene Phylloemkreise vor uns haben.

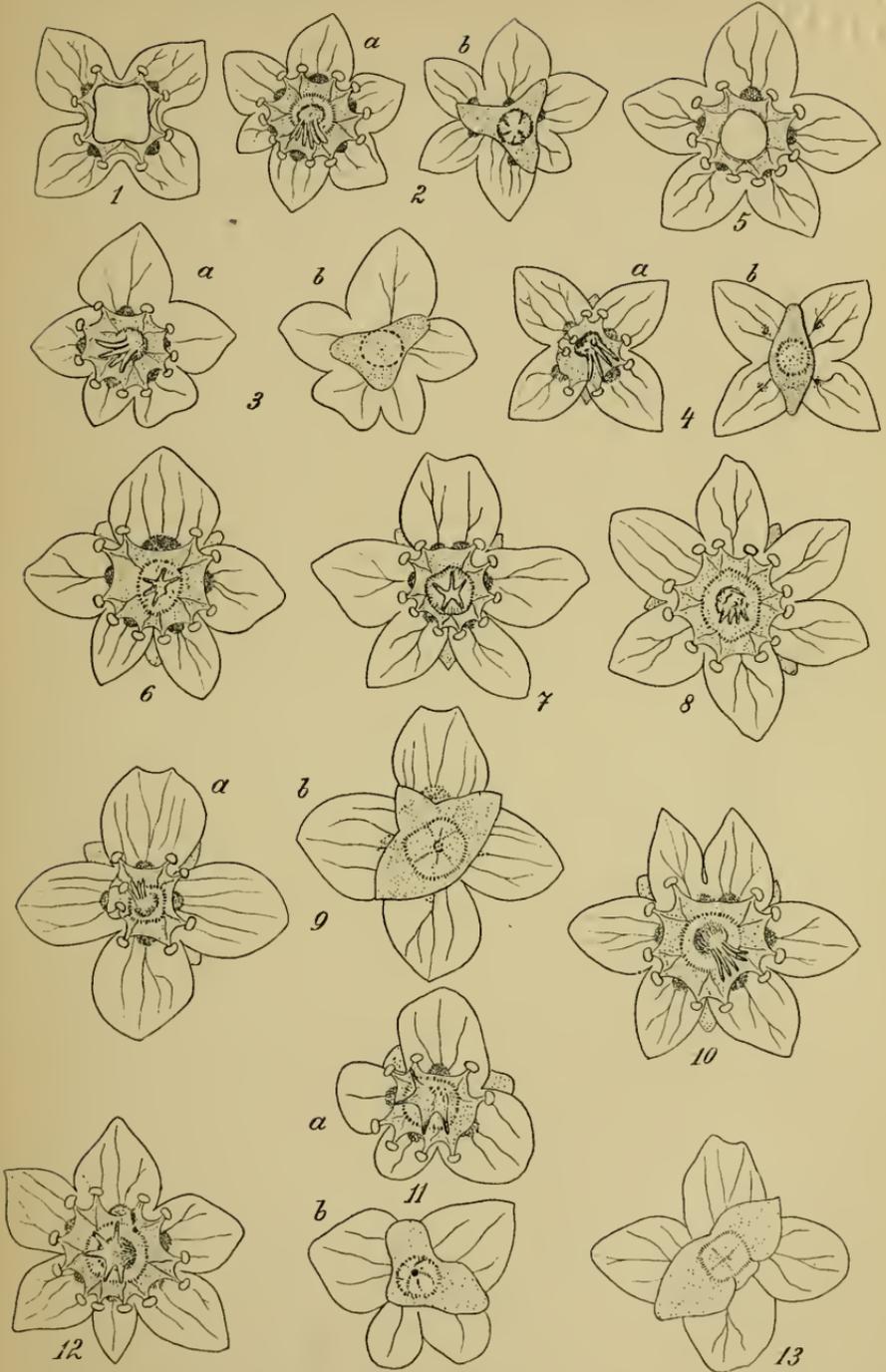
Die Fruchtblätter weisen nichts morphologisch Interessantes auf; es sei einzig erwähnt, dass bei einer sechszähligen Entwicklung des Perigons und der Staubgefäße oft, doch nicht immer, auch sechs Fruchtknotenkapseln und sechs Narben (statt fünf) vorkommen.

Wenn wir die Ergebnisse der angeführten Blütenverhältnisse zusammenfassen, welche äusserst plastisch der nach der Natur wiedergegebene Blütendurchschnitt (Fig. 23) veranschaulicht, können wir ungefähr Folgendes behaupten: Die Blüthenheile der *Adoxa* und des *Chrysospleniums* zeigen eine bedeutende Aehnlichkeit. Bei beiden sind die Bracteen bis an den Blütenstiel gerückt, bei der *Adoxa* sind sie überdies zusammengewachsen; beide Genera haben ein einfaches Perigon, welchem zwei obdiplostemonische

¹⁾ An frischen Blüten weichen die Drüsen in der Farbe von ihrer Umgebung nicht ab und sind von dem Antherenkragen beinahe vollständig bedeckt; dadurch erkläre ich mir den Umstand, dass sie bisher nicht bemerkt wurden. An welken Blüten aber, besonders wenn dieselben in Spiritus conserviert sind, werden die Drüsen deutlich sichtbar.

²⁾ Buchenau, Einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzen-teratologie. Botanische Zeitung 1862.

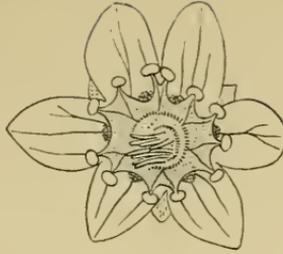
³⁾ Wettstein, Zur Morphologie der Staminodien von *Parnassia palustris*. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1890.



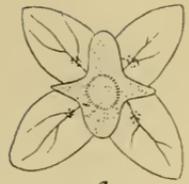




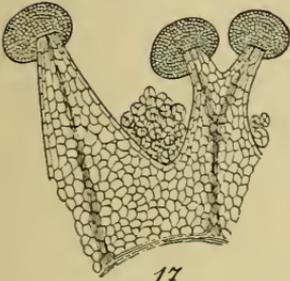
14



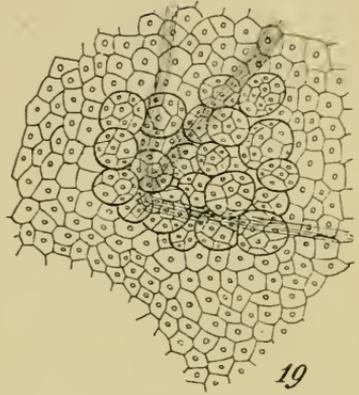
15



16



17



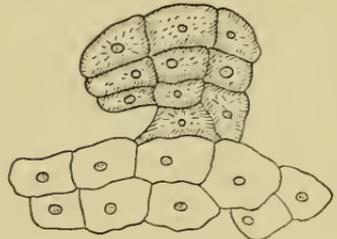
19



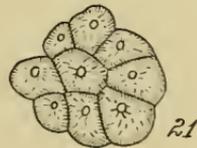
18



22



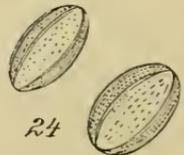
20



21



23



24

THE UNIVERSITY
OF TORONTO
LIBRARY

Staubgefässkreise folgen; bei der *Adoxa* ist der äussere Kreis in Drüsen verwandelt, der innere gespaltet. In Bezug auf die Fruchtblätter und Frucht gehen allerdings beide Genera bedeutend auseinander; bei der *Adoxa* kommen vier oder fünf (auch 6) Fruchtblätter und eine mehrsamige Steinfrucht vor, *Chrysosplenium* hat zwei Fruchtblätter und eine einfächerige Kapsel.

Wenn wir die *Adoxa* ohne jede Voreingenommenheit nicht zur Vertreterin einer besonderen Familie machen wollen, die aber nicht unter die Rubiales, sondern viel eher unter die Saxifraginae eingereiht werden müsste, so würden wir uns keiner allzu grossen Unvorsichtigkeit schuldig machen, wenn wir sie mit Jussieu und Drude¹⁾ unter die Saxifragaceen stellen, ohne jedoch mit der Vereinigung der *Adoxa* und des *Chrysosplenium* in eine Tribus übereinzustimmen. Gewiss ist ihre Verwandtschaft mit dieser Familie nicht entfernter als die Verwandtschaft der *Parnassia*, und diese wird im Grossen und Ganzen anerkannt.

Erklärung der Abbildungen (Tafel I u. II).

- Fig. 1—13, 14—16 veranschaulicht Blüten in vierfacher Vergrösserung.
 „ 1—3 Blüten einer Inflorescenz, *a*, *b* dieselbe Blüte von oben und unten.
 „ 17. Ein unvollkommen getheiltes Staubgefäss, 25mal vergrössert, ein Detail zur Fig. 15.
 „ 18. Monothecisches Staubgefäss, 35mal vergrössert.
 „ 19. Basis eines Tepals mit Drüse, 80mal vergrössert.
 „ 20 und 21. Einzelne Theilchen der Drüse, 240mal vergrössert.
 „ 22. Vergrösserte Bractee mit verkrüppelter Blüte, 2mal vergrössert.
 „ 23. Durchschnitt der Blüte, 16mal vergrössert.
 „ 24. Pollenkörner.

Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung.

Von Dr. Otto Porsch (Wien).

(Mit Tafel III.)

Mit dem Abschlusse einer grösseren Untersuchung über die Geschichte des Spaltöffnungsapparates beschäftigt, hatte ich Veranlassung, zur Bewertung desselben als phyletisches Merkmal²⁾ auch die Gattung *Casuarina* daraufhin zu prüfen. Bei der grossen allgemeinen phyletischen Bedeutung, welche diesem Apparate zukommt, waren bei dieser Gattung umso interessantere Ergebnisse zu erwarten, als dieselbe in einer Reihe wichtiger Merkmale von den übrigen Angiospermen abweicht und trotz ihrer sonst so isolierten Stellung deutliche Beziehungen zu den Gymnospermen aufweist. Jedoch ein Einblick in die sonst so umfangreiche Literatur, welche

¹⁾ Vgl. auch Van Tieghem, Anatomie de la Moschatelline. Bulletin de la Société botanique de France. 1880.

²⁾ Ueber den Begriff desselben vgl. Solereder, System. Anatomie der Dicotyl. Stuttg. 1899 p. 7, u. Wettstein, Handbuch d. system. Botanik I. Bd. 1902. p. 33. Der Neo-Lamarckismus 1902, p. 16.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [054](#)

Autor(en)/Author(s): Nowák Theodor

Artikel/Article: [Ueber den Blütenbau der Adoxa Moschatellina L. 1-7](#)