

## Zur Morphologie des Tabaks und einiger anderer *Nicotiana*-Arten

von

Dr. Rudolf Wagner.

(Mit 4 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 24. Jänner 1907.)

Die Arten der Gattung *Nicotiana* weichen habituell sehr voneinander ab und vor allem sind es die Blütenstände, die gar nichts Gemeinsames aufzuweisen scheinen, es sei denn die cymöse Natur; des weiteren sind wir über deren Aufbau nicht orientiert; Darstellungen, wie sie im »Standard work« des vergleichenden Morphologen, in Eichler's Blütendiagrammen für *Datura Stramonium*, *Atropa Belladonna* und *Solanum nigrum* mitgeteilt werden,<sup>1</sup> in denen diese Verzweigungssysteme interpretiert werden, besitzen wir nicht und, von einer Beschreibung Sendtner's<sup>2</sup> abgesehen, bewegt sich die Systematik in Ausdrücken von gewohnter Vieldeutigkeit. Der neueste Monograph der Gattung, Comes,<sup>3</sup> hat es nicht der Mühe wert erachtet, auf die Einzelheiten des Aufbaues einzugehen, er begnügt sich vielmehr, entgegen den Anforderungen, die wir an eine Monographie zu stellen berechtigt sind, sich — euphemistisch ausgedrückt — in den von den ersten Bänden des »Prodromus« vorgezeichneten Bahnen zu halten; schon Sendtner, dessen ausgezeichnete »Excursus morphologicus de Solanacearum inflorescentia« allerdings erst ein halbes Jahrhundert alt war, geht ihm zu weit. Von diesem als Mitbegründer der heimischen

---

<sup>1</sup> Bd. 2, p. 200.

<sup>2</sup> Flora Brasiliensis, Vol. X (1846), p. 165.

<sup>3</sup> Monographie du genre *Nicotiana*. Naples 1899.

Pflanzengeographie bekannteren Autor stammt die beste mir bekannte Charakterisierung der *Nicotiana*-Blütenstände: »Inflorescentia terminalis, cymosa (cincinnus unilateralis prophyllis bracteaeformibus solitariis, rhachi communi vel pseudoaxi stricta, elongata, virgata) modo racemum simplem fingens modo ramosa et in formam paniculae composita«. Bis hierher ist die Formulierung den Tatsachen entsprechend, doch beweist die nun folgende Angabe: »Flores in pedicellis calyces subaequantibus e foliorum aut bractearum axillis«, daß er sich mit der Gattung nicht eingehender befaßt hat; in den oben genannten »Excursus« sind es vor allem die Riesengattung *Solanum* sowie *Cyphomandra*, die seine Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen, während *Nicotiana* gänzlich übergangen wird. Im übrigen bewahrheitet sich seine Bemerkung: »evolutiones... omnes tantae vis et efficientiae, ut inflorescentiam quam maxime variabilem et explicatae difficilem reddant«, wie die folgenden Zeilen beweisen dürften.

Aus praktischen Gründen sollen zunächst einige andere Arten besprochen werden, deren Aufbau übersichtlicher ist.

### *Nicotiana paniculata* R. et P.

Bereits im Jahre 1799 wurde diese Art von Ruiz und Paron in ihrer »Flor. Peruv. Chil.«, Vol. II, tab. 129b, abgebildet, doch vermag ich die Zeichnung nicht in Einklang mit den Tatsachen zu bringen, sie scheint vielmehr allzusehr mit der freien Phantasie des Illustrators belastet zu sein, wenn schon für den morphologisch ungeschulten Beobachter der Habitus vielleicht recht gut getroffen sein mag. Nach einem Exemplar des Wiener botanischen Gartens ist Fig. 1 gezeichnet, welche die Terminalblüte und die vier obersten Partialinfloreszenzen der Rispe in halbschematischer Darstellung veranschaulicht. Wie in allen Figuren, ist von der Andeutung des Indumentes Abstand genommen, die konsekutiven Sproßgenerationen sind abwechselnd dunkel und licht gehalten, die einzelnen morphologischen Bestandteile aus Raumgründen durch abgekürzte Formeln bezeichnet.

Wie auf den ersten Blick ersichtlich, ist die Hauptachse des Blütenstandes durch seine Terminalblüte abgeschlossen,

die früher zur Entfaltung gelangte als die in der Abbildung ersichtlichen Endblüten der Partialinfloreszenzen erster Ordnung, also die Primanblüten. Indessen ist die Aufblühfolge der

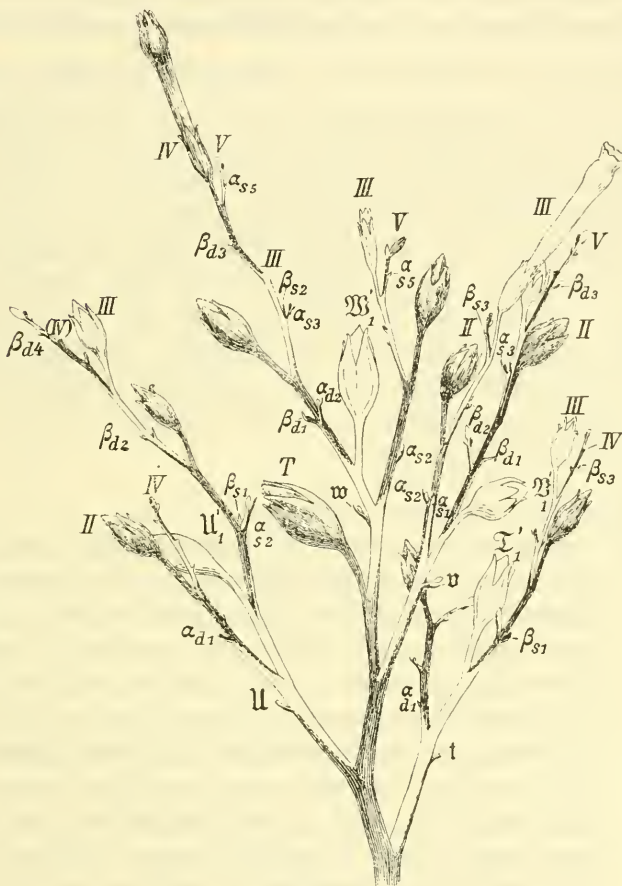


Fig. 1.

Oberster Teil einer Rispe von *Nicotiana paniculata* R. et P. Näheres im Texte.

Infloreszenz keineswegs streng zentrifugal, wie man vielleicht aus Fig. 1 entnehmen könnte, wo der Größe nach auf die Terminalblüte die Primanblüte der obersten Partialinfloreszenz erster Ordnung folgt, sondern im unteren Teile der Rispe, die

sich im vorliegenden Falle aus nicht weniger als 15 Teilblütenständen erster Ordnung zusammensetzt, finden wir selbst die Sekundanblüten bereits im Zustand aufgesprungener Kapseln.

Bezeichnet man in Fig. 1 die an der Hauptachse inserierten, aber mit ihren Achselprodukten verwachsenen Blätter mit  $t$ ,  $u$ ,  $v$  und  $w$ , so finden wir die Partialinfloreszenz erster Ordnung

$\mathfrak{T}_1^{(2)}$  gleich den folgenden aus zwei sehr ungleichen Komponenten zusammengesetzt, indem das Hauptachselprodukt eine mächtige Entwicklung aufweist, während der Beisproß, mit seinem Tragblatt ein Stück weit verwachsen, infolge der Entwicklung großer Drüsenhaare in der ganzen Infloreszenz leicht übersehen werden kann. Im Gegensatz zu der später zu besprechenden *Nicotiana Tabacum* L. habe ich hier den Beisproß innerhalb des Blütenstandes nie entwickelt gefunden. Der besseren Übersichtlichkeit halber sollen zunächst die Serialsprosse und dann erst die Hauptachselprodukte besprochen werden, was auch für die anderen Arten gilt.

$\mathfrak{T}_1''$  ist ein verkümmerter Beisproß.

$\mathfrak{T}_1'$  ein Dichasium mit wohlentwickeltem Epipodium. Hier fällt schon das differente Verhalten der beiden Vorblätter in Bezug auf ihre Achselprodukte auf: die Verwachsung ist beim  $\beta$ -Vorblatt auf eine erheblich größere Strecke erfolgt als bei  $\alpha$ , ein Verhalten, dem wir ziemlich konstant begegnen; es handelt sich um die Erscheinung, die an anderer Stelle in diesen Blättern als progressive Rekauleszenz bezeichnet worden ist. Daß dergleichen auch an der Hauptachse vorkommt, wird weiter unten ersichtlich werden. Während hier noch beide Achselprodukte zu kräftiger, wenn schon sehr ungleicher Entwicklung gelangen, — innerhalb der aus  $\mathfrak{T}_1'\beta_s$  entwickelten Partialinfloreszenz zweiter Ordnung ist mit freiem Auge (in der Fig. 1 fast gänzlich verdeckt) noch die Sextanblüte zu erkennen, in der direkt koordinierten Partialinfloreszenz dagegen nur die Quartanblüte — werden von nun an die  $\alpha$ -Achselprodukte unterdrückt, sie entwickeln sich zwar anfangs

noch bis zur Länge von einigen Millimetern, bleiben aber auf diesem Stadium stehen. Die  $\beta$ -Achselprodukte bilden ein Wickelsympodium, so daß also die Partialinfloreszenz erster Ordnung einen in den unteren sproßgenerationen durch verkümmerte Beisprosse bereicherten Doppelwickel mit starker Förderung der  $\beta$ -Achselprodukte darstellt.

$U_1^{(2)}$  verhält sich ähnlich wie  $\mathfrak{Z}_1^{(2)}$ , indessen läßt sich bei der besonders kräftigen Entwicklung von  $U'_1$  die progressive Rekauleszenz besser als solche erkennen. Das der Hauptachse angehörige Blatt  $t$  verwächst auf reichliche zwei Dritteile des Hypopodiums; schon auf  $\frac{3}{4}$  das Blatt  $U'_1\alpha_d$ , auf die ganze Länge des Hypopodiums aber das  $\beta$ -Vorblatt, also  $U'_1\beta_s$ . Noch weiter geht aber die Verwachsung beim  $\beta$ -Vorblatt der nächst höheren, aus  $U'_1\beta_s$  entwickelten sproßgeneration, indem das Blatt  $U'_1B'_{s2}\beta_d$  höher inseriert erscheint als das  $\alpha$ -Vorblatt seines Achselproduktes. Entwicklungsgeschichtlich sind derartige Vorgänge unschwer zu verstehen, solche extraflorale Metatopien stehen nicht ganz isoliert, obwohl sie zweifelsohne zu den Seltenheiten der morphologischen Kasuistik gehören; geradezu ein Schulobjekt dafür dürfte die *Amorpha fruticosa* L. abgeben, bei der oft die endständige Traube durch die Hauptinnovation unterbrochen scheint. Keineswegs immer und ausschließlich hält die Verwachsung an diesem Extrem — dem von  $U'_1B'_{s2}\beta_d$  — fest, sondern der Grad der Verwachsung schwankt innerhalb gewisser Grenzen, so daß das Tragblatt bald wenig oberhalb, bald wenig unterhalb oder aber im Niveau des  $\alpha$ -Vorblattes seines Achselproduktes inseriert erscheint. Wenigstens mit der Lupe lassen sich hier überall  $\alpha$ -Achselprodukte feststellen, zur Entwicklung ist allerdings nur  $U'_1A'_{d2}$  gelangt. Von Beisprossen ist kein einziger auch nur annähernd bis zum Aufblühen gekommen; von den mit freiem Auge erkennbaren und in die Zeichnung in Gestalt einer kleinen Knospe aufgenommenen gehört  $U'_1B'_{s2}B'_{d3}$  der höchsten sproßgeneration an.



$\mathfrak{B}_1^{(2)}$  zeigt wie das folgende System  $\mathfrak{B}_1^{(2)}$ , im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden, kathodische Stellung von  $\alpha$ . Auffallend ist hier gegenüber den besprochenen Sprossen die weitgehende Verwachsung der Primanvorblätter; während diese bei  $\mathfrak{T}'_1$  und  $\mathfrak{U}'_1$  nur mit  $\beta$  die volle Länge des Achsel sproßhypopodiums einnehmen, reicht hier bereits das  $\alpha$ -Vorblatt so weit und  $\mathfrak{Y}'_1\beta_{d2}$  ist merklich höher inseriert als  $\mathfrak{B}'_1\beta'_{d2}\alpha_d$ ; in der folgenden Sproßgeneration geht die Verwachsung wieder etwas zurück, bewegt sich somit in den oben angegebenen Amplituden. Die oberste Partialinfloreszenz

$\mathfrak{B}_1^{(2)}$  schließt sich ganz an die vorigen an, ohne irgendwie etwas besonderes zu bieten.

Was die unteren, in Fig. 1 nicht dargestellten Blütenstände anbelangt, so verhalten sich diese ähnlich, mit Ausnahme der untersten. Diese rekauleszieren noch nicht, alsbald macht sich aber eine schwache, nur nach Millimeter sich bemessende Verwachsung bemerkbar. Bezüglich der Tragblätter ist zu bemerken, daß  $g$  ein Laubblatt mit großer, wohlentwickelter Spreite darstellt,  $h$  jedoch in jähem Übergang ein Hochblatt mit linearer Spreite. Ihrem Bau nach zeigt die unterste Partialinfloreszenz  $\mathfrak{G}'_1$  insofern eine Komplikation, als auf die in Gestalt von Wickelsympodien ausgebildeten Vorblattachselprodukte noch vier weitere ebensolche Partialinfloreszenzen zweiter Ordnung folgen, bevor die Achse mit Blüte abschließt, ein Verhalten, das bei der vielfach kultivierten, hier nicht näher besprochenen *Nicotiana Sanderæ* Hort., einem Gartenbestande zwischen *N. alata* Lk. et Otto und *N. forgetiana* Hort. Sand.,<sup>1</sup> eine große Rolle spielt. Die nächstfolgende Partialinfloreszenz erster Ordnung zeigt bereits den dichesialen, von der nächst höheren Sproßgeneration an durch Zurückbleiben des  $\alpha$ -Achselproduktes winkligen Aufbau, wie er oben abgebildet und beschrieben wurde.

#### *Nicotiana Langsdorffii* Weinm.

ist ein beinahe die Höhe eines Meters erreichendes Kraut aus Südbrasilien, benannt zu Ehren seines Entdeckers, der es in

<sup>1</sup> Curtis, Botan. Mag. tab. 8006 (III. 1905).

der Provinz Minas Geraes fand; später wurde es auch in Saõ Paulo nachgewiesen. Sendtner beschränkt sich auf die Angabe: »Inflorescentia cymosa composita paniculiformis, partitionibus elongatis multifloris erecto-patentibus« und »bracteatae breves. Flores in pseudoaxibus secundi«. Wie man aus der Beschreibung entnimmt, handelt es sich wahrscheinlich um ein Pleiochasium, dessen Partialinfloreszenzen in Wickeln ausgehen, beziehungsweise solche darstellen, eine Auslegung, die durch die Untersuchung ihre volle Bestätigung findet.

In Fig. 2 und 3 — der Raumersparnis halber getrennt — sind die vier obersten Äste eines Blütenstandes abgebildet. Schon ein flüchtiger Blick zeigt uns, daß wir an der Hauptachse progressive Rekauleszenz zu konstatieren haben. Während das Achselprodukt in Fig. 3 sowie das unterste Achselprodukt in Fig. 2 gar nicht mit den Tragblättern verwachsen sind, ist das dritte Blatt — es mag als  $r$  bezeichnet sein — schon deutlich verwachsen, auf mehr als ein Drittel der Länge des Hypopodiums das Blatt  $g$  und das Tragblatt  $q$  der obersten Partialinfloreszenz erster Ordnung auf  $\frac{5}{6}$ . Überall treffen wir hier seriale Beispresse, die indessen nirgends zu voller Entwicklung gelangt sind; die Knospe  $\mathcal{D}_1''$  ist in der Zeichnung zu sehen,  $\mathcal{P}_1''$  dagegen verdeckt. Eine entfaltete Knospe stellt  $\mathcal{D}_1''$  dar, ebenso, etwas weiter entwickelt,  $\mathcal{N}_1''$  und  $\mathcal{M}_1''$ .

In der nächstfolgenden Sproßgeneration macht sich nun ein krasser Unterschied zwischen den beiden Arten geltend: Während bei *N. paniculata* Dichasien auftreten und auch in den höheren Sproßgenerationen ein  $\alpha$ -Achselprodukt stets auftritt, wenn es auch normaliter nicht zu weiterer Entwicklung gelangt, so fehlt hier innerhalb der eigentlichen Infloreszenz das  $\alpha$ -Vorblatt gänzlich, ebenso sein Achselprodukt, so daß bei der Fertilität von  $\beta$  reine Wickelsympodien in extremer Ausbildung zustande kommen, die außerdem durch progressive Rekauleszenz kompliziert sind; eine weitere Komplikation durch Beispresse ist nur der Anlage nach zu konstatieren, entwickelt habe ich sie nie gefunden. In Fig. 2 sind die Knospen von  $\mathcal{N}_1''B_{s2}''$ , ferner von  $\mathcal{D}_1''B_{s2}''$  und  $\mathcal{P}_1''B_{d2}''$  noch zu erkennen. Die progressive Rekauleszenz läßt sich auch hier innerhalb der Partialinfloreszenzen deutlich verfolgen: Die Vor-

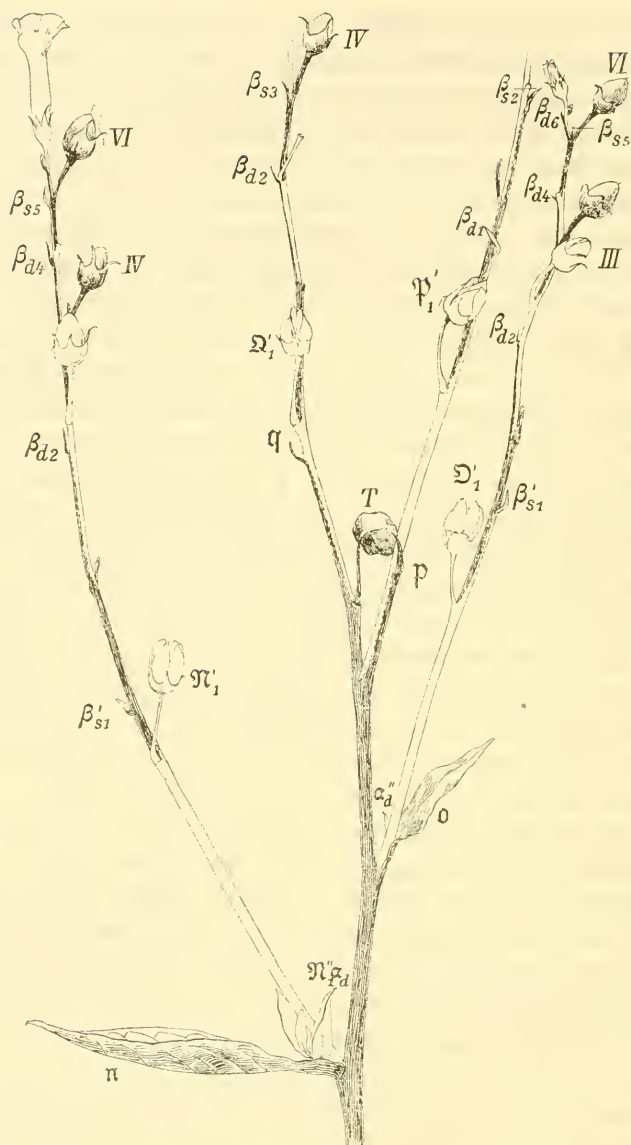


Fig. 2.

*Nicotiana Langsdorffii* Weinm. Oberer Teil einer Infloreszenz.

Näheres im Text.

blätter der konsekutiven Sproßgenerationen sind bei  $\mathcal{N}'_1$  auf rund  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{5}{6}$ ,  $\frac{7}{8}$  verwachsen, ohne wenigstens bis zur Sextan-



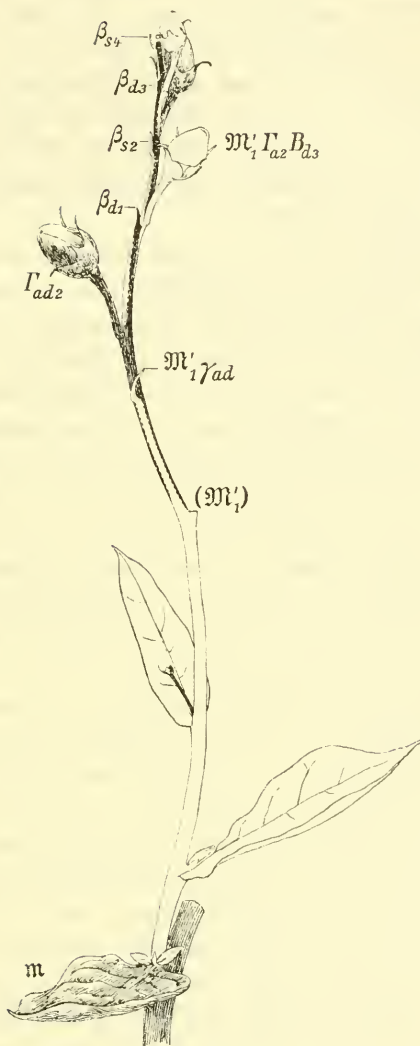


Fig. 3.

*Nicotiana Langsdorffii* Weinm. Fünftoberster Ast.  
Näheres im Text.

blüte die volle Länge des Hypopodiums zu erreichen. Rascher schon vollzieht sich dieser Vorgang bei dem folgenden Sprosse

$\mathfrak{D}'_1$ , dessen Primanvorblatt schon bis reichlich zur halben Länge des Hypopodiums verwachsen ist; das Sekundanvorblatt erreicht  $\frac{2}{3}$ , das Tertianvorblatt die volle Länge des Hypopodiums. Analoges, nur durch den Ausgangspunkt der Progression verschieden, konstatieren wir bei  $\mathfrak{P}'_1$  und  $\mathfrak{D}'_1$ ;  $\frac{3}{4}$  beziehungsweise  $\frac{5}{6}$ ,  $\frac{7}{8}$  und 1 sind die Verwachsungsquotienten für die konsekutiven sproßgenerationen von  $\mathfrak{P}'_1$ ,  $\frac{4}{5}$ ,  $\frac{9}{10}$ , 1 diejenigen von  $\mathfrak{D}'_1$ .

Demnach haben wir den Blütenstand von *Nicotiana Langsdorffii* Weinm. als ein Pleiochasium anzusprechen, das durch progressive Rekauleszenz in sämtlichen sproßgenerationen kompliziert ist und dessen in geringer Anzahl vorhandene Partialinfloreszenzen  $\alpha$ -lose Wickelsympodien darstellen. Mit der im Verhältnisse zu *N. paniculata* geringen Anzahl von Partialinfloreszenzen erster Ordnung hängt es wohl zusammen, daß hier bei *N. Langsdorffii* Weinm. die Terminalblüte zunächst zur Entwicklung gelangt und dann erst die Primanblüten folgen. Über die Reihenfolge innerhalb der Partialinfloreszenzen läßt sich feststellen, daß die Aufblühfolge eine akropetale ist, d. h., daß sich zuerst, nämlich nach der Terminalblüte, die unterste Primanblüte öffnet.

Es erübrigt noch, einiges zu Fig. 3 zu bemerken. Wie schon oben mitgeteilt, ist es der viertoberste sproß, nach der gewählten Nomenklatur  $\mathfrak{D}_1^{(2)}$ . Wie aus dem Index hervorgeht, ist er durch einen Beisproß bereichert, der wie alle Beisprosse der Gattung — soweit beobachtet — dem Hauptachselprodukt homodrom ist. Etwa im nämlichen Entwicklungsstadium befindet sich  $\mathfrak{M}_1 A_{i2}$ , das  $\beta$ -Achselprodukt hat ein Hypopodium entwickelt, um dann zu verkümmern; nunmehr ändert sich plötzlich der Charakter der Tragblätter,  $\gamma$  ist ein Hochblatt und weit mit seinem Achselprodukte verwachsen. Nach den genannten drei Blättern ist die Achse durch eine Endblüte abgeschlossen und aus der Achsel des obersten Blattes entwickelt sich ein Sympodium, und zwar sofort ein Wickelsympodium mit gänzlich unterdrückten  $\alpha$ -Vorblättern. Auch hier ist wieder die progressive Rekauleszenz deutlich zu konstatieren, wie ein Blick auf die Abbildung lehrt.

Die kompliziertesten Fälle zeigt aber

### *Nicotiana Tabacum* L.,

die mir in der f. *macrophylla* zur Verfügung stand. Da die bisher publizierten Abbildungen teils zu sehr nach der rein malerischen Seite gezeichnet sind, teils »vereinfacht« sein dürften und halbschematische Abbildungen mir nicht bekannt sind, wurde der oberste Teil eines Blütenstandes auf Fig. 4 abgebildet, und zwar speziell die Terminalblüte, beziehungsweise -Frucht mit der zweitobersten Partialinfloreszenz erster Ordnung; die beiden anderen damit zu einem Quirl angeordneten Äste konnten nur teilweise zur Darstellung gelangen.

Wie schon eine flüchtige Betrachtung zeigt, sind die drei fraglichen Äste in verschiedenem Maße mit ihren Tragblättern verwachsen, was auf progressive Rekauleszenz schließen läßt; da die Äste in einem Niveau inseriert sind, ist zur Feststellung des Tatbestandes die Untersuchung der vorangehenden Teilblütenstände notwendig, die das erschlossene Verhalten bestätigt. Nimmt man hier die untere Grenze der terminalen Rispe da an, wo die Seitenäste nach ihren Vorblättern sofort mit Blüte abschließen, so gehen der Terminalblüte bei unserem Exemplar sechs Partialinfloreszenzen erster Ordnung voran; im Gegensatz zu den drei oberen sind die anderen durch Internodien von etwa 5 cm getrennt. Als Paradigma für den Bau der Partialinfloreszenzen mag die zweitoberste,  $\mathfrak{D}_1^{(3)}$ , ausführlicher besprochen werden. Während die Teilblütenstände erster Ordnung  $\mathfrak{M}_1^{(3)}$ ,  $\mathfrak{N}_1^{(3)}$  und  $\mathfrak{D}_1^{(3)}$  nahezu das gewöhnliche Verhalten von Achselsprossen, d. h. gar keine Verwachsung zeigen, finden wir bereits p ein merkliches Stück verwachsen, in höherem Maße noch q und r. Die Rekauleszenz finden wir dann in den höheren sproßgenerationen als konstante Erscheinung. Aber nicht nur einer der serialen Komponenten verwächst, sondern wie bei *N. paniculata* finden wir Rekauleszenz beim Hauptachselprodukt wie beim Beisproß. Wir werden sehen, daß der normaliter hier allein zur Entwicklung gelangende erste Beisproß keine atavistischen Züge trägt, wie das in anderen Fällen in allerdings teilweise sehr fernestehenden Familien konstatiert werden konnte, sondern sich mit seinen

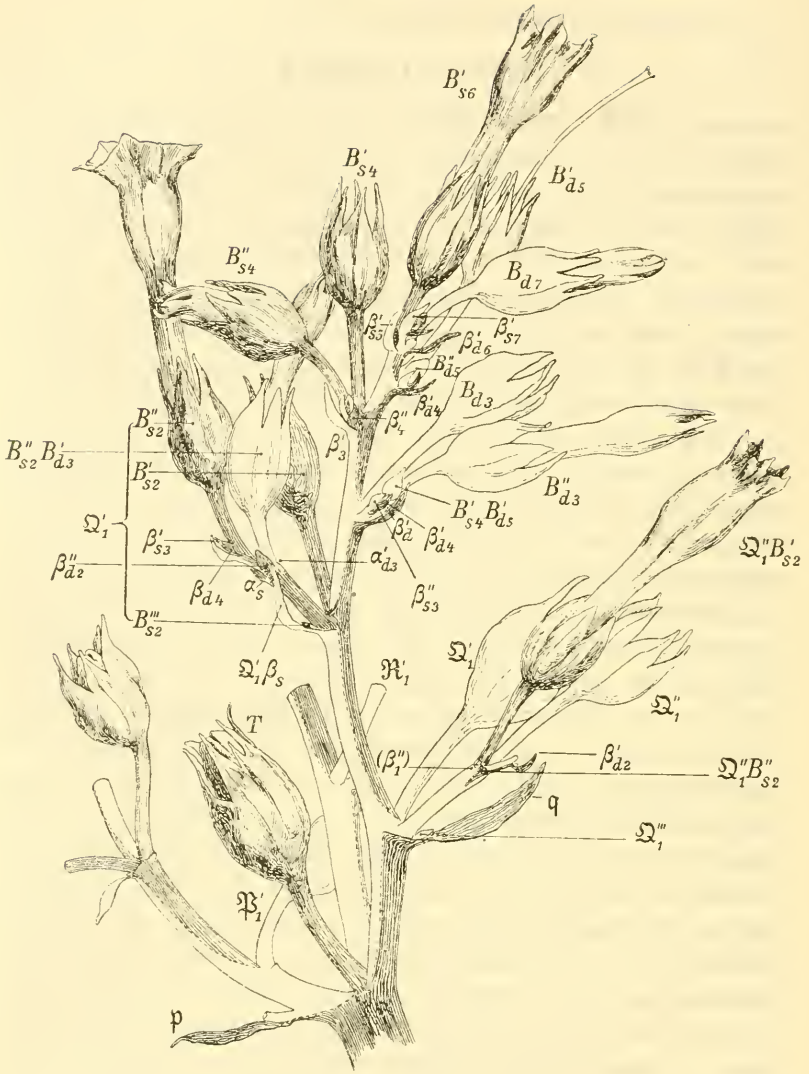


Fig. 4.

*Nicotiana Tabacum* L. f. *macrophylla*. Oberster Teil einer Rispe. Näheres im Text.

Komplikationen — und als solche darf man wohl die gänzliche Unterdrückung des  $\alpha$ -Vorblattes wie die Rekauleszenz auffassen — gänzlich an das Hauptachselsprodukt anschließt,

sogar, was vielleicht bei der Häufigkeit des gegenteiligen Verhaltens überrascht, hinsichtlich der Vorblatorientierung, wie das für die ganze Gattung zu gelten scheint.

Aus praktischen Gründen wird hier, wie schon oben bei *N. paniculata* R. et P., von der gewöhnlichen Reihenfolge abgewichen und nach dem zweiten Beisproß der erste und dann erst das Hauptachselprodukt besprochen werden.

$\Omega_1'''$  ist eine kleine, normaliter wohl nur bei außergewöhnlich kräftigen Exemplaren zur Entwicklung gelangende Knospe.

$\Omega_1''$  hat ein nach der anodischen Seite, nach rechts zu ergänzendes  $\alpha$ -Vorblatt, dessen Insertionsstelle wohl an der basalen Artikulation des Blütenstieles zu suchen ist. Es kommt somit ein beträchtliches Epipodium zu stande, dessen obere Grenze sich jedoch nur dann mit voller Sicherheit wird feststellen lassen, wenn die ontogenetische Untersuchung, die eben noch aussteht, oder die Vergleichung die nötigen Anhaltspunkte geliefert haben. Unter dieser Voraussetzung — die übrigens auch für *N. Langsdorffii* ihre Gültigkeit hat, finden wir auf die Länge von einigen Millimetern, mit seinem Achselprodukte verwachsen, das zweite Vorblatt des ersten Serialsprosses, also  $\Omega_1''\beta_s$ , in der Abbildung mit ( $\beta_1''$ ) bezeichnet; der Ausdruck ist in Klammern gesetzt, weil das fragliche Blatt abgefallen ist. Sein Achselprodukt

$\Omega_1''B_{s2}^{(2)}$  ist wiederum aus einer nicht weiter zur Entwicklung gelangenden Beiknospe  $\Omega_1''B_{s2}'$  und dem Hauptachselprodukte

$\Omega_1''B_{s2}'$  zusammengesetzt. Mutatis mutandis wiederholt sich das Spiel; die Orientierung ändert sich nur;  $\alpha$  ist unterdrückt,  $\beta$  verwächst mit seinem Achselprodukt bis zur Artikulation; in der Achsel von  $\Omega_1''B_{s2}'\beta_d$ , das auf der Figur abgekürzt als  $\beta_{d2}'$  bezeichnet ist, sehen wir noch die kleine Serialknospe der nächsten sproßgeneration, während  $\Omega_1''B_{s2}'B_{d3}'$  abgebrochen ist.



$\Omega'_1$ , das Hauptachselprodukt, entwickelt beim Fehlen seines  $\alpha$ -Vorblattes und zugehöriger Achselprodukte seine weiteren Sproßgenerationen aus der Achsel des Hochblattes  $\Omega'_1\beta_s$ , die wiederum in Dreizahl vorhanden sind.

$\Omega'_1 B''_{s2}$  ist eine kleine, nicht zu weiterer Entwicklung gelangende Knospe.

$\Omega'_1 B''_{s2}$  verzweigt sich wickelig;  $\Omega'_1 B''_{s2}\alpha_s$  ist durch die Artikulation angedeutet und auf der Figur bezeichnet mit  $\alpha_s$ ; das zweite Vorblatt  $\Omega'_1 B''_{s2}\beta_d$ , abgekürzt  $\beta''_{d2}$ , stützt ein zusammengesetztes Achselprodukt, dessen Serialknospe  $\Omega'_1 B''_{s2} B''_{d3}$  sehr klein und durch das Tragblatt gänzlich verdeckt ist. Das Hauptachselprodukt  $\Omega'_1 B''_{s2} B'_{d3}$ , die kurz vor dem Aufblühen stehende Blüte, die mit  $B''_{s2} B'_{d3}$  bezeichnet ist, läßt eine nach obiger Annahme als Insertionsstelle des abortierten  $\alpha$ -Vorblattes anzusehende Artikulation erkennen, die mit  $\alpha'_{d3}$  bezeichnet ist. Dagegen ist das zugehörige  $\beta$ -Vorblatt,  $\Omega'_1 B''_{s2} B'_{d3}\beta_s$ , abgekürzt  $\beta'_{s3}$ , kräftig entwickelt und stützt wiederum ein serial bereichertes Achselprodukt, von dem indessen nur  $\Omega'_1 B''_{s2} B'_{d3} B'_{s4}\beta_d$ , abgekürzt  $\beta'_{d4}$ , zu sehen ist.

$\Omega'_1 B'_{s2}$  stellt ein durch die reichliche Entwicklung von Beisprossen ziemlich kompliziert gewordenes Wickelsymphodium dar, dessen  $\beta$ -Vorblatt, wie zu erwarten, nach rechts fällt, auf der Figur bezeichnet mit  $\beta'_d$ .

$\Omega'_1 B'_{s2} B''_{d3}$  ist eine im Aufblühen begriffene Knospe; die weitere Verzweigung erfolgt aus der Achsel von  $\Omega'_1 B'_{s2} B''_{d3}\beta_s$ , abgekürzt  $\beta''_{s3}$ , die Quartanblüte ist an der basalen Artikulation abgebrochen und in der Zeichnung nicht zu sehen, wohl aber ihr  $\beta$ -Vorblatt, also  $\Omega'_1 B'_{s2} B''_{d3} B'_{s4}\beta_d$ , abgekürzt  $\beta'_{d4}$ , in dessen Achsel sich die erst wenige Millimeter messende Knospe der Quintanblüte findet, die mit  $B'_{s4} B'_{d5}$  bezeichnet ist. Ihr  $\beta$ -Vorblatt, also  $\Omega'_1 B'_{s2} B''_{d3} B'_{s4} B'_{d5}\beta_s$ , ist als

kleine, weiße Spitze zwischen die vorausgehenden  $\beta$ -Vorblätter eingeklebt zu erkennen.

$\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3}$  ist bereits abgeblüht; der Kelch überragt den seines Beisprosses. Auch hier Verzweigung aus der Achsel des hoch hinauf verwachsenen  $\beta$ -Vorblattes, also von  $\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} \beta_s$ , abgekürzt  $\beta'_3$ , das ein serial bereichertes Achselprodukt stützt.

$\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B''_{s4}$  stellt eine Knospe dar, deren Korolle den Kelch erst um ein geringes überragt; Abkürzung  $B''_{s4}$ . Das  $\beta$ -Vorblatt, auf der Figur mit  $\beta''_4$  bezeichnet, korrekter  $\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B''_{s4} \beta_d$ , verdeckt teilweise ein Verzweigungssystem, von dem drei Bestandteile zu erkennen sind, nämlich die weißgehaltene Quintanblüte

$\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B''_{s4} B'_{d5}$ , selbst wieder teilweise von ihrem nach links fallenden  $\beta$ -Vorblatt verdeckt und auf der weiß gelassenen Quintanblüte sich scharf abhebend, das  $\beta$ -Sextanvorblatt  $\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B''_{s4} B'_{d5} B'_{s6} \beta_d$ .

$\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4}$ , abgekürzt  $B'_{s4}$ , ist bereits abgeblüht; sein  $\beta$ -Vorblatt, das Blatt  $\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} \beta_d$ , abgekürzt  $\beta'_{d4}$ , stützt ein serial bereichertes Achselprodukt.

$\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B''_{d5}$ , eine kleine, mit  $B''_{d5}$  bezeichnete Knospe, überragt ihr Tragblatt nur wenig; von ihr hebt sich das gleichfalls weiß gehaltene  $\beta$ -Quintanvorblatt sowie das nach rechts fallende, dunkel gezeichnete Blatt  $\Omega'_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6} \beta_d$ , also

das  $\beta$ -Sextanvorblatt deutlich ab. Beide sind auf der Figur nicht weiter bezeichnet und tragen sehr kleine Knospen weiterer Verzweigungssysteme.

$\Omega_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5}$ , die mit  $B'_{d5}$  bezeichnete Blüte, aus deren Kelch nur noch der Griffel weit hervorragt, hat ein kräftig entwickeltes, nach links fallendes  $\beta$ -Vorblatt, also  $\Omega_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} \beta_s$ , abgekürzt  $\beta'_{s5}$ . In der Achsel steht ein serial bereichertes Verzweigungssystem, doch ist hier der Beisproß noch nicht zu weiterer Entwicklung gelangt; in der Figur erkennt man von diesem nur das dunkel gehaltene, nach rechts fallende Sextanvorblatt  $\Omega_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6} \beta_d$ . Das Hauptachselprodukt  $\Omega_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6}$ , abgekürzt  $B'_{s6}$ , steht in voller Blüte. Bei der noch geringen Streckung der noch recht jugendlichen Hypopodien macht sich die Rekauleszenz von dieser Sproßgeneration an kaum noch bemerkbar, das mit  $\beta'_{d6}$  abgekürzte  $\beta$ -Sextanvorblatt  $\Omega_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6} \beta_d$  scheint mit seiner Insertion in diesem Entwicklungsstadium nichts besonderes zu bieten. Selbstverständlich wäre es aber bei weiterem Wachstum geradeso mit seinem bereicherten Achselprodukte verwachsen, wie die voraufgehenden  $\beta$ -Vorblätter der höheren Sproßgenerationen. In seiner Achsel finden wir das weiß gehaltene, nach links fallende  $\beta$ -Vorblatt des Beisprosses, also ein Sextanvorblatt  $\Omega_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6} B'_{d7} \beta_s$ , das die zugehörige seriale Septanblüte sowie sein Achselprodukt noch gänzlich ver-

deckt und die dem Aufblühen sich nähernde relative Endblüte des Hauptachselproduktes, die Septanblüte  $\mathfrak{Q}'_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6} B'_{d7}$ , kurz als  $B'_{d7}$  bezeichnet. In der Achsel ihres mit  $\beta'_{s7}$  bezeichneten Vorblattes sind noch drei morphologische Bestandteile zu erkennen: die vom Septanvorblatte nur wenig überragte Oktanblüte  $\mathfrak{Q}'_1 B'_{s2} B'_{d3} B'_{s4} B'_{d5} B'_{s6} B'_{d7} B'_{s8}$  mit ihrem gleichfalls dunkel gehaltenen, nach rechts fallenden  $\beta$ -Vorblatt und das  $\beta$ -Nonanvorblatt, das sich als weiße Spitze von dem dunklen Hintergrunde der Oktanblüte abhebt.

Vergleicht man in der Abbildung Fig. 4 die Insertionsverhältnisse der drei obersten Partialinfloreszenzen erster Ordnung, so fällt, wie schon angedeutet, das progressive Moment in der Rekauleszenz sehr in die Augen; während bei  $\mathfrak{P}_1^{(3)}$  die Verwachsung sich kaum auf die halbe Länge des übrigens recht kurzen Hypopodiums erstreckt, gilt das für  $\mathfrak{Q}_1^{(3)}$  wie für die oberste Partialinfloreszenz  $\mathfrak{P}_1^{(3)}$  in sehr viel höherem Maße. Umgekehrt haben wir bei den drei tiefer inserierten und spiralig angeordneten Partialinfloreszenzen erster Ordnung Verwachsungen erst in den höheren sproßgenerationen zu registrieren.

Was den Abort des  $\alpha$ -Vorblattes anbelangt, so fehlt es mir bei dem aus naheliegenden Gründen recht beschränkten Materiale an Beobachtungen; indessen ließen sich bei einer Form der ebenso provisorisch wie so vieles umgrenzten Art, bei der bei Las Sedas im mexikanischen Staate Oaxaca von Pringle in 6200 Fuß Meereshöhe gesammelten und in seinen »Plantae Mexicanae« sub Nr. 6744 ausgegebenen *Nicotiana Tabacum* L. var. *undulata* Sendt. — die absolute Richtigkeit der Bestimmung entzieht sich zur Zeit meiner Kontrolle — Beobachtungen machen, die mir einer Mitteilung wert zu sein scheinen. Es zeigt sich nämlich, daß  $\alpha$ -Vorblätter vorkommen, auch dann, wenn auf das  $\beta$ -Vorblatt hin die Achse mit einer Blüte

abgeschlossen ist. Ein Fall also, wie wir ihm schon bei unserem ersten Beispiel, der *N. paniculata* R. et P., begegneten; die Konservierung eines alten Charakters. Aber das ist nicht das einzige: wenn nicht ein schwerer Beobachtungsfehler infolge des Umstandes, daß ein so dürftiges Material zu schonen ist, vorliegt, so findet sich auch der Fall, daß in höheren Sproßgenerationen zunächst beim Hauptachselprodukt das  $\alpha$ -Vorblatt verloren geht, während der basipetale Serialsproß dasselbe noch beibehält. Demnach einer jener Fälle, in denen der dem Abschluß einer Achse benachbarte Ast morphologisch vorgeschrittener ist, jüngere Charaktere aufweist als der basipetale Serialsproß, der in puncto seiner Charaktere sich als konservativer erweist. Überraschen kann dieser Umstand heute nicht mehr, nachdem in diesen Sitzungsberichten zu wiederholten Malen auf derartige Beziehungen zwischen serial angeordneten Verzweigungssystemen hingewiesen wurde; und wenn es auch vielleicht verfrüht erscheint, sich in extenso mit der erst kürzlich — Sitzung vom 10. Jänner 1907 — angedeuteten Interpretation dieser Verhältnisse zu befassen, so gewinnt doch — wie gesagt, falls die Tatsachen sich bestätigen — die Differenz im Verhalten der beiden *Tabacum*-Varietäten erheblich an Interesse durch die Feststellung, daß bei einer zweifellos wild gewachsenen Pflanze beim ersten, d. h. dem Hauptachselprodukte nächsten Serialsproß ein alter Charakter sich noch erhalten hat, bei der kultivierten aber der neue Charakter, der Abort des  $\alpha$ -Vorblattes, auch schon im ersten Beisprosse fixiert ist.

Was nun die anderen Arten der Gattung anbelangt, so möchte ich vor allem hinweisen auf Payer's Angaben über *N. rustica* L., deren Blütenentwicklung in seiner »Organogénie de la fleur«, Tab. 132, abgebildet und p. 539 beschrieben wird. In Anbetracht der obigen Ausführungen erscheint es gewagt, seine Angabe: »Chaque fleur naît à l'aisselle d'une bractée-mère et est accompagnée de bractées secondaires d'âges différents et tout fertiles« ohneweiters zu generalisieren; ich bin zur Zeit nicht in der Lage, die genannte Art zu untersuchen, das muß auf den Sommer verschoben werden, aber nach allem, was wir über das Verhalten von Tragblättern wissen, deren Achsel-



produkte in Reduktion begriffen sind, liegt die Vermutung sehr nahe, daß bei solchen Arten, die in den untersten Seitenachsen, beziehungsweise den niedrigsten sproßgenerationen noch  $\alpha$ -Achselprodukte produzieren, während selbst die Tragblätter, also die  $\alpha$ -Vorblätter in den höheren sproßgenerationen unterdrückt sind, auch das ontogenetische Verhalten der beiden Vorblätter einem Wechsel unterworfen sein wird. Es würde durchaus nicht überraschen, wenn mit fortschreitender Förderung des  $\beta$ -Vorblattes, beziehungsweise seines Achselproduktes das  $\alpha$ -Vorblatt auf dem Wege zum Abort zunächst vor dem  $\beta$ -Vorblatt in die Erscheinung träte, dann mit steigender sproßgeneration verspätet, also etwa gleichzeitig mit  $\beta$  sich hervorwölbte, um schließlich nach ihm erst sich aus dem Meristem auszugliedern; als äußerstes Extrem ist natürlich der Ablauf anzunehmen, doch liegen, wie bemerkt, Beobachtungen in diesem Sinne noch nicht vor, es sollte nur gezeigt werden, daß es nicht ohne Bedenken zulässig ist, im Sinne Payer's zu verallgemeinern.

Die weitere Angabe Payer's: »Le calice se compose de cinq sépales qui apparaissent successivement sur le réceptacle dans l'ordre quinconcial« dürfte wohl von allgemeinerer Richtigkeit sein; indessen wurde obige Untersuchung auf die gewiß genügend komplizierten Verzweigungssysteme beschränkt und von blütenmorphologischen Fragen, wie Kelchdeckung und vor allem Schrägzygomorphie — die, beiläufig bemerkt, schon 1844 von Wydler festgestellt wurde — absichtlich abgesehen.

Was die erwähnten Charaktere anbelangt, so ist es vor allem die progressive Rekauleszenz, die sich so sehr bemerkbar macht und vielfach die Untersuchungen nicht unwesentlich erschwert. Abgesehen von den oben erwähnten Gattungen möchte ich hier einige wohl weniger bekannte Gattungen erwähnen, in denen sich diese namentlich in Verbindung mit Wickelsympodien, bisweilen auch mit Serialsprossen, zeigte. Abgesehen von einer Reihe von *Nicotiana*-Arten, wenn nicht allen, von denen an in Kultur befindlichen Arten nur *N. noctiflora* Hook. (Mendoza, leg. Philippi), *N. suaveolens* Lehm. und *N. alata* Lk. et Otto genannt sein mögen,

zeigt sich progressive Rekauleszenz bei *Discopodium penninerviium* Hochst. (Afr. trop.), *Hebecladus biflorus* Miers (Peru) und anderen Arten, *Margaranthus solanaceus* Schldl. (Zentralamerika) und besonders deutlich bei dem erst von dem verdienstvollen C. G. Pringle im Tale von Mexiko entdeckten *M. sulphureus* Fern. (Pl. Mexic. No 8215), dann bei *Cacabus Mexicanus* Wats. (Pringle, Pl. Mexic. No 1742), bei der von Dr. August Henry in Hupeh (Zentralchina) entdeckten *Chamaesaracha sinensis* Hemsl., bei *Ch. nana* Gray (Cusick, Eastern Oregon Plants, No 2685), *Athenaea pogogona* Meissn. (Bahia, leg. Blanchet), *A. picta* Sendt. (Rio Jequetay Brasil, leg. Pohl), einer Pflanze, bei der die Vorblattanisophyllie besonders deutlich zum Ausdrucke gelangt, indem die Fläche des  $\beta$ -Vorblattes wohl gegen 20mal größer ist. Aus der Achsel des  $\alpha$ -Vorblattes entwickelt sich auch ein Sproß, der indessen nicht zu rekauleszieren scheint; dagegen verwächst  $\beta$  auf die ganze Länge des Hypopodiums; ähnliches gilt von *A. hirsuta* Sendt. (Mideiros, Pohl, No 148), denen große  $\beta$ -Vorblätter besonders stark asymmetrisch sind.

Ferner wäre zu erwähnen: *Nothocestrum subcordatum* Mann von Hawaii (Erdumseglung der Fregatte »Donau«, Wawra, No 2140), zahlreiche *Saracha*-Arten, so die im Tale von Mexiko gesammelte *S. mollis* Schldl., die außerdem gleich der häufig kultivierten *S. Jaltomata* Schldl. Beispresse aufweist; dann viele *Capsicum*-Arten, so *C. microcarpum* DC. aus der Sierra de Maracayú (Paraguay, Hassler, Pl. Parag., No 5703), *Bassovia velutina* (Sendt.) Dun. (S. Cruz de Donna Tereza, Brasil, Pohl, No 3479), die sich bezüglich der Vorblattanisophyllie an die erwähnten *Athenaea*-Arten anschließt; auch andere Arten zeigen das, so die erst seit kurzem bekannte *B. mexicana* Robins. (San Luis Potosí, Pringle, Pl. Mexic., No 3071), ebenfalls stark anisophyll, und *B. Donnel-Smithii* Coult. (Jalisco, Pringle, Pl. Mexic., No 4378), von der das nämliche gilt. Auf die Arten der Gattung *Cyphomandra* hat schon Sendtner l. c. hingewiesen, sehr instruktiv ist in dieser Hinsicht *C. divaricata* (Mart.) Sendt. (Martii Herb. Fl. Bras., No 626) und *C. Velloziana* Sendt. (Brasilien, leg. Blanchet, also wohl bei Bahia).

Sympodialen Aufbau verbunden mit progressiver Rekauleszenz zeigt ferner *Salpichroma tenuiflorum* Spruce aus den Anden von Ecuador (Spruce, No 5057), *Nectouxia formosa* HBK. aus der Sierra de Ajusco (Pringle, Pl. Mexic., No 6309); in den Pleiochasien des *Cestrum corymbosum* Schldl. (Brasilien, Pohl, No 197) ist wie bei anderen, aber nicht allen Arten, progressive Rekauleszenz zu konstatieren, ähnliches bei *Sessea corymbosa* Goud. (N. Granada, Triana No 2316 in der Provinz Bogotá), und bei einer der *S. vestita* Bth. nahestehenden Pflanze aus den Anden von Ecuador (Spruce, No 5863), bei der der bekannte Übergang von Konkauleszenz in Rekauleszenz stattfindet; dann in den armbblütigen terminalen Infloreszenzen der *Metternichia principis* Mik. (Brasilien), bei *Nierembergia viscosa* Torr. (Kalkberge von Monterey, Nuevo Leon, Pringle, Pl. Mexic., No 1924, sub nom *Leptoglossis Texana* Gray), bei anderen Arten nicht, dagegen sehr schön bei *Salpiglossis sinuata* R. et P. (Cordillera de Chilan, coll. Philippi), wo bei einem Exemplar die oberste Partialinfloreszenz erster Ordnung auf etwa die halbe Länge des Hypopodiums rekaulesziert, die zweitoberste gar nicht, dagegen schon deren  $\beta$ -Achselprodukt ( $\alpha$  ist steril). Ähnliches bei anderen Arten, so *S. straminea* Hook. (Poeppig, Coll. Pl. Chil. prov. Concon) und *S. linifolia* (Miers) Wettst. aus der Sierra de Maracayú (Hassler, Pl. Parag. No 5589), wo sehr steife, gerade Wickelsympodien mit sehr ausgesprochen progressiver Rekauleszenz zu konstatieren sind. Auch die Arten der Gattung *Schizanthus* schließen sich hierin an, so u. a. *S. alpestris* Poepp. (Antuco, Südchile, Original) und *S. candidus* Ldl., aus der Wüste Atacama, leg. Philippi, ferner die *Browallia*-Arten, so die häufig kultivierte *Br. demissa* L., dann *Schwenkia Mandoni* Rusby (Bang, Pl. Boliviana, No 2097) und *Streptosolen Jamesonii* Miers aus Peru (kultiviert in La Mortola).

Das untersuchte Material erstreckt sich auf mehr Gattungen und vielmals mehr Arten und an anderer Stelle hoffe ich die Mitteilungen wesentlich ergänzen und vor allem auch experimentell behandelt publizieren zu können.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein, der mir *N. paniculata* und *N. Langsdorffii* sowie die Sammlungen zur Verfügung stellte, sowie Herrn Kustos Dr. A. Zahlbruckner für die Möglichkeit, die Sammlungen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums zu benützen, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [116](#)

Autor(en)/Author(s): Wagner Rudolf

Artikel/Article: [Zur Morphologie des Tabaks und einiger anderer Nicotiana-Arten 61-82](#)