Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Beitrag zur Entwickelungsgeschichte getheilter und gefiederter Blattformen.

Von Dr. M. Wretschko,
Gymnasiallehrer in Laibach.

(Mit 2 Tafeln.)

In die botanische Terminologie sind mehrere Bezeichnungen aufgenommen, welche sich auf den Grad der Theilung von Blattflächen beziehen, wie gelappt, gespalten, getheilt, zerschnitten und zusammengesetzt. Dass durch die ersten vier Ausdrücke keine wesentlich verschiedenen Verhältnisse hervorgehoben werden, darf man wohl nicht bezweifeln, da man Pflanzen in Menge anführen kann, bei denen verschiedene Individuen oder verschiedene Regionen eines und desselben Individuums bald die eine, bald die andere dieser Spreitenformen zeigen. Von ihnen allen lässt sich a priori muthmassen, dass sie entwickelungsgeschichtlich zu einer Grundform gehören; zahlreiche Beobachtungen aber, vorzugsweise an Pflanzen aus den Familien der Umbelliferen, Compositen und Ranunculaceen steigerten in mir diese Vermuthung zur Überzeugung; daher werde ich mich im folgenden der Bezeichnung: getheilte Blattfläche, stets in diesem weiteren Sinne bedienen. Die Unterscheidung einer solchen getheilten Blattform von einer zusammengesetzten, ist keine consequente; eine grosse Anzahl von Blättern wird je nach der subjectiven Anschauung der verschiedenen Botaniker bald als zerschnitten, bald als gefiedert angesehen; dem gewöhnlich aufgestellten Kriterium, dass die Abschnitte dann als selbstständige Blättchen zu gelten haben, wenn sie mit dem gemeinschaftlichen Stiele durch Gelenke verbunden sind, darf in der Praxis, eben weil es schwankend und ungründlich ist, nur ein untergeordneter Werth beigelegt werden. Eine wissenschaftliche Erörterung der Frage, insbesondere ob die Entwickelungsgeschichte Anhaltspunkte zu solchen Trennungen biete und welche, wäre daher vielleicht keine unerwünschte und überflüssige. Eine in's Detail eingehende

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Vergleichung der Anlage und des Wachsthums an mannigfaltigen einschlägigen Blattformen würde zur Lösung dieser Aufgabe führen. Eine Untersuchung in diesem Sinne ist der Inhalt des vorliegenden Aufsatzes.

Es ist aus den Beobachtungen von Schleiden, Schacht, Nägeli, Trécul und anderen zur Genüge bekannt, dass die Zusammensetzung einer getheilten Lamina allmählich desto mehr verschwindet, je weiter man auf die jüngsten Zustände derselben zurückgeht; in allen aus eigener Anschauung mir bekannten Fällen zeigt sich diese endlich ohne alle Gliederung — einfach (Fig. 2 *a*); ein ganzrandiges einfaches Blatt stellt demnach die primäre Form aller Blätter vor. In diesem ersten Stadium der Entwickelung nimmt man selbst bei Anwendung einer 80 — 100maligen Vergrösserung nichts als eine warzenartige oder kegelförmige Erhebung an der Spitze der Axe wahr; sie umschliesst einen grösseren oder geringeren Bruchtheil des Umfanges der letzteren und verlängert sich fortan entweder von der Basis aus, bis alle Blatttheile gebildet sind, oder sie wird zu einer in ihrem Wachsthum in sich abgeschlossenen Stütze, aus deren Theilungsgewebe am oberen Ende sich erst die der Lamina zukommende Zellpartie hervorzuschieben beginnt (Fig. 2 *b*). Rücksichtlich dieses Umstandes schliesse ich mich meinen ziemlich zahlreichen Erfahrungen gemäss der Auffassung Griesebach's[1]) an, welcher nur für eine grosse Anzahl von Blattformen ein sogenanntes „Phyllostrom" annimmt, und widerspreche der neueren Ansicht von Eichler[2]), der sufolge ein „Primordialblatt" allgemeines Vorkommen sein soll. Darin jedoch stimme ich mit dem Letzteren überein, dass die Scheiden aller Ranunculaceen und Umbelliferen zu denjenigen Gebilden gehören, die sich aus dieser ursprünglichen Blattportion durch spätere Ausdehnung entwickeln; ausser Eichler hat meines Wissens noch Niemand die erwähnten; Formen als metamorphosirten Blattgrund gedeutet.

Auf diese erste nur kurze Zeit währende Entwickelungsstufe folgt jene der Serraturenbildung, der eine grössere Dauer zukommt. Die anatomische Beschaffenheit hat sich durch diese Differenzirung der Form zunächst noch wenig geändert, es ist, wie

---

[1]) Wiegmann's Archiv für Naturgesch. 1843, 1844, 1846.

[2]) Zur Entwickelungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

in der ersten Jugend, auch im Anfange dieser zweiten Periode, ein gleichförmiges, trübes Theilungsgewebe vorherrschend; erst in ihrem weiteren Verlaufe zeigen sich namentlich im axialen Gewebe verlängerte Cambiumzellen. In dieser Zeit bleibt die Form noch immer die eines einfachen — etwa gekerbten — Blattes, doch darf dabei ein Unterscheidungsmoment von besonderer Wichtigkeit nicht übersehen werden, nämlich die zweifache Richtung, in der die Serraturen entstehen. In vielen Fällen (*Robinia, Aethusa, Juglans, Chelidonium, Rosa,* etc.) lässt sich dies mit einer Schärfe beobachten, dass nichts zu wünschen übrig bleibt und Trécul [1]) charakterisirte darnach seine „Formation basipéte" und „basifuge." Dieser Gegensatz erhält dadurch eine noch grössere Bedeutung, als sie ihm bis jetzt beigelegt wurde, dass so zwei Typen auseinandergehalten erscheinen, welche, wie ich in Folgendem zu zeigen versuchen werde, auch während des ganzen weiteren Wachsthums nicht mehr in einander übergehen. Steinheil hat zuerst die basifugale Anlage mit den zusammengesetzten Blättern, und die basipetale mit den einfachen in Zusammenhang gebracht, und hatte hierin wenigstens zum grossen Theile Recht, wenn auch seine Ansicht durch keine zureichende Beweisführung unterstützt wurde; durch sehr zahlreiche und sorgfältige Untersuchungen an den Leguminosen, Umbelliferen, an *Juglans, Ailanthus, Rhus typhinum* etc. habe ich mich nämlich überzeugt, dass jedesmal, wo in den späteren Stadien von gefiederten Blättern die Rede sein kann, die Anlage der Serraturen in aufsteigenden, in allen übrigen Fällen (*Chelidonium, Solanum tuberosum, Scabiosa arvensis, Aesculus, Ampelopsis* etc.), hingegen in absteigender Linie erfolgt (Fig. 10—18).

Gleichzeitig mit der Hervorschichung der letzten Höcker, welche die Bestimmung haben, später Segmente oder Blättchen zu werden, wird in der Axe des verdickten Blattkörpers die Bildung eines Gefässbündels bemerkbar; die Serraturen vergrössern sich allmählich, walzlichen oder kegelförmigen Abschnitten immer ähnlicher werdend und wiederholen so die Beschaffenheit und Form, die das Blatt selbst im vorigen Stadium noch besass. Nach dem Auftreten eines Prosenchymgewebes an der Basis des Blattes erzeugt diese Blattportion keine Protuberanz mehr, die später den Charakter

[1]) Memoire sur la formation des feuilles par M. A. Trécul; Annal. d Scienc. nat 1853

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

eines Segmentes annehmen würde. Formen mit basipetaler Anlage ihrer Glieder können von jetzt an die Zahl der letzteren nicht vermehren; anders verhält es sich bei jenen mit basifugaler Formation, wo das jugendliche Gewebe an der Spitze, so lange es fortwächst, auch seitliche Vegetationspunkte entstehen lassen kann. Die Anlage von Blättchen und Segmenten geschieht also, wenigstens in den von mir untersuchten Fällen jedesmal zu einer Zeit, wo die betreffende Blattportion noch ein meristematisches Gewebe vorstellt. Dieser Umstand, den meines Wissens noch Niemand hervorgehoben hat, erscheint mir darum bemerkenswerth, weil sich dadurch schon in den ersten Jugendzuständen eines Blattes die blossen Randserraturen von den verschiedenartigen Abschnitten und Blättchen unterscheiden; denn jene treten erst in einem Stadium hervor, dem eine Differenzirung im anatomischen Baue der Spreite schon vorausgegangen ist. Der Anfang der Bildung eines Gefässbündels ist übrigens, wie aus Beobachtungen an einer und derselben Pflanze zu verschiedenen Jahreszeiten geschlossen werden kann, nicht so sehr abhängig von einer bestimmten Grösse, welche die Lamina bis dahin zu erreichen hat, ihre bis zu diesem Momente zurückgelegte Entwickelung erscheint vielmehr als eine Junction der Witterungs- und klimatischen Einflüsse. Je günstiger diese sind, desto reichlicher gedeiht das Blatt, desto grösser wird die Zahl der secundären Vegetationscentra bis zu dem Augenblicke, wo in dessen Gewebe die Homogenität aufhört; im natürlichen Zusammenhange steht damit die Erscheinung, die sich bei krautigen Gewächsen so häufig einstellt, dass die grundständigen Blätter getheilt, die stengelständigen aber mehr oder weniger ganzrandig sind; eben so erklärt sich hieraus eie Verschiedenheit in der Anzahl der Segmente bei getheilten und der Blättchen bei zusammengesetzten Blättern, die in einer Vegetationsperiode an dem nämlichen Pflanzenindividuum bekanntlich keine Seltenheit ist.

Mit der Bildung des prosenchymatischen Gewebes als erster Andeutung einer wirklichen Mittelrippe geht die Entstehung der Blattstütze und Blattinternodien Hand in Hand; der Blattstiel gehört demnach zu den jüngsten Blatttheilen und hat entwickelungsgeschichtlich den aus den Messungen Münter's [1]), denen ich

[1]) Linnaea. 15. Band, 1841. und bot. Zeitung 1843.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nichts Wesentliches hinzuzufügen wüsste, zur Genüge bekannten Charakter der vorherrschend axifugalen Streckung, wie dies nach einer der Vollständigkeit halber hier mitgetheilten Messung, welche ich an einem Petiolus des Rosskastanienblattes vorgenommen habe, beurtheilt werden kann:

Datum	Länge in Linien		
25. April	1·2	1	1
27. „	1·2	1·8	2
30. „	2	3·2	3·8
2. Mai	3	5·5	6
4. „	3·5	7	9
7. „	3·5	7	11
9. „	3·5	7·5	12·5
11. „	3·5	7·5	13

Während der Blattstiel diesem Wachsthume zufolge an die Stengelglieder erinnert, hat andererseits der Mittelnerv einfacher Blätter stets eine Streckung, die in ihrem ganzen Verlaufe entweder von der Spitze gegen die Basis hin oder von der Basis und Spitze gegen einen zwischen beiden gelegenen Punkt abnimmt. Münter nahm für alle Blätter nur den ersten Fall an, ich habe hingegen in meinem Aufsatze: Zur Entwickelungsgeschichte des Laubblattes [1]) nachgewiesen, dass es unzweifelhaft auch Blätter und Blättchen der zweiten Wachsthumsform gibt; ihre Zahl hat sich durch meine seitherigen Beobachtungen vergrössert, namentlich gehören dazu auch die Foliola von *Aesculus* und *Spiraea Aruncus*. Überhaupt ist es wahrscheinlich, dass in der Linie der grössten Flächenbreite auch der Mittelpunkt der Längsausdehnung gelegen ist, dass daher alle Blattflächen, die nicht an ihrer Basis den grössten Querdurchmesser besitzen, dieses Gesetz befolgen [2]).

Als Beispiel hiefür möge eine Auxanometermessung an einem Spiraeablättchen dienen:

---

[1]) Programm des Laibacher Gymnasiums vom Jahre 1862.

[2]) Es dürften dabei noch andere Umstände massgebend sein, die mir jedoch weder aus der Literatur, noch aus eigenen Studien bis jetzt bekannt geworden sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Datum	Länge in Linien vom Grunde bis zur Spitze						
6. Juni 1864	1	1	1	1	1	1	2
8. „ „	1·2	1·2	1·2	1·2	1·2	1	2
11. „ „	1·8	2	1·8	1·5	1·2	1·2	2·2
15. „ „	3	3·5	3	2·8	2	1·5	2·2
21. „ „ . . .	3·5	4·5	4	3·8	3	1·8	2·2
28. „ „	3·5	5	4.5	4	3	1·8	2·2

Es war dies ein Seitenblättchen mit einem im ausgewachsenen Zustande 12 Linien langen Stielchen versehen. Die Breite betrug in der obern Grenze des ersten Scalentheiles 9 Linien, in der des zweiten 12 Linien und nahm weiter nach aufwärts wieder ab; ihr Maximum durchkreuzt demnach das Centrum des Wachsthums im Medianus.

Da sich somit Mittelnerv und Blattstiel durch ihre Entwickelung verschieden charakterisiren, indem sie entgegengesetzte Extensionsrichtung zeigen, so könnte in vorhinein die Möglichkeit nicht bestritten werden, die Axe zerschnittener Blattflächen nach diesem Merkmal bald einem Stiele, bald einer Mittelrippe analog zu finden. Dann würde es folgerichtig sein, nur dort von einer Zusammensetzung des Blattes zu sprechen, wo die gemeinschaftliche Stütze seiner Glieder wirklich stengelähnlich wächst; in allen Fällen aber, wo diese in ihrer Entwickelung der Mittelrippe eines einfachen Blattes vergleichbar erscheint, dasselbe nur als ein getheiltes zu betrachten. Meine weiter unten mitgetheilten Studien bestätigen vollends, dass dieses Verhältniss wirklich praktische Anhaltspunkte in der vorliegenden Frage bietet. Schon Griesebach[1]) hat auf die Verschiedenheit im Wachsthume zerschnittener Blattformen aufmerksam gemacht, den Sachverhalt jedoch, wie ich glaube, nicht gründlich genug erfasst, und auch keine weitere Anwendung davon bekannt gemacht, als dass er mit Rücksicht darauf das Blatt der Umbelliferen aus der Reihe der zusammengesetzten ausgeschieden wissen wollte.

Nach Darlegung dieser allgemeinen auf die Blattentwickelung sich beziehenden Gesichtspunkte gehe ich zur Betrachtung der

[1]) Wiegmann's Archiv, 1844

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wachsthumsgeschichte einiger sorgfältig ausgewählten Blätter über, um in concreten Fällen die typischen Entwickelungsweisen zu verfolgen und in weiterer Ausführung der bisher gemachten Andeutungen eine bestimmte objective Grundlage zu gewinnen.

Aus den Figuren 10, 11, 12, welche sich auf die ersten Jugendzustände des Blattes von *Sambucus nigra* beziehen, ist zu ersehen, dass die Segmente basipetal angelegt werden und die Entwickelung des Endblättchens der aller Seitenblättchen vorausgeht, indem es gleich im Anfange letztere sowohl an Grösse weit übertrifft, als auch in der Beschaffenheit des Gewebes vorgeschrittener sich zeigt. Jedoch schon die Form Fig. 13, welche sich unmittelbar an die vorigen anschliesst, lässt wahrnehmen, dass die Seitenabschnitte alsbald nach ihrer Anlage mit grösserer Beschleunigung wachsen, als das Endblättchen und dass insbesondere das mittlere Segment *d* die beiden anderen an Grösse übertrifft. Das Endblättchen im ersten Momente (Fig. 12) so sehr hervorragend, wird später von den Seitenblättchen immer mehr und mehr eingeholt, woraus geschlossen werden muss, dass das Maximum der Flächenausdehnung schon in dieser ersten Zeit der Extensionsperiode zu den tiefer stehenden Gliedern herabsteigt. Zur Bestätigung des Gesagten soll die folgende am 24. Mai l. J. an einem in voller Entwickelung stehenden Triebe gemachte Messung dienen; bei der von einem noch sehr jungen Blatte ausgegangen wurde.

Folge der Blätter	Seitenabschnitte von oben nach unten			Endabschnitte
Jüngstes	0·48'''	0·52'''	0·50'''	1 '''
Zweites	2	2·2	2	3·5
Drittes	5	5	5·5	8
Viertes	14	16	16	18
Fünftes	30	32	29	33
Sechstes	48	55	54	58

Zur sicheren Beurtheilung der Wachsthumserscheinungen genügen indessen Vergleichungen der Blätter unter einander noch nicht; vielmehr ist dazu Einsicht in die Aufeinanderfolge der Veränderungen, welche an allen Gliedern eines und desselben Blattes hinsichtlich ihrer Ausdehnung eintreten, erforderlich. Diese Einsicht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

soll durch nachstehende Tabelle, aus im Freien angestellten Messungen zusammengestellt, vermittelt werden:

Datum	Stiel		Internodium		Endabschnitt							Seitenabschnitte		
			erstes	zweites								unterster	mittlerer	oberster
1864														
23. April	1	1	1·2	1	1·5	1	1	1	1	1·2	0·5	—	—	—
27. „	2	2	2·2	2	2	1·8	1·8	1·8	1·8	2	0·8	5	5	6
30. „	3	3	3·5	3	2·5	2	2	2	2·2	2·8	1	6.5	7	7·5
4. Mai	4	4	5	4·2	3·8	3	3	2·8	3	3·5	1·5	10	12	12
7. „	4·5	5	5·8	5·2	4·5	3·8	3·5	3·5	3·5	4	1·5	17	19	18
14. „	7·2	10·5	11	10	9	7·5	6	6	5·8	5	1·5	30	34	33
18. „	10	15	15·5	14	11	10	7·5	7	6	5	1·5	37	44	42
23. „	12	17	17·5	16	12	13	8·5	7·5	6·2	5	1·5	39	48	46
28. „	12	19	18·5	17·5	12·5	14	9	7·5	6·2	5	1·5	40	52	48
2. Juni [1]	12	19	19·5	18	12·5	14	9	7·5	6·2	5	1·5	40	53	48·5

Wenn man der leichteren Übersicht wegen die ganze ziemlich lange Wachsthumsperiode in mehrere Zeiträume theilt, etwa in vier und die auf jeden derselben entfallende Streckung für alle in der Tabelle bezeichneten Glieder berechnet, so erlangt man Verhältnisse, welche die relative Längenzunahme in den betreffenden Blattpartien zum Ausdruck bringen und unter einander ohne Mühe verglichen werden können:

Zeiträume	Stiel	Internodium		Endabschnitt	Seitenabschnitt		
		erstes	zweites		unterster	mittlerer	oberster
Vom 23.—30. April	1 : 3	1 : 2·9	1 : 3	1 : 2	—	—	—
„ 30. April — 7. Mai . . .	1 : 1·5	1 : 1·6	1 : 1·7	1 : 1·6	1 : 2·6	1 : 2·7	1 : 2·4
„ 7. — 18. Mai	1 : 2·63	1 : 2·67	1 : 2·7	1 : 1·2	1 : 2·1	1 : 2·3	1 : 2·3
„ 18. Mai — 2. Juni . .	1 : 1·24	1 : 1·26	1 : 1·3	1 : 1·1	1 : 1·1	1 : 1·2	1 : 1·1

[1] Gewöhnlich stehen die Internodien der Blätter dieser Pflanze in einem dem obigen entgegengesetzten Längenverhältnisse, so dass das untere durchaus kürzer bleibt, als das obere.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese Zahlen sprechen mit hinreichender Deutlichkeit dafür, dass das Wachsthumscentrum der Blattfläche vom Stielende an gerechnet, durch die ganze Periode keine räumliche Verschiebung erlitt, sondern sich stets im zweiten Internodium und mittleren Seitenabschnitte befand. Stellt man sich ein fiedernerviges einfaches Blatt mit oblongem Gesammtumrisse vor, etwa das von *Castanea vesca*, so kann die Analogie desselben mit dem in Rede stehenden Blatte dadurch hergestellt werden, dass man dessen Basis dem Anfangspunkte des ersten Internodiums und dessen Fiedernerven den Mittelrippen obiger Seitenabschnitte äquivalent nimmt; wenn alsdann die ganze Spreite desselben in drei Theile zerlegt wird, entsprechend den beiden Internodien und dem Endabschnitte des vorliegenden Blattes, so würden daran den eben mitgetheilten correspondirende Extensionsverhältnisse zum Vorschein kommen.

Das Blatt von *Chelidonium majus* eignet sich ganz vorzüglich zur Untersuchung über Anlage der Blattglieder, darum mag es mir gestattet sein, hierbei etwas länger zu verweilen. Hinsichtlich der Richtung, in der die seitlichen Höcker erscheinen, stimmt es mit *Sambucus* überein; sie werden auch hier basipetal angelegt, doch lassen sich da viel leichter als dort ene meristematösen, durchscheinenden und farblosen peripherischen Anschwellungen am Axenende präpariren (Fig. 1 *a*, *c*), die noch keine deutliche Spur von Serraturen besitzen und mit breiterer Scheide (dem Blattgrunde) zum Theile den Vegetationskegel umfassen. Von dem oberen verschmälerten, walzlich aussehenden Laminartheile geht nur die weitere Gliederung aus, indem sich schon beim nächsten oder zweitfolgenden Blatte rechts und links je ein Wulst zeigt, unter welchen beiden sehr bald wieder je einer erscheint (Fig. 4, 5), so dass das Blatt nach und nach durch die Form Fig. 4 zu jener Fig. 5 gelangt. Nun fängt die Bildung der Nerven und die Hervorschiebung des Stieles an, aber Hand in Hand damit geht die Bildung der Serraturen zweiter Ordnung, und zwar zunächst an dem obersten oder Endläppchen *a*, so dass an ihm zwei kleinere Höcker *b* und *c* (Fig. 6) sich entwickeln; die nämliche Veränderung erscheint auch an den übrigen Segmenten in derselben Reihenfolge, in der sie entstanden, daher jetzt jedes Segment die Metamorphose des ganzen Blattes in seinem ersten Entwickelungsstadium durchmacht, nur mit dem Unterschiede, dass ein solches mehr oder weniger in seiner Gliederung

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zurückbleibt, je nach der Entfernung von der Spitze. Die Fig. 7, 8, 9, welche aufeinanderfolgende Blätter einer und derselben Knospe darstellen, zeigen, in welcher Weise die aus dem Endlappen hervortretenden Serraturen zweiter Ordnung *b* und *c* nach und nach zu selbstständigen Segmenten sich umgestalten, welche am vollkommen erwachsenen Blatte (Fig. 19 *A* und *B*) nur durch einen verhältnissmässig stärkeren Flächenzusammenhang mit dem Endlappen ihre Entstehung verrathen. Man darf sich daher nicht wundern, wenn sie im Anfange kleiner sind, als das unter ihnen stehende Segmentenpaar und häufig durch die ganze Wachsthumszeit das letztere nicht erreichen. Folgerichtig müsste der Terminalabschnitt bei diesem Blatte dreispaltig oder dreitheilig genannt werden. Die Lappenbildungen, wie sie sich bei allen besser vegetirenden Blättern dieser Art am Grunde der Abschnitte Fig. 19 *C*, *D*, *E*, *E*, zeigen, haben alle eine analoge Entstehung und Bedeutung und nehmen auch von oben nach unten an Ausdehnung ab. Nach dem Gesagten unterliegt es wohl keinem Zweifel mehr, dass die Blattglieder aller Ordnungen hier basipetal angelegt werden, so wie dass in den ersten Entwickelungsstadien die beiden Vegetationspunkte, aus welchen die zwei ursprünglichen Serraturen *b* und *c* am Endabschnitte hervorgeschoben wurden, eine viel umfassendere Thätigkeit entwickeln, als die folgenden; nur so wird es erklärlich, dass die Segmente *A* und *B* (Fig. 9) in vielen Fällen die folgenden alsbald an Grösse übertreffen. Bei diesem Blatte lässt sich auch auf das bestimmteste nachweisen, dass die Bildung von Serraturen, die später den Charakter selbstständiger Segmente annehmen, nur in der Zeit stattfindet, wo das junge Blatt noch ein gleichartiges Zellgewebe vorstellt. Versäumt es da aus irgend welchen Ursachen, neue seitliche Vegetationscentra anzulegen, so bleibt es die ganze Zeit hindurch ein einfaches ungetheiltes oder ein dreilappiges Blatt, wie die Figuren 20, 21, zwei solche aus einer kümmerlich vegetirenden Knospe aufweisen. Der erste Entwickelungscyclus ist also mit der Entstehung langgestreckter Zellen, er mag grösser oder kleiner sein, abgeschlossen; das darauffolgende Wachsthum scheint sich in mehreren in sich geschlossenen Kreisen abzuwickeln, deren jeder die Erscheinungen im ersten Cyklus mit grösserer oder geringerer Intensität wieder hervorbringt. Diese ganze Gliederung der Lamina des Chelidoniumblattes ist jedoch eine

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gleichzeitige derart, dass sie in allen ihren Punkten in demselben Augenblicke vollendet wird; sie findet mit einer nach den einzelnen Laminargegenden zwar verschiedenen, aber stets das gleiche Verhältniss beobachtenden Stärke Statt.

In der nun folgenden Periode der Streckung zeigt der jüngste Blatttheil, der Stiel nämlich, ein besonderes Verhalten; entweder geschieht seine Verlängerung so rasch, dass er bald die Lamina an Länge erreicht und durch einige Zeit übertrifft, wie bei grundständigen Blättern, oder sein Wachsthum bleibt untergeordnet ohne eine bedeutende Beschleunigung zu irgend einer Zeit, wie dies bei seitenständigen Blättern der Fall. Welche Gesetzmässigkeit nun die Streckung in den Blattgliedern an den Tag legt, kann wieder nur aus einer auf einen möglichst grossen Theil dieser Periode sich beziehenden Messung, die sich auf alle Blattregionen erstreckt, entschieden werden. Diesen Zweck hat die nachstehende Tabelle, das Wachsthum eines grundständigen Blattes darstellend, zu erfüllen:

Tag	Stiel				Vom ersten Segmentpaare bis zur oberen Grenze des letzten				Terminalabschnitt	Segment		
										unterstes	mittleres	oberstes
31. März . .	—	—	6'''	5'''	4'''				4'''	—	—	—
2. April . .	—	—	8	6·5	1·2	1·5	1·5	1·8	6	3	5	4
4. „ [1]) .	—	1	8·5	8·5	1·8	2	2	2	7	4·5	6·2	5
7. „ . .	0·5	1·2	9	11·5	2·5	3	3·2	3·5	10·5	6	9	7
11. „ . .	1·8	2	10	15	3·5	4	5·5	6	14·5	8	11	9·5
14. „ . .	1·8	2	10	16·5	4	5	6	7	17·5	9·5	13	11·5
17. „ . .	1·8	2	10	18	4·8	6	7·8	8	20	11	15	13
20. „ . .	1·8	2	10	18	5	6·5	8·5	10	22	12	16·5	14·5
23. „ . .	1·8	2	10	18	5	6·5	8·5	10	24	12	17	15
27. „ . .	1·8	2	10	18	5	7	9	10·8	24·5	13	17·5	16
2. Mai . .	1·8	2	10	18	5	7	10	11	25·5	13	18·5	17
7. „ . .	1·8	2	10	18	5	7·5	10·5	11·5	26	13	18·5	17
12. „ . .	1·8	2	10	18	5	7·5	10·5	11·5	26	13	18·5	17

Denkt man sich hier abermals die ganze Wachsthumszeit in drei Intervalle getheilt und bestimmt man die relative Streckung des

[1]) Hier findet durch einige Zeit ein intercalares Wachsthum am Grunde des Stieles statt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stieles, dann der Mittelrippe in den ersten zwei, eben so jene in den letzten zwei Columnen, des Endlappens und der einzelnen Seitenabschnitte für jeden dieser Zeiträume, so gelangt man zu folgenden Resultaten:

Wachsthums-Intervalle	Stiel	Untere Hälfte der Mittelrippe	Oberer Theil derselben	End-abschnitt	Seitensegmente		
					unterstes	mittleres	oberes
Vom 31. März bis 11. Apr.	1 : 2·6	1 : 2·8	1 : 3·5	1 : 3·6	—	—	—
Vom 11. bis 23. April .	1 : 1·1	1 : 1·5	1 : 1·6	1 : 1·6	1 : 1·5	1 : 1·5	1 : 1·5
Vom 23. April bis 12. Mai	1 : 1	1 : 1·04	1 : 1·2	1 : 1·08	1 : 1·08	1 : 1·1	1 : 1·1

Diese Angaben zeigen mit den für das *Sambucus*-Blatt ausgerechneten eine offenbare Ähnlichkeit; das Maximum der Streckung befand sich auch hier durch die ganze Extensionszeit an derselben Stelle und zwar in dem obern Theile der Mittelrippe, selbe betrug gegen das Ende hin in den beiden obersten Segmenten etwas mehr als in dem untersten; die grösste Ausdehnung des Stieles geschieht hier in der allerersten Zeit, welche im vorliegenden Falle vor den Beginn der Messung zu verlegen ist. Würde man sich die ganze Lamina als eine vereinigte, ungetheilte Blattfläche vorstellen mit den nämlichen Wachsthumsverhältnissen, wie sie oben stehen, so würde letztere ein Entwickelungsgesetz befolgen, das im Wesentlichen an den Gang der Streckung in dem oben erwähnten *Spiraea*-Blättchen erinnert, so wie an das Wachsthum des von mir in dem angeführten Aufsatze besprochenen Blättchens von *Juglans regia*.

Das Chelidoniumblatt gehört offenbar zu den einfachen zerschnittenen Blattformen, da jedes Segment mit mehr oder weniger breiter Basis auf der Mittelrippe aufsitzt und letztere durchaus noch von einem Laminastreifen eingesäumt ist; die Abschnitte am *Sambucus*-Blatte hingegen stimmen in ihrer Form mit selbstständigen Blättchen überein. Auf diese Grundlage hin rechnet man es häufig zu den gefiederten Blättern; allein wenn man sich auf die Entwickelungsgeschichte stützt, so kann man einen übereinstimmenden Plan in beiden Fällen nicht verkennen; er drückt sich aus in der basipetalen Anlage der Serraturen; in dem Umstande, dass der End-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

abschnitt seiner Entstehung nach der älteste ist und darin, dass die Intensität des Wachsthums durch die ganze Periode hindurch von einem und demselben mehr oder weniger der Basis laminae genäherten Punkte nach allen Richtungen abnimmt.

Überdies gibt es aber zerschnittene Blattflächen, deren Entwickelung in ihrem Wesen von dem eben veranschaulichten Typus abweicht. Wie schon erwähnt, ist die Anlage der Blättchen bei einer grossen Anzahl von Pflanzen, namentlich, so weit mein Erfahrungen reichen, bei allen Umbelliferen, von denen ich viele untersucht habe (*Aethusa*, *Pimpinella magna* und *Saxifraga*, *Carum Carvi*, *Daucus Carota*, *Peucedanum alsaticum*, *Pastinaca sativa*, *Heracleum Sphondylium*, *Petroselinum sativum*, *Seseli Gouani*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Torilis Anthriscus*, *Conium maculatum* und *Myrrhis odorata*), entschieden basifugal; meine einschlägigen Untersuchungen sind zum grossen Theil nur eine weitere Bestätigung der von Trécul und Eichler an anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen. Wie aus den Figuren 16, 17, 18, 22, 23, 2 und 3 zu entnehmen ist, haben derartige Blätter in ihrer axialen Portion durch einige Zeit gewissermassen ein unbegrenztes Spitzenwachsthum, während dieser Periode schieben sie zu beiden Seiten allmählich neue Wülste hervor [1]). Die untersten Segmente eilen den jüngsten und obersten sowohl an Grösse als in anatomischer Beschaffenheit bedeutend voran; sie erhalten ein grünliches Gewebe und wenigstens ein axiales Gefässbündel zu einer Zeit, wo die obersten noch wenig verlängerte, walzliche, ungefärbte Höcker vorstellen und bei mehrfach zerschnittenen Formen (Fig. 23) sind an ihnen bereits Serraturen zweiter und dritter Ordnung vorhanden, während die Spreite des Endblättchens — ein sehr spät angelegtes Gebilde — noch immer nicht bemerkt wird. An den Segmenten selbst geschehen Verzweigungen höherer Ordnungen bis

---

[1]) Die Lamina des Endblättchens entsteht erst in einer Zeit, wo die unteren Segmente schon deutliche Gefässbündel, Serraturen oder Verzweigungen höherer Ordnungen besitzen, eine Ansicht, welche ich nach meinen neueren Beobachtungen auch hinsichtlich des *Juglans*-Blattes gegenüber der im citirten Programmaufsatze aufgestellten geltend machen muss; ich hielt damals, weil ich zu geringe Vergrösserungen anwendete, die fortwachsende, walzliche Spitze für ein schon angelegtes Blättchen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zu den unbedeutendsten Serraturen herab ebenfalls basifugal und diese Anlage von Abschnitten kann in die Länge wie Breite so lange fortgesetzt werden, bis differente Gewebe, namentlich die Anfänge der Nerven auftreten; mit dem Erscheinen langgestreckter Zellen ist auch hier das Hervorsprossen neuer Glieder in der betreffenden Blattzone geschlossen. Gäbe es nur die eine Grundform zusammengesetzter Blätter, nämlich das *Folium pinnatum*, so würde die basifugale Richtung der Entstehung ihrer Blättchen ein sehr wichtiger Charakter dafür sein; da jedoch auch gefingerte Blätter bestehen, bei denen wahrscheinlich durchaus die Segmente von innen nach aussen, also basipetal zum Vorschein kommen, Fig. 15, so fehlt eben die Allgemeinheit dieses Merkmals. (Dieser zweite Typus wird hier ganz bei Seite gelassen.) In Bezug auf die zweite Entwickelungsperiode, die der Ausdehnung der angelegten Theile, hat Münter an *Fraxinus excelsior* Auxanometer-Messungen angestellt und daraus den Schluss gezogen, dass die gefiederten Blätter nach demselben Plane wachsen, wie die gefingerten oder die gestielten einfachen Blätter. Dass sich diese Anschauung bekämpfen lässt und bei genauerer Berücksichtigung nicht blos der Grössenzunahme einzelner Glieder, sondern der Wachsthumsprocesse im gesammten Blatte an sich und in ihrer Zeitfolge andere Gesetze aufstellen lassen, werde ich im Folgenden darzuthun versuchen. Zu diesem Ende theile ich zunächst drei ausführliche Messungen mit, von denen die erste das Blatt von *Juglans regia*, die zweite das von *Spiraea Aruncus* und die dritte das von *Torilis Anthriscus* behandelt.

I. *a.* Ein Blatt von *Juglans regia* nach der Länge.

Datum	Stiel							Erstes Internodium				Zweites Internodium			Stielchen	Flächen des Endblättchens						
3. Juli 1861	1‴	1‴	1‴	1‴	1‴	1‴	1‴	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. „ „	1·8	2	2	2	2	2·2	2·2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2·5
12. „ „	2	3	3·2	4	4	4	4	1·8	2	2	1·8	1·8	1·8	1·8	1·5	1·5	1·5	1·2	1·2	1·2	1·2	2·5
16. „ „	2·5	3	3·2	4	4·5	5	6·2	2·5	3·5	4·5	3	3	3	4	3	2·8	3	2·8	2	2	2	3·2
19. „ „	2·5	3	3·2	4	4·5	5	6·2	3	4	5	4·5	5·5	5·5	5·5	4·5	4	4	4	3·5	3·5	3	3·5
23. „ „	2·5	3	3·2	4	4·5	5	6·2	3	4	5	4·5	5·8	7	8·2	7	5	6	5	5	4	3	3·8
26. „ „	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	8	5·5	6·5	6	5	5	3·5	3·8
30. „ „	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	8·5	5·5	6·5	6	5	5	3·5	3·8
5. August 1861 . . .	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„	7	7	6	5	3·5	3·8

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

I. *b.* Blättchen-Längen an einem andern *Juglans*-Blatte:

Datum	Blättchen			
	unterstes	zweites	drittes	oberstes
3. Juli 1861	15'''	15'''	12'''	11'''
8. „ „	19	26·5	20	17
12. „ „	22·2	36	32	25
16. „ „	23	37	40	40·5
19. „ „	23	37	42	46·5
23. „ „	23	37	45	52·5
26. „ „	23	37	46	55
30. „ „	23	37	46	55

II. Ein Blatt von *Spiraea* nach der Länge und den Seitenabschnitten:

Datum	Stiel			Internodium				Endblättchen	Seitenabschnitte					
									unterster			zweiter		dritter
				erstes		zweites	drittes		Stielchen	Internod.	Blättchen	Stielchen	Blättchen	Blättchen
21. Mai 1864	3'''			1·5'''		0·5'''	2·5'''		—	—	—	—	—	—
25. „ „	1·8	2	2	2·5	0·8	0·8	3·5		—	—	—	—	—	—
29. „ „	2·5	4	4	2·5	1·5	1·2	4·5		2	1	5·5	5·5		4·5
1. Juni „	3	6	7·8	5·2	2·5	2	7		3·5	2	7·2	1·2	6·5	6·2
4. „ „	3	6	9·5	12	6	5·2	2	7	7	4	10·8	2	10	9
6. „ „	3	6	9·5	13	8	8·5	2·5	9·5	8	6	14·5	2·5	13·5	12·5
8. „ „	„	„	„	„	8	11	4	12	9	7·5	19	4	17	16
10. „ „	„	„	„	„	8·2	11·8	5	14·5	9	7·8	22	4	20	17·5
15. „ „	„	„	„	„	8·5	12·8	5·5	17·5	9	7·8	27	4	24	22·2
21. „ „	„	„	„	„	8·5	12·8	5·5	19·5	9	8	29	4	26	24
28. „ „	„	„	„	„	„	„	„	20	9	8	30	4	27·5	26

Das nun folgende *Torilis*-Blatt war ein grundständiges, die daran vorgenommenen Messungen nahmen in einer ziemlich frühen Jugend desselben ihren Anfang und erstreckten sich sowohl auf den gemeinschaftlichen Stiel, als auf die Mittelrippen aller Seiten-Abschnitte. In der zunächststehenden Tabelle, welche die letzteren

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

behandelt, bedeuten die in den einzelnen Verticalreihen stehenden Zahlen die Länge der Stielchen, Internodien und Endzipfel; beim 3. und 4. Abschnitt findet keine solche Gliederung mehr statt.

III. *b*.

Datum	Abschnitt						
	unterster			zweiter		dritter	vierter
2. April 1864 . .	2'''	1'''	4·5'''	1'''	5'''	4·5'''	3·2'''
7. „ „ . .	4	2·2	6	1	6·5	5·5	3·8
12. „ „ . .	5	3·2	7·8	1·5	8·5	7	4·8
16. „ „ . .	5·2	4	9	1·5	9·2	7	5
20. „ „ . .	6·5	5	10·5	2	11	8	5·2
24. „ „ . .	7	6	10·5	2	12·5	9	6
28. „ „ . .	7·5	6·8	11	2·2	13·5	9·5	6·5
2. Mai „ . .	„	7	12	2·2	13·5	10·2	6·8
7. „ „ . .	„	„	„	„	„	„	„

III. *a*. Dasselbe Blatt von *Torilis Anthriscus* nach der Länge:

Datum	Breitere Scheide und Stiel									Internodium					Endzipfel		
										erstes			zweites	drittes			
1864																	
28. März	—	—	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''	1'''
2. April	—	2·5	1·8	1·8	1·8	1·8	1·8	2	2	2	2	2	1·8	1·5	1·2	1·2	1·2
7. „	1·5	3·5	1·8	1·8	2·2	2·5	2·5	3·5	3·2	3	3	3	2·8	2	1·8	1·8	1·5
12. „	2	4	2	2	2·2	3	3	4	4	4·2	4·5	4	4	2·8	2	2	1·8
16. „	2	4	2	2	2·2	3·2	3·2	4·5	4·2	4·5	5	4·5	6·2	4·2	2	2	1·8
20. „	2·5	4·2	2·2	2	2·2	3·2	3·2	5	4·5	5	5·8	5	7	4·8	2·8	2	1·8
24. „	3	4·2	2·2	2	2·2	3·2	3·2	5·2	5	5	5·8	5	7·5	5·5	3·8	2·5	2
28. „	3	4·2	2·2	2	2·2	3·2	3·2	5·2	5	5·2	6	5·2	8	5·5	4	2·8	2·5
2. Mai	3·2	4·8	2·5	2	2·2	3·2	3·2	5·2	5	5·2	6	6	8·5	6	4	3	2·5
7. „	3·5	5·2	2·5	2	2·2	3·2	3·2	5·2	5	5·2	6	6	9	6·5	4	3	2·5

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wenn man zunächst die Tab. I *a* einer genaueren Prüfung unterwirft, so findet man, dass der Stiel noch in der Zeit zwischen 3. und 8. Juli eine Grössenzunahme erfuhr, die durch das Verhältniss 1 : 2·2 ausgedrückt wird; eine solche fand nicht einmal vom 8.—12. Juli in irgend einem folgenden Gliede statt. Der Stiel besitzt also seine stärkste Ausdehnung zuerst. Die Wachsthumsgesetzmässigkeit in den Internodien lässt sich am leichtesten an einer Zusammenstellung der auf kürzere und möglichst gleich grosse Zeiträume entfallenden relativen Längenzunahmen überblicken, daher ich sie in den Werthen, wie sie sich aus I *a* berechnen lassen, hier anschliesse:

Zeit-Intervalle	Internodium		Stielchen	Fläche des Endblättchen
	erstes	zweites		
Vom 8. — 12. Juli	1 : 1·9	1 : 1·8	1 : 1·5	1 : 1·3
„ 12. — 16. „	1 : 1·7	1 : 1·8	1 : 1·2	1 : 1·7
„ 16. — 19. „	1 : 1·2	1 : 1·6	1 : 1·5	1 : 1·4
„ 19. — 23. „	1 : 1	1 : 1·3	1 : 1·5	1 : 1·2
„ 23. — 26. „	1 : 1	1 : 1	1 : 1	1 : 1·1

Die Lebhaftigkeit, mit welcher die Verlängerungen eintreten, nimmt von der Basis gegen die Spitze in der Art ab, dass ihre grösste Stärke zunächst im ersten Internodium den Sitz hat, dann im zweiten und im Stielchen. Wenn in allen Stielgliedern schon Stillstand eingetreten ist, zeigt sich (nach dem 26. Juli) noch eine geringe Streckung in der Fläche des Endblättchens. Das *Centrum vegetationis* bleibt also hier nicht stabil, sondern rückt immer höher hinauf, ohne dass dabei die Wachsthumsbeschleunigung zunächst bedeutend geringer würde. Aus diesem Umstande und weil die Exponenten obiger Verhältnisse in den unteren Gliedern viel eher der Einheit gleich werden, als in den oberen, erklärt sich der Gesammtumriss des erwachsenen Blattes, nämlich: die überwiegende Grössenentwickelung seiner Glieder gegen die Spitze hin.

Für die Blättchen bekommt man in aufsteigender Folge gleichfalls Extensions-Exponenten, aus denen sich das axifugale Fortschreiten des Streckungsmaximus am Blatte eben so herausfinden lässt, wie ich es oben für die Medianlinie nachgewiesen habe:

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zeit-Intervalle	Blättchen			
	unterstes	zweites	drittes	oberstes
Vom 3. — 8. Juli	1 : 1·3	1 : 1·7	1 : 1·6	1 : 1·5
„ 8. — 12. „	1 : 1·1	1 : 1·3	1 : 1·6	1 : 1·5
„ 12. — 16. „	1 : 1	1 : 1	1 : 1·3	1 : 1·6
„ 16. — 23. „	1 : 1	1 : 1	1 : 1·1	1 : 1·3

Verzeichnet man den Umfang des Blattes nach den Blättchenlängen vom 3. Juli, so erscheint er eiförmig, nach jenen vom 30. Juli hingegen verkehrteiförmig.

Die Tab. II in analoger Weise betrachtet, gibt für die Glieder der Längsaxe am *Spiraea*-Blatte folgende Extensionsverhältnisse:

Zeit-Intervalle	Stiel	Erstes Internodium	Zweites Internodium	Drittes Internodium und ungestieltes Endblättchen
Vom 21. — 29. Mai . . .	1 : 3·5	1 : 2·6	1 : 2·4	1 : 1·8
„ 29. Mai — 4. Juni . .	1 : 1·7	1 : 4·5	1 : 4·3	1 : 2
„ 4. — 8. Juni . . .	1 : 1	1 : 1·2	1 : 2·1	1 : 1·7
„ 8. — 15. „ . . .	1 : 1	1 : 1	1 : 1·1	1 : 1·4

Dieses Blatt, das in seiner Form wahrhaft vermittelnd dasteht zwischen den einfach und mehrfach gefiederten Blättern, zeigt einen derartigen Übergang auch in seinem Wachsthume. Die Streckungsexponenten nehmen da allerdings auch unten schneller zu und erreichen die Einheit früher, als oben, so dass in den Gliedern in basifugaler Richtung das Maximum der Ausdehnung eintritt, aber die Beschleunigung, mit welcher letztere erfolgt, vermindert sich nach oben rascher als beim *Juglans*-Blatte. Die oberen Internodien werden daher allmählich kürzer, die Seitenabschnitte in gleicher Richtung nach und nach weniger verzweigt und endlich nur auf ein ungetheiltes Blättchen beschränkt. Während das vorliegende Blatt sonach an Umbelliferen-Blätter erinnert, steht es hinsichtlich des Merkmals, dass die Endblättchen, das axiale, wie die seitenständigen, sich nach eingetretenem Stillstande in den darunter liegenden Internodien noch namhaft strecken, der Form Tabelle I. nahe, denn bei

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den mehrfach gefiederten Umbelliferen-Blattformen bleiben die Serraturen, welche später mit einander die Endzipfel bilden, gewöhnlich wenig entwickelt und erreichen ihre Grösse früher als die darunter zunächst liegenden Internodien oder wenigstens gleichzeitig mit ihnen. Das nämliche beobachtete auch Nägeli [1]) am Blatte von *Aralia spinosa*, indem er sagt, dass in dem Endblättchen gleichzeitig mit der Wachsthumsbeschleunigung im vierten Gliede eine lebhafte Theilung der Zellen eintritt. Hier hingegen, wie es aus der Tabelle II. zur Genüge ersichtlich ist, strecken sich nach dem 15. Juni nur noch die *Foliola terminalia* und zwar mit einer allmählich aufwärts nachlassenden Stärke, indem in dieser Zeit der Zuwachs an Länge beim Endblättchen des untersten Abschnittes am wenigsten und beim dritten am meisten betrug. In der ganzen Peripherie dieses Blattes hört endlich wie bei dem einer Umbellifere, ziemlich gleichzeitig das Wachsthum auf.

Die Eigenthümlichkeiten der dritten typischen Form, wofür als Beispiel das *Torilis*-Blatt gewählt wurde, macht eine Übersichtstafel der relativen Längenzunahme in den Gliedern wieder am anschaulichsten, daher möge eine solche zunächst Platz finden, wie sie sich aus den Daten der Tab. III. *a*. zusammenstellen lässt:

Zeit-Intervalle	Stiel ohne die Scheide	Internodium			Endzipfel
		erstes	zweites	drittes	
Vom 28. März — 7. April	1 : 2·6	1 : 3	1 : 2·8	1 : 2	1 : 1·7
„ 7. — 16. April . .	1 : 1·2	1 : 1·5	1 : 2·2	1 : 2·1	1 : 1·1
„ 16. — 24. „ . .	1 : 1·1	1 : 1·1	1 : 1·2	1 : 1·3	1 : 1·4
„ 24. April — 7. Mai .	1 : 1	1 : 1·1	1 : 1·2	1 : 1·2	1 : 1·1

Diese Zahlen beweisen, dass man mit Unrecht solchen Blattformen basipetale Entwickelung zuschreibt [2]), indem sich das Maximum der axialen Streckung hier ebenso vom Stiele und ersten Internodium gegen die Spitze hin bewegt, wie in den vorausgegangenen Beispielen, nur nimmt die Intensität des Wachsthums auch nach oben alsbald ab, so dass selbst die höher gelegenen Glieder verhältnissmässig

[1]) Pflanzenphysiolog. Untersuchungen von Nägeli und Cramer. Zürich 1855.

[2]) Griesebach betrachtet sie eben mit Rücksicht auf ihr Wachsthum als zerschnitten.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

früh Extensionsexponenten erhalten, die der Einheit nicht ferne stehen. Diese geringe Energie, die sich in der Verlängerung der oberen Glieder bemerkbar macht und die mittlerweile fortdauernde, wenn auch nicht mehr bedeutende Wachsthumsthätigkeit in den unteren Internodien sind zwei ganz besonders den vielfach verzweigten Umbelliferen-Blättern zukommende Charaktere. Die genannten zwei Umstände haben offenbar zur Folge einerseits, dass die Streckung in der Medianlinie, wie an allen Punkten der Peripherie fast gleichzeitig aufhört, gerade wie es Nägeli vom *Aralia*-Blatte behauptet, andererseits aber, dass die oberen Segmente niemals die Grösse der unteren erreichen und das Blatt gegen die Basis zu am entwickelsten erscheint. In den Mittelrippen der Abschnitte befolgt die Ausdehnung der Internodien gleichfalls eine ähnliche Zeitfolge wie in den Theilen der Blattaxe. Schon aus der Tab. III. *b* entnimmt man, dass beim untersten Segmente das Internodium später auswächst, als das Stielchen; bei Blättern, deren erste Segmente mehrere solche Internodien besitzen, fand ich jederzeit, dass gegen das Ende der Wachsthumsperiode hin die oberen eine etwas grössere Zunahme erfuhren, als die unteren. Um jedoch über die relative Streckung der Segmente unter einander bestimmteren Aufschluss zu erhalten, habe ich die Längen ihrer Mittelrippen sammt den Endzipfeln in mehreren successiven Zeiträumen berechnet; das Resultat dieser Rechnung auf Grund der Tab. III. *b* ist folgendes:

Zeit-Intervalle	Abschnitt			
	unterster	zweiter	dritter	oberster
Vom 2. — 7. April	1 : 1·6	1 : 1·2	1 : 1·2	1 : 1·2
„ 7. — 16. „	1 : 1·5	1 : 1·4	1 : 1·3	1 : 1·3
„ 16. — 24. „	1 : 1·3	1 : 1·3	1 : 1·3	1 : 1·2
„ 24. — 7. Mai	1 : 1·1	1 : 1·1	1 : 1·1	1 : 1·1

Es zeigt sich deutlich, dass im untersten Segmente schon vom 2. April an die Exponenten der Verhältnisse immer grösser werden, während sie in den folgenden noch durchaus bis 16. April abnehmen; die Streckung wird kleiner im zweiten und obersten Abschnitte vom 16. und im dritten erst vom 24. April an. Vom 2.—20. April, also in der halben Wachsthumszeit, betrug der Zuwachs an Länge in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den Endzipfeln, und zwar des ersten Abschnittes 1·3, des zweiten 1·2, des dritten 0·7 und des obersten 0·6 der Länge am 2. April; vom 20. April weiter hingegen beim ersten Abschnitte 0·14, beim zweiten 0·2, beim dritten und vierten je 0·3 der Länge am 20. April. Nach welcher Richtung immer also die Betrachtung angestellt werden mag, kommt man zu keinem andern Schlusse, als dass das *Torilis*-Blatt seinem gesammten Wachsthume nach sich den beiden anderen vorausgeschickten eng anschliesst.

Eine besondere Erörterung verdient die Stütze der Umbelliferen-Blätter, nach Griesebach im Ganzen als Scheide (Vagina) bezeichnet, und vorzugsweise dadurch charakterisirt, dass sie in der Periode der Ausdehnung nur an der Spitze wachse. Nun zeigt aber schon ein Blick auf die Tabelle III *a*, dass sich wenigstens bei dem in Rede stehenden Blatte die Sache anders verhält, indem sich der Stiel durch die ganze Zeit am obern und untern Ende ausdehnte, nur mit grösserer Beschleunigung gegen seine Spitze hin. Die Scheide im engeren Sinne, d. i. der untere breitere Theil der ganzen Stütze, welche hier bis zum dritten Scalenpunkte reichte und somit am Schlusse eine Länge von 11·2″ erlangte, wuchs vorzugsweise aus dem Grunde hervor, also in entgegengesetzter Richtung von jener des Stieles. Diese Thatsache verdient um so mehr Berücksichtigung, als sie sich auch bei meinen Messungen an anderen Umbelliferen-Blättern bestätigt; wenn man hiezu noch die Formverschiedenheit zwischen diesem scheidenähnlichen und dem obern stielartigen Theil in Anschlag bringt und bedenkt, dass jener seiner Anlage nach der älteste, dieser hingegen der jüngste Blattkörper ist, so hat man darin wohl nicht zu übersehende Gründe dafür, diese beiden Gebilde als Scheide und Stiel getrennt zu halten. Für eine solche Auffassung spricht auch noch die Analogie, welche sich aus der retrograden Metamorphose ergibt, wie sie das Blatt an den oberen Stengelgliedern bei sehr vielen krautigen Pflanzen zeigt; es verschwindet nämlich der wirkliche Blattstiel nach und nach ganz, ein Fall, in welchen bei den Umbelliferen nur der stielähnliche obere Theil der Blattstütze kommt, während die eigentliche Scheide stets vorhanden ist und häufig noch oben relativ grössere Dimensionen annimmt, als sie hierin die unteren Blätter aufzuweisen haben. Auf Grund dieser Überlegung wäre ich dafür, bei der in Rede stehenden Blattform einen *Petiolus communis* anzunehmen, an den sich am

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Grunde eine breite aus einem eigenen Vegetationspunkt sich entwickelnde Scheide anschliesst.

Innerhalb des Kreises, der durch das Wachsthum der behandelten drei Blattformen gezogen ist, dürfte vielleicht jenes aller gefiederten Blätter sich bewegen. Je früher in der ersten Jugend eines Blattes die oberen Serraturen den unteren nachfolgen, je grösser ferner die Zeitdifferenzen sind, in denen später die Extensionsexponenten der oberen und unteren Glieder der Einheit gleich werden, desto mehr erreichen die Blatttheile gegen die Spitze hin, die Ausdehnung der tiefer stehenden und desto leichter können sie bei nicht zu rascher Abnahme der Wachsthums-Intensität die letzteren an Grösse übertreffen; je länger die Anlageperiode dauert, je geringer jene Zeitdifferenzen sind, und je rascher die Kraft der Neubildung und Streckung der Zellen nach oben vermindert wird, desto einfacher gestaltet sich der Bau und die Gliederung des Blattes gegen die Spitze hin. Dabei beherrscht doch alle diese Formen das nämliche Gesetz, dass ihre Glieder basifugal entstehen, dass ihre gleichzeitigen Wachsthumsphasen ungleichartig sind und in ihrem Entwickelungsgange die Culminationspunkte in aufsteigender Linie eintreten. Die Reihenfolge von gleichartigen nach einander sich abwickelnden Processen, wie solche in den letzten drei Blattformen Statt finden, scheint mir ein wichtiges Kriterium eines zusammengesetzten Organes zu sein; nur jene Blätter, denen diese Wesenheit zukommt, dürfen entwickelungsgeschichtlich als zusammengesetzt gelten. Sie lassen sich mit dem Blatte von *Sambucus*, *Chelidonium* etc. nicht unter denselben Artbegriff subsummiren, denn bei den letzteren besteht ein schon frühzeitig begrenztes, von Einem Centrum ausgehendes Wachsthum in der ganzen Lamina, sie sind durch mannigfache Übergänge der zerschnittenen, getheilten, gespaltenen und gelappten Formen unter einander wie mit den einfachen Blättern morphologisch verbunden, während von ihnen zum *Juglans*- etc. Blatte derzeit keine vermittelnden Zwischenstufen sich aufstellen lassen.

Ich bin also durch meine Untersuchungen zu einem positiven Resultate gelangt, welchem auch in systematischer Beziehung nicht aller praktische Werth vielleicht wird abgesprochen werden, da sich aus der Vergleichung der im verschiedenen Alter stehenden Blätter eines Triebes ihr Typus ohne Schwierigkeit ausfindig machen lässt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Gegensatz in der Entwickelung der beiden hier behandelten Grundformen kann auf keine Weise besser veranschaulichet werden, als durch die zwei Figuren 24 und 25, von denen dem vorausgegangenen zufolge jene *(Juglans regia)* ein gefiedertes, diese *(Sambucus nigra)* ein fiederschnittiges Blatt im unausgewachsenen Zustande nach der Natur gezeichnet darstellt.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Fig. 1. Die jüngsten zwei Blätter von *Chelidonium majus* (*a*, *c*), *f* der zwischen ihnen hervorragende Vegetationskegel.

„ 2 und 3. Die jüngsten zwei Blätter an einem Triebe von *Peucedanum alsaticum*; *b* ist die Scheide.

„ 4, 5 und 6. Aufeinanderfolgende Entwickelungsformen aus einer Knospe von *Chelidonium majus*, in Fig. 6 zeigt sich bereits die Anlage eines Gefässbündels in der Stütze.

„ 7, 8 und 9. Schematische Zeichnungen, welche die weitere Gliederung des *Chelidonium*-Blattes veranschaulichen; Fig. 9 stellt nur die eine Hälfte vor.

„ 10, 11, 12 und 13. Hälften der jüngsten auf einander folgenden Blätter von *Sambucus nigra*, von der innern Seite gesehen.

„ 14. Drittletztes Blatt aus einer Knospe von *Scabiosa arvensis*.

„ 15. Drittletztes Blatt aus einer Knospe von *Aesculus Hippocastanum*.

„ 16. Vorletztes Blatt aus einer Knospe von *Seseli Gouani*.

„ 17. Hälfte des vorletzten Blattes in einer Knospe von *Robinia*, von der innern Seite gesehen.

„ 18. Vorletztes Blatt aus einer Knospe von *Spiraea Aruncus*.

Tafel II.

„ 19. Ausgewachsenes Blatt von *Chelidonium majus*, in natürlicher Grösse.

„ 20 und 21. Eben so, an einem kümmerlich vegetirenden Individuum.

„ 22. Hälfte eines sehr jungen Blattes von *Aethusa Cynapium*.

„ 23. Ein weiter vorgeschrittenes Blatt derselben Pflanze.

„ 24. Ein junges Blatt von *Juglans regia*, in natürlicher Grösse.

„ 25. Eben so, von *Sambucus nigra*.

Alle mikroskopischen Zeichnungen sind mit Hilfe der *Camera lucida* nach der Amici'schen Einrichtung angefertigt worden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ZOBODAT - 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: 1865

Band/Volume: 50

Autor(en)/Author(s): Wretschko Matthias

Artikel/Article: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte getheilter und gefiederter Blattformen. 257-280