

*Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferen-Blüthe.*

Von Dr. M. Wretschko,

Privatdocent der Botanik an der Universität in Wien.

(Mit 2 Tafeln.)

Die Blüthe der Cruciferen ist bekanntlich bereits von vielen Autoren behandelt und in ihren Theilen auf sehr verschiedene Weise erfaßt und gedeutet worden. Ich betrachte es nicht als meine Aufgabe, alle hierher gehörigen Anschauungen von De Candolle bis auf unsere Tage zusammenzustellen oder kritisch zu erörtern, indem dies gegenüber einer vor zwei Jahren erschienenen Arbeit von A. W. Eichler<sup>1)</sup> um so überflüssiger wäre, als man darin eine ganz gelungene, übersichtliche Zusammenstellung der wichtigeren einschlägigen Literatur findet. Meine Untersuchungen beziehen sich auf die allerersten Zustände, auf die Zeit der Anlage der Organe; weil ich in manchen Punkten Eichler's und Payer's<sup>2)</sup> Publication ergänzen zu können meine, in manchen andern zu einer abweichenden Anschauung gelangt bin, so glaube ich die Resultate meiner Beobachtungen der Öffentlichkeit nicht vorenthalten zu sollen.

Das Ende der Blüthenspindel der Cruciferen ist, so weit mir bekannt, ein sehr flacher Kegel (Fig. 3 r.) aus dem die Blütenknospen als seitliche, in der Regel — in der allerersten Zeit vielleicht immer — abgerundete Protuberanzen hervortreten, so daß sie im Querschnitte halbkreisförmig erscheinen (Fig. 4 und 5 d). Diese Form erhält sich häufig bis zur Anlage der Kelchblätter, zuweilen aber geht sie schon früher verloren durch das Hervortreten von Blattanlagen von zweierlei Art, bei denen ich zunächst verweilen will.

Im Allgemeinen gehen die Angaben der Schriftsteller dahin, daß Deck- und Vorblätter in dieser Familie fehlschlagen, was ich

1) Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen, Flora 1865.

2) J. B. Payer, Organogenie comparée. Paris 1857.

für die Mehrzahl der Formen in der Weise bestätigen kann, dass zu keiner Zeit eine Spur dieser Organe vorhanden ist. In Bezug auf manche Arten jedoch sind die Beobachtungen und Deutungen in diesem Punkte nichts weniger als übereinstimmend; Duchartre<sup>1)</sup> und Krause<sup>2)</sup> wollen nicht bloß bei den vegetativen Blättern der Cruciferen Stipulen als constantes und allgemeines Vorkommeniß gesehen haben, sondern schreiben solche auch noch dem vorderen Kelchblatte zu. Im Gegensatze zu ihnen findet Payer<sup>3)</sup> gar nichts von alledem. Wydler<sup>4)</sup> sieht in manchen Fällen Tragblätter längs der ganzen Inflorescenz, gibt aber keine Vorblätter zu, Endlicher hingegen beschreibt bei manchen Gattungen, wie *Matthiola*, *Hesperis*, sogenannte *Glandulae pedicellatae*, die Schleiden in seinen Grundzügen, nach meiner Meinung mit vollem Rechte, als Deck- (Vor-) Blätter ansieht. Wie gesagt, konnte ich bei der Mehrzahl der untersuchten Gattungen an den Blütenknospen vor den Kelchblättern keinerlei Blattorgane auffinden; die nicht seltenen Fälle andern Verhaltens verdienen aber eine nähere Erörterung.

Bei *Cheiranthus*, *Erysimum* und *Crambe* nehmen ganz regelmäßig die Blütenknospen vorstellenden Wülste sehr bald nach ihrer Differencirung vom gemeinschaftlichen Blütenboden bei der Ansicht von oben eine Dreieckform an mit dem Scheitel nach vorne (Fig. 5 b, c). Untersucht man die Blütenknospen an Längsschnitten durch die Inflorescenz, so zeigt sich der Scheitel obigen Dreieckes als ein mehr oder weniger nach außen hervortretender Höcker, einem Phyllostrom ganz ähnlich (Fig. 1—3 a). Die Vergleichung der aufeinanderfolgenden Stadien liefert das bestimmte Resultat, daß sich die Blütenknospe unter einem stumpfen Winkel gegen dieses seitliche Organ in der Richtung zum Vegetationskegel der Inflorescenz wendet (Fig. 3 b) und sich in dieser Stellung noch merklich verlängert, bevor das Stadium der Entstehung der Kelchblätter eintritt. Ein Blick auf die betreffenden Figuren dürfte diese eigenthümliche Erscheinung hinlänglich deutlich machen,

1) Revue botanique 1846. t. II.

2) Einige Bemerkte über den Blumenbau der Funariaceen und Cruciferen, bot. Ztg. 1846.

3) L. c.

4) Beiträge zur Kenntniß einheimischer Gewächse, Flora 1859.

insbesondere veranschaulicht Fig. 1 auf zwei Blüthen den Abstand zwischen dem vorderen Sepalum (*s. a*) und dem erwähnten Höcker an der Basis (*a*). Letzterer hat seiner Stellung nach vorne zufolge offenbar die Bedeutung eines rudimentären Deckblattes, welches mit der axillären Blütenknospe nahezu gleichzeitiger Entstehung ist, und mit ihr verwächst, so daß nur dessen Spitze mehr oder weniger von dem Blüthensprosse sich trennt. Eine besonders erwünschte Stütze findet diese Auffassung an jenen verhältnißmäßig seltenen Fällen, wo das besagte Organ in diesem jugendlichen Stadium eine Dimension erreicht, die jeden Zweifel über dessen Bedeutung benimmt. An *Erysimum canescens*, auf welches die Figuren 1—3 sich beziehen, sah ich zwar keinen solchen Fall, wohl aber an *Erys. Perofskianum*, wo er häufig vorkommt: in Fig. 6 stellt *a* ein solches Blatt dieser Species vor. Die beschriebenen Blattgebilde bleiben in der Regel ganz rudimentär und sind an etwas älteren Blüthen — also schon lange vor dem Aufblühen — nur noch als ein knieförmiger Wulst an der Basis des Blüthenstieles zu sehen. Die Autoren, welche nur Querschnitte ansahen, haben dieses Organ ohne Zweifel öfters für das vordere Kelehlblatt gehalten; so Payer, wenn er sagt, daß bei *Cheiranthus* zuerst das vordere Kelehlblatt, dann die seitlichen und zuletzt das hintere entsteht; es dürfte diese Auffassung aus der besagten Dreieckform der jugendlichen, an Querschnitten beobachteten Blütenknospen resultiren. Ich selbst war in diesem Irrthume befangen, so lange ich nur Querschnitte untersucht hatte, nur fiel mir dabei auf, daß das erste (vordere) Kelehlblatt so beträchtlich lange vor den übrigen erscheinen soll. Das Präparat von *E. Perofskianum* lenkte erst meine Aufmerksamkeit auf die Längsschnitte durch die Inflorescenz. Diese zeigen nun mit voller Evidenz, daß dieser erste Höcker mit den Kelehlblättern nichts Gemeinsames hat. Vielleicht ist dieß auch Krause's „Deckblatt“, wie er bei allen Cruciferen das vordere Kelehlblatt nennen will; dessen weitere Angaben jedoch, daß es zuerst entstände und aus seiner Achsel erst die Knospe hervorkäme, sind unzweifelhaft ein Trugbild selbst da, wo er den basalen Höcker mit dem vorderen Kelehlblatte verwechselte; um so gewisser für die Mehrzahl der Formen, wo eben keine Spur eines Deckblattes vorkommt.

Wie man bei den entwickelten Blüthen von *Erysimum*, *Cheiranthus*, . . . keine Spur eines Deckblattes wahrnimmt, trotz der

unverkennbaren Anlage eines solchen, so verhält es sich bei vielen Arten auch mit den Vorblättern. In der Jugend der Blüten sind sie gar keine seltene Erscheinung; aus der Reihe der von mir untersuchten Gattungen wären hier zu nennen: *Alyssum*, *Hesperis*, *Raphanus*, *Bunias*. Sie treten als kleine, manchmal leicht zu übersehende Protuberanzen an sonst noch blattlosen Blütenknospen auf (Fig. 4 ff.), nehmen später eine mehr oder weniger pfriemliche, lineale, oder auch knopfförmig verdickte Gestalt an, und hören sehr bald zu wachsen auf. An entwickelten Blüten sind ihre Spuren oft ganz verschwunden, oft lassen sie sich am Blütenstiele noch erkennen. Sie stehen immer rechts und links, und kommen, soweit meine Beobachtungen reichen, nirgends zugleich mit einem Deckblatt-Rudimente vor. Ihr Auftreten ist ganz unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen der Stipulae vegetativer Blätter und findet stets nach dem Hervortreten der Blütenknospe und vor der Anlage der Kelchblätter statt. Vgl. Fig. 4 c und d. Krause's Beobachtung, der zufolge die Bractea (vord. Kelchblatt) immer Nebenblätter habe, beruht wahrscheinlich darauf, daß er seine Präparate von einem vorgefaßten Standpunkte beurtheilte, und Dinge hineinlegte, die man als unbefangener Mensch vergeblich sucht. Denn erstens gibt es in der That eine Menge von Gattungen, denen keine Spur von Stipularbildungen zukommt, wie *Erysimum*, *Capsella*, *Cheiranthus*, . . . von einem allgemeinen Vorkommen derselben kann daher keine Rede sein; zweitens stehen die besprochenen Vorblätter an den jungen Blütenstielen viel tiefer, als das vordere Kelchblatt (Fig. 4, Blüthe: a.), treten früher als dieses auf, und haben mit ihm gar keinen genetischen oder anderweitigen Zusammenhang. Payer's Untersuchungen scheinen sich auf wenige Gattungen beschränkt zu haben, unter denen vielleicht nur solche vorkamen, welchen Vorblattbildungen ganz fehlten; es wäre sonst ein gänzlichcs Übersehen dieser Organe von seiner Seite schwer begreiflich.

Ich komme nun zur Succession der Kelchblätter. Payer und Eichler haben deren Anlage wirklich beobachtet, manche andere Autoren haben aus mehr oder weniger theoretischen Gründen eine Aufeinanderfolge dafür construirt, insbesondere eine solche, die diese Blütenorgane gerade nach ihrer Auffassung am leichtesten ins Blattstellungsgesetz einreichte. Dahin gehört die Auseinandersetzung Wydler's und Krause's. Derartige Fictionen können füglich

unberücksichtigt gelassen werden, indem ich ja die Absicht habe, einzig und allein den Thatsachen Rechnung zu tragen.

Eine bestimmte alle Fälle beherrschende Gesetzmäßigkeit in der Zeitfolge der Sepala konnte ich aus der Beobachtung der jüngsten Zustände der Blüthe nicht ableiten. Gewiß scheint nur so viel, daß die seitlichen Kelchblätter niemals die älteren sind, und daß das hintere Kelchblatt niemals zuletzt angelegt wird. Allerdings ist man bei der Verfolgung dieser Verhältnisse sehr leicht Täuschungen ausgesetzt, namentlich in Bezug auf den Zeitpunkt der Anlage des hinteren Kelchblattes. Es ist nicht leicht, auf Querschnitten durch die Inflorescenz an den gewölbten und meist abstehenden Knospen einen flachen Wulst, der sich an jener Wölbung nur wenig abhebt, gleich nach seiner Entstehung wahrzunehmen. Ich habe durch die vergleichende Betrachtung der Längs- und Querschnitte zur Wahrheit zu gelangen gesucht; dabei wurden die Blüthen, wie dies auch für die Präparate späterer Entwicklungszustände hier gesagt sein mag, ein wenig mit Alkohol behandelt, und mit verdünntem Kali gewaschen, und so für die Beobachtung auch im durchgelassenen Lichte ganz geeignet gemacht; unter diesen Umständen konnten auch starke Vergrößerungen angewendet werden, was im reflectirten Lichte unthunlich, für die Beantwortung mancher Detailfragen aber unerläßlich ist. Ob das vordere oder hintere Kelchblatt das ältere ist, läßt sich am besten an gelungenen Längsschnitten ermitteln. Der regelmäßigere Fall scheint entsprechend den Angaben Eichler's der zu sein, daß zuerst das vordere, bald darauf das hintere und wenig später und zwar gleichzeitig die beiden seitlichen sich differenziren. Zuweilen jedoch (*Cheiranthus*, *Erysimum*, *Crambe*) geht die Bildung des hinteren Kelchwulstes jener des vorderen ein wenig voraus, was die Vergleichung der Blüthen 1, 2 und 3 in den Figuren 1 und 2 ersichtlich macht. Diese Differenzen beziehen sich übrigens auf äußerst kleine Intervalle und dürften kaum von wesentlicher, durchgreifender Bedeutung sein; von Interesse wäre es, wenn es sich herausstellen würde, daß diese Folge der *sepala* immer dort Statt hat, wo die Anlage eines Deckblattes da ist; meine Erfahrungen sprechen dafür, doch sind sie über diesen Punkt noch zu wenig umfangreich. So viel läßt sich mit vollster Gewißheit aussprechen, daß das mediane Paar der Sepala das erste, das laterale das folgende ist. Nicht ohne Bedeutung wäre der Fall, wie ihn

Payer von *Cheiranthus* ängigt, daß das vordere Kelehlblatt das erste sei, worauf die seitlichen und zuletzt das hintere folge; allein für die genannte Gattung muß ich dieses Verhalten entschieden in Abrede stellen, so sehr mir nach meinen ersten diesfallsigen Präparaten die Sache plausibel schien. Untersuchungen an Längsschnitten durch den Blütenstand haben mir den Beweis geliefert, daß ich mich getäuscht hatte. Nach meinen jetzigen Erfahrungen wäre ich nicht geneigt, die von Payer für *Cheiranthus* behauptete Aufeinanderfolge für irgend eine Gattung zuzugeben. Nach dem Gesagten hebt also die Kelehanlage bei deckblättrigen Blüten hinten, bei deckblattlosen vorne an, ohne daß ich behaupten will, daß darin ein ausgesprochener Artharakter gelegen sei. Ob später das hintere Sepalum über das vordere hinübergreift, oder umgekehrt, ist nur eine zufällige Eigenthümlichkeit und für die Entwicklungsgeschichte ohne Werth.

Nach der Bildung der *sepala* wölbt sich der Blütenboden zunächst flach halbkugelförmig, um alsbald an den vier in die Zwischenräume zwischen den Kelehlblättern tretenden Radien ein überwiegendes Wachstum zu entwickeln, Fig. 7. p. Das ist die allererste Spur der Kronblätter, welche gleichzeitig und gleichhoch inserirt alsbald als schwache, ziemlich schmale durchscheinende Wülste sich differenzieren; sie geben im strengsten Sinne des Wortes Einen 4gliederigen Wirtel. Hier läßt sich zu Payer's und Eichler's Beobachtungen nichts hinzufügen. Bei den Cruciferen von zwei zweigliedrigen Wirteln zu sprechen, wie dies Wydler<sup>1)</sup> thut, hat meines Erachtens gar keine entwicklungsgeschichtliche Berechtigung.

Der nächstfolgende Wirtel wird bekanntlich von den zwei seitlichen Staubgefäßen gebildet, die vom ersten Ursprunge an als ziemlich breite Wülste in den seitlichen Quadranten des Blütenbodens sichtbar werden. Payer sagt, daß bei *Cheiranthus* die *stamina* in der nämlichen Ordnung angelegt werden, wie die *sepala*, wonach die zwei vorderen medianen *stamina* die ältesten, die zwei hinteren die jüngsten wären und die seitlichen in dem Zeitintervalle zwischen jenen beiden entstünden. Diese Angabe ist mir unbegreiflich, ich weiß ihr gegenüber nur die ausnahmslos beobachtete Thatsache hervorzuheben, daß sich *Cheiranthus* in dieser Beziehung gerade so

1) L. c.

verhält, wie andere Cruciferengattungen. Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß der zur Zeit der Anlage der *petala* im optischen Durchschnitte stets quadratisch erscheinende Blütenboden nach der Bildung der lateralen Staminalhöcker entweder diese Gestalt beibehält (Fig. 15, 16) (*Moricandia*, *Sinapis*, *Hesperis* . . .) oder aber in der Richtung des Querdurchmessers etwas rechteckig ausgezogen wird (Fig. 17, 18) (*Capsella*, *Nasturtium*, *Lepidium* . . .). Bei den Formen letzterer Kategorie erscheinen die seitlichen Staubgefäße sehr rasch nach der Anlage der *petala* und merklich früher als die medianen, in das umgekehrte Verhältniss treten diese beiden Zeitintervalle bei den Gattungen der ersteren Gruppe. Diese Gestaltveränderung des Blütenbodens wird sich zu der mehr oder weniger raschen Folge des medianen Staubblattwirtels, wie die Wirkung zur Ursache verhalten, um so mehr, da sich analoge durch die Blattorgane bedingte Gestaltänderungen an den vegetativen Axen häufig finden lassen. Ob hiebei ein von innen nach außen auf die Blütenknospen ausgeübter Druck auch in die Wagschale fällt, aus dem Godron <sup>1)</sup> eine Reihe von Verhältnissen, wie Abwesenheit der Bracteen, die Form der Blütenknospen, die Abwesenheit der medianen Staubblätter im äußeren Wirtel u. s. w. erklären will, scheint mir sehr zweifelhaft zu sein. Ein Blick auf die Abbildungen Fig. 9, 13 (*Hesperis*) oder 15, 16 (*Erysim. Perofsk.*), welche sämtlich naturgetreue Darstellungen von aufbewahrten Präparaten sind, belehrt darüber, daß die Ausdehnung der ganzen Blütenanlage in transversaler Richtung hier weder vor noch nach der Anlage der medianen Staubgefäße vorkommt, daß sie also keine allgemeine Erscheinung an Cruciferenblüthen ist, wie Eichler annehmen zu können glaubt; vielmehr kann man die oben erwähnten zwei Typen recht leicht unterscheiden, wenn man eine größere Anzahl von Gattungen untersucht.

Was den strittigsten Punkt in der Cruciferenblüthe, die Anlage und Deutung der medianen langen Staubgefäße betrifft, so erlaube ich mir zunächst das, was meine umfangreichen Beobachtungen thatsächliches ergeben haben, zusammenzustellen; ich gebe es so wieder, wie es in meiner Anschauung sich gebildet hat, ohne daß ich von irgend einer Theorie voreingenommen gewesen wäre. Der

<sup>1)</sup> Sur l'inflorescence et les fleurs des Cruciferes par M. Godron. Comp. rend. t. 59. 1864.

Blüthenboden bekommt nach dem Sichtbarwerden der seitlichen Staubgefäße eine flache im Durchschnitte kreisrunde Wölbung, die sehr rasch vorübergeht (Fig. 17), so daß der Zustand, in dem alle Radien des optischen Durchschnittees sich gleich schnell verlängern, verhältnißmäßig selten der Beobachtung zugänglich wird; alsbald überwiegt das Wachstum nach zwei Durchmessern (Fig. 9, 12, 15, 18), welche die beiden von den lateralen Staubgefäßen nicht umspannten Bogen der Peripherie (vorne und hinten) in je vier mehr oder weniger gleiche Theile theilen. Es tritt in Folge dessen eine Viereckform mit abgerundeten Ecken auf, die sich etwas später als Wülste hervorschieben (Fig. 11, 13, 16, 19) und demnach als die ersten Spuren der vier langen Staubgefäße angesehen werden müssen. Ein Zwischenstadium, entsprechend der Fig. 17, wie man es erhält durch Drehung des Blüthenbodens dieser Figur um  $90^\circ$ , ein solches also, wo in dem medianen Durchmesser das intensivste Wachstum wäre und vorne und hinten ein Höcker sich bilden würde, zu finden, wollte mir trotz vieler darauf verwendeter Mühe im regelmäßigen Gange der Entwicklung der Blüthen nirgends gelingen. Ein Präparat, wie es Eichler<sup>1)</sup> auf Tab. VI, Fig. 6 abbildet, sah ich nur in den weiter unten zu besprechenden Fällen, sonst niemals, und zwar am häufigsten an *Lepidium*-Arten. Aus dieser Art der Anheftung der vier langen Staubgefäße geht zunächst zweierlei hervor. Einmal können die so entstandenen Protuberanzen den Petalis nicht genau antepontirt sein, zweitens wird der Winkel den jedes dieser Stamina mit dem ihm zunächst liegenden Petalum bildet, dort größer sein, wo jene oben erörterte Querstreckung des Blüthenbodens vorausging, verhältnißmäßig kleiner in jenen Fällen, wo die quadratische Form erhalten blieb. Aus der Vergleichung der Figuren 16 und 19 ergibt sich die thatsächliche Begründung des Behaupteten. — Genau den Petalis antepontirt sind die langen Staubgefäße nach übereinstimmenden Beobachtungen von Eichler und mir in keinem Falle, weder in der Jugend noch in den späteren Stadien; allerdings findet man manehmal einen wenig beträchtlichen Divergenzwinkel. Ihr Auseinanderrücken in der ersten Zeit gemäß der Angabe Eichler's konnte ich nirgends verfolgen; sie füllen mehr und mehr den ihnen zu Gebote stehenden Raum aus,

---

1) l. c.

wodurch sie nicht selten an den zugekehrten Seiten in nähere (Fig. 10), zuweilen selbst bis zur Verwachsung, innige Berührung treten; ihre wahren Insertionspunkte aber bleiben auch in der entwickelten Blüthe regelmäßig in derselben relativen Lage, welche sie bei ihrer Anlage eingenommen hatten. Unwesentliche Verschiebungen, die ihren Grund lediglich in den Wachstumsverhältnissen des Trägers derselben, des Receptaculums haben, kommen wohl vor. Es gibt aber ganz allgemein eine Zeit und zwar unmittelbar nach der Bildung dieser vier Höcker, wo ihr Breitenwachsthum nach beiden Seiten hin extensiver ist als die Dehnung des Blütenbodens und auch größer als das Wachsthum des seitlichen Paares; dadurch wird schon vor der Anlage der Carpelle ein Zustand herbeigeführt, wo die sechs Stamina zu gleichen Theilen die Periferie des Blütenbodens umgeben, ungefähr wie in der Fig. 10. Die Petala werden dabei häufig ganz bedeckt, was allerdings bei transversal gestrecktem Blütenboden nicht vollständig geschieht.

Nun entsteht die Frage: Welcher Zusammenhang ergibt sich zwischen den im obigen dargelegten Beobachtungen und den herrschenden theoretischen Anschauungen über die Cruciferenblüthe, insbesondere welche Beziehungen haben sie zu der Abort- und Spaltungstheorie? Vor allem muß man sich vergegenwärtigen, daß man seit mehreren Decennien die Anordnung der Bestandtheile jeder Blüthe vorzugsweise mit Rücksicht auf das Gesetz der Blattstellung zu betrachten pflegt; wo diese Einordnung, wie in vielen Fällen, nicht auf der Hand liegt, wird das Thatsächliche in einer Weise ergänzt und zurechtgelegt, daß das entworfene Blüthenschema endlich in den Rahmen des Blattstellungsgesetzes hineinpaßt. Es wäre vielleicht nicht unzeitgemäß, die Frage aufzuwerfen, ob wir denn wirklich die volle Gewißheit darüber haben, daß wir uns dabei auf ein allgemein giltiges Princip der Morphologie stützen. — Abgesehen von dieser Frage, auf die ich hier nicht weiter eingehe, ist sowohl die Aborttheorie, wie die Chorise, factisch eine Hypothese, wie solcher die Unantastbarkeit der Blattspirale eine ziemliche Anzahl erzeugt hat. Ich will mit Rücksicht auf den vorliegenden Gegenstand zunächst bei der ersteren verweilen.

Die Aborttheorie verlangt in dem äußeren Staubgefäßwirtel noch zwei mediane Stamina. Die Mehrzahl der beschreibenden Botaniker bekennt sich zu dieser Anschauung und nimmt in der Cruci-

ferenblüthe zwei solche Staubblätter an, ohne einen thatsächlichen Grund dafür zu haben, indem gar keine verbürgten Beobachtungen darüber bestehen, daß bei irgend einer Form dieser Familie im äußeren Staminalkreise mediane Glieder sich anlegen. Es ist nichts Ungereimtes, das Fehlschlagen bei Organen zu vertheidigen, die innerhalb eines gegebenen Verwandtschaftskreises bald fehlen, bald ganz, bald andeutungsweise vorhanden sind, wie man es etwa von den Deck- und Vorblättern der Cruciferen aussprechen darf; eine Theorie aber, die dort Organe verlangt, wo die Natur niemals welche hinsetzen will, mag man noch so viele im Bau gleichartige Formen zu diesem Zwecke beobachten, scheint mir doch dem reellen Boden entrückt zu sein und mit dem Wesen einer Erfahrungswissenschaft nicht vollends zu harmoniren. Es kann nicht gestattet werden, bloß auf Grund der Analogie, hergeholt aus dem Gebiete mehr oder weniger differenter Formenkreise, Schlüsse zu ziehen. So lange wir für die Ursachen, welche die appendiculären Organe sehr häufig in einer Spirale mit bestimmten Divergenzwinkeln an der Axe auftreten lassen, nur hypothetische Ausdrücke haben, sollte nach streng wissenschaftlicher Methode jeder gegen die Subordination sich sträubende Fall ein Stückchen Vertrauen in die Richtigkeit dieser hypothetischen Vorstellungen untergraben; ein Zweifel über die allgemeine Zulässigkeit einer Anschauung, die den bekannten Thatsachen vielfach sich nicht accomodirt, erscheint daher wissenschaftlich berechtigt. — In Wahrheit sind es nur fingirte Thatsachen, welche die Aborttheorie stützen sollen. Daß zuweilen, wie namentlich bei *Lepidium*-Arten, statt der vier langen Staubgefäße auf einer oder der anderen Seite nur Eines oder auf jeder Seite Eines steht, gehört gar nicht hieher, weil die Entwicklungsgeschichte mit Bestimmtheit nachweist, daß das einfache mediane Stamen, respective die beiden medianen Stamina höher eingelenkt sind und später entstehen, als die seitlichen (Fig. 20 oder 14), daß sie also dem äußeren Wirtel nicht angehören. An einer Monstrosität von *Bunias orientalis*, die im botanischen Garten zu Halle wuchs und vergrünte Blüten trug, habe ich unter anderen Blüten auch mehrere solche gefunden, die nur vier Staubgefäße entwickelten; immer standen die zwei seitlichen tiefer, als die zwei medianen. Solche Cruciferenblüthen, die gar keine seitlichen und nur zwei median gestellte Staubgefäße tragen, können hier aus der Betrachtung ganz aus-

geschlossen werden, da sich nicht entscheiden läßt, ob sie der Anlage nach dem äußeren oder inneren Wirtel beizuzählen wären. Ein weiteres Factum, was diese Theorie verlangt, daß die langen Staubgefäße den Blumenblättern antepouirt seien, existirt gleichfalls nicht. Mir ist nicht ein einziger Fall vorgekommen, wo die inneren Stamina bei ihrer Anlage wirklich diese Stellung gehabt hätten. Chatin's<sup>1)</sup> Beobachtungen in diesem Punkte muß ich bestimmt als ungenau ansehen. Das Vorkommen von acht Staubgefäßen wäre allerdings ein sehr wichtiges Factum zu Gunsten der Theorie, leider aber muß man vorläufig gegen die wenigen derartigen Angaben, da sie innerhalb der Cruciferen nicht die gewünschte Bestätigung erfahren haben, mißtrauisch sein; ich war nicht so glücklich, Presl's<sup>2)</sup> Angabe bei *Cheiranthus Cheiri* wieder zu finden, obschon ich mehr als 100 Blüthen theils in jungen, theils in vorgerückten Stadien genau angesehen habe. Die Richtigkeit seiner Beobachtung zugegeben, läßt sich doch auf einen so seltenen, vereinzeltten Fall nach den Grundsätzen der Induction keine Theorie stützen. — Ich kann mich demnach weder vom Standpunkt der Thatsachen, noch von dem der wissenschaftlichen Methode der Aborttheorie zuneigen und zwei alternirende Staubblattwirtel mit je vier Gliedern bei den Cruciferen nicht annehmen.

Ich komme zur Spaltungstheorie. Für diese haben Payer und Eichler eine entwicklungsgeschichtliche Begründung gesucht und es unterliegt keinem Zweifel, dass sie vor der vorigen den Vorzug der größeren Natürlichkeit und Einfachheit besitzt, indem sie die regelmäßigen, wie die abnormen Fälle, wie sie im Androecium der Cruciferen auftreten, viel ungezwungener unter das allgemeine Princip des Blattstellungsgesetzes einreicht. Sollte ihr jedoch ein größerer Werth als der einer Hilfsvorstellung beigelegt werden, so muß sie im Bereich der Formen der Cruciferenblüthe als ersichtliche Thatsache und zwar nicht in Einem von etwa 300—400 beobachteten Fällen, der aus andern Gründen vielleicht nicht einmal verläßlich ist, sondern als Regel sich constatiren lassen; mit andern Worten, die gemeinsame Grundlage, aus der später je ein paar der langen Staubgefäße hervorgeht, muß zu irgend einer Zeit und bei

1) Sur l'androcée des Crucifères. Bull. de la Soc. bot. de France, t. VIII. 1861.

2) Flora 1838.

Anwendung passender optischer Hilfsmittel — eine zweckmäßige Präparation vorausgesetzt — in die Anschauung treten. Dies ist nach meinen Erfahrungen leider nicht der Fall. Fälle, wie sie die Figuren 14 und 20 von *Lepidium*blüthen darstellen, habe ich bei dieser Gattung öfters beobachtet und zwar auch in Zuständen, die jünger waren, wie die abgebildeten; ihnen gegenüber wäre mir völlig unbegreiflich, warum mir das Zwischenstadium, welches auf jeder Seite nur eine einfache mediane Staminalanlage zeigt, sollte entgangen sein, wenn es wirklich allgemeiner verbreitet ist, ja um so unbegreiflicher, als mir der allerjüngste Entwicklungszustand seitlicher Staubgefäße in Fig. 17 doch offenbar wurde. Dagegen besitze ich eine ziemlich große Anzahl von Präparaten verschiedener Genera, welche die Existenz jener zwei medianen Höcker, wie sie von Payer erwähnt und von Eichler abgebildet werden, entschieden läugnen lassen. Ganz besonders schön und deutlich ist in dieser Hinsicht der in Fig. 15 und 16 von *Erysimum Perofskianum* abgebildete Fall, wo die vierseitige Gestalt des Vegetationskegels schon viel früher erscheint, bevor er noch die Fläche des Blütenbodens auszufüllen vermag. Eine Zeit der überwiegenden Gewebsproduction in der Richtung des medianen Durchmessers oder der Differenzirung eines peripherischen Organs an den Enden dieses Durchmessers gibt es da gewiß nicht. (Es sei erwähnt, daß die besagten zwei Abbildungen einen Fall darstellen, wo die langen Staubgefäße zur Zeit ihrer Anlage den Kronenblättern näher gerückt sind, als bei irgend einer andern von mir untersuchten Art). Die Entstehung der langen Stamina bei *Hesperis matronalis* (Fig. 9 und 13), *Erys. canescens* Roth (Fig. 8, 11 und 12) und *Lepidium latifolium* (Fig. 17, 18 und 19), denen sich die anderer Genera anschließen, liefern weitere Belege dafür, daß der Blütenboden im Querschnitte des inneren Staubblattwirtels ohne eine ovale Zwischenform in die eines Quadrates (Fig. 9) oder eines etwas ausgezogenen Rechteckes (Fig. 18) übergeht. Ein mit der Dichotomie mancher Stengelorgane vergleichbarer Fall liegt also hier nicht vor, wornach aus einem einfachen Vegetationspunkte zwei allmählig auseinanderrückende entstünden, vielmehr hebt die Bildung der vier Stamina an jeder Seite aus zwei schon ursprünglich getrennten Vegetationspunkten an. In diesem Verhältnisse aber erblicke ich das einzig maßgebende Moment für oder gegen die Spaltungstheorie. Meinen Beobachtungen gemäß muß

ich mich denn, ebenso wie Chatin und Andere gegen diese Theorie erklären. Da ich aber keine Veranlassung habe, die Genauigkeit und Gewissenhaftigkeit eines Beobachters, wie Eichler, anzuzweifeln, so wird mir dessen Fig. 6, Tab. VI nur dadurch erklärlich, daß ich sie auf einen Ausnahmefall, nämlich auf jenen beziehe, der meinen Figuren 14 und 20 von *Lepidium* nach beiden Seiten entspricht, in welchem also nur zwei mediane Staubgefäße angelegt wurden. Das aber muß ich in Abrede stellen, daß durch die erwähnte Fig. 6 ein normaler Fall sich ausspricht.

Alle andern Gründe Eichler's für die Spaltungstheorie beruhen auf mehr oder minder glücklich gewählten Analogien und besitzen demnach nur einen secundären Werth. Für eine solche minder stichhältige sehe ich die paarweise Verwachsung der langen Stamina an der Basis an, wie sie Eichler in Fig. 10 von *Nasturt. amphibium* abbildet. Wer an dem Vorkommen einer gemeinschaftlichen Grundlage für je zwei lange Stamina zweifelt, wird hierin viel lieber die in hundert und abermals hundert Fällen beobachtete Erscheinung erblicken, daß ursprünglich getrennte Blattorgane mehr oder weniger verschmelzen. Die gedrehten, gefingerten und fußspaltigen Blätter, so wie die mehr als sechsblättrigen Quirle der Stellaten, entstehen durch Prozesse, die morphologisch, wie ich glaube, vom *Dédoublement* wesentlich verschieden sind. Bekanntlich hat jedes getheilte Blatt eine einfache, mehr oder weniger entwickelte Blattanlage, die an der Spitze sich verlängernd, rechts und links Serraturen successive hervorschiebt, welche später zu Blattgliedern auswachsen. Analoge Fälle sind auch bei Staubblättern nichts seltenes. Man muß also hier von einer größeren oder geringeren Anzahl von nach einander auftretenden Vegetationspunkten, die die Thätigkeit des ursprünglichen nicht aufheben, sprechen. Stipularbildungen sind Auswachsungen einzelner Stellen der Blattbasis, des Phyllostroms, in der Art, daß in der Regel zu beiden Seiten der Lamina ein, ausnahmsweise mehrere secundäre Vegetationspunkte an ihr thätig werden; von der hier in Rede stehenden Spaltung kommt dabei nichts vor. So viel mir bekannt, entspricht dem besagten *Dédoublement* nur jene Theilung eines Vegetationspunktes, welche bei der wahren Dichotomie der Stengelorgane statt hat. Eine auf gleiche Weise erfolgende Spaltung an Blattorganen wüßte ich nicht zu nennen, abgesehen von

dem obenerwähnten Grunde, der gegen ihr Statthaben spricht. Über die Analogie der Crucifereublüthe mit jener der Capparideen kann ich mich nicht verbreiten, weil ich die Entwicklung der letzteren leider noch nicht studirt habe. Monstrositäten endlich können nur eine untergeordnete Stütze für eine Theorie abgeben, da man in der Regel für ganz heterogene Ansichten daraus Belege abzuleiten vermag. So zeigte mir jene oben erwähnte *Bunnias* unter andern auch polyandrische (7=8 Stamina) Blüten mit spiraler Anordnung, dann solche, wo von den vier längeren Staubgefäßen zwei etwas höher angebracht waren, so daß sie bei einiger seitlichen Divergenz paarweise übereinander standen (Fig. 21) u. s. w.

Daß man auch anderwärts ähnliche Verhältnisse findet, wie sie in den Staubblattwirteln der Cruciferen vorkommen, ohne das *Dédoulement* zu Hülfe ziehen zu können, dafür liefern die *Papaveraeae* ein passendes Beispiel. Auf die vier Petala folgen bei *Glaucium luteum* entweder vier damit alternirende Stamina oder in manchen Fällen Paare von solchen; ganz constant treten nach diesen vier ersten Staubgefäßen zunächst je zwei median gelegene vor den beiden äußeren und dann je zwei solche bei den beiden inneren Petalis auf, während bei *Eschscholtzia* nach der freundlichen Mittheilung des Prof. Hofmeister statt dieser Paare nur einfache Stamina angelegt werden. Die Fälle der Verdoppelung (vielleicht auch Vervielfältigung) der Blattorgane an Stellen, wo in der nächsten Verwandtschaft nur einfache erscheinen, finden sich namentlich im Gebiete der Blütenwirtel mehrfältig. Mir will es vorkommen, daß derartige Erscheinungen der Gesetzmäßigkeit, wie wir sie bei der Differenzirung der Blätter an der Axenspitze beobachten, nicht widersprechen. Bleibe ich beim Falle decussirter Blätter stehen, so setzen sich die Glieder eines Wirtels in der Mitte der von dem zunächst vorausgehenden freigelassenen Peripheriestücke der Axe ein. Hat nun zufällig ein Wirtel — solche Fälle kommen auch am vegetativen Stengel vor, ob nur ausnahmsweise weiß ich nicht — mehr als zwei Glieder, die selbstverständlich simultan angelegt werden, so müssen jene Peripheriestücke in entsprechend kleine Theile getheilt werden. Das dürfte die einzige Bedeutung des *Dédoulements* sein. Das Gesagte soll nur andeutungsweise zeigen, daß die Erscheinungen des *Dédoulements* unter den gleichen Gesichtspunkt gestellt werden können, wie die

Differenzirung der Blätter an der Axenspitze überhaupt, daß hier also kein neues Gesetz vorliegt und keine eigene Erklärungsweise zu suchen ist. Mit der Auffindung der Ursachen für die Art der Blatteinsetzung werden auch die für das *Dédoublement* gegeben sein. Ich werde vielleicht bei einer späteren Gelegenheit auf dieses Thema weiter eingehen, hier habe ich nur die Absicht, auf den Zusammenhang von zwei Erscheinungsgruppen, die man trennen zu wollen scheint, hinzuweisen.

Bezüglich der Anlage der Carpelle weiß ich den Beobachtungen Eichler's nichts hinzuzufügen. Auf die weitere Entwicklung des Pistills und der Frucht erstrecken sich meine bisherigen Beobachtungen nicht.

Schließlich sei mir noch gestattet, den Herren Professoren De Bary in Halle und Hofmeister in Heidelberg für die Einführung in die Untersuchung des Gegenstandes und für ihren freundlichen Rath bei der Fortsetzung derselben meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Das Schema der Cruciferenblüthe wäre dem Gesagten gemäß folgendes:

1. Vier Kelchblätter in zwei zweigliedrigen Wirteln;
2. Vier Kronblätter, mit den Kelchblättern alternirend, einen Wirtel bildend;
3. Ein äußerer (tieferer) zweigliedriger Staubblattwirtel, den seitlichen Sepalis anteponirt;
4. Ein innerer (höherer) viergliedriger Staubblattwirtel, den Kronblättern nicht anteponirt, sondern mehr oder weniger gegen die Mediane hin abweichend;
5. Ein zweigliedriger dem äußeren Staubblattwirtel anteponirter Fruchtblattwirtel.

## Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch die Inflorescenz von *Erysimum canescens* Roth. 1, 2 Blüten mit dem Deckblatte *a*, dem vorderen Kelehlblatte *sa* und dem hinteren *sp*, *r* Axenspitze.
- „ 2. 3 eine entwickeltere Blüthe mit dem vorderen kleineren (*s. a*), dem hinteren größeren (*s. p*) und dem seitlichen Kelehlblatte (*s. l*), *a* Deckblatt, *b* eine noch ganz junge Blüthenknospe. Der Längsschnitt stammt von derselben Pflanzenart ab, wie Fig. 1.
- „ 3. Medianer Längsschnitt von *Erysimum canescens* mit zwei ganz jungen Blüten *b*, um die Deckblattanlage *a* noch vor der Bildung der Kelehlblätter zu zeigen.
- „ 4. Querschnitt durch die Inflorescenz von *Raphanus Raphanistrum*. *a, b, c, d, e* die fünf jüngsten Blüten, *a* hat bereits alle 4 Kelehlblätter, *f* bedeutet überall die Vorblätter.
- „ 5. Die gleiche Ansicht der Inflorescenz von *Erysim. canescens*; *a—d* Blüten, *a* bereits mit Kelehlblättern, *b* und *c* haben die Dreieckform, welche sie dem äußeren Deckblattwulste verdanken; *d* zeigt diese Form noch nicht.
- „ 6. Eine junge Blüthe von *Erysim. Perofskianum* von oben; *s. a* vorderes Kelehlblatt, *s. p* hinteres, *a* das auffallend große Deckblatt.
- „ 7, 8, 10, 11, 12. Entwicklung einer Blüthe von *Erysimum canescens*, überall bedeutet *p* Kronblatt, *sp. a* vorderes, *sp. p* hinteres Kelehlblatt, *st. l* seitliches Staubgefäß, *st. m* ein langes Staubgefäß.
- Die angeführte Bedeutung haben auch die Buchstaben der folgenden Figuren:
- „ 9, und 13. Entwicklung der Stamina von *Hesperis matronalis*.
- „ 14. Blüthe von *Lepidium sativum*; auf einer Seite nur ein mittleres Stamen, *st. m*.
- „ 15 und 16. Entwicklung der Stamina von *Erysimum Perofskianum*.
- „ 17, 18 und 19. Entwicklung der Blüthe von *Lepidium latifolium*.
- „ 20. Eine andere Blüthe derselben Art, mit nur Einem medianen Stamen auf der einen Seite.
- „ 21. Unregelmäßige Anordnung der Stamina an einer Monstrosität von *Bunias orientalis*.

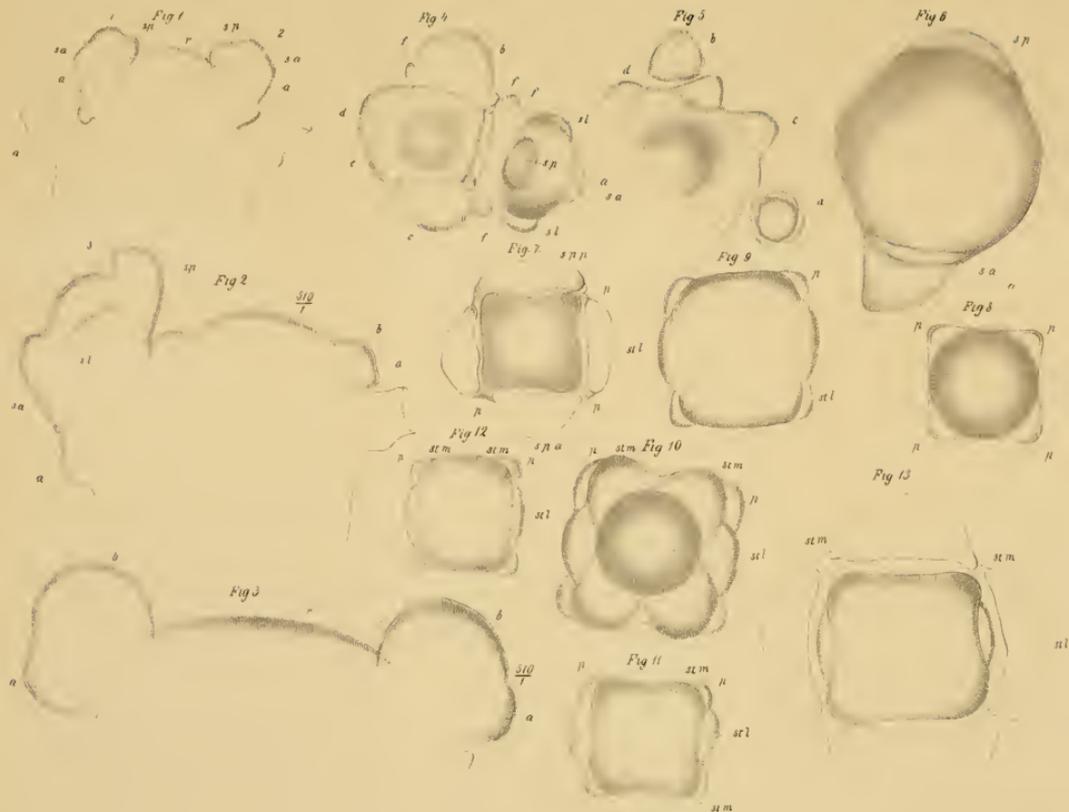




Fig 14.



Fig 15.



Fig 18.

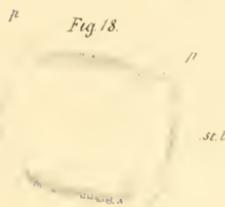


Fig 16.

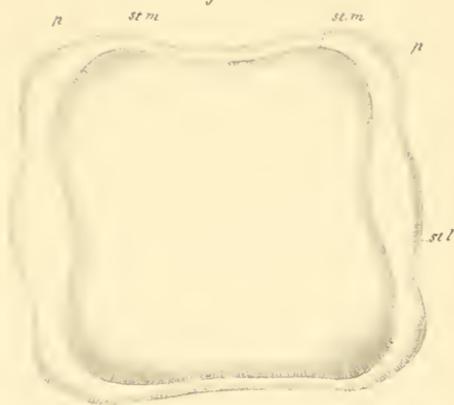


Fig 19.



Fig 20.



Fig 17.

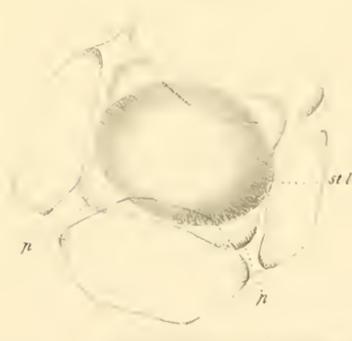


Fig 21.



# 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: 1868

Band/Volume: [58](#)

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

Artikel/Article: [Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferen-  
Blüthe. 211-226](#)