

4833

ABHANDLUNGEN  
DER  
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.  
BAND VIII, HEFT 2.

(HERAUSGEGEBEN MIT UNTERSTÜTZUNG DES K. K. MINISTERIUMS FÜR KULTUS UND UNTERRICHT.)

---

DAS  
LAUBBLATT DER RANUNCULACEEN.

EINE ORGANGESCHICHTLICHE STUDIE

VON

**RUDOLF SCHRÖDINGER.**

MIT 10 TAFELN UND 24 TEXTABBILDUNGEN.

EINGELANGT AM 1. JUNI 1914. — AUSGEGEBEN AM 30. AUGUST 1914.

---

WIEN, 1914.

VERLAG DER K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT.

Die vorliegende Studie versucht es, im Rahmen einer einzelnen, aber an Laubblattformen reichen Familie Einblick zu gewinnen in die genetischen Beziehungen, die zwischen den verschiedenen Blattformen bestehen. Ich habe es streng vermieden, Vorkommnisse aus anderen Familien zur Beweisführung mit heranzuziehen. Nur im einführenden Abschnitt habe ich Beispiele aus fremden Formenkreisen benützt, um die Probleme zu exponieren, die zur Sprache kommen sollen. Durch die strenge Begrenzung auf eine einzige Familie wollte ich der Gefahr entgehen, durch Konvergenzen getäuscht zu werden. Selbstverständlich können unter diesen Umständen die erzielten Ergebnisse zunächst nur Geltung beanspruchen für die Laubblattformen der untersuchten Familie. Inwieweit ihnen prinzipielle Bedeutung zukommt, ist eine spätere Sorge.

Wenn ich des weitern die Untersuchung streng eingeschränkt habe auf das typische Laubblatt der Arten, dürfte das die Zustimmung aller derer finden, die Goebels<sup>1)</sup> grundlegende Darstellung der Hoch- und Niederblattmetamorphose in ihrem vollen Werte würdigen.

Die in manchen neueren Schriften einreißende Sitte, im morphologischen Vergleich die Blätter der vegetativen und die der floralen Region der Sprosse promiscue zu behandeln, dürfte nur geeignet sein, die Tatsachenbestände zu verschleiern und unsere morphologischen Vorstellungen zu verwirren. Ich werde — sehr gegen meinen Willen — des öfteren gezwungen sein, auf Fälle hinzuweisen, die das bestätigen.

Das Hauptaugenmerk der Darstellung ist nur auf die Entwicklung jener Laubblattmerkmale gerichtet, die ich auf Grund meiner Untersuchungen für Organisationsmerkmale halten muß. Der Entstehung von Anpassungsmerkmalen nachzugehen, liegt nicht im Plane der Arbeit. Darum bleiben auch die Wasserblätter vieler Ranunkeln ganz außer Spiel.

Eines kurzen Wortes der Erläuterung bedürfen die vielfach beigegebenen Zeichnungen von Querschnittserien. Um reiches Vergleichsmaterial zu bringen, das zeigen kann, wie gleitend die Formübergänge sind, mußte ich meist zu einem kleinen Maßstab greifen und darum schematisieren. Es

---

<sup>1)</sup> Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitschr., 1880.

galt vor allem, das darzustellen, worauf es ankam: Anordnung und Orientierung der Strangspuren. Darum ist bei der einzelnen Strangspur meist nur der Gegensatz von Xylem und Phloëm zum Ausdruck gebracht.

\* \* \*

Ehevor ich meine eigene Darstellung beginne, möchte ich auf die Verdienste einiger älterer Arbeiten hinweisen, die für die organgeschichtliche Erforschung der Ranunculaceenblätter ein breites und wertvolles Fundament geschaffen haben.

Das gilt in erster Linie von Goffarts vorzüglichen und grundlegenden Untersuchungen über die anatomischen Merkmale der Ranunculaceenblätter, denen ich selbst viel Anregung und Belehrung verdanke. In dieser Arbeit findet man auch Auskunft über die intimere Struktur der meisten bei mir nur in schematisiertem Gewande auftretenden Strangspuren.

Stereckx verdanken wir eine Reihe von Untersuchungen über die Keimpflanzen der Ranunculaceen, welche den Bau der Primärblätter eingehend berücksichtigt.

Bei G. Bitter finden wir eine umfassende vergleichende Studie über die bei Ranunculaceen vorkommenden Spreitenformen und über ihre Verteilung auf die einzelnen Sippen. Dort wird man auf viele Vorkommnisse aufmerksam werden, auf die ich nicht zu sprechen komme, teils weil sie sporadische Vorkommnisse darstellen, die mit dem großen Hauptgang der Entwicklung nichts zu tun haben, teils weil sie unter Umständen auftreten, die es außer Zweifel setzen, daß die Formausbildung ökologisch beeinflusst war.

Wenn ich zum Schlusse auch meine eigene ältere Ranunculaceenstudie erwähne, so geschieht es deshalb, weil es im Verlauf der Beweisführung wiederholt eine Rolle spielt, daß *Delphinium* und *Consolida* als streng getrennte Gattungen, die *Nigellinen* aber und die *Delphiniinen* als nah verwandte Gattungssippen behandelt werden. In jener älteren Arbeit findet man die induktive Begründung für diese Auffassung.

\* \* \*

J. Goffart, Recherches sur l'Anatomie des Feuilles dans les Rénonculacées. (Arch. de l'Inst. de Bot. de l'Univ. de Liège, III, 1902.)

R. Stereckx, Recherches anatomiques sur l'Embryon et les plantules des Rénonculacées. (Mém. de la Soc. royale des Sc. de Liège. 3<sup>me</sup> serie, t. II, 1899.)

G. Bitter, Vergleichende morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. (Flora, LXXXIII, 1897.)

R. Schrödinger, Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen. (Abh. der k. k. zool.-bot. Gesellsch. Wien, IV, Heft 3.) Jena 1909.

## Inhaltsübersicht.

---

	Tafel	pag.
I. Ochreen und zyklische Spreiten.		
a) Einführung . . . . .		7
b) <i>Caltha</i> . . . . .	I	12
c) <i>Trollius</i> . . . . .	II	15
d) Andere Gattungen . . . . .		18
II. Die Blattstiele und ihr Einfluß auf die Formentwicklung von Scheiden und Spreiten.		
a) Struktur der Blattstiele . . . . .		19
b) Entstehung unifazialer Blattstiele . . . . .		23
c) Zyklische Spreiten und Scheiden . . . . .	III	26
d) Weiterentwicklung der unifazialen Blattstiele . . . . .	IV—V	30
e) Sekundäre Abflachungen und ihre Folgen . . . . .	IV—V	33
III. Flächengliederung der Spreiten.		
a) Einführung . . . . .		41
b) Polakrone Spreitenanlagen . . . . .	VI	42
c) Triakrone Spreitenanlagen . . . . .	VI	46
d) Heterakrone Spreitenanlagen . . . . .	VI	47
e) Monakrone Spreitenanlagen und die Entstehung monokotylicher Blatttypen . . . . .		49
IV. Das Laubblatt der Calthen der südlichen Hemisphäre.		
a) Australische Arten . . . . .	VII	55
b) Andin-antarktische Arten . . . . .		58
1. <i>Caltha sagittata</i> und <i>andicola</i> . . . . .	VIII	58
2. <i>Caltha dionaeifolia</i> . . . . .	IX	59
3. <i>Caltha appendiculata</i> . . . . .	X	61
V. Ergebnisse . . . . .		63

---

## I. Ochreen und zyklische Spreiten.

### a) Einführung.

Seit Eichler seine mit Recht hochgehaltene Dissertation über die Entwicklungsgeschichte des Blattes niedergeschrieben hat, hat die Morphologie des Dikotylenblattes nach vielen Richtungen hin große und wichtige Fortschritte gemacht. In einem Punkte aber steht sie noch immer dort, wo der jugendliche Eichler sie gelassen hat. Sie nimmt es noch immer als eine gewährleistetete Tatsache hin, daß an allen Blattstielen der Dikotylen der Gegensatz zwischen morphologischer Ober- und Unterseite noch immer in seiner primären Form erhalten ist, daß also Spreiten und Scheiden — primär — sich nur in der Transversalebene des Blattes entwickeln könnten.

Schon Eichler war es aufgefallen, daß es zwei Bildungen gibt, die mit dieser Auffassung nicht ohneweiters in Einklang zu bringen sind: die Ochreen und die zyklischen Spreiten.

Als Ochreen bezeichnen wir Scheiden dann, wenn sie röhrig wachsen und mit dem obern Teil ihrer Röhre (d. h. mit der eigentlichen Ochreatute) die Blattstielbasis auf ihrer adaxialen Seite frei überragen. Daß diese Ochreatuten sich nicht rein in der Transversalebene des Blattes entwickeln, ist klar. Schon seit den Tagen De Candolles homologisieren wir sie mit zwei Stipeln, die zu einer Röhre miteinander verwachsen sind. Das können aber nur Stipeln ganz bestimmter Form.

[Abb. 1 und 2, Fig. A—H.] Wenn wir uns auf jene Stipeln beschränken, deren Blattständigkeit über jeden Zweifel erhaben ist,<sup>1)</sup> dann können wir zwei Haupttypen von Stipularbildungen unterscheiden, die ich als laterale und ventrale Stipularbildungen bezeichnen will.

Bei lateraler Stipelbildung laufen die blattseitigen Ränder der beiden Stipeln eines Blattes seitlich und durch die ganze Breite der Blattstiel-

---

<sup>1)</sup> Obwohl kaum ein Zweifel darüber bestehen kann, daß alle Stipularbildungen ausnahmslos als Anhangsgebilde der Blätter entstanden sind, gibt es doch eine ganz stattliche Zahl von Stipeln, deren Blattständigkeit heute nicht mehr deutlich nachweisbar ist. Wir brauchen aber auf solche Stipeln hier keine Rücksicht zu nehmen. Sie kommen bei Ranunculaceen nicht vor, und bei allen Ochreatuten, die bei Dikotylen auftreten, läßt sich die Blattständigkeit ontogenetisch mit voller Sicherheit nachweisen.

basis voneinander getrennt an den Blattstiel an (Fig. A). Solche Stipeln können miteinander überhaupt nicht zu einer Röhre verwachsen und dürfen zu Ochreatuten direkt nicht in Beziehung gesetzt werden.

Von diesen lateralen Stipeln unterscheiden sich die ventralen dadurch, daß die blattseitigen Ränder der beiden Stipeln eines Blattes mitten

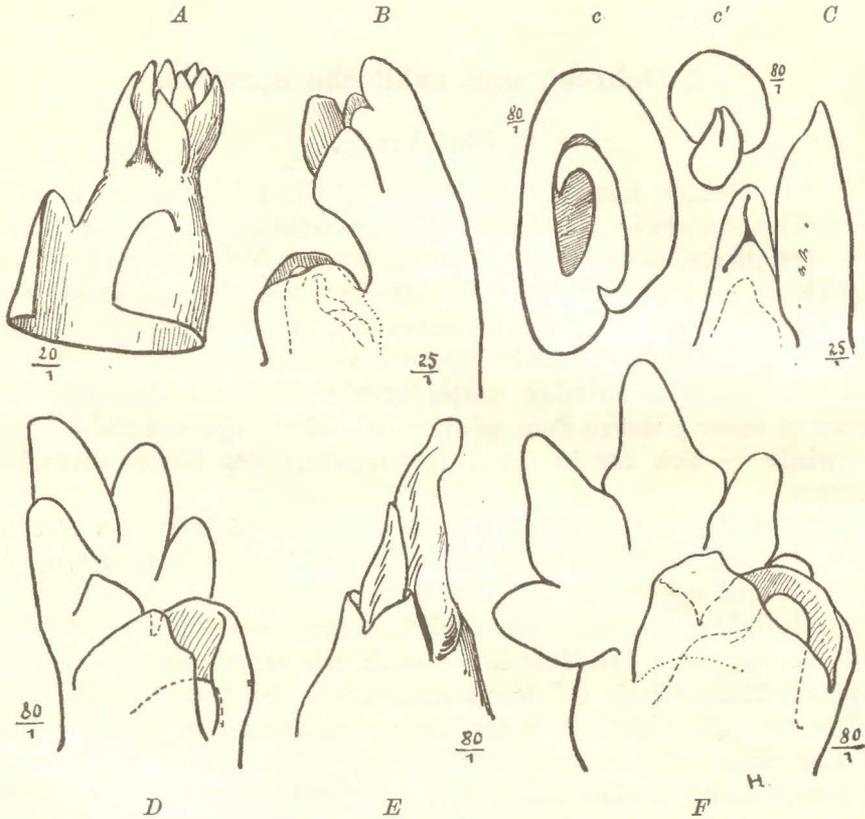


Abb. 1. Laterale und ventrale Stipularbildungen bei Dikotylen. I.

A–F junge Laubblätter von A *Mahonia aquifolium* (laterale Stipeln), B *Epimedium pinnatum* (paarige Ventralstipeln), C *Ficus elastica* (antiligular kongenitale Ventralstipeln), D *Melianthus maior* (ligular kongenitale Ventralstipeln), E *Polygonum virginianum* (röhrig kongenitale Ventralstipeln = Ochreatuten), F *Platanus occidentalis* (gleichfalls Ochreatuten). — c, c' Querschnitte durch die Antiligularstipeln von *Ficus elastica* (erwachsenes Blatt!), c durch die untere, c' durch die obere Region.

(Vgl. auch Abb. 2.)

auf der ventralen (adaxialen) Seite der Blattstielbasis in einem und demselben Punkte zusammenlaufen (Fig. B, G). Sie sind bei *Artocarpeen*, *Berberideen*, *Magnoliaceen*, *Geraniaceen*, *Violaceen*, *Begoniaceen*, *Umbelliferen* etc. eine häufige Erscheinung. Solchen ventralen Stipeln steht natürlich nicht das geringste Hindernis im Wege, auf der dem Blatt zugewandten Seite miteinander kongenital zu werden (ligulare Vereintwüchsigkeit). Die beiden Stipeln erscheinen dann zu einer Ligula miteinander ver-

schmolzen. Solche „Ligularstipeln“<sup>1)</sup> finden wir bei *Melianthus major* (Fig. D), *Bergenia ornata* (Fig. H) u. v. a.

Eine andere Form der Vereintwüchsigkeit, die lateralen und ventralen Stipeln zugänglich ist, wenn sie an achsenumfassenden Scheiden sitzen, ist die „antiligulare“ Vereintwüchsigkeit, bei der die Stipeln auf der dem Blatt gegenüberliegenden Seite der Achse miteinander kongenital werden. Ein Beispiel für ventrale und dabei antiligular kongenitale Stipeln bietet *Ficus elastica* (Fig. C).

Wachsen die beiden Ventralstipeln eines Blattes ligular und antiligular kongenital, dann entsteht das, was wir Ochreate zu nennen gewohnt sind. Solche Ochreate finden wir an den Blättern der *Polygonaceen* (Fig. E) und *Platanaceen* (Fig. F) und, wie wir bald sehen werden, auch an den Blättern von *Caltha* und *Trollius*. Was sonst noch — bei Dikotylen — als Ochreate bezeichnet worden ist, verdient diesen Namen nicht.<sup>2)</sup>

Ochreen sind also zunächst nichts anderes als eine Sonderform der ventralen Stipelbildung, die dann zustande kommt, wenn die beiden ventralen Stipeln eines Blattes röhrig kongenital wachsen.

Eine andere Frage ist die, wie wir die ventralen Stipeln selbst auffassen sollen. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß Stipeln ontogenetisch dadurch entstehen, daß an einer Scheide (oder wenn man will, an einem Blattgrund) die seitlichen Säume rascher wachsen als der mittlere Teil, der sich oberwärts in den Blattstiel fortsetzt. Dadurch erhalten die Scheidensäume frei aufragende Flächenzuwächse, die wir eben „Stipeln“ nennen. Fürs erste ist nicht gut einzusehen, wie auf diesem Wege ventrale Stipeln entstehen sollen. Eichler nahm in der Tat an, daß auf diesem Wege nur laterale Stipeln entstehen könnten und daß diese die Stammform aller Stipularbildungen darstellten. Die Ausbildung von ventralen Stipeln führte Eichler darauf zurück, daß zwischen den Anlaufstellen der beiden Ränder lateraler Stipeln (vgl. Fig. A) auf der Blattoberseite zwei lokale Auswüchse entstünden, von denen der eine sich der rechten, der andere der linken Stipel im Wachstum anschleüße. In diesem Sinne deuten

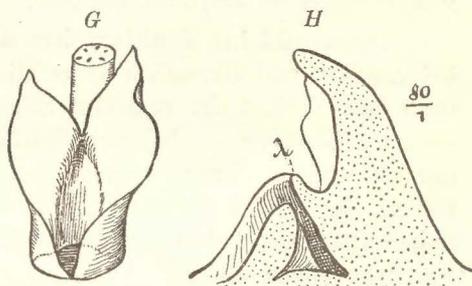


Abb. 2. Laterale und ventrale Stipularbildungen bei Dikotylen. II.

G *Isopyrum thalictroides*, Laubblattscheide mit paarigen Ventralstipeln. H *Bergenia ornata*, junges Laubblatt, median gespalten (Ligularstipeln).

<sup>1)</sup> Der landläufige Ausdruck ist „Axillar“stipeln. Ich halte ihn für unwendbar, weil ja viele dieser Ligularstipeln ähnlich wie die von *Bergenia* an hohen Scheiden sitzen.

<sup>2)</sup> Über die angeblichen Ochreen von *Liriodendron*, *Magnolia* und *Ficus elastica* vergleiche die beiden Anmerkungen am Schlusse dieses Abschnittes.



Ich zweifle nicht, daß diese Auffassung, die unter dem Einfluß hervorragender Morphologen zustande gekommen ist, in vielen Fällen zutrifft, muß aber schon jetzt betonen, daß man bei Ranunculaceen mit dieser Anschauungsweise nicht durchkommt. Hier geht es auch nicht an, zyklische Spreiten und ventrale Stipelbildungen ganz getrennt zu behandeln. Die Fälle sind zu häufig, in welchen beide Bildungen an einem und demselben Blatte auftreten. Wohl die auffälligsten Beispiele bieten die beiden Gattungen *Caltha* und *Trollius*: ihre Spreiten sind zyklisch gebildet und ihre röhbrigen Scheiden laufen nach oben in Ochreatuten aus.

Anmerkung 1. [Abb. 3.] Die Blätter von *Liriodendron* und *Magnolia* sind zwar beliebte Schulbeispiele für Ochreen, besitzen aber keine. *Liriodendron* besitzt — ähnlich wie *Epimedium* (Fig. B) — paarige Ventralstipeln, die unabhängig voneinander wachsen! Die Ränder der beiden Stipeln passen aber genau aufeinander und pressen sich so innig aneinander, daß eine mechanische Naht

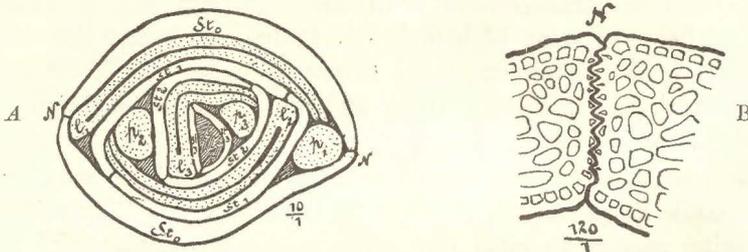


Abb. 3. Pseudoochrea von *Liriodendron tulipifera*.

A Querschnitt durch die Winterknospe. *p* Blattstiele; *l* die konduplikaten Spreiten; *St* die durch mechanische Suturen miteinander verbundenen Ventralstipeln; *St*<sub>0</sub> die zu zwei Knospenschuppen metamorphosierten Stipeln (die zugehörige Spreite ist samt Stil im Herbste abgefallen). B Querschnitt durch eine Stipelsutur.

entsteht. In Querschnitten durch die Winterknospe (Abb. 3 A) findet man leicht die Nähte *N*. Stärkere Vergrößerungen (Fig. B) zeigen die Art der mechanischen Verbindung. Die Epidermen der beiden Stipeln sind miteinander dicht verzahnt und über die ganze Breite des Querschnittes schlängelt sich das Doppelband der beiden Cuticularschichten. Im Frühjahr löst sich die Suture und die beiden Stipeln klappen auseinander. Den gleichen Effekt erreicht man auch mitten im Winter durch einen mäßigen Druck auf die Kuppe der Knospe. Anatomisch liegen die Verhältnisse auch bei den *Magnolia*-Arten ganz ähnlich.

Anmerkung 2. [Abb. 1, Fig. C.] Čelakovský, Über die Homologien des Grasembryos, Bot. Zeitschr. LV, 1897, p. 163, hat die Blätter von *Ficus elastica* in den Ruf gebracht, Ochreen zu besitzen. Mit Unrecht. Typisch für die Gattung *Ficus* sind paarige Ventralstipeln. *Ficus elastica* zeichnet sich wohl vor allen andern Arten dadurch aus, daß seine Ventralstipeln kongenital sind, aber, wie Fig. C zeigt, sind sie nur antiligular kongenital. Die zum Blatt absteigenden Ränder der beiden Stipeln sind voneinander vollkommen frei. Auch zu einer mechanischen Verwachsung, wie wir sie bei *Liriodendron* gesehen haben, kommt es nicht. Die eine Stipel entwickelt sich stets viel kräftiger und überrollt allmählich die kleiner bleibende. Die Querschnitte Fig. *c* und *c'* sind durch den

untern und obern Teil der Stipeln eines erwachsenen Blattes geführt. Wir sehen (Fig. *c*), wie die überrollende Stipel ihren Rand in die Außenfläche der überrollten Stipel fest einpreßt. Die so entstehende Fuge ist außerdem durch Sekret dicht verklebt. Für die rein äußerliche Betrachtung entsteht der Anschein, als bestünde hier eine Sutura. Um die Täuschung vollkommen zu machen, wird diese Scheinochrea zur Zeit des Blattaustriebes abgesprengt wie eine Kalyptra.

Velenowsky, Vergleichende Morphologie, p. 429, berichtet von diesen antiligular kongenitalen Stipeln, daß die „mit dem Rücken dem Blattstiel gegenüberstehen“. Das ist natürlich ein Irrtum. Sie kehren ihre Dorsalseite nach außen und wenden dem Blatte ihre Ventralseite zu.

### b) *Caltha*.

[Taf. I, Fig. *A—G*.] Ich betrachte zunächst die Ontogenie des Laubblattes von *C. palustris*.<sup>1)</sup> So lange die junge Blattanlage noch primordial aus der Achse herausgewölbt wird, stellt sie einen im Grundriß halbmondförmigen Wulst vor, der um den Sproßgipfel immer mehr und mehr herumgreift. Vollständig herausgewölbt, bildet sie einen ringförmig geschlossenen Wulst, welcher dort seine höchste Erhebung hat, wo später das Oberblatt differenziert wird. Damit endet die Primordialphase; das Vorwölben von Zellkomplexen aus der Achse hört auf und die für uns so wichtige morphogenetische Phase beginnt.

Die erste Veränderung der Gestalt, die wahrnehmbar wird, ist die, daß die basale Ringzone, mit welcher die Innenseite des Ringwulstes dem Sproßscheitel anliegt, zu einer Zone gesteigerten Wachstums wird und anfängt, rings um die Kuppe des Sproßscheitels röhrig emporzuwachsen (Fig. *A*).

Damit ist die Entwicklung der Ochrea in Gang gekommen, noch ehevor die Grenze zwischen Ober- und Unterblatt sichtbar geworden ist, und nicht das geringste Anzeichen spricht dafür, daß an dem Aufbau dieser jungen Ochrea zwei heterogene Formelemente teilnahmen.

Etwas später wird die Differenzierung des Oberblattes dadurch eingeleitet, daß der Apikalteil der Ringschuppe sich allmählich hebt und zugleich sich adaxial abflacht. Es entsteht an ihm ein flacher, schief nach oben schauender Boden (*b* in Fig. *B*), dessen Ränder sehr bald anfangen, sich wulstig zu erheben und gegeneinander zu schmiegen (Fig. *C*, *D*). Davon, daß außer diesen beiden marginalen Wülsten noch ein besonderer „Transversalwulst“ entstünde, läßt sich absolut nichts beobachten. Wenn einige Zeit später zwischen Oberblatt und Ochrea der Blattstiel sich differenziert hat (Fig. *E*), ist an der etwa 600  $\mu$  hohen Anlage die Grundgestalt des Blattes in allen ihren wesentlichen Teilen angelegt und die morphogenetische Phase geht über in die ausbauende.

<sup>1)</sup> Als typisches Laubblatt darf bei *Caltha* nur das Rosettenblatt gelten (vgl. Anm. 3 auf der nächsten Seite).

Die Ochrea betätigt, so lange der Knospenzustand herrscht, in allen ihren Teilen andauerndes Höhenwachstum; das Querschnittswachstum aber flaut gegen die Spitze zu bald ab. Die apikale Öffnung erweitert sich nicht mehr (Fig. F) und läßt sich in den späteren Entwicklungsstadien überhaupt nicht mehr nachweisen. Am Ausgang der Knospenzeit ist eine hochscheidige Ochrea entstanden, deren spitz konische und apikal geschlossene Tute die Blattstielbasis hoch überragt (Fig. G).

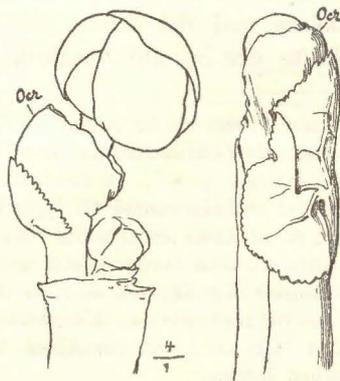
Im Hinblick auf meine späteren Ausführungen ist es mir wichtig, an dieser Stelle schon zu konstatieren, daß alle *Caltha*-Arten hochtutige und apikal geschlossene Ochreen besitzen. Alle widersprechenden Angaben, die in der Literatur vorkommen, beruhen auf Irrtum. *Insbesondere ist es mir wichtig, festzustellen, daß auch C. dionaeifolia und C. appendiculata solche Ochreen besitzen.*

[Taf. I, Fig. K—H.] Für die antarktische *C. dionaeifolia* könnte dies zweifelhaft erscheinen. Hooker<sup>1)</sup> zeichnet das Blatt dieser Art mit einer offenen Scheide, die oben in eine zweilappige Ligula ausläuft. Wildeman gibt ihm zwar eine röhrlige Scheide, zeichnet sie aber als apikal sich weit öffnende Trichter-röhre.<sup>2)</sup> Es handelt sich hier wie dort um irrtümliche Rekonstruktionen schon gesprengter Ochreen. Bei sorgfältiger Behandlung lassen sich aus dem Herbarmaterial auch ganz frühe Jugendzustände frei präparieren. Man gelangt zu Stadien, die sich von dem *C. palustris*-Stadium Fig. B nur dadurch unterscheiden, daß der Apikalteil der jungen Anlage, aus dem sich die Spreite differenziert, steiler aufgerichtet ist ( $F_2$  in Fig. K). Die Ochrea ist schon röhrlig. Im weiteren Verlauf entsteht dadurch ein Unterschied, daß die Ochrea einerseits viel rascher wächst als bei *C. palustris*, andererseits viel länger offen bleibt ( $F_3$  in Fig. J). Schließlich aber wächst sie apikal doch zu und unterscheidet sich am Ausgang der Knospenzeit von der *C. palustris*-Ochrea nur dadurch, daß sie nicht spitzkonisch ist. Das kann sie nicht sein, weil hier die Spreite nicht eingerollte, sondern konduplikative Knospenlage hat. Auch *C. appendiculata* besitzt eine hochtutige und apikal geschlossene Ochrea (vgl. Taf. X, Fig. D). So gestaltete Ochreen müssen bei *Caltha* als generisches Merkmal betrachtet werden.<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Hooker, Flora antarctica, vol. II, t. 84.

<sup>2)</sup> E. de Wildeman, Les Phanérogames des Terres Magellaniques. Tab. XX, Fig. 16—18. Expedition antarctique belge. Resultats du voyage du S. M. Y. „Belgica“. Botanique. Anvers 1895.

<sup>3)</sup> Nochmals erinnere ich daran, daß ich nur von den in der Rosette wachsenden typischen Laubblättern spreche. Die Blätter der floralen Stengel von *C. palustris* und den ihr nahestehenden Arten stehen stets schon unter dem Einfluß der Hochblattmetamorphose. Der Scheidenteil der Ochrea bleibt gestaucht und die Ochreatuten bleiben apikal weit offen. Sie werden durch die allmählich anschwellenden Achselprodukte meist schon lange vor dem Ausstreifen gesprengt und reißen dabei oft rein median auf. Am ausgetriebenen Blatt entsteht leicht der Eindruck, als stünden am Grunde des Blattes zwei freie Nebenblätter. Derartige schon hochblattartig modifizierte Blätter dürfte Velenowsky vor Augen



[Abb. 4, Fig. A—F.] Am Rande der Spreite differenzieren sich am Beginn der ausbauenden Phase beiderseits je drei Stellen gesteigerten Wachstums (Fig. A). Die Spreite wird leicht siebenlappig. Die Lappen entwickeln sich aber nicht weiter, und wenn in der Folge am Rande die zahlreichen Kerbzähne differenziert werden, wird die seichte Lappung des Randes vollkommen verwischt (Fig. B). Mittlerweile hat längst die Ein-

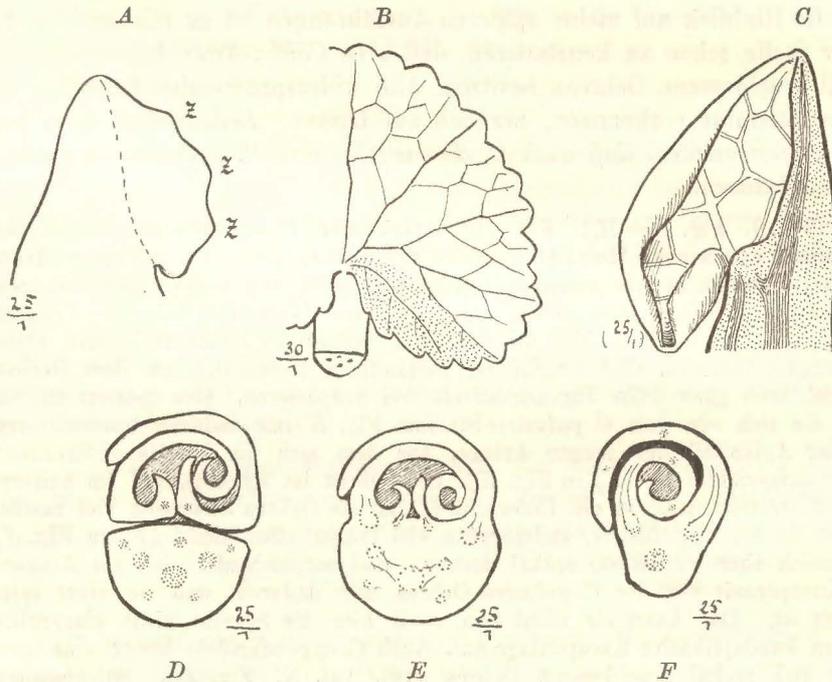


Abb. 4. *Caltha palustris*.

A—C Spreiten während der ausbauenden Phase des Wachstums. D—F Querschnitte durch junge Blätter: D Blattstielende, E Spreitengrund, F Spreite.

rollung der Spreite begonnen. In jeder Hälfte der Spreite rollen sich der äußere und der innere Rand gegeneinander ein (Fig. C) und die eine Hälfte der Spreite überrollt als Ganzes die andere (Fig. D—F). Durch

gehabt haben, als er, gegen Goebel polemisierend, sich darauf berief, daß bei *C. palustris* die Ochreate oft in zwei „freistehende“ Nebenblätter aufgelöst sei (vgl. Morphologie, p. 437). Er behandelt auch bei anderen Gelegenheiten Blätter der floralen Stengel stillschweigend als typische Laubblätter (vgl. meine Schlußnote zu Abschn. II b) und es ist kaum anzunehmen, daß er sich davon überzeugt hätte, ob die Auflösung der Ochrea wirklich ontogenetisch primär war. Er ist ja der Ansicht, „daß die vergleichende Ontogenie alle Angaben über die Entwicklung der Organe in der Jugend ignorieren muß, wenn sie Irrungen und Ungenauigkeiten vermeiden will“ (vgl. Morphologie, p. 14). Ich kann mir nicht gut vorstellen, wie man Irrungen dadurch vermeidet, daß man Tatsachen ignoriert.

die frühe Einrollung wird die Art des morphologischen Zusammenhanges zwischen Spreite und Stiel dem Blicke entzogen. An aufgerollten Spreiten aber (Fig. B) erkennen wir deutlich, daß die Spreiten zyklisch ausgebildet sind: die beiden Seitenränder entspringen nahe nebeneinander auf der abgeflachten Ventralseite des Blattstieles. Die Spreite sitzt mit dem Grund ihrer Fläche dem Gesamtumfang des Blattstielkopfes ringsum auf und die auf der ventralen Seite desselben entspringenden Teile der Spreitenfläche gelangen nur durch Nutation zu absteigendem Wachstum. Die ganze Wuchsweise der Spreite deutet darauf hin, daß wir ein ziemlich sekundäres Gebilde vor uns haben. Nutierendes Wachstum dürfte wohl immer ein sekundäres Phänomen darstellen, und die seichte Lappung, welche in der Ontogenese der Spreiten spät und nur transitorisch auftritt, legt die Vermutung nahe, daß die Spreiten einst tiefer gegliedert waren.

Jedenfalls liegt uns hier ein Fall vor, in welchem eine Spreite zyklisch ausgebildet ist, vollflächlich wächst, aber nicht typisch schildförmig ausgebildet ist. Die heute herrschende Auffassung, daß an Spreiten, welche mit ihrem Grunde den Blattstielkopf zyklisch umfassen, die Schildform nur dann ausbleibe, wenn diese Spreiten sich bis zum Grunde in Segmente auflösen, trifft also — für Ranunculaceen — nicht zu.<sup>1)</sup>

### c) *Trollius*.<sup>2)</sup>

[Taf. II, Fig. A—E.] Die Ochrea von *Trollius* bietet uns nicht viel Neues; sie unterscheidet sich von der *Caltha*-Ochrea nur dadurch, daß ihre Tute in der ausbauenden Phase sehr flau wächst; sie bleibt niedrig und apikal weit offen (Fig. B—E).

In der Spreite von *Trollius* aber lernen wir eine zyklische Spreite kennen, die noch in allen ihren Teilen primitiv aufrecht wächst und eine reguläre Segmentation durchführt. Während bei *Caltha* die Ränder des schief nach oben schauenden Spreitenbodens sich als einheitliche Wülste erheben und sich nur sekundär und transitorisch lappen, erheben sich hier schon sehr frühe aus dem Rande des Spreitenbodens eine ganze Anzahl

<sup>1)</sup> Ich möchte nur flüchtig darauf hinweisen, daß auch die bei *Hydrocotyle* so zahlreich auftretenden rundlich-nierenförmigen Spreiten ziemlich häufig ebenso zyklisch gebildet erscheinen wie die von *C. palustris*. Auch bei den Umbelliferen genügt zyklische Ausbildung und vollflächiges Wachstum nicht, um schildförmige Gestalt der Spreite herbeizuführen.

<sup>2)</sup> Auch bei *Trollius* dürfen nur die Rosettenblätter als typische Laubblätter betrachtet werden. Die stengelständigen Blätter des floralen Triebes — auch die untersten — zeigen schon deutliche Spuren der Hochblattmetamorphose. Ochreatuten treten an ihnen nie auf. Karel Domin's irrthümliche Angabe, daß nur die *Caltha*-Blätter Ochreen besitzen, die von *Trollius* nicht, ist nur darauf zurückzuführen, daß er bei *Trollius* nur Stengelblätter untersucht hat (vgl. Domin, Bull. int. de l'Acad. des sc. de Bohême, 1911, Taf. I, Fig. 11).

von Spitzen, die sich alle zu Segmenten auswachsen. Sie entstehen in basipetaler Folge und wachsen alle aufrecht. Wenn in dieser basipetalen Folge zwei seitliche Segmentpaare (*I, II* in Fig. *B*) angelegt sind, erscheint der Gesamtumfang des Spreitenbodens in der Regel vollkommen erschöpft (Fig. *B*). Die fünf bis dahin differenzierten Segmente formieren bereits einen vollen Umkreis. Trotzdem steht die basipetale Segmentation nicht still, sondern nimmt am Rande der Segmente *II, II'* ihren Fortgang. Die jetzt noch entstehenden Segmente (*III* und *IV* in Abb. 5) nehmen dadurch den Charakter von Segmenten zweiter Ordnung an, dürfen aber morphologisch nicht vermengt werden mit den Sekundärlappen (*1, 2, 3, 4* in Abb. 5), die ihre Entstehung einer sekundären Segmentation verdanken, die an den Primärsegmenten akropetal abläuft. Die primäre Segmentation verläuft

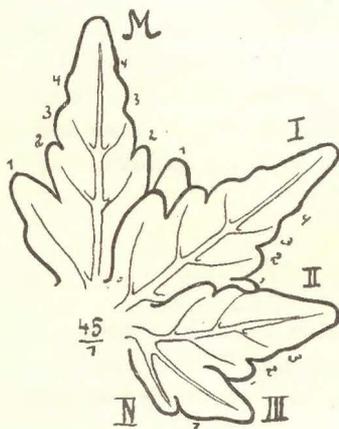


Abb. 5. *Trollius europaeus*.  
Junge Spreite.

*I-IV* primäre basipetale Segmentation, *1-4* sekundäre akropetale Segmentation.

vollkommen stetig. Es tritt wohl, wie wir eben sahen, ein Moment ein, in welchem die Segmentation übergreift auf den Rand der Segmente *II, II'*, die den Umfang des Spreitenbodens erschöpft haben; es kommt aber zu keinem Stadium, in welchem man mit Eichler sagen könnte: Jetzt greift die Segmentation über auf die morphologische Oberseite des Spreitengrundes.

[Taf. II, Fig. *F-J*.] Ein Versuch, den Moment des Übergreifens *a posteriori* darnach festzustellen, welche Segmente der Blattunterseite und welche der Blattoberseite ansitzen, wäre vergeblich: Am Blattstiel von *Trollius* fehlt jeder Gegensatz zwischen Blattober- und Unterseite. Er ist radiär gebaut wie eine Achse. An der Peripherie seines Querschnittes (Fig. *F*) sind die Strangspuren in einem vollen Kreise angeordnet, alle wenden ihre Xyleme zentripetal;

dem Medianus steht ein Ventralmedianus gegenüber. Sehr instruktiv ist der Formübergang von Stiel zu Spreite. Knapp unter dem Spreitengrund bifurkiert sich der Ventralmedianus *V* und am Querschnitt des Stieles tritt eine ventralseitige Emargination auf (Fig. *G*). Aus dem innersten Winkel dieser Emargination entspringen im Spreitengrund die Ränder der Spreite (Fig. *H*). Im Übergang zur Spreite bilden die Stränge einen Anastomosegürtel aus, den ich in der Figur nur schematisch angedeutet habe. Der nächste Schnitt *J* ist parallel zur Fläche des Spreitenbodens (vgl. Fig. *C*) und ziemlich derb geführt. Er zeigt in seiner oberen Fläche den Schnitt durch die Segmentbasen und läßt in der Tiefe die Fläche des Spreitenbodens sehen, aus dessen Rand die Segmente sich erheben.

Deutlicher noch als in den Ansichtsfiguren erkennen wir in diesem Querschnitt Fig. *J*, wie die Segmente einen geschlossenen Kreis formieren

und wie alle ihre morphologischen Oberseiten dem Innern des Kreises zuwenden. Die Segmentmediani *M*, *I*, *II*, *v* stimmen in Orientierung und Anordnung vollkommen überein mit den gleichbezeichneten Strängen des Blattstieles in den Schnitten *F* und *G*. Hätten wir den Anastomosiering in Fig. *H* nicht beachtet, könnten wir leicht vermuten, die Stielstränge

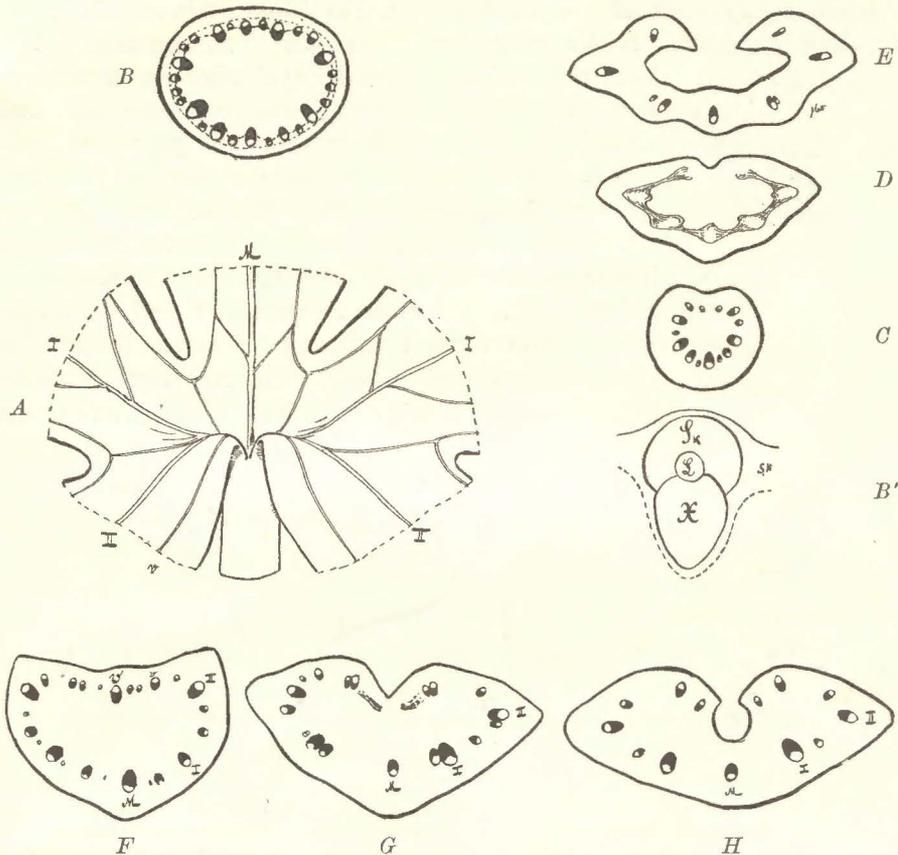


Abb. 6.

*A* *Delphinium elatum*. Ansatz der Spreite an den Stiel. *B–E* *Ranunculus platanifolius*. Querschnitt durch *B* Blattstiel (*B'* Schema eines einzelnen Bündels). *C* Blattstielkopf. *D* Spreitengrund. *E* Spreite. *F–H* *Aconitum vulparia*. Querschnitt durch *F* Blattstiel. *G–H* Spreitenbasis.

liefen direkt als Segmentmediani weiter. Der volle Einklang, der hier zwischen den Strukturen von Stiel und Spreite besteht, ist schwer vereinbar mit Eichlers Vorstellung, daß die Spreite ihre zyklische Ausbildung blattoberseitigen Auswüchsen verdanke, die ganz lokal im Spreitengrund entstünden. Weit näher liegt der Gedanke, daß die zyklische Struktur der Spreite direkt in Relation stehe zur radiären Struktur des Stieles. Der Gedanke befestigt sich, wenn wir andere zyklische Spreiten betrachten.

## d) Andere Gattungen.

[Abb. 6, Fig. A—H.] Zyklische Spreiten sind bei Ranunculaceen durchaus keine Seltenheit: Nur bei den exklusiv annuell lebenden Arten, dann bei *Clematis* und *Adonis* scheinen sie gänzlich zu fehlen; dagegen finden wir sie sehr häufig, zum Teil sogar regelmäßig, bei *Trollius*, *Caltha*, *Delphinium*, *Eranthis*, *Aquilegia*, *Isopyrum*, *Thalictrum*, minder häufig bei *Aconitum*,<sup>1)</sup> *Actaea*,<sup>2)</sup> relativ selten bei *Ranunculus*<sup>3)</sup> und *Anemone*.<sup>4)</sup> Wir

können zwei Haupttypen der zyklischen Spreiten unterscheiden. Bei *Delphinium*, *Aconitum*, *Ranunculus* und *Eranthis* gleichen sie im wesentlichen ganz den *Trollius*-Spreiten: die beiden Ränder der Spreite entspringen deutlich mitten auf der adaxialen Seite des Blattstielkopfes (Fig. A); die Blattstiele sind zwar nicht immer vollrund (Fig. B), sondern oft ventralwärts abgeflacht (Fig. F), aber die Strangspuren sind alle zentripetal orientiert und formieren geschlossene Kreise. Im Übergang zur Spreite bildet sich auch hier am Stielquerschnitt eine Emargination aus (Fig. C), aus deren

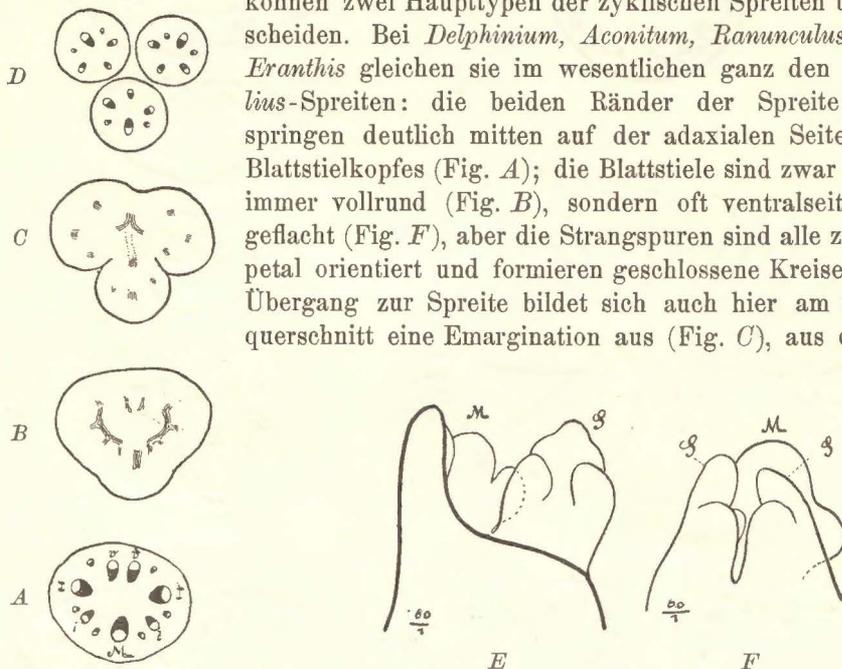


Abb. 7.

(A—D) *Isopyrum thalictroides*. Querschnitte. A oberes Ende des Blattstieles, der Ventralmedianns *v* hat sich schon gegabelt. B Astknoten des Blattstieles, die Verteilung der Stränge auf die drei Segmentstiele wird eingeleitet. C etwas höheres Niveau, die drei Segmentstiele lösen sich voneinander. D Die drei Segmentstiele (vgl. Taf. V, Fig. K). — E—F *Aquilegia hispánica*, junge Spreiten: E median gespalten, F von der Achse her gesehen.

einspringendem Winkel sich im Spreitengrund (Fig. D und G—H) die Spreitenränder loslösen.

[Abb. 7, Fig. A—F.] Bei den übrigen Gattungen zeigen die zyklischen Spreiten eine andere Tracht. Nur in den frühesten Jugendstadien ist die Analogie mit der *Trollius*-Spreite vollkommen anschaulich. So finden wir z. B. an der median durchschnittenen jungen *Aquilegia*-Spreite Fig. E (wie bei *Trollius*) einen dorsalwärts leicht ansteigenden Spreitenboden, aus dessen

<sup>1)</sup> Sektion *Lycotomum*.

<sup>2)</sup> inkl.: *Cimicifuga*.

<sup>3)</sup> *R. platanifolius*.

<sup>4)</sup> *Anemone japonica*, *vitifolia*.

Rande die Segmente sich erheben, und können an der in Frontansicht gezeichneten jungen Spreite Fig. *F* konstatieren, daß die drei Hauptsegmente einen vollen Kreis formieren. Die beiden Ränder der Spreite besitzen, wie bei *Trollius*, auf der adaxialen Seite des Blattes einen gemeinsamen Ursprungspunkt. Während der ausbauenden Phase des Wachstums gehen die Segmentbasen über zu stielartigem Wuchs; der Spreitengrund verwandelt sich in einen Astknoten des Stieles, die Segmentbasen werden zu Blattstielästen. Der zyklische Bau der Spreite aber kommt darin zum Ausdruck, daß die drei Blattstieläste (d. h. Segmentbasen) den Umfang des Astknotens (d. h. des Spreitengrundes) ringsum vollständig besetzt halten (vgl. Fig. *A--D* samt Figurentext). Die beiden seitlichen Blattstieläste grenzen auf der Adaxialseite des Blattes dicht aneinander.

[Abb. 8.] Überall, wo wir bei Ranunculaceen zyklische Spreiten finden, finden wir auch radiäre Blattstiele. Nicht so umgekehrt. Sowohl bei *Aconitum* als bei *Anemone* sind die Blattstiele stets radiär gebaut; zyklische Spreiten finden wir aber regelmäßig nur bei *Aconitum* § *Lycocotnum*. Bei *Aconitum* § *Napellus* findet sich höchstens Annäherung an zyklischen Spreitenbau. Bei *Anemone* sind zyklischen Spreiten ganz vereinzelt (*A. japonica*, *vitifolia*). Bei weitaus den meisten Anemonearten sind die Spreiten sogar noch weit entfernt von zyklischer Form. Fig. 8 zeigt einen Querschnitt durch den Astknoten des Blattstieles von *A. nemorosa*. Die drei Segmentstiele okkupieren nicht entfernt den Gesamtumfang des Astknotens und die beiden seitlichen sind auf der Adaxialseite des Blattes durch einen breiten Streifen Blattoberseite von einander getrennt (vgl. Abb. 8 mit Abb. 7, Fig. *C*).

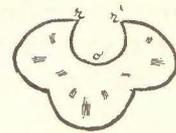


Abb. 8. *Anemone nemorosa*.

Querschnitt durch den Astknoten des Blattstieles (d. h. durch den Spreitengrund).

Gegenbeispiele, d. h. Blätter mit ausgesprochen zyklischen Spreiten, aber nicht radiären Blattstielen, fehlen. — Wenn zwischen zyklischen Spreiten und radiären Stielen überhaupt eine genetische Relation besteht, dann kann es nur die sein, daß die radiären Stiele das bedingende, die zyklischen Spreiten das bedingte Phänomen vorstellen. Alle Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß das Problem gar nicht in den zyklischen Spreiten selber liegt, sondern in den radiären Blattstielen.

## II. Die Blattstiele

und ihr Einfluß auf die Formentwicklung von Scheiden und Spreiten.

### a) Struktur der Blattstiele.

Über die Vorgeschichte des Blattes der Angiospermen mag man sehr verschieden denken. Der heutige Stand der Kenntnisse läßt der Kombinationsgabe des Einzelnen noch ziemlich weiten Spielraum. Daran aber glaube

ich müssen wir festhalten: Heute ist das Blatt der Angiospermen „ein Organ sui generis“ und als solches seinem Grundtypus nach ein dorsiventrales Organ. Da der Blattstiel einen Teil des Blattes darstellt, müssen wir auch ihn seiner Herkunft nach als ein dorsiventrales Formelement betrachten. Blattstiele mit radiärer Struktur, in deren Querschnitt die Strangspuren zu vollen Kreisen angeordnet und mit ihren Xylemen zentripetal orientiert sind, müssen als sekundäre Phänomene angesehen werden. Wir orientieren uns zunächst über die Häufigkeit der radiären Blattstiele und über ihre Verbreitung über die verschiedenen Sippen.

Da es sich um die Untersuchung eines rein vegetativen Merkmals handelt, sondere ich die Sippen nach ihrer vegetativen Lebensform. Das fällt bei Ranunculaceen nicht schwer; bei ihnen gehört ja die Wuchsform fast regelmäßig mit zu den typischen Merkmalen der Gattungen. Weit aus dem Hauptstock der Familie und gewiß auch ihren alten Grundstock bilden Gattungen mit typisch perenner Wuchsform, bei denen entweder alle Arten noch perennieren oder doch nur ein kleiner Bruchteil derselben übergegangen ist zu bienner<sup>1)</sup> oder gar annueller<sup>2)</sup> Lebensführung. Ihnen steht eine kleine Gruppe von Gattungen gegenüber, bei denen sämtliche Arten zu streng annueller Lebensweise übergegangen sind: *Consolida*, *Nigella*, *Garidella*, *Myosurus*.<sup>3)</sup>

Bei dem großen Hauptstock der Perennen dominieren weithin radiär gebaute Blattstiele. Dorsiventral gebaute finden sich nur mehr bei *Helleborus* und *Ranunculus* (inkl. *Oxygraphis* Bge.).

[Abb. 9, Fig. 1—16] gibt in schematischer Darstellung einen Überblick über die Querschnitte dieser radiären Blattstiele.<sup>4)</sup>

Der äußern Gestalt nach sind die radiären Stiele der Perennen teils vollrund (1—6), teils ventralseits abgeflacht bis ausgemuldet (7—16). Einzelne von ihnen sind polygonal abgekantet (10, 16). Ein prinzipieller Gegensatz darf hierin nicht gesehen werden, da oft in einer und derselben Gattung die verschiedenartigsten Stielformen nebeneinander auftreten.<sup>5)</sup>

<sup>1)</sup> Etwa 5% der *Delphinium*-Arten (§ *Delphinellum* und *D. Staphisagria*).

<sup>2)</sup> Zunächst eine Anzahl Arten von *Ranunculus*, die sich aber über die verschiedensten Untersippen verteilen (*R. sceleratus*, *falcatus*, *arvensis*, *Sardous* etc.); dann ganz isoliert *Isopyrum fumaroides*.

<sup>3)</sup> Eine Ausnahmstellung nimmt *Adonis* ein. Die Hälfte seiner Arten lebt perenn (§ *Consiligo*), die Hälfte annuell (§ *Adonia*). *Adonis* kommt hier nicht in Betracht, weil an seinen Blättern der Blattstiel der Reduktion verfallen ist.

<sup>4)</sup> Bei der Schematisierung habe ich um der leichteren Vergleichbarkeit willen die Darstellung von sklerenchymatischen Gesamtschutzscheiden gänzlich unterdrückt. Sie wären zu ergänzen als einheitlicher Ring bei 2, 5, 6, 8, 15, 16, als Ring, der sich aus Bastkappen und intrafasikulärem Sklerenchym zusammensetzt bei 13 und 14. Genauere Darstellungen dieser Querschnitte findet man bei Goffart. Nur die Querschnitte von *Isopyrum thalictroides*, *Delphinium bicolor* und *Aconitum Stoerckianum* findet man bei ihm nicht.

<sup>5)</sup> Vgl. für *Anemone* 1, 2, 7, 8, für *Delphinium* 4, 10, für *Thalictrum* 15, 16.

Die Strangspuren erscheinen in den Querschnitten mit ihren Xylemen zentripetal orientiert und zu geschlossenen Kreisen angeordnet, die in den abgeplatteten und den polygonal abgekanteten Stielen in den Querschnittumriß sich einpassen. In der Regel formieren alle Strangspuren nur einen einzigen Kreis, nur bei *Caltha* unterscheiden wir einen inneren Kreis von großen und einen äußeren Kreis von kleinen Spuren.

Die gelegentliche Hypertrophie der ventralmedianen Stränge und ihr gelegentliches Einspringen ins Innere des Querschnittes (Fig. 14, 16) darf im vorliegenden Zusammenhang als accidentielle Erscheinung gelten. Beide Phänomene treten nur in Sippen auf, bei denen auch in der Achse ähnliche anatomische Anomalien vorkommen (Arten von *Thalictrum*, *Actaea*, *Anemone japonica*).

Mehr Bedeutung muß dem Umstande beigemessen werden, daß in vielen Querschnitten dem Medianus ein distinkter Ventralmedianus gegenübersteht. Darin

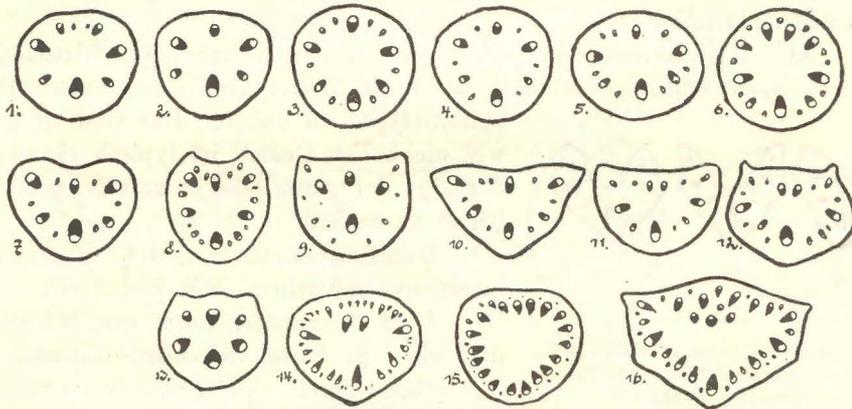


Abb. 9. Schematische Übersicht über den Querschnittbau der Blattstiele in jenen Gattungen, in welchen radiäre Blattstiele schon dominieren (zum Teil nach Goffartschen Zeichnungen schematisiert).

1. *Anemone hortensis*. 2. *A. triloba* (ähnlich auch *Eranthis hiemalis*). 3. *Trollius europaeus*. 4. *Delphinium nudicaule*. 5. *Isopyrum thalictroides*. 6. *Aquilegia vulgaris*.
7. *Anemone nemorosa*. 8. *A. Pulsatella*. 9. *Caltha palustris*. 10. *Delphinium bicolor*. 11. *Aconitum variegatum*. 12. *A. Stoerckianum*.
13. *Clematis vitalba*. 14. *Actaea spicata*. 15. *Thalictrum aquilegifolium*. 16. *Th. glaucum*.

liegt eine höhere Vervollkommnung der radiären Struktur. In manchen Sippen zeigt der Ventralmedianus wenig Konstanz und wird varietätsweise durch zwei nahe nebeneinander verlaufende Stränge vertreten. In anderen Sippen bildet er eine ständige Einrichtung (*Trollius*, *Caltha*).<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Über Konstanz und Variabilität des Ventralmedianus findet man bei Goffart vielfache Auskunft. In seinen kritischen Noten (l. c., p. 119) betont Goffart etwas einseitig die Fälle der Inkonstanz. *Anemone nemorosa*, an dem er die Variabilität des Ventralmedianus demonstriert, stellt so ziemlich den extremsten Fall vor, der vorkommt. Louis Petits Behauptung, daß Ventralmediani nur in den Stielen von *Delphinium Staphisagria* und *Clematis vitalba* vorkämen, ist belanglos. Louis Petit hat bei den meisten von ihm untersuchten Stielen nur die „caractéristique“ untersucht, d. h. den Schnitt durch das oberste Ende des Blattstieles. Was Louis Petit vorwiegend untersucht hat, ist nicht die Struktur des Blattstieles, sondern die Struktur der Übergangs-

Bei den annualen Sippen fehlen radiäre Blattstiele gänzlich. Bei *Myosurus* und bei den annualen *Ranunculus*-Arten ist dies nicht weiter auffällig, weil ja bei *Ranunculus* auch viele perenne Arten noch dorsiventrale Blattstiele besitzen. *Isopyrum fumarioides* stellt in seiner Gattung einen isolierten Einzelfall vor, der nicht schwer ins Gewicht fällt. Dagegen muß es auffallen, daß es bei jenen Gattungen, die durch die Episepalie ihrer Nektarkronen eine Sonderstellung einnehmen, zu einem durchgreifenden Gegensatz gekommen ist. In den Gattungen *Aconitum* und *Delphinium* ist keine einzige annuelle Art entstanden und alle Blattstiele sind radiär gebaut. *Consolida*, *Nigella* und *Gariidella* leben bereits exklusiv streng annuell und ihre Blattstiele sind ausnahmslos prägnant dorsiventral. Wieso es zur Ausbildung dieses Gegensatzes gekommen ist, darüber läßt sich schwer urteilen.<sup>1)</sup>

[Abb. 10.] Keinesfalls darf man sich verleiten lassen, die Blattstiele der *Consoliden* und *Nigellen*, weil sie „noch“ dorsiventral sind, einfach für Primitivtypen zu halten. Das sind sie gewiß nicht. Ihre Gestalt ist typisch rinnenförmig: der ganze Stiel ist zu einer großen Rinne ausgetieft.

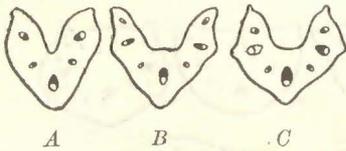


Abb. 10.

Blattstielquerschnitte von A *Consolida Ajacis*, B *Nigella hispanica*, C *Gariidella Nigellastrum* (nach Goffart).

Solche Rinnenstiele sind bei Ranunculaceen äußerst selten. Wir finden sie:

1. In prägnanter Form nur bei den drei eben in Rede stehenden Gattungen, die schon durch ihre exklusiv annuelle Lebensweise eine Sonderstellung einnehmen.
2. In minder ausgeprägter Form bei *R. Lingua*, *gramineus*, *Myosurus*, deren Blätter durch ihr auffallend monokotyliches Gepräge unter den übrigen Ranunculaceenblättern ganz fremd dastehen und sich im Laufe der weiteren Untersuchung als spät sekundäre Formen erweisen werden.
3. Bei *Caltha dionaeifolia*, deren Blattstiele sich bald als die abgeleiteten herausstellen werden, die bei Ranunculaceen überhaupt vorkommen.

region vom Blattstiel zur Spreite. Dort bekommt man natürlich Ventralmediani nur äußerst selten zu sehen (vgl. Louis Pétit, *Thèses, le pétiole des Dicotylédones*. Bordeaux, Impr. Gounouilhau 1887).

<sup>1)</sup> Es gibt zwei Möglichkeiten der Erklärung. Auf die eine möchte ich hier kurz hinweisen. Die Keimpflanzen der Perennen entwickeln sich vegetativ sehr langsam. Sie entwickeln durchwegs sehr stark gehemmte Primärblätter und brauchen, bis sie definitive Blattformen ausbilden, oft länger als Annuelle bis sie zur Blüte schreiten. Nach Sterekx' Zeichnungen und Beschreibungen in der p. 2 zitierten Arbeit zu schließen, haben die gehemmten Primärblätter stets noch dorsiventrale Blattstiele. Vielleicht kommen die Blätter der rasch zur Blüte schreitenden Annualen im Hinblick auf die Ausbildung der Stiele nie über das Stadium hinaus, auf welchem die Primärblätter der Perennen stehen bleiben. — Auf die zweite Erklärungsmöglichkeit, die mich die wahrscheinlichere dünkt, komme ich am Schlusse des Abschnittes III e zurück.

Eine Stielform mit dieser Verbreitung ist gewiß nicht primitiv. Wenn wir jetzt daran gehen, die Herkunft der radiären Blattstiele zu erforschen, brauchen wir auf die Existenz dieser Rinnebstiele gewiß keine Rücksicht zu nehmen.

### b) Entstehung unifazialer Blattstiele.

Aufschlüsse über die Vorgeschichte der radiären Stiele können wir nur bei den Perennen selbst finden; in erster Linie bei jenen zwei Gattungen, bei denen sich neben den vorkommenden radiären Stielen auch dorsiventrale noch erhalten haben: bei *Helleborus* und *Ranunculus*. Bei *Helleborus* finden wir alle möglichen Zwischenstufen von typisch dorsiventralen bis zu weit vorgeschrittenen radiären Stielen.

[Abb. 11, Fig. A–D] zeigt uns die wichtigsten Blattstieltypen der Gattung *Helleborus*. Ausgesprochen dorsiventrale Stiele finden sich nur mehr

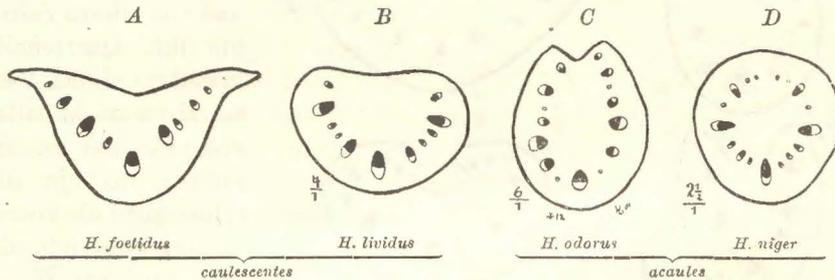


Abb. 11. Blattstielquerschnitte in der Gattung *Helleborus*.

(Fig. B nach Goffart.)

bei den auch sonst primitiven caulescenten Arten (A, B); den ausgesprochenst dorsiventralen zeigt *H. foetidus*.<sup>1)</sup> Wenn wir die ganze Reihe überblicken, beachten wir ein stetes dorsales Anschwellen der Stiele, die zunächst halbzyllindrisch (B), dann nahezu vollrund (C) und schließlich wirklich vollrund werden (D). In Korrelation damit zieht sich der bei *H. foetidus* noch weit offene Dorsalbogen der Strangspuren (A) bei *H. lividus* zu einem Halbkreis (B), bei *H. odoratus* zu einem Hufeisenbogen zusammen (C) und schließt sich bei *H. niger* zu einem vollen Kreise (D).

Diese Abfolge der Formen deutet darauf hin, daß die allmähliche Umformung des Querschnittes dieser Stiele durch eine beharrliche Exotropie des Querschnittswachstums herbeigeführt wurde, unter deren Einfluß die morphologische Unterseite im Ablauf der Generationen immer mehr anschwell und immer weitgehender den Umfang des Stieles umspannte. In dem Maße, als dies geschah, mußte die morphologische Oberseite immer

<sup>1)</sup> Auf Grund von Schiffners sorgfältiger Monographie müssen die caulescenten Arten für primitiver gelten als die acaulen. Unter den caulescenten repräsentiert *H. foetidus* den allerursprünglichsten Typus (N. A. A. C. L. C. LVI, 1891, p. 43).

mehr eingeengt werden. Schon bei *H. odorus* (Fig. C) stellt sie nur mehr eine schmale, seichte Rinne dar, bei *H. niger* verschwindet sie völlig oder ist höchstens als eine zarte, sanft eingedrückte Linie erhalten, die median über die Adaxialseite des Blattstieles verläuft. Wenn sich diese Auffassung bewährt, dann sind die radiären Blattstiele der Ranunculaceen unifazial und vollständig von der morphologischen Unterseite des Blattes umspannt. Die beiden Ränder des Blattes laufen innig miteinander vereint über die

adaxiale Seite dieser unifazialen Blattstiele.

Vorläufig hat aber diese Auffassung noch wenig Tatsachenboden unter sich. Wir kennen vorläufig nur die Stiele einer einzigen Gattung und von diesen Stielen nur ihre Querschnitte in mittlerer Höhe. Diese beweisen nicht allzuviel. Der ganzen Auffassung liegt ja stillschweigend die Voraussetzung zugrunde, daß beim Stiel von *H. odorus* (C) die Ränder der Rinne identisch seien mit den Rändern des Blattes. Ob dies zutrifft, können wir nur in den Übergangsregionen von Stiel zu Spreite und Scheide beurteilen. — Zunächst betrachten wir die Blattstiele in der zweiten Gattung,

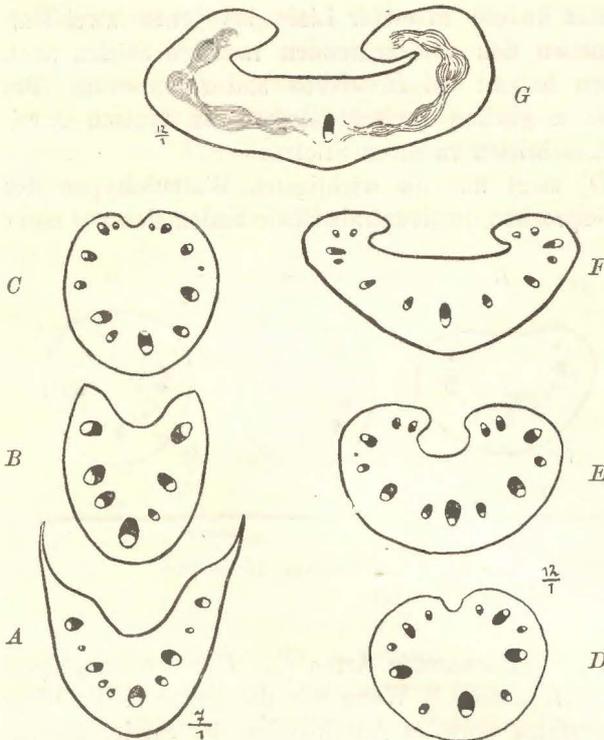


Abb. 12. *Ranunculus tuberosus* (A—C) und *R. acer* (D—G).

Querschnitte durch: A Scheide, B Blattstielgrund, C, D Blattstiel, E, F oberster Teil des Blattstieles, G Spreitengrund mit (schematisiertem) Anastomosegürtel. (Bastkappen und Sklerenchymbelege der Xylemteile weggelassen)

bei der sich dorsiventrale Blattstiele noch erhalten haben: in der Gattung *Ranunculus*.

[Abb. 12, Fig. A—G.] Bei *Ranunculus* kommen aus früher schon angedeuteten Gründen nur die Blätter von ausgesprochen dikotylichem Bau in Betracht.<sup>1)</sup> Bei ihnen dominiert eine Stielform, die man als subunifazial bezeichnen kann. *R. acer*, *lanuginosus*, *tuberosus*, *bulbosus*, *repens* etc. bieten

<sup>1)</sup> Über die Stiele der Blätter von monokotylichem Bau vgl. p. 22 und die Ausführungen in Kap. III e.

uns Beispiele dieser fast vollrunden Stiele, die ähnlich wie die Stiele von *H. odoratus* an ihrer adaxialen Seite mit einer kleinen Rinne versehen sind (Fig. C und D).

Die Rinne ist aber hier schon viel schmaler und seichter ausgebildet und nur mehr verschwommen berandet. Hier wäre also die Blattoberseite schon aufs äußerste eingeeengt. Um uns zu überzeugen, ob dies wirklich der Fall ist, untersuchen wir den morphologischen Zusammenhang des Stieles mit Scheide und Spreite. Im Blattstielgrund sehen wir die Ränder der Scheide noch ziemlich weit voneinander getrennt an den Blattstiel anlaufen (Fig. B). Zwischen ihnen stellt die Blattoberseite noch eine ganz stattliche Rinne dar, deren Ränder deutlich die Ränder der Scheide fortsetzen. Verfolgen wir den Stiel aufwärts, so sehen wir die Rinne allmählich schmaler und seichter werden und ihre Ränder sich abrunden. In einiger Höhe über der Blattstielbasis hat sich die morphologische Oberseite schon auf die winzige Rinne zusammengezogen, als welche sie über den Blattstiel weiterläuft (Fig. C und D). Im letzten Viertel oder Fünftel des Stieles fängt die Rinne an, sich wieder auszutiefen und auszuweiten. Auch werden ihre Ränder wieder schärfer (Fig. E).

Mit der Annäherung an den Spreitengrund nimmt die Ausweitung der Rinne rasch zu. Ihre Ränder weichen immer weiter auseinander (Fig. F) und gehen im Spreitengrund (Fig. G) über in die Ränder der Spreite. Die allmähliche Einengung

und Wiederausweitung der Rinne aber wird begleitet von einem allmählichen Sichzusammenziehen und Wiedersichöffnen des Dorsalbogens der Strangspuren.

Diese Querschnittsfolge lehrt uns deutlich, daß die Ränder der Rinne identisch sind mit den Rändern des Blattes, daß also die morphologische Oberseite des Blattes hier wirklich schon aufs äußerste eingeeengt ist; sie lehrt uns aber zugleich, daß diese weitgehende Einengung erst im mittleren Hauptteil des Blattstieles eingetreten ist. Sie reicht noch nicht in die Übergangsregionen zu Spreite und Scheide.

[Abb. 13, Fig. A—G.] Ganz ähnlich verhalten sich auch manche schon unifazial gewordene Stiele. Bei *Helleborus caucasicus* (Subsp. zu *H. Kochii*)

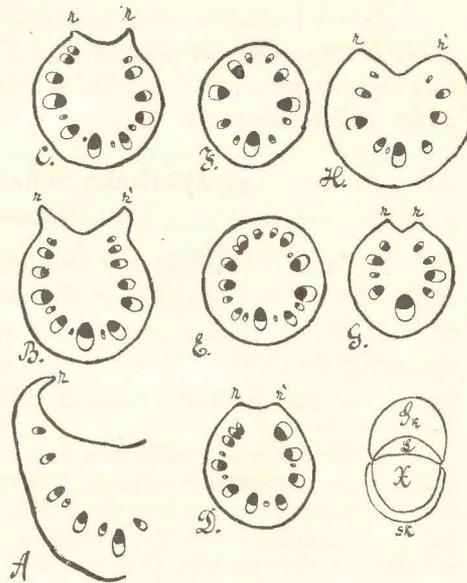


Abb. 13. *Helleborus caucasicus*.

Querschnittserie durch Scheide (A, B) und Blattstiel (C—H) A Scheide unterer Teil, B oberer Teil, C Blattstielbasis, D unteres Drittel des Stieles, E mittleres Drittel, F—H oberstes Drittel (rechts unten Gefäßbündelschema). (Bastkappen der Bündel in der Zeichnung weggelassen.)

laufen die Ränder der Scheide (Fig. *A* und *B*) wie bei subunifazialen Stielen voneinander getrennt an die Blattstielbasis an (Fig. *C*). Sie lassen sich auch nach oben noch eine gute Strecke weiter verfolgen (Fig. *D*). Erst in etwa einem Drittel der Höhe des Stieles werden sie miteinander verschmolzen (Fig. *E*). Erst in diesem Niveau wird der Stiel vollrund und schließt sich der Bogen der Strangspuren zu einem Kreis. In etwa zwei Drittel der Höhe des Stieles öffnet sich dieser Bogen wieder (Fig. *F*) und in wenig höherem Niveau (Fig. *G*) treten auch die Blattränder wieder zu Tage. Mit der Annäherung an den Spreitengrund weichen sie immer weiter auseinander.

*Dieses Verhalten aller subunifazialen und auch mancher unifazialer Stiele bezeugt, daß der Impuls zum Unifazialwerden keinesfalls von Scheide oder Spreite her induziert worden sein kann, sondern gewiß in den Blattstielen selbst entstanden ist.<sup>1)</sup>*

### e) Zyklische Scheiden und Spreiten.

(Tafel III.)

So lange die Stiele nur in ihrem mittleren Teil unifazial geworden sind, bleibt die Entwicklung der Scheiden und Spreiten von der Formumbildung des Stieles ganz unberührt. In dem Maße aber, als die Umspannung durch die Blattunterseite weitergreift auf die Übergangsregionen zu Spreite und Scheide, geraten beide unter den Einfluß des Blattstieles.

<sup>1)</sup> Die Frage des unifazialen Baues von Blättern oder Blatteilen wurde bisher fast nur an Monokotylen erörtert. Goebel, *Organographie*, 1913, p. 278, kommt bei den stielrunden Blättern vieler Monokotylen zu demselben Ergebnis wie ich bei den Blattstielen der Ranunculaceen. Er führt den radiären Bau auf Querschnittexotrophie zurück. Velenovsky, *Vergleichende Morphologie* 1907, p. 459, greift zu Wachstumshypothesen und wendet dieselben auch auf die radiären Blattstiele der *Umbelliferen* an. Ihre organgeschichtliche Vorstufe sollen tief rinnenförmige Blattstiele vorstellen, deren beide laterale Hälften sich zusammengeschmiegt hätten und heute längs ihrer morphologischen Oberseiten miteinander verwachsen seien. Auf Ranunculaceen dürfte sich diese Auffassung wohl kaum übertragen lassen. Tief rinnenförmige Blattstiele kommen bei ihnen ja nur unter Umständen vor, die dafür sprechen, daß sie spätsekundäre Bildungen seien (vgl. p. 22). In den Formenkreisen aber, wo es zur Ausbildung von Rinnenstielen gekommen ist, treten radiäre Blattstiele überhaupt gar nie auf. Bei Ranunculaceen sind also die Rinnenstiele gewiß keine Vorläufer der radiären.

In die Frage der radiären *Umbelliferen*-Blattstiele möchte ich nicht direkt eingreifen. Im übrigen möchte ich aber doch darauf aufmerksam machen, daß Velenowskys an sich sehr spärliche Belegbeispiele (l. c., Fig. 298) von Blättern entnommen sind, die am floralen Stengel der betreffenden Arten wachsen und darum wohl kaum geeignet sind, uns aufzuklären über die organgeschichtliche Vergangenheit der in den Rosetten wachsenden typischen Laubblätter. Wer sich für die Struktur der Blattstiele bei *Umbelliferen* näher interessiert, findet viele beachtenswerte Angaben in Reichardts Studien „Über das zentrale Gefäßbündelsystem einiger Umbelliferen“ (Sitzungsber. der k. k. Akademie der Wissensch. Wien, math.-nat. Kl., XXI, 1856).

Reicht die Umspannung einmal bis an den Spreitengrund heran, so daß erst dort die am Blattstiele miteinander vereinigten Ränder des Blattes sich voneinander lösen, dann müssen die uns schon wohlbekannten zyklischen Spreiten entstehen, die mit dem Grund ihrer Fläche den Gesamtumfang des Blattstielkopfes umspannen. Diese zyklischen Spreiten verdanken also bei Ranunculaceen ihre Entstehung nicht lokalen Auswüchsen der Blattoberseite, sondern der Umspannung der unifazialen Stiele durch die Blattunterseite. In analoger Weise entstehen überall, wo diese Umspannung auch an das unterste Ende des Stieles reicht, zyklische Scheiden, deren seitliche Ränder mitten auf der Adaxialseite der Blattstielbasis in einem Punkte zusammenlaufen.

Man darf sich nicht etwa vorstellen, daß die Fortschritte gegen Scheide und Spreite hin stets gleiches Tempo eingehalten haben. Bei *Aquilegia vulgaris* sind die Spreiten schon vollendet zyklisch, die Scheiden aber noch weit entfernt von zyklischem Bau. Bei *Helleborus niger* sind wieder die Scheiden vollendet zyklisch, die Spreiten aber noch nicht. Bei *Isopyrum thalictroides* und *Trollius europaeus* sind Spreiten und Scheiden vollendet zyklisch gebaut. Wir wollen diese vier Fälle etwas näher betrachten. Wir haben an jedem von ihnen Neues zu lernen.

[Tafel III, Fig. A—M.] Bei *Helleborus niger* lernen wir zunächst eine zyklische Scheide näher kennen. Fig. A stellt eine solche Scheide dar, aus der eben ein junger Blütentrieb ausbricht. Da dieser ihre Ränder auseinanderreibt, sehen wir sehr deutlich, wie diese Ränder in einem und demselben Punkte zusammenlaufen. Zunächst wollen wir uns an den Querschnitten Fig. F—H überzeugen, daß die zyklische Ausbildung der Scheide wirklich eine Folge des unifazialen Baues des Stieles darstellt. Wir sehen, wie die morphologische Unterseite des Blattes, die im mittleren Teile der Scheide noch eine weite konkave Fläche darstellt (Fig. F), im obersten Teil der Scheide sich auf eine ganz kleine und enge Rinne zusammengezogen hat (G), die im Blattstielgrund gänzlich verschwindet (H). Zugleich schließt sich der Bogen der Strangspuren zu einem Kreis (Fig. H, J). Von da ab bleibt die Rinne verschwunden und der Bogen der Strangspuren geschlossen, bis wir, den Stiel nach oben verfolgend, in etwa zwei Drittel der Höhe des Stieles angelangt sind (Fig. K). In dieser Höhe etwa sehen wir den Querschnitt des Stieles sich emarginieren und den Bogen der Strangspuren sich wieder öffnen. Im weiteren Verlauf vertieft sich die Emargination zu einer Rinne (L), der Bogen der Strangspuren öffnet sich immer weiter und der Blattstiel löst sich allmählich auf in die Segmentstiele der wohlbekannten fußförmig zusammengesetzten Spreite.

Hier tritt also die Umspannung durch die Blattunterseite wirklich schon in der Blattstielbasis ein, löst sich aber im oberen Teil des Blattstieles wieder auf, allerdings nur in geringem Maße. Am erwachsenen Stiel bemerken wir im oberen Teil nur eine leichte mediane Furche. Viel deutlicher sprechen die Jugendzustände; wenn wir ein jüngeres Blatt

median spalten (Fig. *D*), sehen wir sehr hübsch, wie im oberen Teil des Stieles die morphologische Oberseite zutage tritt ( $\bar{U}$  in Fig. *D*) und übergeht in die morphologische Oberseite der Spreite.

Das Wichtigste aber, was uns die Querschnittfolge lehrt, ist, daß die Scheide ihren zyklischen Bau wirklich dem unifazialen Bau des Stieles verdankt. Dadurch fällt auf die ventralen Stipelbildungen ein anderes Licht als dasjenige, in dem wir gewohnt sind, sie zu betrachten. Wenn an solchen zyklischen Scheiden, deren Ränder mitten auf der Adaxialseite des Blattstielgrundes zusammenlaufen, die seitlichen Säume sich zu Stipeln erheben, müssen notwendig ventrale Stipeln entstehen, deren blattseitige Ränder auf der Blattstielbasis einen gemeinsamen Fußpunkt besitzen. *Hier haben wir kein Recht, die ventralen Stipeln als sekundäre Bildungen anzuschauen. Ebensowenig haben wir ein Recht, in sie Wucherungen der Blattoberseite hineinzudeuten. Dort, wo sie an den Blattstiel anlaufen, ist ja der Blattstiel ganz von der Blattunterseite umspannt.*

[Tafel III *A, B, E.*] Bei *Helleborus niger* läßt sich das Entstehen ventraler Stipeln an zyklischen Scheiden in der Niederblattmetamorphose sehr hübsch beobachten. Die Niederblätter entwickeln sich so lang konform den Laubblättern, bis sie, wie diese, in Scheide, Stiel und Spreite gegliedert sind; dann werden Stiel- und Spreitenanlagen gehemmt und die zyklische Scheide allein wächst weiter. Sehr bald fangen die seitlichen Säume der Scheide an, sich stipular zu erheben, und am Ende der Entwicklung resultieren oft sehr ansehnliche Stipeln (Fig. *E*). Sie sind stets deutlich ventral ausgebildet; gar nicht so selten wachsen sogar die beiden ventralen Stipeln ligular kongenital ( $N_1$  in Fig. *B*). — Die Laubblattscheiden von *Helleborus niger* bleiben stets exstipulat.

[Abb. 14, Fig. *A—E.*] Bei *Isopyrum thalictroides* bilden auch die Laubblätter regelmäßig Stipeln aus und, wie Fig. *A* zeigt, sind sie vollkommen ventral ausgebildet. Daß die ventrale Form der Stipeln auch hier auf den unifazialen Bau des Stieles zurückzuführen ist, bezeugt der Strangverlauf. Der Dorsalbogen, welchen die Strangspuren in der Scheide formieren (Fig. *B, C*), schließt sich schon im Blattstielgrund (Fig. *D*) zu einem vollen Kreis. — Zugleich beachten wir einen neuen Fortschritt: die beiden marginalsten Blattstränge  $m m'$ , die beim Schließen des Bogens auf den ventral-medianen Pol des Querschnittes geraten (Fig. *D*), vereinigen sich dort fast immer zu einem Ventralmedianus (Fig. *E*). Ein weiterer Fortschritt über *H. niger* hinaus liegt darin, daß die Umspannung des Stieles durch die Blattunterseite bis an das äußerste obere Ende des Stieles reicht und sich erst im Spreitengrund löst (vgl. Abb. 7, Fig. *A—D*). Die vollendet zyklischen Spreiten, die infolge dessen entstehen, haben wir an der Hand der eben zitierten Abbildung bereits kennen gelernt.

[Tafel II, Fig. *F.*] Die letzten Fortschritte, die auf diesem Entwicklungswege noch ausständig sind, finden wir bei *Trollius europaeus* realisiert, dessen Laubblatt wir ja schon genau kennen. Der Blattstiel ist vollendet

unifazial; die Strangspuren sind an der Querschnittperipherie gleichmäßig verteilt; der Ventralmedianus ist zu einer ständigen Einrichtung geworden; Spreiten und Scheiden zeigen vollendet zyklischen Bau und die an den Scheiden auftretenden ventralen Stipeln sind zu einer Ochreateute verschmolzen. Damit wären wir — auf weiten Umwegen — wieder bei dem Blatt von *Trollius* angelangt, das uns angetrieben hat, eine Relation zu suchen zwischen zyklischen Spreiten und radiären Blattstielen.

Die fast lückenlos fortschreitende Reihe von Blattformen, die wir auf diesem weiten Wege kennen gelernt haben, bekräftigt die schon bei *Helleborus* gewonnene Auffassung, daß die radiären Blattstiele der Ranunculaceen unifazial seien. Die Ausbildung aber von zyklischen Spreiten und Scheiden

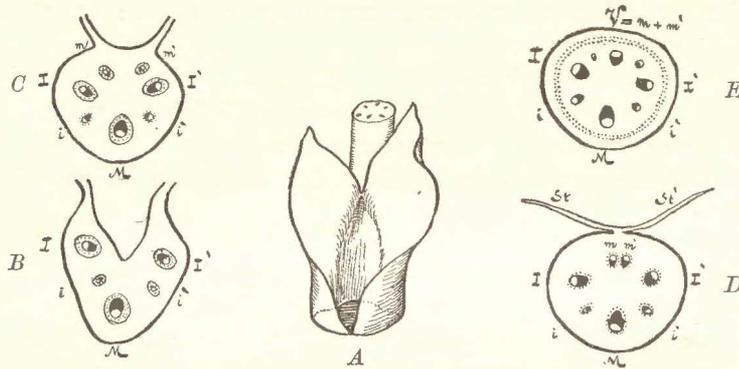


Abb. 14. *Isopyrum thalictroides*.

A Scheide eines Laubblattes mit den paarigen Ventralstipeln. B—E Querschnitte durch: B Scheide, unterer Teil, C oberer Teil, D Blattstielgrund, E Blattstiel. — (Die Querschnitte durch den Astknoten des Stieles vgl. Abb. 7.)

und die ventrale Form der an den zyklischen Scheiden auftretenden Stipularbildungen erweist sich — bei Ranunculaceen — als Folge des unifazialen Baues der Stiele, die immer dann eintritt, wenn die Umspannung des Stieles durch die Blattunterseite vom Stiele selbst weitergreift auf die Übergangsregionen zu Scheide und Spreite. In keine dieser Bildungen dürfen blattoberseitige Auswüchse hineingedeutet werden.

Ebensowenig dürfen solche blattoberseitige Auswüchse in die bei Ranunculaceen zuweilen auftretenden schildförmigen Spreiten hineingedeutet werden (*Isopyrum peltatum*). Hier kommt die Schildform dadurch zustande, daß die auf der Adaxialseite des Blattes gemeinsam entspringenden Ränder der zyklischen Spreite miteinander eine Strecke hoch kongenital werden.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Bei *Thalictrum peltatum* ist die Spreite nach ternatem Prinzip in zahlreiche Teilblättchen aufgelöst und die Teilblättchen sind schildförmig. Die Segmentstiele aller Ordnungen, in die sich der Blattstiel auflöst, erweisen sich als ebenso unifazial gebaut wie der Blattstiel selbst.

#### d) Weiterentwicklung der unifazialen Blattstiele.

(Tafel IV—V.)

Wir dürfen uns bei der eben entwickelten Auffassung noch nicht beruhigen. Es gibt Fälle, die mit ihr nicht ohneweiters in Einklang zu bringen sind:

1. Wir haben früher (p. 13) bei *C. appendiculata* und *dionaeifolia* tadellose Ochreen gefunden; ihre Blattstiele sollten radiär gebaut sein — sie sind es nicht.

2. Die bei *Aquilegia*, *Aconitum*, *Delphinium* gelegentlich auftretenden Stipeln haben nie ventrale Stellung. Wir müßten erwarten, im Blattstielgrund den Dorsalbogen der Strangspuren offen zu finden: er ist stets zu einem Kreise geschlossen.

Diese kritischen Fälle wären aber nur dann wirkliche Einwände gegen die früher vorgetragene Auffassung, wenn unifazialer Bau und radiäre Struktur streng korrelative Phänomene wären. Das sind sie nicht. — Im Hinblick auf die anatomische Struktur der Blattstiele haben wir bisher beobachtet:

1. daß in Korrelation mit dem Unifazialwerden der Stiel vollrund wird und daß der Dorsalbogen der Strangspuren sich zu einem Kreise schließt (*Helleborus*);

2. daß in vorgeschritteneren Fällen die marginalsten Stränge des Dorsalbogens auf dem ventralmedianen Pol des Querschnittes zu einem Ventralmedianus sich verbinden (*Isopyrum*);

3. daß in noch vorgeschritteneren Fällen die Strangspuren sich vollkommen gleichmäßig an der Peripherie des Querschnittes verteilen (*Trollius*).

Von all diesen Fortschritten zu immer vollendeterer radiärer Struktur ist nur der erste, die Schließung des Dorsalbogens, eine notwendige Folge des Unifazialwerdens. Alle weiteren Fortschritte müssen als eine neue Entwicklungsrichtung betrachtet werden, die zwar im Anschluß an das Unifazialwerden entstanden ist, in den unifazial gewordenen Stielen aber selbständig weitere Fortschritte macht.

Wohl der interessanteste Fortschritt ist der, daß diese Entwicklungsrichtung vom unifazialen Stiel übergriffen hat auf die bifaziale Scheide. Auch diese Entwicklung können wir Stufe für Stufe verfolgen.

[Abb. 15, Fig. A—D.] Die früheste Stufe lernen wir bei *Aquilegia* kennen. Daß bei *Aquilegia* die Umspannung des Stieles durch die Blattunterseite schon bis an den Spreitengrund heranreicht, wissen wir bereits; wir haben ja die vollendet zyklischen Spreiten von *Aquilegia hispanica* schon kennen gelernt (vgl. Abb. 7, p. 18). Wenn wir die Übergangsregion vom Stiel zur Scheide näher ins Auge fassen und fürs erste von der Existenz der beiden kleinen Bündel *v v'* abstrahieren, dann haben wir dasselbe

Bild vor uns wie bei *Helleborus caucasicus* (Abb. 13). Die Ränder der Scheide laufen getrennt voneinander an die Blattstielbasis an (Fig. B). Zwischen ihnen ist noch ein flacher Streifen der morphologischen Oberseite des Blattes sichtbar, der erst in einer gewissen Höhe über der Blattstielbasis verschwindet (Fig. C). In diesem Niveau schließt sich der Dorsalbogen der Strangspuren zu einem Kreis und seine beiden marginalsten Stränge  $m m'$  treten an den ventralmedianen Pol des Querschnittes. Der Blattstiel wird also erst in einer bestimmten Höhe über seinem Grunde unifazial; darum darf es nicht befremden, daß die gelegentlich auftretenden Stipularbildungen nie ventrale Stellung einnehmen.

Diese Auffassung wird dadurch nicht entkräftet, daß der Bogen der Strangspuren durch die beiden kleinen  $v v'$  schon in der Blattstielbasis geschlossen erscheint (Fig. B).

In dieser Form geschlossen, erscheint er schon in der Scheide (Fig. A). Dieser Umstand allein schon beweist zur Genüge, daß diese Form der Schließung des Dorsalbogens mit unifazialen Bau nichts zu tun hat. An der Scheide ist ja der Gegensatz von Blattober- und Unterseite gewiß noch in seiner primären Form erhalten. Wenn in einem primär dorsiventralen Organ ventralseitige Stränge mit invers orientiertem Xylem auftreten, dann liegt gewiß eine adventive Bereicherung des Stranggerüstes vor. Daß die  $v v'$  bei *Aquilegia vulgaris* ein relativ junges Formelement der Nervatur darstellen, erhellt aus ihrem Verlaufe. Nach oben zu streichen sie bis in das Niveau, in welchem der Blattstiel unifazial wird und der Bogen der Strangspuren sich schließt. Dort verschwinden sie dadurch, daß sie an die  $m m'$  anlaufen. Nach unten zu reichen sie tief in die Scheide hinab, enden aber schließlich blind. Sie haben noch keinen Anschluß an das Strangsystem der Achse.<sup>1)</sup>

Ventrale Adventivstränge dieser Art finden wir in vielen Blättern mit unifazialen Stielen (*Trollius*, *Caltha*, *Aconitum Delphinium* etc.). Diese Fälle erweisen sich aber dadurch als vorgeschrittener, daß die Adventiv-

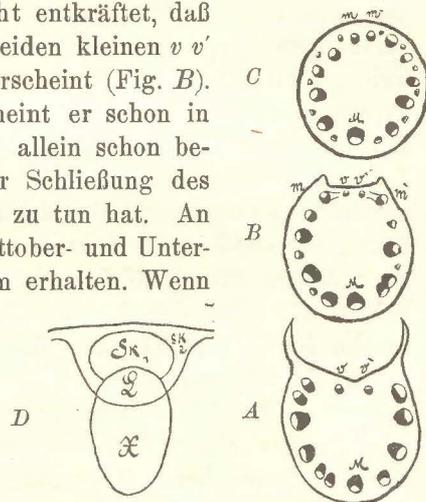


Abb. 15. *Aquilegia vulgaris*.

Querschnitt durch A Scheide, B Blattstielgrund, C Blattstiel ( $m m'$  marginalste Stränge der Scheide,  $v v'$  ventrale Adventivstränge, die nach unten zu blind verlaufen).

<sup>1)</sup> Ganz analog lautet schon Goffarts Befund. Er fand eine größere Zahl solcher  $v v'$ , aber auch er konstatiert, daß sie gegen die Achse zu blind enden: „quelques faisceaux très petits apparaissent... près de la face interne, sans être aucunement rattachées aux autres faisceaux par des éléments quelconques“. Da Goffart und ich zu ganz verschiedener Zeit und an ganz verschiedenem Material gearbeitet haben, entfällt jedes Bedenken, daß es sich um ein nur zufälliges Vorkommnis handeln könnte (vgl. Goffart, l. c., p. 47).

stränge nach unten zu nicht mehr blind auslaufen. Zumeist laufen sie in der Tiefe der Scheide an ihnen gegenüberstehende Primärstränge an. Seltener reichen sie schon bis an den Grund der Scheide und gehen von dort in die Achse über.<sup>1)</sup> Nach oben zu laufen sie stets an die ventralmedianen Stielstränge an.

*Die Gesamtheit der Fälle läßt vermuten, daß diese Adventivstränge im Anschluß an die ventralmedianen Blattstielstränge entstanden sind, daß also der Impuls zur Ausbildung radiärer Struktur vom Blattstiele her der Scheide induziert worden ist.*

[Tafel IV, Fig.  $A_1-4$ .] Bei *Aquilegia*, wo diese Adventivstränge in der Scheide noch blind auslaufen, repräsentieren sie noch ein ziemlich belangloses Nervaturelement; bei *Trollius* sind sie bereits ein wichtiger Teil des Stranggerüstes geworden. Sie haben stets Anschluß gefunden an Primärstränge des Dorsalbogens und werden auffallend frühe differenziert; schon zu einer Zeit, wo das Hauptstranggerüst sich noch im prokambialen Zustande befindet und die erste Anlage der Sekundärnervatur noch lange aussteht. Untersuchen wir junge Blätter in diesem frühen Zustande, so finden wir, daß in die Scheide sieben Hauptstränge eintreten, von denen die mittleren drei ( $I M I$  in Fig.  $A_1$ ) direkt in den dicken Petiolarteil der Scheide eintreten, der oberwärts in den Blattstiel übergeht. Die  $II II$  treten an der Grenze des häutigen Teiles ein, die  $III III'$  in den häutigen Teil selbst. In mittlerer Höhe der Scheide (Fig.  $A_2$ ) tauchen dann den  $I M I$  gegenüber die Adventivstränge  $v v'$  auf.<sup>2)</sup>

In den oberen Regionen der Scheide streichen dann die  $II II'$  in den Petiolarteil herein (Fig.  $A_3$ ). Ähnlich wie bei *Aquilegia* erscheint in diesem Niveau der Bogen der Strangspuren schon in der Scheide geschlossen. Hier tritt aber, weil die  $III III'$  noch in dem häutigen Teile der Scheide streichen, ganz offen zutage, daß der Bogen der Strangspuren nur scheinbar geschlossen ist. Wirklich geschlossen wird er erst im Übergang zum Blattstiel (Fig.  $A_3$  und  $4$ ), wenn auch die  $III III'$  hereinrücken und einschwenken auf den ventralmedianen Pol des Querschnittes, wo sie sich zu einem Ventralmedianus vereinigen. Während sie einschwenken, laufen an sie die Adventivstränge  $v v'$  an. Der Effekt ist, daß die sieben Hauptstränge unter Zusammenfluß der beiden  $III III'$  einen Kreis von sechs Strängen formieren, in welchem dem Medianus ein Ventralmedianus gegenübersteht. Dieser hat mit der Achse doppelte Kommunikation: einerseits durch die beiden Hauptstränge  $III III'$ , die in ihm verschmolzen sind, andererseits durch die Adventivstränge  $v v'$ , die an ihn anlaufen.

[Tafel IV, Fig.  $H H' J$ .] In dieser Ordnung laufen die Stränge bis an den Spreitengrund weiter, wo sie den uns schon flüchtig bekannten

<sup>1)</sup> So nach Goffart bei *Actaea spicata*.

<sup>2)</sup> Nach unten haben sie meist an die beiden  $I I'$  Anschluß; seltener einer von ihnen an einen Strang  $II$ .

Anastomosegürtel ausbilden. An einem gut diaphanisierten und transversal gespaltenen Blatt können wir ihn jetzt näher kennen lernen. ( $H H'$ , die Spaltheilften sind auseinander geklappt!) An der Hand der schematischen Fig. *J* können wir den Strangverlauf leicht verfolgen: Der Hauptmedianus trifurkiert sich, alle übrigen Stränge bifurkieren sich und je zwei aufeinander zustrebende Gabeläste vereinigen sich zu einem Segmentmedianus.<sup>1)</sup>

Der physiologische Wert dieses Anastomosegürtels liegt zutage. Jeder Segmentmedianus erhält doppelte Kommunikation mit der Achse und die mechanische Festigkeit des Spreitengrundes wird wesentlich erhöht. Da die Spreite tief in Segmente geteilt ist, sind beide Leistungen von hohem Werte. Dem Ventralmedianus fällt dabei die Aufgabe zu, den Anastomosegürtel zu einem vollen Ringe zu schließen.

[Tafel V, Fig. *K*.] In anderen Fällen gehen die Leistungen des Ventralmedianus oft viel weiter. Bei *Isopyrum thalictroides* liefert er für jeden der Blattstieläste einen ventralmedianen und zwei kleine dorsale Stränge, so daß jeder Ast das gleiche Nervaturgerüst erhält wie der Blattstiel selbst (vgl. Fig. 7, p. 18). Den Zusammenhang dieser neun von ihm abgegebenen Teilstränge sichert er durch eine gitterartige Anastomosenplatte.

[Tafel V, Fig. *R*.] Bei *Aconitum Stoerckianum* lösen sich die (hier getrennt verlaufenden) zwei ventralmedianen Stränge in nicht weniger als zehn Teilstränge auf, die nach allen Richtungen hin Verbindungen spannen.

Die Ausbildung ventraler Adventivstränge bedeutet einen doppelten Fortschritt:

1. *Der Blattstiel versieht als Träger der Assimilationsfläche und Durchlaßbahn für ihre Leitstränge achsenähnliche Funktionen. Dadurch, daß er unifazial geworden ist, hat er auch achsenähnliche, d. h. radiäre Struktur angenommen. Durch die Ausbildung der Adventivstränge gelangt auch das Untergeschoß des Spreitenträgers, der Petiolarteil der Scheide, zu mehr oder weniger achsenähnlicher Struktur.*

2. *Durch die Ausbildung der Adventivstränge gewinnen außerdem die ventralmedianen Blattstielstränge eine sekundäre Kommunikation mit der Achse. Der nächste Abschnitt wird uns zeigen, daß die Adventivstränge gerade durch diese Leistung zu höherer Bedeutung gelangt sind.*

### e) Die sekundären Abflachungen und ihre Folgen.

(Tafel IV—V.)

Für einen Augenblick müssen wir zurückkehren zu den p. 30 erwähnten kritischen Fällen. Jene kritischen Fälle, in denen die Stipeln lateral stehen, die Blattstielbasis aber ein radiäres Nervaturbild zeigt, sind erledigt. Überall, wo dies der Fall ist, beruht dies radiäre Nervaturbild

<sup>1)</sup> Dieses Verteilungsschema wird nicht immer peinlich genau durchgeführt. Es kommt oft vor, daß ein oder der andere Strang die Gabelung unterläßt. Stets handelt es sich nur um einen einzelnen Strang und nie um den Medianus.

auf dem Vorhandensein ventraler Adventivstränge. Es bleiben noch die beiden kritischen Calthen, die zwar Ochreen besitzen, aber (nach dem Nervaturbild zu schließen) dorsiventrale Blattstiele: *C. appendiculata* mit ihrem gänzlich ausgeflachten, *C. dionaeifolia* mit ihrem tief rinnigen Blattstiel.

Im letzten Hauptkapitel (IV) wird sich zeigen, daß diese beiden Calthen extrem abgeleitete Spreiten besitzen, die ganz unverständlich wären, wenn nicht von ihnen gleitende Formübergänge zurückführten zur Spreite von *C. palustris*. Zugleich werden wir sehen, daß die extrem abgeleitete Form dieser Spreiten in innigster Korrelation steht bei *C. appendiculata* mit der Ausgeflachtheit, bei *C. dionaeifolia* mit der Rinnenförmigkeit des Blattstieles.

Diese beiden dorsiventralen Stiele sind gewiß spät sekundäre Bildungen, die vom *C. palustris*-Stiel abgeleitet werden müssen. Nun zeigt aber dieser selbst schon auffallend sekundäre Züge. Er gehört zu den stärkst abgeflachten, die vorkommen; die großen und die kleinen Strangspuren haben sich in einen inneren und äußeren Kreis geschieden; im Kreis der großen Stränge prävaliert die inverse Orientierung über die primitive. Die *II I'* sind ja schon zu drei Viertel invers orientiert (vgl. Tafel V, Fig. G).

[Tafel IV, Fig. B.] Der stark abgeflachte Stiel von *Caltha* wird erst verständlich, wenn wir ihn mit dem noch vollrunden von *Trollius* vergleichen. In der Scheide von *Caltha* wiederholt sich der Strangverlauf, den wir in der Scheide von *Trollius* kennen gelernt haben (sieben Hauptstränge, von denen drei [*I M I*] im Petiolarteil einen dorsalen Bogen formieren, und zwei Adventivstränge, die in der Scheide an die beiden *II I* Anschluß haben, vgl. Fig. B 1 und 2).

Erst im Übergang zum Blattstiel ändert sich das Bild. Die *III III'*, die bei *Trollius* auf den ventralmedianen Pol des Stielquerschnittes einschwenken, rücken bei *Caltha* überhaupt nicht in den Blattstiel ein, sondern bleiben in der Scheide (Fig. 4). Möglicherweise sind sie bei *Caltha* scheideneigene Stränge, die erst in Korrelation mit der starken Entwicklung der Ochrea ausgebildet wurden. Dann wären bei *Caltha* die *II II'* die marginalsten Stränge des Dorsalbogens und wir müßten erwarten, daß sie auf den ventralmedianen Pol des Querschnittes einschwenken. Sie tun es ebensowenig und treten in die Ecken des Querschnittes. Ob nun die eine oder die andere Auffassung richtig ist, jedenfalls steht fest:

1. daß hier die marginalsten Stränge des Dorsalbogens den ventralmedianen Pol des Querschnittes nicht erreichen;
2. daß im Blattstiel — rein anatomisch betrachtet — der Dorsalbogen *II I M I II* offen bleibt;
3. daß der Ventralmedianus *v* mit dem Strangsystem der Achse nur durch die Adventivstränge der Scheide kommuniziert.

[Tafel V, Fig. *G.*] Daß das Offenbleiben des Dorsalbogens hier nicht primär ist, lehrt ein Blick auf Orientierung und Anordnung der Stränge. Die *I I'* richten ihre Xyleme gegen den Medianus, ihre Leptome gegen die *II II'*. *Diese Anordnung ist gewiß nicht primitiv.* Die *I M I* sind mit dem *v* zu einem engeren Kreis von Hauptsträngen zusammengetreten und die *II II'* sind hinausgedrängt in einen äußern Kranz von Nebensträngen, die wie Trabanten die Hauptstränge umgeben.

[Tafel V, Fig. *M.*] Wie vollständig die *II II'* aus dem Stranghauptgerüst ausgeschaltet sind, zeigt ihr Verhalten im Spreitengrund. Weder an der Ausbildung des Anastomosegürtels, noch an der Ausbildung der Hauptäste der Spreitennervatur nehmen sie irgendwie erheblichen Anteil.

Stark abgeleitet ist diese Art des Strangverlaufes gewiß. Wir gehen wohl kaum fehl, wenn wir sie als eine Folge der starken Abflachung des Stieles betrachten.

[Taf. V, Fig. *G<sub>2-7</sub>*.] Das Verhalten der Blattstiele bei den auf die südliche Hemisphäre ausgewanderten *Caltha*-Arten ist geeignet, diese Auffassung zu unterstützen. Bei ihnen haben die bei *C. palustris* eingeleiteten Querschnittsumformungen große Fortschritte gemacht. In den Stielen *G<sub>2-4</sub>* steigert sich die ventrale Abflachung zu vollständiger Ausflachung. In den Stielen *G<sub>5-7</sub>* vertieft sich die Abplattungsfläche und der vorgeschrittenste Stiel *G<sub>7</sub>* erscheint scharf rinnenförmig.

Hand in Hand mit der fortschreitenden Umformung des Querschnittes nimmt auch die Umformung des Strangverlaufes ihren Fortgang. Bei *Caltha palustris* sahen wir das Stranghauptgerüst auf die vier Stränge *I M I' V* reduziert und die *II II'* hinausgedrängt in einen äußeren Kranz von Nebensträngen. Bei *C. andicola* und *introloba* (*G<sub>2</sub>* und *5*) ist der äußere Kranz der Nebenstränge bereits verschwunden.<sup>1)</sup> Bisweilen bei *C. Novae Zeelandiae* (*G<sub>6</sub>*), stets in dem ganz verflachten Stiel von *C. appendiculata* (*G<sub>3, 4</sub>*), ist auch der Ventralmedianus verschwunden und die bis dahin radiäre Nervatur dorsiventral geworden. In dem tiefrinnig gewordenen Stiel von *C. dionaeifolia* sind auch die *I I'* dem Ablast verfallen (*G<sub>5</sub>*). Damit sind wir bei jenen beiden Calthen angelangt, die uns früher befremdet haben, weil ihre Stiele dorsiventral erscheinen, während ihre Ochreen beweisen, daß die Blattstiele unifazial sind. *Diese Blattstiele entpuppen sich jetzt als unifaziale Stiele, die durch starke Querschnittsumbildungen und durch mit diesen koinzidierende Nervaturreduktionen sekundär wieder anatomisch-dorsiventral geworden sind, ohne daß sie aufgehört hätten, unifazial zu sein.*

Wie ich schon früher gesagt, besitzen *C. appendiculata* und *C. dionaeifolia* die abgeleitetsten Spreiten, die bei *Caltha* vorkommen, und die Form ihrer Spreiten steht in inniger Korrelation mit der Form ihrer Stiele. Wenn in der vorgeführten Reihe von Blattstielen die Stiele gerade dieser

<sup>1)</sup> Diesen Fortschritt der Reduktion zeigen auch einzelne nördliche Arten, so *C. natans*.

beiden Arten als Endglieder auftreten, so leistet das Gewähr, daß die Reihe in ihrer richtigen genetischen Abfolge vorgeführt worden ist. Damit erhält auch die Auffassung, daß die Umordnung des Strangverlaufes bei *C. palustris* durch die sekundäre Abflachung ausgelöst worden ist, nachträglich ihre Bestätigung.

*In dieser Umordnung des Strangverlaufes müssen wir aber zwei Vorgänge auseinanderhalten:*

1. die Abdrängung der marginalsten Stränge des Blattes vom ventralmedianen Pol des Stielquerschnittes; sie ist die unmittelbare Folge der ventralseitigen Abflachung und tritt bei allen stark abgeflachten Stielen ein;

2. die Reduktion des Stranghauptgerüstes; sie ist eine sekundäre Erscheinung, die nur bei *Caltha* nachweisbar ist.

[Tafel V, Fig. D—F.] Bei den abgeflachten Stielen von *Anemone* (D), *Delphinium* (E), *Aconitum* (F) werden wohl die marginalsten Hauptstränge des Blattes in die Ecken des unifazialen Blattstieles abgedrängt; bei einzelnen *Aconiten* kommt es sogar zu einer Abschwächung der verdrängten Stränge, nie aber zu einer völligen Ausschaltung derselben aus dem Stranghauptgerüst.<sup>1)</sup>

Man darf sich nicht vorstellen, daß diese sekundären Abflachungen und die durch sie bewirkten Umordnungen des Strangverlaufes nur an Stielen eingetreten sind, die alle früher beschriebenen Entwicklungsstufen schon durchlaufen hatten. Unter den sekundär abgeflachten Stielen finden wir alle möglichen Entwicklungsstufen vertreten, angefangen von solchen, die erst im mittleren Hauptteil unifazial geworden sind und ventrale Adventivstränge noch nicht differenziert haben (*Anemone nemorosa*), bis zu solchen, bei denen die Umspannung des Stieles durch die Blattunterseite schon bis an die Grenze von Scheide und Spreite heranreicht und Adventivstränge schon zum regelmäßigen Bestande des Stranghauptgerüstes gehören (*Caltha*).

Einerseits daraus, andererseits aus dem verschiedenen Grade der sekundären Abflachung ergibt sich eine Mannigfaltigkeit, auf die ins einzelne einzugehen den Zweck dieser Darstellung wohl kaum fördern könnte. Es wird genügen, die Haupttypen zu charakterisieren und dabei vornehmlich jene zu berücksichtigen, bei denen die morphologischen Zusammenhänge mehr oder weniger verschleiert sind.

In jenen Fällen, in welchen ventrale Adventivstränge noch fehlen (*Anemone nemorosa*), gabeln sich die in die Ecken abgedrängten Hauptstränge und senden den einen Gabelast an den ventralmedianen Pol des Blattstielquerschnittes, während der andere in den Ecken des Blattstieles weiterläuft. Schon in diesen Fällen gabelt sich am häufigsten nur der eine

<sup>1)</sup> Ähnliche Verhältnisse herrschen auch in den Stielen von *Actaea*, *Cimicifuga*, *Thalictrum*, aber die starke Vermehrung der Stränge, namentlich die häufige Hypertrophie der ventralseitigen, erschwert es oft, den Strangverlauf klarzulegen.

der beiden abgedrängten Stränge, während der andere diese Gabelung unterläßt. Überall, wo ventrale Adventivstränge schon ausgebildet sind, unterlassen beide abgedrängte Stränge die Gabelung. Die ventralmedianen Stränge des Stieles verlieren vollständig ihre Verbindung mit den abgedrängten Strängen und kommunizieren mit dem Strangsystem der Achse nur mehr durch die Adventivstränge der Scheide. Diese Form des Strangverlaufes ist typisch für die *Aconiten* und *Delphinien*, kommt aber auch bei vielen *Anemonen*, *Thalictrien* etc. vor.

Rein deskriptiv-anatomisch betrachtet, sind in solchen Fällen die ventralmedianen Stielstränge (*v v'* in Fig. *D—F'*), die im Blattstiel den Dorsalbogen der Strangspuren zu einem Kreise schließen, nichts anderes als die oberen Fortsetzungen der ventralen Adventivstränge der Scheide; wer nur diese Stiele kannte, wäre berechtigt, dieselben für ebenso bifazial zu halten wie die Scheide und auch die ventralmedianen Stränge des Stieles als adventives Formelement anzusprechen. Genetisch betrachtet sind die ventralmedianen Stränge auch in diesen Stielen die oberen Fortsetzungen der marginalsten Hauptstränge der Scheide. Sie haben nur, weil diese in die Ecken abgedrängt wurden, ihre Verbindung mit ihnen verloren. — Das brauchte den Blattstiel nicht abzuhalten, seine ventralmedianen Stränge in der gewohnten Weise weiter auszubilden. Die Funktionsfähigkeit dieser Stränge war ja durch die an sie anlaufenden ventralen Adventivstränge vollkommen gesichert. Wo solche fehlten, wurde die Verbindung mit den abgedrängten Adventivsträngen nie vollständig unterbrochen (vgl. oben *Anemone nemorosa*).

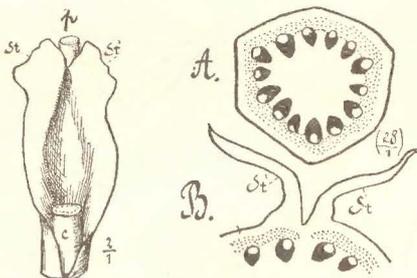


Abb. 16. *Thalictrum foetidum*.

Scheide mit den paarigen Ventralstipeln.  
*A* Schnitt durch den Blattstiel, *B* durch die Blattstielbasis mit den anlaufenden Stipeln.

Der Homologie nach ist der Dorsalbogen der Hauptstränge in all diesen Blattstielen genau so zu einem Kreise zusammengezogen wie in den noch vollrunden, in denen die marginalsten Hauptstränge noch auf den ventralmedianen Pol des Querschnittes einschwenken.

Daß alle diese stark abgeflachten Stiele mit ihrem sekundär entstellten Strangverlauf tatsächlich unifazial sind, geht aus den zahlreichen Fällen hervor, in denen die Scheiden oder Spreiten oder beide zyklisch ausgebildet sind.

Zyklische Spreiten dominieren bei *Caltha*,<sup>1)</sup> *Delphinium*, *Eranthis*, *Aconitum* § *Lycocotnum*,<sup>2)</sup> sind häufig bei *Thalictrum*, *Actaea*, *Cimicifuga*, selten bei *Anemone* (*A. vitifolia*).

<sup>1)</sup> Bei *C. Novae Zeelandiae* zeigen die Spreiten nur sehr starke Annäherung an zyklische Form.

<sup>2)</sup> Bei den Spreiten der Sektion *Napellus* nur mehr oder weniger vorgeschrittene Intermediärformen, aber wohl kaum je typisch zyklische Spreiten.

Zyklische Scheiden dominieren bei *Caltha* (Form ochreal) und sind häufig bei *Thalictrum*, *Actaea*, *Cimicifuga* (exstipulat oder stipulat wie Abb. 16).

Zyklische Scheiden und zyklische Spreiten scheinen nur bei *Clematis* gänzlich zu fehlen.

Wie sich die Verhältnisse gestalten, wenn Spreiten und Scheiden schon zyklisch sind, hat uns *Caltha palustris* gezeigt.

[Abb. 17, Fig. A—G.] Bei *Delphinium formosum* können wir einen Stiel studieren, an dem die Umspannung durch die Blattunterseite zwar bis an den Spreitengrund reicht, nicht aber bis an die Blattstielbasis. Nur die Spreiten sind zyklisch, die Scheiden noch nicht. In der Scheide streichen fünf Hauptstränge *II I M I' II'* (Fig. A). Schon in der untersten Region der Scheide lösen sich von den *I I'* kleine Adventivstränge los, die sich den *I M I* invers orientiert gesenken. In mittlerer Höhe der Scheide

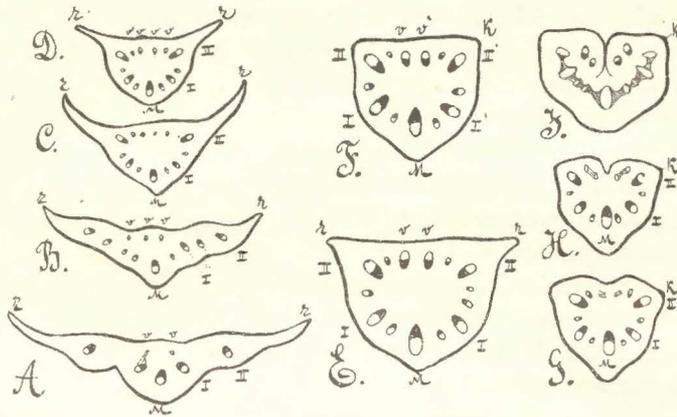


Abb. 17. *Delphinium formosum*.

Querschnitt durch A—D Scheide, E Blattstielbasis, F Blattstiel, G—J Übergangsregion von Blattstiel (F) zu Spreitengrund (J). (Geschnitten ist ein noch ziemlich junges, etwa 250 mm hohes Blatt.)<sup>1)</sup>

ist schon ein ganzer Bogen solcher kleiner Adventivstränge entstanden (*v v* in Fig. C), welche den schon halbkreisförmig zusammengezogenen Dorsalbogen zu einem Kreise schließen. Dem Prinzip nach ist jetzt schon die Ordnung eingetreten, die auch im Blattstiel herrscht (Fig. F). Beim Übergang von Scheide zu Stiel (Fig. E) fällt nur eines auf. Zwei der ventralen Stränge *v v* schwellen, ohne daß ihnen Verstärkungen zufließen, kräftiger an und werden dadurch zu großen ventralmedianen Blattstielsträngen.

Dieses Verhalten scheint mir in gutem Einklang zu stehen mit der Auffassung, daß diese ventralmedianen Stränge im Blattstiel zu einer Zeit entstanden sind, als die marginalsten Hauptstränge des Blattes noch einschwenkten auf den ventralmedianen Pol des Stielquerschnittes. Damals nahm der Blattstiel die Gewohnheit an, große ventralmedianen Stränge auszubilden. Damals entstanden auch die Adventivstränge, welche den ventralmedianen Strängen eine zweite Kommunikation mit der Achse verschafften. Wie überall, wo dies eintrat, waren die

<sup>1)</sup> Fig. F—J doppelt so stark vergrößert als Fig. A—D.

Adventivstränge viel schwächer ausgebildet als die ventralmedianen Stielstränge. Durch die sekundär eintretende Abflachung verloren dann die ventralmedianen Stielstränge ihre Kommunikation mit den abgedrängten Marginalsträngen. Im übrigen blieb alles beim alten.

Die Ränder der Scheide ( $r$  in Fig. *A—E*) gehen direkt über in die Ränder des Stieles ( $k$  in Fig. *F—J*). Diese laufen bis an das oberste Ende des Stieles rein seitlich weiter, um schließlich blind zu enden. Auf der Abplattungsfläche des Stieles aber bildet sich im Übergang zum Spreitengrund (Fig. *G—H*) allmählich eine seichte Rinne aus. Dadurch emarginiert sich der Stielquerschnitt ganz ähnlich wie bei *Trollius* und ähnlich wie dort lösen sich aus dem einspringenden Winkel dieser Emargination im Spreitengrund die Spreitenränder los (Fig. *J*). Sie entspringen hier mitten auf der Abplattungsfläche des Stieles ohne jeden Zusammenhang mit den Blattstielrändern. Damit erweisen sich:

1. die Spreite als zyklisch;
2. der Blattstiel als unifazial und
3. seine Ränder ( $K$ ) als Abplattungskanten.

Daß sie nach unten zu in die Scheidenränder übergehen, widerspricht dieser Auffassung nicht. Hier ist der Blattstiel unifazial, die Scheide aber nicht zyklisch. Ehevor die Abflachung an diesen Stielen eintrat, müssen sie sich in einem ähnlichen Zustande befunden haben wie heute noch die von *Aquilegia* (Abb. 15). Die Scheidenränder liefen noch getrennt an den Blattstiel an; zwischen ihnen war noch ein Streifen Blattoberseite sichtbar, der sich nach oben zu allmählich in die zylindrische Fläche des Stieles verlief. Als dann die Abflachung eintrat, verschwand dieser Streifen Blattoberseite in der Abplattungsfläche und die Abplattungskanten des Stieles gewannen Anschluß an die Ränder der Scheide. Unifaziale Stiele dieser Form dominieren namentlich bei *Delphinium* und bei *Aconitum* § *Lycocotnum*.

[Abb. 18, Fig. *A—E*.] Als Beispiel eines stark abgeflachten Stieles, wähle ich den Blattstiel eines *Aconitum Stoerckianum*. Solche Blattstiele müssen sich zur Zeit, als die Abflachung an ihnen eintrat, in einem Zustande befunden haben, der sich von dem, in welchem der Stiel von *Helleborus caucasicus* sich heute noch befindet (Abb. 13, p. 25), nur dadurch unterschied, daß bereits ventrale Adventivstränge ausgebildet waren. Die Verschmelzung der beiden Blattränder trat erst in einer gewissen Höhe über der Blattstielbasis ein und im oberen Teile des Blattstieles trennten sich die Blattränder wieder voneinander und gingen im

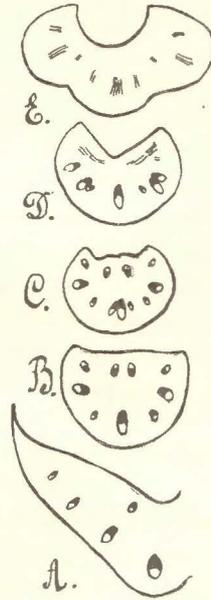


Abb. 18. *Aconitum Stoerckianum*.

Querschnitt durch *A* Scheide, *B* Blattstielmitte, *C* Blattstiel oberhalb der Mitte, *D* Blattstiel in zirka drei Viertel seiner Höhe, *E* Spreitengrund. (Bastkappen in den Zeichnungen weggelassen.)

Spreitengrund über in die Spreitenränder. Als dann durch die sekundäre Abflachung am Stiele Abplattungskanten entstanden, gewannen diese sowohl im unteren als im oberen Teile des Stieles Anschluß an die primären Ränder des Blattes. Dadurch entsteht heute der Eindruck, als verliefen die beiden Blattränder von der Scheide (*A*) über den Blattstiel (*B—D*) bis zum Spreitengrund vollkommen getrennt, ohne irgendwo sich einander auffällig zu nähern. Äußerlich unterscheiden sich diese Stiele in nichts von noch primitiv dorsiventralen Stielen.

Bei *Caltha* haben wir einzelne unifaziale Blattstiele gefunden, bei denen im Gefolge starker Querschnittsumformungen die ventralmedianen Stränge ablastiert waren. Einer dieser Stiele, der von *C. dionaeifolia*, war tief rinnig. Bei *Aconiten* und *Delphinien* zeigen die abgeflachten Stiele des öfteren Neigung, die Abplattungsfläche leicht rinnig zu vertiefen. Wenn bei einer oder der anderen Sippe sich diese leichten Austiefungen zu tieferer Rinnenförmigkeit gesteigert hätten, dann wären wohl auch hier die ventralmedianen Stränge des Stieles dem Ablast verfallen. Dann aber wäre jene Form des typischen Rinnenstieles zustande gekommen, die wir bei *Consolida* (Abb. 10) kennen gelernt haben. *Consolida* aber ist die nächste Schwestergattung zu *Delphinium* und *Aconitum*. Früher (p. 22) haben wir uns überzeugt, daß diese Rinnenstiele an Blättern von dikotylicher Tracht nur vorkommen:

1. bei der eben in Rede stehenden — streng annuellen — *Consolida*;

2. bei den gleich *Consolida* streng annuell gewordenen, den *Aconiten* und *Delphinien* systematisch gleichfalls ganz nahe stehenden *Nigellen* und *Garidellen*;

3. bei *C. dionaeifolia*, dessen Blattstiele nachweislich unifazial sind und nur sekundär dorsiventrale Struktur angenommen haben.

Ich möchte es für das Wahrscheinlichste halten, daß die Rinnenstiele von *Consolida*, *Nigella* und *Garidella* auf dem eben angedeuteten Wege zu ihrer heutigen Dorsiventralität gelangt sind. Ihre unmittelbare organschichtliche Vorstufe würden die Blattstiele von *Aconitum* § *Napellus* zeigen: Blattstiele, die nur in ihrem mittleren Teil von der Blattunterseite umspannt sind und durch die sekundäre Abflachung und die Verschmelzung der Abplattungskanten mit den primären Blatträndern äußerlich bereits zur Tracht primär dorsiventraler Stiele zurückgekehrt sind. Starke Austiefung der Abplattungsfläche und dadurch bewirkte Unterdrückung der ventralmedianen Stielstränge hätte dann die heutige Gestalt dieser Rinnenstiele herbeigeführt.

\* \* \*

Während wir in den vorigen Abschnitten verfolgen konnten, wie die durch das Unifazialwerden angebahnte radiäre Struktur in den unifazial gewordenen Stielen immer konsequenter durchgebildet, ja sogar auf die Scheide fortgepflanzt wird, haben wir jetzt erfahren, wie die sekundären

Abflachungen der radiären Struktur dadurch entgegenarbeiten, daß durch sie die marginalen Scheidenstränge, die in den vollrunden Stielen auf den ventralmedianen Pol der Querschnitte treten, abgedrängt werden an die Ecken des Stielquerschnittes. So lange die Abplattungen noch Abplattungen bleiben, läßt sich der Blattstiel in der Ausbildung seiner ventralmedianen Stränge nicht stören. Je nach Umständen wird ihre Funktionsfähigkeit erhalten, bald durch Seitenäste der abgedrängten Stränge, bald durch die Adventivstränge. Nur vollständig ausgeflachte und tief rinnenförmig gewordene Blattstiele stellen die Ausbildung der ventralmedianen Stränge ein und werden dadurch sekundär wieder dorsiventral.

### III. Die Flächengliederung der Spreiten.

#### a) Einführung.

Wir haben uns bisher nur mit jenen Formverhältnissen der Spreiten beschäftigt, die durch die Wuchsart des Stieles bedingt sind. Nun wollen wir uns jenen Formverhältnissen zuwenden, welche auf der Wuchsart der Spreiten selbst beruhen. Es handelt sich wesentlich um die Art der Flächengliederung. Die Erscheinung der erwachsenen Spreite ist das Produkt zweier Faktoren. Sie wird bestimmt:

1. durch die primäre ontogenetische Anlage der Form;
2. durch das ausbauende Wachstum, durch welches die Form erst fertiggestellt wird.

Auf die Erscheinungsform der Spreite hat das ausbauende Wachstum allergrößten Einfluß. Ob sich die Spreite in Segmente nur mehr oder weniger tief lappt oder teilt oder in gestielte Segmentflächen sich auflöst, hängt nur vom ausbauenden Wachstum ab; bisweilen (nicht immer) bestimmt sogar das ausbauende Wachstum, ob die Spreite pinnat oder palmat sich entwickelt (*Rosaceen*).

Für die organgeschichtliche Betrachtung aber steht die primäre ontogenetische Anlage im Vordergrund des Interesses. Die fertig ausgebauten Formen der Organe sind ja nicht mehr umbildungsfähig. Jeder Formwandel, der im Ablauf der Generationen eingetreten ist, kann sich — als realer Vorgang — nur abgespielt haben in der Form einer Abänderung der Ontogenese der Organe.

Der Erste, der den Weg betrat, die *Ranunculaceen*-Spreiten nicht nach ihrer Tracht, sondern nach ihrer ersten ontogenetischen Anlage zu charakterisieren, war Goffart. Er unterschied:<sup>1)</sup>

1. monakrone Typen, die er durch den Besitz nur einer Spitze und durch den gegen die Spitze zu konvergenten Strangverlauf charakterisierte. Nach Goffart bestünden sie entweder nur aus einem Segment (*Ranunculus Lingua*) oder trügen eine Anzahl gestielter Seitensegmente (*Nigella*);

<sup>1)</sup> Goffart, l. c., p. 126.

2. triakrone und

3. polakrone, die beide durch basipetale Segmentation und divergenten Strangverlauf charakterisiert seien und sich nur durch die Zahl der seitlichen Segmentpaare unterscheiden.

Ich glaube nicht, daß Goffart gut daran getan hat, die Merkmale der primären ontogenetischen Anlage zu kombinieren mit Merkmalen des Strangverlaufes. Seinen monakronen Typus halte ich — offen gestanden — für verunglückt. Da Goffart von monakronen Spreiten verlangt, daß ihre Hauptstränge gegen die Blattspitze zu konvergieren, werden die nierenförmigen Spreiten mit strahliger Nervatur, die bei *Caltha* und *Ranunculus* eine wichtige Rolle spielen, vollkommen obdachlos. Andererseits heißt es doch den Begriff der Monakronie etwas weit fassen, wenn man — dem Nervaturmerkmal zuliebe — die reich gefiederten Spreiten der *Nigellen* bei den monakronen Spreiten unterbringt. Zu den polakronen darf man sie freilich ebensowenig stellen, weil sie sich nicht basipetal, sondern akropetal segmentieren.

Im Sinne dieser Erwägung komme ich zur Aufstellung nachfolgender Typen:

1. polakrone Spreiten, die sich im Anschluß an die primäre Hauptspitze — also in basipetaler Folge — segmentieren. Alle Segmente sind unter sich gleichen Ranges und stellen vom Mittelsegment gegen die Randsegmente hin eine einheitliche Reihe dar, auf welcher es nur graduell abgestufte Merkmalsunterschiede gibt;
2. triakrone Spreiten, die überhaupt nur ein Paar seitlicher Hauptsegmente ausgliedern;
3. heterakrone Spreiten,<sup>1)</sup> bei denen die Segmentation nicht im Anschluß an die primäre Hauptspitze, sondern akropetal abläuft;
4. monakrone, die sich überhaupt nicht segmentieren.

### b) Polakrone Anlagen.

(Tafel VI.)

Zwischen heterakronen und monakronen, ebenso zwischen monakronen und triakronen Typen fehlt jede direkte Formbrücke.<sup>2)</sup> Von den polakronen Typen aber führen gleitende Formenreihen sowohl zu den monakronen als zu den triakronen und über die triakronen weg auch zu den heterakronen. Um diese Formenreihen aber richtig zu würdigen, muß man sich mit einigen Eigentümlichkeiten näher befreunden, die der polakrone Typus bei *Ranunculaceen* zeigt, die aber bisher zum Teil gar keine, zum Teil sehr geringe Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben.

<sup>1)</sup> Der Terminus „heterakron“ wird später begründet werden.

<sup>2)</sup> Da und dort erweist sich wohl eine vereinzelte monakrone Spreite als verarmte heterakrone (*Clematis integrifolia*); vereinzelt tauchen auch unter triakronen Spreiten monakrone auf (*Thalictrum rotundifolium*). Derartige sporadische Vorkommnisse spiegeln gewiß nicht den großen Entwicklungsgang.

[Tafel VI, Fig. C.] Vor allem darf nicht übersehen werden, daß an den polakronen Spreiten der *Ranunculaceen* nur die primäre Segmentation basipetal verläuft. Wenn es zur Ausgliederung von Sekundärlappen kommt, die an den Primärsegmenten paarig auftreten, verläuft diese sekundäre Segmentation stets akropetal<sup>1)</sup> (vgl. Abb. 5, p. 16).

[Tafel VI, Fig. A.] Nicht minder wichtig ist es, zu beachten, daß die Segmente der primären Folge in ihren Merkmalen eine deutliche Stufenfolge erkennen lassen, die mit dem zeitlichen Ablauf der Segmentation in innigster Korrelation steht. Je später, d. h. je ferner der Mediane die Segmente entstehen, desto weniger hoch erheben sie ihre Spitzen und desto höher hinauf sind sie miteinander kongenital. Das median gespaltene junge Blatt von *Helleborus niger* (Fig. A) zeigt uns diese Abstufung sehr deutlich.

Bei *H. niger* löst sich die Spreite während des ausbauenden Wachstums in gestielte Segmente auf und es entstehen die bekannten fußförmig zusammengesetzten Spreiten, bei denen die Segmentstiele nicht aus einem Punkte ausstrahlen, sondern sich allmählich voneinander loslösen. Ganz ohne Grund hat man diesen Spreiten zymöse Verzweigung zugeschrieben und die Segmente I—IV der Reihe nach als Segmente erster bis vierter Ordnung betrachtet. Da die Segmente desto höher hinauf miteinander kongenital sind, je später, d. h. je ferner der Mediane sie entstehen, ergibt sich die fußförmige Aneinanderreihung der Segmentstiele von selbst, wenn der integre Basalteil der Spreite und die Basen der Segmente zu kräftig stielartigem Wuchse übergehen.

Die Zunahme aber des basalen Zusammenhanges zwischen den Segmenten vom Mittelsegment gegen die Randsegmente ist nur eine Folge des zeitlichen Ablaufes der basipetalen Segmentation und zeigt sich bei allen polakronen *Ranunculaceen*-Spreiten, auch bei solchen, welche alle Botaniker unbedenklich als palmat bezeichnen (vgl. in Abb. 19 die Linie 1—7).

[Tafel VI, Fig. A A'.) Gerade bei *H. niger* kann kein Zweifel sein, daß alle Segmente den Wert von Hauptsegmenten haben. Bei *H. niger* ist zwischen der basipetalen Segmentation und dem auf dem Spreitenrande verfügbaren Raume vollständiges Gleichgewicht eingetreten. Sobald der Spreitenrand durch Anlage einer Zahl von Segmentpaaren erschöpft ist, bricht die basipetale Segmentation unvermittelt ab (Fig. A). Nur äußerst selten entsteht noch ein „überzähliges“ Segment, das dann am äußeren Rand des jüngsten Hauptsegmentes ausgegliedert wird (IV an III in Fig. A'). Mit dieser Art der Begrenztheit der basipetalen Segmentation steht die *H. niger*-Spreite ziemlich isoliert da unter den polakronen Spreiten.

[Abb. 19.] Der Regel nach sind die polakronen Anlagen bei den *Ranunculaceen* unbestimmt begrenzte Typen. Bei *Aconitum vulparia* läßt

<sup>1)</sup> Bloße Zahnungen des Randes verlaufen bisweilen basipetal (*Helleborus*).

sich die basipetale Segmentation verfolgen bis zu sechs, ja oft bis zu sieben Paaren von Segmenten, die an Größe und Selbständigkeit immer mehr abnehmen, bis sie — der Tracht nach — nur mehr größeren Zahn-  
lappen gleichen.

Zwischen dem Ablauf der basipetalen Segmentation und dem auf dem Rande der Spreite verfügbaren Raume ist noch kein Gleichgewicht ausgebildet. Wenn nach Anlage einer Zahl von Segmentpaaren der Rand der Spreite erschöpft ist, steht die Segmentation keineswegs still, sondern setzt sich am äußeren Rande der zwei Segmente, welche den Spreitenrand erschöpft haben, noch weiter fort und flaut dort nur allmählich ab.

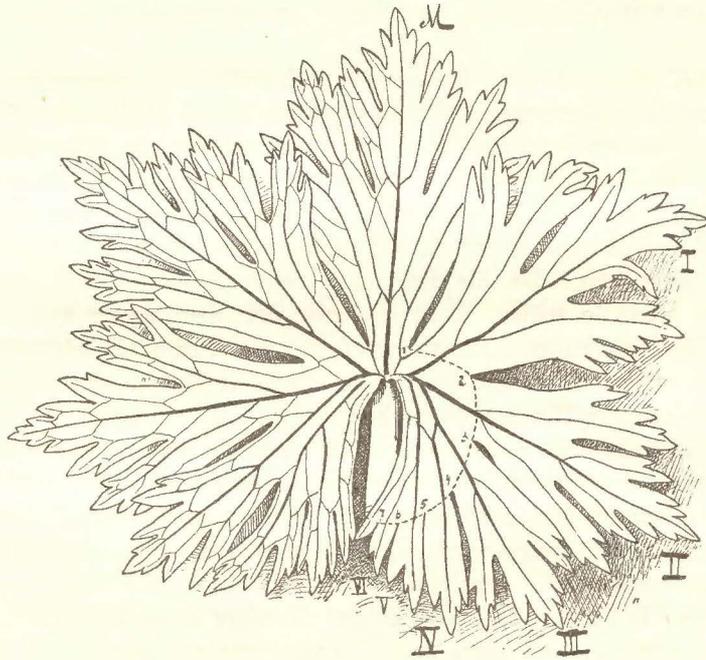


Abb. 19. Spreite von *Aconitum Vulparia* ( $\frac{1}{4}$ ).

I—VI die in unbestimmt begrenzter basipetaler Folge ausgegliederten Primärsegmente.

[Tafel VI, Fig. B und C.] Bei *Trollius* z. B. wird, wie uns schon bekannt ist, der Spreitenrand schon durch die Anlage des zweiten Segmentpaares erschöpft (II II' in Fig. B). Es entstehen aber mindestens noch zwei weitere Segmentpaare III und IV. Diese „überzähligen Segmente“ werden am Rande der II II' ausgegliedert (Fig. C). Nur die ersten fünf Segmente (M I II) werden zu Hauptsegmenten; die überzähligen dagegen werden zu Segmenten zweiter Ordnung, die an den Rand der beiden jüngsten Hauptsegmente angegliedert erscheinen.

Im Hinblick auf Größe und Selbständigkeit unterscheiden sich diese jüngsten Primärsegmente (III IV in Fig. C) so wenig von den ältesten



das ausbauende Wachstum die Spreite in gestielte Segmente auflöst, tritt der Unterschied zutage. Alle Hauptsegmente erhalten ihre eigenen Stiele, die überzähligen werden mit dem Hauptsegment, an das sie angegliedert sind, an einem Stiel zusammengefaßt. Die eupolakronen Anlagen lösen sich stets in mindestens fünf gestielte Segmente auf, die je nach der Wuchsart palmat (*Coptis quinquefolia*) oder pedat (*Helleborus*) zusammengeordnet sind.<sup>1)</sup> Die komplex-triakronen Spreiten lösen sich ternat auf. Es entsteht der von *Anemone nemorosa* her wohlbekannte Typus, den ich als komplex-ternat bezeichnen möchte (Fig. C).

[Abb. 20 und 21.] Wenn es bei komplex-triakroner Anlage zu innigerer Verschmelzung der Segmente kommt, dann werden auf jeder Seite der Spreite sämtliche Seitensegmente miteinander viel inniger verschmolzen als das Mittelsegment mit ihnen. Es entstehen komplex-dreilappige Formen (Fig. D in Abb. 20).

Die komplex-ternaten und komplex-dreilappigen Spreiten sind ungewein charakteristische Formen. Wo immer sie auftreten, können wir mit Sicherheit annehmen, daß sie aus komplex-triakronen Anlagen hervorgegangen sind. Dem scheint nun freilich die Tatsache zu widersprechen, daß sie variationsweise bei *R. abortivus* auftreten, das normal monakrone Spreiten hat (Abb. 21). Dieser Widerspruch wird bald seine Lösung finden.

### c) Triakrone Anlagen.

(Tafel VI.)

[Tafel VI, Fig. H.] Der komplex-triakrone Typus ist nicht nur der verbreitetste aller polakronen Typen, er ist auch das Zentrum, von dem alle nicht polakronen Typen ausstrahlen. Das Eigentümliche des komplex-triakronen Typus liegt darin, daß nur drei Hauptsegmente differenziert werden, von denen aber infolge des Auftretens überzähliger Segmente die beiden seitlichen viel reicher entwickelt sind als das mittlere. Weniger bei *Aconitum* und *Delphinium*, häufiger bei *Ranunculus*, noch häufiger bei *Anemone* können wir verfolgen, wie das Mittelsegment relativ gefördert, die Seitensegmente relativ gehemmt werden, so daß die drei Segmente einander immer gleichwertiger werden. Die relative Hemmung der Seitensegmente kommt namentlich dadurch zum Ausdruck, daß die überzähligen Segmente allmählich schwinden. Die Anlagen werden immer reiner triakron. Schon bei *Ranunculus* treten rein oder doch fast rein triakrone Anlagen nicht ganz selten auf (*R. glacialis*, *biternatus*, *Sardous*, *bulbosus*); viel häufiger bei *Anemone*, wo sie in § *Pulsatilla* die Oberhand über die komplex-triakronen gewinnen. Bei *Isopyrum*, *Aquilegia*, *Actaea*, *Cimicifuga*, *Coptis*, *Xanthorrhiza*, *Clematis*, *Thalictrum*, *Anemonopsis* sind die komplex-triakronen Formen schon verschwunden. Es werden stets nur mehr drei Haupt-

<sup>1)</sup> Ob palmate oder pedate Spreiten entstehen, hängt nur davon ab, ob der integrale Teil der Spreite flau oder lebhaft wächst.

segmente angelegt, die Anlage von überzähligen unterbleibt und nach Anlage der drei Hauptsegmente setzt sofort die Ausgliederung der Sekundärlappen ein (Fig. H).

Während der ausbauenden Phase des Wachstums zeigen diese triakronen Anlagen sehr starke Tendenz, sich in gestielte Teilflächen ternat aufzulösen. Zumeist wiederholt sich dieser Vorgang an den Teilflächen in der Weise, daß die Sekundärlappen sich zu gestielten Fiederblättchen auswachsen: die Spreite löst sich in drei gefiederte Segmente auf.<sup>1)</sup>

Wenn in solchen Fällen die sekundäre Segmentation sich nach dem Vorbild der primären begrenzt, dann entsteht an jedem Hauptsegment nur ein Paar von Sekundärlappen und es resultieren typisch biternate Spreiten (*Aquilegia vulgaris*, *Isopyrum thalictroides*, *Ranunculus glacialis*).

Diese biternaten Spreiten mit ihrer streng zahlenmäßigen Gesetzmäßigkeit der Segmentation stellen ein Endglied der Entwicklung polakroner Spreiten vor, aber nur ein Endglied auf jener Linie der Entwicklung, auf welcher das Grundmerkmal der Polakronie — die basipetale Segmentation — nie vollständig verwischt wird.

Ehevor ich die Besprechung der polakronen Anlagen schließe, möchte ich auf zwei Unterschiede hinweisen, die zwischen *Ranunculaceen* und *Rosaceen* bestehen:

1. die polakronen Anlagen der *Ranunculaceen* werden stets strahlig ausgebaut, die der *Rosaceen* bald strahlig (*Alchemilla*), bald pinnat (*Rosa*);
2. die polakronen Anlagen der *Ranunculaceen* haben sich sehr oft triakron begrenzt, bei den *Rosaceen* spielt diese Art der Formweiterbildung nur eine geringe Rolle.

Dadurch bieten *Ranunculaceen* und *Rosaceen* die beiden Hauptparadigmen der Entwicklungsart polakroner Anlagen.

#### d) Heterakrone Anlagen.

(Tafel VI.)

Während bei den meisten *Rosaceen* strahlig und fiedrig segmentierte Spreiten gleichmäßig aus polakronen Anlagen hervorgehen, fällt bei *Ranunculaceen* die Entscheidung darüber, ob die Spreite strahlig oder fiedrig wird, schon bei der ersten Anlage der Spreite. Alle pinnaten Spreiten der *Ranunculaceen* besitzen ausnahmslos heterakrone Anlage und entwickeln ihre Fiedern in akropetaler Folge. — Trotz dieses scheinbar schroffen Gegensatzes kann kein Zweifel darüber sein, daß die pinnaten Spreiten der *Ranunculaceen* mit ihrer akropetalen Segmentation nur ein phylogenetisches Derivat der basipetal sich segmentierenden polakronen Spreiten sind. Der Weg aber von den polakronen Spreiten zu den heterakronen

<sup>1)</sup> Seltenerere Erscheinungsformen der triakronen Spreite sind: die dreilappige (*Hepatica*) und die einfach ternate (*Coptis trifolia*, *Anemone trifolia*, *Helleborus corsicus*, *lividus* . . .).

kronen führt über die triakronen hinweg. Das bezeugt schon die systematische Verbreitung der Formen.

Bei *Ranunculus* dominieren noch komplex-triakrone Formen, triakrone Begrenzung tritt aber schon häufig ein und vereinzelt tauchen auch Spreiten auf, die man, wo nicht als typisch pinnat, so doch als pinnatoïd bezeichnen muß (*R. repens*), weil das Mittelsegment auffallend reicher entwickelt ist als die beiden Seitensegmente. — Bei *Anemone*<sup>1)</sup> sehen wir im Formenschwarm von *A. patens* die komplex-triakrone Spreite (*A. patens*) durch mehr oder weniger triakrone und pinnatoïde allmählich übergehen in pinnate... Im Formenschwarm von *Anemone pratensis* dominieren dann die pinnaten Formen... Bei *Thalictrum* und *Clematis* sind die komplex-triakronen Typen verschwunden und ternate Formen (*Th. aquilegifolium*, *Cl. alpina*) gehen durch pinnatoïde (*Th. angustifolium*, *Cl. Flammula*) über in pinnate (*Th. alpinum*, *Cl. vitalba*)... Bei *Callianthemum* dominieren schon pinnate Formen, bei *C. rutaefolium* Rehle kommen aber pinnatoïde, ja selbst noch fast rein ternate Formen gelegentlich noch vor... Bei *Nigella* und *Garidella* herrschen die pinnaten Spreiten vollkommen exklusiv. Bei den den *Nigellen* durch die Episepalie der Kronen und die mediansymmetrischen Blütenpläne so nahestehenden *Delphininen* finden wir aber noch bei den gleich den *Nigellen* annuell gewordenen *Consoliden* die triakronen Formen, bei den noch perennen *Aconiten* und *Delphinien* auch die komplex-triakronen... Bei *Adonis* fehlt jeder Anschluß an triakrone Formen und die pinnaten Spreiten geraten schon auf den Weg der Entartung. Sie schlagen Wege ein, die sonst nur von Hochblättern betreten werden. Sie reduzieren den Blattstiel und das unterste Fiederpaar kommt pseudostipular an die Scheide zu sitzen. Dabei bleibt es in seiner Entwicklung so stark zurück, daß es manche Morphologen als echtes Stipelpaar ansprechen<sup>2)</sup> (*A. autumnalis*). Bisweilen bleibt auch das erste Internodium der Fiederrachis gestaucht und ein zweites Fiederpaar wird scheidenständig (*A. vologensis*).<sup>3)</sup> Wenn auch dieses seine Entwicklung hemmt und noch ein drittes Fiederpaar scheidenständig wird, entsteht Konvergenz in der Tracht mit strahlig segmentierten polakronen Spreiten (*A. vernalis*).<sup>4)</sup>

Die heterakronen Typen sind bei den *Ranunculaceen* gewiß aus den polakronen entstanden. Wie es dazu kommen konnte, daß die basipetale Segmentation sich umwandelte in eine akropetale, ist leicht zu durchschauen, wenn man sich drei Dinge vor Augen hält:

1. wie die systematische Verbreitung der Formen zeigt, sind die heterakronen Spreiten nicht direkt aus den polakronen entstanden, sondern aus den schon triakron begrenzten, bei denen in basipetaler Folge nur ein Segmentpaar entwickelt wird;
2. an diesen triakronen Spreiten entstehen die Sekundärlappen der drei Hauptsegmente (wie bei den eupolakronen, von denen sie abstammen) stets in akropetaler Folge;
3. die pinnatoïden Intermediärformen, die den Übergang von den triakronen zu den pinnaten, d. h. heterakronen, vermitteln (*R. repens*, *Th. angustifolium*), entstehen dadurch, daß an triakronen Anlagen das Mittel-

<sup>1)</sup> Vgl. v. Hayek in Ascherson-Festschrift.

<sup>2)</sup> Goffart l. c., p. 13.

<sup>3)</sup> Ibid., Tafel I, Fig. 11.

<sup>4)</sup> Ibid., Tafel I, Fig. 19.

segment in seiner Entwicklung stark gefördert wird. Dadurch muß die basipetale Segmentation übergreifen in die akropetale.

[Tafel VI, Fig. J.] Bei *Ranunculus repens* wird, wie bei allen schon triakron begrenzten Anlagen, nur ein Paar seitlicher Primärsegmente angelegt (I in Fig. J). Sofort, nachdem dies geschehen, beginnt am Mittelsegment die akropetale Ausgliederung von Sekundärlappen (1, 1 in Fig. J). Wohl folgen die Seitensegmente mit der Ausgliederung von Sekundärlappen bald nach; aber das Mittelsegment arbeitet so viel lebhafter, daß es in rascher akropetaler Folge schon drei Sekundärlappenpaare ausgegliedert hat, ehe die Seitensegmente über die Anlage ihres ersten Paares hinausgelangt sind (Fig. J').

Der Homologie nach besteht auch hier eine primäre basipetale Segmentation (I I') und eine sekundäre akropetale (1, 2, 3). Dem Effekt nach ist aber schon hier bei diesen in der Endtracht meist erst pinnatoïden Spreiten eine akropetale Segmentfolge zustande gekommen (I, 1, 2, 3).

Die Gesamtheit der segmentierten Ranunculaceenspreiten bietet ein sehr klares Entwicklungsbild. Den Ausgangspunkt stellen polakrone Spreiten mit noch unbestimmt begrenzter basipetaler Segmentation vor. Diese primitiv reiche basipetale Segmentation begrenzt sich immer enger, bis sie auf die Entwicklung nur eines Segmentpaares eingeschränkt ist (Triakronie). Von da ab trennen sich die Wege: Bei einem Teil der Spreiten begrenzt sich die sekundäre akropetale Segmentation nach dem Vorbild der primären und es entstehen biternate Typen (*Aquilegia*, *Isopyrum*), bei einem andern Teil wird die akropetale Sekundärsegmentation am Mittelsegment intensiv gefördert und die basipetale Segmentation gleitet über in die akropetale; der polakrone Typus hat sich umgewandelt in den heterakronen. — Die pinnaten Spreiten aber, die aus diesen heterakronen Anlagen hervorgehen, sind nicht homolog mit den pinnaten Spreiten der Rosaceen,<sup>1)</sup> die aus polakronen Anlagen sich ausbilden. Bei diesen sind alle Fiederpaare homolog mit Primärsegmenten polakroner Spreiten, bei den pinnaten Ranunculaceenspreiten nur das unterste Paar. Alle nach oben folgenden sind homolog mit Sekundärlappenpaaren.

### e) Monakrone Anlagen.

Abgesehen von sporadischen Einzelfällen treten monakrone Spreiten nur bei *Caltha* und im Sippenkreis von *Ranunculus* auf. Eine ganze Reihe von Tatsachen spricht dafür, daß auch sie phylogenetische Derivate von polakronen Spreiten seien. Ich möchte keine einzelne dieser Tatsachen an sich für beweisend halten; aber es ist gewiß kein Zufall, daß alle Symptome in dieselbe Richtung deuten:

1. die monakronen Spreiten treten am häufigsten als rundlich-nierenförmige Spreiten mit strahliger Nervatur auf und erinnern durch diese

<sup>1)</sup> Vereinzelt kommen bei Rosaceen auch akropetal-pinnate Formen vor (*Coluria*, *Sorbaria*).

Gestalt an die polakronen Spreiten, die sich strahlig segmentieren und mehr oder weniger rundlich-nierenförmigen Gesamtumriß zeigen. Eben diese Form der polakronen Spreite dominiert bei *Ranunculus* und bei der Schwestergattung von *Caltha*, bei *Trollius*;

2. bei den polakronen Spreiten von *Trollius* und *Ranunculus* wachsen alle Segmente primitiv aufrecht. Bei den nierenförmigen Spreiten sind die den Randsegmenten entsprechenden Teile der Spreite zu nutierendem Wachstum übergegangen.<sup>1)</sup> Das ist gewiß ein Symptom größerer Abgeleitetheit;

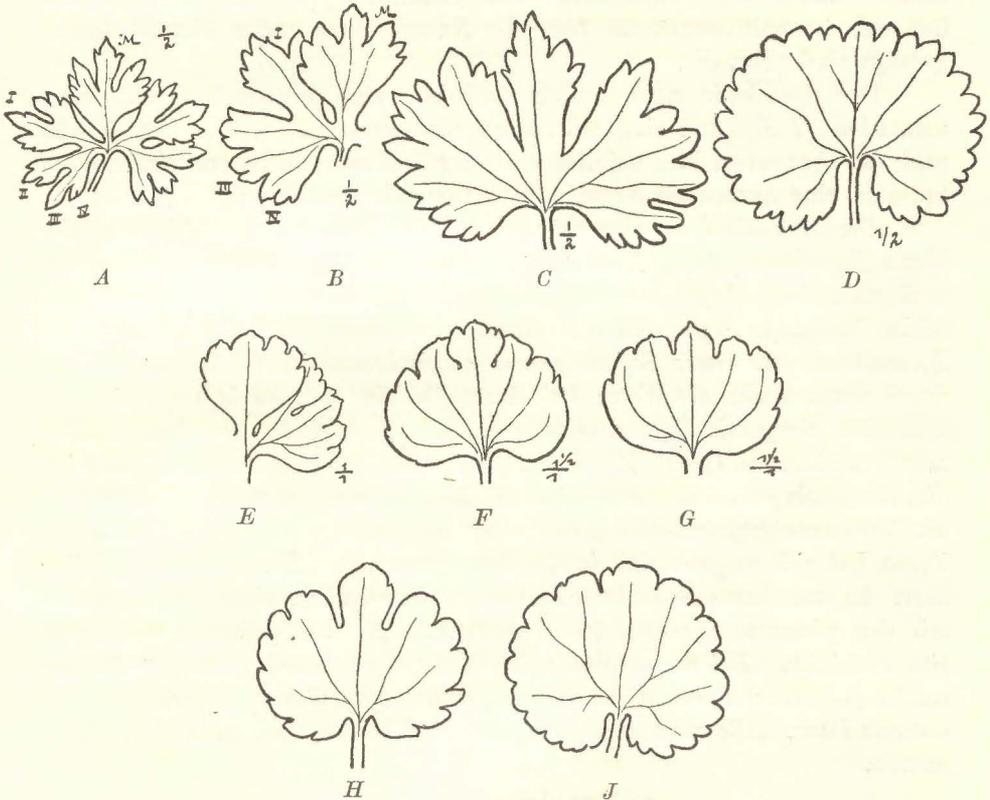


Fig. 22. Rosettenblätter.

A, B *Ranunculus auricomus*, C, D *R. cassubicus*, E—G *R. brevifolius*, H—J *R. crenatus*.

3. an den Keimpflanzen der *Ranunculaceen* zeigen die Spreiten der Primärblätter stets einen viel einfacher umschriebenen Umriß als die der Folgeblätter. *Caltha palustris* macht eine Ausnahme. Die Spreiten der Primärblätter sind nicht rundlich-nierenförmig, sondern mehr oder weniger efeuartig, leicht siebenlappig;<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. Tafel I und p. 15. Die nierenförmigen Spreiten von *Ranunculus* zeigen die gleiche Knospelage.

<sup>2)</sup> Vgl. Sterekx l. c. XVII, Fig. 212, 215.

4. die gleiche Gestalt zeigen die Spreiten der Folgeblätter wenigstens transitorisch. Die Lappung tritt aber erst spät in Erscheinung, entwickelt sich nicht weiter und wird durch die später eintretende Zahnung des Randes vollständig verwischt. Sowohl das späte Auftreten als die geringe Wachstumsenergie der Lappen deuten darauf hin, daß in dieser transitorischen Lappung ein Erinnerungsmal erhalten ist an einst viel tiefere Gliederung der Spreitenfläche;<sup>1)</sup>

5. in nicht weniger als fünf *Ranunculus*-Sippen (*Auricomis*, *Scelerati*, *Ranunculastrum*, *Thora*, *Alpestris*) treten nierenförmige Spreiten noch heute neben komplex-triakronen vom *R. acer*-Typus auf und sind mit ihm gleitend durch Übergangsformen verbunden.

[Abb. 22.]<sup>2)</sup> Von diesen Intermediärtypen kann man oft eine ganze Stufenfolge in ein und derselben Rosette finden. Ihre typisch komplex-dreilappige Gestalt verrät uns, daß sie aus komplex-triakronen Anlagen hervorgegangen sind. Das deutet darauf hin, daß die Spreite vom *R. acer*-Typus (Fig. A) die Stammform darstellt und die nierenförmige Spreite das Derivat. Da in der komplex-triakronen Spreite die Seitensegmente untereinander schon der ersten Anlage nach inniger miteinander zusammenhängen als das Mittelsegment, erscheint es ganz begreiflich, daß hier, wo die Variation auf Verschmelzung der Segmente gerichtet ist, das Mittelsegment seine Selbständigkeit viel länger bewahrt als die einzelnen Seitensegmente (Fig. C). Erst in den vorgeschrittensten Intermediärformen schwindet es allmählich zu einem kleinen Lappen (F, G, H) oder gar zu einem nur etwas derberen Zahne (J, D).

6. Nicht nur die Formen der Blätter, auch die Sippen, in denen sie auftreten, bilden eine sehr bezeichnende Reihenfolge. Bei den *Auricomis* und *Ranunculastrum* finden wir noch die volle Serie der Übergangsformen (A—D), bei *Thora* werden die noch deutlich komplex-dreilappigen schon selten (E), bei den *Alpestris* fehlen sie ganz; dort treten nur die vorgeschrittensten Übergangstypen auf, die letzten Vorstufen der vollflächigen Spreite (H, J). Die vollflächigen Spreiten selbst aber, die in diesen Sippen auftreten, bekunden ihre Herkunft von polakronen noch deutlich durch ihre strahlige Nervatur und ihren rundlich-nierenförmigen Umriss. Nur bei § *Thora* zeigen die Nierenlappen eine Neigung, zu schwinden. — Von da führt der Weg weiter zu den Sippen: 1. *Ficaria*, 2. *Oxygraphis*, 3. *Casalea* (*St. Hilaire* als Gatt.), 4. *Flammula*, 5. Sippe des *R. parnassifolius*. Die Intermediärformen sind verschwunden und die vollflächigen Spreiten fangen allmählich an, ihre Herkunft zu verleugnen.

[Abb. 23, Fig. A—H.] Schon bei *Ficaria* hört die Spreite auf, so rein rundlich-nierenförmig zu sein wie bei *R. crenatus* oder *auricomus*; sie

<sup>1)</sup> Vgl. p. 14 und Abb. 4, Fig. A und B.

<sup>2)</sup> Fig. A—D (*Auricomis*), Fig. E—G (*Thora*), Fig. H—J (*Alpestris*); für *Scelerati* vgl. Abb. 21, die Intermediärtypen der *Ranunculastrum* gleichen denen der *Auricomis*.

streckt sich leicht und bildet eine mehr oder weniger deutliche Blattspitze aus. Zu noch auffallenderen Streckungen der Form kommt es bei *Oxygraphis* ( $D_2$ — $E_2$ ). Zugleich schwinden die Nierenlappen zusehends, die Spreiten fangen an, in den Blattstiel sich zu verschmälern. In der Spreite  $E_2$  ist der Übergang von Stiel zu Spreite schon ganz allmählich und alle Erinnerung an die in  $D_1$  noch deutliche Nierengestalt ist verwischt. Die Nervatur kann kaum mehr als strahlig bezeichnet werden. In der *Flammula*-Sippe stellen die Spreiten von *R. reniformis* (A), *R. ophioglossifolius* (B)

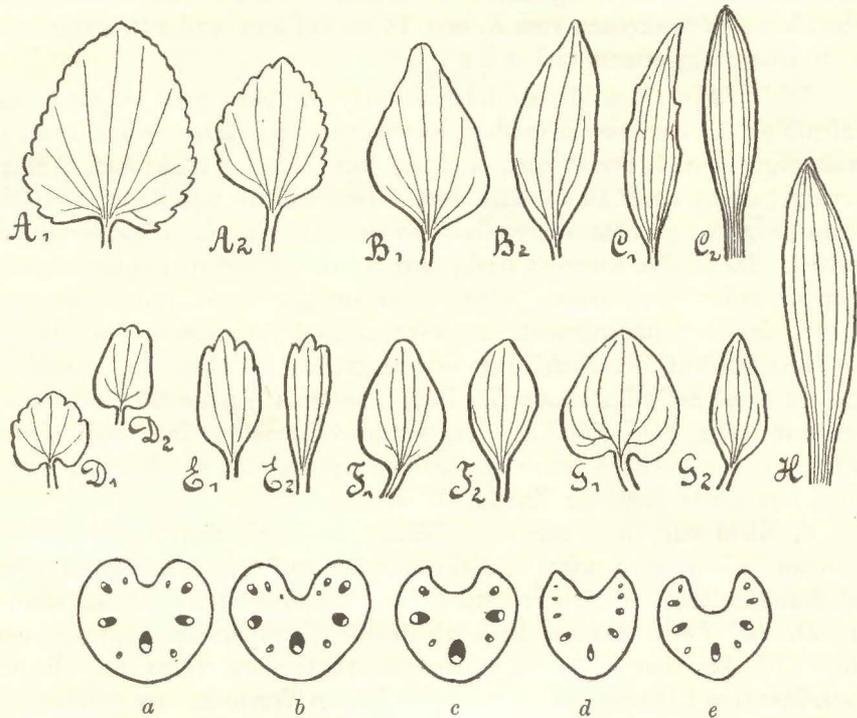


Abb. 23. A—H: Laubblattspreiten von

A *Ranunculus reniformis*, B *R. ophioglossifolius*, C *R. Flammula*, D *Oxygraphis tridentata*, E *O. plantaginifolia*, F *O. glacialis*, G *Ranunculus parnassifolius*, H *R. amplexicaulis*.

a—e Blattstielquerschnitte von

a *Ranunculus nemorosus*, b *R. Thora*, c *R. amplexicaulis*, d *R. Lingua*, e *R. gramineus*.

und *R. Flammula* (C) eine geradezu gleitende Formenreihe vor und das Endglied *R. Lingua* zeigt uns eine schmale, langgestreckte Spreite, deren Hauptnerven akrodrom konvergieren. In der Sippe des *R. parnassifolius* (G) beobachten wir innerhalb der Variationsweite schon dieser einen Art alle Übergänge vom noch typisch nierenförmigen Blatt ( $G_1$ ) bis zur letzten Vorstufe des *Flammula*-Typus ( $G_2$ ). Bei *R. amplexicaulis* finden wir den *Flammula*-Typus selbst wiederholt (H). Bei *R. gramineus*, *pyrenaicus* sehen wir dann die schmal lanzeolate Spreite übergehen in die fast rein lineare.

[Abb. 23, Fig. a—e.] Hand in Hand mit dieser steten Umformung der Spreite formt sich auch der Blattstiel allmählich um. Wir erinnern uns, daß an den typischen, komplex-triakronen *Ranunculus*-Blättern der Blattstiel fast immer nur subunifazial ist. Die Blattoberseite ist nicht gänzlich unterdrückt, sondern als kleine Rinne erhalten (Fig. a). Schon bei Blättern mit nierenförmigen Spreiten erweitert sich diese Rinne recht merklich (b) und bei denen mit langgestreckter Spreite und paralleler Nervatur (c—e) wird der Stiel immer weiter und tiefer rinnig. Gegen Scheide und Spreite zu flachen sich diese rinnenförmigen Stiele stark aus. *Es entstehen, als späte Abkömmlinge der polakronen Typen, Blätter von ausgesprochen monokotylichem Gepräge. Sie sind rein parallelnervig und ihre Scheiden ziehen sich allmählich in eine tiefe, aber kurze Rinne zusammen, die sich rasch wieder breit ausflacht und unmerklich übergeht in eine fast lineale Spreite.*

#### Anmerkungen.

1. Bei so prononzierten Blattgestalten, die außerdem ganz fremd dastehen unter den übrigen Blättern der Familie, könnte die Vermutung auftauchen, daß sie ökologisch beeinflußt seien. Das dürfte hier wohl nicht zutreffen. Die Arten mit Blättern monokotylicher Tracht führen bei *Ranunculus* recht verschiedene Lebensweisen. In der *Flamúula*-Sippe leben sie ausgesprochen hydrophil; in der *Parnassifolius*-Sippe bewohnen sie sonnige Abhänge (*R. gramineus*) oder hochalpine Regionen (*R. pyrenaicus*).

2. Vielfach tritt die Neigung zutage, die monakronen Spreiten um ihrer Einfachheit willen für primitiver zu halten als segmentierte. Unter dem Einfluß dieser Neigung lassen sich heute manche Morphologen verleiten, die Blätter der Monokotylen für primitiver zu halten als die der Dikotylen. Ja es fehlt nicht an Versuchen, bei den Monokotylen eine Anleihe zu machen, um für die Blätter der Dikotylen hypothetische Ahnenformen zu gewinnen. Die prinzipielle Neigung, die einfacheren Blattformen für die primitiveren zu halten, sollte schon durch die beiden Tatsachen gedämpft werden, daß die ältesten rezenten Gymnospermentypen, die *Cycadeen*, durchwegs stark aufgelöste Blattflächen besitzen und daß die Blätter der *Ginkgo* Arten desto tiefer und reicher zerteilt sind, in je älteren geologischen Schichten wir sie finden.

Ehevor wir uns aber entschließen, die Blatttypen der Monokotylen für primitiver zu halten als die der Dikotylen, sollten wir uns doch einen Augenblick darauf besinnen, daß die Monokotylen mit ihren ungezählten Geo-, Hydro-, Epiphyten im großen Ganzen doch eine viel abgeleitete Lebensweise führen als die Dikotylen, bei denen der Hauptstock der Sippen noch aërophil und bodenständig lebt. Wer gibt uns Gewähr, daß dieser scharenweise Übergang zu abgeleiteter Lebensführung bei den Monokotylen ohne jeden Einfluß geblieben ist auf den Bau der Blätter? Bei solcher Lage der Dinge sollte es geraten sein, für die Dikotylenblätter hypothetische Ahnenformen bei den Monokotylen zu entlehnen? Trotzdem finden wir in Domins ausführlichen Studien über Stipularbildungen die ganze Darstellung von der Auffassung beherrscht, daß „bei den Monokotylen das phylogenetisch ältere Stadium der Blätter vorwiegt“. Die bei den Monokotylen so häufigen Blätter, bei denen Scheide und Spreite allmählich ineinander übergangen, kämen zwar „bei den Dikotylen nicht mehr vor“, müßten aber auch dort als die Stammform aller schärfer gegliederten Blätter betrachtet werden.

Nun, bei den *Ranunculaceen* kommen solche Blätter vor und sie tragen dort auch ausgesprochen monokotyliches Gepräge. Alle Umstände aber legen

Zeugnis dafür ab, daß sie spätsekundäre Typen darstellen und von schärfer gegliederten Blättern abstammen.

Ich möchte das Verdienst Domin's, die Blätter der Monokotylen ausführlicher und eingehender miteinander morphologisch verglichen zu haben als irgend ein anderer vor ihm, nicht schmälern, möchte auch den Anschauungen, die er sich über die Organgeschichte der Monokotylenblätter gebildet hat, mit keinem Worte nahetreten. Für die Dikotylen aber fällt das Zeugnis der *Ranunculaceen* schwerer ins Gewicht als das Zeugnis all der monokotylen Sippen, an denen sich Domin seine Anschauungen ausgebildet hat.

Ich halte es überhaupt nicht für geraten, bei der organgeschichtlichen Forschung allzuweit auszugreifen. Das organgeschichtliche Studium hat nur dann Aussicht, unser Verständnis für die pflanzliche Formenwelt zu erweitern und zu vertiefen, wenn wir möglichst streng abgegrenzte Formenkreise möglichst eingehend durchforschen und Generalisationen möglichst lange hinausschieben (vgl. Karel Domin, *Ann. du Jard. Bot. Buitenzorg*, Ser. 2, vol. IX).

#### IV. Das Laubblatt der *Calthen* der südlichen Hemisphäre.<sup>1)</sup>

(Tafel VII.—X.)

Bei *Ranunculus* sahen wir die monakrone Spreite als Grenzfall der Variation der polakronen Spreite entstehen, und zwar in einer Gestalt, die noch deutlich erinnert an ihre Herkunft von polakronen Typen (*R. auricomus*). Sekundär ändert sie ihre Gestalt und entfremdet sich immer mehr der Formenwelt der *Ranunculaceen*-Blätter (*R. gramineus*).

In der zweiten und außer *Ranunculus* einzigen Sippe, in der monakrone Spreiten in stattlicherer Zahl überhaupt aufgetreten sind, wiederholt sich dies Entwicklungsbild. Die Spreiten von *Caltha* zeigen den gleichen nierenförmigen Umriss und die gleiche strahlige Nervatur wie die von *Ranunculus auricomus*, *crenatus* und *Thora*, und auch sie werden zum Ausgangspunkt von Formenreihen, an deren Ende Blätter auftauchen, die gänzlich fremd dastehen im Kreise der *Ranunculaceen*.

Allerdings sehen die Formenreihen ganz anders aus. Die Vorbedingungen waren eben andere. Bei *Ranunculus* dominieren subunifaziale Stiele und die Spreiten sind noch nicht zyklisch, sondern rein transversal entwickelt. Hier konnte es durch Streckung der Spreite und Ausflachung des Stieles ohneweiters zur Ausbildung monokotyliischer Typen kommen. Die Blattstiele von *Caltha* sind unifazial und ihre Spreiten umspannen mit ihrem Grunde zyklisch den Blattstielkopf. Hier liegen die Bedingungen für die Ausbildung monokotyliischer Typen nicht günstig.

<sup>1)</sup> Der nachfolgenden Darstellung liegt das reiche Herbarmaterial des Wiener Hofmuseums zugrunde, das namentlich von südamerikanischen Arten Material von so gut wie allen bekannten Standorten enthält. Nur der außerordentlichen Liberalität, mit der mir dies Material zum Studium überlassen worden ist, verdanke ich die Möglichkeit, die bei den südlichen *Calthen* auftretenden Formenreihen des Laubblattes so vollständig vorführen zu können.

Die eigentümlichen Blattformen, auf die ich eben hingewiesen habe, sind nur bei jenen *Caltha*-Arten entstanden, die auf die südliche Hemisphäre ausgewandert sind. Von den borealen Arten sind sie längst isoliert. Diese bewohnen ein rein extratropisches Gebiet, das sich zwar weithin über alle nördlichen Kontinente bis in die Arktis hinein erstreckt, aber gegen Süden nirgends in die Tropen eingreift. In der alten Welt findet dies Wohngebiet eine festere geographische Grenze an dem Südrand des Mittelmeeres und den Südhängen der hohen Kettengebirge, die in weiten Bogen von Kleinasien nach Osten streichen. Wo sie nach Süden umbiegen in die hinterindischen Ketten, erreicht das Verbreitungsgebiet — in den Hochgebirgen von Yün-nan — seinen südlichsten Punkt.

Die australen *Calthen* sind ausgesprochene Hochgebirgspflanzen, die nur in der Antarktis in die Tiefe herabsteigen und zwei vollkommen getrennte Gebiete bewohnen. Das eine dehnt sich von Ecuador über die Züge der Anden bis Kap Horn, von wo es übergreift auf die Falklandsinseln. Das andere ist auf die Hochgebirge der australischen Großinseln eingeschränkt (Neuseeland, Neuholland, Tasmanien).<sup>1)</sup>

Obwohl die australischen und andinen Arten sichtlich nicht direkt, sondern nur durch die gemeinsame Abstammung aus dem borealen Formenkreis miteinander verwandt sind, haben doch die Laubblätter beider Sippen ganz ähnliche Entwicklungswege eingeschlagen, allerdings nicht mit dem gleichen Erfolg. Nur die südamerikanischen Arten sind auf dem neuen Entwicklungswege zur Ausbildung von ganz fremdartigen Blatttypen gelangt.

[Tafel VII, Abb. A—F.] Die australischen Arten entfernen sich im Blattbau nie wirklich weit von den borealen. Ihre Spreiten erinnern insoferne an die nierenförmigen *Ranunculus*-Spreiten, als sie große Neigung zeigen, ihre Fläche zu strecken. Die Höhe beträgt  $1\frac{1}{3}$  bis  $2\frac{1}{2}$  der Breite.

<sup>1)</sup> Je nach Fassung des Artbegriffes lassen sich 7—8 Arten unterscheiden:

A. in Australien:

1. *C. Novaezelandiae* Hooker (Flora of New Zealand I, 1853) [Neuseeland].
2. *C. obtusa* Cheeseman (Transact. N. Z. Inst. XXXIII, 1901), p. 312 [Neuseeland].
3. *C. introloba* F. v. Muell. (Trans. Phil. Soc. Victoria, 1855, i p. 98) [Neuholland und Tasmanien].

B. in Südamerika:

1. *C. sagittata* Cavanilles (Icones et descript. plantarum, V, 1799) [Antarktis].
2. *C. andicola* (Gay) (Historia de Chile Botanica I, 1845) [Anden und Antarktis].  
Syn.: *Psychrophila andicola* Gay.
3. *C. dionaeifolia* Hooker (Flora antarctica II, 1845) [Antarktis].
4. *C. appendiculata* Persoon (Synopsis pl. seu. Enchiridium bot. II, 1808) [Antarktis].
5. *C. appendiculata* F. chilensis [südhileneische Anden] = *C. limbata* Schlecht. Linnaea XXVII, p. 556.

NB. In Huths Monographie der Gattung *Caltha*, Berlin 1891, wird ebenso widerrechtlich als störend *C. andicola* als *C. sagittata* Cav. behandelt und die Cavanillesche Art selbst als *F. latifolia* bezeichnet. Ebenso ungerechtfertigt ist die Einziehung von *C. introloba*.

Auch darin erinnern sie an die Vorkommnisse bei *Ranunculus*, daß die Zahnung des Randes gänzlich verschwunden ist. Weiter geht die Ähnlichkeit nicht. Die Nervatur bleibt stets strahlig und soweit die Hauptäste in Betracht kommen, auch randläufig. An den Anlaufstellen bilden sich Randemarginationen aus, die besonders an der Spitze oft sehr deutlich ausgeprägt sind. Das alles sind Erscheinungen, die gelegentlich auch anderwärts vorkommen (Schwimmblätter von *Ranunculus Lingua*).

Eine ganz eigentümliche Erscheinung aber sind die beiden Lappen der Spreite, die auf der ventralen Seite des Blattes oft sehr ansehnlich emporragen, namentlich bei *C. introloba* (Fig. A—C). Wie aus den beiden Figuren A und C ersichtlich ist, besitzt *C. introloba* genau wie unsere borealen Arten zyklische Spreiten, deren Ränder hart nebeneinander auf der ventralen Seite des Blattes entspringen. Wir wissen von früher her, daß bei unseren borealen Arten die auf der Ventralseite des Blattstieles entspringenden Teile der Spreitenfläche zu nutierendem Wachstum übergegangen sind und die nach unten ausladenden „Nierenlappen“ ausbilden. Es könnte leicht der Eindruck entstehen, als sei bei *C. introloba* dieser Entwicklungsschritt wieder rückgängig geworden. — Den deskriptiven Botanikern darf keinesfalls ein Vorwurf gemacht werden, wenn sie die hohen Ventralappen der südlichen Arten als nach oben umgebogene Nierenlappen beschrieben (*appendices vel auriculae sursum inflexae*). Der Phytograph darf sich auch bildlicher Ausdrücke bedienen, wenn diese eine gute Vorstellung von der Plastik der Formen geben.

Huth<sup>1)</sup> und Velenowsky<sup>2)</sup> fassen die ventralen Lappen der australen *Calthen* auch morphologisch und genetisch als nach oben umgebogene Nierenlappen auf und versichern übereinstimmend, daß auch bei bestimmten nördlichen *Caltha*-Arten die Nierenlappen sich ähnlich verhielten. Sie stützen sich dabei auf bestimmte, aus dem nordamerikanischen Westen stammende Herbarexemplare, bei denen in der Tat die Nierenlappen meist nach oben umgeschlagen erscheinen und der übrigen Spreite dicht anliegen.<sup>3)</sup> Ich möchte aus diesem Herbarvorkommnis keine weitgehenden Schlüsse ziehen. Ähnliche Beobachtungen kann man auch an Herbarexemplaren unserer einheimischen *Calthen* machen, namentlich an den jüngeren Blättern. Wir haben gesehen, daß in der Vernation dieser Blätter der innere Saum der Nierenlappen selbständig eingerollt ist (Abb. 4 C, p. 14). Unter dem Einfluß der dichten Fügung der Knospe biegt sich der so eingerollte Teil der Nierenlappen ziemlich scharf gegen die übrige Spreite ab und nach der Aufrollung der Spreite glättet sich dieser Bug nur sehr allmählich. An den frisch

<sup>1)</sup> Huth, Monographie der Gattung *Caltha*. Berlin 1891, p. 6.

<sup>2)</sup> Velenowsky, vgl. Morphologie, p. 481 und Abb. 304.

<sup>3)</sup> Huths Beobachtungen beziehen sich auf *C. Howellii* Greene. Velenowsky nennt seine Exemplare *C. biflora* D. C. Seine Zeichnung 304 stimmt aber nicht entfernt zu De Candolles Diagnose. Um *C. biflora* D. C. (emend. Greene) kann es sich aber auch nicht handeln und ebensowenig um *C. Howellii*. Alle diese Arten haben abgerundete Nierenlappen; Velenowskys Zeichnung gibt den Nierenlappen eine scharfe Spitze. Man muß mit der Möglichkeit rechnen, daß Velenowskys Zeichnung unrichtig ist; denn das daneben gezeichnete Blatt von *C. sagittata* ist nachweislich ganz falsch gezeichnet (vgl. Anm. 4 auf p. 58).

ausstrebenden Blättern erscheinen die Nierenlappen mehr oder weniger steil aufgerichtet und sie legen sich nur ganz allmählich herab. An den in Europa nur spärlichen Herbarexemplaren der in Betracht kommenden amerikanischen Arten befinden sich die Laubrosetten durchwegs in einem noch ziemlich frühen Entwicklungsstadium. Aus diesen Herbarexemplaren zu schließen, daß die Nierenlappen dauernd der Spreite dicht anliegen, halte ich für gewagt.

In Wahrheit handelt es sich gewiß nicht darum, daß die bei den borealen Arten schon vorhandenen und nutierend wachsenden Nierenlappen bei *C. introloba* wieder zu aufrechtem Wachstum zurückgekehrt seien. Schneidet man bei einem Blatt von *C. introloba* die aufrecht wachsenden Lappen weg (Fig. C), so behält die Spreite noch immer sehr schön entwickelte Nierenlappen, die auch noch immer wie bei den borealen Arten nutierend wachsen. Die hoch aufragenden Lappen sind Formneubildungen, die bei den borealen Arten überhaupt nicht vorkommen. Sie stellen sekundäre Flächenzuwächse vor, die man ganz wohl mit an Scheiden entstehenden Stipeln vergleichen kann. Diese sind ja nichts anderes als sekundäre Flächenzuwächse, die an der Scheide dadurch entstehen, daß die seitlichen Säume der Scheide dort, wo sie an den Blattstiel anlaufen, in ihrem Wachstum stark gefördert werden. Ganz analog verhalten sich hier die seitlichen Säume der Spreite. Fraglich könnte nur sein, wie diese sekundären Flächenzuwächse der nutierenden Nierenlappen zu aufrechtem Wachstum gelangen.

[Tafel VII, Fig. H, J, K.] Darüber gibt uns *C. Novae zeelandiae* Auskunft. Bei dieser Art sind die sekundären Flächenzuwächse der Nierenlappen schon im normalen Fall viel schwächer entwickelt als bei *C. introloba*. Ihre Höhe erreicht nie mehr als ein Viertel der Gesamthöhe der Spreite (Fig. H). An schwächlichen Blattexemplaren fehlen sie oft ganz (Fig. K) und selbst an Blättern normaler Größe kommen sie oft nicht über die ersten Entwicklungszustände hinaus (Fig. J). Wo dies der Fall ist (Fig. J links), treten sie als kleine Öhrchen auf, die sich aus den Säumen der Spreite dort erheben, wo diese aus dem Blattstiel entspringen. Daraus dürfen wir schließen, daß die Neubildung von dieser Stelle ihren Ausgangspunkt genommen hat; damit wird auch das aufrechte Wachsen der Lappen begreiflich, weil ja an dieser Stelle die Ränder der Spreite aufrecht aus dem Blattstiel herauswachsen, um erst durch Nutation überzugehen zu absteigendem Wachstum.

Die aufrechten ventralseitigen Lappen, die bei diesen *Calthen* Front gegen Front der Spreite gegenüberstehen, erweisen sich also als sekundäre Flächenzuwächse (Augmente), deren Entwicklung von der Ursprungsstelle der Spreitenränder ihren Ausgang genommen hat. In diesem Sinne werde ich sie von jetzt ab als ventrale Augmentlappen bezeichnen.

Am Blattstiel hat sich die ventrale Abflachung zur Ausmüldung gesteigert, und wie bei allen *Calthen* der südlichen Hemisphäre wird der äußere Kranz von Nebensträngen, der bei *C. palustris* die vier Hauptstränge

umgibt, nie mehr ausgebildet (Fig. D).<sup>1)</sup> In seinem obersten Teil flacht sich der Blattstiel sehr stark aus (Fig. E—G) und in Korrelation damit löst sich der Ventralmedianus in zahlreiche kleine Stränge auf. Die starke Ausflachung des Stieles hat zur Folge, daß die ventralen Augmentlappen sich ziemlich dicht an die Spreite anlegen.<sup>2)</sup>

[Tafel VIII, Fig. A—H.] Die Blätter der südamerikanischen Arten *C. sagittata* und *C. andicola* bieten uns zunächst nicht viel Neues. Sie zeigen so ziemlich die gleiche Entwicklungsstufe wie die australischen Arten.<sup>3)</sup>

Das gilt insbesondere auch für die Entwicklungsstufe der Augmentlappen. Da Velenowsky eine — leider schon in andere Werke übergegangene — Zeichnung publiziert hat, auf welcher die Augmentlappen bei *C. sagittata* von der übrigen Spreite bis zum Grunde abgespalten sind, muß ich zur Steuer der Wahrheit feststellen, daß die Breite des Zusammenhanges zwischen Spreite und Augmentlappen bei *C. sagittata* reichlich drei Viertel der größten Breite der Spreite beträgt.<sup>4)</sup> Die Augmentlappen hängen also bei *C. sagittata* mit der übrigen Spreite noch ebenso vollbreit zusammen wie bei den australischen Arten. Bei *C. andicola* kommt es wohl zu einer Schwächung des Zusammenhanges. Seine Breite sinkt auf zwei Drittel bis ein Viertel der größten Breite des Blattes. Zu einer vollständigen Abtrennung aber kommt es auch hier nicht. Die Schwächung des Zusammenhanges beruht auch nicht auf der Entstehung von Buchten oder Einschnitten, wie Velenowsky versichert, sondern auf einer Wachstumshemmung der ganzen transversalen Regionen der Spreite.

Wenn wir die Segmentlappen herunterschlagen, finden wir zwar hie und da an der Stelle, an welcher der Rand der Spreite umbiegt in den Rand des Augmentlappens, eine etwas tiefere Zahnbucht auftreten (Fig. C). Durchmustert man aber eine größere Zahl von Blättern, so erweist sich dies als ein ganz gelegentliches Vorkommnis, und gerade an jenen Blättern, bei denen der Zusammenhang zwischen Spreite und Segmentlappen am

<sup>1)</sup> Bei *C. Novae zeelandiae* abortiert bisweilen auch der Ventralmedianus (vgl. Tafel V, Fig. G 6).

<sup>2)</sup> *C. obtusa*, die dritte australische Art, scheint nach Cheesemans Beschreibung ganz ähnliche Blätter zu besitzen wie *C. Novae zeelandiae*.

<sup>3)</sup> Von den australischen Arten unterscheiden sich allerdings alle südamerikanischen Arten dadurch, daß sich die Spreitenformen nie länglich strecken, und weiter dadurch, daß viel häufiger Relikte der Zahnung des Randes vorhanden sind. Das alles hat mit dem Hauptgang der Entwicklung direkt nichts zu tun.

<sup>4)</sup> Velenowsky, Vergleichende Morphologie, Fig. 304 auf p. 479, gibt den Augmentlappen dreieckige Gestalt und läßt sie mit einer Spitze ihrer Dreiecksfläche dem Blattstiel aufsitzen. Wie Velenowsky auf die Idee geriet, daß *C. sagittata* so wunderliche Blätter besitzen könnte, kann ich nicht ahnen. Ich kann nur versichern, daß mir Blätter solcher Gestalt oder ihnen auch nur entfernt ähnliche nie zu Gesicht gekommen sind; weder bei *C. sagittata* noch bei irgend einer anderen *Caltha*-Art. Auf die „phylogenetische Erklärung“, welche Velenowsky auf diese *Sagittata*-Blätter stützt, brauche ich wohl nicht einzugehen.

stärksten geschwächt ist, geht der Rand der Spreite ohne jede Cäsur über in den Rand der Augmentlappen (Fig. *D*). Daraus, daß die Schwächung des Zusammenhanges nur auf einer allgemeinen Wachstumshemmung der Transversalregionen der Spreite beruht, wird auch begreiflich, warum die Augmentlappen dort, wo es zu einem völligen Schwinden des Zusammenhanges kommt, nicht, wie Velenowsky konstruiert, dreieckige, sondern mehr oder weniger ovale Gestalt annehmen. Zu diesem völligen Schwinden des Zusammenhanges ist es bei *C. dionaeifolia* gekommen.

[Tafel IX, Fig. 1—6.] Von den Blättern von *C. dionaeifolia* wissen wir bereits:

1. daß sie ebenso tadellose Ochreen besitzen, wie alle anderen *Caltha*-Arten (vgl. Tafel I, Fig. *G*);
2. daß ihre unifazialen Blattstiele sekundär tief rinnig geworden sind;
3. daß die bei *Caltha* so häufige Tendenz zu Nervaturreduktion bei ihnen zur Reduktion des Stranggerüstes auf einen einzigen Strang geführt hat, der sich erst im Spreitengrund in einige Stränge auflöst (Fig. 4 *C* und *D*).

Nunmehr erfahren wir, daß bei dieser Art die Spreite in drei Teilflächen aufgelöst ist: in eine große dorsale, die an der Spitze tief herzlappig ist (Fig. 4 *A*), und zwei kleine schief obovate, die der Ventralseite des Blattes aufsitzen (Fig. 4 *B B'*). Querschnitte durch die Spreite (Fig. 4 *E*) zeigen, daß in den beiden ventralen Teilflächen die Stränge invers orientiert sind, und damit dürfte die Homologie der beiden ventralen Teilflächen mit den Augmentlappen von *C. sagittata* und *andicola* erwiesen sein. Die Loslösung der Augmentlappen von der Spreite ist vollkommen realisiert. Die Kontinuität zwischen den morphologischen Unterseiten von Augmentlappen und Hauptspreite ist vollständig aufgehoben. Die Hauptspreite sitzt dem konvexen Umfang des tief rinnigen Stieles an, die beiden Augmentlappen den beiden Wandflächen der Rinne. Dadurch kommt eine sehr interessante Tracht der Spreite zustande (Fig. 1). Die beiden lateralen Hälften der Spreite sind gegeneinander geneigt wie die beiden Deckel eines halbgeöffneten Buches und die beiden Augmentlappen bedecken die apikal tief emarginierte Hauptspreite in weitgehendem Maße. Dadurch sind die morphologischen Oberseiten aller Spreiteile dem Kontakte mit der Außenwelt ziemlich entzogen. Goebel<sup>1)</sup> hat daraus sehr treffend geschlossen, daß diese Spreitentracht einen sehr ausgiebigen Schutz gegen die austrocknende Wirkung der Winde bietet, an denen in der antarktischen Heimat der Pflanze allerdings kein Mangel ist. Mit dieser ökologischen Deutung steht es in vollem Einklang, daß nur an den wechselweise sich bedeckenden Oberseiten der Spreiteile Stomata auftreten.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen 1893, II, p. 27.

<sup>2)</sup> Auch sonst zeigen diese Spreiten manche auffällige Merkmale, auf die ich aber nicht weiter eingehen darf, da sie mit dem großen Hauptgang der Entwicklung, den

G. Bitter hat gegen diese Deutung Goebels einen Einwand erhoben, der mich hier nahe angeht.<sup>1)</sup> Er meint, Goebel hätte die Funktion der Augmentlappen „nicht genügend zu ermitteln vermocht“, da seine Deutung keine Aufklärung gebe über das „Auftreten von kleineren, die übrige Spreite kaum halb bedeckenden Lappen“ bei *C. sagittata*. Warum soll Goebels Aufklärung über die Funktion der Augmentlappen bei *C. dionaeifolia* dadurch unzulänglich werden, daß bei einer anderen *Caltha*-Art die Augmentlappen die gleiche Funktion zu versehen nicht in der Lage sind? Sichtlich stand der Autor unter dem Einfluß des freilich leider sehr weit verbreiteten Vorurteils, daß alle Merkmale, die nachweislich im Dienste einer ökologischen Funktion stehen, notwendig in Anpassung an diese Funktion auch entstanden sein müßten. Darum empfindet er es störend, daß die Augmentlappen von *C. sagittata* sich nicht im gleichen Sinne ökologisch interpretieren lassen wie die von *C. dionaeifolia*. Es kann keinen schwereren Fehler geben, als die Augmentlappen der australen *Caltha*-Arten wegen ihrer Leistungen bei *C. dionaeifolia* für Anpassungsmerkmale zu halten. Sie treten ja bei allen australen *Caltha*-Arten auf und dienen nur bei der einen *C. dionaeifolia* dem Transpirationsschutze. Daß aber bei *C. dionaeifolia* ein Transpirationsschutz zustande kommen konnte, ist nicht nur dem Dasein und der Größe der Augmentlappen zu danken, sondern ebenso sehr der tiefen Rinnigkeit des Blattstieles, durch welche die Spreitenteile dicht aneinander gelegt werden, und auch der tiefen Herzlappigkeit der Hauptspreite, welche die weitgehende wechselweise Bedeckung ermöglichte. Einzelne dieser Bedingungen werden auch bei anderen *Caltha*-Arten realisiert;<sup>2)</sup> aber nur bei *C. dionaeifolia* kombinieren sich alle Merkmale so, daß alle Spreitenteile sich mit ihren Oberseiten weitgehend bedecken. Auch damit war nur die Vorbedingung zur Ausbildung des Transpirationsschutzes gegeben, nicht der Transpirationsschutz selbst. Dieser wurde erst realisiert, als auf der Blattunterseite die Stomata schwanden. In diesem Schwund der blattunterseitigen Stomata, der bei der gegebenen Spreitentracht selektiv sehr leicht gefördert werden konnte, liegt das Anpassungsmerkmal, nicht in der Ausbildung der Augmentlappen. Unerläßliche Lebensbedingung war der Transpirationsschutz nicht. *C. appendiculata* und *sagit-*

---

ich hier verfolge, nichts zu tun haben. Ich verweise nur kurz auf den skarios ausgebildeten Spreitensaum, der sich zackig verfranst und nach oben einkrümmt, und auf die stark reduzierte und akrodrom gewordene Spreitennervatur (vgl. Fig. 1, 6 und 4 a).

<sup>1)</sup> Bitter, Flora LXXXIII, 1897, p. 234.

<sup>2)</sup> Bei *C. introloba* (Tafel VIII) werden die Augmentlappen durch die Ausflachung, bei *C. Novaezeelandiae* durch die Ausmuldung des Blattstielkopfes ziemlich dicht an die Spreite angedrückt, aber sie bleiben das eine Mal zu schmal, das andere Mal zu niedrig, um die Spreite voll zu bedecken. Die oft sehr großen Augmentlappen von *C. andicola* legen sich nie dicht an die Spreite an. Bei *C. appendicula* kombiniert sich sehr starke Ausflachung des Stieles mit Förderung der apikalen Emargination, aber mit relativ kleinen Augmentlappen.

tata besitzen ihn nicht und leben, wie *Caltha dionaeifolia*, in der Antarktis auf sumpfigen Waldböden.

Das Entstehen der Augmentlappen aber bedeutet keinen Anpassungsvorgang, sondern die Ausbildung eines neuen Organisationsmerkmals. Als solches bekunden sie sich auch durch die in der ganzen Sippe stetige Formweiterbildung. Das Wesentliche der Formweiterbildung aber dürfen wir nicht darin sehen, daß sie immer größer wurden und die Spreite immer vollkommener bedeckten, sondern darin, daß sie zu immer höherer morphologischer Selbständigkeit gelangten. Die Breite des Zusammenhanges der Augmentlappen mit der Spreite beträgt, in Bruchteilen der größten Breite der Spreite ausgedrückt: bei *C. introloba*  $\frac{1}{1}$ , *C. sagittata*  $\frac{3}{4}$ , *C. audicola*  $\frac{2}{3}$ — $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ . *C. dionaeifolia* zeigt uns dann jene Entwicklungsstufe, auf welcher der Zusammenhang gänzlich geschwunden ist und die Augmentlappen vollkommen selbständig geworden sind. In wie hohem Maße selbständig, zeigen uns am deutlichsten ganz frühe Jugendzustände, die deutlich erkennen lassen, daß zwischen Hauptspreite und Augmentlappen jeder basale Zusammenhang fehlt (Tafel IX, Fig. 5). Auf dieser vollständigen Isolierung beruht auch die Möglichkeit des letzten weiteren Formschrittes, der freilich nicht mehr der Selbständigkeit der Augmentlappen zugute kam.

[Tafel X, Fig. A—G.] Auch die Spreite von *C. appendiculata* zeigt, ähnlich wie die von *C. dionaeifolia*, akzidentielle Merkmale, die mit dem Hauptgang der Entwicklung nichts zu tun haben. Dahin gehört vor allem die Dreilappigkeit der Hauptspreite. Wir können über sie um so eher hinweggehen, als sie, nach Delesserts Zeichnungen zu schließen, kein konstantes Merkmal bildet und bei der chilenischen Form (Fig. C) überhaupt gänzlich fehlt. Das Merkwürdige dieser Blätter liegt darin, daß die beiden ventralen Augmentlappen mitten aus der oberen Fläche der Spreite herauszuwachsen scheinen. Die Orientierung der Gefäßbündel hat sich dabei nicht geändert (Fig. F). Hier entsteht der Eindruck — namentlich in den vorgeschrittenen Fällen (Fig. B und C) —, daß die morphologische Unterseite der Augmentlappen direkt überginge in die morphologische Oberseite der Hauptspreite. Um diese merkwürdige Anordnung zu verstehen, müssen wir uns erinnern (vgl. p. 15), daß der Blattstiel von *C. appendiculata* sich sekundär stark ausgeflacht hat; so stark ausgeflacht, daß er trotz seiner Unifazialität wieder dorsiventrale Struktur angenommen hat (Fig. F). Andererseits haben wir bei den *Ranunculus*-Blättern von monokotylichem Typus beobachtet, wie ähnliche Ausflachungen zur Folge haben, daß der obere Teil des Blattstieles mit dem basalen Teil der Spreite so verschmilzt, daß der Übergang vom Stiel zur Spreite unmerklich wird. Gleiches ist auch hier geschehen. Von Fig. A zu B und C wird der Übergang immer unkenntlicher. Wir können nicht mehr bestimmen, wo die Grenze zwischen Stiel und Spreite liegt, wohl aber, wo sie einstens lag. Die Ausbildung der Spreitennervatur wird bei allen *Calthen* dadurch eingeleitet, daß der Medianus des Blattes beim Übertritt vom Stiel in den Spreitengrund sich trifurkiert (vgl. Tafel V,

Fig. *M*, Tafel VIII, Fig. *H*, Tafel IX, Fig. 4 *A*). An gut diaphanisierten Blättern von *C. appendiculata* (Tafel X, Fig. *A—C*) können wir feststellen, daß diese Trifurkation des Medianus stets in dem Niveau erfolgt, in welchem die Augmentlappen der Spreite aufsitzen. In dieses Niveau müssen wir — der Homologie nach — die Grenze zwischen Stiel und Spreite verlegen. Was unter diesem Niveau liegt, gehört — der Homologie nach — zum ausgeflachten Blattstiel, dessen oberster, am stärksten ausgeflachter Teil sich mit dem Basalteil der Spreite verschmolzen hat. Die Verschmelzung aber hat sich nur vollzogen zwischen der eigentlichen Hauptspreite und der Dorsalregion des Blattstieles. Augmentlappen und Ventralregion des Blattstieles haben nicht mit teilgenommen. Dadurch sind die Augmentlappen in ihre heutige Stellung geraten. Daß Hauptspreite und Augmentlappen sich so unabhängig voneinander verhalten haben, kann nicht weiter befremden, wenn wir uns als organgeschichtliche Vorstufe ein Blatt vorstellen, an dem die einzelnen Spreiteile so unabhängig voneinander angelegt werden wie bei *C. dionaeifolia*. Dazu sind wir um so mehr berechtigt, als *C. dionaeifolia* und *C. appendiculata* beide gemeinsam die Antarktis bewohnen. Natürlich dürfen wir dabei nicht an das fertig ausgebaute Blatt von *C. dionaeifolia* denken, sondern an seinen frühen Jugendzustand (Tafel IX, Fig. 5). Wie Blätter, die zu solcher Anlage gelangt waren, sich weiter entwickelten, kam auf das Verhalten der Blattstiele an. Gingen diese zu rinnenförmigem Wachstum über, dann kam es zur Zusammenfaltung der Spreiteile und es konnten die Anpassungen sich entwickeln, die wir bei *C. dionaeifolia* kennen gelernt haben. Bei *C. appendiculata* ging der Stiel statt zu rinnenförmigem Wachstum zu flächigem über und statt der Anpassungsform entstand — allem Anschein nach — nur eine bizarre Blattgestalt.

Die Blätter dieser Art zeigen wohl eine der abgeleitetsten Gestalten, die an Laubblättern — ohne Intervention von Funktionswechsel — je sich ausgebildet haben. Im Bau von Spreite und Stiel besitzen sie mit typischen *Ranunculaceen*-Blättern kaum irgendwelche Ähnlichkeit. Um so interessanter ist es, daß wir sie heute noch durch fast lückenlose Formübergänge von den Blättern der borealen *Calthen* ableiten können. Im vorliegenden Zusammenhang verdient besonders Beachtung, daß die zwei fremdartigen Blattpen, die bei *Ranunculaceen* entstanden sind, der *Appendiculata*-Typus und der *Lingua*-Typus, beide aus Blättern mit nierenförmigen Spreiten hervorgegangen sind. Das steht in Einklang mit der früher abgeleiteten Auffassung, welche schon in den nierenförmigen Spreiten selber abgeleitete Typen erkennt.

## V. Ergebnisse.

In der vorausgehenden Darstellung mußte die Ableitung der Formen in der Reihenfolge vorgenommen werden, die durch den induktiven Beweisgang geboten war. Dem nun folgenden Schlußkapitel fällt die Aufgabe zu, die Hauptergebnisse systematisch zusammenzustellen. Die in Kleindruck beigegebenen Zusätze erörtern in möglichster Kürze, ob und inwieweit den erzielten Ergebnissen über die *Ranunculaceen* hinaus Bedeutung zukommen dürfte.

### A. Die unifazialen Blattstiele.

1. Während wir gewöhnlich dem Vorkommen radiärer Blattstiele bei Dikotylen nur geringe Bedeutung beimessen, sehen wir bei den *Ranunculaceen* weithin Blattstiele dominieren, in deren Querschnitten sich der Dorsalbogen der Strangspuren vollständig oder doch (wie bei *Ranunculus*) fast vollständig zu einem Kreise geschlossen hat, wobei alle Strangspuren ihre Xyleme zentripetal wenden (Abb. 9, p. 21).

2. Soweit der heutige Bestand der Formen einen Schluß gestattet auf ihr Werden, müssen wir diese radiären Blattstiele für unifazial halten und ihre Unifazialität zurückführen auf eine im Ablauf der Generationen nachhaltende Exotrophie des Querschnittswachstums, dank welcher die primäre Blattunterseite an den Blattstielen immer mehr anschwellt, bis sie ihren Umfang vollständig umspannte (Abb. 11, p. 23). Noch sind uns Stiele erhalten, an welchen die Umspannung erst im mittleren Hauptteile eingetreten ist: Die beiden seitlichen Ränder des Blattes werden erst in bestimmter Höhe über der Blattstielbasis zusammengezogen und miteinander verschmolzen und laufen im oberen Teile des Stieles wieder auseinander (Abb. 12, 13). Scheide und Spreite erscheinen vom unifazialen Bau des Stieles noch nicht merklich beeinflusst.

3. In dem Maße aber, als die Umspannung durch die Blattunterseite auch die Übergangsregionen zu Scheide und Spreite ergriff, mußten diese zyklische Ausbildung annehmen. Die Spreite mußte den Kopfteil des Blattstieles mit ihrem Grunde immer vollständiger umfassen und die Ränder der Scheide mußten auf der Adaxialseite der Blattstielbasis immer genauer im selben Punkte zusammenlaufen.

4. In den frühesten Jugendzuständen stimmen alle zyklischen Spreiten darin überein, daß ihre beiden seitlichen Ränder auf der Adaxialseite des Blattes knapp nebeneinander entspringen (Tafel VI, Fig. B und H), aber nur die rein flächenhaft wachsenden zeigen dies Merkmal auch im erwachsenen Zustande (Fig. A, p. 17).<sup>1)</sup> Wenn zyklische Spreiten durch das ausbauende Wachstum in gestielte Segmente aufgelöst werden,<sup>2)</sup> kommt später der zyklische Zustand der Spreite darin zum Ausdruck, daß der

<sup>1)</sup> *Trollius*, *Caltha*, *Eranthis*, *Delphinium*, viele *Aconiten*.

<sup>2)</sup> *Aquilegia*, viele *Isopyren*, *Cimicifugen*, *Actaen*, *Thalictren*, einzelne *Aconiten* etc.

Astknoten des Blattstieles von den Basen der (meist drei) Segmentstiele seinem ganzen Umfang nach vollständig okkupiert wird (Fig. C, p. 18). Typisch schildförmige Formen entstehen, wenn die zyklischen Anlagen sich rein flächenhaft ausbauen und die adaxialseits gemeinsam entspringenden Spreitenränder eine Strecke hoch miteinander kongenital wachsen (*Isopyrum peltatum*).

5. An den zyklischen Scheiden, die nur selten rein exstipulat bleiben,<sup>1)</sup> verdienen die Stipularbildungen besondere Beachtung. Da die Scheidenränder mitten auf der Blattstielbasis zusammenlaufen, können nie laterale, sondern stets nur ventrale Stipelbildungen entstehen: die zum Blatt absteigenden Ränder der beiden Stipeln besitzen mitten auf der Blattstielbasis einen gemeinsamen Fußpunkt (viele *Isopyren*, *Cimicifugen*, *Actaeen*, *Thalictren* etc.).<sup>2)</sup> Kongenitales Wachstum solcher Ventralstipeln führt bei manchen *Thalictren* zur Ausbildung von Ligulen, bei allen *Calthen* und *Trollien* zur Ausbildung von Ochreatuten.<sup>3)</sup> Alle diese ventralen Stipelbildungen gehen rein aus den seitlichen Säumen der zyklischen Scheiden hervor, ohne daß irgendein anderes Formelement an ihrer Ausbildung teilnähme.

Zusatz A. Die sub A 3—5 vertretenen Anschauungen weichen erheblich ab von der von Eichler begründeten Auffassung, nach welcher zyklische Spreiten und ventrale Stipelbildungen unter dem Einfluß lokaler Wucherungen entstehen, die im engen Anschluß an die an den Blattstiel anlaufenden Spreiten- oder Stipelränder auf der morphologischen Oberseite des Blattes sich ausbilden (vgl. p. 9—11). Meine Studie ging nicht darauf aus, die Eichlersche Auffassung allgemein hin zu widerlegen, sie wollte zunächst nur zeigen, daß und warum diese Auffassung bei den *Ranunculaceen* unzulässig ist. In anderen Sippen mag ja Eichlers Meinung das Richtige treffen.

Andererseits möchte ich aber nicht verhehlen, daß mir Eichlers Interpretation auf ein sehr lückenhaftes Beobachtungsmaterial gegründet erscheint, das zum Teile nur ganz gelegentlich zusammengelassen sein dürfte. Jedenfalls muß auffallen, daß die (nicht bloß bei *Ranunculaceen* auftretenden) rein exstipulaten zyklischen Scheiden Eichlers Aufmerksamkeit vollständig entgangen sind und daß ihm von den ungezählten zyklischen Spreiten, die bei *Dikotylen* vorkommen — abgesehen von den typisch schildförmigen Formen — aus eigener Anschauung nur zwei Einzelfälle bekannt geworden sind: *Geranium*, *Lupinus*. Mit einiger Konsequenz hat Eichler nur den ventralen Stipelbildungen nachgeforscht. Nur von ihnen weiß er, daß sie in manchen größeren Sippen als direkt häufige Erscheinungen auftreten.

Bringt man noch in Anschlag, daß Eichler bei seinen Untersuchungen nur den äußeren Ablauf der Ontogenesen beobachtet hat, die innere Struktur der Blattteile aber nicht, dann wird man es ganz begreiflich finden, daß er zyklische Spreiten und ventrale Stipeln für zwei Bildungen hielt, die weder zueinander, noch zur Struktur der Blattstiele irgendwelche genetische Beziehungen zeigten und sich ganz wohl aus dem gelegentlichen Auftreten lokaler blattoberseitiger Wuche-

<sup>1)</sup> *Helleborus niger*, *Anemone japonica*, *Ranunculus platanifolius* (vgl. Tafel III).

<sup>2)</sup> vgl. Abb. 14, p. 29, und Abb. 16, p. 37.

<sup>3)</sup> vgl. Tafel I und II.

rungen erklären ließen; zugleich aber wird man zugestehen müssen, daß seine Auffassung auf sehr schmaler Tatsachenbasis steht.

Trotzdem muß jeder objektiv Denkende die Möglichkeit zugeben, daß zyklische Spreiten oder ventrale Stipeln in ein oder der anderen dikotylen Familie wirklich auf dem von Eichler vermuteten Wege entstanden sein könnten. Bisher ist aber kein einziger solcher Fall hinreichend belegt. Alle bisher geführten Beweise stützen sich nur auf den äußeren Ablauf der Ontogenie und ignorieren die innere Struktur der Organe. Nach meinen Erfahrungen an Ranunculaceen muß ich es für schlechthin unzulässig halten, über irgendwelche derartige Bildungen ein Urteil zu fällen, ohne vorher die innere Struktur der Blattstiele in der betreffenden Sippe eingehend vergleichend studiert zu haben.<sup>1)</sup> — Die Anzahl der dikotylen Familien, bei denen, ähnlich wie bei Ranunculaceen, sowohl zyklische Spreiten und Scheiden als auch radiäre Blattstiele in stattlicher Zahl auftreten, darf durchaus nicht gering veranschlagt werden.

Zu diesen Familien gehören in erster Linie die Umbelliferen, bei denenamentlich auch die sonst nicht allzu häufigen exstipulaten zyklischen Scheiden sehr häufig zu finden sind, weiterhin die Geraniaceen, Magnoliaceen, Berberidaceen, Saxifragaceen, Begoniaceen und manche andere. Sehr beachtenswert sind auch Familien wie Rosaceen und Gentianaceen, bei denen zyklische Spreiten und Scheiden zwar relativ selten auftreten, aber, soweit sie auftreten, auch miteinander und mit radiären Blattstielen koinzidieren (*Alchimilla*, *Menianthes*).

Alle Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß auch in allen diesen Familien zwischen der radiären Struktur der Blattstiele und der zyklischen Ausbildung von Spreiten und Scheiden eine direkte genetische Relation besteht. Mehr kann man im Augenblicke nicht sagen. Kurzer Hand zu schließen, daß diese genetische Relation genau dieselbe sein müsse wie bei Ranunculaceen, wäre eine voreilige Generalisation, die mir ganz ferne liegt.

## B. Gestalt und Struktur der unifazialen Blattstiele.

6. Die vollrunde Gestalt, die wir besonders bei den unifazialen Blattstielen von *Trollius*, *Isopyrum*, *Aquilegia* regelmäßig beobachten, muß als direkte Folgeerscheinung des Unifazialwerdens betrachtet werden. Bei den übrigen Sippen haben sich die unifazialen Blattstiele zumeist nachträglich auf ihrer Ventralseite wieder abgeflacht und zeigen nicht selten recht scharfkantig berandete Abplattungsflächen. Wo solche an Blattstielen ausgebildet worden sind, die erst in ihrem mittleren Hauptteil unifazial waren (vgl. oben sub A 2), dort haben die Abplattungskanten Anschluß gewonnen an die im unteren und oberen Teil des Stieles noch zutage tretenden primären Blattstielränder und durch diese auch Anschluß an die Ränder von Scheide und Spreite: es werden uns bifaziale Stiele vor-

<sup>1)</sup> Leider stellen heute noch immer L. Petits Arbeiten bei den meisten *Dikotylen* die wichtigste, bei vielen sogar die einzige Literaturquelle vor, welche über Blattstielstrukturen Auskunft gibt. Ich erinnere noch einmal daran, daß die Auskünfte, die man dort erhält, sehr problematisch sind, weil die meisten bei L. Petit abgebildeten Querschnitte gar nicht durch die Blattstiele selbst geführt sind, sondern durch die Übergangsregion von Stiel zu Spreite, in welcher bereits die Ausbildung der Spreitennervatur vorbereitet wird. Die Fälle sind zahlreich, in welchen ein Schnitt durch diese Region nicht entfernt eine Vorstellung gibt von der Struktur des Blattstieles selbst (vgl. Anm. 1 auf p. 22).

getäuscht, an denen es zu einer Umspannung durch die Blattunterseite überhaupt noch nicht gekommen ist (*Aconitum* § *Napellus*, viele *Anemonen*, *Clematiden* etc.) (vgl. Abb. 18, p. 39).<sup>1)</sup>

7. Ein gewisses Maß von radiärer Struktur ergibt sich zunächst als notwendige Begleiterscheinung des Unifazialwerdens. Dieselbe Exotrophie, welche die Umspannung durch die Blattunterseite herbeiführt, bewirkt auch, daß der Dorsalbogen, den die Strangspuren in der Scheide formieren, im Stiel sich zusammenkrümmt zu einem Kreise. Dabei treten die beiden Marginalstränge der Scheide im Stiel dem Medianus als zwei ventralmediane Stränge gegenüber. Vollendet radiär ist diese Struktur zunächst noch nicht: Der Blattstiel zeigt noch immer eine mediane Symmetrieebene und die allmähliche Größenabstufung der Strangspuren vom Medianus gegen die zwei ventralmedianen Stränge hin erinnert noch an den einstigen Gegensatz zwischen Ober- und Unterseite (vgl. Tafel III, Fig. *J*). In manchen Sippen aber hat immer gleichmäßigere Ausbildung der Hauptstränge und Verschmelzung der beiden ventralmedianen Stränge zu einem großen Ventralmedianus zu vollendet radiärer Struktur der Blattstiele geführt (vgl. Tafel II, Fig. *F*).

8. Eine gewisse Annäherung an radiäre Struktur mußte dort, wo die Blattstiele unifazial sind, auch in den Scheiden eintreten. Der Bogen der Strangspuren, der sich in den Blattstielen zu einem Kreise schließt, erscheint in den oberen Teilen der Scheide schon zu einem Hufeisenbogen zusammengekrümmt, der oben nur eine enge Lücke klaffen läßt (vgl. Abb. 13 *C*, p. 25). In sehr vielen Scheiden erscheint sogar diese Lücke durch kleine Gefäßbündel geschlossen: Das Stranggerüst hat sich durch Adventivstränge bereichert, welche die ventralmedianen Blattstielstränge in die Scheide hinab fortsetzen und nach unten zu durch Anlaufen an mittlere Primärstränge der Scheide Anschluß gewonnen haben an das Strangsystem der Achse. Diese Adventivstränge sind es, welche im oberen Teile der Scheiden den Hufeisenbogen der Strangspuren zu einem Kreise ergänzen (Abb. 13 *A*, p. 31) und das Querschnittsbild oft fast typisch radiär ausgestalten<sup>2)</sup> (Abb. 17 *D*, p. 38).

9. Die sekundären Abflachungen, die an vielen unifazialen Blattstielen eingetreten sind, haben auch zu erheblichen Abänderungen des Strangverlaufes geführt. Die Marginalstränge der Scheide, die in noch voll-

<sup>1)</sup> Weniger vollkommen ist die Täuschung an den Blattstielen von *Aconitum* § *Lycocotnum* und *Delphinium*, weil dort die Umspannung durch die Blattunterseite bis an den Spreitengrund heranreicht; der zyklische Zustand der Spreiten verrät sofort den wahren Stand der Dinge (vgl. Abb. 17, p. 38).

<sup>2)</sup> Wo dies geschieht, zeigt die Blattstielbasis stets ein radiäres Nervaturbild, gleichgültig, in welchem Niveau der Stiel unifazial wird. Dadurch erklären sich die auf den ersten Blick widerspruchsvollen Fälle, in denen die Blattstielbasis durch ihr Querschnittsbild unifazialen Bau vortäuscht, während die lateral stehenden Stipeln ver-raten, daß sie gar nicht unifazial ist (*Aquilegia*, *Aconitum*, *Delphinium*).

runden Stielen dem Medianus gegenüber treten, erscheinen in den abgeflachten abgedrängt in die Ecken, die durch die Abflachung am Stielquerschnitt entstanden sind (vgl. Tafel IV Fig. A mit B). Trotzdem bleibt die radiäre Struktur dieser unifazialen Blattstiele in der Regel erhalten. Der Blattstiel fährt trotz der Abdrängung der Marginalstränge fort, dem Medianus gegenüber seine ventralmedianen Stränge auszubilden. In manchen Fällen erscheinen sie noch als Seitenäste der abgedrängten Marginalstränge, zu meist aber haben sie ihre Verbindung mit diesen schon vollständig verloren; der Dorsalbogen der aus der Scheide kommenden Stränge bleibt auch im unifazialen Blattstiel offen und die ventralmedianen Stränge des Stieles kommunizieren mit dem Strangsystem der Achse nur mehr durch die sub 8 besprochenen Adventivstränge (vgl. p. 33—39). Ihrer Herkunft nach sind sie auch in diesem Falle als die oberen Fortsetzungen der abgedrängten Marginalstränge zu betrachten. Für die genetische Betrachtung erscheint der Dorsalbogen der Strangspuren hier ebenso geschlossen wie in den noch vollrunden Stielen.

10. Nur wenn die sekundären Querschnittsumformungen extrem werden, kommt es dazu, daß in den unifazialen Stielen nicht nur die Marginalstränge abgedrängt erscheinen, sondern auch die Ausbildung der ventralmedianen Stränge eingestellt wird. Auf diesem Wege sind die stark ausgeflachten Blattstiele von *Caltha appendiculata* und die scharf rinnenförmig ausgefurchten von *C. dionaeifolia* — ohne aufzuhören unifazial zu sein — sekundär wieder zu anatomisch dorsiventraler Struktur zurückgekehrt (vgl. Tafel V, Fig.  $G_{1-7}$ , und Text p. 33—39).

11. Ernste Gründe sprechen dafür, daß auf analogem Wege auch die Blattstiele der exklusiv annuell gewordenen Gattungen *Consolida*, *Nigella* und *Garidella* zu ihrer tief rinnenförmigen Gestalt und dorsiventralen Struktur gelangt seien (vgl. Abb. 10 und Text p. 22 und 38—40).

12. Wäre dies richtig, dann wären, soweit Blätter dikotyli scher Tracht in Erwägung kommen, die Blattstiele der wenigen kauleszenten *Helleborus*-Arten die einzigen in der Familie, an denen der Gegensatz zwischen Blattober- und Unterseite sich noch in primärer Form erhalten hat (vgl. Abb. 11 A, B).<sup>1)</sup>

Zusatz B. Die sub B resumierten Beobachtungen mahnen zur Vorsicht in der Beurteilung der Struktur von Blatteilen und warnen davor, radiäre und dorsiventrale Struktur als direkte Kennzeichen uni- und bifazialen Baues zu betrachten. Unter bestimmten Umständen können unifaziale Stiele dorsiventrale Struktur annehmen und bifaziale Scheiden radiäre.

<sup>1)</sup> Sie wären als Reliktformen zu betrachten; die subunifazialen Stiele aber (*Ranunculus*, *Hellebori acaules*) als Vorstufen der typischen unifazialen Erscheinungsform. An den Blättern von monokotyli scher Tracht (*Ranunculus Lingua*-Typus) muß zwar die Dorsiventralität an sich noch für primitiv gelten, nicht aber die rinnenförmige Gestalt, die überall, wo sie an Blattstielen in dieser Familie auftritt, als spätsekundär betrachtet werden muß.

Die Frage drängt sich auf, ob nicht auch bifaziale Stiele zu radiärer Struktur gelangen könnten. Die Frage hat schon Goebel<sup>1)</sup> bejahend beantwortet und sich dabei auf Deneïgas<sup>2)</sup> Studien berufen, der in einer Anzahl von Blattstielen ein Dickenwachstum beobachtet hat, das dem Medianus gegenüber eng umgrenzt auf der Adaxialseite der Stiele lokalisiert ist. Wenn in einem solchen Fall in dem adaxialseits lokalisierten Teilungsgewebe Gefäßbündel sich differenzierten, dann könnten diese den Dorsalbogen der Strangspuren zu einem Kreise ergänzen und dadurch dem Blattstiel radiäre Struktur verleihen. Ich stimme Goebel vollkommen bei, nur möchte ich glauben, daß es zu diesem Effekt nur in Blattstielen kommen kann, in denen der Dorsalbogen der Strangspuren schon weitgehend zusammengekrümmt ist, d. h. in mehr oder weniger subunifazialen Stielen, in denen die Strangspuren schon einen Hufeisenbogen formieren. In diesen Fällen wäre dann das radiäre Querschnittsbild durch Exotropie schon weitgehend vorbereitet und erhielte durch die Ausbildung der Gefäßbündel im adaxialen Teilungsgewebe nur die letzte Vollendung.<sup>3)</sup> Der ganze Vorgang aber würde große Analogien zeigen zur Ausbildung der Adventivstränge in den oberen Teilen von *Ranunculaceen*-Scheiden. Leider ist das adaxiale Dickenwachstum der Blattstiele bisher noch sehr wenig studiert.<sup>4)</sup>

### C. Die Flächengliederung der Spreiten.

13. Die *Ranunculaceen* gehören zu jenen Dikotylen, bei denen der Gegensatz zwischen strahligen und pinnaten Spreiten dadurch verschärft ist, daß er schon in der ersten ontogenetischen Anlage zum Ausdruck kommt: alle strahligen Formen segmentieren sich basipetal, alle pinnaten akropetal. Das vergleichende Studium der Ontogenesen klärt darüber auf, daß dieser scharfe Gegensatz sekundär entstanden ist und daß die basipetal-strahligen Formen den ursprünglicheren Typus darstellen. Für ihre Entwicklungsart ist charakteristisch:

a) daß sie polakron angelegt werden, d. h. daß die Primärsegmentation im Anschluß an die primäre Hauptspitze also basipetal abläuft;

b) daß im Gegensatz dazu die häufig auftretenden Sekundärsegmentationen, durch welche an den Primärsegmenten Sekundärlappenpaare entstehen, stets einen akropetalen Verlauf einhalten;

<sup>1)</sup> Goebel, Organographie 1913, p. 287.

<sup>2)</sup> Deneïgas, Beitr. z. Kenntn. d. Entwicklungsgesch. des Blattes etc. (Flora, LXXV, 1898, vgl. insbesondere p. 454, 458 und 463—466).

<sup>3)</sup> Deneïgas selbst meint freilich, das adaxiale Dickenwachstum könne auch schon mitwirken, den Bogen der Strangspuren stärker zusammenzukrümmen. Ich kann mir aber nicht anschaulich vorstellen, wie ein adaxial lokalisiertes, also zwischen den beiden seitlichen Armen des Bogens tätiges Teilungsgewebe diese Wirkung hervorbringen könnte. Auch hat Deneïgas selber ein solches Teilungsgewebe auch in Blattstielen nachgewiesen, in denen der Dorsalbogen der Stränge stets weit offen bleibt (*Eryngium planum*).

<sup>4)</sup> Deneïgas Beobachtungen erstrecken sich nur auf ziemlich zerstreute Einzelfälle (Arten von *Eryngium*, *Acer*, *Fraxinus* und einigen *Aroideen*). Bouyguls Arbeit (Soc. Limécome de Bordeaux, LVII), auf die Goebel flüchtig hinweist, ist mir nicht zugänglich gewesen.

c) daß die polakronen Anlagen unbestimmt begrenzte Typen darstellen, bei denen sich noch kein Gleichgewichtszustand ausgebildet hat zwischen dem auf dem Spreitenrand verfügbaren Raume und dem Ablauf der basipetalen Primärsegmentation.

Es werden zuerst eine Reihe seitlicher Segmentpaare angelegt, die allmählich den Spreitenrand erschöpfen (Hauptsegmente); nachdem dies geschehen ist, setzt sich die basipetale Segmentation an dem äußern Rande der beiden jüngsten Hauptsegmente fort und flaut dort nur allmählich ab (überzählige Segmente) (vgl. p. 41—46).

14. Je einseitiger sich das ausbauende Wachstum in die ausgegliederten Segmente konzentriert, desto weniger fällt an den erwachsenen Spreiten der Unterschied zwischen Haupt- und überzähligen Segmenten auf; die frühesten Entwicklungsstadien jedoch zeigen ihn stets sehr deutlich und erlauben es, die in den verschiedenen Sippen auftretenden polakronen Anlagen zu einer Reihe zu ordnen, auf welcher der Spreitenrand immer früher erschöpft, die Zahl der Hauptsegmente also immer enger begrenzt wird. — Ohne daß die Gesamtzahl der Segmente je unter neun sänke, erscheint die Zahl der Hauptsegmente, die bei manchen *Helleborus*-Arten noch neun bis sieben beträgt, bei anderen Arten dieser Gattung und bei *Trollius* auf fünf eingeschränkt (eupolakrone Typen). Bei *Aconitum*, *Delphinium*, *Eranthis*, *Anemone*, *Ranunculus* werden stets nur drei Hauptsegmente angelegt, von denen aber die beiden seitlichen sich auffallend reich entwickeln, weil an sie sämtliche überzähligen Segmente angegliedert werden (komplex-triakrone Typen) (Tafel VI, Fig. A—G).

15. Bei *Anemone* und *Ranunculus* läßt sich verfolgen, wie aus solchen komplex-triakronen Typen durch allmähliche Unterdrückung der überzähligen Segmentanlagen rein triakrone Typen hervorgehen, die bei *Aquilegia*, *Isopyrum*, *Cimicifuga*, *Actaea*, *Thalictrum*, *Clematis* etc. die komplex-triakronen Typen vollständig verdrängt haben.

16. Bei diesen triakronen Typen erscheint die basipetale Primärsegmentation endgültig begrenzt, die akropetale Sekundärsegmentation aber noch variabel. Wir können zwei Hauptarten der Entwicklung erkennen:

a) die drei Hauptsegmente entwickeln sich möglichst gleichförmig, wobei am häufigsten die sekundäre Segmentation an allen drei Segmenten — nach dem Vorbild der primären — auf die Anlage nur eines Segmentpaares eingeschränkt erscheint (biternate Typen, die namentlich bei *Aquilegia* und *Isopyrum* sehr rein ausgebildet werden) (Tafel VI, Fig. H);

b) die Sekundärsegmentation wird am Mittelsegment stark gefördert, an den Seitensegmenten stark gehemmt.

Es kommt schließlich dazu, daß das Mittelsegment in rascher akropetaler Folge zwei, drei, vier und mehr Paare von Sekundärlappen ausgliedert, ehevor die zwei Seitensegmente über die Anlage ihres ersten Paares hinausgelangt sind. Die auf die Anlage eines seitlichen Segmentpaares eingeschränkte basipetale Primärsegmentation verschmilzt mit der akro-

petalen Sekundärsegmentation des Mittelsegments zu einer einzigen akropetalen Folge (heterakrone Anlagen). Aus solchen heterakronen Anlagen gehen alle pinnaten Spreiten der Ranunculaceen hervor (vgl. p. 46—49) (Tafel VI, Fig. J, J').

17. Auch die monakronen, d. h. gänzlich unsegmentierten, Spreiten der Familie erweisen sich dort, wo sie in stattlicher Zahl auftreten, d. h. bei *Caltha* und *Ranunculus*, als Abkömmlinge von polakronen Typen. Alle Tatsachen sprechen übereinstimmend dafür, daß sie als Grenzfall einer Variation entstanden sind, die dem Effekt nach auf Verschmelzung der Segmente gerichtet war. Der Hergang dürfte der gewesen sein, daß, im Ablauf der Generationen, die Segmentation sich immer mehr verspätete, bis sie schließlich wirkungslos wurde oder ganz ausblieb. Nur in diesem Sinne läßt sich die in der Ontogenese der *Caltha*-Spreiten spät und nur transitorisch auftretende seichte Siebenlappung organgeschichtlich auffassen. Die monakronen Spreiten fast aller *Calthen* und vieler *Ranunkeln* erinnern noch heute durch strahlige Nervatur und nierenförmige Gestalt an die Gliederung und an den Gesamtumriß der Spreiten von *Trollius* und *Ranunculus acer* (vgl. p. 49—51).

18. Aus Blättern mit solchen nierenförmigen Spreiten sind im Kreise von *Ranunculus* mehrfach Blätter von monokotylicher Tracht entstanden (*R. Lingua*-Typus). Ihre Entstehung beruht nicht bloß auf dem Schwinden der „Nierenlappen“ und der Langstreckung der Spreite, sondern ebenso sehr darauf, daß die an den Blattstielen von *Ranunculus* meist noch erhaltene blattoberseitige Rinne sich sekundär wieder ausgeweitet und gegen Scheide und Spreite hin auch stark ausgeflacht hat (vgl. p. 51—54).

19. Sonderwege der Entwicklung stellen dar:

a) die eigenartige (im Abschnitt IV eingehend geschilderte) Formweiterbildung zyklisch-nierenförmiger Spreiten bei den *Calthen* der südlichen Hemisphäre (vgl. p. 54—60);

b) der Übergang von Laubblättern zu hochblattartiger Entwicklung (*Adonis*) (vgl. p. 48);

c) die Entstehung monakroner Typen durch die Verarmung pinnater (*Clematis integrifolia*).

20. Hält man den Blick auf den Hauptgang der Entwicklung gerichtet, dann zeigen uns die Ranunculaceen das Bild einer dikotylen Familie, in welcher polakron, d. h. basipetal veranlagte und stets strahlig sich ausbauende Spreiten den relativ ursprünglichsten Typus zeigen und sich sekundär umgebildet haben, einerseits in:

a) heterakrone, die akropetal veranlagt sind und sich stets pinnat ausbauen; und andererseits in:

b) monakron veranlagte und nierenförmig sich ausbauende, aus denen als spätsekundäre Derivate auch die monokotylenähnlichen Typen hervorgegangen sind.

Zusatz C. Die hier vertretene Auffassung stützt sich einerseits auf die Verteilung der Spreitenformen über die Sippen, andererseits auf das vergleichende Studium der Ontogenesen. Obwohl Studien der zweiten Art für andere Dikotylen nur in beschränktem Maße vorliegen, läßt sich doch heute schon sagen, daß die Ranunculaceen mit ihrer Art der Spreitenentwicklung gewiß nicht isoliert dastehen.

Auch bei *Araliaceen* und *Umbelliferen* sind die strahligen Spreiten basipetal veranlagt und die pinnaten akropetal. Bei *Araliaceen* dominieren noch strahlige Typen, bei *Umbelliferen* haben die pinnaten schon die Oberhand gewonnen. Wo bei ihnen noch strahliger Spreitenbau herrscht, finden wir:

a) viele komplex-triakrone Formen, die verraten, daß auch hier die basipetale Segmentation ursprünglich unbestimmt begrenzt war;<sup>1)</sup>

b) vereinzelte akropetal-pinnate Formen, die uns schließen lassen, daß der Gegensatz zwischen akropetaler und basipetaler Segmentationsweise auch hier erst sekundär eingetreten ist.<sup>2)</sup>

Daß bei *Hydrocotyle* (und *Centella*) allmähliche Formübergänge von strahligelappten Typen zu nierenförmigen und von diesen zu monokotylenähnlichen führen, ist allgemein bekannt; ebenso, daß bei *Eryngium* alle hier erwähnten Typen nebeneinander auftreten. Gerade in dieser Gattung zeigen die strahligen Typen oft sehr schön die für die Ableitung der Heterakronie so wichtige akropetale Sekundärsegmentation.

An *Araliaceen* und *Umbelliferen* haben wir das Beispiel eines großen, den *Ranunculaceen* gar nicht besonders nahestehenden Verwandtschaftskreises, in welchem polakrone Spreiten gleichfalls den relativ ursprünglichsten Typus darstellen und sichtlich auch die gleichen Entwicklungswege eingeschlagen haben wie bei *Ranunculaceen*. Andererseits fehlt es auch nicht an Beispielen von Familien, in denen sich die polakronen Spreiten von diesen Entwicklungswegen ganz oder doch fast ganz ferngehalten haben.

Bei *Rosaceen* z. B. ist es zur Ausbildung eines typischen Gegensatzes zwischen basipetal-strahligen und akropetal-pinnaten Spreiten nicht gekommen. Der großen Regel nach gehen sowohl strahlige als pinnate aus basipetalen Anlagen hervor und nur bei einzelnen Gattungen tauchen akropetal-pinnate Formen auf (*Coluria*, *Sorbaria*). Auch die monakronen Spreiten der Familie zeigen ein anderes Verhalten als bei *Ranunculaceen*; sie erinnern kaum je durch nierenförmige Gestalt an den Gesamtumriß der strahlig tief geteilten Formen, sondern wiederholen in Umriß und Nervatur die Erscheinung der Einzelblättchen der in gestielte Segmente aufgelösten Formen. — Die namentlich bei *Geum* häufigen basipetal-pinnaten Spreiten mit großer Endfieder und stark gehemmten Seitenfiedern verraten vielleicht, auf welchem Wege hier monakrone Typen entstanden sind.

Organgeschichtlich muß wohl das Verhalten der *Rosaceen*, bei denen der Unterschied zwischen strahligen und fiedrigen Formen vorwiegend nur auf dem ausbauenden Wachstum beruht, für ursprünglicher gelten als das der *Ranunculaceen* etc., bei denen durch die sekundäre Umbildung der basipetalen Polakronie in akropetale Heterakronie für die pinnaten Typen allgemein ein eigener Anlagentypus ausgeprägt worden ist. — Auf das Zeugnis der *Ranunculaceen* hin die akropetale Segmentationsweise überall, wo sie bei *Dikotylen* auftritt, als Sekundärtypus zu betrachten, wäre voreilig. Basipetale und akropetale Segmentation kommen ja schon bei *Cycadeen* nebeneinander vor; bei den so viel

1) *Sanicula*, *Hacquetia*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Eryngium amethystinum*.

2) *Sanicula bipinnata*, *bipinnatifida*.

jüngeren *Dikotylen* können ganz wohl beide Typen primär aufgetreten sein. Dann wären natürlich nicht alle akropetalpinnaten Formen miteinander vollkommen homolog. *Den Terminus heterakron möchte ich nur auf solche Typen angewendet wissen, bei denen die akropetale Segmentation nachweislich sekundär ist, nur bei ihnen ist das unterste Fiederpaar mit den nach oben folgenden nicht gleicher Herkunft.*

Noch voreiliger wäre es, auf das Zeugnis der *Ranunculaceen* hin alle monakronen Typen der *Dikotylen* von polakronen ableiten zu wollen. Was wir bei *Dikotylen* aus den polakronen Spreiten entstehen sehen, sind ja nur zwei Sonderformen der Monakronie: die nierenförmige Spreite und der *R. Lingua*-Typus. Diese beiden Typen freilich dürften wohl überall, wo sie bei *Dikotylen* auftreten, sekundäre Erscheinungen darstellen; daraus folgt natürlich nicht, daß sie überall, wo sie auftreten, auch genau die gleiche Vorgeschichte hinter sich haben.

Immerhin hat es allgemeineres Interesse, daß bei den *Ranunculaceen* im *R. Lingua*-Typus ein Fall gegeben ist, in welchem der Mangel an scharfer Abgrenzung zwischen Scheiden- und Spreitenteil, den man leicht allgemein hin für ein Zeichen primitiver Rückständigkeit halten könnte, sich ziemlich unzweideutig als sekundäres Merkmal erweist.

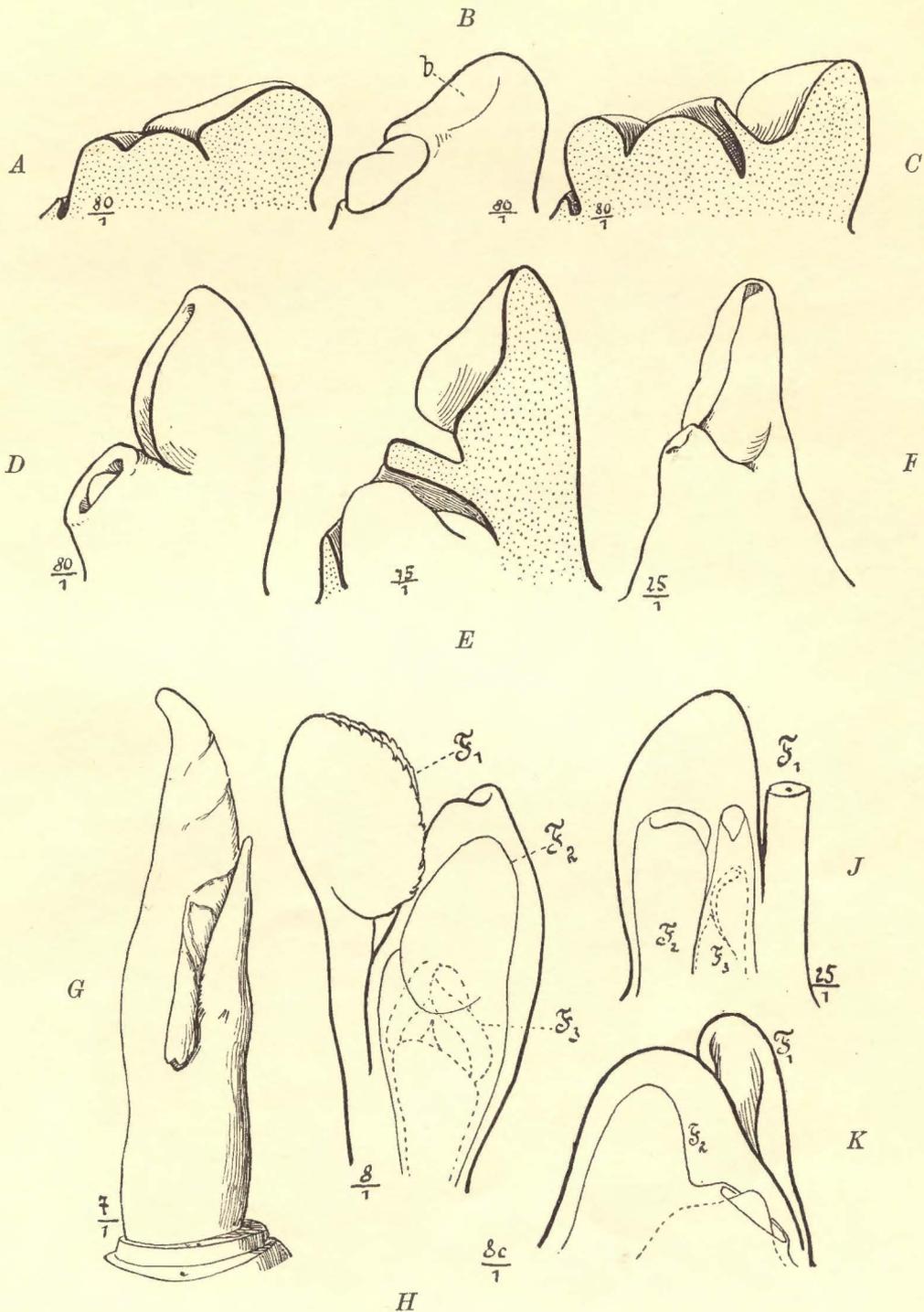
Wien, Mai 1914.

---

#### Erratum.

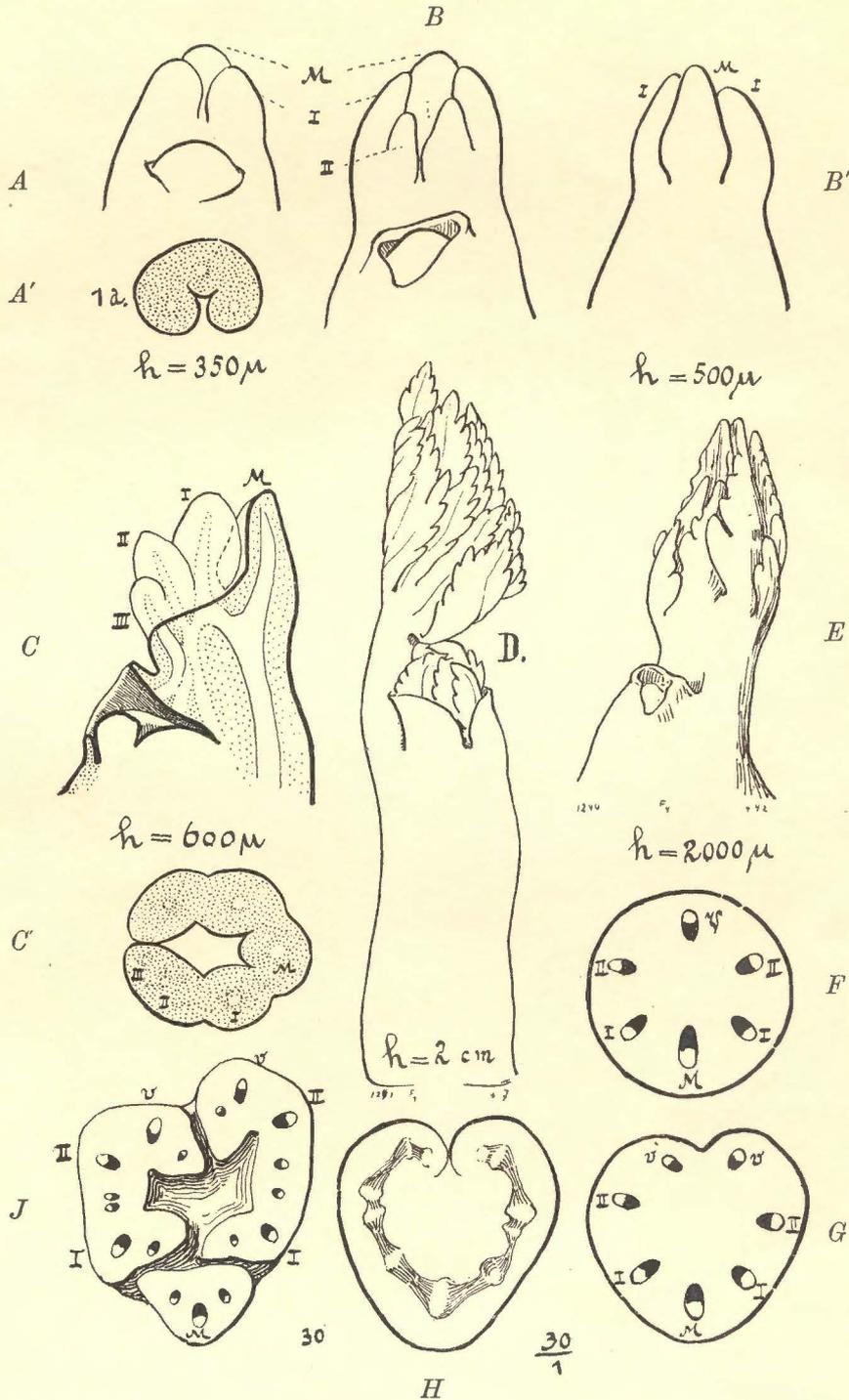
pag. 48, Zeile 14 von oben: „Rehle“ soll heißen „Rchb.“.

---



Tafel I. A—G *Caltha palustris*. H—K *Caltha dionaeifolia*.

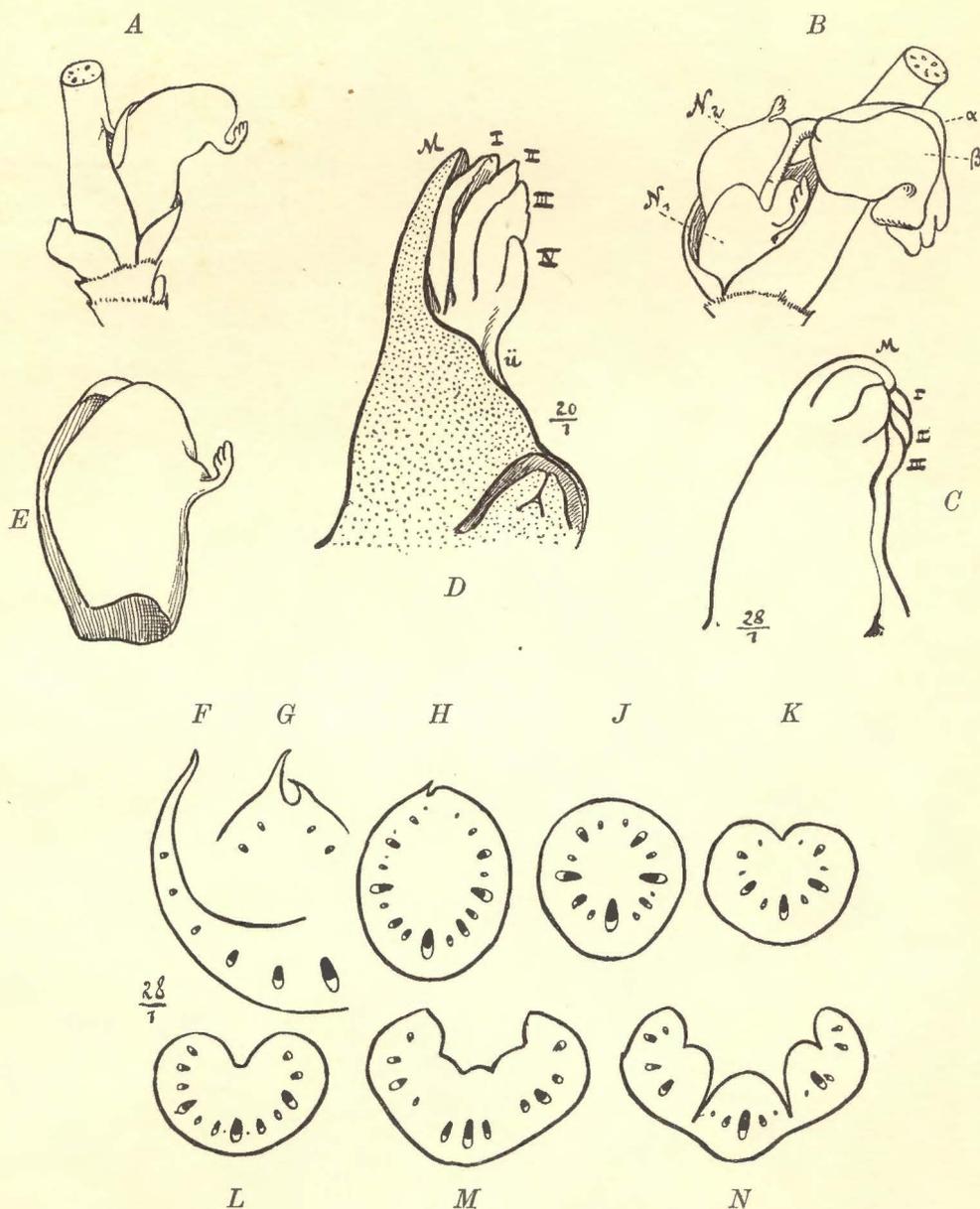
(Vgl. Text Abschnitt I. b und Tafel IX.)



Tafel II. *Trollius europaeus*, Blattontogenie.

A', C' Spreitenquerschnitte zu A und C. F—J Querschnitte durch ein ca. 5 mm hohes Blatt: F Blattstiel, G Übergang zum Spreitengrund, H Spreitengrund, J Basen der Segmente.

(Vgl. Text Abschnitt I. c und Fig. 5.)

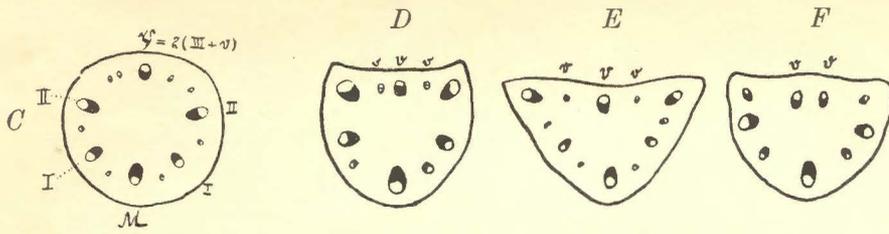


Tafel III. *Helleborus niger*.

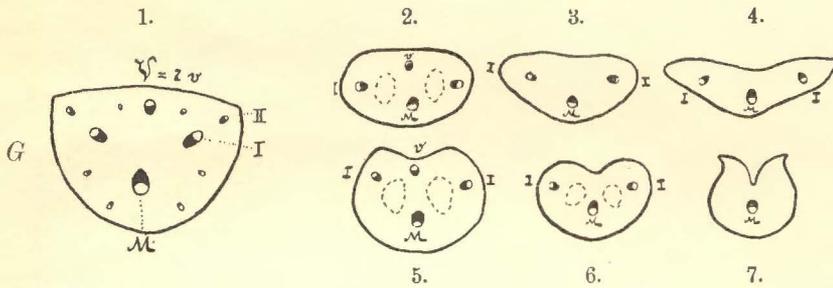
*A, B* Laubblattscheiden, aus denen eben junge Blüentriebe ausbrechen ( $N_1, N_2$  Niederblätter,  $\alpha, \beta$  Hochblätter). *C* Junges Laubblatt. *D* Idem, etwas vorgeschrittener, median gespalten. *F–N* Querschnittserie durch ein erwachsenes Blatt. *F* u. *G* Scheide, unterer und oberer Teil. *H* Knapp unter der Blattstielbasis. *J* Blattstiel. *K* Blattstiel in etwa  $\frac{4}{5}$  seiner Höhe. *L* Oberste Region des Blattstieles. *M, N* Auflösung des Blattstieles in Segmentstiele.

(Vgl. Text Abschnitt II. b.)

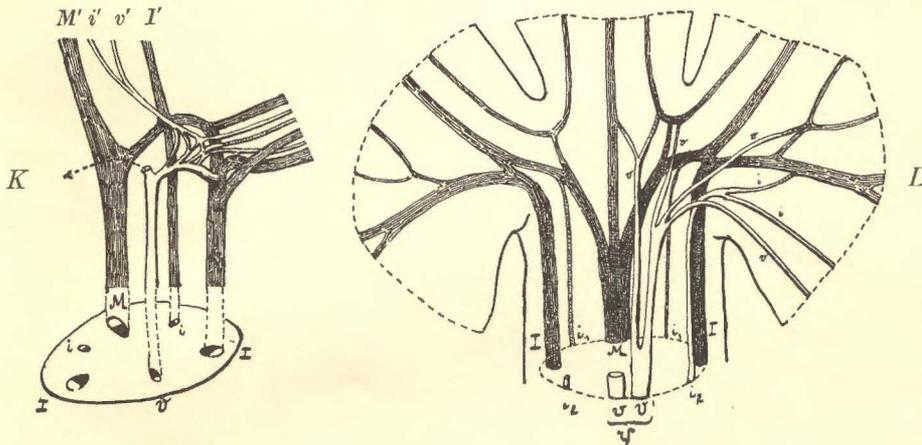




Blattstiel-Querschnitt von *C Trollius europaeus*, *D Anemone vitifolia*, *E Delphinium bicolor*, *F Aconitum Stoerckianum*.

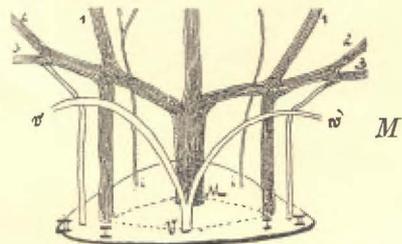


*G* Blattstiel-Querschnitt von 1. *Caltha palustris*, 2. *C. andicola*, 3. *C. appendiculata*, 4. idem f. *chilensis*, 5. *C. introloba*, 6. *C. Novae Zeelandiae*, 7. *C. dionaeifolia*.

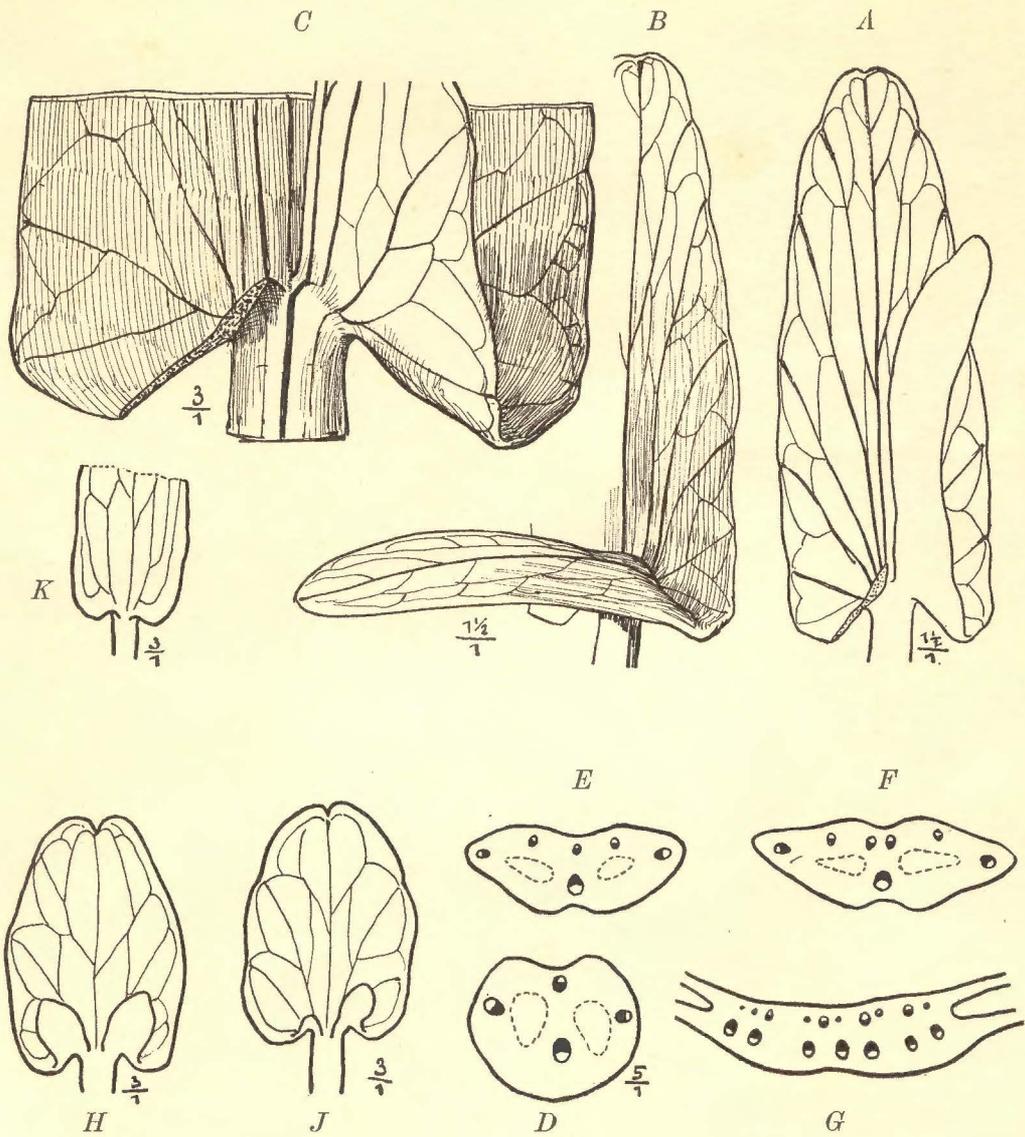


*K—M* Strangverlauf im Übergang von Stiel zu Spreite

bei *K Isopyrum thalictroides*, das Blatt median gespalten (vgl. die Querschnitte in Abb. 7); *L Aconitum Stoerckianum*; *M Caltha palustris*. (Alle Präparate stark diaphanisiert und direkt mit dem Apparat gezeichnet, nur die perspektivische Ansicht *K* kombiniert.)





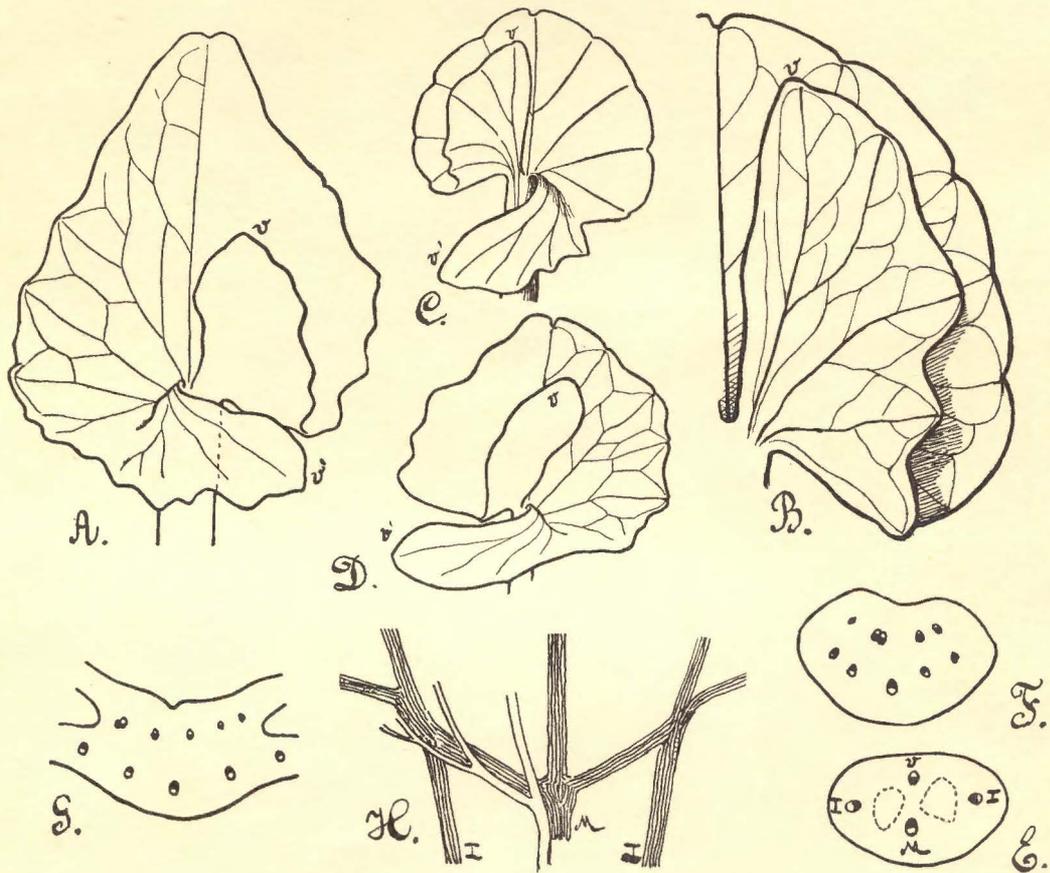


Tafel VII. Australische *Caltha*-Arten.

*A-G C. introloba*: *A-C* Spreiten, der linke Augmentlappen abgetragen, in *B* der rechte herabgeschlagen; *D* Blattstiel, Querschnitt; *E-G* Übergangsregion von Stiel zu Spreite, Querschnitte.

*H-K C. Novae Zeelandiae*: Spreiten.

(Vgl. Text Abschnitt IV. a.)

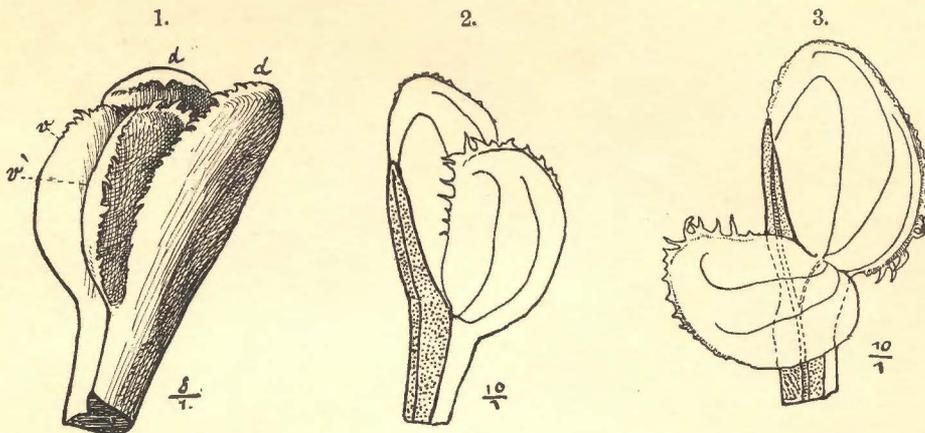


Tafel VIII. *Caltha sagittata* (A) und *C. andicola* (B–H).

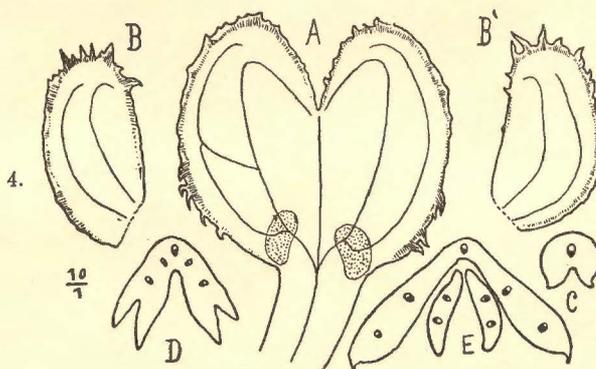
A–D Spreiten; von den beiden ventralen Augmentlappen der eine v' künstlich herabgeschlagen (A gar nicht, C, D schwach, B stark vergrößert).

E–G Querschnitte durch E Blattstiel, F idem, oberste Region, G Spreitengrund, H Strangverlauf im Spreitengrund.

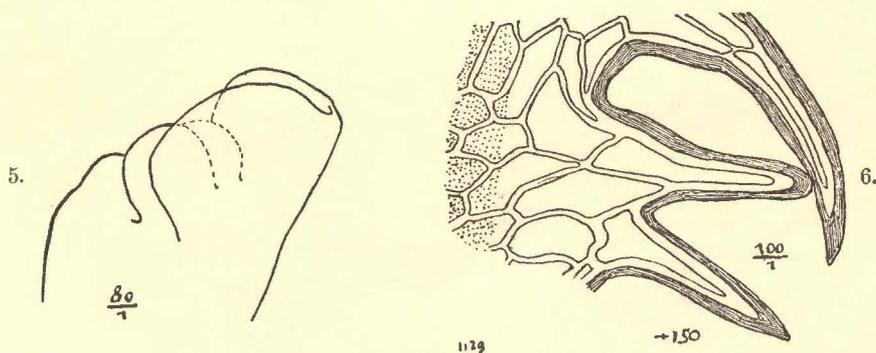
(Vgl. Text Abschnitt IV. b, 1.)



1. Spreite (nach aufgekochtem Herbarexemplar); 2. median gespalten; 3. Augmentlappen herabgeschlagen.



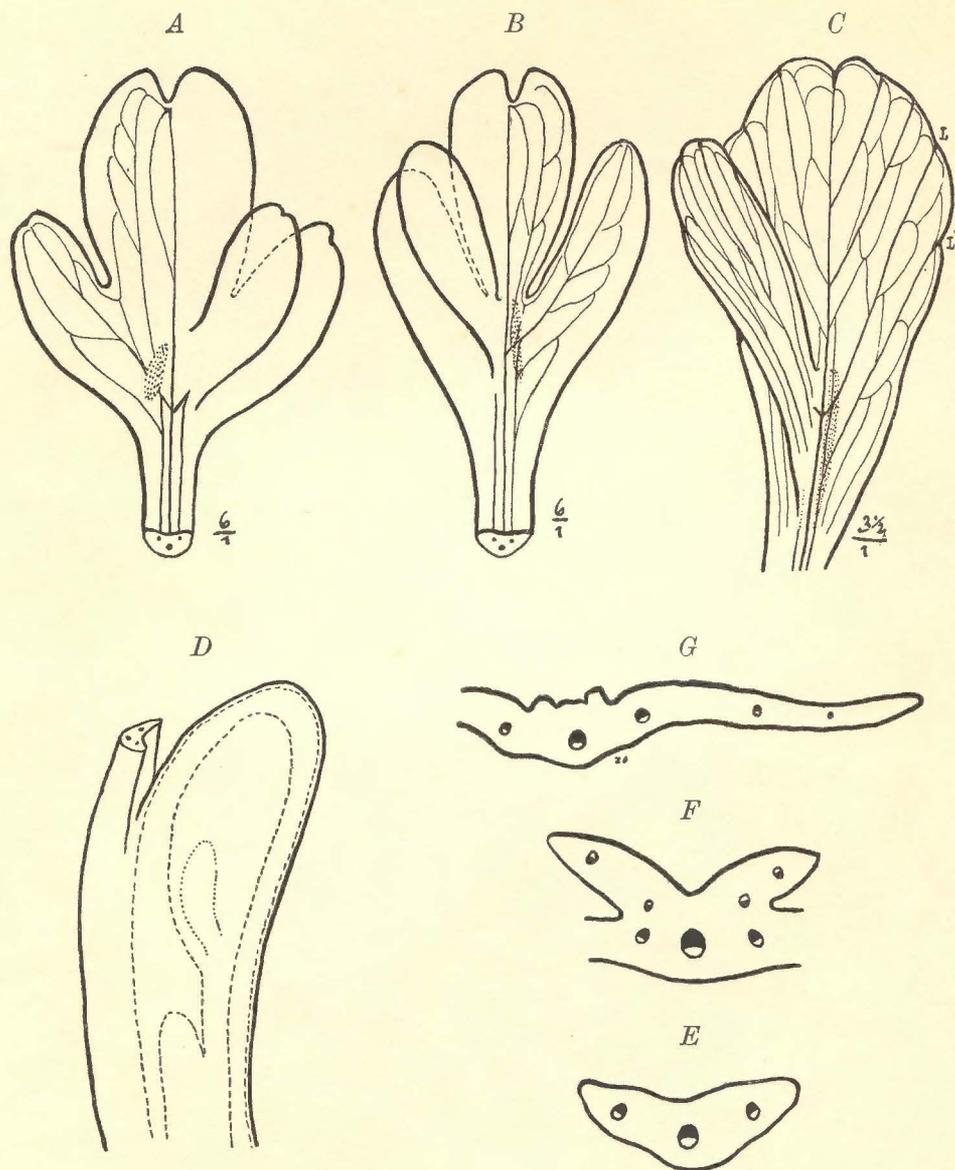
4. *A* Spreite aufgeklappt und Augmentlappen *B*, *B'* abgetragen; Querschnitte durch *C* Blattstiel; *D* Spreitengrund; *E* Spreite.



5. Junges Blatt (ca. 400  $\mu$  hoch); 6. skariöser Spreitensaum.

Tafel IX. *Caltha dioicaefolia*.

(Vgl. Text Abschnitt IV. b, 2.)



Tafel X. *Caltha appendiculata*.

(A, B antarktische Form, C-G chilensische Form.)

A-C Spreiten, diaphanisirt, ein Augmentlappen abgetragen; D Ochrea vor dem Austreiben des nächst jüngeren Blattes; E Querschnitt durch Blattstiel in dem Niveau, in welchem Fig. c unten abgeschnitten ist; F u. G Querschnitt durch die Spreite, u. zw. F etwas unterhalb der Trifurkation des Medianus, G nahe dem Niveau, in welchem die oberen Ränder der Augmentlappen an die Spreite anlaufen.

(Vgl. Text Abschnitt IV. b, 3.)