UEBER DEN ZUSAMMENHANG ZWISCHEN BLATTNERVATUR UND SPROSSVERZWEIGUNG.

von

H. UITTIEN.

(Mit Tafeln VII-IX).

Inhaltsverzeichnis.

	Seite.
I.	Einleitung 390
II.	Ueber die Korrelation von Stengel- und Blatt-
	länge
III.	Allgemeines über Blattform und Blütenstand. 400
IV.	Die cymösen Familien 409
V.	Intermediäre und variabele Familien 426
VI.	Die racemösen Familien 431
VII.	Die dichasialen Inflorescenzen 434
VIII.	Die opponierten Blätter 439
IX.	Weitere Komplikationen 443
X.	Die Blattform der Lianen 451
XI.	Die schildförmigen Blätter 465
XII.	Schlussbetrachtungen 469
	Zusammenfassung
	Literaturverzeichnis 477
	Familien- und Autorenverzeichnis 480

I. Einleitung.

In der vorliegenden Abhandlung ist versucht worden Zusammenhänge zwischen der Nervatur des Blattes und der Verzweigung der ganzen Pflanze, besonders aber des Blütenstandes, aufzudecken. Ich hoffe beweisen zu können, — um das Resultat vorweg zu nehmen —, dass die relative Länge von Haupt- und Nebenachsen des Stengels mit der relativen Länge von Haupt- und Seitennerven des Blattes

in enger Korrelation steht, sodass die Blätter einer Pflanze fiedernervig oder gefiedert sind, wenn die Hauptachse des Stengels die Seitenachsen an Länge übertrifft, der Blütenstand also racemös ist und dass die Blätter handnervig oder handförmig sind, wenn die Seitenachsen die Hauptachse überragen. Den letzten Fall der Verzweigung nenne ich den cymösen Typus obwohl dieser Begriff in allen Handbüchern viel enger begrenzt wird. Dagegen nenne ich die Blütenstände der Pflanzen mit opponierten Blättern nicht cymös, sondern dichasial. Da die Abgrenzung einigermassen willkürlich ist, muss ihre Richtigkeit durch den Erfolg ihrer Anwendung entschieden werden. Im Verlauf der Untersuchung hat sie sich brauchbar erwiesen. womit sie verteidigt ist. Ausserdem ist die Untersuchung nicht von festgelegten Begriffen ausgegangen, vielmehr ergaben sie sich aus dem Vergleich der Arten und Familien.

Diese vergleichende Betrachtung der Blatt- und Blütenstandstypen wurde vorher niemals durchgeführt. Wohl hat Sachs in seinem Lehrbuch (4te Aufl. 1874, S. 187) schon die Bezeichnung "cymös" für die handnervigen Blätter vorgeschlagen, sodass man annehmen darf, dass sein Augenmerk bereits auf die Korrelationen der Blatt- und Sprossdifferenzierung gerichtet war.

Die Korrelationsmethode zur Erklärung von Blattformen ist schon früher (1858) von Beketoff angewandt worden. Sinnott und Bailey verwendeten sie (1914) für die morphologische Deutung der Stipulae. Ihre Resultate seien im Zusammenhang mit den von mir erhaltenen im Schlusskapitel besprochen.

Den Ausgangspunkt dieser Arbeit bildete die Bearbeitung einiger Familien der surinamischen Flora, wobei ich, namentlich wenn sich nur vegetative Teile der Pflanzen vorfanden, gezwungen wurde viele Blattformen zu vergleichen. Vererbungsversuche mit Chelidonium und die irgendwo aufgefangene Aeusserung, die Gestalt eines Baumes stimme mit dem Umriss seines Blattes überein, ermunterten mich zudem der Korrelationsfrage: Sprossgliederung-Blattdifferenzierung nachzugehen. Schliesslich verdichtete sich die Frage dazu: Bis zu welchem Grade stimmt die Verzweigung des Stengels mit der des Blattes überein, sodass ich eine Untersuchung der Blattformen aller Dikotylenfamilien vornahm.

Mein Tatsachenmaterial habe ich teils in der Natur und im Utrechter Herbar gesammelt, grösstenteils aber aus der systematischen Literatur. Handbücher wie Engler-Prantls Natürliche Pflanzenfamilien, De Candolles Prodromus und Bentham and Hookers Genera Plantarum, Monografien, wie die in Englers Pflanzenreich erschienenen, Florenwerke und Bildersammlungen, wie Botanical Magazine und Hookers Icones leisteten mir grosse Dienste. Daneben gibt es drei Sammelwerke, die sich ausschliesslich mit der Blattform befassen, nämlich die Bücher von v. Ettingshausen, Hansgirg und Seybold. Davon war hauptsächlich die Seyboldsche Materialsammlung für meine Frage wichtig.

C. von Ettingshausen hat eine Anzahl Bücher über Blattform und Nervatur geschrieben, wovon das wichtigste, "Die Blattskelete der Dikotyledonen", 1861 erschienen ist. Es enthält im Texte und auf gesonderten Tafeln mehr als 1300 Abbildungen, mit dem von ihm erfundenen Naturselbstdruck angefertigt. Dadurch sind sogar die allerfeinsten Nervenauszweigungen deutlich wiedergegeben. Ein grosser Nachteil ist aber, dass sie zu willkürlich gewählt sind, sodass man bestimmte Typen, auch wenn sie gar nicht selten sind, in verschiedenen Familien ganz und gar vermisst, während andere, bisweilen sogar einer einzigen Art, bis zu 5 mal wiederholt abgebildet sind. Teils ist dies daraus zu erklären, dass er eine Vergleichssammlung für die bessere Bestimmung fossiler Pflanzen, namentlich des

Tertiärs, dessen Flora er für am meisten mit der jetzigen amerikanischen und australischen Flora übereinstimmend hält, beabsichtigte. Trotzdem fehlt der Darstellung ein leitender Gesichtspunkt. Man ist bei der Benutzung immer genötigt neben der Tafelerklärung die Beschreibungen und die alphabetische Inhaltsangabe nachzuschlagen, da er öfters anzugeben vergisst, ob es sich um ganze Blätter oder um Teilblättchen handelt. Häufige Nummernverwechslungen der Figuren erschweren das Auffinden der gewünschten Blätter ausserdem noch sehr.

Wenn ich ihn zitiere (Ett.) ist stets das obengenannte Buch gemeint. Die römischen Ziffern geben die Tafel, die arabischen die Figuren an; mit "Fig," deute ich die Textabbildungen an.

A. Hansgirgs sogenannte "phyllobiologische Studien" sind in seinem Buche "Phyllobiologie" von 1903 zusammengefasst. Zwar hat er alle Familien gründlichst durchgearbeitet, man kann aber fast niemals ausfindig machen welche Form er gemeint haben mag. Er beschränkt sich nämlich darauf, alle Blattformen nach verschiedenen von ihm selbst erfundenen Nützlichkeiten zu bezeichnen. Man kann sein Buch daher als eine Art "Lobrede der Natur" betrachten, aber nichts damit anfangen. So ist es z.B. sehr erbaulich zu vernehmen, dass u.a. Fragaria, Urtica, Eupatorium, Aesculus, Astilbe, Phragmites, Crocus und Juncus "Windblätter" besitzen. Was aber die Pflanzen damit tun sollen und was das Gemeinsame in allen diesen Formen ist, hat er zu zeigen vergessen.

A. Seybold war der erste, der, von physiologischen Untersuchungen veranlasst zur Unterbreitung weiterer Arbeiten gestaltphysiologischer Richtung, die mühsame Arbeit unternommen hat, eine zusammenfassende Darstellung der Blattformen aller Phanerogamen herauszustellen. Dass ihm der Nachweis bestimmter Entwicklungsprinzipien, deren Entdeckung er beabsichtigte, nicht besser

gelungen ist, kann man gewiss nicht einem Mangel an Umsicht oder Genauigkeit in der Durchführung des Versuches zuschreiben. Eher haben die allzustrenge Furcht. irgendeiner vorgefassten Meinung zum Opfer zu fallen, und die rein statistische Betrachtung des Problems Schuld daran. dass er verführt wurde, seine Formenkreise und Formtypen zu willkürlich zu schaffen, wie er selbst (S. 12 und 25) zu geben muss. Von meinem Standpunkte aus kann ich ihm aber nicht dankbar genug sein dafür, dass er in dieser Weise eine vorurteilslose Zusammenstellung aller Typen gegeben hat. Zwar deckt sich, wie gesagt, seine Typeneinteilung nicht mit der meinigen. Z.B. sind bei ihm die 3-zähligen Blätter immer zum panacoiden Typus gerechnet worden, während ich sie den Familienverhältnissen nach das eine Mal zum gefingerten, das andere Mal zum gefiederten Typus rechnen muss. Für mich ist die Trennung in einfache und geteilte Blätter nebensächlich, doch bei seiner klaren Bezeichnung ist es fast immer möglich die einzelnen Formen in meinem System unterzubringen. Ohne dieses Buch würde mir wohl manche Einzelheit entgangen sein. Auch durch persönliche Anregungen und Hilfe während meines Aufenthaltes in Utrecht, hat er meine Arbeit sehr gefördert. Es sei mir gestattet ihm auch an dieser Stelle dafür zu danken.

Im Folgenden werden die meisten dikotylen Familien besprochen werden. Für eine klare Darstellung schien es mir aber nicht erwünscht, die Familien in systematischer Reihenfolge zu behandeln, da ich sonst immer in Wiederholungen und Verweisungen verfallen würde. Ich habe versucht sie in den einzelnen Kapiteln als Beispiele bestimmter Regeln oder Gesichtspunkte unterzuordnen.

Zur Vereinfachung des Aufsuchens der besprochenen Familien sowie der zitierten Arbeiten, sind im Register die Namen der Familien und Autoren aufgenommen worden. Für die Auffindung einer Gattung suche man unter dem Familiennamen.

II. Ueber die Korrelation von Stengelund Blattlänge.

Der Unterschied zwischen Chelidonium maius L. und Ch. laciniatum Mill. beruht nach Heijl und Uittien (1927) auf zwei mendelnden Faktoren, wovon der eine die Zerschlitzung der Blätter und Petalen bestimmt, der andere die Länge der Stengel- und Blattachsen beeinflusst. Pflanzen von der Konstitution MM, maius-Pflanzen, wie wir sie genannt haben, besitzen längere Stengel und Blätter als minus-Pflanzen (mm). Blattachse und Stengelachse stimmen hier also in der Reaktion einem Mendelfaktor gegenüber genau überein.

Genau die gleiche Erscheinung wurde von Toxopeus (1927, S. 357) bei Nigella damascena L. gefunden. Der Unterschied zwischen der normalen Form dieser Pflanze und einer nana-Rasse wird dort so beschrieben: "In den nana-Pflanzen ist die Länge der Hauptachse, der Kotyledonen, der Blätter und der Früchte mehr oder weniger stark reduziert". In den Abbildungen 8, 9, und 10 kann man dies auch deutlich sehen. Auch hier werden die Länge der Stengel und die der blattartigen Organe von einem Paar mendelnder Faktoren beeinflusst.

Diese beiden Beispiele aus der genetischen Literatur vor Augen, fragte ich mich, wie es mit der Korrelation zwischen Stengel- und Blattlängen wohl stehen möge, wenn zwei verwandte Arten mit einem Unterschied in der Blattlänge heran gezogen würden.

Es ist nun ziemlich schwierig ein Artenpaar aufzufinden, das sich nur in der Länge der Blattachsen unterscheidet. Doch einige Beispiele aufzufinden ist mir gelungen. Die Erwartung wurde erfüllt: auch bei Arten ändern sich Stengel und Blatt gleichsinnig.

Betrachten wir an erster Stelle Toluifera Balsamum L. und T. Pereirae Baill. Die erstgenannte Art hat 3-paarige Blätter und kurze, stumpfe Blütentrauben, die letztgenannte hat 4-paarige Blätter und verlängerte, spitze
Trauben, wie man sofort bemerkt, wenn man Tafel 57
und 58 aus O.C. Berg und C. F. Schmidt, Atlas der
officinellen Pflanzen, 2te Aufl. 1896, Bd II oder Nr 183
und 184 aus Band II von Köhlers Medizinalpflanzen mit
einander vergleicht. Aus den Beschreibungen hebe ich
folgende Punkte hervor:

Toluifera Balsamum.

Blätter 12—15 (9—18) cm lang etwas kürzer als beim Perubalsambaum.

Blättchen meist zu 3 Paaren angeheftet.

mit 4—7 Fiedern.

Blüten rücken gegen das Ende des Blütenstandes nahe zusammen, sodass der letztere halbkugelig gewölbt ist.

In reichblütigen, 7—12 cm langen Trauben.

Toluifera Pereirae.

16—16 (13—20) cm lang. (B. & S.) 15—20 cm lang. (K.)

in der Regel zu 4, nicht selten auch zu 5, minder häufig zu 3 Paaren vorhanden. (B. & S.) mit 7—11 Fiederblättern. (K.) Der Blütenstand ist eine 16—18 (13—22) cm lange, schlanke, spitze, verlängert pyramidale Traube.

(B. & S.) zahlreich, zu schlanken, gestielten, 15—17 cm langen, lockeren Trauben geordnet. (K.)

Auch die Petalen sind bei T. Pereirae grösser. Die Fruchtblätter scheinen aber anders als erwartet bei T. Pereirae kleiner zu sein. In dieser Hinsicht sind die Figuren Taf. 57 J und 58 E von Berg und Schmidt aber nicht in Uebereinstimmung mit der beigefügten Beschreibung. Vielleicht hat der Beschreiber oder der Zeichner der Variabilität dieses Merkmals nicht genügend Rechnung getragen. Uebrigens bleibt es möglich, wie man öfters findet, dass hier die Fruchtlänge nicht genau mit der Blattlänge korreliert ist.

Als zweites Beispiel fand ich Wistaria chinensis D.C. und dessen Varietät multijuga, die sich nur durch weit längere Blätter und Trauben von der Art unterscheidet.

Die Varietät ist im Botanical Magazine Tab. 7522 abgebildet; die Art ist jedem bekannt. Sprenger (1911) gibt an, dass die Art 5-paarige Blätter und 40—50 cm lange Trauben und die Varietät 6-7-paarige Blätter und bis 1 m. lange Trauben haben soll.

Ein drittes Beispiel haben wir in der Gattung Vicia. V. tetrasperma Mch. besitzt nicht mehr als 4 Blättchenpaare an einem Blatte und zwei Blüten an einer Traube, während V. hirsuta Koch und V. gracilis Loisl. mehr als die doppelte Zahl von Blättchen und Blüten haben. Die drei genannten Arten gehören zum Subgenus Ervum. Zieht man aber weniger verwandte Arten zum Vergleich heran, dann verschwindet die Korrelation, offenbar durch die Wirkung anderer "Faktoren" mit beschränkter Wirkungssphäre. Lens esculenta Moench, wohl auch zum Genus Vicia gehörend, hat z.B. 2-3-blütige Trauben, Blätter jedoch wie V. hirsuta und gracilis. Etwas ähnliches kann man auch an V. sativa L. und V. angustifolia All. bemerken, bei denen die Traubenachse fast auf Null reduziert ist, ohne dass die Blätter sich verwandelt haben.

Auch in der Gattung Dentaria, oft mit Cardamine zusammengefügt, haben wir zwei Representanten, D. pinnata Lam. und D. digitata Lam., welche sich, und zwar sehr auffallend, fast nur in der Blattform unterscheiden. Sie sind so nahe verwandt, das sie seit Linnaeus zwei Jahrhunderte lang als eine Art, D. pentaphylla L. betrachtet worden sind. Auch ist der Bastard schon lange bekannt (schon Clusius hat ihn 1583 gefunden). Die Namen bezeichnen den Unterschied genügend; dazu gesellt sich aber, dass die Traube bei D. pinnata länger ist als bei der Schwesterart. Man kann sich davon leicht überzeugen bei einer Betrachtung der Tafel 1374 und 1376 in Schlechtendahl-Halliers Flora von Deutschland oder in Hegi, Flora von Mittel-Europa, Bd IV, 1, Abb 808, 812, 813. Werden auch die vier nächstverwandten Arten näher

verglichen so bleiben die Verhältnisse ungestört. Man vergleiche z.B. Hegis Tafel 134, Fig. 1, D. bulbifera L. und D. enneaphyllos L. Ebenso D. glandulosa W. et K. und D. polyphylla W. et K. So bald man aber alle Arten der Gattung untereinander vergleicht, stimmt es nicht mehr, soweit ich wenigstens nach der Monografie von Schulz (1903) hierüber urteilen kann. Auch hier wirken einseitige Veränderungen der Blattform oder des Blütenstandes störend.

Vielleicht wird man über diese "störend wirkende" Faktoren lächeln, die wenn immer sie erscheinen, als ein "deus ex machina" helfen müssen. Was ich damit meine, kann ich wohl am Besten mit einem Beispiel auf ganz anderem Gebiete verdeutlichen.

Bei einer in Surinam nicht seltenen Malvacee, Sida rhombifolia L. variiert die Blattform ausserordentlich stark. Man kennt Formen, wobei die grösste Breite des Blattes weit unterhalb der Mitte liegt (var. surinamensis Schum, Fig. 19a), Formen wobei sie nur wenig unterhalb der Mitte liegt (var. typica Schum. Fig. 19b) und andere wobei sie sich oberhalb der Mitte findet (var. canariensis Schum,

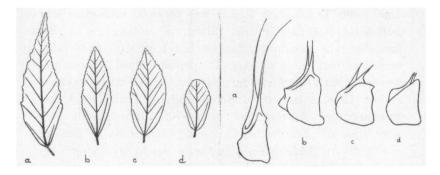


Fig. 19. Blätter und Fruchtblätter von a. Sida rhombifolia L. var. surinamensis Schum.; b. S. rhombifolia L. var. typica Schum.; c. S. acuta Burm.; d. S. rhombifolia L. var. canariensis Schum (Orig.)

Fig. 19d). Gleichsinnig damit variiet die Länge des Stachels am Ende der Fruchtblätter. (Fig. 19 a, b, d.) Auch Sida acuta Burm. lässt sich in dieser Reihe einfügen. (Fig. 19c).

Sobald man nun aber die Betrachtung über die etwas weniger eng verwandte S. glomerata Cav. ausbreitet, stimmt es nicht mehr, denn obwohl das Blatt noch eine ziemlich lange Spitze besitzt, ist das Fruchtblatt stumpf. Es ist ein "Faktor" aufgetreten, der nur auf das Fruchtblatt wirkt. Auch kann man verwandte Arten und Formen finden mit sehr stumpfen oder ausgerandeten Blättern (sog. retusa-Formen) wobei die Fruchtblätter kurz- oder langgestachelt sein können. Kein Botaniker wird wohl hieraus den Schluss ziehen wollen, die Metamorphosenlehre sei verfehlt und Fruchtblätter seien nicht homolog mit Stengelblättern. So ist es auch mit der Korrelation zwischen Blattform und Blütenstand. Beide Organe behalten das Vermögen dann und wann selbständig zu variieren.

Das Erscheinen des deus ex machina ist mindestens vorderhand "morphologisch" gerechtfertigt und sicherlich lassen sich hierzu auch genetische Beispiele durch weitere Untersuchungen finden.

Das selbständige Variieren von homologen Organen kann man auch gut feststellen an der Zerschlitzung der Blätter und Blumenblätter bei sogenannten laciniaten Varietäten oder Arten. Die meisten Cruciferen haben mehr oder weniger tief eingeschnittene Blätter, während die Blumenblätter ganzrandig bleiben, nur bei Schizopetalum und einigen anderen Gattungen sind auch die Petalen fiederteilig. (Glück 1919 S. 447, Tafel V und VI, Bot. Mag. T. 2379). Genau so ist es mit den meisten laciniaten Varietäten, z.B. bei Rubus laciniatus Willd, Syringa persica L. und Sambucus nigra L. Bei der letzten Art ist aber zuweilen eine leichte Einkerbung der Petalen zu beobachten. Daneben gibt es Arten und Varietäten, die von ihren Verwandten durch geteilte Blätter und Petalen abweichen,

z.B. Pelargonium Bowkeri Harv. P. caffrum Harv. (Knuth 1910, S. 367 und 369) und Chelidonium laciniatum Mill. Pelargonium schizopetalum Sweet und P. amatymbicum Harv (Knuth, 1.c.S. 367) zeigen dagegen die Zerschlitzung nur an den Petalen und bei Papaver somniferum L. treten beide Möglichkeiten auf. Leake und Pershad (1920) fanden ein Zusammengehen der Zerschlitzung bei Blättern und Blütenblättern, während bei unseren gemeinen Gartenformen nur die letztgenannten Organe zerschlitzt zu sein oflegen. Man kann aber nicht umhin, anzunehmen, dass in allen diesen Fällen die Eigenschaft, d.h. die Potenz das Merkmal aufzuzeigen, vorhanden ist, dass aber jeweils gewisse Verhältnisse im Blatte oder im Blumenblatte das Zumvorscheinkommen der Eigenschaft unterdrücken. Diese uns bis jetzt ganz unbekannten Verhältnisse darf man mit dem Worte Faktor ganz ruhig bezeichnen, ohne damit den Begriff der Mendelspaltung zu verknüpfen.

Gehen wir jetzt zur Frage über, wie weit sich die oben für Chelidonium, Nigella, Toluifera, Wistaria, Vicia und Dentaria-Arten gefundene Regel auch auf höhere systematische Einheiten, wie Gattungen und Familien, übertragen lässt.

III. Allgemeines über Blattform und Blütenstand.

Wenn die oben gefundene Regel der Korrelation zwischen Stengel- und Blattachse sich auch für grössere Unterschiede bewährt, dann wird man überall, wo die Hauptachse des Stengels zu Gunsten der Seitenachsen in der Entwicklung zurückbleibt, Blätter erwarten dürfen, wo der Hauptnerv sich weniger entwickelt als die Seitennerven. Mit anderen Worten müssen Pflanzen mit cymösen Blütenständen handnervige Blätter besitzen und Pflanzen mit racemösen Blütenständen fiedernervige Blätter. Dem ist nun tatsächlich so. Die Umbelliferen, Ranunculaceen, Malvales, Geraniaceen, Mora-

ceen, u.s.w. sind cymös-handnervig und die Anacardiaceen, Simarubaceen, Burseraceen, Meliaceen, Sapindaceen, Leguminosen, Myricaceen, Cruciferen, u.s.w. sind racemösfiedernervig. Die Formulierung dieser Regel habe ich schon früher (1928) ausgesprochen.

Allerdings werden wir unsere Definitionen von cymös und racemös etwas umändern müssen. Hauptsache wird für uns dabei sein, ob die Hauptachse länger und kräftiger wird als die Nebenachsen oder nicht. Im besten Falle eines cymösen Blütenstandes wird dabei die Hauptachse in einer Blüte endigen oder sogar verkümmern und dadurch nur wenig Seitenachsen bilden. Wir dürfen aber nicht mit Eichler den Nachdruck auf die Zahl der Nebenachsen legen. Auf der andern Seite brauchen wir keinen Unterschied zu machen zwischen geteilten und einfachen Blättern und müssen wir die parallelnervigen Blätter, wie sie die meisten Monokotylen z.B. besitzen, zum handnervigen Typus rechnen.

Nur in dieser Weise aber werden wir ein natürliches System der Blütenstände und der Blattformen gewinnen können. Solange alle Systeme gekünstelt sind, ist das einfachste System das beste, bemerkt Velenovsky (S. 783) zurecht, wo aber eine natürliche Einteilung möglich ist, muss man alle praktischen Erwägungen zur Seite stellen. Auf Seite 809 warnt er selbst davor, dass man nicht alle Köpfchen von vornherein als racemös betrachten darf und gibt einige Beispiele cymöser Köpfchen. Genau so steht es mit den Dolden: bei den Umbelliferen sind sie cymös, bei den Primulaceen racemös. Bei der Besprechung der Umbelliferen wird dies auseinandergesetzt werden. Ebenso ist das Blatt von Erodium cicutarium L. in gewissem Sinne handnervig und jenes von Aesculus fiedernervig.

Hier erkennt man die Wahrheit des Wortes vom Vater der Morphologie: "Dasz nun das, was der Idee nach gleich ist, in der Erfahrung entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich und unähnlich erscheinen kann, darin besteht eigentlich das bewegliche Leben der Natur". (zitiert nach Troll, 1926 S. 118).

Bevor wir zur Besprechung der Familien übergehen, wird es besser sein, dass ich einige Beispiele stark abgeleiteter Formen heranziehe, damit der Leser sich daran gewöhne, dass die äusserliche Form des Blattes nicht immer dem Gestaltstypus vollkommen entspricht. Die Variationsbreite der Typen ist oft erstaunlich. Sehen wir uns z.B. die Blattformen der Arten der Gattung Cola (Fig. 1—5) an, dann fragt man sich ab, ob sie tatsächlich irgendein Merkmal gemeinschaftlich haben werden. Wir wissen aber, dass diese Arten nahe verwandt sind und dass eine dergleiche Verschiedenheit von Blattformen auch an einer Pflanze auftreten kann, zumal bei Arten mit tief eingeschnittenen oder zusammengesetzten Blättern.

Es bleibt uns daher nur übrig den Schluss zu ziehen, dass viele Formpotenzen verdeckt bleiben können und dass wir in allen Fällen bei der Beurteilung einer Blattform die nahe verwandten Arten in Betracht ziehen dürfen. Denn, wie Chodat (1928) es ausdrückt: "La morphologie exprimée n'est qu'une part de la morphologie potentielle."

Ein gutes Beispiel dafür finden wir in der Gattung Cardamine. Fig. 20 gibt Blätter einer Anzahl Arten wieder. Die Abbildungen sowie die Einzelheiten sind der Monographie der Gattung von O. E. Schulz in Englers Jahrbücher Bd. XXXII, 1903, entnommen. Die Gattung gehört zu den Cruciferen, soll mithin racemös und fiedernervig sein. Doch giebt es mehrere Arten deren Namen allein schon eine Handnervigkeit des Blattes vermuten lassen, wie C. pedata Regel et Til (Fig. 20 a), C. cordata Barn., C. rotundifolia Michx und C. asarifolia L. Die Figur 20 a zeigt, dass die Vermutung zutreffend war. Verfolgt man die Sache aber, dann zeigt es sich bald wo der Haken

sitzt. Schon in der Bestimmungstabelle auf S. 329 heisst es von allen obengenannten und vielen anderen Arten: "Folia simplicia, rarius sub foliolo maximo foliola lateralia 1-2 minuta vel minutissima." C. pedata ist nun aber eine der Arten, welche immer einfache Blätter haben; C. cordata Barn hingegen, hat bei den Stengelblättern meist noch zwei kleinere Blättchen unter dem herzförmigen Terminalblättchen; desgleichen die in Fig. 20 b

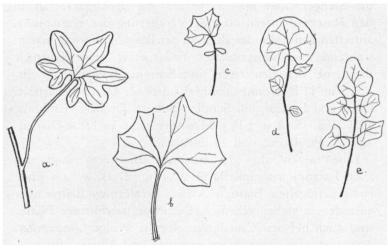


Fig. 20. Cardamine-arten. a. C. pedata Regel et Til.; b. C. spec. Rosettenblatt; c. Dieselbe Art, Stengelblatt; d. C. Plumierii Vill., Rosettenblatt; e. C. Plumierii Vill., Stengelblatt. (Nach O. E. Schulz.)

und c. abgebildete Art (b. ist ein Rosettenblatt, c. ein Stengelblatt derselben Pflanze). Fig. 20 d stellt ein Rosettenblatt und e ein Stengelblatt von C. Plumierii Vill. dar. Das letzte Blatt kommt vollkommen mit dem Typus der Blätter der meisten anderen Arten der Gattung und der Familie überein. Hier hat uns also die Reduktion eines zusammengesetzten Blattes ein handnerviges Blatt vorgetäuscht. Im vorliegenden Fall waren wir so glücklich

eine artenreiche Gattung vor uns zu haben. In anderen Fällen, wie in der Familie der Cruciferen bei Graellsia saxifragifolia Boiss. (Engler-Prantl III, 2, S. 167, Fig. 107). eine monotypische Art. oder Eutrema Wasabi Max. (Das Pflanzenreich. Schulz. Sisymbrieae. S. 30. Fig. 11 A) und Sobolewskia clavata Fenzl. (l.c.S. 41. Fig. 12 A) welche ziemlich isoliert stehen, ist es schwieriger die Ableitung zu finden. Uebrigens ist es immer empfehlenswert. die Stengelblätter mit in Betracht zu ziehen, da man an den Rosettenblättern oft eine Verkürzung der Blattspindel antreffen kann, die das Blatt an der Basis herzförmig macht, während die Stengelblätter fiedernervig sind. Beispiele davon bei den Cruciferen sind Eutrema Edwardsii R. Br. (l.c. Fig. 11 B) Crambe cordifolia Steven. Draba hederifolia Coss. und D. Cossonii Schulz. (Schulz, Draba et Erophila, 1927. Fig. 15. A und H.). Man vergleiche auch die Diapensiaceae. Pirolaceae und Primulaceae.

Eine merkwürdige fiedernervige Blattform zeigt uns auch Lactuca macrophylla Gray. (Fig. 21 a), wo am Ende eines geflügelten Blattstieles zwei herzförmige Blätter über einander zu stehen scheinen. Derartige leierförmige Blätter sind auch bei den Cruciferen, obwohl weniger ausgeprägt, wohl zu finden. Bei Lunaria annua L. und Alliaria officinalis Andrzj sind die herzförmigen Blätter durch einen keilförmigen Streifen Blattparenchym mit der Blattstielbasis verbunden.

Auch hier hat man das Blatt deshalb wohl als fiedernervig mit plötzlicher, nahe an der Basis liegender Einschnürung zu umschreiben.

Die dreizähligen Blätter wird man immer nur an der Hand der verwandten Arten oder Gattungen entweder dem handförmigen oder dem gefiederten Typus einreihen können. Bei den Ranunculaceen und Umbelliferen sind sie z.B. als handförmig zu bezeichnen, bei den Leguminosen aber als gefiedert. Bei Trifolium kann sich die Zahl der Blättchen sogar auf vier oder mehr erhöhen, desgleichen bei Cytisus Laburnum L. (Velenovsky Fig. 319, S. 495). Die gleiche Erscheinung findet man bei Caragana frutescens DC., Trifolium Lupinaster L. und Lupinen-arten als Artcharakter zurück. Wenn wir nun diese Blätter auch als handförmig bezeichnen mögen, werden wir jedoch ihre Entstehung aus gefiederten Blättern im Auge zu behalten haben.

Psoralea drupacea und andere Arten dieser Leguminosen-

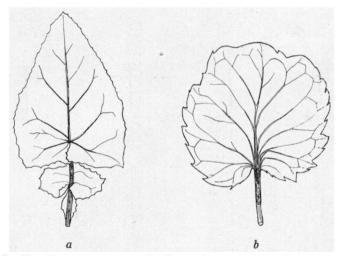


Fig. 21. a Lactuca macrophylla Gray; b. Panax Balfouri Hort. (Orig.)

gattung besitzen einfache herzförmige Blätter. Doch kann man an demselben Individuum Blätter finden, wo am Blattstiel noch zwei weitere aber viel kleinere Blättchen sitzen, die also ordentlich gefiedert sind. Verwandte Arten wie P. pinnata L. haben sogar 7 und mehr Blättchen pro Blatt. Bei wieder anderen Arten, wie bei P. Bowieana Harv. (Flor. Cap. II, S. 154) verkürzt sich der Blattstiel, wodurch man "digitat-trifoliolate" Blätter bekommt, während endlich "wenn die Achse eines unpaarig gefiederten

Blattes verkürzt wird, 5—7-zählige handförmige Blätter, wie bei P. tenax Lindl. (Benth. Flor. Austr. II, S. 193) entstehen.

Einen noch verwickelteren Fall der Blattumgestaltung finden wir in der nämlichen Familie bei den Bauhinieae. Dazu gehören drei Gattungen: Cercis, Bauhinia und Bandeiraea (Griffonia), alle durch einfache Blätter charakterisiert. Nun giebt es, wie oben schon auseinandergesetzt

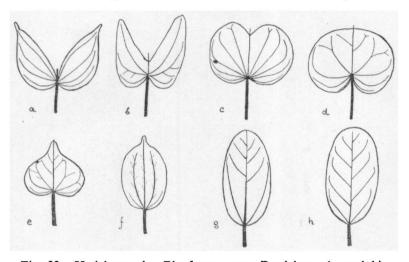


Fig. 22. Herleitung der Blattformen von Bandeiraea (g und h) aus denen von Cercis (d und e) und Bauhinia (a, b, c und f). (Nach Velenovsky und R. E. Fries).

worden ist, bei den Leguminosen öfters Reduktionen des gefiederten Blattes. Ich erinnere noch an Kennedya monophylla Vent., Zollernia ilicifolia Vog. und Genista*-arten. Ueberall hat man dann andere Arten oder verwandte Gattungen (wie bei Zollernia) mit gefiederten Blättern und meist ist es auch noch an der Gliederung des Blättchenstieles mit dem Blattstiele zu erkennen. Hier ist dem aber nicht so. Nur bei sorgfältiger Prüfung ersieht man

dass in der Gattung Bauhinia eine Reihe gebildet werden kann von B. strychnoides Prain (Fig. 22 f) mit zugespitztem Blatte, über Arten, wie die in Fig. 22 c und b. dargestellten mit ausgerandeter Blattspitze bis Formen, wie B. forficata Lam., welche zweispaltige und andere (Fig. 22 a) welche deutlich zweizählige Blätter mit einer Rest der Blattspindel besitzen. Jetzt ist es klar, dass das Bauhinia-blatt ein Verschmelzungsprodukt zweier Blättchen vorstellt. Wir können dann auch die Cercis-blätter (Fig. 22 d und e) in die Reihe aufnehmen und Bandeiraea speciosa Welw. (Fig. 22 g) erklären, wobei die beiden Blättchen so vollkommen verwachsen sind, dass ihre Hauptnerven als Seitennerven des neuentstandenen (oder aus der Blattachse entstandenen) Hauptnerven erscheinen. Aus diesem triplinerven Blatte muss dann das einfache fiedernervige Blatt der Bandeiraea tenuiflora Bth (Fig. 22 h) durch Verkürzung der Basalnerven hervorgegangen sein. Eine ausführliche Beschreibung der Blattmorphologie dieser Gruppe findet man in der Arbeit von R. E. Fries im Arkiv för Botanik Bd 8, 1909 und Velenovsky II, S. 497-498. Fig. 22 ist zum grössten Teile den Abbildungen dieser Autore entnommen. Auch die Blütenmorphologie stimmt mit dieser Anschauungsweise überein, denn Bauhinia muss auch in dieser Hinsicht als die meist primitive Gattung betrachtet werden. Sogar die anatomische Forschung. welche sich übrigens wenig für die Morphologie zu interessieren pflegt, ist ihr in diesem Falle wohlgesinnt, denn schon lange bevor die Ableitung festgestellt wurde, war der eigentümliche Verlauf der Gefässbündelstränge im Blattstiele von Bauhinia aufgefallen.

Die Entstehung eines scheinbar fiedernervigen Blattes aus einem handnervigen kann man gut an Formen der Gattung Citrullus verfolgen. Während alle übrigen Cucurbitaceen handnervig sind (Seybold S. 119), wird bei Citrullus vulgaris Schrad. der Mittellappen des Blattes sozu-

sagen ausgezogen, sodass man gewisse Formen, wie in der Fig. 23 rechts oben, wohl mit Seybold als tanacetoid bezeichnen darf.

Noch stärkere Veränderungen erleiden die Blätter der

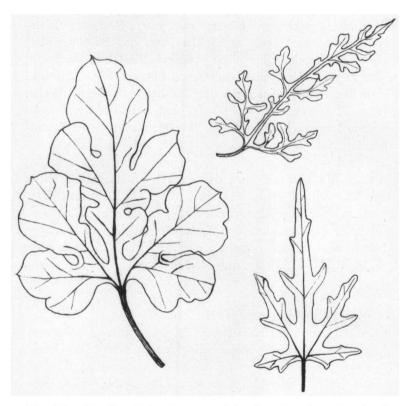


Fig. 23. Citrullus. links: C. amarus Schrad.; rechts oben: C. vulgaris Schrad; rechts unten: C. Naudinianus Hook. (Orig.)

Geraniaceen Erodium und Pelargonium. Dafür kann ich aber nach dem nächsten Kapitel verweisen.

Die Entstehung eines Hauptnerven aus der teilweisen Verschmelzung der parallelen Nerven der Monokotylen ist jedem bekannt. Funkia, Musa, Arum, u.s.w. genügen schon als Beispiele. Fig. 21 b von Panax Balfouri Hort. beweist, dass etwas derartiges auch wohl bei handnervigen Dikotylen stattfinden kann.

Auch die Umrissform des Blattes kann in weitesten Grenzen variieren, ohne dass die Nervatur merklich beeinflusst wird. Es gibt z.B. fast kreisrunde Blätter, wie bei den Guttiferen, welche fiedernervig bleiben, während umgekehrt in cymösen Familien die Blätter schmal, ja sogar linealisch werden können, ohne dass sie fiedernervig oder einnervig werden, wie z.B. bei Drosera longifolia L. und Linum. Die Nervatur ist also iedenfalls nicht für die Blattform verantwörtlich. Ebensowenig ist es das Wachstum, was Goebel zu meinen scheint, wo er sagt, die Nervatur registriere nur die Wachstumsverteilung (Gesetzmäszigkeiten im Blattbau, 1922, S. 35; Organographie, 2te Aufl. 1922, S. 1360). Beide, Nervatur und Wachstum sind nur Teile des Ganzen, der Blattgestalt. Ganz richtig sagt auch Seybold (l.c.S. 14) zu dieser Aeusserung Goebels: "Diese Auffassung hat natürlich nur beschränkte Gültigkeit, sie will weiter nichts aussagen, als dasz die Anlage der Nervatur von der Gestalt des Blattes abhängig ist und nicht umgekehrt." Dass aber die Nervatur doch der morphologisch wichtigste Teil, d.h. der am meisten "die Gestaltung" oder aber den Gliederungstypus ausdrückende Teil der Blattform ist. hoffe ich im Folgenden zu beweisen.

IV. Die cymösen Familien.

Als eins der besten Beispiele von Familien, welche sich cymös verzweigen, werde ich die Umbelliferen jetzt etwas ausführlicher besprechen, gerade deshalb, weil die Morphologen die Dolde (umbella) allgemein für racemös ansehen.

Die Dolden beschliessen das Wachstum der Achsen

und die Verzweigung wird von den zwei (oder drei) nächstunteren Zweigen fortgesetzt. Oft nähern diese Zweige sich der Dolde so sehr, dass man die Grenze zwischen Blütenstand und vegetativer Verzweigung nicht mehr oder nur künstlich ziehen kann. In dieser Hinsicht sind namentlich üppig gewachsene Pflanzen und vergrünte Inflorescenzen lehrreich. Wenn sich nur ein Seitenzweig entwickelt, der sich in der Verlängerung der Hauptachse stellt, entstehen anscheinend die Dolden gegenüber einem Blatt stehend. Man kann das bei Oenanthe aquatica Lam. z.B. gut beobachten. Velenovsky gibt S. 808. Fig. 497 ein anderes Beispiel, nämlich von Chaerophyllum Tainturieri Hook, dessen Dolden nur zwei- oder dreistrahlig und zugleich sitzend und seitwärts gedrückt sind, wodurch sie dann scheinbar an der Seite des Sympodiums und extraaxillar sitzen. Wenn eine Dolde eine Blüte wäre. würde niemand Bedenken tragen, die Verzweigung als cymös zu bezeichnen. Da es aber hier der Verzweigung der ganzen Pflanze und nicht nur des Blütenstandes gilt. glaubt man das Wort cymös nicht verwenden zu dürfen. Die Umbelliferen selbst aber machen den Unterschied zwischen Blütenstand und vegetativer Verzweigung nicht. Gerne verwechseln sie, wie oben schon angeführt ist, die untersten Strahlen einer Dolde mit beblätterten Achsen. Aber halten wir uns an der üblichen Anschauungsweise und betrachten jetzt nur die Dolde. Die Dolde hat mit allen s.g. echten cymösen Blütenständen gemein, dass sie ihre Hauptachse verkümmert oder in eine Blüte enden lässt. während die Seitenachsen die Hauptachse übergipfeln und die Verzweigung fortsetzen oder wenigstens fortsetzen können. Nur darin hat sie "gesündigt", dass sie vor der Verkümmerung der Hauptachse zuviel Seitenachsen angelegt hat. Und damit war sie in den Augen der Botaniker aller Zeiten "racemös".

Die gestrenge Festhaltung an dieser Anforderung ver-

danken wir gewiss Eichlers "Blüthendiagramme". Auf Seite 34 beschliesst er seine Besprechung der Terminologien der verschiedenen Autoren folgendermassen:

"Cymöse und botrytische Inflorescenzen sind also nicht scharf unterscheidbar die eine Form kann in die andere übergehen, doch sind sie gewöhnlich und in charakteristischer Weise dadurch verschieden, dass, wie gesagt, bei jenen die Zahl der Nebenachsen bestimmt und meist nur 2 oder 1, bei botrytischen Inflorescenzen unbestimmt ist." S. 33 gibt er aber ausdrücklich zu: "Ob die Zahl der von einer Hauptaxe gebildeten Nebenaxen bestimmt oder unbestimmt ist, wird man nicht immer sagen können, und eine Dolde mit Gipfelblüthe und einer beschränkten Strahlenzahl kann danach von einer mehrstrahligen Cyme nicht unterschieden werden. Aber sie unterscheiden sich auch in Wirklichkeit nicht."

Was man sich vielmehr bei jeder Einteilung fragen muss, ist: "Ist die Einteilung eine natürliche?" und "Wie ist es bei den verwandten Arten?"

Man darf nicht sagen, die Dolde sei cymös oder die Dolde sei racemös. Die Dolde kann sowohl eine verkürzte Traube sein als eine vielarmige Cyme. Bei den Umbelliferen ist sie eine Cyme, bei Coronilla oder Primula eine verkürzte Traube, schon deshalb allein, weil bei den Umbelliferen nur die unteren Strahlen die Verzweigung fortsetzen können und die Verwandten von Coronilla und Primula (man denke z.B. an den Etage-primeln) die Hauptachse dagegen verlängern.

Wenn man sich so an den Definitionen Eichlers festklammert, wird man ihm ungerecht, denn einige Zeilen früher gesteht er noch: "Diese Definitionen leiden an einer gewissen Unbestimmtheit, die aber in der Sache selbst ihren Grund hat und die alte Erfahrung bestätigt dass in der Natur scharfe Grenzen nicht existieren".

Die Natur macht neben den vielstrahligen Dolden näm-

lich oft auch zwei- und dreistrahlige, wie bei Helosciadium inundatum Koch, die wohl garantiert cymös sein mögen. Das schönste Beispiel jedoch einer zweiarmigen Cyme, dem ich bei den Umbelliferen begegnet bin, liefert Petagnia saniculifolia Juss. Wettstein, S. 691 Abb. 486 nennt die Infloreszenz dichasial. In Wirklichkeit ist es eine bis zum dritten Grade zusammengesetzte Dolde, deren Achsen jeweils mit einer weiblichen und drei der weiblichen Blüte hoch angewachsenen männlichen Blüten abschliessen, während zwei Strahlen die Verzweigung fortsetzen. Vele-

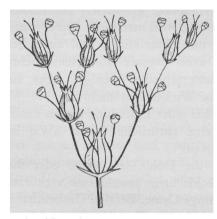


Fig. 24. Blütenstand von Petagnia saniculifolia Juss. (Nach Velenovsky).

novsky beschreibt dies S. 809. Die Abbildung, 595 a auf S. 981 ist in Fig. 24 etwas schematisiert wiedergegeben.

Untersuchen wir die Blattformen, dann finden wir dass sie alle entweder handnervig sind, wie die schildförmigen von Hydrocotyle oder die handteiligen von Sanicula europaea L., oder davon abzuleiten. G. Bitter (1897) hat eine erschöpfende Darstellung aller

Entwicklungsreihen der Blätter gegeben, sodass ich nach seiner Arbeit verweisen darf. Im Genus Eryngium findet man z.B. alle Uebergänge von Ficaria-arten bis zu Monocotylen-blättern; desgleichen in der Gattung Bupleurum. Aegopodium Podagraria L. stellt wieder eine andere Modifikation dar. An einer und derselben Pflanze findet man dreizählig handförmige, zweifach-dreizählige und siebenblättrige, d.h. nahezu gefiederte Blätter. Einen sprungweisen Fortschritt zu anderen, gefiederten Formen, führt uns, nach

Bitter, Fig. 13, Sanicula bipinnatifida Dougl. vor Augen. ..Das mittelste Blättchen hat eine starke Vergrösserung in der Längsachse erfahren und ist tief fiederspaltig eingeschnitten. Die seitlichen Blättchen zeigen eine ähnliche. wenn auch weniger reiche Gliederung. Die Genesis dieses Blattes ist um so leichter zu constatiren, als der Stiel des Mittelblättchens herablaufend geflügelt ist: diese Flügel sind ausgebissen gezähnt, so dass man beinahe von einem unterbrochen-gefiederten Blatte sprechen kann. An diesem Blatte lässt sich die Entstehung der sogenannten unterbrochenen Fiederung studiren: wir sehen hier den Uebergang von der Fingerung zur Fiederung. Aehnlich wie die anhaftenden Tropfen einer an irgend einem festen Körper herabfliessenden zähen Flüssigkeit, so zeigen uns die unterbrochenen Fiedern die Spuren des Entwickelungsganges dieser Blattform."

In dieser Weise müssen wir uns alle sogenannt typische, d.h. zu wiederholten Malen gefiederten Blätter der Umbelliferen, entstanden denken. Die beiden unteren Fiedern eines solchen Blattes sind homolog mit dem ganzen übrigen Teil des Blattes, m.a.W. die gefiederten Blätter sind dreiteilig. Man kann diese Ableitung meist an jungen Pflanzen schön verfolgen. Doch findet man dann und wann auch an erwachsenen Pflanzen Beweise hierfür, so z.B. in dem in Fig. 25 abgebildeten Blatte von Myrrhis odorata Scop. und an einer von mir 1928 beschriebenen Form von Anthriscus sylvestris Hoffm., deren Blätter zweibis dreifach 3-5-teilig-handförmig sind. (Uittien 1928).

Die Ranunculaceen stellen eine cymöse Familie dar, deren höchst differenzierte Vertreter fast vollkommen racemöse Blütenstände oder scheinbar gefiederte Blätter bekommen haben. Zu den ältesten Typen gehören z.B. Ranunculus, Helleborus und Anemone mit ihren sympodial verzweigten Rhizomen, cymösen Blütenständen und handnervigen oder handförmigen, beziehungsweise dreizähligen Blättern. Den Endpunkt der Reihe bilden Aquilegia, Clematis und



Fig. 25. Myrrhis odorata L. Abnormales, handförmiges Blatt (Orig.)

Thalictrum, welche stark verzweigte Rispen und 2- bis 3-fach gefiederte Blätter haben. Wieder andere Gattungen, Delphinium und Aconitum, haben zwar die ursprüngliche Blattform behalten, sind aber im Blütenstand soweit abgeleitet, dass sogar die, anderswo noch oft vorhandene, den letzten Rest der cymösen Verzweigung andeutenden. Endblüten der Trauben, fast niemals mehr zur Ausbildung gelangen. Dass diese Gattungen keinesfalls primitiv sind. wird durch ihre Blütenplastik bestätigt: die Reduktion der Fruchtblätterzahl, sowie die ausgesprochene Zygomorphie sind zwingende Gründe für ihre Stellung am Ende der systematischen Reihe. Die cymösen Gattungen haben mit Ausnahme von gewissen Anemone-Arten sympodial verzweigte Rhizome. (Prantl. in Engler-Prantl III, 2, S. 44) oder cymöse oder cymös-dichasiale Inflorescenzen: bei den pseudo-racemösen findet man verschiedenartige Reste der cymösen Verzweigung, wie die Uebergipfelung der Hauptachse bei vielen Thalictrum-arten (Prantl, I.c.S. 48) oder Trauben mit Endblüten, wie bei Nigella und Aquilegia-arten.

Die Blattformen kann man alle auf dem handnervigen Typus zurückführen. In der Gattung Ranunculus gibt es eine ganze Reihe Uebergänge zwischen der ursprünglichen Form von R. acer L. und R. repens L. und den linealischen Blättern von R. Lingua L., und R. pyrenaeus L., welche in Form und Nervatur ganz mit Monocotvlen-blättern übereinstimmen. Bitter (l.c.S. 226) bespricht das eingehend. Die gleiche Formenmannigfaltigkeit beobachtet man in den Gattungen Oxygraphis und Myosurus, ja sogar bei Anemone. Anemone baldensis L.z.B. steht in der Mitte zwischen hand- und fiederförmig, während A. integrifolia (Bitter, Fig. 3) den Monocotylentyp wieder vertretet. Adonis und Pulsatilla stellen den fiederförmigen Typus der Anemonenblätter dar. Auch die Nigella-arten sind gefiedert; bei eingehender Prüfung aber, erkennt man sofort wieder, namentlich an den Primärblättern, die in der Familie vorherrschende Dreizähligkeit. Paeonia, Actaea, Anemone, Thalictrum und Clematis haben gewöhnlich 2-fach dreizählige Blätter, hieraus entsteht der dreizählig-gefiederte Typus gewisser Paeonia- und Anemone-arten und endlich das anscheinend normal gefiederte bis dreifach-gefiederte Blatt von Thalictrum und Aquilegium. Tatsache aber, dass die zwei unteren Fiedern grösser sind als die übrigen und opponiert stehen, verrät sofort die Dreizähligkeit. Dazu findet man in den gröszeren Gattungen immer wieder Formen, welche die ursprüngliche Blattform behalten haben. Actaea palmata DC. hat z.B. palmatifide Blätter, Thalictrum ranunculinum Mühl ähnelt einem Pelargonium und Thalictrum rotundifolium DC. (Wallich, Plantae As. Rar. III, Tab. 264) besitzt Blätter, welche vollkommen mit denen von Malva silvestris L. übereinstimmen.

"Wir haben uns bereits daran gewöhnt", sagt Bitter, 1.c.S. 239, "das Vorhandensein oder Fehlen der Blättchenstiele, die grössere oder geringere Zertheilung der Einzellappen wegen ihres Schwankens bei verwandten Arten als ein nebensächliches Element anzusehen. Das Gemeinsame ist die Gliederungsart der Lamina, die sich völlig gleich verhält, an dem gefingerten Blatte von Ranunculus acer sowohl als an dem einfachen von Ficaria und dem doppelt gefiederten von Aquilegia".

Wohl zeigt es sich hier, dass nicht der Umriss sondern die Nervatur für die Morphologie das Wichtigste ist.

Würde man die Malvales je nach dem Grade ihrer cymösen Tendenzen anordnen, so würde man die Malvaceae und Bombacaceae am Anfang stellen müssen, danach die Tiliaceae und die Sterculiaceae und Elaeocarpaceae ans Ende. Die Reihenfolge besagt aber nichts weiter, als dass die mehr nach vorn stehenden Familien im Durchschnitt aller Arten mehr cymös sind als die folgenden, denn mit Ausnahme der Malvaceae, welche m.E. wohl immer cymös sind, kann man in allen Familien ausgesprochen racemöse und cymöse, sowie viele Uebergangstypen antreffen.

Die axillären Blütenstände vom Eibisch (Althaea) u.a. sind bis auf eine einzelne Blüte reduziert, wodurch bei unvollkommener Entwicklung der Tragblätter, eine endständige Aehre entsteht.

Die Bombacaceae haben neben handförmigen Blättern (Bombax, Pachira, Ceiba) bisweilen nur schwach gelappte (Ochroma), kaum herzförmige (Quararibea) oder völlig fiedernervige, wie Scleronema, Boschia, und Neesia. (Scleronema Spruceanum Bth. in Flor. Bras. XIII, 3, Tab. 47). Die Blüten stehen oft einzeln achselständig; übrigens gilt das von Schumann in Engler--Prantl III, 6, S. 55, gesagte: Ueber die Blütenstände ist nicht viel Sicheres bekannt, nur soviel habe ich ermitteln können, dass blattgegenständige Blüten, die also durch einen stark entwickelten Ast aus der Terminallage beiseite gedrängt worden sind, (Uebergipfelung) bei der Gattung Quararibea und Matisia normal gefunden werden. Auch sonst scheinen wickelartige Verkettungen vorzukommen (gewisse Bombax-arten). Mit den letzten Worten sind die Verwandten von B. globosum Aubl. und Ceiba (Eriodendron) gemeint.

Unter den Tiliaceen sind die Grewieae vielleicht die meist cymöse Gruppe. Die Blätter sind fast immer gelappt oder herzförmig und die Blütenstände Cymen. Von den elf Gattungen, welche von Schumann, l.c.S. 8-13, zu dieser Gruppe gerechnet werden, ist bei fünf Gattungen die Inflorescenz gemischt. Es heisst dann:,, cymöse Knäueln in Rispen", "kleine Trugdolden in Rispen", "Cymen in Rispen", "Rispig, in 3-blütigen Dichasien ausgehend" (Columbia, Belotia, Erinocarpus, etc.) oder sogar kurzweg "Rispen". Auch bei den Brownlowieae sind diese "Rispen" häufig, aber für alle diese Gattungen gilt das in der Einleitung zur Familie gesagte: "Bei weitem die meisten Tiliaceen weisen zusammengesetzte, meist sehr reichblütige, Blütenstände auf.... Schon von den ersten Verzweigungen an, zuweilen auch erst in den letzten Ausgliederungen werden sie cymös".

Die Geschichte wiederholt sich ausführlicher bei den Sterculiaceen, wovon Sterculia und Cola die am meisten racemösen Vertreter darstellen. Bei den Grewieae — um wieder zu den Tiliaceen zurückzukehren — zeigt Grewia, eine Gattung mit nahezu 100 Arten, eine Eigentümlichkeit, welche wir bis jetzt noch nicht begegnet haben: Neben Arten mit ausgesprochen handnervigen Blättern, besitzen die meisten sogenannte triplinerve Blätter. Die zwei unteren Seitennerven oder Basalnerven bilden einen scharferen Winkel mit dem Hauptnerven als die übrigen Seitennerven, wodurch sie auch länger sind und oft sogar bis drei Viertel des Blattes durchlaufen. Dadurch kennzeichnen sie sich als Hauptnerven und das Blatt als handnervig.

Bisweilen kommt noch eine herzförmige Blattbasis hinzu. Man vergleiche Ettingshausens Figuren von G. pilosa Lam. (Fig. 94), G. spec. (XLIX, 8), G. oppositifolia Buchan (LI, 4), G. bicolor Juss. (XLVII, 6 & 7) und G. microcos L. (LII, 7) mit jener von G. populifolia Vahl (Fig. 99 und XLVII, 2). Diese eigentümliche Nervatur finden wir allgemein bei den Apeibeae, Ancistrocarpus, Glyphaea und Apeiba. In der letztgenannten Gattung kann man oft an demselben Individuum triplinerve und fast vollkommen fiedernervige Blätter antreffen, wobei nur ein geübtes Auge die Triplinervität erkennen wird. Diese Apeiba-nervatur wird man fast in allen cymösen Familien dann und wann wiederfinden, z.B. bei den Ulmaceen (Fig. 12—14), Urticaceen, (Fig. 7), Malvaceen, z.B. Sida (Fig. 19) und Hibiscus (Fig. 26b), Moraceen (Fig. 11) und sehr vielen Euphorbiaceen.

Die vierte und letzte Gruppe der Tiliaceae, die der Tiliaeae, bietet keine neue Gesichtspunkte; nur sehr selten sind die Blätter scheinbar fiedernervig, wie bei Corchorus. Bei C. capsularis L. weisen die beiden sonderbaren Zipfelchen an der Blattbasis aber noch auf die Handförmigkeit hin.

Wie oben schon bemerkt wurde, sind die Sterculiaceae was den

Blütenstand anbetrifft, äusserst variabel. Das Gleiche kann von der Blattform gesagt werden, welche zwar meistens handnervig ist, aber auch linealisch sein kann, z.B. bei Cheirolaena und Lysiopetalum. Triplinerv sind Leptonychium, einige Sterculia-arten, Pterospermum suberifolium Willd. (Ett. XLIX, 9) und Guazuma ulmifolia Lam. (Ett. L, 1), was auch noch schwach zu sehen ist bei Trochetia-arten (Ett. Fig. 92, XLVIII, 7). Die meisten Cola- und Hermannia-arten

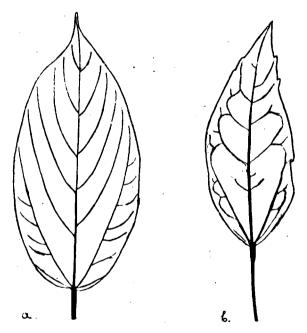


Fig. 26. Triplinerve Blätter. a. Apeiba echinata Gaertn.; b. Hibiscus Rosa sinensis L. var. Cooperi Hort. (Orig.)

sind vollkommen fiedernervig. Die Gattungen Hermannia und Mahernia besitzen beide eine Sektion Pinnatifidae mit 1- bis 3-fach gefiederten, sogenannt tanacetoiden (Seybold, l.c.S. 90) Blättern. Sie umfassen etwa 120 Arten, welche die ganze Variationsreihe von herzförmig und handnervig (z.B.H. althaeifolia L. und M. betonicaefolia E. et Z.) bis 3-fach fiederteilig durchlaufen. (vergl. Harvey and Sonder, Flora Cap. I, S. 183 & 208).

Nicht weniger formenreich sind die bekannten, grossen Gattungen Cola, Sterculia und Theobroma, wobei sowohl handteilige als fiedernervige, beiderseits verschmälerte Blätter anzutreffen sind. Man vergleiche dafür K. Schumann Sterculiaceae (1900) in Englers Monographien Afrikanischer Pflanzenfamilien Taf. IX-XVI. Die Figuren 1-5 und 16, sowie die Figuren 17 und 18 von Buettneriaarten sind dieser Monographie entnommen. Bisweilen sind an einer Pflanze oder wenigstens innerhalb einer Art mehrere Formen anzutreffen, wie bei Sterculia diversifolia G. Don, wofür ich nach Ett. Fig. 70, 74 und 77, sowie XLVIII, 10, 11 und 12 verweise. Kleine genotypische Verschiedenheiten oder, wie bei den heterophyllen Arten, kleine innerhalb oder vielleicht auch ausserhalb der Pflanze liegenden Faktoren, bewirken hier augenscheinlich oft im Phaenotypus des Blattes grosse Veränderungen. Gerade in diesen Fällen würde man grosse Erwartungen von der Teratologie hegen dürfen. Wo es sich aber hier um tropische Pflanzen handelt, ist die Zahl der gefundenen Abweichungen der Erwartung nicht gerade entsprechend. Penzig erwähnt in seiner Pflanzenteratologie (2te Aufl. 1921, II, S. 168) nur zwei Fälle; den eines fiedernervigen Blattes an einer handnervigen Art und den einiger geteilter Blätter an einer Art mit ganzrandigem, herzförmigem Blatte.

Die Elaeocarpaceae sind die am meisten racemös gewordenen Malvales. Wenn Muntingia calabura L. mit schief-herzförmigen Blättern und einzelnstehenden axillären Blüten nicht in der Familie gehört, bleibt nur Vallea mit herzförmigen Blättern und axillären Cymen, als einzige cymöse Vertreterin der Familie übrig. (Engler-Prantl III, 6, S. 7 und H.B.K. Nov. Gen. Sp. V, Tab. 489). Die Blätter sind übrigens mit Ausnahme von Aristotelia racemosa Hook.f., welche schwach herzförmige Blätter besitzt, immer fiedernervig und der Blütenstand ist auch, wenigstens dem Anschein nach, racemös. Bei näherer Betrachtung aber, findet man immer - vielleicht nicht bei Elaeocarpus - cymöse Einschläge. Aristotelia, Sloanea und Antholoma weisen zusammengesetzte Blütenstände auf. "Gewöhnlich sind die letzten Ausstrahlungen der Blütenstände Dichasien, welche -entweder die Seitenstrahlen zweiter bis höherer Ordnung, manchmal aber auch bereits die 1-Ordnung beschlieszen" (Schumann in Engler-Prantl, 1.c.S. 2).

Betrachten wir jetzt die Geraniaceen, an Hand von R. Knuths Monographie in Engler's Pflanzenreich. Die Gattungen Rhynchotheca, Wendtia, Balbisia, Viviania und Dirachma müssen wir von der Betrachtung ausschliessen, weil sie einzelnstehende, axilläre oder endständige Blüten, also keine deutlichen Blütenstände besitzen. Biebersteinia stellt eine gesonderte Unterfamilie dar, welche ganz racemös ist: Die Blätter sind gefiedert oder fiederteilig und die Blüten stehen in achselständigen Trauben (Knuth, Fig. 67, Engler-Prantl III, 4, S. 12, Fig. 9).

Die übrigen fünf Gattungen zeigen "wenn auch in zahllosen Modifikationen, immer wieder die dichasische Anlage mit mehr oder minder stark ausgesprochener Tendenz zur Wickelbildung" (Knuth, l.c.) Das gilt auch für die Arten mit zerstreuten Blättern.

Nur 6 von den mehr als 250 Geranium-arten zeigen einen etwas abweichenden Typus dadurch, dass sie nicht opponiert stehen und nicht die gewöhnliche Handform haben. Doch ist, wenn man nach den Beschreibungen und Figuren urteilen darf, das Blatt handnervig keilförmig, wie bei G. cuneatum (Fig. 3B, S. 7, 28A, S. 218 und Tab 198 in Hookers Icones) oder herzförmig, wie bei G. arboreum A. Grav. (Fig. 26G).

Die zweite Gattung, Erodium, zeigt grössere Abweichungen vom handnervigen Typus. Die äusserste Form ist das einheimische E. cicutarium L. mit gefiederten Blättern. Doch finden sich alle fliessenden Uebergänge. Die erste der zwei Untergattungen ist noch deutlich handnervig, wie der Namen E. bryoniaefolium Boiss. schon andeutet. Die Blattform des E. hirtum Willd. (S. 228, Fig. 29) ähnelt dem der im Kapitel III besprochenen Cucurbitacee, Citrullus vulgaris Schrad. sehr. Sie vermittelt den Uebergang zum cicutarium-Typus. Von den 10 Subsektionen der zweiten Untergattung zeigen fünf nur herzförmige Blätter, zwei weisen neben herzförmigen auch cicutarium-Blätter auf, die beiden übrigen haben alle die letztgenannte Blattform. Von der ersten Sektion, die nur G. incarnatum l'Hérit. umfasst (Fig. 31, S. 233) sagt Knuth: "Die nur monotypische Subsektion stellt einen alten Zweig der Gattung dar, der auf das Kapland isoliert ist. Auffällig ist an E. incarnatum die merkwürdige Form der Spreite, die eine fast handförmige Teilung aufweist und sich dadurch der ältesten der Geraniaceae-Gattungen, Geranium, nähert."

Von den 29 Arten der Gattung Monsonia hat etwa die Hälfte herzförmige Blätter. Sie gehören 6 von den 7 Sektionen an. Die übrigen Arten sind wieder als abgeleitete zu betrachten. Wahrscheinlich werden sie in ihrer Nervatur wohl Anklänge zum handnervigen Typus zeigen, wie z.B. die triplinerve M. brevirostrata Knuth (Fig.37B). Die sechs Arten von Sarcocaulon haben entweder Caltha-artige Blätter, wie S. mossamedense Hiern. (Fig. 2, S. 6 und Engler-Prantl, l.c. Fig. 7, S. 9) oder keilförmig verschmälerte, aber dreilappige Blätter, wie S. Patersonii E. et Z. (S. 314, Fig. 39B).

Die letzte Gattung, Pelargonium, zeigt mit ihren 232 Arten wieder alle Uebergänge vom handnervigen Typus zum Citrullus- und Erodium-cicutarium-blatt. Der Umriss des Blattes ist bei den 2- und 3-fach fiederteiligen Arten oft deltoid, wodurch eine Aehnlichkeit mit den Umbelliferenblättern entsteht, wie schon aus den Namen P. heracleifolium Lodd, P. anethifolium Harv, P. crithmifolium Smith, P. caucalidifolium Schlch und P. myrrhifolium Ait hervorgeht. Die Bildung des gefiederten Blattes ist auch hier ganz und gar wie bei den Umbelliferen und Ranunculaceen anzunehmen.

Es würde zu weit führen alle cymösen Familien so ausführlich zu besprechen, wie die hier beispielsweise behandelten.

Kurze Hinweise auf einige davon mögen hier noch Platz finden.

Die Moraceen haben zwar durchwegs handnervige Blätter. Die Gattung Ficus stellt aber einen abgeleiteten Typus dar mit vielen fiedernervigen Blättern. Doch ist bei vielen Arten noch eine herzförmige Blattbasis zu erkennen, z.B. bei F. toxicaria L. (Tafel I, Fig. 9), F. geocarpa Teysm., F. abutifolia Miq.; bei mehreren Arten ist das Blatt 3- bis 5-nervig, wie bei F. tricolor Miq. (Tafel I, Fig. 11) F. Hispida C. (Ett. VII, 3, VIII, 3), F. adhatodaefolia Schott. (Ett. XII, 5; XIII, 1), F. lutescens Nois (Ett. XII, 7), F. superstitiosa Link (Ett. X, 4; XIV, 3) und F. laurifolia C. (Ett. XI, 5). Die beiden Basalnerven werden immer schwächer, bleiben oft noch als Hauptnerven kenntlich durch den kleineren Winkel den sie mit dem Hauptnerven machen im Vergleich mit den übrigen Nerven (F. lutescens Nois, F. venosa Ait. Ett. VIII, 4, 5) bis zuletzt jede Spur der Handnervigkeit verschwinden kann, wie bei F. pulchella Schott, (Ett. IX, 3), F. cuspidata Blume (Ett. VI, 1, 5) und F. hirsuta Schott. (Ett. XI, 1). F. diversifolia Blume zeigt verschiedene Grade von Dichotomie des Hauptnerven (Tafel I, Fig. 10), was man wohl auch als eine letzte Andeutung einer handnervigen Nervatur zu erklären hat.

Bei den Urticaceen findet man neben handnervigen Typen, wie Urtica gracilis Ait (Tafel I, Fig. 6) und U. cannabina L. (Tafel I, Fig. 8) ausserdem triplinerve Blätter. (U. alba Zipp. Tafel I, Fig. 7 und Parietaria cochinchinensis, Tafel I, Fig. 15).

Unter den Ulmaceen kann man nur noch triplinerve (Tafel I, Fig. 12, 13 und 14) und fiedernervige Blätter, bisweilen mit herzförmiger Basis antreffen.

Bei den Euphorbiaceen ist die Triplinervität sehr all-

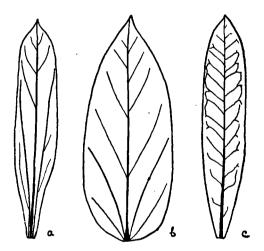


Fig. 27. Euphorbia. a. E. Gerardiana Jacq.; b. E. pilulifera L.; c. E. epithymoides L. (Orig.)

gemein. In der umfangreichen Familie kann man aber fast jede Form finden, nur fehlen die gefiederten Formen fast gänzlich (Vergl. Seybold. S. 62); rein fiedernervige Blätter sind aber nicht selten z.B. in der Gattung Euphorbia. In Fig. 27 sind drei Euphorbia-Arten abgebildet, wovon die letzte wohl ganz fiedernervig zu sein scheint.

Dass aber schmale Blätter durchaus nicht ihre Handnervigkeit zu verlieren brauchen, erkennt man sofort an

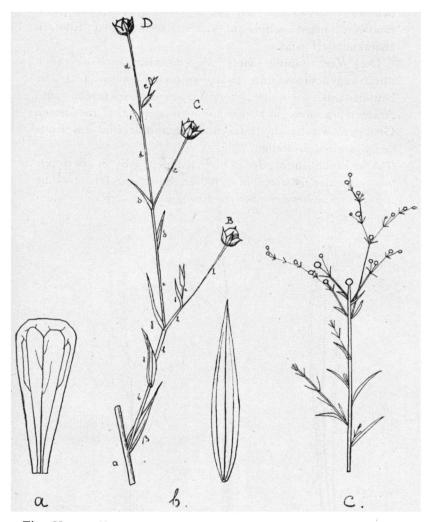


Fig. 28. a. Drosera spathulata Labille; b. Linum usitatissimum, Blütenstand und Blatt; Die Achse b steht in der Achsel des Blattes β und endet in die Blüte B, ihre Blätter γ , γ , sind die Tragblätter der Achsen c, usw. c. Linum flavum L., Blütenstand. (Orig.)

den Monocotylen, die fast alle durch den Besitz von ganzrandigen, meist schmalen, doch handnervigen Blättern charakterisiert sind.

Die Verzweigung ihrer Vegetationsorgane ist auch durchwegs cymös und zwar sympodial, wenn auch die Blütenstände, wie bei den Gräsern, Cyperaceen und Araceen racemös geworden sein mögen. Die racemösen Gruppen, wie Spadiciflorae und Synandrae sind ans Ende des Systems zu stellen.

Aber auch unter den Dicotyledonen gibt es Beispiele von schmalen Blättern in cymösen Familien. Ich erwähne nur die monokotylenblättrige Eryngium- und Ranunculus-

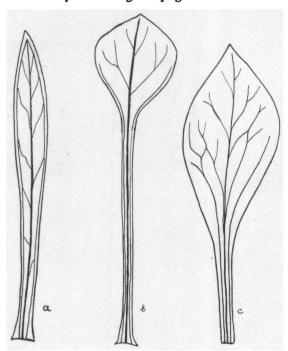


Fig. 29. Portulacaceae. α. Calandrinia Menziesii Torr. et Gray.; b. Claytonia perfoliata Donn.; c. Calandrinia arenaria Cham. (Orig.).

Arten, die Droseraceen (Fig. 28a) die Cistaceen, viele Crassulaceen, Saxifragaceen und die Linaceen.

Auch die dünnen am Rande des Blattes verlaufenden Nerven bei den Portulacaceen, (Fig. 29) glaube ich als Hauptnerven deuten zu müssen.

Bei Linum usitatissimum L. stehen die Blüten blattgegenständig. Die Verzweigung ist also cymös, bei anderen
Arten, wie L. flavum L. (Fig. 28 c) ist dies deutlicher.
Die Blätter sind 3- bis mehrnervig. (Fig. 28 b). Alle diese
Fälle, namentlich Drosera longifolia und Linum sind schöne
Beweise dafür, dass die Nervatur sich nicht an die Form
des Blattes anpasst. Eine teleologische Erklärung der
Nervatur ist daher von vornherein ins Reich der Phantasie
verwiesen und ob sich nicht-spekulative, physiologische
Gründe für eine grössere Leistungsfähigkeit des einen
oder andern Verzweigungstypus finden werden, muss
dahin gestellt bleiben.

Die Capparidaceen haben zum allergrössten Teil handförmig geteilte Blätter. Pax (in Engler-Prantl III, 2) glaubt auch die einfache, mit ihrem Stiel artikulierten Blätter als solche auffassen zu müssen. Tatsächlich gibt es Uebergänge. Thylacium panduriforme Juss. z.B. hat 3-zählige und einfache, gegliederte Blätter am gleichen Individuum. Gefiederte Blätter gibt es nicht. Ich glaube, dass die Blattform aus dem gefiederten Typus entstanden ist durch eine ähnliche Verkürzung der Blattachse wie sie die Blütenstandsachse erfahren hat.

Capparis mit einfachen, fiedernervigen, bisweilen schwach herzförmigen Blättern besitzt axilläre Blüten. Bei anderen Gattungen ist aber die Achse der Traube typisch verkürzt und die Blüten sind endständig gehäuft, z.B. bei den Arten von Cadaba und Cleome. Bei Boscia octandra Hochst. und anderen Arten gruppieren sie sich sogar doldenförmig, während die Seitendolden länger gestielt sind als die Hauptdolde. Auch den Blütenstand

von Crataeva apetala Urb könnte man eine Dolde nennen. Die Aristolochiaceen, Cucurbitaceen, Vitaceen und viele andere Familien werden im Kapitel über die Lianen, einige weitere cymöse Familien, welche zum racemösem Typus überleiten, im folgenden Kapitel Erwähnung finden. Uebrigens sei auf das Register verwiesen.

V. Intermediäre und variabele Familien.

In dem vorigen Kapitel sind wir schon wiederholt (z.B. bei den Ranunculaceen, Elaeocarpaceen und Geraniaceen,) Familien begegnet, worin sich Uebergänge vom cymösen zum racemösen Typus finden liessen. Bei einigen Familien aber sind diese Uebergänge besonders häufig und deutlich.

An erster Stelle seien die Rosaceen besprochen. Hier treten alle Uebergänge zwischen handnervigen und fiedernervigen, handförmig- und fiederförmig geteilten Blättern neben cymösen und racemösen Inflorescenzen auf. Focke's Behauptung: (in Engler-Prantl, III, 3) "cymöse Blütenstände weit seltener und meist nur an Nebenachsen auftretend", trifft gewiss nicht zu. Bei Geum, Alchemilla und Potentilla ist es leicht, cymöse und dichasiale Inflorescenzen zu beobachten. Sehr deutlich ist in dieser Hinsicht die Gattung Rubus. In dieser Gattung wäre eine ganze Reihe von Uebergängen zusammenzustellen, wovon die Himbeere, Rubus Idaeus L. mit 3—7-zählig gefiederten Blättern und rispigen Blütenständen den racemösen Endpunkt bilden würde und die einheimischen Brombeere die übrigen Glieder ergäben.

Eine der am meisten cymösen Arten, Rubus odoratus L. ist in Fig. 31 auf Tafel IX, zusammen mit einer ausgesprochen racemösen Art, Spiraea (Sorbaria) sorbifolia L. wiedergegeben. Es erübrigt sich wohl, eine nähere Beschreibung der Verzweigungsverhältnisse zu geben. Aus dem Bilde von Rubus odoratus ist sofort ersichtlich, dass die ältesten, schon

verblühten Blüten die Achsen beschliessen, während sie von den Seitenzweigen übergipfelt werden.

Zur Unterfamilie der Rosoideae, wozu Rubus gehört, gehören auch die racemösen Adenostoma (Fig. 18 A in Engler-Prantl, III, 3), Chamaebatia (l.c. Fig. 18 E), Agrimonia, Sanguisorba, Hagenia (l.c. Fig. 21) und Acaena. Pomoideae und Prunoideae sind racemös; so auch die Spiraeoideae mit Ausnahme von der häufig angepflanzten Physocarpus (Spiraea) opulifolia Maxim, welche doldentraubige Inflorescenzen und 5-nervige, an Opulus erinnernde Blätter besitzt. Die Chrysobalanoideae leiten zu den ebenfalls racemösen Leguminosen über.

Die Papaveraceen, welche auf dem ersten Blick zum racemösen Typus zu gehören scheinen, zeigen aber bei genauerer Betrachtung oft cymöse Merkmale. Die Fumarioideae haben traubenförmige Blütenstände und zweibis mehrfach gefiederte Blätter. Man würde die Blattform aber besser, genau wie bei Aquilegia, Thalictrum und Clematis, unter den Ranunculaceen als zweibis mehrfach dreizählig bezeichnen können. An den Bracteen von Corydalis, welche nicht so tief eingeschnitten sind, ist die Handnervigkeit übrigens deutlicher. Auch die Trauben sind öfters mit einer Endblüte versehen, wie bei Adlumia, Corydalis sempervirens und Dicentra-arten nach Prantl und Kündig in Engler-Prantl III, 2. In der Gattung Fumaria stehen sie, durch Uebergipfelung des Seitenastes, dem Blatte gegenüber.

Eschscholtzia bildet Wickel und Dichasien und die Blätter sind meist regelmässig dreifach dreiteilig. (Man vergleiche Fig. 154, 12, S. 152 in Fedde's Monographie, Das Pflanzenreich 1909), während die sieben Gattungen der Chelidonieae Blätter haben, welche zwischen Malva-silvestrisund Chelidonium-blätter variieren. Uebrigens sind sogar bei Chelidonium die ersten Blätter der Keimpflanzen vollkommen handnervig. Die Ontogenie zeigt hier eine Art Wieder-

holung der Phylogenie. Auch die Blütenstände zeigen bei den Chelidonieae alle Uebergangsstufen zwischen den Dolden von Chelidonium und Stylophorum — Velenovsky nennt es begrenzte Trauben. Fedde giebt in Fig. 26 B, S. 213, l.c. eine etwas mehr als gewöhnlich traubenförmige Dolde wieder — und den grossen Rispen von Macleya und Bocconia. Fedde bezeichnet den Blütenstand von Eomecon chionantha Hance (Bot. Mag. T. 6871) z.B. als racemös; die Seitenzweige uebergipfeln aber die Hauptachse, welche in eine Blüte endet.

Ueber die racemösen Inflorescenzen dieser Gruppe bemerkt Fedde: (l.c.S. 21) "Wenn Prantl und Kündig bei Bocconia und Pteridophyllum von zusammengesezten Trauben sprechen, so dürfte das doch wohl nicht ganz genau ausgedrückt sein; an den Enden der Seitenzweige des Hauptblütenstandes finden sich eigentlich immer Endblüten und wenn die kleinen Teilblütenstände auch meist den Eindruck von einfacher Traube machen, so entdeckt man doch oft Anordnungen der Blüten, die auf eine cymöse Sprossverkettung hinweisen." Bei den Papavereae trifft man bei Roemeria dreizählige Blätter und blattgegenständige Blüten an: bei Cathcartia villosa Hook. (Bot. Mag. T. 4596) handnervige Blätter mit Uebergängen bei den verwandten Arten zum fiedernervigen Typus und einzeln oder in "traubenförmigen, wenigblütigen Cymen" stehenden Blüten und bei Meconopsis und Papaver ist fast Alles möglich. Von Meconopsis heisst es in Fedde "Flores solitarii vel in cymas racemosas aut rarius paniculatas. rarissime umbelliformes dispositi." Die beiden Endpunkte der von der Gattung Papaver gebildeten Reihen sind einerseits P. pyrenaicum Kerner (Fedde, Fig. 42, A-F.) mit langgestielten, einzelnstehenden Blüten und Blättern, woran man die ursprüngliche Dreizähligkeit noch wieder erkennen kann und andererseits P. spicatum Boiss et Bal. (Fig. 39 A) und P. strictum Boiss et Bal. (Fig. 39 K) mit ungestielten, in langen Aehren stehenden Blüten und langen, schmalen nur seicht gekerbten Blättern.

Endlich gehören zu den Hypecoideae zwei verschiedene Typen: Pteridophyllum hat Blechnum-Spicant-artige Blätter und lange meist unverzweigte Aehren (Man vergleiche aber das oben zu Bocconia Zitierte) und Hypecoum mit teilweise opponierten Blättern hat zweifach fiederteilige, und dichasiale Blütenstände.

Die Platystemoneae mit ihren 3—5-nervigen, opponierten Blättern und einzeln achselständig stehenden Blüten, geben zum Vergleich keine Anhaltspunkte.

Wie die Ranunculaceen sind auch die Berberidaceen ursprünglich cymös. Podophyllum hat handförmige, schildförmige oder dreizählige Blätter und einzeln oder in Trugdolden stehende Blüten. (Hook. Icones. Pl. 1996: "cymis umbelliformibus saepius 3—8 (12) floribus sessilibus"; Bot Mag. T. 7098). Jeffersonia hat zweiteilige und einzeln stehende Blüten. Diphylleia cymosa Michx (Britton and Brown, Flora North. Stat. Fig. 1959) besitzt gleichen Blättypus und Trugdolden. Die übrigen fünf Gattungen gehören dem dreizähligen Typus an oder sind gefiedert und haben einfache oder zusammengesetzte Trauben. Epimedium und Leontice stehen auf derselben Stufe wie Corydalis und Dicentra bei den Papaveraceen und Aquilegia und Thalictrum unter den Ranunculaceen.

Die Hernandiaceae sind nahe mit den Lauraceen verwandt; letztere sind aber entschieden racemös und fiedernervig, die Hernandiaceae zeigen Uebergänge. Hernandia peltata Meissn. (Engler-Prantl III, 2, Fig. 79 A und B. Wight, Icones T. 1855) zeigt Blütenstände, deren unteren Aeste länger sind als die höherstehenden und schildförmigen Blätter. H. sonora L. ist dreinervig wie Sassafras und gewisse Cinnamomum-arten unter den Lauraceen. Sparattanthelium Botocudorum Mart. hat triplinerve Blätter und eigenartige, scheinbar dichotome Blütenstände. Illigera

ist dagegen racemös, während die Blätter einfach und fiedernervig, dreizählig- oder fünfzählig zusammengesetzt sein können. (Fig. 30). Eine weitere Eigentümlichkeit der Illigera-blätter ist, dass die Blättchen die Nervatur des Sparattanthelium- oder Cinnamomum-Blattes wiederholen. Es würde mich zuweit führen, wenn ich diese Wieder-

holungstendenz des zusammengesetzten Blattes verfolgen würde. wovon sich in vielen anderen Familien zahlreiche Beispiele sammeln liessen. Doch kann ich mich nicht enthalten hier zu bemerken. dass man auch die Bildung der Stipellen zu dieser Gruppe von Erscheinungen rechnen haben wird. Es sind das Wiederholungen der Stipulae des ganzen Blattes an der Basis der Teilblättchen, welche namentlich bei vielen

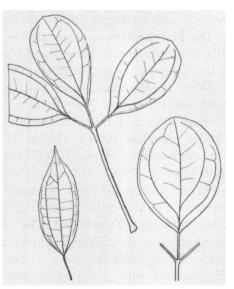


Fig. 30. Hernandiaceae. Oben und rechts: Illigera pentaphylla Welw.; links: Sparattanthelium Botocudorum Mart. (Orig.)

Leguminosen, aber auch bei fünf oder sechs anderen Familien auftreten können.

Auch viele Rutaceae haben im Blütenstande und in der Blattform cymöse "Einschläge". Ganz und gar cymös ist vielleicht nur Raputia magnifica Engl. (Flora Bras. XII, p. II, S. 102, Tab. XX) mit ihren 7-zähligen Blättern und traubenartigen, sympodialen Blütenwickeln. Deutlich racemös sind Dictamnus und Pilocarpus. Die Blütenstände

enden fast immer in Cymen, die Blätter sind bald überall dreizählig oder gefiedert. Eine planmässige Bearbeitung und Vergleichung der Verhältnisse wird hier aber dadurch erschwert, dass man bei dreizähligen Blättern nicht sagen kann, ob sie zum gefiederten oder zum handförmigen Typus zu rechnen sind. Ueberdies stehen sie oft opponiert, wodurch sowohl der Blütenstand als die Blattform abgeändert werden kann, wie wir später sehen werden.

VI. Die racemösen Familien.

Als racemös sind zu betrachten die Myricaceae, Casuarinaceae, Julianiaceae, Juglandaceae, Proteaceae, Chenopodiaceae, Amarantaceae, Anonaceae, Myristicaceae, Lauraceae Nepenthaceae, Cruciferae, Resedaceae, Moringaceae, Tamaricaceae, Turneraceae, Ochnaceae, Marcgraviaceae, Theaceae, Dipterocarpaceae, Pittosporaceae, Connaraceae, Leguminosae, Thymelaeaceae, Elaeagnaceae, Lecythidaceae, Oenotheraceae, Erythroxylaceae, Aquifoliaceae, Polygalaceae, Balsaminaceae, Ericaceae, Epacridaceae, Myrsinaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Symplocaceae, Scrophulariaceae, ein Teil der Phytolaccaceae, Nyctaginaceae und Lythraceae, sowie die Simarubaceae, Burseraceae, Meliaceae, Anacardiaceae, Sapindaceae, Sabiaceae und Melianthaceae.

Die sieben letztgenannten Familien sind durch ihre meist fiederförmig zusammengesetzten Blätter wohl die meist deutlichen. Ihre Blüten stehen auch meist in grösseren, mehr zusammengesetzten Rispen als bei den übrigen Familien, was wieder einen Nachweis für die Uebereinstimmung in den Verzweigungsverhältnissen von Blatt und Stengelachse führt.

Die Familien mit opponierten Blättern, wie die Loranthaceae, Aizoaceae, Caryophyllaceae, Calycanthaceae, Monimiaceae, Frankeniaceae, Guttiferae, Cunoniaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Sonneratiaceae, Rhizophoraceae, Combretaceae, Malpighiaceae, Zygophyllaceae, Vochysiaceae, Aceraceae, Hippocastanaceae, Salvadoraceae, Staphyleaceae, Hippocrateaceae, sind fortgelassen worden, weil sie Komplikationen ergeben, welche in den folgenden Kapiteln besprochen werden sollen.

Aber auch von den Familien der Monochlamydeae mit Aehren oder Kätzchen, welche man gewöhnlich, wie im Engler-Prantl, Bd III, 1, am Anfang des Systems zusammenstellt, wird man in der obenstehenden Reihe einige vermisst haben. Man würde bei Allen fiedernervige oder gefiederte Blätter, wie bei den Myricaceae, Casuarinaceae, Julianiaceae und Iuglandaceae, erwarten. Doch haben die Piperaceae z.B. handnervige, meistens auch herzförmige Blätter. Eine Anwandlung teleologischer Anschauungsweise, dies als eine Anpassungserscheinung des Kletterns zu erklären. wird man sofort zu unterdrücken haben, nicht nur, weil eine Nützlichkeit von handförmiger Nervatur für die Lebensweise der Lianen sehr problematisch ist und ein Nutzen ohnehin die Entstehung nicht erklären würde, aber schon deshalb allein, weil die meisten Piperaceae durchaus nicht klettern, ebenso wenig wie die nahe verwandten Saururaceae. welche auch handnervige Blätter besitzen.

Die Lösung der Rätsels finden wir, wenn wir nicht nur die allerletzte Verzweigung des Stengels sondern auch die früheren betrachten. Wir sehen dann, dass diese in den meisten Fällen sympodial, d.h. cymös ist. In der Familien-diagnose in Engler-Prantl, 1.c.S. 3, wird angegeben: "Aehren, welche durch den in der Achsel des letzten Laubblattes entstehenden Fortsetzungsspross beiseite gedrängt werden, seltener in achselständigen aus Aehren zusammengesetzten Trauben oder Dolden." Jede Figur einer Piper-art zeigt, dass die Aehren scheinbar blattgegenständig stehen. (Engler-Prantl, Fig. 7, 8, und 9). Bei Peperomia liegt die Sache ähnlich wie bei Piper; so auch bei Chavica und Nematanthera. Symbryon, Macropiper

und Heckeria haben die Aehren fast immer doldenförmig gehäuft, nur Zippelia und Verhuellia, zusammen mit drei Arten, haben einzeln achselständig stehende Aehren. Auch die Saururaceae haben, mit Ausnahme von Anemiopsis californica Hook et Arn, blattgegenständige Aehren. (Engler-Prantl, l.c. Fig. 3; Hook. Icon. T. 1873).

Merkwürdigerweise verhalten sich die Chloranthaceae, drei Gattungen, etwa 40 Arten umfassend, ganz anders. Die Blätter sind an der Basis verschmälert, fiedernervig, meist lanzettlich und stehen opponiert. Die Aehren, Trugdolden oder Köpfchen stehen axillär oder endständig. Vielleicht sind sie nicht so nahe mit den Piperaceen verwandt, wie Engler, l.c.S. 12 vermutet.

Wieder anders ist es mit den Betulaceae und Fagaceae, wo die Kätzchen nicht einfach racemös, sondern meistens aus 3-7-blütigen Dichasien zusammengesetzt sind. Wenn das Spuren einer cymösen Verzweigung vorstellen sollen, hat man auch in der Blattform hin und wieder Handnervigkeit zu erwarten. Dem ist nun bei den Betulaceen tatsächlich so. In dieser Familie ist es, mit Ausnahme der Gattungen Alnus und Betula, sogar schwer, Blätter zu finden, welche an der Basis verschmälert sind. Man betrachte die Abbildungen in H. Winklers Monographie (Pflanzenreich 1904) Fig. 8, 13, 14, 16, 18, 22 und 26. Namen wie Carpinus cordata Bl., Betula ulmifolia S. et Z., und Alnus cordata Desf. sprechen übrigens schon für sich.

Bei den Fagaceae sind diese Formen nicht so zahlreich. Bei Nothofagus und Castanea fand ich sie nicht. Wohl aber bei vielen Quercus-arten, z.B. Q. pulchella H.B.K. (T. 88), Q. mexicana H.B.K. (T. 82) und Q. cordata Mart.et Gal. Von Fagus ferruginea Ait und F. Sieboldii Endl. fand ich in De Candolle's Prodromus, Vol XVI, 2, angegeben: "basi obtusa vel subcordata". So auch bei Pasania Kunstleri Gamble.

Ob wir auch die bei mehreren Populus- und einigen

Salix-arten (z.B.S. cordata Mühl, S. pyrifolia Ands und S. pyrolaefolia Ledeb.) auftretenden Blätter mit herzförmiger Basis als Ueberreste einer cymösen Verzweigung bei den Ahnen auffassen müssen, kann ich nicht entscheiden.

VII. Die dichasialen Inflorescenzen.

Nahezu überall, wo man opponierte Blätter findet, treten Umänderungen im Blütenstand auf, welche nicht darauf beschränkt bleiben, dass auch die Seitenäste paarweise einander gegenüber zu stehen bekommen, sondern aus einer mehr oder weniger starken Verkürzung der relativen Hauptachsen bestehen.

Findet dies an allen Aesten in gleicher Weise statt, dann wird eine Rispe in eine schimförmige Rispe umgeändert, wie man das z.B. bei Sambucus, Valeriana, vielen Asclepiadaceen und Rubiaceen beobachten kann. Ist die Verkürzung noch stärker, dann kann die Hauptachse abortieren oder in einer Blüte enden, wodurch wir ein, namentlich für die Caryophyllaceen typisches, Dichasium bekommen. Die zwei Seitenachsen übergipfeln die Hauptachse um wieder von den Achsen nächsthöherer Ordnung übergipfelt zu werden.

Der causale Zusammenhang zwischen der Blattstellung und der Achsenverkürzung entgeht uns zur Zeit völlig. Hofmeister bemerkt bei der Besprechung der Dichasien (die er "unächte Dichotomien" nennt) in seinem Buche "Allgemeine Morphologie der Gewächse", S. 434: (1868):

"Die nächste Ursache des Erlöschens der Entwicklungsfähigkeit des Endes der relativen Hauptachse ist in diesen Fällen unächter Gabelung von rein vegetativen Achsen nicht bekannt (die nahe liegende Annahme, dass die stärkere Entwickelung der lateralen Achsen der Endigung der Hauptachse die Nahrungszufuhr entziehe, würde die Erscheinung nur umschreiben, nicht erklären). In sehr

vielen andern Fällen ist es die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen oder von Sprossen, welche Fortpflanzungsorgane hervorbringen, an den Enden der Hauptachsen, welche das Auftreten von unächten Dichotomieen,
und von cymösen Auszweigungssystemen im Allgemeinen
einleitet: die Entwickelungsfähigkeit der Hauptachsenenden
wird erschöpft durch die Bildung von Fruktifikationen,
während unterhalb der Fruktifikationsorgane angelegte
Seitensprosse der nämlichen Achse entwickelungsfähig
bleiben."

Aber auch dies ist keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung.

In vielen Fällen wächst nur eine der Seitenachsen weiter, während die andere verkümmert. Es entstehen dann dichasiale Wickel (Cicinni) oder Schraubel (Bostryces). Wickel findet man z.B. bei Silene dichotoma L., Silene gallica L. und den späteren Verzweigungen des Blütenstandes von Scrophularia. Ein schönes Beispiel fand ich bei einer Loganiacee, Spigelia, deren Blüten anscheinend in Aehren, in Wirklichkeit aber in sympodialen Wickeln stehen. (Flora Bras. VI, p. 2, T. 68, 69 und 70).

Bei Hypericum perforatum stellt jeder Zweig des Blütenstandes eine Schraubel dar, da der linke Zweig jeweils abortiert und nur der rechte weiterwächst oder umgekehrt.

Viele Nyctaginaceae sind in der Verzweigung den Caryophyllaceen sehr ähnlich.

Bei gewissen Strychnos-arten (Loganiaceae), wie bei S. Grayi Griseb. (Fig. 33) und S. rubiginosa A.DC. und S. Poeppigii Prog. (Flor. Bras. l.c. T. 77 und 80) endet die Hauptachse in einem Dorn.

Bei den Loranthaceen stehen die Blüten in Aehren, die die Hauptachsen beschliessen. So ist es auch mit den Rispen von Nerium Oleander L.

Bei den Valerianaceae hat man mancherlei Blütenstände, welche alle von racemösen Blütenständen durch verschiedene Grade der Achsenverkürzung abzuleiten sind. Valeriana bildet Schirmrispen. Plectritis (Engler-Prantl IV, 4, Fig. 62a) "köpfchen-ähnliche Trugdolden". Dichasien kann man überall antreffen; bei Centranthus gehen sie in Doppelwickel über (Engler-Prantl, 1.c. Fig. 59 g). Bei Valerianella abortiert die relative Hauptachse oft völlig, wodurch Pseudodichotomien entstehen. Auch die Fig. 62 d, S. 177, 1.c. von Fedia Cornucopiae DC zeigt dies.

Die Dipsacaceen gehen noch einen Schritt weiter: die meisten Arten besitzen dichasiale Köpfchen. Nur Triploste-

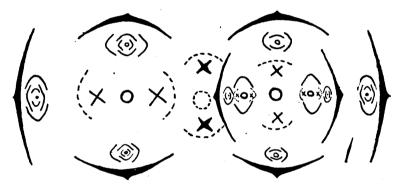


Fig. 32. Diagramm der Verzweigung von Calceolaria chelidonioides H.B.K. Erklärung im Text. (Orig.)

gia ist dichasial, bisweilen mit Verkümmerung des Mitteltriebes. Die Köpfchen sind oft wieder in Dichasien geordnet, wie z.B. Scabiosa prolifera L., Succisa inflexa Beck. und viele andere Arten deutlich zeigen. Das Abortieren der Hauptachse, wie bei Valerianella, Triplostegia und Strychnos, tritt auch bei einer Apocynacee, Arduina bispinosa L. auf. Die beiden oberen Seitenzweige bilden sich zu Dornen um, welche dann dem Anschein nach am Ende des Zweiges stehen. (Velenovsky S. 649, Fig. 406; Engler-Prantl IV, 2, Fig. 49 D.).

Etwas derartiges zeigen auch gewisse Calceolaria-arten

(Scrophulariaceae). Fig. 32 gibt ein Diagramm eines Blütenzweiges von Calceolaria chelidonioides H.B.K. wieder, wo, wie oft in dieser Gattung, die Hauptachse verkümmert ist. In den Achseln der oberen, ebenfalls verkümmerten Blätter werden zwei Blüten gebildet. Die Verzweigung wird von den Achselsprossen der zwei nächstniederen Blätter fortgesetzt, welche nach einem oder zwei Blattpaaren wieder in zwei Blüten enden. Oft treten noch kleine seriale Beisprosse auf. Die Blüten sind in der Figur mit Kreuzchen angegeben.

Die Scrophulariaceae sind im Allgemeinen racemos, nur wo opponierte Blätter sich finden, kann man Dichasien antreffen. (z.B. Scrophularia).

Die dichasialen Blütenstände der Melastomataceae und Labiatae brauche ich nicht zu erwähnen, da jedermann sie sich leicht in Erinnerung rufen kann. Nicht viel anders aber ist es bei vielen Familien, wie bei den Aizoaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Caprifoliaceae, Columelliaceae, Elatinaceae, Frankeniaceae, Gentianaceae, Rubiaceae und Valerianaceae.

Bei den Lythraceae, Scrophulariaceae, Rhizophoraceae und sehr vielen anderen Familien kommen nur die Gattungen mit opponierten Blättern in Betracht. Bei der letztgenannten Familie wird man z.B. in der Gruppe der Anisophylloideae, welche vom übrigen Teil der Familie durch die zerstreute Blattstellung abweicht, vergebens nach dichasialen Blütenständen suchen. Das Gleiche könnte gesagt werden von den Menyanthoideae unter den Gentianaceae und den Verbenaceen-gattungen Taligalea, Dipyrena und Physopsis, wo immer zerstreute Blätter und Trauben oder Aehren auftreten.

Die Caryocaraceae zeigen dreizählige Blätter und endständige racemöse Blütenstände. "Einfach traubig, bei Anthodiscus stark verlängert, bei Caryocar dagegen manchmal beinahe eine Scheindolde bildend", sagt Szyszylowicz in Engler-Prantl III 6, S. 154. Dass sich bei Caryocar die Traube verkürzt und nahezu zur Scheindolde wird, ist auch hier die Folge der Blattstellung, welche bei Caryocar opponiert, bei den übrigen Gattungen zerstreut ist. Die dreizähligen Blätter müssen wir in diesem Falle als gefiedert bezeichnen, wie sich auch aus der nahen Verwandtschaft mit fiedernervigen Familien, wie Theaceae, Marcgraviaceae und Guttiferen ergibt.

Nicht immer verkürzt sich die Hauptachse so stark als in den meisten oben zitierten Fällen. Die erste Verzweigung des Buddleia-blütenstandes ist z.B. racemös, die folgenden sind dichasial. Syringa und Ligustrum dagegen sind ganz und gar racemös geblieben.

Auch bei den Compositen finden wir oft opponierte Blätter und Dichasium-bildung z.B. bei den einheimischen Eupatorium cannabinum L., Galinsoga parviflora Cav. und den Bidens-arten. Der Bidens-fall findet in Velenovsky auf Seite 569 Erwähnung: "Hier muss ich von einer eigentümlichen gegenständigen Blattstellung Erwähnung tun, über welche ich in der phyllotaktischen Literatur nirgends eine Bemerkung gefunden habe. Es befinden sich nämlich bei einigen Arten der Gattung Bidens (Fig. 366) die unteren Stengelb. in einer gegenständigen und decussierten Stellung. Ihnen folgen Blätter nach, aus deren Achseln Dichasialzweige hervortreten. Diese Blätter, sowie die weiteren Blätter im Dichasium sind aber im Hinblicke auf die Achse nicht gegenständig, sondern von dieser Stellung um den Winkel a weggeneigt. Dies kommt auch bei einigen anderen Gattungen in der Gruppe der Heliantheen vor. Dasselbe finden wir in dem Blütenstande der Art Cardiospermum Halicacabum. Man kann eine solche Stellung noch nicht als dorsiventral ansehen, denn die Hauptachse, an der die Blätter stehen, erfährt keine Veränderung und die Zweige treten gleichmässig so auseinander, dass sie von einander und von der vertikalen

Achse gleich weit abstehen." Die gleiche "eigentümliche gegenständige" Blattstellung besitzen aber auch oft die Blütenstände von Ranunculus und Potentilla. Reine Dichasien sind es hier nicht, denn sie sind aus cymösen Verzweigungen entstanden und gehen auch oft wieder darin über. So wird die Sache auch wohl bei den Compositen liegen, welche viele cymöse Einschläge besitzen, wie ebenfalls die Campanulaceae. Das Köpfchen der Compositen und Campanulaceae würde man vielleicht als cymös bezeichnen können im Gegensatz zu den Dipsacaceen-, Valerianaceen- und Rubiaceen-köpfchen, die man im gewissen Sinne dichasial nennen könnte.

VIII. Die opponierten Blätter.

Eine weitere merkwürdige Begleiterscheinung der opponierten Blattstellung ist die Abänderung, welche die Blattform dadurch oft erfährt. Die Blattspindel verkürzt sich mehr oder weniger. Wenn die Verkürzung nur eine geringe ist, entsteht ein Blatt mit herzförmiger Basis, ist sie eine grössere, dann bekommt man handnervige oder handförmig zusammengesetzte Blätter.

Das bekannteste Beispiel bietet die Rosskastanie. Die Hippocastanaceae werden von den älteren Systematikern zu den Sapindaceen gerechnet, womit sie jedenfalls sehr nahe verwandt sind. Sie unterscheiden sich aber durch zwei auffallende Merkmale: die opponierten Blätter und ihre Handförmigkeit. Bei den Sapindaceae sind die Blätter nämlich immer zerstreut und, nur mit Ausnahme einiger Allophyllus-Arten (A. dimorphus Radl., A. quinatus Radl.), gefiedert oder gedreit. Die Handförmigkeit müssen wir als die Folge der Blattstellung betrachten.

Auch die Blattform der ebenfalls mit den Sapindaceae verwandten Aceraceen, lässt sich in dieser Weise erklären. Ein weiteres Beispiel liefern die Trochodendraceae. Wenn man die Familie mit Engler-Prantl so begrenzt, dass sie auch Eucommia umfasst, so besteht sie aus vier Gattungen, wovon drei, nämlich Euptelea (Fig. 47), Trochodendron (Fig. 49) und Eucommia (Fig. 48) abwechselnde und fiedernervige, die vierte Gattung aber, Cercidiphyllum (Fig. 50) gegenständige handnervige Blätter hat.

Auch bei den Polemoniaceen, in der Gattung Gilia, finden wir etwas derartiges. A. Brand beschreibt die Blattformen der Familie in der Monographie ("Das Pflanzenreich", 1907) folgendermassen:

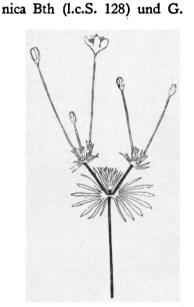
"Die ungeteilten Blätter sind sitzend oder kurz gestielt. die fiederteiligen und gefiederten (Polemonium) haben oft lange Blattstiele. Die Gestalt der Blätter ist auszerordentlich mannigfaltig. Cantua, Phlox, Loeselia und die meisten Collomia-Arten haben ungeteilte Blätter, sie sind meistens schmal linealisch, seltener lanzettlich oder eiförmig; bei Phlox kommen nur ganzrandige Blätter vor. bei Collomia und Cantua daneben auch gezähnte oder gelappte: Cantua quercifolia lässt aus ihrem Namen die von allen anderen Polemoniaceen-Arten abweichende Blattgestalt erkennen. Bei Loeselia finden wir an den mittelamerikanischen Arten gesägte Blätter, nur an den wenigen pacifischen ganzrandige. In der vielgestaltigen Gattung Gilia giebt es zwar auch ungeteilte, ganzrandige Blätter, doch ist dies die Ausnahme: in der Regel sind sie tief handförmig geteilt oder fiederspaltig, fast stets mit schmalen linealischen Zipfeln. Einige Arten haben 2-3-fach geteilte Blätter...."

Einige Zeilen früher bemerkt er: "seltener (nur bei Gilia) kommt es vor, dasz alle Blätter gegenständig sind". Untersuchen wir die Gattung Gilia, welche mehr als 100 Arten umfasst, um zu sehen welche Arten sich derartig vom übrigen Teil der Familie unterscheiden, dass sie entweder gegenständige oder handförmige Blätter besitzen, dann stellt es sich heraus, dass es 66 Arten gibt mit zer-

streuten fiedernervigen Blättern, wie G. latifolia Watson und G. pinnatifida Nutt in Fig. 22 und 25 l.c. (Fig. 51), mehr als 30 mit gegenständigen handnervigen Blättern, wie G. micrantha Steud. (Fig. 52; Engler-Prantl IV, 3a, Fig. 21 G, S. 47) und vielleicht 3 mit zerstreuten,

Fig. 51. Gilia latifolia Watson, links und G. pinnatifida Nutt. rechts. (Nach Brand).

Parryae Gray (l.c.S. 145, Fig. 31). Es würde sich empfehlen diese drei Arten einmal genauer zu prüfen. Bei den Arten mit gegen-



aber dennoch handnervigen Blättern, nämlich G. pungens Bth. (l.c. S. 126), G. califor-

Fig. 52. Gilia micrantha Steud. (Nach Engler-Prantl).

ständigen Blättern bilden sich immer Dichasien; bisweilen ähneln sie in der Tracht den Caryophyllaceen, wie z.B.G. Harknessii. (l.c. Fig. 29 A).

In gleicher Weise entstandene herzförmige Blätter findet man bei sehr vielen Labiaten, z.B. Lamium, Verbenaceen, z.B. Priva bahiensis DC. (Flor. Bras. IX, T. 50)

und Lantana mixta L. (1.c.T. 42). Bei Vitex pubescens Vahl (Fig. 34) und vielen anderen Vitex-, Rapinea- und Varensevillea-arten sind handförmig zusammengesetzte Blätter vorhanden.

Man vergleiche weiter die Acanthaceae, z.B. viele Thunbergia-arten, die Apocynaceae, z.B. Lasequea Hookeri Müll. Arg., Rhabdadenia, Zygodia, Echites peltata Vell., Stipecoma peltigera Müll. Arg., die Asclepiadaceae, z.B. Cynanchum-arten; die Caprifoliaceae, z.B. Lonicera iberica Bieb. und L. similis Hemsl, viele Viburnum-Arten, wie V. Opulus L. (Fig. 38) die Valerianaceae Valeriana und Patrinia (Seybold S. 118), die Rubiaceae, z.B. Rubia Munjista Roxb. (Fig. 41) und R. cordifolia L., Declieuxia rhexioides Mart. (Flor. Bras. VI, 5, T. 64), Perama dichotoma (l.c.T. 86), Geophila-, Oldenlandia- und Manettiaarten; die Oleaceae Syringa oblata Lindl. (Fig. 36) und andere Arten, die Bignoniaceae Catalpa Kaempferi S. et Z. (Fig. 46), Arrabidaea celastroides Bur. (Fig. 44), A. cordifolia Klotzsch, u.s.w. und die handförmig geteilten von Sparattosperma, Godmania, Tecoma, Couralia, Zeyhera und Cybistax, die Pedaliaceae Rogersia, Holutia saccata Oliv. und Harpagophyton, die Oenotheraceae Circaea und Fuchsia procumbens A. Cunn., die Eucryphiacee Eucryphia cordifolia Cav., die Caryophyllacee Stellaria nemorum L., die Scrophulariaceae Pawlownia tomentosa K. Koch. (Fig. 40) und Scrophularia vernalis L. (Fig. 37). die Gesneraceae Gesnera cardinalis Lehm und Cyrtandra peltata Tack.

Hansgirg (S. 69) erwähnt herzförmige Blätter auch noch für die Elatinaceae Elatine und Bergia.

Bei den Loganiaceae finden wir bei vielen Strychnosund Spigelia-arten 3-5-nervige Blätter, die auch wohl zum handnervigen Typus zu rechnen wären.

Die Handnervigkeit der Melastomataceae gehört gewiss auch in diese Kategorie. Es gibt in dieser Familie übrigens auch nicht selten herzförmige Blätter, wie die Fig. 39 das von Tibouchina Mosenii Cogn. wiedergibt und die Tafel 42, 44, 45, 47, 51, 53, 75, 76, 77, 78, 79 und 91 in der Flora Brasiliensis IV, 3 sowie die Tafel 3, 15, 19, 21, 29, 31, 36, 49, 50, 51, 60, 84, 88 und 91 aus Vol. IV, 4 von vielen anderen Gattungen. Die Vielnervigkeit der Loranthaceenblätter sei hier auch erwähnt, sowie die Dreinervigkeit der Blätter von Myxopyrum nervosum Blume (Oleaceae).

Bei den Cunoniaceae hat man neben vielen 3-zähligen Blättern auch einige Arten, wie Geissois und Belangera tomentosa Camb. (Seybold, l.c. 80) mit handförmig zusammengesetzten.

Unter den Monimiaceae scheinen gewisse Siparumaarten schwach herzförmig an der Basis zu sein. Uebrigens habe ich bei ihnen, wie bei den Guttiferae, Myrtaceae, und Dipsacaceae unter den grösseren Familien mit gegenständigen Blättern keine Handnervigkeit auffinden können. (Nur die Leptospermum-arten unter den Myrtaceae sind oft 3-5-nervig). Dazu gesellen sich noch eine Anzahl kleiner Familien, wo man sie später bei einer monographischen Bearbeitung noch erwarten dürfte, nämlich bei den Adoxaceae, Brunelliaceae, Chloranthaceae, Coriariaceae, Calycanthaceae, Garryaceae, Geissolomataceae, Gomortegaceae, Grubbiaceae, Myrothamnaceae, Oliniaceae, Quiinaceae, Salvadoraceae, Sonneratiaceae, Staphyleaceae.

Auch die Handnervigkeit von Kotylen und Blumenblättern würde sich hier unterbringen lassen. Man vergleiche hierüber auch das in Kapitel XII gesagte.

IX. Weitere Komplikationen.

Die grössten Schwierigkeiten werden wir natürlich dort begegnen, wo wir mit Typen oder kleineren Gruppen zu tun haben, welche isoliert im System stehen.

Beispielsweise werde ich jetzt Bixa und Platanus besprechen.

Die einzige Vertreterin der Bixaceae, Bixa Orellana L. scheint arg über die Stränge zu hauen. Die herzförmigen Blätter stehen zerstreut am Stengel, der Blütenstand ist rispig. Bei näherem Zusehen aber sind die Seitenachsen des Blütenstandes begrenzt. Warburg (Flor. Bras. XIII, 1. S. 434) spricht von einer "panicula thyrsoidea" und wenn man die Verwandtschaft mit den Malvales, welche man nicht bezweifeln darf, im Auge behält, erklärt sich dies leicht als ein Rest der cymösen Verzweigung, genau so wie wir das oben für Sterculia und Theobroma gesehen haben. Das Gleiche kann man von zwei weiteren oligotypischen Familien aus der Nähe der Sterculiaceae sagen. von den Triplochitonaceen und den Cochlospermaceen. In der letzten Familie zeigt Sphaerosepalum in den Seitenästen des Blütenstandes noch eine deutlich cymöse Verzweigung, die übrigen Gattungen verhalten sich ungefähr wie Bixa.

Noch schlimmer steht es mit Platanus, der eine ausgesprochen handnervige Nervatur und racemöse Inflorescenzen besitzt. Prantl bezeichnet die Blätter (1883, S. 287) sogar — aber nur aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen - als cymös. Wenn man aber die zwölf ersten Blätter der Keimpflanze (Brouwer S. 13, Fig. 14, 16 und 18), die fossilen Arten der Gattung (Jankò, 1890), die fossilen Verwandten (Ward, 1888) oder die ersten Blätter der Jahrestriebe oder von Schösslingen (Jankò 1.c., Brouwer 1.c., Potonié 1912) betrachtet, bemerkt man sofort dass das Blatt fiedernervig ist. In diesem Jahre haben die Platanen so stark vom Frost gelitten, dass man an den neuausgelaufenen Trieben bis Mitte Juni nur Blätter fand, welche an der Basis fiederig angeordnete Nerven zeigten. Man kann diesen Fall als ein gutes Beispiel des Von-Baer-Haeckelschen phylogenetischen Grundgesetzes verwenden. Potonié (l.c.S. 22-24) bespricht es als ein Beispiel eines Regenerations-Atavismus mit folgenden Worten:

"Eine Anzahl Paläobotaniker sehen meines Erachtens mit triftigen Gründen die Crednerien der mittleren und oberen Kreideformation, Fig. 19, als die ältestbekannten Vorfahren der heutigen Platanen an, wie besonders Fridolin Krasser (Beiträge zur Kenntnis der fossilen Kreideflora von Kunstadt in Mähren, Wien und Leipzig 1896, S. 137 ff.), der die Credneria-Reste sogar direkt als Platanus

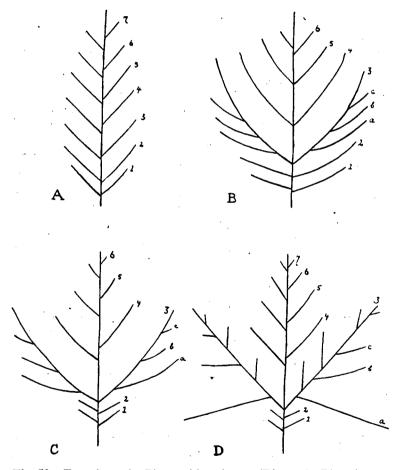


Fig. 53. Entstehung der Platanenblattaderung (D) aus der Blattaderung von Credneria (B). Erklärung im Text. (Nach Potonié).

bezeichnet. Er sagt "Nach den bisher erlangten Kenntnissen über die Form- und Nervationsverhältnisse der Crednerien kann es kaum mehr zweifelhaft sein dasz — von einigen gar zu fragmentarischen Resten abgesehen — alle den Typus des Platanenlaubes besitzen. Da nun sowohl aus der grönländischen wie aus der böhmischen Kreide auch unverkennbare Fruchtreste vorliegen, so erscheint die Bezeichnung der Crednerien als Platanus vollkommen gerechtfertigt". In der Anmerkung fügt er hinzu: "Auch die kragenförmigen Neben-

blätter der fossilen Platanen sind bekannt; ich kann wenigstens den Menisper mites dentatus Heer von Igdlokunguar für nichts anderes halten". Schon Saporta hat in 1865 als Vergleichsobjekte für die Crednerien u.a. auf

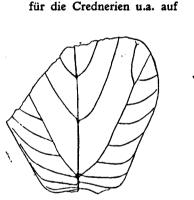


Fig. 54. Credneria. (Nach Schenk).

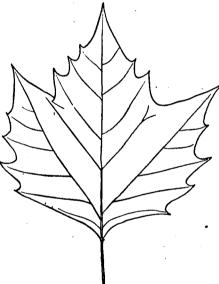


Fig. 55. Platanenblatt eines Regenerationstriebes. (Orig.)

Platanus hingewiesen, und Lesquereux hat die Anschauung dasz Credneria und Platanus generisch zusammenfallen, dann schon sehr überzeugend zu begründen versucht.

Nun sieht im ersten Augenblick die Blattaderung von Credneria, Fig. 19, recht verschieden von derjenigen von Platanus aus (Fig. 20). Allein z.B. schnell aufwachsende Stockausschläge von Platanus entwickeln Blätter, die in Form und Aderung zwischen Credneria-Laubblätter und den üblichen Laubblättern von Platanus stehen (Fig. 20, oben). Ich bemerke dasz die Blätter Fig. 20 von einem und

demselben Baum entnommen sind. Dieser Fall bestätigt wieder, dasz auszergewöhnlich schnell aufwachsende Organe, wie eben die Blätter von Schöszlingen, gern in ihrer Ausgestaltung von den in langsamerem Zeittempo sich entwickelnden Organen abweichen und zwar nach der Richtung hin, dasz die ersteren dann an Verhältnisse bei den Vorfahren erinnern. Wir können uns sicherlich nicht verhehlen, dasz bei der Betrachtung der Formenreihe, welche durch unsere Figuren gegeben ist, die Zugehörigkeit der Credneria-Blätter zu dem Typus der Platanusblätter sich sehr leicht ergibt.

Wir sehen, dasz die Aderung bei allen drei Formen sich gemeinschaftlich als ein durchweg fiederige beschreiben läszt. Gehen wir daher von der üblichen Ausbildung der Fiederaderung einfacheiförmiger Blätter aus, auf die man, die Formen Fig. 21 A. B. C. D. rückwärts verfolgend (also D. C. B. A), als den postulierten Urtypus des Platanen-Spreitentypus, ohne weiteres gelangt (Fig. 19), so erklärt sich die Entstehung des Credneria-Blatttypus in der einfachsten Weise durch die Annahme, dasz sich im Verlaufe der Generationen zwei mehr oder minder gegenständige Fiederadern 1. Ordnung. rechts und links von der Hauptader, in Fig. 21 A z.B. die dritte Seitenader auf jeder Seite der ersteren, stärker und länger entwickelt haben, als die übrigen gleichwertigen Adern, so dasz die Figur 21 C zustande kommt; die Bevorzugung eines Paares (wie hier angenommen des dritten von unten gezählt) der Seitenadern 1. Ordnung kann auch in der Weise in die Erscheinung treten, dasz von diesen nach auszen (unten) abgehenden Fiederadern (also Fiederadern 2 Ordnung) besonders auffällig und stark werden. Der letzte Fall ist für Credneria besonders typisch, Fig. 19 und 21 B, während in dem ersten Fall die Blattspreite schon deutlicher, auffallender 3-lappig wird (Fig. 21 C). Das Vorhandensein der kleinen Adern 1. Ordnung zwischen der Basis der Blattspreite und den länger gewordenen Seitenadern ist eine Besonderheit, sowohl der Crednerien- als auch der Platanenblätter, besonders derjenigen unter den letzteren, die mehr oder minder Uebergänge zu den Schöszlingsblättern bilden, die diese Eigentümlichkeit besonders auffällig zeigen. Die Entstehung der mehr als 3-lappigen, wie der 5-lappigen Platanusblätter beruht auf genau demselben Prinzip wie die Entstehung der 3-lappigen Blätter, indem es sich auch hier um weiter nichts handelt, als um eine stärkere Entwicklung besonderer Fiederadern und zwar, wie das Schema Fig. 21 D veranschaulicht, um die besonders starke Entwicklung der untersten, nach auszen gewendeten Fiederadern (a) der beiden aus Adern 1. Ordnung hervorgegangenen Hauptseitenadern, die wir in unserem als Beispiel gewählten Fall

als die dritte Seitenader von unten ab gezählt angenommen hatten. Wir hätten also bei einem 5-lappigen Platanenblatt — wenn wir ganz exakt beschreiben wollen — zu sprechen von einer Haupt-(Mittel-) Ader, von der fiederig 2 Hauptadern 2. Ordnung (3) abgehen, von denen fiederig — aber diesmal nur je eine — Hauptader 3. Ordnung (a) abgeht. Jedenfalls handelt es sich, wie dadurch zum Ausdruck kommt, bei den dreilappigen Blättern nicht um 3, bei den 5-lappigen Blättern nicht um 5 und bei den gelegentlich vorkommenden 7-lappigen Blättern nicht um 7 gleichwertige Hauptadern, sondern ihre Deszendenz ist, wenn wir vom Credneria-Blatt

als der primären Ausbildung des Platanenblattes ausgehen - ein ganz verschiedene gegenseitig bedingte: sie haben nicht alle ein und dieselbe Abstammung. Wie die Aderung des Credneria-Blattes entstanden zu denken ist, lasse ich dabei wohlbemerkt aus dem Spiele, da wir hierüber keine weitere Reihe nach rückwärts in gleicher Weise verfolgen können wie von Platanus nach Credneria. Dasz ursprünglich die Credneria-Aderung zunächst aus der einfachsten Form

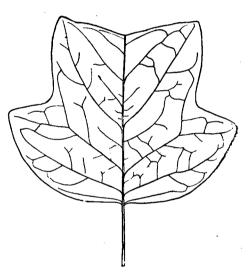


Fig. 56. Liriodendron tulipifera L. (Orig.)

der Fiederaderung (Fig. 21 A) hervorgegangen sein dürfte, wurde schon erwähnt".

Fig. 53 gibt die Fig. 21 Potoniés wieder. Zum Vergleich diene die Fig. 54 eines Credneria-blattes, nach Schenk, 1890, Fig. 286 und Fig. 55 eines an einem Regenerationstriebe von Platanus entstandenen Blattes.

Es gibt nur wenige Pflanzen deren Blattnervatur mit der des Platanenblattes übereinkommt. Das sind eine Magnoliacee, Liriodendron tulipifera L, (Fig. 56) und die Lauracee Sassafras officinale Nees (57), woran sich einige andere Lauraceen, wie Cinnamomum Camphora Nees (Fig. 57 nach Ett. XVII, 2) anschliessen. Die triplinerven Cinnamo-

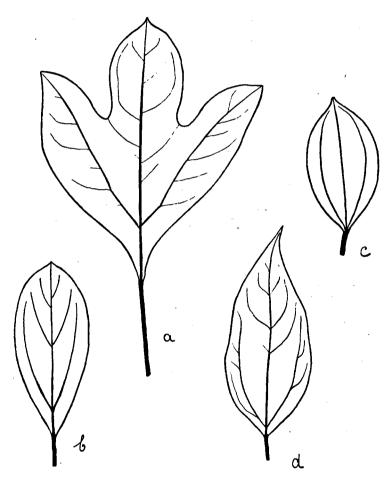


Fig. 57. Lauraceae. a. und b Sassafras officinale Nees; b. Hoch blatt; c. Cinnamomum spec. d. Cinnamomum Camphora L. (a, b orig.; c, d nach Ettingshausen.).

mum- (Ett. XVII, 3, XVIII, 1, 2, 5, 11, 12,) und Linderaarten der Sektionen Sassafrimorpha Bth. und Eudaphnidium Pax sind wahrscheinlich hiervon abzuleiten. Schon allein der Blattform wegen wäre es deshalb gerechtfertigt, die Gattung Platanus in der Nähe der Polycarpicae zu stellen, wie Von Wettstein das getan hat (1924).

Aber auch die Stipulae von Platanus und Liriodendron



Fig. 58. Blütenstand von Hydrolea spinosa L. Erklärung im Text. (Orig.)

zeigen Aehnlichkeiten (Hollick, 1896), namentlich wenn man hierbei die fossilen Arten in Betracht zieht (Ward, l.c.).

Es würde mich aber zu weit führen, dies alles hier auseinander zu setzen. Ich verweise daher auf die angeführte Literatur.

Bei der Aizoacee Limeum viscosum Fenzl. und anderen Gattungen treten Verschiebungen der Blätter eines Blattpaares auf, wo-

durch sich die ursprünglich dichasiale Verzweigung in eine pseudo-cymöse umändert, da jetzt die Blütenstände blattgegenständig werden. Deutlich ist diese Verschiebung noch bei Hydrolea spinosa L. (Hydrophyllaceae). In Fig. 58 sind die Blätter eines Blattpaares jeweils mit demselben griechischen Buchstaben, ihre Achselsprosse mit dem gleichen lateinischen Buchstaben angedeutet. Diesen

eigentümlichen Blütenstand möchte ich mit dem Boragoid vergleichen (Fig. 59 Anchusa italica Retz), weil auch hier die Concaulescenz die ursprünglichen Verhältnisse verdeckt. Die Solanaceae und Nolanaceae zeigen ebenfalls die gleichen Verwickelungen. In allen diesen Fällen haben die Blätter ihre Fiedernervigkeit behalten. Gerade deshalb glaube ich diese Inflorescenzen nicht mit den echten cymösen vergleichen zu dürfen.

Vollkommen unerklärlich scheint mir die Blattform einer, jedenfalls wenig ursprünglichen Familie. Plantaginaceae. Die parallele Nervatur ist, auch unter den Dikotylen, nicht gerade selten. Nirgends aber fand ich, wie vielen Plantago-arten. handnervige Blätter, welche fiederteilig sind. Der Blütenstand ist racemös. Die Blattform stimmt also der Regel nach mit dem Blütenstandsbau überein aber die Nervatur stimmt nicht. Leider kann man nicht angeben, womit die Plantaginaceae verwandt sein sollen, so dass auch dieser spezielle Fall weiterer Klärung harrt.

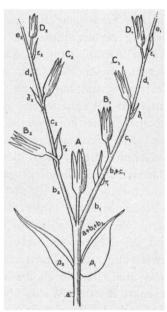


Fig. 59. Blütenstand von Anchusa italica Retz. Bezeichnung wie in Fig. 58. (Orig.)

X. Die Blattform der Lianen.

Es ist merkwürdig, wie oft die Kletterpflanzen herzförmige Blätter haben. Die Erscheinung ist jedem bekannt und das langgestielte, herzförmige Blatt hat daher den Namen Lianenblatt bekommen. Schenck (1892, S. 14—15) macht nur die kurze Bemerkung: "Es sind einige wenige Blattformen, durch nierenförmige, herzförmige oder pfeilförmig
gestaltete Blattbasis ausgezeichnet, welche vielfach wiederkehren.... Die Uebereinstimmung in den Blattformen
der windenden Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien
(Dioscoreen, Menispermaceen, Aristolochiaceen, Convolvulaceen, Basella) ist oft so täuschend, dass man auf
den Gedanken kommen muss, es sei die herzförmige Gestalt
die zweckmässigste für die Winder. Worin nun diese Beziehung beruht, muss ich dahingestellt lassen".

Eine Anzahl Autoren hat sich befleissigt irgendwelchen Nutzen dieser Blattform auszudenken, mit dem vollsten Vertrauen, die natürliche Zuchtwahl würde das Uebrige tun, um sie entstehen zu lassen. Einige Auffassungen möchte ich hier kurz referieren. Den gelegentlich von Kerner von Marilaun ausgesprochenen Gedanken, der basale Einschnitt diene dazu, den mehr nach unten stehenden Blättern das Licht nicht ganz zu entnehmen, übergehe ich stillschweigend.

Nach Lindman (1899) dient die senkrechte Blattstellung dazu die seitliche Beleuchtung am besten auszunutzen und das Regenwasser abzuleiten, die Blattbreite zur Vergrösserung der Transpiration, die herzförmige Blattbasis aber, das durch die vertikale Lage zu viel hinuntergesenkte Blatt ein Wenig über die anderen Blätter zu heben. Wodurch die Blattbreite so wichtig für die Transpiration ist und weshalb alle Blätter um einige Centimeter gehoben werden müssen, wird nicht näher erörtert. Fothergill (1888) dagegen glaubt dass die Blätter horizontal stehen müssen und ihre herzförmige Gestalt es ihnen leichter machen würde, das Gleichgewicht zu bewahren, weil dadurch der Schwerepunkt dicht neben dem Anheftungspunkt der Scheibe und dazu nicht so weit vom Stengel liege. Der Grad der Herzförmigkeit sei der Länge des Blattstiels gerade und der Stengelfestigkeit umgekehrt proportional. Stahl (1893) verteidigte den Nutzen der Träufelspitze, namentlich für leicht benetzbare Blätter und Shreve (1914) bestreitet es: "Plants possessing dripping points are relatively uncommon in the rain-forest.... Experimental evidence fails to confirm the view of Stahl as to the utility of the dripping point in drying the leaf surface. Hydathodes, dripping points and other supposedly adaptational structures in hygrophilous foliage fail to perform the function which have been attributed to them, and are poorly represented in the Jamaican rain-forest".

Warming (1901) bestreitet die Argumente Lindmans und sich auf Beketoff's Untersuchungen über Korrelationen zwischen Blattbreite und Blattstiellänge beziehend, erklärt er lange Blattstiele für nützlich und deshalb entstanden, während die Herzförmigkeit als eine ungewollte — die natürliche Zuchtwahl scheint doch wieder nicht allmächtig zu sein! — Nebenerscheinung aufgetreten ist.

Schieben wir aber unser Urteil über die mannigfachen Nützlichkeiten die den Lianenblättern offenbar anhaften vorläufig auf, bis sie experimentell geprüft sein werden und legen wir uns die Frage vor, in wieweit sich die Blattform der Lianen aus ihrer Stengelverzweigung erklären lässt.

A. Lianen mit herzförmigen Blättern aus cymösen Familien.

Die grosse Mehrheit der Lianen mit herzförmigen Blättern gehört jenen Familien an, welche cymöse Blütenstände besitzen. Schon die meist bekannten Lianenfamilien, wie die Araliaceae, Aristolochiaceae, Vitaceae, Cucurbitaceae, Piperaceae, Menispermaceae, Convolvulaceae, Passifloraceae und Tropaeolaceae muss man zu dieser Gruppe rechnen. Aber auch in vielen anderen cymösen Familien trifft man kletternde Vertreter an, nämlich bei den Polygonaceae, Rhamnaceae, Begoniaceae, Urticaceae, Stercu-

liaceae, Euphorbiaceae und Moraceae. Es folge hier eine kurze Besprechung dieser Familien:

Unter den Araliaceae ist Hedera die am meisten bekannte Kletterpflanze, aber auch von vielen anderen Arten wird angegeben, dass sie klettern, wenn sie auch keine Kletterorgane besitzen mögen. Wie dem auch sei, jedenfalls gibt es eine grosse Menge aufrecht wachsender Arten. Auch bei ihnen sind die Blätter handförmig zusammengesetzt oder, wenn fiederförmig, dann sind sie, wie bei den Umbelliferen vom dreizählig-handförmigem Type herzuleiten. Man vergleiche Harms in Engler-Prantl III, 8 S. 3, Fig. 1. Die Blütenstände sind oft 2- oder mehrfach zusammengesetzte Dolden, es herrscht hier aber eine grössere Variabilität als bei den Umbelliferen. "Will man überhaupt von einer vorherrschenden Form des Blütenstandes sprechen, von der in dem Sinne wie bei der Schwesterfamilie wohl nicht die Rede sein kann, so müsste man Dolden in traubiger Anordnung als solche nennen" (Harms 1.c.S. 4). Damit ist die Blat:form "erklärt".

Ebenfalls sind die Aristolochien nicht alle Lianen. Auch wenn sie nicht klettern, wie z.B.A. Clematitis L., besitzen sie herzförmige Blätter. Die nächstverwandte, monotypische Gattung Holostylis hat, wie schon der Namen H. reniformis Duch. andeutet, ebenfalls handnervige Blätter. (Flor. Bras. IV, 2, Tab. 17). Nicht so leicht ist es zu entscheiden, ob der Blütenstand cymös ist, denn die meisten Arten dieser Gruppe (Aristolochieae) haben einzelnstehende achselständige Blüten. Bei A. Clematitis L. bilden sie eine Inflorescenz. welche von Wydler und Warming für einen Wickel gehalten wird, von Eichler aber (Blüthendiagramme II, S. 533) im Anschluss an der Verzweigung von A. Sipho l'Hérit, für eine Gruppe von Beiknospen gehalten wird, "die ursprünglich serial, nachher zickzackartig verschoben wären". Persönlich möchte ich die erstgenannte Anschauung für die richtige halten, nicht nur nach Anlass von der Blattform, aber an erster Stelle, weil auch Asarum sich sympodial verzweigt, wie man in Eichler, 1.c.S. 528 nachlesen und in Fig. 227 sehen kann. Die dritte Gruppe der Aristolochiaceae, die Apameae, umfasst nur zwei Gattungen, Thottea und Apama mit Trauben oder Rispen und fiedernervigen Blättern. Welche Verzweigungsart und Blattform die ursprüngliche ist, kann man schwerlich entscheiden; die Familie steht ganz isoliert im System.

Die sympodiale, d.h. cymöse Verzweigung der Vitaceae ist bekannt genug (Vergleich Eichler II, S. 375—381, Velenovsky l.c., S. 618—620 und Gilg in Engler-Prantl III, 5, S. 430—433); jene der Cucurbitaceae ist zuerst von Velenovsky, l.c.S. 620—626, Fig. 393, endgültig geklärt worden. Bei beiden Familien ist die Ranke ein Stengelteil und zwar das Ende der zur Seite gedrängten Hauptachse. Bei den Cucurbitaceen, welche auch in allen Blütenteilen eine weitgehende Verwachsung zeigen, kommt dazu noch eine verwickelte Concaulescenz von serialen Beisprossen.

Auch die Piperaceen sind cymös: die Aehren stehen blattgegenständig, daher sind die Blätter sowohl bei den kletternden als bei den nicht-kletternden Arten, wie auch bei den nahe verwandten, immer aufrechtwachsenden Saururaceae handnervig.

Die Menispermaceae, welche fast immer klettern, werden von Prantl in Engler-Prantl III, 2, S. 80 noch als racemös bezeichnet. Diels aber sagt davon in seiner Monographie, 1910.

in Englers Pflanzenreich: "Der Bau des Blütenstandes ist verhältnismäszig einfach bei.... Da aber in naher Verwandtschaft solcher Formen cymöse Inflorescenzen auftreten, so sind jene einfachen Formen wohl als Hemmungen aufzufassen. Bei den besser gegliederten Inflorescenzen handelt es sich gewöhnlich um monochasial oder dichasial gebaute Systeme, die sich dann häufig als Partialinflorescenzen wiederum in komplizierteren botrytischen Formationen vereinigen. Ob rein botrytische Stände überhaupt jemals in der Familie vorkommen, ist mir höchst zweifelhaft, obgleich bisher alle Autoren ohne Einschränkung von traubigen Inflorescenzen sprechen. Ich habe nichts dergleichen gesehen".

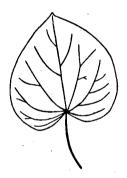


Fig. 60.
Parabaena echinocarpa
Diels. (Orig.)

Die Handnervigkeit, welche man fast bei allen Arten antreffen kann, (Fig. 60) ist hierdurch, sowie durch ihre Verwandtschaft — Diels betrachtet sie als am nächsten mit den Lardizabalaceae und anderen Polycarpicae, weniger mit den Euphorbiaceae verwandt — "erklärt". Es würde unmöglich sein, die Handnervigkeit als eine Folge der für Lianen sogenannt nützliche Herzförmigkeit der Blätter zu erklären, denn die allermeisten Arten lassen die Herzförmigkeit vollkommen vermissen. Auch Diels, l.c.S. 7 betrachtet das Auftreten herzförmiger Blätter als eine sekundäre Erscheinung: "Dieser bei Schlinggewächsen verbreitete Prozess tritt vorzugsweise in den Triben der Tinosporeae und der Cissampelinae zu Tage, die ja in vieler Hinsicht und nicht zuletzt in den Vegetationsorganen als

besonders fortgeschrittene Zweige der Familie sich bewähren". Die Convolvulaceae sind im Gegensatz zu Eichlers Meinung (l.c.I S. 191) der auch racemöse Blütenstände erwähnt, als cymös zu betrachten. Die axillären Cymen können aber zu einer einzigen Blüte reduziert werden und diese Blüten bilden dann bisweilen am Ende der Stengel stehende Trauben, wie bei Evolvulus (Flor. Bras. VII, Tab. 119—123). C. F. Meissner beschreibt den Blütenstand in der Flor. Bras., 1.c.S. 203 folgendermassen:

"Inflorescentia axillaris vel terminalis, pedunculata vel subsessilis, cymosa, cymis nunc multifloris regulariter dichotomis laxis vel contractis vel capituliformibus, nunc in cicinnos racemiformes abeuntibus vel depauperatis 3—1-floris".

Und A. Peter sagt: (Engler-Prantl IV, 3a, S. 8). "Nicht selten zwar kommen achselständige Einzelblüten vor, häufiger jedoch sind doldenähnliche, kopfige oder lockere mehrblütige Blütenstände, die sich in einzelnen Fällen zu endständigen strauszartigen Blütenständen zusammenordnen. Der Aufbau aller dieser Blütenstände ist dichasisch, wird aber leicht wickelartig mit Förderung aus dem b-Vorb., selten schraubelartig". Und einige Zeilen später: "Es lassen sich alle Uebergangsstufen von sehr vielblütigen, zusammengesetzten Blütenständen bis zur Einzelblüte verfolgen, so dass die 1-blütigen Achselsprosse als durch Reduction entstanden aufzufassen sind".

Gattungen wie Neuropeltis, Aniseia und Maripa beweisen übrigens unzweideutig, dass es auch für Convolvulaceae sehr gut möglich ist, zu klettern ohne geradezu herzförmige Blätter zu besitzen.

Die Passifloraceae haben ebenfalls achselständige Cymen, welche auch hier bis auf eine einzige Blüte reduziert werden können. (Engler-Prantl, 2te Aufl. Bd 21, S. 474 und Fig. 217c, 222, 223 und 224b).

Die Tropaeolaceae (mit nur einer Gattung) weisen nur einzelnstehende axilläre Blüten auf. Nur aus ihrer Verwandtschaft mit den Geraniaceae und anderen cymösen Familien kann man daher auf ihrer cymösen Verzweigung schliessen.

Die kletternden Polygonum-arten, wie P. Convolvulus L. haben herz-, pfeil- oder spiessförmige Blätter, aber bei vielen aufrechten Arten, sowie bei den übrigen Gattungen, wie bei Polygonum cuspidatum Sieb et Zucc., Fagopyrum, Rheum, u.s.w., trifft man sie ebenfalls an. Die Blütenstände "sind nur selten von einfach botrytischem, alsdann meist ährigem Charakter (z.B. Polygonella Michx) meist werden sie in den Nebenachsen durch Verzweigung aus den Vorblättern cymös" (Dammer in Engler-Prantl III, la, S. 5).

Gewisse Rhamnaceae klettern, z.B. Reissekia cordifolia Endl.

(Fig. 61) und Gouania-arten, deren mehrere eine herzförmige Blattbasis haben, z.B. G. leptostachya Brong., G. microcarpa DC. und G. longipetala Hemsl. G. vitifolia A. Gray ist nach Seybold (l.c.S. 100) sogar vitioid. Daneben aber gibt es viele Arten, welche man kaum triplinerv nennen könnte, wie die S. 425 in Engler-Prantl III, 5 in Fig. 208 abgebildeten Arten. Aber auch der übergrosse Teil der aufrecht wachsenden Arten besitzt herzförmige oder triplinerve Blätter. Man vergleiche die Figuren von Zizyphus (Engler-Prantl, l.c. Fig. 198, Ett. LXIX, 2, 3, 13, LXX, 8, Fig. 153 und 160), Ceanothus (E-P. Fig. 203, Ett. LXIX, 16), Hovenia (E-P. Fig. 202) Paliurus (E-P. Fig. 197) und Spyridium tridentatum Bth. Die Blütenstände sind auch, wie racemös sie auf dem ersten Anblick hin auch scheinen mögen (E-P., Fig. 199, 200) in ihren weiteren Verzweigungen cymös. Weberbauer, sagt,

Verzweigungen cymös. Weberbauer, sagt in E-P., l.c.S. 395:

"Die Blütenstände der R. gehören vorwiegend dem cymösen Typus an."

Dass auch die kletternden Begoniaarten ihre handnervigen Blätter nicht durch "Anpassung" erworben haben, zeigen die übrigen Vertreter der Familie der Begoniaceae deutlich genug. Sie haben auch Alle cymöse Inflorescenzen.

Das Gleiche kann man von den kletternden Urticaceae (Hansgirg, S.256 nennt Malaisia tortuosa Blanco), SterFig. 61.

Fig. 61.
Reissekia cordifolia
Endl. (Nach Martius,
Flora. Bras XI, 1,
Tab. 40).

culiaceae (gewisse Buettneria-arten), Euphorbiaceae (Tragia peltata Vell., T. volubilis L., T. scandens Muell. Arg., Plukenetia, Dalechampia scandens L., u.s.w.) und Moraceae (Humulus, Ficus-arten) sagen.

B. Lianen mit herzförmigen Blättern aus opponiertblättrigen Familien.

Eine zweite grosse Gruppe von Lianen mit herzförmigen Blättern gehört Familien mit gegenständigen Blättern an, wobei man (Kap. VIII) also von vornherein schon herzförmige Blätter erwarten könnte. Es sind die Asclepiadaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Rubiaceae, Caprifoliaceae, Acanthaceae, Nyctaginaceae, Loasaceae, Celastraceae, Combretaceae und Saxifragaceae-Hydrangeoideae.

Asclepiadaceae. Beispiele von Kletterpflanzen mit Lianenblättern sind häufig. Ich erwähne nur: Cynanchum acutum L. (Fig. 62), C. alatum Wight, C. auriculatum Royle und viele andere Arten, neben welchen man aber auch aufrecht wachsende Arten findet mit der gleichen Blattform, wie C. Vincetoxicum Pers. und C. erectum L. (Fig. 42) und viele kletternde Arten mit sehr kleinen an der Basis verschmälerten Blättern, wie C. linifolium Balf., Daemia cordata R. Br., D. cordifolia Schum., Oxypetalum-arten (Flor. Bras. VI, 4, Tab. 76—79), Calostigma Glaziovii Fourn. (l.c. Tab. 81) Fischeria (Tab. 86), Macroscepis (Tab. 88) Ibatia (Tab. 89), Phaeostemma (Tab. 91), Malinvaudia (Tab. 92), Gonolobus (Tab. 93), Exolobus (Tab. 94), Marsdenia (Tab. 95) und Stephanotella (Tab. 96), Es würde aber leicht sein eine ebenso grosse Liste von Lianen mit



Fig. 62. Cynanchum acutum L. (Orig.)

verschmälerten Blättern zusammenzustellen; man braucht nur die Tafel in der nämlichen Flora Brasiliensis durchzusehen. Nicht so einfach ist es Arten zu finden, welche nicht klettern und doch Lianenblätter besitzen, wie Asclepias bracteolata Fourn., Barjonia racemosa Dcn, B. chloraefolia Dcn u.a., Ditassa virgata Fourn., (Tab. 66), Oxypetalum erec-

tum Mart. et Zucc. und O. foliosum Mart. et Zucc. aber das lässt sich wohl aus der geringen Zahl der Nicht-kletterer verstehen.

Auch die Apocynaceae sind zum grössten Teil Lianen. Lianenblätter sind aber viel seltener als in der vorigen Familie. Alle von Von Ettingshausen abgebildeten Arten haben z.B. keine herzförmigen Blätter (Fig. 36—40, XXVI—XXIX). Als Beispiele fand ich nur Zygodia axillaris Bth., Rhabdadenia Pohlii Müll. Arg., Echites peltata Vell., Stipecoma peltigera Müll. Arg. und Laseguea Hookeri Müll. Arg. Dagegenüber stehen einige andere, aufrechtstehende Arten mit der gleichen Blattform, wie die auf Taf. 40 und 41 abgebildeten.

Die meisten Bignoniaceae sind Lianen, gewöhnlich haben sie opponierte und zusammengesetzte Blätter, fast immer gefiedert oder dreizählig. Doch sind bei den Tecomeae handnervige und handförmige Blätter nicht selten, z.B. in den Gattungen Catalpa (Fig. 46) Sparattosperma, Godmania, Tecoma, Couralia, Zeyhera, Cybistax

und Arrabidaea (Fig. 44). Die Catalpas sind keine Lianen sondern Bäume, was dafür spricht, dass auch hier die Blattform nicht vom Klettern sondern von der Blattstellung verursacht ist. Man könnte dagegen anführen, dass Argylia zertreute und dennoch handförmige Blätter aufweist. Dem ist aber nicht so. An Herbarmaterial konnte ich die Verzweigung und Blattstellung bei Argylia potentillifolia DC.. A. puberula DC., A. tomentosa Phil. und A. viridis Phil. untersuchen. Es zeigte sich, dass die ganze Pflanze sich pseudodichotom verzweigt. dass also alle Blätter opponiert gestanden haben. Die Stengelglieder bleiben aber ganz kurz und erheben sich nicht oder kaum über den Boden. Nur wenn sich am Ende des Stengels ein Blütenstand entwickelt, schiesst der Stengel empor. Die Blätter am Blütenschaft stehen nicht immer gegenübereinander, namentlich die oberen sind ziemlich weit auseinander gerückt. Da aber der Blütenstengel nach der Blüte abstirbt, bemerkt man an der vegetativen Verzweigung der Pflanze nichts davon. Ich glaube daher die opponierte Blattstellung als die ursprüngliche in der Gattung Argylia betrachten zu müssen und die zerstreute Blattstellung am oberen Ende des Blütenschaftes als eine Anomalie, welche wahrscheinlich vom schnellen Wachstum hervorgerufen wird. Es ist dies eine nicht seltene Erscheinung bei Pflanzen mit gegenständigen Blättern. Penzig (III, S. 38) erwähnt es z.B. bei Syringa und fügt hinzu: "Besonders an jungen Schösslingen im Frühjahr oder am Stockausschlag beobachtet man häufig diese Anomalien". Costerus und Smith erwähnen es bei Stockausschlägen von Tectona. (J. C. Costerus und J. J. Smith. Studies in tropical teratology. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Bd. XIX, 1904) und Worsdell (W. C. Worsdell, Principles of plantteratology I, 1915 S. 218, Pl. XX), bei Lonicera. Goethe hat es von Aesculus abgebildet (Hansen, A, 1907, Goethes Metamorphose der Pflanzen II. Tafel H.) und Velenovsky bildet in Fig. 379 eine Verschiebung der Achselknospen bei der nämlichen Art ab, wobei er bemerkt, S. 604: "Ich erkläre dies hier dahin, dass nur durch das ungewöhnlich rasche und üppige Wachstum der Achse (es ist dies ein Schössling aus dem Stamme) die Knospen gleichsam aus der Achsel herausgezogen wurden".

Von den Rubiaceae erwähnt Hansgirg (S. 300) Lianenblattformen bei Oldenlandia und Manettia. Seybold (S. 118) erwähnt
die ebenfalls kletternde Rubia cordifolia L. Ich kann Rubia Munjista
Roxb. als Kletterpflanze und die kriechenden Geophila reniformis
Cham. et Schlecht, G. herbacea Schum., G. pilosa Pears. u.s.w.
noch hinzufügen. Aber auch bei nicht-kletternden Pflanzen ist die
nämliche Blattform zu finden, wie bei Sickingia Glaziovii Schum

(Flor. Bras. VI, 6, Tab. 117) bei den Kelchblättern von Cruckshanksiaarten (Engler-Prantl, IV, 4, Fig. 8q; C. Reiche, Flora de Chile III, S. 132), bei mehreren Hydnophytum-arten und in der Gattung Declieuxia, Sektion Palmatinervia. Ueberdies gibt es viele Kletterpflanzen mit verschmälerter Blattbasis, wie Greenea, Manettia, Danais, Ravnia, Coptospelta, Lucinaea, Randia, Tricalysia, Malanea, Opercularia, Gynochthodes und viele Arten von Ourouparia, Sabicea, Plectronia, Chiococca, Psychotria und Morinda. Damit ist auch die Liste der Gattungen, welche Kletterpflanzen aufweisen, fast erschöpft.

Handnervige Blätter sind auch bei den Caprifoliaceae nicht gerade selten. Man vergleiche z.B. Viburnum cordifolium Wall., V. Opulus L. (Fig. 38), V. acerifolium L. und die von Seybold (S. 118)



Fig. 63. Thunbergia grandiflora L. (Orig.)

und C. C. Schneider, Handbuch der Laubholzkunde II, S. 417 und 425 zitierten oder abgebildeten Beispiele. Es ist mithin nicht erstaunlich, dass sie mitunter auch bei den kletternden Lonicera-arten, wie L. similis Hemsl. (Schneider, l.c. Fig. 4750) vorkommen. Die aufrecht wachsende L. iberica Bieb. (l.c. Fig. 444c) besitzt sie ebenfalls.

Acanthaceae. Thunbergia und eine Anzahl verwandter Gattungen ist bisweilen kletternd und besitzt dann oft herzförmige Blätter, z.B. Th. alata Boj., Th. grandiflora L. (Fig. 63) und Th. fragrans Roxb. Auch die nicht-kletternden Thunbergiaarten haben aber dann und wann herzför-

mige Blätter, wie Th. Bachmanni Lindau, sessilis Lind., platyphylla Bak., wie auch die aufrechtwachsenden Strobilanthes Arnottianus Nees, S. laxus T. Anders., Gymnostachyum polyanthum Wight (Wights Icones T. 1494), Dianthera debilis Clarke, Jacobinia cordata Ind. Kew. und Fittonia argyroneura Coem.

Unter den Nyctaginaceae finden sich nur wenig Kletterpflanzen mit herzförmigen Blättern, z.B. Nyctaginia cockerellae
A. Nelson und Boerhavia repanda Willd. Die gleiche Blattform kann
man an aufrecht wachsenden Arten, wie Allionia viscosa Ktze und
Pisonia cordata Sw. beobachten. Nahezu alle Arten besitzen nämlich
gegenüberstehende Blätter. Die Gattungen mit zerstreuten Blättern
haben immer an der Basis gerundete oder verschmälerte Blätter,
auch wenn sie klettern (Bougainvillea).

Die handnervigen Blätter der kletternden Loasaceae, wie auch der nicht kletternden Arten (z.B. Loasa ranunculifolia H.B.K., L. grandiflore Desr.) hängen nicht mit der Lebensweise sondern mit der Blattstellung zusammen. Man vergleiche darüber I. Urban in Ber. D. Bot. Ges. Bd XXVIII, 1911, S. 520 und die Bemerkung Gilgs in Engler-Prantl, 2te Aufl., Bd. 21, S. 523: "Die Blätter der meisten L. sind gegenständig und dekussiert, wo dies nicht der Fall ist, läszt sich auf dem Boden der vergleichenden Morphologie wie auf entwickelungsgeschichtlichem und anatomischem Wege nachweisen, dasz die scheinbar alternierende Blattstellung auf eine verschoben opponierte und dekussierte zurückzuführen ist".

Unter den Celastraceae findet man Lianen in den Gattungen Celastrus, Evonymus und Cassine. Hansgirg gibt an, dass Cassine Lianenblätter besitzen soll. Tatsächlich haben einige Arten, wie C. scandens E. et Z. und C. latifolia E. et Z. eine schwach herzförmige Blattbasis, wie übrigens auch die nicht-kletternde C. barbara L. Evonymus und Celastrus weisen keine herzförmigen Blätter auf. Bei Evonymus würde man sie erwarten können, denn diese Gattung hat opponierte Blattstellung, Celastrus nicht.

Die kletternden Combretaceae haben, im Gegensatz zu den nicht kletternden Arten, gegenständige Blätter. Demzufolge trifft man mitunter herzförmige Blätter an, wie bei mehreren Combretumarten, Cacoucia platyptera Welw. (Hookers Icones T. 2549) und bisweilen bei Quisqualis indica L. (Engler-Prantl III, 7, Fig. 51a).

Einige kletternde Saxifragaceae, wie Schizophragma hydrangeoides S. et Z. und Hydrangea petiolaris S. et Z. var. cordifolia Fr. et Sav. haben herzförmige Blätter. Sie gehören zur Unterfamilie der Hydrangeoideae, welche gegenständige Blätter hat.

C. Lianen, welche Blätter mit verschmälerter Blattbasis haben.

Das schwerste Argument gegen eine teleologische Erklärung der Lianenblattform liefern natürlich jene Arten, welche klettern ohne ein herzförmiges Blatt zu besitzen. Obwohl sie nicht so zahlreich wie die beiden vorigen Gruppen sind, bilden sie doch eine nicht zu vernachlässigende Menge. Man findet sie unter Andern bei den Malpighiaceae, Monimiaceae, Dilleniaceae, Sapindaceae, Ranunculaceae, Violaceae, Hippocrateaceae, Dichapetalaceae, Anonaceae, Pittosporaceae, Borraginaceae, Ancistrocladaceae und Marcgraviaceae.

Die Malpighiaceae sind zum grössten Teil Lianen mit fast immer opponierten Blättern. Handnervige Blätter treten auf bei Stigmatophyllum multilobum Miq. (Engler-Prantl III, 4, Fig. 45), S. convolvulifolium Juss. (Fig. 64) S. ciliatum Juss., S. vitifolium Griseb., S. cardiophyllum Juss. und gewissen Heteropteris- und Tetrapteris-arten. Das sind aber Ausnahmen in der Familie. Sogar in den obengenannten Gattungen treten Arten auf mit verschmälerter Blattbasis, wie z.B. bei Stigmatophyllum Martianum Juss. (Flor. Bras. XII, 1, Tab. 7), Tetrapteris crebrifolia Juss. (Ett. Fig. 114)

und Heteropteris laurifolia Juss. (Ett. XLVIII, 3 und XLIX, 3).

Auch die Monimiaceae haben gegenständige Blätter, aber eine geringere Anzahl Lianen. Merkwürdigerweise haben gerade die Lianen verschmälerte Blätter (Man vergleiche die Gattungen Piptocalyx und Palmeria in der Monographie in Englers Pflanzenreich von J. Perkins und E. Gilg), während herzförmige Blätter in der aufrecht wachsenden Gattung Siparuna (Citriosma) zu finden sind, z.B. bei S. harongifolia Perk., S. spectabilis Perk., S. magnifica Perk., S. ovalis DC. und S. amplifolia DC.

Die Dilleniaceae besitzen, obwohl öfters kletternd, wie z.B. Tetracera, Davilla, Doliocarpus, Schumacheria und Actinidia, fast keine Lianenblätter. Auch Hansgirg (S. 379) gibt an: "Blätter bis rundlich". Herzförmige Blätter fand ich nur bei Actinidia chinensis Planch. und A. arguta S. et Z. (Engler-

Prantil III, 6, Fig. 66a), eine auch im Blütenstande noch deutlich cymöse Gattung. Die übrigen Gattungen sind, ungeachtet ihre Verwandtschaft mit den Ranunculaceae, — Bentham and Hooker, Genera Plantarum I, S. 10 stellen sie zwischen den Ranunculaceae und Calycanthaceae, Baillon, Histoire des Plantes I, S. 89 zwischen den Ranunculaceae und Magnoliaceae — fast gänzlich racemös.

Viele Sapindaceae klettern. Dreizählige Blätter bilden die Regel; handförmige gibt es nur bei einigen Allophyllus-arten, A. dimorphus Radl. und A. quinatus Radl., aber diese Gattung klettert eben nicht!

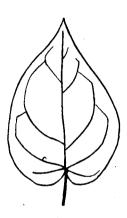


Fig. 64.
Stigmatophyllum
convolvulifolium Juss.
(Orig.)

Die einzige kletternde Ranunculacea, Clematis, besitzt meistens gefiederte Blätter, welche in der im vierten Kapitel besprochenen Weise vom einfachen, handnervigen Blatte, wie dem des Clematis alpina Lam. und C. integrifolia L., abzuleiten sind. Ein Lianenblatt kann man das schwerlich nennen.

Obwohl die Violaceae dann und wann cymöse Einschläge zeigen, wie in den Blütenständen gewisser Hybanthus-arten (Engler-Prantl, 2te Aufl., Bd. 21, S. 336, Fig. 156b) und Gloeospermum sowie in den Blättern von Hybanthus Poaya Taub, weisen gerade die Kletterpflanzen Agatea, Anchietea und Corynostylis verschmälerte Blätter auf.

Die Hippocrateaceae und Dichapetalaceae zeigen keine Handnervigkeit, obwohl sie öfters klettern und die erstgenannte Familie ohnehin vielfach gegenständige Blätter besitzt.

Die Anonaceae enthalten ziemlich viel Lianen (Uvaria, Unona, Artrabotrys, Melodorum, u.s.w.) doch findet man nur ganz selten eine schwache Andeutung herzförmiger Blattbasis wie z.B. Uvaria cordata Wall. Das Gleiche könnte man von den Pittosporaceae sagen, welche zerstreute Blätter haben. Von den zwei kletternden Gattungen Marianthus und Billardiera fand ich nur bei M. bignoniaceus F. Muell. in Benth. Flor Austr. I, S. 118 angegeben: "leaves with a rounded or cordate base". Sie gibt das einzige Beispiel eines Lianenblattes ab, welches Hansgirg (S. 398) in der ganzen Familie gefunden hat.

Die kletternden Borraginaceae Tournefortia volubilis L., T. scandens Willd u. A. besitzen ebensowenig herzförmige Blätter wie der Rest der Familie.

Die Ancistrocladaceae sind immer, die Marcgraviaceae fast immer Lianen. Beide Familien sind racemös und mit fiedernervigen Blättern versehen.

Die zwei einzigen Familien, welche dafür zu sprechen scheinen, dass ein Lianenblatt auch ohne morphologische Begründung bei Kletterpflanzen auftreten kann, sind die Lardizabalaceae und Icacinaceae. Die erstgenannte Familie besteht aus Lianen mit handförmigen Blättern, mit Ausnahme von Decaisnea, ein Baum mit gefiederten Blättern. Ihr Blütenstand ist racemös. Eine Erklärungsweise könnte nur dahin gesucht werden, dass sie ursprünglich cymös gewesen seien, was sich aus der Verwandtschaft mit den

Menispermaceae, Berberidaceae und Ranunculaceae ergeben würde. (Man vergleiche dafür Bentham and Hooker, Genera plantarum I, S. 42; Engler-Prantl, Nachtrag I, S. 347; Wettstein l.c.S. 616; A.B. Rendle, 1925, "The classification of flowering plants" II, S. 153.) Ein wichtiges Gegenargument bleibt aber der einzige nicht-kletternde Vertreter der Familie, Decaisnea insignis Hook. et Thoms., mit seinen gefiederten Blättern.

Auch bei den Icacinaceae, oder besser den Phytocrena-



Fig. 65. Cardiopteryx moluccana Bl. (Orig.)



Fig. 66. Cardiopteryx lobata Wall. (Orig.)

Fig. 67. Phytocrene macrophylla Bl. (Orig.)

ceae, nämlich Trematosperma, Pyrenacantha, Natsiatum, Phytocrene, Miquelia und Cardiopteryx (Fig. 65—67) trifft man handnervige Blätter an ohne den dazu gehörenden Blütenstand. Hier versagt jeder Erklärungsversuch, weil auch die Verwandtschaftsverhältnisse nicht ganz klar sind.

Doch werden diese zwei Ausnahme-fälle nicht genügen die aus dem Vorhergehenden notwendigerweise folgenden Schlüsse umzustürzen:

- 1. Der Nutzen des Lianenblattes ist problematisch.
- 2. Soweit die Lianen ein Lianenblatt besitzen, haben

ihre nicht-kletternde Verwandten die nämliche oder sehr ähnliche Blattformen.

3. Auch bei den Lianen steht die Blattform in deutlichem Zusammenhang mit der Stengelverzweigung bezw. mit dem Blütenstand.

Man muss folglich nicht fragen: "Wodurch kommt es, dass die Lianen öfters handnervige Blätter haben?" sondern: "Wodurch finden sich Lianen vorzugsweise unter den Pflanzen mit herzförmigen Blättern?"

Daneben aber kann man doch nicht in Abrede stellen, dass die durch Verzweigung und Blattstellung schon gegebene Handnervigkeit von den kletternden Vertretern einer Gattung oder Familie oft verstärkt oder übertrieben wird, wie sich das z.B. bei der Gattung Thunbergia findet. Was hier Ursache und was Wirkung sein soll, kann man nicht entscheiden. Wir können nur ganz allgemein sagen, dass es einen Zusammenhang geben kann zwischen Stengelbau und Blattform, etwa im Sinne der oben zitierten Regel Fothergill's.

Hierbei schliessen sich dann auch die kriechenden Pflanzen an, wie viele Lysimachia-arten (Primulaceae), Fuchsia procumbens A Cunn. (Oenotheraceae), Veronica hederaefolia L., Antirrhinum molle L., Linaria Cymbalaria L. und andere Scrophulariaceae, Glechoma hederacea L, (Labiatae), Sida veronicaefolia Lam. (Malvaceae), Harpagophyton (Pedaliaceae), Geophila, Coccocypselum und Psychotria-arten unter den Rubiaceae, Solanum-arten (Hansgirg, S. 87.), u.s.w.

XI. Die schildförmigen Blätter.

C. de Candolle (1899) hat sich viel Mühe gegeben eine vollständige Liste zusammenzustellen von allen bis zum Jahre 1899 beschriebenen Pflanzen mit schildförmigen Blättern.

"En recueillant", sagt er S. 8, "ces diverses données

je me flattais d'arriver à apercevoir, au moins entre certaines d'entre elles, quelque corrélation pouvant jeter du jour sur le rôle biologique de la peltation des feuilles. Bien que j'ai été grandement déçu à cet égard, il ne me semble cependant pas inutile de faire connaître les faits que j'ai été ainsi amené à constater et les conséquences qui peuvent s'en déduire. Je vais donc passer successivement en revue les diverses données fournies par mon catalogue."

Mit Fortlassung der Becherpflanzen sieht seine Zusammenfassung auf S. 9 so aus:

1000 to 115 to 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10		
Thalamiflorae	Ranunculaceae	5
	Menispermaceae	62
4	Berberideae	5
	Nymphaeaceae	10
	Dipterocarpeae	1?
	Malvaceae	2
	Sterculiaceae	2
	Tiliaceae	3
Disciflorae	Geraniaceae	2
	Tropaeolaceae	11
•	Ampelideae	1
Calyciflorae	Leguminosae	1
	Rosaceae	1
	Saxifrageae	3
	Crassulaceae	2
	Droseraceae	14
	Hamamelideae	1
	Halorageae	1
	Myrtaceae	3
	Melastomaceae	5
	Passifloraceae	8
	Begoniaceae	27
-	Umbelliferae	13
	Araliaceae	2

Gamopetales	Rubiaceae	1
-	Compositae	4
. •	Apocyneae	2
	Asclepiadeae	1
	Convolvulaceae	3
	Lentibularieae	2
	Gesneraceae	1
•	Pedalineae	1
Monochlamydeae	Polygoneae	5
	Piperaceae	45
	Monimiaceae	• 1
	Hernandiaceae	2
	Euphorbiaceae	67
	Urticaceae	39
Monocotyledones	Dioscoreaceae	1
	Aroideae	12
	Triurideae	1

Die Schlüsse, welche er zieht, sind: 1) Schildförmige Blätter sind in den meist verschiedenen Gruppen der Phanerogamen zu finden. 2) Sie weisen auch in ihrer geographischen Verbreitung keine gemeinsamen Züge auf. 3) Auch in der Behaarung ist weder eine Uebereinstimmung zwischen den einzelnen Vertretern noch eine Aehnlichkeit mit den Becherpflanzen zu finden, und 4) Was den Habitus oder die Oekologie anbetrifft.... "les feuilles peltées se rencontrent chez les plantes les plus différentes sous le rapport de leur taille, de leur port et des conditions physiques de leur habitat". Als gemeinschaftliches Merkmal kann er nur erwähnen, dass sie nicht bei wirteliger und selten bei opponierter Blattstellung vorkommt. (S. 16).

Es ist Schade um die teleologische Betrachtung der Blattform, dass man sogar in diesem Falle keinen Nutzen entdecken kann. Wenn überhaupt irgendwo, so würde man doch bei einer so typischen Form eines so wichtigen Organs Anpassungen vermuten.

Betrachten wir die Liste aber an der Hand der oben aufgestellten Regel von der Korrelation zwischen Nervatur und Verzweigung, dann finden wir wohl etwas Gemeinschaftliches, denn mit Ausnahme von 6 Arten gehören Alle zu cymösen oder opponiertblättrigen Familien, wodurch die Handnervigkeit ermöglicht ist.

Eine Ausnahme bilden nur zwei Utricularia-arten (Lentibulariaceae), Gunnera peltata Phil. (Halorrhagidaceae), Shorea subpeltata Miq. (Dipterocarpaceae), die einzige Leguminose und die einzige Hamamelidacea.

Utricularia und Gunnera kann ich, wie viele andere Rosettenblätter, nicht erklären. Shorea ist mit einem Fragezeichen angegeben und wird von Miquel mit "folia vix peltata" beschrieben.

Die einzige von De Candolle erwähnte Leguminose. Rudolphia peltata Willd, ist zu streichen. Sie gehört einer. mit Erythrina verwandten, unifoliolaten Gattung an. De Candolle hat sich auf die Abbildung in Plumier, ed. Burman Tab 102, Fig. 1 verlassen. Davon sagt A. P. de Candolle (Prodromus II, S. 414.) "Species a Plumerio solo cognita et forsan eadem ac prior, sed male descripta." Bei der vorigen Art erwähnt er ausdrücklich, dass die Blätter nicht peltat seien. (R. rosea Tussac) I. Urban (Symbolae antillanae Vol II. 1900-1901, S. 304) ist mit der Identität dieser beiden Arten einverstanden. Er bezeichnet die Art als Rhodopsis planisiliqua Urb. und beschreibt die Blättchen folgendermassen: "foliolis anguste ovatis, usque lanceolato-oblongis, basi rotundatis saepius obsolete cordatis,...." und S. 305: "Folia peltata re vera non obvia sunt, sed ob petiolos in sinu basali saepe fere clauso ad dorsum insertos et refractos subpeltata esse simulant."

Die einzige peltate Hamamelidacea, Trichocladus pel-

tatus Meissn. soll in Süd-Afrika gefunden sein und "folia brevissime peltata" besitzen. Harvey and Sonder, Flora Capensis II, S. 325 erwähnen aber nur zwei Arten, wovon die eine, T. crinitus Pers. nur bisweilen schwach herzförmige, dazu meist opponierte Blätter aufweisen soll. Auch Niedenzu (Engler-Prantl III, 2a, S. 130) kennt nur zwei Arten dieser Gattung. Auch Trichocladus wird deshalb wohl aus der Liste zu streichen sein.

Natürlich ist in dieser Weise nur ein Teil der Frage, welche De Candolle sich gestellt hat, gelöst. Wodurch alle diese Pflanzen gerade schildförmige und nicht bloss handnervige Blätter haben, bleibt uns, wie fast alle andere Formverschiedenheiten in der Natur. ein Geheimnis.

XII. Schlussbetrachtungen.

Wir haben gesehen, dass es einen gewissen Parallelismus gibt zwischen den Verzweigungstypen des Stengels und der Blattnervatur und dass auch zwischen Nervatur und Blattstellung Korrelationen bestehen. Jetzt werden wir uns zu fragen haben, in wiefern diese Ergebnisse mit denen anderer Forscher übereinstimmen und wie sie sich im Rahmen unserer Vorstellung der Morphologie der Pflanze einfügen lassen.

Dass die Nervatur bei der Morphologie der Blattform das Wichtigste ist und von dem Umriss des Blattes in gewissen Grenzen unabhängig sich erweist, wurde schon am Schluss von Kapitel IV auseinandergesetzt, und ebenso dass weder die Nervatur, noch das Wachstum die Ursache der Blattform sein kann.

Die von Beketoff (1858, S. 452) formulierte Korrelation zwischen Form und Stellung der Blätter: "Der von den Hauptseitennerven der gegebenen Blattscheibe gebildete Winkel stimmt mit dem Divergenzwinkel überein" ist für unsere Fragestellung wertlos, da er nur die am ausgewachsenen Zweige sichtbare Blattstellung untersuchte und diese bekanntlich mit der Anordnung der Parastichen am Vegetationspunkte keine Beziehung hat. Uebrigens ist auch der Gedanke an einem etwaigen Einfluss der Stellungsverhältnisse am Vegetationspunkt auf die spätere Form der Blätter von vornherein schon ausgeschlossen. Denn der Einfluss von Raumverhältnissen auf die Ausbildung der Pflanzenorgane ist äusserst gering. (Man vergleiche z. b. die Auseinandersetzungen Goebels, 1922 S. 1239—1240 über die Form der Kotvledonen). Man kann sich das an der Papaverknospe gut vergegenwärtigen. Bricht man solch eine Knospe auf, dann glaubt man, hier seien wohl doch der Grösse von Petalen und Staubblättern Grenze gezogen. Sobald aber eine Pflanze einen einzigen verschiedenen Mendelfaktor besitzt - kann man sich etwas Unwesentlicheres vorstellen? - verwandeln sich alle Staubblätter in grosse, breite Blumenblätter, ohne sich um die Raumverhältnisse auch nur im Geringsten zu kümmern.

Die Theorie dass, umgekehrt, die Blattform die Grösse oder die Stellung der Anlagen beeinflüssen könne, ist schon längst von den Phyllotaxis-spezialisten verlassen. (Für eine Uebersicht der Blattstellungstheorien verweise ich nach Schoute 1913).

Natürlich ist die auch von Beketoff (l.c.S. 454) gefundene Korrelation von Blattform und Stengelanatomie nur sekundär, da die Anatomie sich immer erst sehr spät ausbildet, wenn die Blattstellung sich schon geändert hat.

Eine Erklärung der Blattform gewinnen wir in dieser Weise nicht. In morphologischen Fragen bleibt das nun einmal der morphologischen Methode vorbehalten. Die Morphologie kennt aber nur die vergleichende Betrachtung und "Erklären" in der Morphologie heisst "dem Verständniss näher bringen" oder "Einheit in die zunächst wirre Mannigfaltigkeit der Erscheinungen bringen, indem

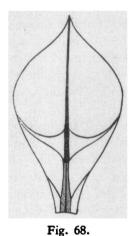
sie dieselben auseinander erklärt" (Troll 1928, S. 20). "Freilich, von Erklärung im Sinne der exakten Wissenschaften kann in der Morphologie, welcher die Kategorie der Kausalität fremd ist, nicht die Rede sein. An die Stelle der kausalen Erklärung tritt in ihrem Bereich, wo das Auge allein regiert, die Ableitung. Ableiten herleiten: das sind gleichbedeutende Ausdrücke für ein "entstanden denken" aus den typischen Verhältnissen, ein "zurückführen" auf den hinter der besonderen Form ruhenden Typus; die Gestalt harrt gleichsam ihrer Aufhellung und erscheint solange dunkel, als der Typus darin noch nicht sichtbar ist. Die morphologische Methode erst macht sie "durchsichtig". Es ist bei Gelingen einer Ableitung, wie wenn die Sonne aufgeht.

Welches Licht z.B. vermochte nicht die Erkenntnis der typischen Natur des Wirbeltierskelettes über diese ganze grosze Gruppe von Tieren zu verbreiten, oder, um ein botanisches Beispiel diesem zoologischen an die Seite zu stellen, die Erkenntnis der Identität des Generationswechsels bei den Archegoniaten und Samenpflanzen! Ungeheure Zusammenhänge taten sich hier vor dem genialen Blick eines einzigen Forschers auf, so dasz, gerade angesichts dieser "vergleichenden Untersuchungen" Hofmeisters, die heute oft wiederholte Behauptung, der Vergleich sei keine wissenschaftliche Methode, einen Zug unfreiwilliger Komik bekommt." (Troll, 1.c.S. 21).

Auf dem Wege der Korrelationsmethode fand Beketoff weiter: (S. 421) 1) Die Länge der Blattscheibe und die des Blattstiels stehen im umgekehrten Verhältnisse zu einander: je länger der Blattstiel, desto verhältnissmässig kürzer, oder, was dasselbe ist, desto verhältnissmässig breiter ist die Blattscheibe.

2) Je grösser der Blattwinkel, desto verhältnissmässig länger, oder, was dasselbe ist, desto verhältnissmässig schmäler ist die Blattscheibe. (Blattwinkel nennt er den Winkel, welcher vom Blatt und vor der dem Stengel perpendiculären, die Basis des Blattes durchlaufende Fläche gebildet wird).

Die erste Regel, interessiert uns hier am meisten. Sie bezieht sich nicht direkt auf die Nervatur und will nur angeben, dass an einer bestimmten Pflanze oder bei verwandten Pflanzen, das Verhältniss zwischen Blattbreite



Bildliche Darstellung der von Beketoff und Sinnott und Bailey gefundenen Zusammenhänge zwischen Nebenblätter, Blattstiellänge und Blattform. (Orig.)

und Blattstiellänge plus Scheibenlänge nahezu konstant ist, dass also eine Verkürzung der Scheibe sich zu Gunsten der Blattstiellänge vollzieht. In dieser Fassung kann diese Regel sich m.E. wohl behaupten.

Vielleicht hat sie noch etwas grössere Gültigkeit, indem man sagen könnte, das Blatt, mit dem Blattstiel einbezogen, (Fig. 68) habe im Allgemeinen einen etwas länglichen Umriss. Der Stiel wäre nur die verschmälerte Basis der Scheibe.

Zu einem dergleichen Urblatt kommen auch Sinnott and Bailey, (1914). Bei der Vergleichung der Beschaffenheit des Blattrandes, des Vorkommens von Stipulae und der Anatomie des Stengelknotens, kommen sie zum Schluss (S. 452):

"There is an intimate connection

between the type of nodal anatomy (one, three or many traces and gaps) and the occurence of stipules and similar structures in dicotyledons. In the majority of plants with a trilacunar node stipules are present; in almost all with a unilacunar node they are absent, and in all with a multilacunar node the leaf has a sheathing base.... The character of the leaf margin is also important in governing the occurrence

of stipules, for stipules are generally absent in entire-leaved families, even though the latter are trilacunar.... Morphologically, stipules are to be regarded as integral portions of the leaf, and seem to be more nearly homologous with teeth than with any other structures.... A leaf provided with two distinct stipules is more ancient in type than one with a sheathing base."

Es sei mir gestattet noch einige ihrer Beweise für diese Homologie zwischen stipulae und Blattzähne hier zu zitieren. Uebrigens sei auf ihre reiche Material-sammlung verwiesen. "In the Saxifragaceae, for example, the entireleaved genera Philadelphus, Deutzia and Hydrangea are without stipules, whereas stipules or stipule-like appendages occur in Ribes, which almost always has toothed leaves; and also in certain of the herbaceous serrate genera. In the Caprifoliaceae the entire-leaved genera Lonicera and Diervilla are exstipulate, as are the entire-leaved species of Viburnum, but the serrate, dentate or lobed species of the last-named genus are in the great majority of cases provided with stipules.

The Rosaceae are overwhelmingly stipulate, but in the subfamily Chrysobalanoideae, which is mainly tropical and entire-leaved, stipules are either absent or extremely small. The same fact is also evident within single genera, for those species of Salix, for example, which are quite entire, have no stipules or have very small ones; and Myrica asplenifolia, with its strongly dentate leaves, is stipulate, whereas the other species, many of which are nearly or quite entire, are not provided with stipules. In all these instances the node is trilacunar. In many other families, such as the Euphorbiaceae, Violaceae, Moraceae and others, the absence or small size of stipules in entire-leaved species and their strong development in species with toothed leaves is evident."

Sie betrachten die Stipulae daher als die zwei ersten Blattzähne.

In einer weiteren Publikation (1915) verteidigen sie die Meinung, dass das handnervige, wahrscheinlich handspaltige Blatt den primitivsten Typus des Angiospermenblattes bildet und dass die Monokotylen von einer alten handnervigen Gruppe der Dikotylen abstammen. Auch wir haben in dieser Arbeit in mehreren Familien, wie bei den Ranunculaceen und Rosaceen die Ableitung des racemösen Typus aus dem cymösen verfolgen können. Ihren systematischen Argumenten kann ich zum grössten Teil wohl beipflichten, dass aber die palmate Nervatur der Keimblätter und Blütenblätter dafür spreche, glaube ich bezweifeln zu müssen. Eher glaube ich, dass diese Handnervigkeit in meinem Kapitel VIII Platz finden sollte, also mit der opponierten Blattstellung zusammenhänge. Es geht doch nicht an, die Kelch- und Blumenblätter als primitiver als die Laubblätter zu bezeichnen, wenn auch in gewissen Fällen, wie bei der Gefässbündelanatomie der Cycadeen. die Inflorescenzachse conservative Merkmale zeigen kann. Zum Schluss sei die Frage besprochen: Wie verhält sich das Ergebnis dieser Untersuchung zur Metamorphosenlehre Goethes (1790) oder zur Anaphytosen- theorie Schultz's (1843, 1861) und zur Phyton-theorie Gaudichauds (1841). Die Antwort lautet: Es spricht nicht dafür und nicht dagegen. Die obengenannten Theorien befassen sich nur mit den Einheiten des pflanzlichen Körpers während wir uns hier mit einem Gesetz befassten, nach dem diese Einheiten zu einem Ganzen zusammengefügt sind. Die Einheiten des Protoplasmas sind die Moleküle, doch wissen wir nicht, wie daraus eine Zelle entsteht: die Einheiten der Anatomie sind die Zellen, wir verstehen aber nicht, wie eine Zelle sich so teilen kann, dass ein Organ entsteht, die Einheiten der Morphologie sind Stengel. Blatt und Wurzel, sie sind aber nicht bloss durch Mathematik mit einander zu einem Ganzen verbunden. Zwar sind diese drei Einheiten durch einen grossen Komplex von Eigenschaften von einander verschieden, doch sind sie an demselben Individuum aus vollkommen gleichen Zellen entstanden; sie haben unendlich viele Eigenschaften, chemische und anatomische, gemein, weshalb dürfen sie dann in der Verzweigung nicht übereinstimmen? Die scharfe Grenze zwischen den drei morphologischen Einheiten wird dadurch nicht beeinträchtigt.

Oben, S. 430 habe ich schon auf die Wiederholungstendenz in der Gestaltung der zusammengesetzten Blätter hingewiesen, wie sie sich in der Nervatur der Blättchen von der Hernandiacee Illigera pentaphylla Welw. und in den sogenannten Stipellen vieler Pflanzen äussert.

So wie sich dort eine Wiederholung zeigt innerhalb einer morphologischen Einheit, ist die Korrelation zwischen Stengel- und Blattform eine Wiederholung ausserhalb der morphologischen Einheit. Das Studium dieser Aehnlichkeiten gehört aber nicht weniger als die Metamorphosenlehre zum Gebiet der Morphologie, weil jeder Vergleich von Formen zur Aufdeckung von Gesetzen dazu gehört.

Durch vorliegende Untersuchung gewinnt die folgende Aussprache Velenovsky's (1.c. S. 478) an Interesse:

"Die Blattform entspricht nicht nur den biologischen Zwecken und morphologischen sowie historischen Ursachen der betreffenden Pflanze, sondern passt sich auch dem ganzen Baue und Stil der Pflanze harmonisch an, wodurch die Pflanzen nicht selten ein prachtvolles Exterieur gewinnen, welchem strenge ästhetische Regeln zugrunde liegen.".... und: "Die ästhetischen Formen der Blätter lassen sich nicht in jedem Falle und in allen Punkten in einen kausalen Zusammenhang bringen mit den biologischen Einflüssen und morphologischen Momenten."

Sogar die von Laien bisweilen ausgesprochene Meinung,

es bestehe eine gewisse Uebereinstimmung zwischen dem Habitus des Baumes und seiner Blattform bekommt einen wissenschaftlichen Grund. Etwas derartiges bringt auch folgendes Zitat aus Velenovsky (S. 626) zum Ausdruck: ..Nicht nur die Kräuter und Sträucher, sondern auch - und das noch mehr - die Bäume zeichnen sich nach den Gattungen und Arten durch einen besonderen Charakter ihrer ganzen Zusammensetzung und insbesondere der Kronverzweigung aus, was wir gut zur Winterzeit verfolgen können, wo die Bäume blattlos sind. Der in dergleichen Dingen Erfahrene wird im Winter schon von fern eine Eiche, eine Linde, Ulme, einen Ahorn, eine Birke, Erle, Kastanie, Rosskastanie, u.s.w. erkennen. Dieser Charakter hat seinen Ursprung in der Verzweigungsart und in dem Nachwachsen des Hauptgipfels und der Seitenzweige. Auch die verschiedene Blattstellung gibt hiezu Anlass, es ist z.B. ein grosser Unterschied in der Verzweigung, wenn die Blätter gegenständig oder wechselständig oder wenn sie zweireihig angeordnet sind. Sehr viel liegt auch daran, ob die Endknospe verkümmert oder sich entwickelt und so den Zweig in gleicher Richtung verlängert. Interessant ist, dass der Winkel, in welchem die Zweige sich verzweigen, ebenso die Anzahl und Länge der Zweige häufig den Nerven in den Blättern entsprechen. so dass der Verzweigungstypus der Krone auch in der Nervatur der Blätter ausgeprägt zu sein pflegt (bei der Eiche, Ulme, Weide, Rosskastanie). Eine viel grössere Mannigfaltigkeit in der Verzweigung und Zusammensetzung der Baumkronen finden wir allerdings in den Tropenländern und Studien in dieser Beziehung wären sehr wünschenswert."

Mit dem Wunsche dass meine Arbeit zu dergleichen Untersuchungen, auch in den Tropen, anregen möge, übergebe ich sie der Veröffentlichung.

Zusammenfassung.

Die relative Länge von Haupt- und Nebenachsen der Pflanzen steht im Zusammenhang mit der relativen Länge von Haupt- und Seitennerven. Man kann daher im Allgemeinen sagen, dass handnervige und handförmige Blätter zu cymösen Blütenständen und fiedernervige und gefiederte Blätter zu racemösen Blütenständen gehören. Ausnahmen dieser Regel sind zahlreich, da sowohl die Blattform als der Blütenstand in vielen Fällen unabhängig variiert. Bei den höchst differenzierten Gruppen, wie z.B. bei den Sympetalen, sind sie besonders häufig. Wenn die Blätter opponiert stehen, verkürzt sich fast immer die Hauptachse zu Gunsten der Seitenachsen; es treten sogenannt cymöse, d.h. dichasiale Blütenstände auf. Auch die Nervatur der opponierten Blätter kann sich in handnervig verändern; namentlich tritt in diesem Falle eine herzförmige Blattgestalt öfters auf. Bei den Sympetalen mit Concaulescenz-erscheinungen liegen die Verhältnisse zu verwickelt. Die Blattform der Lianen ist nicht durch Anpassung entstanden, sondern auch sie steht im Zusammenhang mit dem Verzweigungstypus des Stengels. Das nämliche gilt für die schildförmigen Blätter.

Literaturverzeichnis.

- Beketoff, A. 1858. Mémoire sur la stabilité et la régularité des proportions relatives des parties foliaires. Moscou. 44 S.
- der Blatttheile zu einander und zum Stengel. Linnaea 29. (1857—1858) S. 417—462.
- Berg, O. C. und Schmidt, C. F. 1896. Altas der officinellen Pflanzen, 2te Aufl.
- Bitter, G. 1897. Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. Flora, Bd. 83 (1897) S. 223—303.

- Brouwer, J. 1923. Onderzoekingen over de Platanaceae. Diss. Utrecht.
- Candolle, C. de. 1899. Sur les feuilles peltées. Bull. Trav. Soc. Bot. Genève, IX, (1898-1899) nr. 9, S. 1-51.
- Chodat, R. 1928. Les clones chez les Algues inférieures. Verhandl. 5. Int. Kongr. f. Vererb. Wiss. Berlin, 1927, S. 522—530.
- Ettingshausen, C. von. 1861. Die Blattskelete der Dikotyledonen.
- Fothergill, W. E. 1888. On the leaves of the climbing plants. Trans. Edinb. Bot. Soc. Vol. 17, 1888, S. 308—311.
- Gaudichaud, Ch. 1841. Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. Paris. 1841.
- Glück, H. 1919. Blatt- und Blütenmorphologische Studien. Goethe, J. W. von. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. (Troll, 1926.)
- Hansgirg, A. 1903. Phyllobiologie. (Vorläufige Mitteilungen im Bot. Centralbl. 1901, Beih. X, 7 und Sitz, Ber. K, Böhm. Ges. Wiss. 1901.)
- Hegi, G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. IV.
- Heijl, W. M. and H. Uittien, 1927. Some observations on the heredity of the leafform in Chelidonium maius L. Genetica VIII, 1926, S. 389—396.
- Hollick, A. 1894. Wing-like appendages on the petioles of Liriodendron populoides Lesq. and Liriodendron alatum Newb. Bull. Torr. Bot. Club. XXI, 1894, S. 467—471.
- Jankó, J. 1890. Abstammung der Platanen, Engl. Bot. Jahrb. Syst. XI, S. 412—458.
- Knuth, R. 1910. Geraniaceae. Engler, Das Pflanzenreich,
 Leake, H. M. and B. R. Pershad, 1920. A preliminary
 note on the flower-colour and associated characters of
 the opium-poppy. Journ. of Genetics X, 1920, S. 1—20.
 Lindman, C. A. M. 1899. Zur Morphologie und Biologie

- einiger Blätter und belaubter Sprosse. Bih. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 25, III, nr. 4.
- Potonié, H. 1912. Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie.
- Prantl, K. 1883. Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter insbesondere der Dicotylen. Ber. D. Bot. Ges. I, 1883, S. 280—288.
- Sachs, J. 1874. Lehrbuch der Botanik, 4te Aufl.
- Schenck, H. 1892. Beiträge zur Biologie der Lianen. A. F. W. Schimper, Bot. Mitth. aus den Tropen, Heft. 4.
- Schenk, A. Palaeophytologie, begonnen von W. Ph. Schimper, fortgesetzt und vollendet von A. Schenk. (K. A. Zittel, Hand. der Palaeontologie, II Abt.)
- Schlechtendahl-Hallier, 1883. Flora von Deutschland, 5te Aufl. Bd. 14.
- Schoute, J. C. 1913. Beiträge zur Blattstellungslehre. I. Die Theorie. Rec. Trav. Bot. néerl. X. (1913), S. 153—325.
- Schultz, C. H. 1843. Die Anaphytose oder Verjüngung der Pflanzen. Berlin.
- _____, 1861. Die Bedeutung der Verzweigung im Pflanzenreich. Flora. Bd. 44 (1861), S. 273—288 und 297—302.
- Schulz, O. E. 1903. Monographie der Gattung Cardamine. Engl. Jahrb. 33, 1903, S. 280—623.
- Seybold, A. 1927. Untersuchungen über die Formgestaltungder Blätter der Angiospermen. I. Die homologen Konvergenzreihen der Blätter und allgemeine, kritische Bemerkungen über das Gestaltproblem. Bibliotheca Genetica Bd. XII.
- Shreve, F. 1914. The direct effect of rainfall on hygrophilous vegetation. Journ. of Ecology II, 1914, S. 82—98.
- Sinnott, E. W. and I. W. Bailey, 1914. Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. II. Nodal anatomy and the morphology of stipules. Am. J. of Bot. I. S. 441—453.
- ----, 1915, Investigations, etc. V. Foliar evidence as

- to the ancestry and early climatic environment of the Angiosperms. Am. J. of Bot. II, 1915, S. 1—22.
- Sprenger, C. 1911. Neue Mitteilungen über Wistaria chinensis DC. Mitt. D. Dendrol. Ges. XX, 1911, S. 237.
- Soahl, E. 1893. Regenfall und Blattgestalt. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, XI, 2, S. 68—182.
- Toxopeus, H. J. 1928. Erblichkeitsuntersuchungen an Nigella damascena L. Genetica IX, 1927, S. 341—440.
- Troll, W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin, Springer.
- , 1926 Goethes morphologische Schriften. Jena 1926.
- Uittien, H. 1928. Ueber eine abweichende Form von Anthriscus sylvestris Hoffm. Rec. Trav. Bot néerl. XXVa (1928) S. 445-451.
- Velenovsky, J. 1905—1910. Vergleichende Morphologie der Pflanzen.
- Ward, L. F. 1888. The palaeontologic history of the genus Platanus. Proc. U.S.A. Nat. Mus. XI, 1888, S. 39—42.
- Warming, E. 1901. Om Lövbladformer. Overs. K. Danske Vld. Selsk. Forh. 1901, nr. 1. S. 1-49.
- Wettstein, R. von. 1924. Handbuch der systematischen Botanik, 3te Aufl. II Teil.

Familien- und Autorenverzeichnis.

Seite:	Seite:
Acanthaceae 442, 460, 465	Araliaceae 409, 454, 466
Aceraceae 439	Aristolochiaceae 454
Adoxaceae 443	Asclepiadaceae 434, 437,
Aizoaceae 437, 450	442, 458, 467
Amarantaceae 431	Bailey, I. W 391, 472
Anacardiaceae 431	Balsaminaceae 431
Ancistrocladaceae 463	Begoniaceae 457, 466
Anonaceae 431, 463	Beketoff, A 391, 469, 471
Apocynaceae 435, 437, 442,	Berberidaceae 429, 466
458, 467	Betulaceae
Aquifoliaceae	Bignoniaceae 442, 458

Seite:	Seite:
Bixaceae 444	Elatinaceae 437, 442
Bombacaceae 416	Epacridaceae 431
Borraginaceae 451, 463	Ericaceae
Brouwer, J 444	Erythroxylaceae 431
Brunelliaceae 443	Ettingshausen, C. von 392
Burseraceae 431	Eucryphiaceae 442
Calycanthaceae 443	Euphorbiaceae 417, 422,
Campanulaceae 439	457, 467, 473
Candoll:, C. de 465	Fagaceae 433
Capparidaceae 425	Fothergill, W. E 452
Caprifoliaceae 434, 437,	Frankeniaceae 437
442, 459, 473	Garryaceae 443
Caryocaraceae 437	Gaudichaud, Ch 474
Caryophyllaceae . 434, 435, 442	Geissolomataceae 443
Casuarinaceae 431	Gentianaceae 437
Celastraceae 461	Geraniaceae 419, 466
Cercidiphyllaceae 440	Gesneriaceae 442, 467
Chenopodiaceae 431	Goebel, K. v 409, 470
Chloranthaceae 433, 443	Goethe, J. W. v 401, 474
Cistaceae 425	Gomortegaceae 443
Cochlospermaceae 444	Grubbiaceae 443
Columelliaceae 437	Guttiferae 409, 435, 438, 443
Combretaceae 461	Halorrhagidaceae 466, 468
Compositae. 404, 438, 439, 467	Hansgirg, A 393
Connaraceae 431	Hamamelidaceae 466, 468
Convolvulaceae 456, 467	Heijl, W. M 395
Coriariaceae 443	Hernandiaceae 429, 467
Crassulaceae 425, 466	Hippocastanaceae 439
Cruciferae 397, 402, 404, 431	Hippocrateaceae 463
Cucurbitaceae 407, 455	Hollick, A 450
Cunoniaceae 443	Hydrophyllaceae 450
Diapensiaceae 404	Icacinaceae 463
Dichapetalaceae 463	Jankó, J 444
Dilleniaceae 462	Juglandaceae 431
Dipsacaceae 436, 443	Julianiaceae 431
Dipterocarpaceae 431, 466, 468	Labiatae 437, 441
Droseraceae 409, 425, 466	Lardizabalaceae 463
Ebenaceae 431	Lauraceae 429, 431, 449
Eichler, A. W 401, 411	Lecythidaceae 431
Elaeagnaceae 431	Leguminosae 396, 397,
Elaeocarpaceae 419	404, 431, 468

Seite:	Seite:
Linaceae 409, 425	Polemoniaceae 440
Lindman, C. A. M 452	Polygalaceae 431
Loasaceae 461	Polygonaceae 456, 467
Loganiaceae 435, 438, 442	Portulacaceae 425
Loranthaceae 435, 443	Potonié, H 444
Lythraceae 431, 437	Prantl, K 444
Magnoliaceae 449, 450	Primulaceae 404, 411, 465
Malpighiaceae 462	Proteaceae 431
Malvaceae 398, 416, 466	Quiinaceae 443
Marcgraviaceae . 431, 438, 463	Ranunculaceae 395, 404,
Melastomataceae. 437, 442, 446	413, 439, 463, 466
Meliaceae	Resedaceae
Melianthaceae 431	Rhamnaceae 456
Menispermaceae 455, 466	Rhizophoraceae 437
Monimiaceae 443, 462, 467	Rosaceae 426, 439, 466, 473
Monocotylen 401, 408,	Rubiaceae . 434, 437, 442,
424, 467	459, 465, 467
Moraceae 457, 473	Rutaceae 430
Moringaceae 431	Salicaceae 434, 473
Myricaceae 431, 443	Sabiaceae
Myristicaceae 431	Sachs, J 391
Myrothamnaceae 443	Salvadoraceae 443
Myrsinaceae 431	Sapindaceae 431, 439, 462
Myrtaceae 443, 466	Sapotaceae
Nepenthaceae 431	Saururaceae
Nolanaceae	Saxifragaceae 425, 461,
Nyctaginaceae 431, 435, 460	466, 473
Nymphaeaceae 466	Schenck, H 451
Ochnaceae 431	Schoute, J. C 470
Oenotheraceae 431, 442, 465	Schultz, C. H 474
Oleaceae 438, 442, 443	Schulz, O. E 402
Oliniaceae 443	Scrophulariaceae. 431, 435,
Pap .veraceae 395, 427	437, 442, 465
Passifloraceae 456, 466	Seybold, A 393, 409
Pedaliaceae 442, 465, 467	Shreve, F 453
Phytolaccaceae 431	Simarubaceae 431
Piperaceae 432, 455. 467	Sinnott, E. W 391, 472
Pirolaceae 404	Solanaceae 451, 465
Pittosporaceae 431, 463	Sonneratiaceae 443
Plantaginaceae 451	Stahl, E 453
Platanaceae 444. 450	Staphyleaceae 443

TAFEL VII.

H

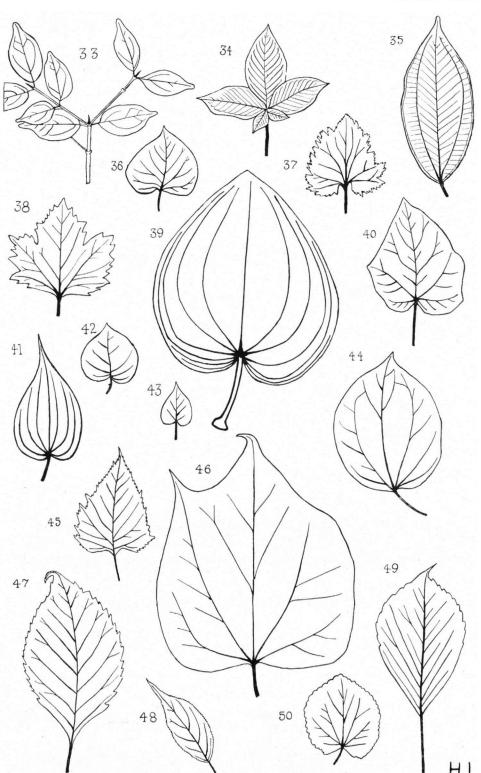
TAFEL VII BLATTFORMEN CYMÖSER FAMILIEN.

- Fig. 1 Cola Afzelii Mast. (Sterculiac.) Nach Schumann in Engler, Monograph. Afrik. Pflanzenfamilien, Tab. XI.
 - ., 2 Cola cordifolia R. Br. Nach Schumann I.c. Taf. XVI.
 - 3 Cola laurifolia Mast. Nach Schumann l.c. Taf. XIV.
 - .. 4 Cola hypochrysea K. Schum. Nach Schumann l.c. Taf. XV.
 - , 5 Cola marsupium K. Schum. Nach Schumann l.c. Taf. XII.
 - ,, 6 Urtica gracilis Ait. (Urticac.) Orig.
 - , 7 Urtica alba Zipp. Orig.
- " 8 Urtica cannabina L. Orig.
- , 9 Ficus toxicaria L. Orig.
- ,, 10 Ficus diversifolia Blume Orig.
- ,, 11 Ficus tricolor Miq. (F. leucocoma Miq.) Orig.
- , 12 Celtis cinnamomea Lindl. (Ulmac.) Orig.
- ,, 13 Celtis spec. Orig.
- " 14 Celtis strychnoides Planch. Orig. (C. philippinensis Blanco).
- " 15 Parietaria cochinchinensis Lour. (Urticac) Orig.
- " 16 Sterculia cinerea Rich. Nach Schumann I.c. Taf. IX.
- " 17 Buettneria africana Mast. Nach Schumann I.c. Taf. V. (Sterculiac.)
- ,, 18 Buettneria fruticosa K. Schum. Nach Schumann I.c. Taf. V.

TAFEL VIII OPPONIERTE BLÄTTER.

- Fig. 33 Strychnos Grayi Griseb. (Loganiac.) Orig.
- " 34 Vitex pubescens Vahl (Verbenac.) Nach Koorders en Valeton, Boomsoorten van Java, Fig. 295.
- .. 35 Strychnos acuminata Wall. (Loganiac.) Orig.
- " 36 Syringa oblata Lindl. (Oleac.) Nach K. C. Schneider, Handbuch der Laubholz-kunde.
- . 37 Scrophularia vernalis L. (Scrophulariac.) Orig.
- " 38 Viburnum Opulus L. (Caprifoliac.) Nach Schneider l.c.
- " 39 Tibouchina Mosenii Cogn (Melastomatac.) Nach Martius, Flor. Bras. XIV, 3, Tab. 91.
- " 40 Paulownia tomentosa K. Koch (Scrophulariac.) Nach Schneider l.c.
- ,, 41 Rubia Munjista Roxb. (Rubiac.) Nach Wight, Icones, Tab. 187.
- " 42 Cynanchum erectum L. (Asclepiadac.) Nach Schneider 1.c.
- " 43 Stellaria nemorum L. (Caryophyllac.) Orig.
- ,, 44 Arrabidaea celastroides Bur. (Bignoniac.) Nach Martius 1.c. VIII, 2, Tab. 73.
- ,, 45 Euptelea polyandra S. et Z. (Cercidiphyllac.) Orig.
- .. 46 Catalpa Kaempferi S. et Z. (Bignoniac.) Nach Schneider, I.c.
- ,, 47 Euptelea Davidiana Baill. (Cercidiphyllac.) Nach Hooker, Icones, Tab. 2787.
- ,, 48 Eucommia ulmoides Oliv. (Cercidiphyllac.) Orig.
- ,, 49 Trochodendron aralioides S. et Z. (Cercidiphyllac.) Orig.
- .. 50 Cercidiphyllum japonicum S. et Z. (Cercidiphyllac.) Orig.

TAFEL VIII.



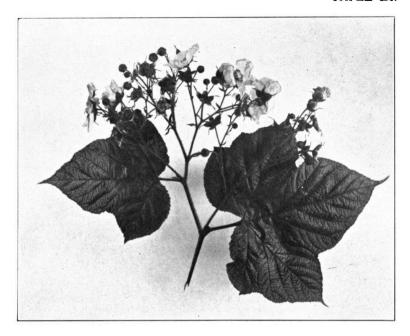




Fig. 31. Beispiele der beiden Verzweigungstypen bei den Rosaceen; oben Rubus odoratus L. mit cymösem Blütenstande und handnervigen Blättern; unten Spiraea (Sorbaria) sorbifolia L. mit racemösem Blütenstande und gefiederten Blättern.

Seite:	Seite:
Sterculiaceae 402, 417,	Uittien, H 395, 401, 413
457, 466	Ulmaceae 417, 422
Symplocaceae 431	Umbelliferae 404, 409, 466
Tamaricaceae 431	Urticaceae 417, 422, 457, 467
Theaceae 431, 438	Valerianaceae 434, 437, 442
Thymelaeaceae 431	Yelenovsky, J 401, 436,
Tiliaceae 416, 466	438, 455, 475
Toxopeus, H. J 395	Verbenaceae 437, 441
Triplochitonaceae 444	Violaceae 463, 473
Trochodendraceae 439	Vitaceae, 454, 466
Troll, W 402, 471	Ward, L. F 450
Tropaeolaceae 456, 466	Warming, E 453
Turneraceae	Wettstein, R. von 450