

ÜBER DIPLOPHYLLIE UND VERWANDTE ERSCHEINUNGEN IN DER BLATTBILDUNG.

Von

WILHELM TROLL

(München).

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingegangen am 11. August 1931.)

Einleitung, zugleich Geschichte des Diplophyllieproblems.

Die Bezeichnung „Diplophyllie“ ist gebildet nach dem Speziesnamen der *Alchemilla diplophylla*, einer in ihrer Gattung einzig dastehenden Pflanze, welche von WEBERBAUER in den Anden von Bolivien und Peru aufgefunden und von DIELS¹ unter obigem Namen beschrieben wurde. An ihren Laubblättern sind zu den beiden Spreitenflügeln, welche die Blattfläche ausmachen, auf der Oberseite der Lamina zwei weitere hinzugekommen, die tatsächlich die Spreite wie verdoppelt erscheinen lassen und ihr eine vierflügelige Querschnittsform verleihen.

Ähnliche Erscheinungen, die außer an Laubblättern auch an Blumenblättern auftreten, wurden von älteren Autoren, namentlich A. BRAUN² und WYDLER³, als „Überspreitung“ oder als „Doppelspreitung“ bezeichnet, z. B. bei *Caltha appendiculata*. Von Blumenblättern mit Doppelspreiten lassen sich vor allem die mit paarigen, ligulaartigen Emergenzen versehenen Petala der Silenoideen und des zu den Sapindaceen gehörigen *Erioglossum cauliflorum* nennen.

Verhältnismäßig häufig kommt Doppelspreitung als teratologische Bildungsabweichung vor, und es sind Fälle dieser Art des öfteren beschrieben worden, für Laubblätter z. B. von JÄGER⁴, WYDLER⁵, CELAKOVSKY⁶ und EICHLER⁷, für die Petala vergrünter Blüten etwa von

¹ Englers Bot. Jb. 40, 277 (1908).

² Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, S. 68. Leipzig 1851.

³ Über Verdoppelung der Blattspreite. Flora 35, 737 (1852).

⁴ Über die Mißbildungen der Gewächse. Stuttgart 1814; ferner: Beobachtungen über Mißbildungen von Pflanzen. Flora 33, 481 (1850).

⁵ A. a. O., S. 737 ff.

⁶ Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefäßes. Jb. f. wiss. Bot. 11, 124 (1878).

⁷ Verdoppelung der Blattspreite bei *Michelia Champaca* L., nebst Bemerkungen über verwandte Bildungen. Ber. dtsch. bot. Ges. 4, 37 (1886).

ENGELMANN¹ und PEYRITSCH² (*Torilis Anthriscus* und andere Umbelliferen). Dasselbe ist aber auch gelegentlich an den Perianthblättern sonst normaler Blüten zu sehen; z. B. tragen die inneren Perianthblätter der Iridacee *Anomatheca cruenta* LDL. nicht selten zwei kleine, längs orientierte, lappenartige Hervorragungen, welche der Spreite ein verdoppeltes Aussehen geben.

Größeres Interesse brachte man der Diplophyllie entgegen, seitdem A. BRAUN³ sie in Verbindung mit dem Antherenbau der Angiospermen gebracht hat. Andere, vor allem WYDLER und CELAKOVSKY, sind ihm darin gefolgt und waren bestrebt, ein umfangreiches Material beizubringen, welches die weite Verbreitung der Diplophyllie, sei sie nun normaler oder teratologischer Natur, demonstrieren und Belege für den diplophyllen Bau der Staubblätter bzw. Antheren liefern sollte. Nach WYDLER⁴ zeigen diese von allen Blattorganen die vollständigste Spreitenbildung, wie er überhaupt die Auffassung vertrat, daß „erst die mit Doppelspreitung versehenen Blätter den Begriff des typischen Blattes vollständig in sich verwirklichen“.

Die Anthere hat gewöhnlich eine vierkantige Umrißform, jeder Kante entspricht ein Pollensack. Dieser Bau erklärt sich nach A. BRAUN aus einer „Überspreitung“ der primären Fläche des Staubblattes, so zwar, daß durch paarige Auswüchse der Blattoberseite die Staubbeutelächer, die selbst den Spreitenrändern angehören, jederseits verdoppelt sind. WYDLER⁵ schreibt dazu: „Man denke sich z. B. das Blatt von *Caltha appendiculata* oder die Petala von *Erioglossum* aufgeschwollen, so erhalten wir hier im großen, was uns die vierlappige Anthere im kleinen bietet. Die 4 von der Blattmitte ausgehenden Spreiten entsprechen nämlich den 4 Lappchen einer Anthere, in denen die Pollenbildung geschieht. Was dieser Ansicht einen nicht geringen Grad von Gewißheit verleiht, sind diejenigen Fälle, wo bei vergrüneten Blüten die Antheren selbst wieder Blattnatur annehmen und alsdann vierflügelig erscheinen.“

Ganz im selben Sinne und ebenfalls unter Heranziehung teratologischer Fälle hat sich A. BRAUN⁶ geäußert: „Zahlreiche Beobachtungen an in Laubblatt übergehenden Staubblättern . . ., sowie an manchen petaloidisch affizierten Staubblättern, weisen darauf hin, daß die 4 Staubsäcke einer Anthere nicht einer einfachen, sondern einer durch Emergenz verdoppelten und dadurch vierflügeligen Blattspreite angehören, die 2 vorderen (der Mittellinie der Bauchseite näheren) den Emergenzflügeln, die 2 hinteren (entfernteren) den ursprünglichen Blattflügeln.“

Einen ihrer entschiedensten Vorkämpfer fand die Überspreitungstheorie des Staubblattes in CELAKOVSKY, der sie in einer Reihe von Abhandlungen auf Grund teratologischer Vorkommnisse genauer zu begründen und gegen die entwicklungsgeschichtliche Richtung, namentlich die Einwände GOEBBELS, in Schutz zu nehmen suchte⁷. Wesentlich neue Gedanken hat er jedoch nicht beigebracht.

¹ De antholysi prodromus. Frankfurt a. M. 1832.

² Über Bildungsabweichungen bei Umbelliferen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-physik. Kl. 60, I. Abt., 899 (1870).

³ A. a. O., S. 68. ⁴ A. a. O., S. 737 ff. ⁵ A. a. O., S. 741 f.

⁶ Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin 1875, S. 345.

⁷ Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefäßes. Jb. f. wiss. Bot. 11, 124 (1878). — Untersuchungen über die Homologien der generativen Produkte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefäß-

Es ist eine Frage von fundamentaler Bedeutung, ob es gestattet ist, Mißbildungen, überhaupt teratologische Veränderungen, zur Erklärung normaler Strukturverhältnisse heranzuziehen. Bis zu einem gewissen Grade wird man dem Morphologen das Recht dazu nicht absprechen können. Es sei nur erinnert an die Ableitung der Blumenblätter aus Staubblättern, die sich in der Hauptsache auf Übergangsbildungen zwischen den beiderlei Blattformen gründet, wie sie besonders bei Füllung der Blüten — einem gewiß teratologischen Phänomen — oft zahlreich auftreten. In diesem Falle liefern verbildete Stamina ausgezeichnete Belege für die „Herkunft“ der Blumenblätter aus Staubblättern, ja die Blumenblätter selbst sind im Grunde nichts anderes als abnorm, nämlich vegetativ entwickelte (verlaubte) Staubblätter. Die Grenzen zwischen normaler und pathologischer (oder teratologischer) Umbildung sind eben nicht immer scharf zu ziehen, und deshalb ist grundsätzlich auch gegen die Heranziehung von Abnormitäten zu morphologischen Schlüssen so lange nichts einzuwenden, als sie mit kritischer Umsicht gehandhabt wird.¹

Im allgemeinen jedoch wird man sich auf den Standpunkt stellen, daß nicht die normale Gestaltung eines Pflanzenorgans aus Bildungsabweichungen herzuweisen ist, sondern umgekehrt die normalen Verhältnisse einer Erklärung der abnormen zugrunde zu legen sind. Das gilt auch für die von der Überspreitungstheorie versuchte Ableitung des Antherenbaues aus doppelspreitigen Blumen- bzw. Laubblättern: Die Spreitenverdoppelung erklärt sich umgekehrt aus einer Umbildung der Staubblätter.

Wie MASTERS² und GOEBEL³ betont haben, rührt die Vierflügeligkeit von einer unvollkommenen Petaloidie der Anthere her, ist also eine Begleiterscheinung der Umbildung des Staubblattes in ein Blumenblatt und aus der normalen Entwicklungsgeschichte des Staubblattes zu verstehen. „Ein junges Staubblatt stellt vor dem Auftreten der Anlagen des sporenerzeugenden Gewebes einen vierkantigen Körper dar, in dessen vier Kanten sich dann das Archespor je eines Sporangiums differenziert. Die vier Kanten wachsen nun in ‚vergrüntem‘ Staubblättern zu kleinen Blättchen aus, eine Wachstumserscheinung, die dem gewöhnlichen Zustand gegenüber eine durchaus abnorme ist, die sich aber in ähnlicher Weise gelegentlich auch bei vegetativen Blättern findet. Nichts wäre verfehelter, als jene Blättchen für Umwandlungsprodukte der Pollensäcke zu halten — diese haben sich gar nicht ausgebildet, oder es findet sich ein sehr reduziertes pollen-erzeugendes Gewebe“⁴. Ein ernstlicher Einwand gegen diese Schlußfolgerung ist wohl kaum möglich, und auch ČELAKOVSKÝ⁵ sah sich in seiner Erörterung der

kryptogamen. Ebenda 14, 291 (1884). — Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone. II. Sitzgsber. böhm. Ges. Wiss. Prag 1900. — Über petaloid umgebildete Staubgefäße von *Philadelphus coronarius* und *Deutzia crenata*. Österr. bot. Z. 48, 371 (1898).

¹ Vgl. dazu auch ARBER, A.: Studies in floral morphology. II. On some normal and abnormal Crucifers: with a discussion on teratology and atavism. The New Phytologist 30, 172, bes. 200 (1931).

² Vegetable Teratology, an account of the principal deviations from the usual construction of plants. London 1869. Vgl. den Abschnitt „Petaloidie der Stamina“, S. 329 der deutschen Übersetzung von U. DAMMER (Pflanzen-Teratologie, Leipzig 1886).

³ Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. SCHENCKS Handbuch der Botanik 3, 118, 399. Breslau 1884.

⁴ GOEBEL, K.: a. a. O., S. 118.

⁵ Über gesäumte und excreszenztragende Blätter. Ein teratologischer Beitrag zur Morphologie des Blattes. Abh. böhm. Akad. Wiss. 1, 2. Teil, 832 (1892).

Frage gezwungen, sie anzuerkennen, wobei er freilich in seiner Weise an der Identität umgebildeter Staubblätter mit einem vegetativen „Exkreszenzblatt“ festhielt.

Der Bau der Staubblätter, insonderheit ihrer Antheren, wird durch die geschilderten Abnormitäten also in keiner Weise erläutert. Wenn etwa in dem oben erwähnten Beispiel von *Anomatheca cruenta* an den inneren Perianthblättern gelegentlich Doppelspreitung zu beobachten ist, so wird dadurch zwar die Herkunft der Blumen- bzw. Perianthblätter aus Staubblättern belegt, es sagen solche Fälle aber gar nichts aus über eine angebliche diplophyllie Natur der Staubblätter. Vielleicht jedoch fällt von hier aus einiges Licht auf die normalerweise mit paarigen, ligulaartigen Auswüchsen versehenen Petala, z. B. der Silenoideen. Zweifellos sind sie staminaler Abkunft, so daß es nicht ausgeschlossen wäre, daß die gewöhnlich als Nebenkronzipfel bezeichneten Anhänge sterilen Pollensäcken entsprächen. Damit steht in Einklang, daß sie bei *Saponaria* der Länge nach dem Blumenblatt angewachsen sind¹ und nach MASTERS² an Stelle eines jeden zuweilen eine (allerdings vollständige) Anthere sich findet³.

Sehen wir von Blumenblättern und teratologischen Veränderungen ab, so ist Diplophyllie derzeit nur von verhältnismäßig wenigen, dafür aber um so beachtenswerteren Pflanzen bekannt. Von diesen wurden

¹ BRAUN, A.: Beitrag zur Feststellung natürlicher Gattungen unter den Sileneen. Flora 26, 361 (1843).

² Vgl. PENZIG, O.: Pflanzenteratologie, 2. Aufl., 1, 146. Berlin 1921.

³ Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, daß CELAKOVSKY auch in der Gestaltung der *Griffeläste (Stylodien) von Iris* einen Fall von Doppelspreitung erkennen zu können glaubte (Morphologische und biologische Mitteilungen. I. Über die Narbenlappen von *Iris*. Österr. Bot. Zeitschr. 43, 269 [1893]). Er vergleicht sie direkt mit den Staubblättern bzw. Antheren und schließt seine Mitteilung mit dem Satz: „Es zeigt dies nur, daß manchmal die gewöhnlichsten und bekanntesten Dinge noch Stoff genug zu morphologischen Untersuchungen und zur besseren Würdigung bieten können.“ Als solche können wir CELAKOVSKYS Darstellung nicht betrachten. Erst GOEBEL hat auf Grund der Entwicklungsgeschichte eine haltbare Erklärung der Narbenbildung von *Iris* gegeben (Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 3, 1634 [Jena 1923]. Vgl. auch TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte, S. 312ff. [Berlin 1928]), die leider in der neuesten Darstellung der Iridaceen von L. DIELS (Die Natürlichen Pflanzenfamilien, hrsg. von A. ENGLER, 2. Aufl., Bd. 15a, S. 463 [Leipzig 1930]) unberücksichtigt blieb.

In diesem Zusammenhang kann auch noch auf die Perianthblätter von *Lilium Martagon* hingewiesen werden. Sie sind ebenfalls durch zwei auf ihrer Oberseite entspringende Gewebeleisten ausgezeichnet, welche über der bekannten Nektarrinne zusammenschließen. Mit Diplophyllie haben aber auch sie nichts zu tun. Denn bei *Lilium umbellatum* sind derartige Erhebungen an den Perianthblättern in großer Zahl vorhanden und erscheinen als haar- oder leistenförmige *Exkreszenzen* des Blattgewebes über den Nerven. Bei *Lilium Martagon* sind sie auf die beiden größeren, dem Mediannerven benachbarten Seitennerven des Perianthblattes beschränkt.

Auch an der Basis der äußeren Perianthblätter mancher *Iris*arten kommen paarige Exkreszenzlamellen vor. Sie umfassen das Filament des über dem betreffenden Perianthblatt befindlichen Staubblattes und können als *Leitschienen* für den Rüssel der nektarausbeutenden Insekten angesehen werden.

schon erwähnt *Alchemilla diplophylla* und *Caltha appendiculata*, es gehören dazu aber, wie sich unten zeigen wird, auch noch weitere Arten der Gattung *Caltha*, wie *C. sagittata*, *C. dioneaeifolia*, *C. limbata* und andere.

Merkwürdig wird den Leser vielleicht berühren, daß hier auch die „Wendeltreppenblätter“ einiger Araceen, von denen ich nur *Helicodiceros* untersuchen konnte, unter die diplophyllen Blattgestalten aufgenommen sind. Bei aller äußeren Verschiedenheit sind aber die Vorgänge der Blattbildung und namentlich gewisse Formen der Primärblätter sehr ähnlich denen der Laubblätter von *Caltha*, so daß jene Araceen in diesem Zusammenhang nicht fehlen durften.

Wir behandeln also nacheinander:

I. Diplophyllie Ausbildung der Laubblätter bei Araceen, insbesondere *Helicodiceros* (L. f.) ENGL.

II. Die Diplophyllie in der Gattung *Caltha* L.

III. *Alchemilla diplophylla* DIELS.

Von einer Zusammenfassung der Ergebnisse am Schluß der Abhandlung wurde abgesehen, da sie ohne Kenntnis der Einzelheiten ziemlich wertlos sein dürfte. Die hier zu behandelnden Erscheinungen der Blattbildung sind zu kompliziert und mannigfaltig, um das Wesentliche an ihnen in Form einer Zusammenfassung wiedergeben zu können.

Ebenso wurde auf eine einheitliche Darstellung der Ökologie der Doppelblätter verzichtet. Zwar hat es an den verschiedensten Deutungen nicht gefehlt; aber es ist das Verständnis dieser Blattformen dadurch kaum irgendwie gefördert worden, und experimentelle Untersuchungen liegen nicht vor. Es ging hierbei wie so oft in morphologischen Fragen: Man deutete in die Gestalt einen Nutzen hinein und glaubte sich der Aufgabe enthoben, sie nach wissenschaftlichen Prinzipien zu analysieren, weshalb schon HOFMEISTER sagte: „Die Nützlichkeitstheorie . . . erklärt jede in der Natur vorkommende Gestaltung oder sonstige Eigenschaft eines Organismus für eine Anpassung an die äußeren Verhältnisse, und erklärt damit zu viel; sie schneidet die Erforschung der nächsten Ursachen ab¹.“ Wenn der Diplophyllie überhaupt eine ökologische Bedeutung zukommt, so ist sie wahrscheinlich für die einzelnen Formen eine recht verschiedene. Deshalb wurden im folgenden diese Fragen jeweils in den einzelnen Abschnitten behandelt, also getrennt für *Helicodiceros*, *Caltha* und *Alchemilla diplophylla*.

Die Hauptaufgabe der vorliegenden Abhandlung besteht darin, ein *morphologisches* Verständnis der Diplophyllie zu erlangen. Daß es sich dabei um stark abgeleitete Blattformen handelt, dürfte von vornherein klar sein. Sie müssen sich demzufolge aus der „haplophyllen“ Blattbildung in den betreffenden Verwandtschaftskreisen ableiten und erklären lassen.

¹ Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handbuch der physiologischen Botanik, herausgeg. von W. HOFMEISTER, 1, 579. Leipzig 1868.

Der Gesichtspunkt, aus dem dies hier erfolgt, ist als solcher nicht neu und wurde schon von DARWIN¹ zur Erklärung von Monstrositäten und sonstigen Bildungsabweichungen herangezogen, z. B. der Pelorien: „... wenn alle Kronenblätter einer *Linaria* einfach und regulär werden“, so dürften „solche Fälle nur eine Folge einer *Entwicklungshemmung* sein . . . ; denn in diesen Blumen sind alle Organe während ihres frühesten Zustandes symmetrisch, und wenn sie auf diesem Wachstumsstadium gehemmt würden, würden sie nicht irregulär werden“². Später hat besonders GOEBEL die Bedeutung der Entwicklungshemmungen für die Gestaltbildung im Pflanzenreich betont. Es handelt sich also darum, daß ein entwicklungsgeschichtlich frühes Stadium ohne nachfolgende Veränderung zum fertigen Organ auswächst. Erfolgt die Hemmung erst verhältnismäßig spät, zu einer Zeit, wo das betreffende Organ zwar schon ausgebildet ist, aber noch in der Knospenlage sich befindet, so kommt es bloß zu einem Ausfall der Entfaltungsvorgänge, wir sprechen mit GOEBEL von einer *Entfaltungshemmung*³.

Eine solche liegt nun auch in allen uns bekannten Fällen von Diplophyllie vor, wobei denn freilich hervorzuheben ist, daß es sich selten um eine einfache Unterbrechung der Entfaltung, sondern vielmehr um eine *durch Umbildung des Blattes hervorgerufene Beibehaltung der Knospenlage* handelt. Die ganze Erscheinung wird am besten als *Ausgestaltung eines Knospenstadiums zur Dauerform* gekennzeichnet.

Für die Untersuchung der andin-neuseeländischen *Caltha*-Arten stand mir das Material des Münchener Staatsherbariums zur Verfügung, ferner in Alkohol konservierte Pflanzen von *Caltha obtusa* CHEESM., die mir Herr Geheimrat VON GOEBEL in freundlicher Weise überließ. Zu den Untersuchungen an *Alchemilla diplophylla* DIELS diente mir Alkoholmaterial, das mein Bruder von seiner Andenreise mitgebracht hat. Den beiden Spendern sowie der Direktion des Staatsherbariums in München bin ich für diese wertvolle Unterstützung sehr zu Dank verpflichtet.

Die Abbildungen stellen mit ganz wenigen Ausnahmen, bei denen die Herkunft besonders vermerkt ist, Originale dar. *Alchemilla diplophylla* wird hier übrigens erstmals bildlich dargestellt. Für die Ausführung der Vorlagen zu Abb. 13 I und II, 20 I, 39 I und II möchte ich Herrn stud. rer. nat. JOSEF WALLNER bestens danken.

¹ Gesammelte Werke, übersetzt von J. V. CARUS, 4, 337 ff. Stuttgart 1878.

² DARWIN, CH.: a. a. O., S. 35. Ausgezeichnet von mir. Denselben Vorgang bezeichnete BAILLON sehr treffend als „arrêt du développement“.

³ Vgl. Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 1, 40 f.

I. Diplophyllie Ausbildung der Laubblätter bei Araceen,
insbesondere *Helicodiceros* (L. f.) Engl.

Unter den mannigfachen Blattformen der Araceen finden sich besonders häufig sogenannte pfeilförmige Blätter, d. h. solche, bei denen die Spreitenbasis zu beiden Seiten des Stieles in flügelartige Fortsätze nach rückwärts auswächst. Von ihnen leiten sich auch die gelappten oder verzweigten Blätter ab, die für die Gattungen *Sauromatum* und *Arisaema* so bezeichnend sind und bei *Helicodiceros muscivorus* (L. f.) ENGL. und *Helicophyllum Rauwolfii* (BLUME) SCHOTT (= *Eminium intortum* [SOLAND.] O. KTZE.) in einer besonders eigentümlichen Ausbildungsform

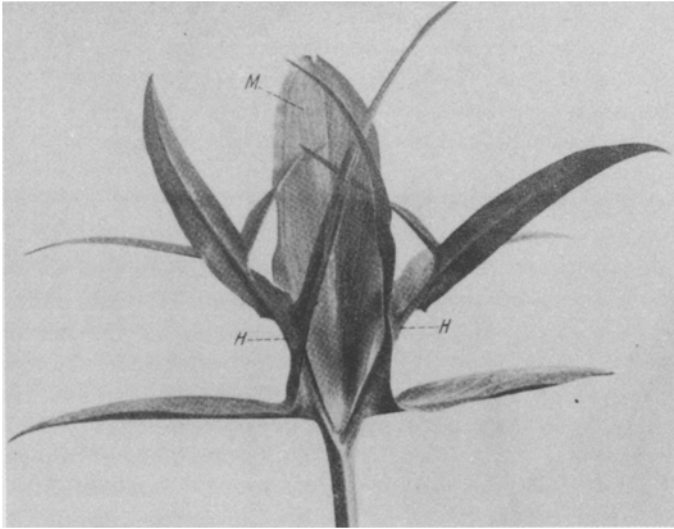


Abb. 1. *Helicodiceros muscivorus*, Laubblatt von der Oberseite gesehen. *M* Mittellappen der Spreite, *HH* die beiden schneckenartig gedrehten „Hörner“ der Spreitenbasis. Stark verkl.

wiederkehren. Es sind an ihnen die Zipfel der basalen Spreitenflügel nicht flach ausgebreitet, sondern schneckenartig eingerollt, worauf ja schon die Benennungen „*Helicodiceros*“ (= Schneckenzweihorn) und „*Helicophyllum*“ (= Schneckenblatt) hinweisen (Abb. 1 und 2).

Helicodiceros bildet vor den Laubblättern einfacher gestaltete *Primärblätter*, deren Spreiten entweder ungegliedert (Abb. 3 I) oder mit nur wenigen Zipfeln versehen sind. Das Primärblatt in Abb. 3 II entspricht ungefähr einem Blatte von *Arum*; wie dieses besitzt es zwei Basalzipfel, die freilich hier seitlich oder nach vorn abstehen und nicht nach rückwärts gerichtet sind. Besonders beachtenswert ist die in Abb. 4 I und II wiedergegebene Primärblattform, die schon einen deutlichen Übergang zu den Schneckenblättern darstellt. Neben zwei seitlichen

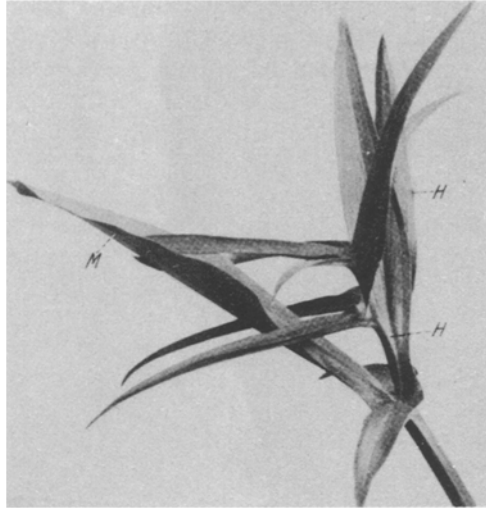


Abb. 2. *Helicodiceros muscivorus*, Laubblatt von der Seite gesehen. Bezeichnungen wie in Abb 1. Stark verkl.



Abb. 3. *Helicodiceros muscivorus*, Primärblätter. Erklärung im Text. Stark verkl.

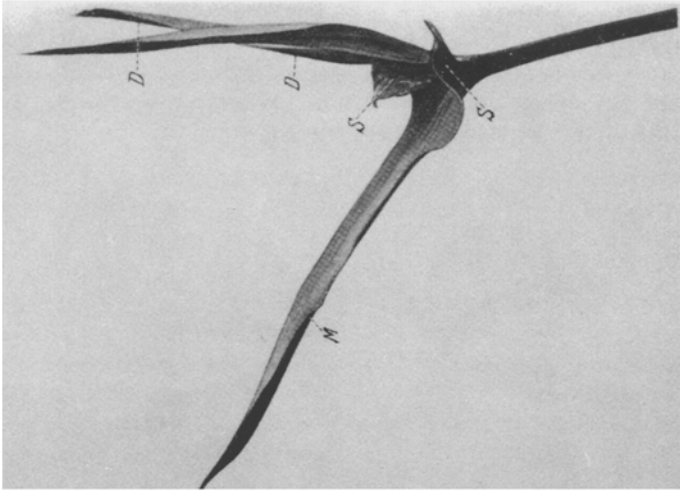
Basalzipfeln sind an ihr zwei dorsale Blattabschnitte vorhanden, die ihre morphologische Oberseite der Spreitenfläche zukehren und darin den rückenständigen (adaxialen) Spreitenflügeln diplophyller Blätter, namentlich gewisser *Caltha*-Arten, recht ähnlich sind¹.

GOEBEL² hat die Blätter von *Helicodiceros* und *Helico-*

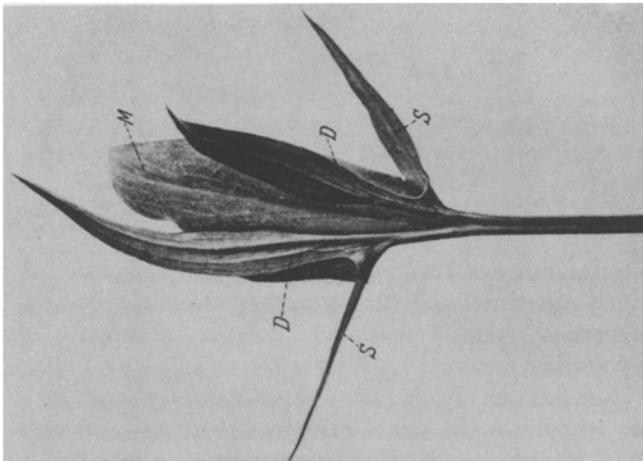
¹ Ähnlich gestaltete Primärblätter treten offenbar auch bei *Helicophyllum* auf. Man vergleiche ENGLER, A.: Das Pflanzenreich 4, 23 F (Araceae — Aroideae und Araceae — Pistioideae), S. 130, Fig. 19 C. Leipzig 1920.

² Organographie der Pflanzen, 1. Aufl., S. 520. Jena 1898 bis 1901 und 2. Aufl. 3, 1345. Jena 1923; ferner: Über Wendeltrep- penblätter. Naturwiss. Wschr., N. F. 10, 97 (1911).

phyllum als „Wendeltreppenblätter“ bezeichnet und sie mit den Blättern zweier *Begonia*-Hybriden (*Begonia rex* f. *Comtesse Louise Erdödy* und *Begonia riciniifolia* f. *Wehleana*) verglichen, die ebenfalls lange Zeit



II
Abb. 4. *Helicodiceros muscivorus*, gegliederte Primärblätter, I von der Oberseite, II von der Seite gesehen. M Mittellappen der Spreite, SS deren seitliche, DD deren dorsale Basalzügel. Stark vergröß.



fortwachsende und wendeltreppenartig gedrehte basale Spreitenlappen besitzen. Es sollte damit gezeigt werden, daß eine Blattgestaltung, die in einem Falle als zufällige Mutation auftrat, bei anderen Pflanzen die normale sein kann. Über das entwicklungsgeschichtliche Zustandekommen der Wendeltreppenblätter von *Helicodiceros* ist damit

aber nichts ausgesagt. Ebenso darf man, wenn hier von einer Drehung oder Torsion der Basalzipfel die Rede ist, diese Ausdrücke lediglich als Bilder verstehen, die uns die eigenartigen Verhältnisse deskriptiv klar machen sollen.

In Wirklichkeit handelt es sich beim Zustandekommen der gedrehten Spreitenflügel nicht eigentlich um eine Torsion, sondern um die Ausgestaltung eines Knospenstadiums zur endgültigen Form des Blattes — Verhältnisse, die denen vergleichbar sind, welche unten für die diplophyllen *Caltha*-Arten zu schildern sein werden.

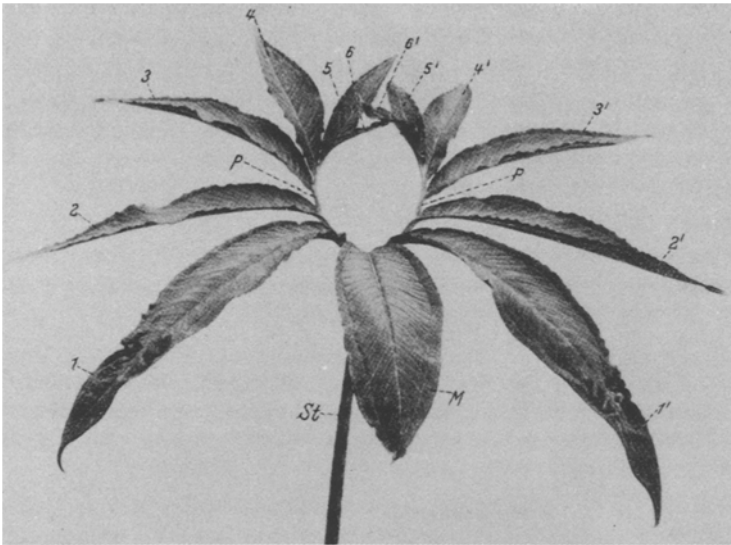


Abb. 5. *Sauromatum guttatum*, Laubblatt. St Stiel, M Mittellappen der Spreite, P deren Podium. Die Seitenglieder der Spreite (1, 1'; 2, 2'; 3, 3' usw.) sitzen dem Podium einseitig an. Stark verkl.

Das Verständnis des Blattbaues von *Helicodictyon* wird erleichtert, wenn wir von *Sauromatum guttatum* SCHOTT ausgehen, das mit *Helicodictyon* namentlich in der Gliederung der Spreite Ähnlichkeit aufweist.

In ihrem Aufbau erinnern die Blätter von *Sauromatum* (Abb. 5) an die vieler *Helleborus*-Arten, welche die ältere Botanik bekanntlich als „fußförmig“ bezeichnet hat. Es ist an der Spreite ein gemeinsames „Podium“ vorhanden (P in Abb. 5), dem die Fiedern einseitig ansitzen. Ihre Größe nimmt vom Mittellappen nach den beiden Seiten hin ab, was mit ihrer Entstehung zusammenhängt.

Die Entwicklungsgeschichte des Blattes zeigt, daß es seine Gestalt einer sympodialen Verzweigung der Spreite verdankt. Zuerst entsteht der Mittellappen (M in Abb. 5). Auf ihn folgen der Reihe nach die seitlichen Lappen (1, 1'; 2, 2'; 3, 3' usw.), indem jedesmal der nächstfolgende

aus der Basis des vorausgehenden hervorsproßt. Der innere Rand der Spreite gestaltet sich zum Podium aus.

Abb. 6 I—III stellt ein noch sehr junges Stadium der Blattentwicklung dar. Von außen und von der Seite betrachtet (I, II) erscheint die Spreite pfeilförmig, d. h. mit zwei basalen Fortsätzen versehen. Die beiden Spreitenhälften sind nach oben eingeschlagen und bedecken sich teilweise. Halbiert man jedoch die Anlage der Länge nach, so zeigt sich, daß die Gliederung der Spreite schon weiter vorgeschritten ist, als es äußer-

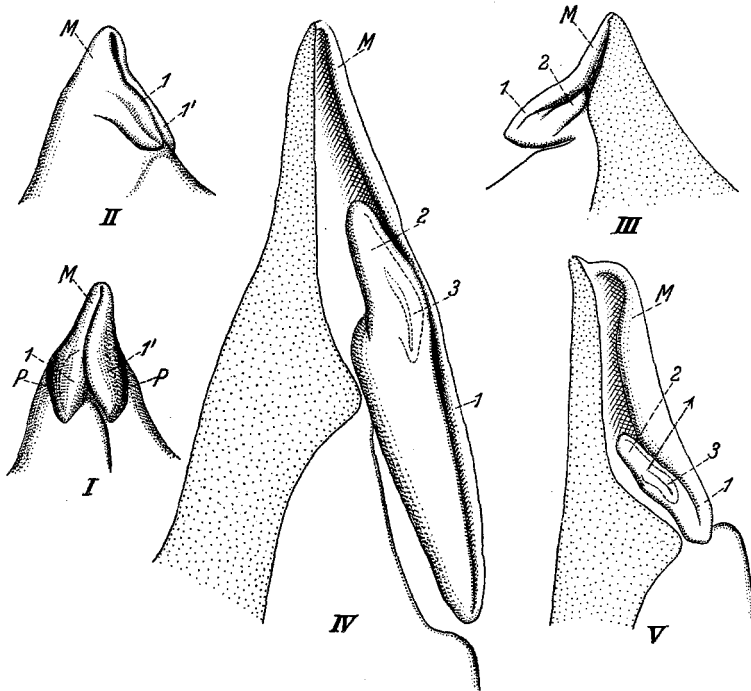


Abb. 6. Blattentwicklung von *Sauromatum guttatum* (I—IV) und *Helicodiceros muscivorus* (V). Nähere Erklärung im Text. *M* Mittellappen der Spreite, *1* und *1'* Seitenlappen 1. Ordnung, *2* Seitenlappen 2. Ordnung, *3* Seitenlappen 3. Ordnung, *PP* Äste des Podiums. In *III*, *IV* und *V* ist die Blattanlage der Länge nach halbiert (Schnittfläche punktiert). Sonstige Erklärungen im Text. Vergr. 27fach.

lich den Anschein hat (Abb. 6 III). Aus dem ersten Blattzipfel, der auf den Mittellappen (*M*) folgt und in Abb. 6 I und II mit *1* bezeichnet wurde, ist bereits ein weiterer hervorgegangen (*2* in Abb. 6 III). Er ist nach oben eingeschlagen und liegt der Innenseite des Basalzipfels *1* dicht an.

Auf einem etwas älteren Stadium ist dazu ein dritter Zipfel gebildet (*3* in Abb. 6 IV), der nun wiederum nach abwärts orientiert ist und aus der Basis des Zipfels *2* hervorkommt. Dies wiederholt sich noch dreimal, so daß in einer älteren Blattanlage schon sämtliche 6 bzw. 12 Seitenlappen

des fertigen Blattes nachweisbar sind, von denen jeder vorausgehende den folgenden und der zuerst gebildete alle anderen umschließt. Es handelt sich also hier um eine recht verwickelte Knospenlage des Blattes, in der die beiden Äste des Podiums mit ihren Spreitenzipfeln nach dem Mittellappen der Spreite hin eingerollt sind.

Die Entfaltung der Spreite besteht darin, daß das Podium sich streckt und seine beiden Äste seitlich ausbreitet. Eine Andeutung der eingerollten Knospenlage ist aber auch am entfalteten Blatte in der leichten Einkrümmung und Drehung der Äste des Podiums noch zu erkennen (Abb. 5).

Die Entwicklung der Blattspreite von *Helicodiceros* ist nun der von *Sauromatum* außerordentlich ähnlich, wenigstens in der Art und Weise, wie die Spreitenzipfel angelegt werden. Auch hier entstehen zuerst der Mittelzipfel, sodann weitere aus dessen Basis (Abb. 6 V).

Daraus erklärt sich zunächst die Gestalt der Primärblätter. Wächst das noch ungegliederte Stadium der Spreitenentwicklung zur Dauerform aus, so entsteht ein einfaches Primärblatt (Abb. 3 I). Wird die Bildung von Seitenzipfeln nach der Anlegung des ersten bzw. zweiten Paares unterbrochen, so ergeben sich die Primärblattformen der Abb. 3 II und Abb. 4 I, II. Die Primärblätter verdanken also ihre Form, wie das häufig der Fall ist, einer Hemmung oder vorzeitigen Unterbrechung des Entwicklungsganges unter gleichzeitiger Ausgestaltung der erreichten Gliederung zur Dauerform.

An den Folgeblättern geht die basipetal-symphodiale Ausgliederung der Zipfel weiter, und es sind nach Beendigung des Vorganges in jeder Spreitenhälfte deren sechs vorhanden, die ebenso wie bei *Sauromatum* eine eingerollte Knospenlage einnehmen.

Bis hierher herrscht also zwischen *Sauromatum* und *Helicodiceros* vollkommene Übereinstimmung. Im weiteren Verlauf, besonders bei den Entfaltungsvorgängen, ergeben sich jedoch Abweichungen, namentlich insofern, als die Blattspreite von *Helicodiceros* sich nicht flach ausbreitet. Vielmehr *wachsen die gelappten Basalzipfel aus ihrer gedrehten oder eingerollten Knospenlage unter Streckung des Podiums* in der Richtung, die in Abb. 6 V durch den Pfeil angedeutet ist, *direkt zur endgültigen Form aus*. Die beiden Äste des Podiums stehen mithin, wie Abb. 2 zeigt, auf der Oberseite der Spreite, mit der sie einen mehr oder minder spitzen Winkel bilden. Wenn sie gewunden erscheinen und die Spreitenzipfel wendeltreppenartig um sie herum verteilt sind, so rührt das also daher, daß sie die eingerollte Knospenlage nicht aufgeben, sondern in ihr in einer eigenartigen Weise zur Dauerform auswachsen.

Natürlich ist dieser Vorgang nicht denkbar ohne die Annahme, daß bei *Helicodiceros* im Gesamtaufbau des Blattes anderen Aroideen (etwa *Sauromatum*) gegenüber eine erhebliche Abänderung aufgetreten ist. Dies

trifft in der Tat zu, und es fällt bei genauerer Untersuchung des Blattes in erster Linie der Bau des Blattstieles auf, dessen Verhalten ja auch sonst für die Gestalt der Spreite von maßgebender Bedeutung ist und, wie in einer anderen Arbeit gezeigt werden soll, auch die schildförmige Ausbildung des Blattes bedingt¹.

Der *Blattstiel* von *Helicodiceros* ist unifazial entwickelt, aber zum Unterschied von den unifazialen Stielen anderer Aroideen oberseits rinnig vertieft. Da die Verhältnisse ziemlich verwickelt liegen, so sei zur Erläuterung ausgegangen von einem einfachen Beispiel: von *Alisma plantago* (Abb. 7). In Abb. 7 I ist die Spreite eines *Alisma*-Blattes mit einem Stück des Blattstieles gezeichnet. Wie man sieht, gehen die Ränder der Spreite an deren Basis über in die des Stieles. Auf einem Querschnitt (Abb. 7 II) zeigt der Stiel einen auf der Unterseite konvexen, oberseits flachen Umriss. Die Ränder des Blattes, welche die Grenze zwischen den beiden Seiten angeben, treten in ihm (und ebenso auf einem Querschnitt durch den Blattgrund, Abb. 7 III) bei *RR* hervor, im Gesamtumfang des Stieles überwiegt also die Unterseite bei weitem die Oberseite. Nichtsdestoweniger ist der Stiel deutlich bifazial entwickelt.

Wäre der Umfang des Stieles lediglich von der Unterseite gebildet, die Oberseite zugunsten der Unterseite also gänzlich unterdrückt, so erhielten wir einen unifazialen Blattstiel. Einen solchen besitzt z. B. *Sauromatum guttatum*. Die Blattränder, die im Scheidenteil des Blattes deutlich ausgeprägt sind, laufen am Beginn des Stieles zusammen. Dieser selbst hat einen rundlichen

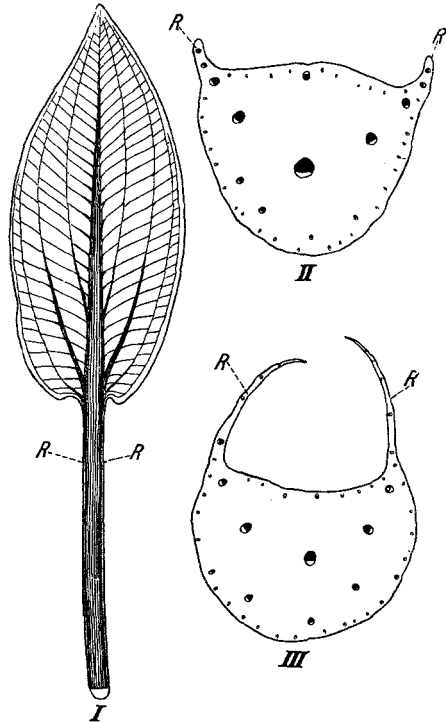


Abb. 7. *Alisma plantago*. I Laubblatt mit Stiel und Spreite. Verkl. auf $\frac{1}{2}$ nat. Gr. II Querschnitt durch den Stiel, III durch den Scheidenteil des Blattes. R Blattränder in Stiel und Scheide. Leitbündel in den Querschnitten schematisiert gezeichnet (Xylem schwarz, Phloem weiß). Verg. in II 6,5 fach, in III 3 fach.

¹ Vgl. TROLL, W.: Morphologie der schildförmigen Blätter. Noch nicht veröffentlicht.

Querschnitt und behält diesen bis oben, wo er in die Äste des Spreitenpodiums sich verzweigt, bei.

Auch bei *Helicodiceros* geht der Blattstiel aus einem scheidigen bifazialen Blattgrund (Abb. 8 I) hervor und ist über diesem unifazial gebaut. Zum Unterschied von dem rundlichen Stiel des Blattes von *Sauromatum* ist er jedoch oberwärts sekundär abgeflacht bzw. rinnig vertieft. Man vergleiche dazu Abb. 8 III, die von einem einfachen Primärblatt stammt. Daß die Ränder bei *S* nicht den Blatträndern entsprechen, ersieht man aus dem Querschnitt Abb. 8 II, in dem die Übergangszone vom Blattgrund in den Stiel getroffen ist, und die Scheidenränder (*R*), die ja mit den Rändern des Blattes identisch sind, auf dem Grund der flachen, von den sekundären Rändern gebildeten Rinne der Stieloberseite

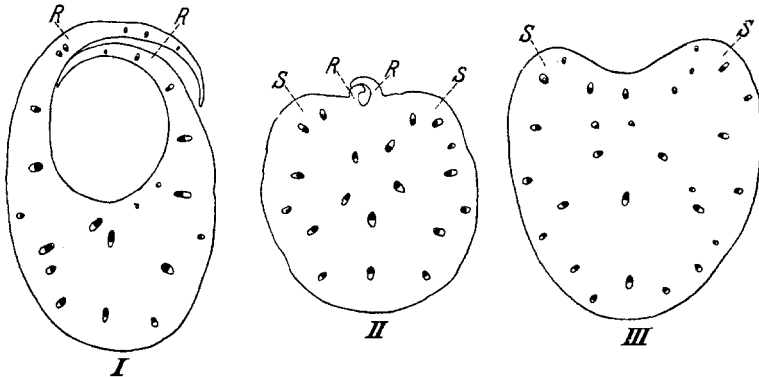


Abb. 8. *Helicodiceros muscivorus*, Querschnitte durch den Blattgrund (I), die Übergangszone vom Blattgrund in den Stiel (II) und den Stiel (III) eines einfachen Primärblattes. *RR* Blattränder im Scheidenteil des Blattes, *SS* sekundäre Ränder im Stiel. Leitbündel schematisiert gezeichnet (Xylem schwarz, Phloëm weiß). Vergr. 7 fach.

liegen. Die unifaziale Förderung des Stieles ist hier also dahin gesteigert, daß die Unterseite in zwei scheinbaren Rändern (*S*) nach oben vorwächst und einen bifazialen Bau vortäuscht.

Es ist nun für das Verständnis des Blattbaues von *Helicodiceros* von der allergrößten Bedeutung, daß *das unifaziale Wachstum des Stieles nicht auf diesen beschränkt ist, sondern sich auch auf die Basis der Lamina erstreckt, und zwar gerade auf die Teile, in welchen jene an den Folgeblättern sich verzweigt.*

Dies soll zuerst für die einfachen Primärblätter gezeigt werden, die dem Verständnis am wenigsten Schwierigkeiten bereiten. Von hier aus werden sich dann auch die verwickelten Verhältnisse an den gegliederten Primärblättern und den Folgeblättern erläutern lassen.

In Abb. 9 I ist die Übergangszone zwischen Stiel und Spreite eines einfachen Primärblattes vergrößert dargestellt. Der Blattstiel bildet eine von zwei wulstartigen Leisten (*S*) begrenzte Rinne, in welcher die Sprei-

tenränder (*R*) bei *O* zusammenlaufen. Weiter unten am Stiel sind sie nicht mehr wahrzunehmen. Es ist also auch die Übergangszone von Stiel und Spreite stark unifazial gefördert, und es sieht infolgedessen so aus, als seien die Spreitenränder nach oben eingeschlagen und der Blattoberseite angewachsen. Man vergleiche dazu die Querschnitte Abb. 9 II und III, deren Orientierung in Abb. 9 I durch die Linien s_1 bzw. s_2 angegeben ist. Besonders aus dem Schnitt Abb. 9 I ist klar zu ersehen, daß

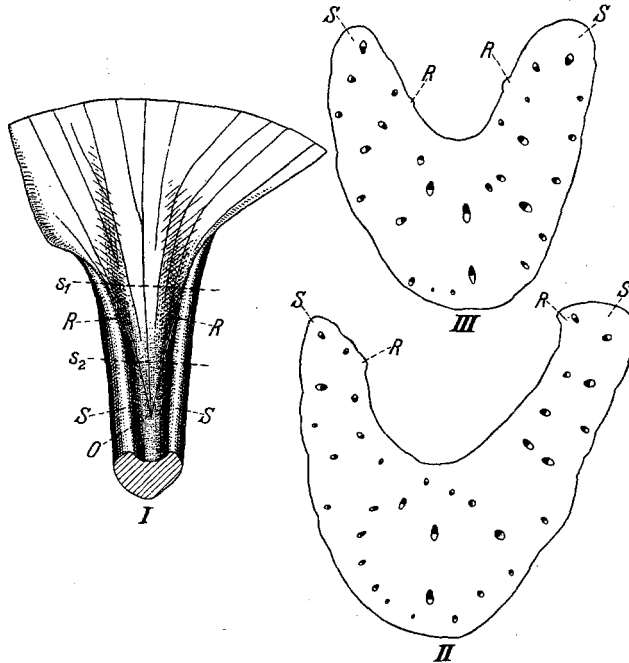


Abb. 9. *Helicodiceros muscivorus*. I Übergangszone zwischen Stiel und Spreite eines einfachen Primärblattes, II und III Querschnitte durch diese, deren Richtung in I durch die Linien s_1 und s_2 angedeutet ist. RE Blattränder, SS sekundäre Ränder. Leitbündel schematisiert gezeichnet (Xylem schwarz, Phloëm weiß). Vergr. in I 1,5 fach, in II und III 6,5 fach.

der Blattrand in der Übergangszone nicht nach den Flanken der Spreite gerichtet ist, sondern der Blattoberseite aufliegt.

In ein Schema gebracht sind diese Verhältnisse in Abb. 10 I. Es entspricht einem ungegliederten Primärblatt. Abb. 10 II stellt ein mit zwei basalen Zipfeln versehenes Primärblatt dar. Es ist an ihm der Rand an den in Abb. 10 I mit $\times \times$ bezeichneten Stellen, d. h. vor dem Übergang in den Spreitengrund, ausgewachsen, wo er an sich noch frei ist, aber schon eine andere Orientierung als an der Spreite selbst aufweist. Die beiden Zipfel bei $\times \times$ in Abb. 10 II werden deshalb nicht in der Ebene der Lamina liegen, sondern schräg nach vorn abstehen, wozu man auch Abb. 3 II vergleichen möge.

Weitere Auszweigungen des Spreitengrundes, wie sie an den folgenden Primärblättern auftreten, können naturgemäß nur aus den Stellen des Randes hervorgehen, die in Abb. 10 I mit *yy* bezeichnet sind. Hier sind die Spreitenränder infolge der unifazialen Entwicklung des Blattstieles der Oberseite „angewachsen“ und, wie schon erwähnt, gleichsam nach oben eingefaltet.

Zipfel, die von diesen Stellen ihren Ursprung nehmen, müssen demnach aufgerichtet bzw. der Lamina des Blattes (genauer gesagt seinem Mittellappen) zugekehrt sein, wie es Abb. 10 III im Schema und die Abb. 4 in Wirklichkeit zeigen. Solche Primärblätter weisen eine große Ähnlichkeit mit denen gewisser, unten zu schildernder *Caltha*-Arten (z. B. *C. andicola* und *sagittata*) auf, eine Ähnlichkeit, die sich nicht nur auf die entwickelte Blattgestalt, sondern auch auf ihre Entstehung er-

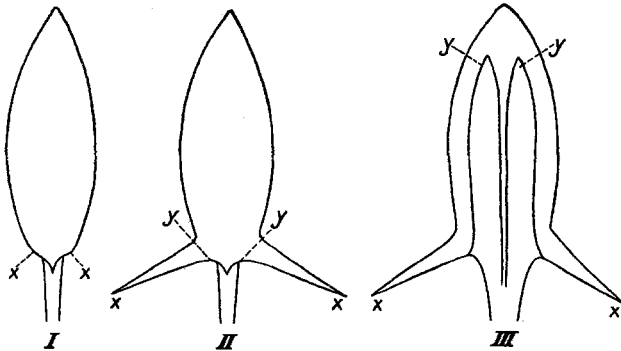


Abb. 10. *Helicodiceros muscivorus*, Schemata zur Primärblattbildung. Nähere Erklärung im Text.

streckt. Die Aufnahme von *Helicodiceros* in diesen Zusammenhang ist damit voll gerechtfertigt.

An den *Folgeblättern* von *Helicodiceros* gehen von den in Abb. 10 I mit *yy* bezeichneten Stellen der Spreitenbasis die Äste des Podiums aus, die ja im Grunde nichts anderes sind als die durch Fortführung der sympodialen Verzweigung vergrößerten Dorsalzzipfel *yy* des Primärblattes in Abb. 10 III. Es ist somit durchaus verständlich, daß sie sich nicht seitlich ausbreiten, vielmehr aufgerichtet sind und mit dem Mittellappen der Lamina einen spitzen Winkel bilden (Abb. 2). Ihre „Drehung“ hat sich uns schon aus der Knospenlage ergeben, die hier unmittelbar zur fertigen Form auswächst, wobei sich lediglich die Spreitensäume entfalten.

Der Blattbau von *Helicodiceros* ist damit in seinen Grundzügen erklärt. So absonderlich er auf den ersten Blick ist, so sind doch die Beziehungen, die ihn mit den gelappten Blattformen von *Saxifraga* und anderen Aroideen verbinden, unverkennbar, namentlich dann, wenn man die Entwicklungsgeschichte und die Knospenlage der Spreite berücksichtigt. Auch bei den diplophyllen *Caltha*-Arten wird sich zeigen,

daß die „Verdoppelung“ der Spreite mit der eigenartigen Ausgestaltung eines Knospenstadiums zusammenhängt, für die ebenfalls die Entwicklung des Blattstieles verantwortlich zu machen ist.

Natürlich hat eine so auffallende Blattform, wie sie *Helicodiceros* besitzt, auch die Frage nach ihrer ökologischen Bedeutung herausgefordert. Besonders GOEBEL¹ hat sich darüber ausgelassen und darauf hingewiesen, daß die „ganze Blattfläche einen geringeren Raum einnimmt, als wenn die Blattzipfel flach ausgebreitet wären, und daß durch die schraubenförmige Drehung eine gegenseitige Beschattung vermieden wird. . . . Der geringere Raum, den die Blattfläche einnimmt, aber dürfte mit der dichteren Anordnung der Blätter und der Formen wie *Sauromatum* gegenüber kürzeren Länge der Blattstiele zusammenhängen; wenigstens finde ich, daß alle Aroideen mit sympodial verzweigter Blattspreite nur eines oder wenige Blätter bilden, die sich auf langem Stiel frei emporheben, während *Helicodiceros*, wie erwähnt, einige ziemlich dicht stehende, mit verhältnismäßig kurzem Stiel versehene Blätter aufweist.“ Diese Zusammenhänge sind zweifellos sehr einleuchtend, wenn man auch schwerlich wird einsehen können, daß sie die abweichende Blattbildung von *Helicodiceros* veranlaßt haben. Sie beruht doch zu sehr auf Baueigentümlichkeiten (Blattstiel!), die mit den Raumverhältnissen nichts zu tun haben und ganz unabhängig von ökologischen Erwägungen nach rein morphologischen Gesichtspunkten zu beurteilen sind.

GIESENHAGEN² erblickt in den Wendeltreppenblättern der Aroideen einen „besonderen Fall der die Assimilation begünstigenden Oberflächenvergrößerung“. Eine solche hat aber gegenüber *Sauromatum* gar nicht stattgefunden, so daß die Haupteigentümlichkeit des *Helicodiceros*- und *Helicophyllum*-Blattes, die Drehung seiner Basalzypfel, von dieser Deutung überhaupt nicht berührt wird.

II. Die Diplophyllie in der Gattung *Caltha* L.

I. Allgemeines.

Die Gattung *Caltha* wurde von DE CANDOLLE³ auf Grund verschiedener, namentlich auch die Blattbildung betreffender Merkmale in die beiden Sektionen *Psychrophila* und *Populago* eingeteilt, von denen letztere die borealen Arten umfaßt, während *Psychrophila* durchaus der südlichen Halbkugel angehört, wo sie zum Teil im australischen Florenggebiet (Australien, Tasmanien, Neuseeland), zum Teil in Südamerika (Anden von Ecuador bis Kap Horn, Falklandinseln) vertreten ist. Die *Psychrophilae* sind ausgesprochene Hochgebirgspflanzen, die nur in der Antarktis ins Tiefland herabsteigen. Morphologisch sind sie sämtlich durch diplophyllie Blattspreiten ausgezeichnet, was schon DE CANDOLLE hervorgehoben hat. In seiner die Sektion *Psychrophila* charakterisierenden Diagnose heißt es unter anderem: „folia . . . appendicibus sursum erectis.“

¹ Organographie der Pflanzen, 1. Aufl., S. 521. Jena 1898—1901. In der 2. Aufl. ist der betreffende Absatz gestrichen.

² Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 1. Aufl., Artikel „Blatt“. Jena 1912.

³ DE CANDOLLE, A. P.: Regni vegetabilis systema naturale 1, 307 f. Paris 1818.

Nach der Art und Weise, wie die „Anhängsel“ der Blattspreite angeheftet sind, kann man die *Psychrophilae* in drei Formengruppen einteilen.



Abb. 11. *Caltha sagittata*, Habitusbild. Nach J. D. HOOKER aus CURTIS's Botanical Magazine
Etwas verkl.

1. *Sagittata*-Gruppe: *Caltha sagittata* CAV. (Abb. 11), *C. novae-zelandiae* HOOK. f., *C. andicola* MALP.¹, *C. obtusa* CHEESM., *C. introloba* F. MUELL.,

¹ Diese Art wird von HUTH (Monographie der Gattung *Caltha*, S. 13f. (Berlin 1891) als *C. sagittata* CAV. behandelt. Die CAVANILLESsche Art selbst dagegen erscheint als f. *latifolia* von *C. sagittata*. Danach bemerkt auch URBAN (Englers Bot. Jb. 37, 401 [1906]), das Genus *Caltha* sei in Sammlungen aus Columbien, Ecuador und Chile vertreten durch eine weit verbreitete Art, *C. sagittata* CAV. (= *C. andicola* GAY). Auf die Unzulässigkeit dieser Identifizierung hat schon

C. involuta A. W. HILL¹. Die Anhängsel entspringen bei diesen Arten aus der Basis der Spreite und erscheinen wie *aufgebogene oder eingefaltete Blattohren*, den Basallappen der in Abb. 4 I und II wiedergegebenen Primärblattform von *Helicodiceros* nicht unähnlich. DE CANDOLLE spricht deshalb bei *C. sagittata* von „auriculis sursum inflexis“ (Abb. 12).²

2. *Dioneaeifolia*-Gruppe: *C. dioneaeifolia* HOOK. f. (Abb. 13 I und II), *C. alata* A. W. HILL, *C. phylloptera* A. W. HILL. Die Anhängsel stellen

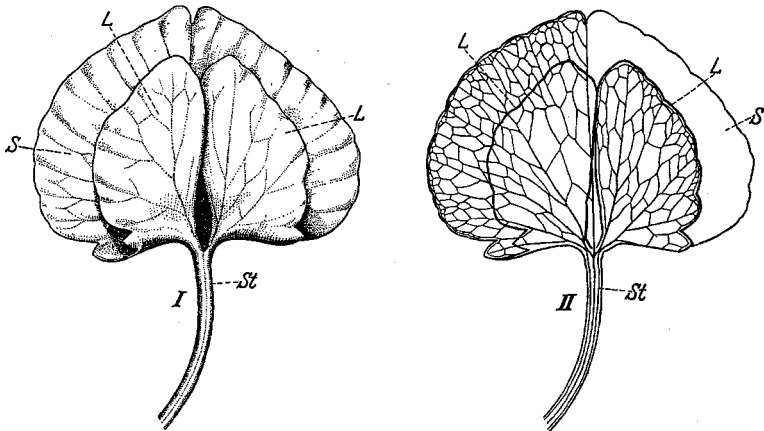


Abb. 12. *Caltha sagittata*. I Laubblatt von der Oberseite (ohne Blattgrund). II Dasselbe aufgehellt, um die Anordnung der Nervatur zu zeigen (die feinsten Auszeichnungen nicht gezeichnet). In der linken Blatthälfte ist allein die Nervatur der Spreite, in der rechten nur die des Anhängsels berücksichtigt. St Blattstiel, S Spreite, LL deren Anhängsel. Etwas vergr. Nach Herbarmaterial.

hier nicht aufgebogene Blattohren dar, sondern gehen als *selbständige Auswüchse* aus der Basis der Blattspreite hervor.

SCHRÖDINGER (Das Laubblatt der Ranunculaceen. Abh. zool.-bot. Ges. Wien 8, 55, Anm. 1 [1914]) aufmerksam gemacht. Vgl. auch HILL, A. W.: The Genus *Caltha* in the Southern Hemisphere. Ann. of Bot. 32, 422, Anm. 1 (1918)!

¹ Nach HILL (a. a. O., S. 421) sind *C. introloba* und *involuta* von den vier anderen oben genannten Arten dadurch unterschieden, daß die „Faltenachse“ mit dem Blattstiel nicht einen rechten, sondern einen spitzen Winkel bildet bzw. ihm parallel läuft (*C. involuta*). Eine scharfe Grenze wird jedoch hierbei schwer zu ziehen sein, und ich finde an den mir vorliegenden, durch Konservieren in Alkohol sehr gut erhaltenen Exemplaren von *C. obtusa*, daß bei ihnen die Faltenachse ebenfalls einen spitzen Winkel mit dem Blattstiel bildet und infolgedessen die Anhängsel als „infolded obliquely“ erscheinen. *C. introloba* wurde von HUTT (a. a. O., S. 15) zu Unrecht als bloße Form von *C. novae-zelandiae* betrachtet.

² Es sei hier darauf hingewiesen, daß die Abbildung, die VELENOVSKY (Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 1, 479. Prag 1905) von *C. sagittata* gibt, und die leider auch in NEGER, Biologie der Pflanzen (S. 209. Stuttgart 1913) übergegangen ist, vollkommen verfehlt ist, vor allem deshalb, weil die Spreitenlappen als selbständige Auswüchse auf der Spreitenoberseite gezeichnet sind. Vgl. auch SCHRÖDINGER, R.: a. a. O., S. 56!

3. *Appendiculata*-Gruppe: *C. appendiculata* PERS. (Abb. 14 I und II), *C. limbata* SCHLECHT.¹ (Abb. 13 III, Abb. 14 III). Die Anhängsel entspringen auf der *Oberseite* der Lamina zu beiden Seiten des Mittelnerven. Die Blattspreite erscheint deshalb auf einem Querschnitt durch die Insertionszone der Anhängsel vierflügelig, es handelt sich also um ausgesprochen diplophyllle Pflanzen, „deren Laubblätter“, wie WYDLER² meinte, „wohl das prächtigste Beispiel von Doppelspreitung liefern“. Sie werden darin nur von *Alchemilla diplophylla* übertroffen.

Wir haben angesichts dieser merkwürdigen Blattbildung die Frage aufzuwerfen: *Wie kommt die Diplophyllie in der Sektion Psychrophila zustande, und in welcher morphologischen Beziehung steht sie zur Blattgestaltung in der Sektion Populago?*

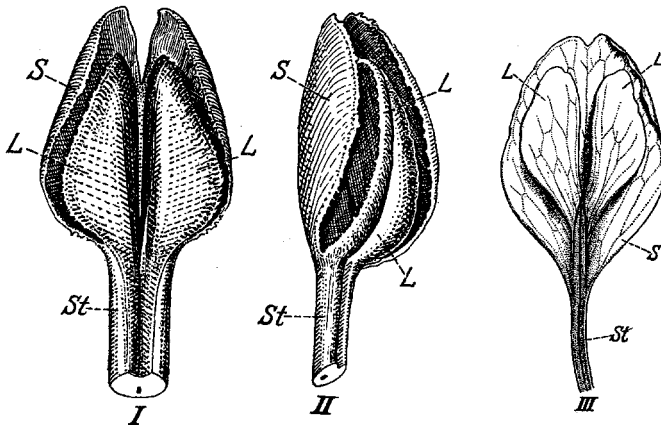


Abb. 13. I, II *Caltha dioneaeifolia*, Laubblatt von oben (I) und von der Seite (II) gesehen. III *Caltha limbata*, Laubblatt von der Oberseite. Der Blattgrund ist nicht gezeichnet. St Stiel, S Spreite, LL Anhängsel. Vergr. in I und II 9fach, in III 2fach. Nach Herbarmaterial.

Daß zwischen beiden Sektionen keine scharfen Grenzen bestehen, hat schon DE CANDOLLE geahnt. Er schreibt der Sektion *Populago* „folia . . . auriculis sursum non inflexis“ zu, die Spreitenanhängsel der *C. sagittata* deutet er als „auricula sursum inflexa.“ Zu dieser Auffassung bekannten sich später auch HUTH³ und VELENOVSKY⁴; namentlich ersterer hat darauf hingewiesen, daß „beide Gruppen, die *Psychrophilae* mit aufwärts geklappten und die *Populagine*s mit flachen Blattzipfeln, nicht ganz ohne verbindende Mittelformen dazustehen scheinen.“

¹ Diese Art wird teilweise auch als f. *chilensis* der im Feuerland, auf den Staaten- und Falklandinseln vorkommenden *C. appendiculata* angesehen (vgl. HUTH, a. a. O., S. 15). HILL (a. a. O., S. 432) behandelt sie wohl mit mehr Recht als selbständige Art.

² Über Verdoppelung der Blattspreite. Flora 35, 738 (1852).

³ A. a. O., S. 6.

⁴ A. a. O., S. 482.

Demgegenüber hat SCHRÖDINGER behauptet, die aufgerichteten Spreitenlappen der *Psychrophilae* seien „Formneubildungen, die bei den borealen Arten überhaupt nicht vorkommen“. Sie stellen nach ihm „sekundäre Flächenzuwächse“ vor, die er demzufolge auch als „Augmentlappen“ bezeichnet¹. Nun bekommt man zwar bei Betrachtung von Formen wie *C. dioneaeifolia* und besonders *C. appendiculata* den Eindruck, als lägen in den Anhängseln bloße Auswüchse, nicht Teile der Blattfläche selbst vor. Die genannten Arten sind aber zweifellos als stark abgeleitet zu betrachten, und so ist erneut zu untersuchen, ob nicht doch die Auffassung der älteren Autoren das Richtige getroffen hat. SCHRÖDINGERS

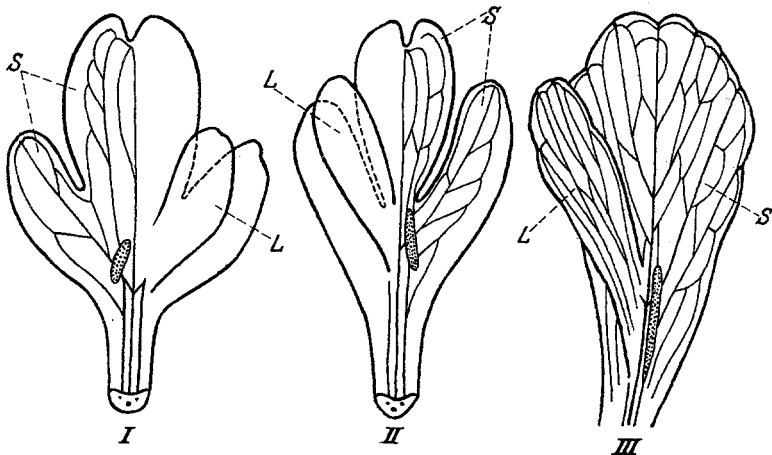


Abb. 14. I, II *Caltha appendiculata*, Blattspreiten mit Nervatur. Ein Anhängsel ist abgetragen (Schnittstellen punktiert). III *Caltha limbata*, Blattspreite mit Nervatur. Ein Anhängsel ist abgetragen (Schnittstelle punktiert). Blattgrund nicht gezeichnet. St Stiel, S Spreite, LL Anhängsel. Vergr. in I und II etwa 5 fach, in III etwa 3 fach. Nach SCHRÖDINGER.

großes Verdienst bleibt es immerhin, auf den Bau der Blattstiele in der Gattung *Caltha* aufmerksam gemacht und gezeigt zu haben, daß er für das Zustandekommen der Diplophyllie von entscheidender Bedeutung ist. Darauf wollen wir auf Grund eigener, SCHRÖDINGERS Befunde erweiternder Untersuchungen zunächst eingehen.

2. Die Struktur der Blattstiele.

Die Blattstiele der *Caltha*-Arten, besonders der *Psychrophilae*, machen bei oberflächlicher Betrachtung durchaus den Eindruck bifazialer Organe mit deutlich ausgeprägter Ober- und Unterseite. Nichtsdestoweniger sind sie unifazial entwickelt. Der scheinbar bifaziale Bau verdankt seine Entstehung, ähnlich wie bei *Helicodiceros*, einer sekundären Abflachung, die bei den *Psychrophilae* besonders weit gediehen und mit Vereinfachungen der inneren Struktur einhergegangen ist.

¹ Das Laubblatt der Ranunculaceen, S. 57 (Abh. zool.-bot. Ges. Wien 8, 1914).

Bei *C. palustris* (Abb. 15 I) geht der unifaziale Charakter des Blattstieles schon aus der Orientierung der Leitbündel hervor. Sie sind um die ganze Peripherie verteilt und kehren sämtlich ihre Xylemteile nach innen. Daran ändert auch nichts, daß gelegentlich (namentlich an sehr kräftigen Exemplaren, Abb. 15 III) die „Oberseite“ rinnig vertieft ist, und es aussieht, als liefen die Spreitenränder am Stiel bis zum Blattgrund herunter.

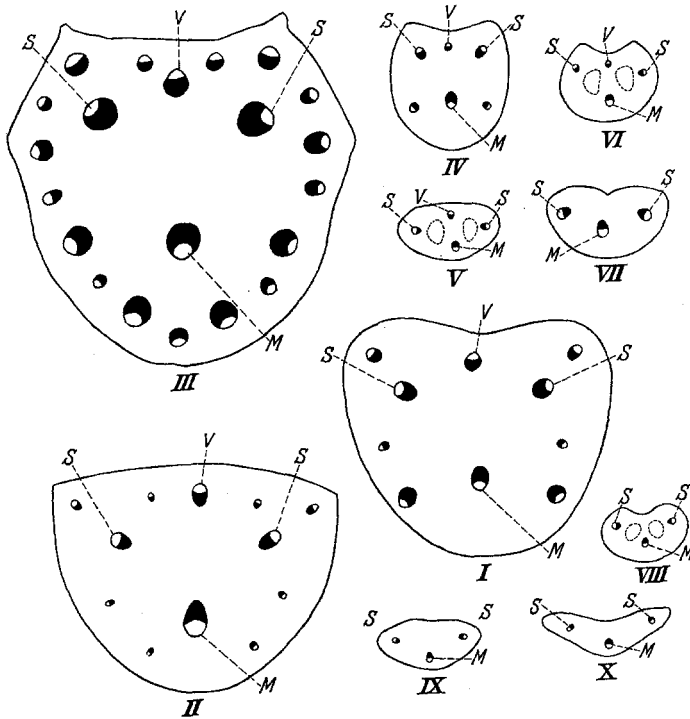


Abb. 15. Blattstielquerschnitte. I—IV *Caltha palustris*. V *Caltha andicola*. VI *Caltha introloba*. VII *Caltha obtusa*. VIII *Caltha novae-zelandiae*. IX *Caltha appendiculata*. X *Caltha limbata*. Leitbündel schematisiert gezeichnet (Xylem schwarz, Phloëm weiß). Vergr. bei I, III, IV und VII etwa 10 fach, sonst unbestimmt. I, III, IV und VII Originale; II, V, VI, VIII, IX, X nach SCHRÖDINGER.

Im Bündelverlauf kann man mit SCHRÖDINGER ein Haupt- und ein Nebengerüst unterscheiden. Das erstere besteht aus den Strängen S S M und ist dadurch vor dem Nebengerüst ausgezeichnet, daß die Stränge in ihm in konstanter Zahl und Anordnung auftreten. Die Nebenstränge dagegen, welche stets die Peripherie des Stielquerschnittes einnehmen, sind je nach der Querschnittsdicke des Stieles bald in größerer, bald in geringerer Zahl vorhanden. Gewöhnlich sind ihrer 6—8 nachzuweisen (Abb. 15 I,

II), in stärkeren Stielen jedoch kann ihre Zahl bis auf 17 steigen (Abb. 15 III), in schwächeren umgekehrt auf 2 herabsinken (Abb. 15 IV).

Solche Fälle vermitteln den Übergang zur Sektion *Psychrophila*, in welcher der Bau des Blattstieles weitere Vereinfachungen erfährt. Das Hauptgerüst allein bleibt übrig bei *C. andicola* und *C. introloba* (Abb. 15 V und VI). Von den vier Leitbündeln ist das in der Mediane der „Oberseite“ gelegene das schwächste. Es wird bei fortschreitender Reduktion des Stranggerüstes zuerst in Wegfall kommen. Aus

V *
S S wird S S.
M M

So erklären sich die Stielquerschnitte von *C. obtusa*, *C. novae-zelandiae*, *C. appendiculata* und *C. limbata* mit ihren drei Leitbündeln (Abb. 15 VII—X). Oberflächlich betrachtet haben sie das Aussehen ein-

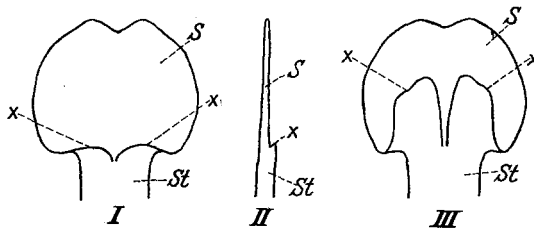


Abb. 16. Schema zur Erläuterung des Zustandekommens der Diplophyllie bei *Caltha* Sektion *Psychrophila*. I und III von der Oberseite, II Längsschnitt durch I. S Blattspreite, St Blattstiel. Sonstige Erklärung im Text.

facher bifazialer Stiele, in Wahrheit sind sie unifazial und aus Stielen, wie sie *C. palustris* besitzt, durch Reduktion des Stranggerüstes herzuleiten.

Den einfachsten Bau weisen die Stiele von *C. dioneaeifolia* auf (Abb. 22 IV). Die Verringerung der Bündelzahl hat bei ihr dazu geführt, daß nur noch ein einziger Leitstrang, der Medianus M, übrig blieb. Aus

* *
S S ist * * geworden.
M M

C. dioneaeifolia soll nach SCHRÖDINGER ferner dadurch ausgezeichnet sein, daß bei ihr der Stiel auf seiner „Oberseite“ stärker vertieft ist als bei den anderen Arten der Sektion. Ich kann aber eine so starke Rinnenbildung, wie sie SCHRÖDINGER angibt, nur in unmittelbarer Nähe des Spreitenansatzes finden, in der Stielmitte ist der Unterschied gegenüber *C. novae-zelandiae* oder *C. obtusa* nur gering.

Für die Spreitenbildung wirkt sich die unifaziale Förderung der Blattstiele vor allem in der Übergangszone von Stiel und Spreite aus, wo die Ränder des Blattes an den Stiel anlaufen. Man vergleiche dazu das Schema Abb. 16 I, das ganz dem in Abb. 10 I für ein Primärblatt von

Helicodiceros gegebenen entspricht. Die Ränder bei $\times\times$ sind aufgerichtet zu denken (Abb. 16 II). Wüchsen sie an diesen Stellen aus, so müßten aufgerichtete Spreitenlappen entstehen, die, weil die Ränder hier mit dem Stiel „verwachsen“ sind, sich nicht entfalten könnten, sondern in ihrer aufgerichteten Stellung zu verharren gezwungen wären (Abb. 16 III). Ein Blatt von *C. sagittata* (Abb. 12) stimmt mit Schema Abb. 16 III im wesentlichen überein. Aber auch das Verhalten der *C. novae-zelandiae* bestätigt vorstehende Ableitung.

Es sind bei dieser Art die Anhängsel schon normalerweise viel schwächer entwickelt als bei *C. sagittata*. Ihre Höhe erreicht nie mehr als ein Viertel der Gesamthöhe der Spreite, ja an schwächlichen Blättern fehlen sie oft ganz (so daß das Schema Abb. 16 I verwirklicht ist), und selbst an Blättern normaler Größe kommen sie oft nicht über die ersten Entwicklungszustände hinaus. Sie treten dann als kleine Öhrchen hervor, die sich aus den Säumen der Spreite dort erheben, wo diese aus dem Blattstiel entspringen¹.

Wir hätten damit die Diplophyllie bei *Caltha* vorerst auf deduktivem Wege zurückgeführt auf die Struktur des Blattstieles und sie als eine mit dieser zusammenhängende Entfaltungshemmung erkannt. Der Blattstielbau wirkt sich aber in den beiden Sektionen recht unterschiedlich aus, was mit der verschiedenen Spreitenentwicklung, besonders dem Verhältnis von Stielbreite und Breite der Lamina, in Zusammenhang steht.

3. Entwicklungsgeschichte und Entfaltung der Blätter in der Sektion *Populago*.

Es wurde schon kurz darauf hingewiesen, daß man die Diplophyllie bei *Caltha* als Entfaltungshemmung betrachten kann, d. h. als eine Erscheinung, die mit der Beibehaltung eines Knospenstadiums identisch ist, das bei den Arten, die ihre Blätter vollständig entfalten (also z. B. *C. palustris*), durchlaufen wird. Zur näheren Begründung dieser Auffassung ist es notwendig, die Blattentwicklung und Spreitenvernation der *Populagines* genauer zu analysieren. Für die Entwicklungsgeschichte, die schon von SCHRÖDINGER für *C. palustris* geschildert wurde, genügt eine kurze Übersicht an Hand der Schemata in Abb. 17, die das Wesentliche daran in großen Zügen hervortreten lassen.

Man kann in der Blattentwicklung von *C. palustris* — und dasselbe gilt von den anderen Arten der Sektion — drei Abschnitte mehr oder minder deutlich unterscheiden. Im ersten wird die Spreite angelegt, im zweiten der Stiel und im dritten die Spreite ausgestaltet.

Die jugendliche Spreite hat im Querschnitt einen hufeisenförmigen Umriß, was daher rührt, daß ihre Ränder nicht seitlich stehen, sondern

¹ Vgl. SCHRÖDINGER, R.: a. a. O., S. 57 und Taf. VII, H—K.

auf die Oberseite verlagert sind. Eine Stielanlage ist ursprünglich an ihr nicht vorhanden, sie sitzt dem Blattgrund unmittelbar auf. Im Schema Abb. 17 I ist dieses Stadium ausgebreitet gedacht, die Ansatzstellen der Spreitenränder sind mit $\times \times$ bezeichnet. Auf dem Stadium Abb. 17 II ist bereits der Stiel zu erkennen, der sich von vornherein unifazial entwickelt hat. Durch dieses unifaziale Wachstum bleiben die Ansatzstellen der Spreite bei $\times \times$ einander genähert, so daß sie später aus einem Punkt zu entspringen scheinen. In der Folge beginnt sich sodann die Spreite beträchtlich zu vergrößern, wobei sie ohne Bevorzugung einer bestimmten Wachstumsrichtung gleichmäßig in die Fläche sich entwickelt und namentlich auch nach dem Stiel hin zu den beiden Blattohren (*LL*, Abb. 17 III) auswächst. Die Wachstumsverteilung kann auch aus der Nervatur des fertigen Blattes noch abgelesen werden: es ist kein einheitlicher Mittelnerv vorhanden, der eine Hauptwachstumsrichtung anzeigen würde, sondern die Hauptnerven der Spreite strahlen von der Stielansatzstelle nach allen Teilen des Randes gleichmäßig aus¹.

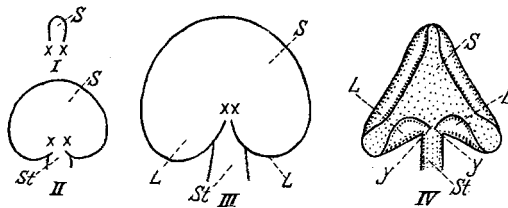


Abb. 17. *Caltha palustris*. I—III Schemata zur Erläuterung der Spreitenentwicklung. Nähere Erklärung im Text. IV Blattspreite in der Knospenlage, teilweise ausgebreitet und etwas schematisiert. *S* Blattspreite, *LL* deren Ohren, *St* Stiel.

Auf diesem Stadium, das in dem Schema Abb. 17 III ausgebreitet gezeichnet ist, hat die Spreite längst ihre charakteristische Knospenlage erreicht. Wichtig ist in diesem Zusammenhang daran vor allem, daß nicht nur ihre Außenränder, sondern auch die Innenränder der Blattohren eingerollt sind. Werden an einem solchen Blatt die beiden Spreitenhälften auseinandergebogen, so erhält man das in Abb. 17 IV etwas schematisiert skizzierte Bild, das uns gleichzeitig zur Erläuterung der Entfaltungsvorgänge dienen soll.

Diese bestehen darin, daß die Blattfläche sich ausrollt und dabei auch die eingeschlagenen Ränder der Blattohren ausbreitet. Das ist hier deshalb möglich, weil ihre Anlaufstellen, in denen sie mit dem Stiel vereinigt und aufgerichtet sind (in Abb. 17 IV mit *yy* bezeichnet), außerordentlich schmal sind und der absteigenden Entfaltungsbewegung der eingeschlagenen Spreitenlappen keinen eigentlichen Widerstand entgegenzusetzen können. Es kommt aber auch vor, daß diese ihre Knospenlage beibehalten.

¹ Vgl. GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 3, 1360.

Es ist das besonders häufig der Fall bei *C. leptosepala* DC. (Abb. 18), einer Pflanze des westlichen Nordamerika, die auch im Münchener Botanischen Garten kultiviert wird, wo ich sie seit Jahren beobachte. Stets waren an den großen Blättern die Basallappen aufgerichtet. Darauf hat auch schon HUTH¹ auf Grund von Wahrnehmungen an Herbarmaterial aufmerksam gemacht. Er schreibt, die Neigung, die Blattlappen aufwärts der Blattspreite anzulegen, sei bei ihr (*C. leptosepala*) unverkennbar. „Bei der var. *Howellii* fand ich sie sogar bei allen Blättern, ja diese Nei-

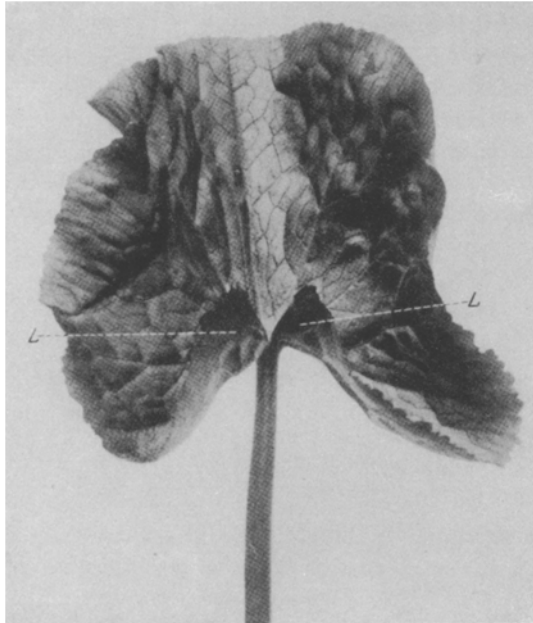


Abb. 18. *Caltha leptosepala*, entfaltetes Blatt. Bei LL sind die aufgebogenen Blattohren zu sehen. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

gung scheint so charakteristisch zu sein, daß selbst ein so hervorragender Botaniker, wie TORREY, sich ursprünglich (Ann. Lyc. New York) hierdurch täuschen ließ, denn TORREY und GRAY geben in ihrer Fl. of North America ausdrücklich *C. sagittata* TORREY als ein Synonymon von *C. leptosepala* an².

¹ A. a. O., S. 6.

² *C. leptosepala* DC. f. *Howellii* meint wahrscheinlich VELENOVSKY mit seiner *C. biflora* DC., die er in Fig. 304 (Vergleichende Morphologie der Pflanzen 2, 479) neben „*C. sagittata*“ darstellt. Das Blatt ist auf jeden Fall unrichtig gezeichnet. Vgl. darüber und über „*C. biflora* DC.“ SCHRÖDINGER, R.: a. a. O., S. 56, Anm. 3 und HUTH, E.: a. a. O., S. 16, Anm. 1. Auch diese Abbildung ist in NEGERS Biologie der Pflanzen (vgl. oben S. 373, Anm. 2) eingegangen.

Damit sind wir schon auf die Blätter der *Psychrophilae* hingeleitet, an denen die Entfaltung der basalen Spreitenlappen in noch viel stärkerem Grade gehemmt ist.

4. Die Spreitenbildung in der Sektion *Psychrophila*.

Wir haben die *Psychrophilae* eingangs dieses Abschnittes nach der Art des Ursprungs der Spreitenanhängsel aus der Blattfläche in drei Gruppen eingeteilt, die nach charakteristischen Vertretern als *Sagittata*-, *Dioneae-folia*- und *Appendiculata*-Gruppe bezeichnet wurden. Sie sollen auch hier getrennt behandelt werden, und zwar zunächst die *Sagittata*-Gruppe, da sie sich am engsten an die Sektion *Populago* anschließt, ja geradezu zwischen dieser und den stark umgebildeten Formen der *Dioneae-folia*- und *Appendiculata*-Gruppe vermittelt.

Populago gegenüber sind die Blätter der *Sagittata*-Formen allgemein durch die geringe Größe ihrer Blattspreiten ausgezeichnet. Es kommt hier vor allem in Betracht das Verhältnis von Stielbreite und größter Breite der Lamina. Es beträgt für *C. palustris* 40,0 und für *C. leptosepala* 23,3 im Durchschnitt, d. h. die Lamina ist bei diesen Pflanzen 40,0 bzw. 23,3mal so breit als der Stiel.

Für drei Arten aus der *Sagittata*-Gruppe ergeben sich die folgenden Zahlen:

<i>C. sagittata</i>	17,8
<i>C. andicola</i>	9,8
<i>C. obtusa</i>	4,0

Es geht aus dem Vergleich beider Wertegruppen mit aller Deutlichkeit hervor, daß die Blattstiele hier verhältnismäßig viel breiter sind als in der Sektion *Populago*, eine Tatsache, die auch aus der Entwicklungsgeschichte zu entnehmen ist.

Sie wurde für *C. obtusa* untersucht, der einzigen Form der *Sagittata*-Gruppe, von der mir geeignetes Material zur Verfügung stand. Die Blattentwicklung verläuft in ihren Grundzügen hier ganz ähnlich wie bei *C. palustris*. Es interessiert uns daran allein die Ausbildung der Lamina und des Stieles. Die Entwicklungsgeschichte des Blattgrundes kann in diesem Zusammenhang vernachlässigt werden.

Ursprünglich besteht das Oberblatt aus einem einfachen Gewebekörper, dessen Ränder wie bei *C. palustris* nach oben gekrümmt sind. An ihrer Basis macht sich bald eine Anschwellung bemerkbar, ähnlich wie es in Abb. 21 I für *C. dioneae-folia* dargestellt ist. Das sind die Anlagen der Anhängsel, die also, wie hiermit festgestellt sei, ursprünglich einwandfrei dem Blattrand angehören, wenn sie auch bald eine Verlagerung erfahren. Diese wird durch die Anlegung des Stieles eingeleitet, der hier wie bei *C. palustris* von vornherein unifazial wächst. Es bleiben somit die Ursprungsstellen der Spreitenränder einander auf der „Oberseite“

des Stieles genähert, während die Spreite im übrigen stark heranwächst (vgl. die Schemata Abb. 19 III und IV). Auf diese Weise kommt das Stadium Abb. 19 I zustande, auf dem der Stiel zwar äußerlich noch nicht zu unterscheiden, aber an der Spreitenbasis der Anlage nach bereits vorhanden ist.

Das Stadium Abb. 19 II, zu welchem Schema Abb. 19 V gehört, hat besonders in der Entwicklung des Stieles Fortschritte gemacht. Er zeigt bereits die auch im erwachsenen Zustand (Abb. 20 I) nachweisbare rinnige Vertiefung der „Oberseite“ und besitzt beinahe die Breite der

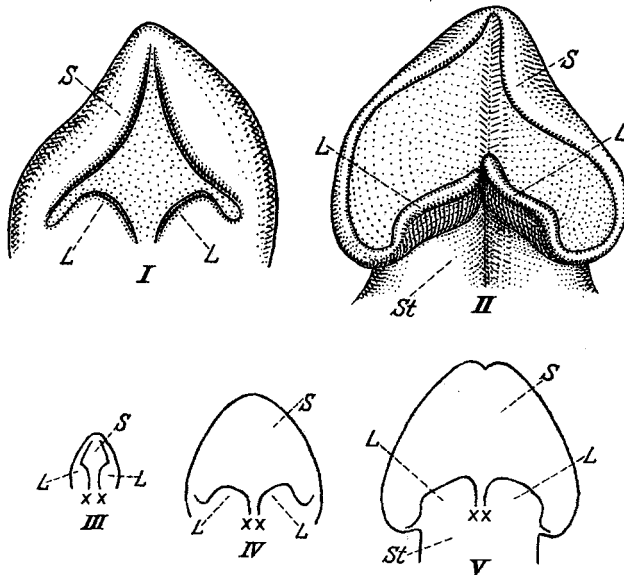


Abb. 19. *Caltha obtusa*, Blattentwicklung; I jüngeres Stadium, auf dem der Stiel zwar schon angelegt ist, aber äußerlich noch nicht hervortritt; II älteres Stadium mit bereits ausdifferenziertem Stiel. Blattgrund nicht gezeichnet. III–V Schemata dazu. Die Stellen, in denen die Spreitenränder dem Stiel ansitzen, sind darin mit $\times\times$ bezeichnet. Sie bleiben infolge der unifazialen Entwicklung des Stieles an der Spreitenbasis dauernd einander genähert. St Stiel, S Spreite, LL Anlagen der Anhängsel. Letztere gehören ursprünglich (III) dem Spreitenrande an, später (IV, V) werden sie durch das unifaziale Stielwachstum auf die „Oberseite“ des Stieles verlagert. I und II stark verg.

Lamina. Namentlich sind die Anlagen der beiden Anhängsel (LL) an ihrer Basis fast vollständig mit ihm vereinigt. Sie werden deshalb gemeinsam mit ihm in die Breite wachsen. Später erscheinen sie als Auswüchse auf seiner „Oberseite“ (Abb. 20 I), die aber gleichwohl dem Blattrand angehören und nichts anderes sind als stark ausgewachsene Randstellen der Spreitenbasis, vergleichbar den Auswüchsen des Spreitengrundes von *Helicodiceros*. Wie diese gelangen sie durch die unifaziale Entwicklung des Stieles auf die Blattoberseite.

Die Spreite des Blattes ist in der Knospenlage zusammengefaltet, wobei die Anhängsel zwischen die beiden Blatthälften zu liegen kommen

(Abb. 20 II). Ein Querschnitt durch die Insertionszone der Anhängsel ergibt das in Abb. 20 III festgehaltene Bild.

Bei der Entfaltung des Blattes breiten sich die beiden Hälften der Lamina flach aus. Die Anhängsel dagegen sind infolge ihrer Verbindung mit der Stieloberseite nicht befähigt, an der Entfaltung der Spreite teilzunehmen. Sie verharren auch am entwickelten Blatt in der Knospenlage und kehren ihre morphologische Oberseite mehr oder minder der Oberseite der Spreite zu (Abb. 20 I).

Wie ein Blick auf die Abb. 20 I und die jungen Stadien Abb. 19 IV und V ergibt, verselbständigen sich die Spreitenanhängsel von *C. obtusa* im Verlaufe der Blattentwicklung weitgehend, viel stärker, als das bei

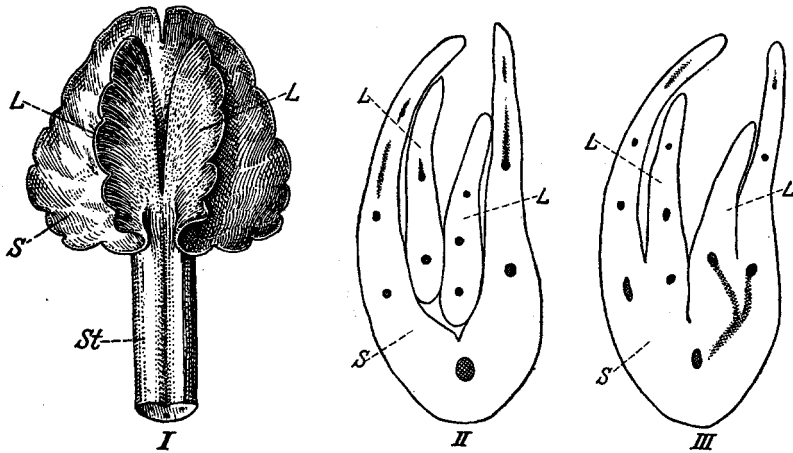


Abb. 20. *Caltha obtusa*. I Blattspreite im erwachsenen und entfalteten Zustand. II, III Querschnitte durch das in der Knospenlage befindliche ausgewachsene Blatt: II durch die Mitte, III durch die Basis der Spreite. St Stiel, S Spreite, LL Anhängsel (in III mit der Spreite vereinigt). Leitbündel in II und III schraffiert. Vergr. in I etwa 5 fach, in II und III 33 fach.

C. sagittata (Abb. 12) der Fall ist. Ähnlich ist es bei anderen Arten der *Sagittata*-Gruppe, und man kann mit Rücksicht darauf eine Reihe aufstellen, die von *C. palustris*, wo die aufgebogenen Blattohren sich regelmäßig entfalten, über *C. leptosepala* (Abb. 18) und *C. sagittata* (Abb. 12) zu *C. obtusa* (Abb. 20 I) führt. In noch höherem Grade sind die Anhängsel zu selbständigen Bildungen in der *Dioneaeifolia*- und *Appendiculata*-Gruppe geworden. Sie haben hier am erwachsenen Blatt die Verbindung mit dem Rand der Lamina vollständig verloren. Nichtsdestoweniger sind sie auch hier Teile des Randes, die sich nur infolge ihrer „Verschiebung“ auf den Blattstiel nicht entfalten können und nachträglich durch eigenartige Wachstumsvorgänge noch verlagert werden.

Für die *Dioneaeifolia*-Gruppe sei *C. dioneaeifolia* als Beispiel besprochen.

Die Gesamtgestalt des Blattes geht aus Abb. 13 I und II hervor, aus der namentlich zu ersehen ist, daß die beiden Hälften der Spreite nicht flach ausgebreitet, sondern gegeneinander geneigt sind wie die beiden Deckel eines halbgeöffneten Buches. Nach SCHRÖDINGER ist das die Folge der tief rinnigen Beschaffenheit des Stieles. „Die Hauptspreite sitzt dem konvexen Umfang des tief rinnigen Stieles an, die beiden Augmentlappen den beiden Wandflächen der Rinne“¹. Wie wir aber schon oben gesehen haben, ist der Stiel gar nicht in dem Maße vertieft, wie es SCHRÖDINGER angibt. Aus dieser Eigentümlichkeit allein ist also die Einfaltung der Spreitenhälften nicht zu erklären. Es kommt dazu noch eine Entfaltungshemmung.

Die Knospenlage der Spreite von *C. dioneaeifolia* ist ähnlich der anderer *Psychrophilae*, z. B. von *C. obtusa* (Abb. 20 II). Bei dieser sind die Spreitenhälften in der Knospe gegeneinander eingefaltet, zwischen ihnen befinden sich die beiden Anhängsel. Später breitet sich die Lamina aus, während die Anhängsel mehr oder minder in der Knospenstellung verharren, trotzdem der Stiel eine nur sehr schwache Vertiefung aufweist. Würde also an einem Blatte von *C. obtusa* auch die Spreite sich nur teilweise entfalten, so erhielte man fast vollkommen die Gestalt des Blattes von *C. dioneaeifolia*, von dem in Abb. 22 V ein Querschnitt dargestellt ist.

Eine weitere Eigentümlichkeit des Blattes von *C. dioneaeifolia* besteht darin, daß — um es mit SCHRÖDINGERS Worten auszudrücken — „die Spreite in drei Teilflächen aufgelöst ist“; anders gesagt: Die Anhängsel haben hier am fertigen Blatt ihre Verbindung mit dem Rand der Spreite verloren und erscheinen als selbständige Auswüchse der Blattoberseite.

Es entsteht demnach die Frage: Gehören die Anhängsel auch hier ursprünglich der Spreite an, von der sie sich durch das Auftreten marginaler Einschnitte allmählich im Verlauf der Entwicklung ablösen? Antwort darauf gibt uns die Entwicklungsgeschichte des Blattes.

An der einfachen Anlage des Oberblattes erscheinen zuerst wie bei anderen *Caltha*-Arten nach oben gerichtete Randwülste, die sehr bald basale Anschwellungen zeigen (Abb. 21 I). Diese sind nichts anderes als die späteren Spreitenanhängsel, die somit deutlich marginal, d. h. als Teile der Blattfläche entstehen. Es ist deshalb nicht ganz richtig, wenn SCHRÖDINGER² behauptet, „daß zwischen Hauptspreite und Augmentlappen jeder basale Zusammenhang fehlt“. Er ist zwar an älteren Anlagen, wie auch SCHRÖDINGER³ eine abbildet, nicht mehr und noch weniger am erwachsenen Blatt zu erkennen, aber einwandfrei nachzuweisen, wenn man die Entwicklungsgeschichte bis auf die ersten Stadien der Spreitendifferenzierung zurückverfolgt.

¹ A. a. O., S. 59.

² A. a. O., S. 61.

³ A. a. O., Taf. IX, Fig. 5.

Weiterhin vollzieht sich am Blatt dasselbe unifaziale Wachstum des Stieles, das wir schon bei *C. palustris* und *C. obtusa* zu schildern hatten. In dessen Gefolg geraten auch hier die Anlagen der „Augmentlappen“ aus der marginalen in die dorsale Lage, d. h. es bleiben die Ränder des Blattes einander dicht genähert, während seine Fläche sich stark erweitert. Diesen Vorgang sollen die Schemata Abb. 21 III und IV veranschaulichen. Dem letzteren entspricht das entwicklungsgeschichtliche

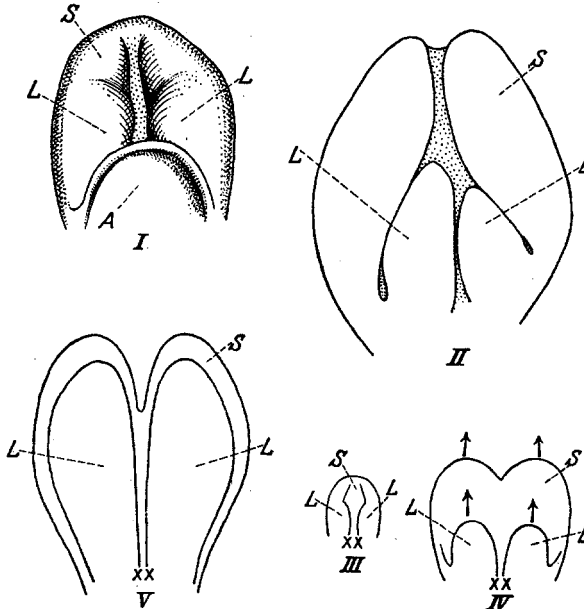


Abb. 21. *Caltha dioneaeifolia*, Blattentwicklung: I junges Stadium mit Axillarstipel *A* (diese auf der Vorderseite aufgeschlitzt); II älteres Stadium, im optischen Flächenschnitt (Blattgrund nicht berücksichtigt) Die Anhängsel *LL*, die in *I* als Randwülste angelegt sind, haben sich in *II* beträchtlich vergrößert und sind durch das unifaziale Wachstum der Stielregion auf die Oberseite der Spreite verlagert. III–V Schemata zur Blattentwicklung, wovon III dem Stadium *I*, IV dem Stadium *II* entspricht. Die Pfeile in *IV* geben die Richtung an, in der Spreitenzipfel und Anhängsel auswachsen, sodaß das Stadium *V* zustande kommt. Die Stellen, in denen die Spreitenränder an den Stiel anlaufen, sind in den schematischen Abbildungen mit $\times\times$ bezeichnet. Sie sind infolge der unifazialen Entwicklung des Stieles an der Spreitenbasis einander genähert bzw. miteinander vereinigt. *S* Spreite, *LL* Anhängsel bzw. Anlagen derselben. *I* und *II* stark verg.

Stadium Abb. 21 II, das einen optischen Schnitt in der Transversalebene des bereits stärker als in Abb. 21 I gefalteten Blattes darstellt.

Von nun an geht die Entwicklung andere Wege als bei den Formen der *Sagittata*-Gruppe, was ich zwar mangels geeigneten Materials nicht direkt verfolgen konnte. Man hat aber im Nervenverlauf des ausgewachsenen Blattes sozusagen die Niederschrift seiner Wachstumsgeschichte, kann also aus ihm die Wachstumsverteilung bei der Blattentwicklung ablesen¹.

¹ Vgl. GOEBEL, K.: Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh. H. 1. Jena 1922; ferner Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 3, 1356 ff. Jena 1923.

Wie schon oben erwähnt wurde, ist im Blattstiel von *C. dioneaefolia* nur ein einziges Leitbündel vorhanden. Im Spreitengrund gibt dieses zwei Seitenäste ab, welche in die beiden Spreitenhälften einziehen und darin nochmals je einen Seitenast nach außen abgeben (Abb. 22 I). Die Seitennerven verlaufen etwa parallel zum Blattrand. Die tiefe Ausrandung der Spreite kommt in der Nervatur darin zum Ausdruck, daß die Seitennerven aus den vorgezogenen Spreitenhälften zum Mittelnerven zurückbiegen. Im allgemeinen jedoch haben die Nerven einen längs gerichteten Verlauf, was auf eine Bevorzugung der Längsrichtung auch in der Wachstumsverteilung schließen läßt, d. h. die Spreite entwickelt sich nicht so sehr in die Breite als in die Länge. Gerade an der Spreitenbasis ist dies sehr auffallend, weil die Arten der *Sagittata*-Gruppe hier das

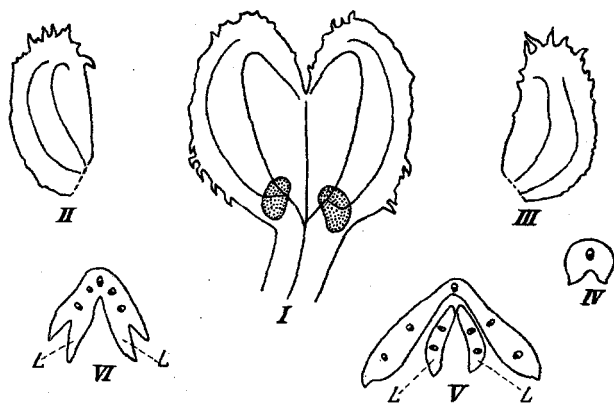


Abb. 22. *Caltha dioneaefolia*. I Blattlamina ausgebreitet, um die Nervatur zu zeigen. Die Anhängsel sind abgetragen (Schnittstellen punktiert) und in II, III jedes für sich gezeichnet. IV Querschnitt durch den Blattstiel. V, VI Querschnitte durch die Blattspreite: V in deren Mitte, VI an der Basis (in der Insertionszone der Anhängsel). Leitbündel schematisiert eingetragen (Xylem schwarz, Phloem weiß). LL in V und VI Anhängsel. Vergr. 8 fach. Nach Schrödinger.

stärkste Breitenwachstum besitzen und dementsprechend die Nervatur ausgebildet ist. Bei *C. sagittata* z. B. (Abb. 12 II) gehen vom Blattstielende beiderseits mehrere Nervenäste in die basalen Spreitenteile ab, während bei *C. dioneaefolia* die Seitennerven 2. Ordnung so hoch entspringen, daß sie eben noch in die Insertionsstellen der „Augmentlappen“ fallen.

Alles in allem: die der Spreite und den Anhängseln gemeinsame Zone, die bei *C. sagittata* (Abb. 12 I) sehr ansehnlich ist, so daß die Anhängsel sich unmittelbar als aufgebogene Spreitenlappen zu erkennen geben, erfährt bei *C. dioneaefolia* keine Breitenentwicklung, sie bleibt schmal, und es bekommt den Anschein, als ob die Anhängsel nicht der Spreite angehörten, sondern dem Stiel entsprängen. Dasselbe soll auch das Schema Abb. 21 V dartun, das mit Schema Abb. 21 IV zu vergleichen ist: die Anhängsel sind bei schwächerem Wachstum des Blattes in der Transver-

salrichtung hauptsächlich nach vorn, d. h. nach der „Spitze“ hin ausgewachsen, nach der sich auch die beiden Spreitenhälften verlängert haben. Die Pfeile in Abb. 21 IV sind in dieser Weise zu verstehen.

Es bleibt nun noch übrig, auf die Blattbildung in der *Appendiculata-Gruppe* einzugehen, in der die beiden am stärksten abgeleiteten Formen der *Psychophilae* zusammengefaßt sind. *C. appendiculata* selbst konnte ich nicht untersuchen. *C. limbata* ist ihr aber in der Stellung der Anhängsel so ähnlich, daß die an ihr gewonnenen Einsichten ohne Bedenken auch auf jene übertragen werden können.

Die Entwicklung des Blattes von *C. limbata* verläuft anfänglich genau so wie bei *C. dioneaeifolia*. Auf dem in Abb. 23 I dargestellten Stadium ist das Blatt bereits eingefaltet, die Anhängsel erscheinen aber noch deutlich im Zusammenhang mit dem Spreitenrand, aus dem sie ursprüng-

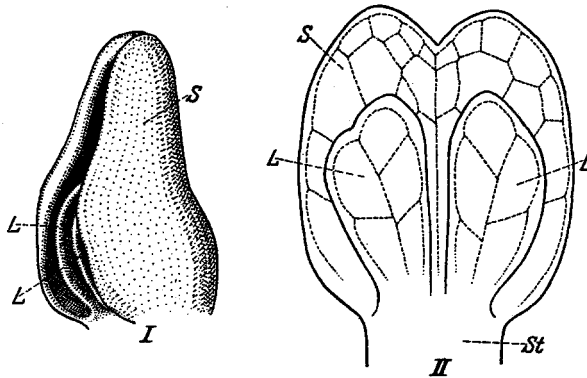


Abb. 23. *Caltha limbata*, Blattentwicklung (Blattgrund nicht gezeichnet). I Junges Stadium im eingefalteten Zustand, von der Seite betrachtet. II Etwas älteres Stadium, flach ausgebreitet, um die Nervatur und die Insertion der Anhängsel zu zeigen. St Stiel, S Spreite, LL Anhängsel. Nervatur mit unterbrochenen Linien eingetragen. Stark vergr. Nach Herbarmaterial.

lich ausgegliedert wurden. Abb. 23 II zeigt ein etwas älteres Stadium. Die beiden Spreitenhälften sind seitlich ausgebreitet, um die Stellung der Anhängsel zu demonstrieren. Diese sind bereits völlig auf die Fläche verschoben und stehen an der Basis der Spreite dort, wo sie in den Stiel übergeht. Es entspricht dieses Stadium einem ausgewachsenen Blatte von *C. dioneaeifolia*, wozu man Abb. 23 II mit dem Schema Abb. 21 V vergleichen möge.

Die fertige Blattgestalt kommt erst nachträglich zustande, und zwar durch die mit interkalarem Wachstum einhergehende Verbreiterung der Übergangzone von Stiel und Spreite, an der die Anhängsel nicht teilnehmen. Sie werden deshalb auf die Oberseite der Spreite verlagert.

Auch hier ist es der Nervenverlauf, aus dem man am einwandfreisten die Hauptwachstumsrichtung bei der Verbreiterung der Spreitenbasis entnehmen kann. Während bei *C. sagittata* (Abb. 12 II) die Seitennerven mit den Mittelnerven Winkel bis zu 65° bilden, betragen die gleichen

Winkel bei *C. limbata* (Abb. 24) nur etwa 20° . Anders ausgedrückt: das Wachstum in der Insertionszone der Anhängsel ist hier der Hauptsache nach längs gerichtet, es findet also nicht so sehr eine Verbreiterung als eine Längsstreckung der Spreitenbasis statt. Am stärksten ist diese in der Mittellinie des Blattes, hier laufen die drei aus dem Blattstiel kommenden Nerven einander bis zur Spreitenmitte parallel, um erst ganz allmählich nach dem Rand hin auszubiegen, was zur Folge hat, daß die *Insertionslinie der Anhängsel aus der ursprünglichen Querrichtung in die Längsrichtung verschoben wird.*

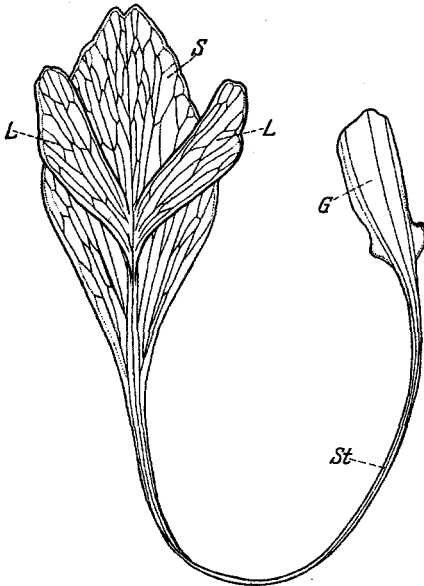


Abb. 24. *Caltha limbata*, Laubblatt durchsichtig gemacht, um die Nervatur zu zeigen (feinste Nerven nicht gezeichnet). G Blattgrund, St Stiel, S Spreite, LL deren Anhängsel. Vergr. 1,5 fach. Nach Herbarmaterial.

Nach SCHRÖDINGER läge in diesem Vorgang weniger eine Verbreiterung der Lamina als eine solche des Stieles vor. Zum Unterschied von anderen Arten der Sektion *Psychrophila*, besonders *C. dioneaeifolia*, deren Stiele oberseits gefurcht sind, wären die Blattstiele der *C. appendiculata* und *C. limbata* zu einer extremen Abflachung übergegangen, so daß die Grenze zwischen Stiel und Breite weitgehend verwischt ist. Immerhin glaubt sie SCHRÖDINGER bei *C. appendiculata* an der Trifurkation des Mittelnerven noch erkennen zu können. Diese fällt bei genannter Art (Abb. 14 I und II) mit der unteren Insertionsgrenze der Anhängsel zusammen. Bei *C. limbata* (Ab-

bild. 14 III) ist sie jedoch sehr wenig deutlich und stark von der Medianstreckung des Blattes betroffen. Es kommt für das Verständnis der Blattgestaltung dieser Arten auch weniger auf die genaue Feststellung der Grenze zwischen Stiel und Spreite an als darauf, die Haupttrichtung des Streckungswachstums zu erkennen.

Im vorstehenden wurde auf Grund vergleichender und entwicklungsgeschichtlicher Studien versucht, eine einheitliche Auffassung von der Blattbildung in der Gattung *Caltha* zu gewinnen, namentlich die abweichenden Blattformen in der Sektion *Psychrophila* in Beziehung zu den Blättern der *Populagineae* zu bringen. Es zeigte sich, daß die Diplophyllie der *Psychrophilae* auch in der Sektion *Populago* angedeutet ist: bei *C. palustris* in der Knospenlage der Spreite, bei *C. leptosepala* in der Ent-

faltungshemmung, welche die basalen Spreitenlappen erfahren. Bei den *Psychrophilae* kommt dazu eine erhebliche Umbildung des Blattes, die sich auf den Stiel und die Flächenbildung der Spreite erstreckt. Es gibt aber unter ihnen eine Anzahl Mittelformen, die uns die Entwicklungstendenzen noch erkennen lassen.

5. Die ökologische Deutung der Diplophyllie bei *Caltha dioneaeifolia* Hook. f.

Wir haben die hohe Komplikation im Blattbau der *Psychrophilae* bis hierher rein nach ihren morphologischen Beziehungen untersucht unter gänzlicher Nichtbeachtung ökologischer Gesichtspunkte. Nun legen aber so sonderbare Blattformen, wie sie beispielsweise *C. obtusa*, *C. dioneaeifolia* oder *C. appendiculata* besitzen, auch die Frage nahe, was sie für das Leben der Pflanze zu bedeuten haben. Mit anderen Worten: man wird geneigt sein, sie als Anpassung an gewisse extreme Umweltbedingungen oder an bestimmte biologische Leistungen zu betrachten. Beides ist schon früh geschehen, und es soll die Aufgabe dieses Kapitels sein, zu prüfen, inwieweit es bisher gelungen ist, ökologische Auffassungen der Diplophyllie bei *Caltha* zu begründen, die einer kritischen Beurteilung standzuhalten vermögen.

Am längsten und häufigsten hat die Aufmerksamkeit *C. dioneaeifolia* auf sich gezogen, auf deren Besprechung deshalb auch im folgenden das Hauptgewicht zu legen ist. Die anderen Arten werden nur vergleichsweise herangezogen.

Die Blattbildung von *C. dioneaeifolia* erfuhr im Laufe der Zeit recht verschiedene Auslegungen. Ursprünglich sah man darin eine Einrichtung zur Insektivorie, später eine xerophile Anpassung und zum Teil auch einen Benetzungsschutz. Sogar die Deutung als Unterschlupf für Tiere mußte sie sich gefallen lassen. So meint HUTH¹: „Sollten wir es hier vielleicht mit einer Vorrichtung zu tun haben, die eine den Taschen der myrmekophilen Pflanzen oder den Acaro-Domatien, mit welchen uns LUNDSTRÖM bekannt gemacht hat, analoge Bestimmung haben?“

Lange Zeit hat man sich mit dem Gedanken getragen, *C. dioneaeifolia* könnte zu den Insektivoren gehören. Die entfernte Ähnlichkeit ihrer Blätter mit denen von *Dionaea muscipula*, die auch den Speziesnamen veranlaßt hat, schien das nahe zu legen. Hebt sie doch HOOKER besonders hervor: „The similarity between the leaf of this and of the *Dionaea muscipula*, ‚American Fly-trap‘, is very striking“².

Der erste, der die bestimmte Ansicht geäußert hat, *C. dioneaeifolia* sei eine insektivore Pflanze, war DELPINO. Er findet, ihre Blätter seien

¹ A. a. O., S. 13.

² The Botany of the Antarctic Voyage. Bd. 1: Flora antarctica, Part. II, S. 229. London 1847.

„tanto analoghe a quelle della *Dionaea muscipula*, che torna difficile il reprimere la convinzione che adempiano esse pure ad analoga funzione di uccidere piccoli insetti“¹. Wohl durch DELPINO'S Bemerkung veranlaßt, führt sodann DRUDE² in seiner Bearbeitung der Insektivoren *C. dioneae-folia* unter einer Reihe von Pflanzen auf, die er als „zweifelhafte und noch genauer zu untersuchende Insektivoren“ bezeichnet und als solche einer tabellarischen Zusammenstellung der einwandfreien Insektivoren anfügt. Weniger vorsichtig äußerte sich BEHRENS, der, ohne die Pflanze selbst untersucht zu haben und allein auf den HOOKER'Schen Angaben fußend, von ihren Laubblättern behauptet, „daß diese ganze Vorrichtung keiner anderen Funktion dienen kann als dem Insektenfang“³. Aber weder eine der des *Dionaea*-Blattes ähnliche Reizbarkeit noch das Vorhandensein von Drüsen, die man allenfalls als Verdauungsdrüsen hätte betrachten können, wurde je bei *C. dioneae-folia* beobachtet. Die Angabe einer „foliorum lamina . . . superne . . . papillosa“ in der Flora antarctica, welche BEHRENS zu der Auffassung führte, daß die Innenseite der Blattlamina ganz dicht mit klebrigen Papillenhaaren besetzt ist, hat sich als irrig erwiesen und ist nach SOLEREDER⁴ auf das deutliche Hervortreten der Stomata bei Besichtigung mit der Lupe zurückzuführen. Schon GOEBEL hat deshalb *C. dioneae-folia* aus der Liste der vermutlichen Insektivoren gestrichen, nicht ohne gleichzeitig eine andere, wahrscheinlichere Deutung der auffallenden Blattform zu geben, die freilich nur auf diese eine Art paßt. Für die anderen *Psychrophila*-Arten, bei denen die Anhängsel durchweg an Größe hinter die Blattfläche sehr zurücktreten, mußte er die Frage nach der biologischen Bedeutung der Diplophyllie offen lassen⁵.

Bei *C. dioneae-folia* kommt zweierlei in Betracht: *erstens* der Umstand, daß die Anhängsel hier beinahe die ganze Oberseite der Blattspreite bedecken und nur schmale Spalten nach außen frei lassen, wodurch ein System windstillen Räume zustande kommt, ähnlich wie sie bei Rollblättern durch die Umrollung der Spreitenränder erzeugt werden. In diese windstillen Räume sind *zweitens* die Spaltöffnungen verlagert, die sich also nur auf der morphologischen Oberseite der Spreite und der Anhängsel bilden. Außerdem sind die Blätter von dicklicher, lederiger Beschaffenheit — ebenfalls ein Merkmal, welches sie mit den Blättern vieler Bewohner trockener, besonders auch physiologisch trockener Standorte gemeinsam haben. Dieser ganze Bau des Blattes bewirkt wohl eine starke

¹ DELPINO, F.: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale, S. 14, Anm. 1. Milano 1868/1869.

² Die insektenfressenden Pflanzen. Handbuch der Botanik, herausgeg. von A. SCHENCK, 1, 121. Breslau 1879.

³ *Caltha dioneae-folia*, eine neue insectivore Pflanze. Kosmos 9, 11 (1881).

⁴ Systematische Anatomie der Dikotyledonen, S. 20. Stuttgart 1899.

⁵ GOEBEL, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen, 2, 27. Marburg 1891.

Einschränkung der Wasserabgabe und läßt auf eine xerophile Anpassung schließen. Dagegen spricht nicht, daß *C. dioneaeifolia* gerade in den regenreichsten Gebieten des Feuerlandes vorkommt¹, denn andere Standortsfaktoren können die Wasseraufnahme durch die Wurzeln erschweren².

Es mag hier, zugleich in Ergänzung der morphologischen Deutung der Blattbildung bei den *Psychrophilae*, der anatomische Bau der Blattspreiten noch genauer geschildert werden. Wenn die Anhängsel letzten Endes nichts weiter sind als aufgebogene oder in der aufgebogenen Knospenlage fixierte Spreitenlappen, so müßte, falls nicht sekundäre Veränderungen Platz gegriffen haben, sich zeigen lassen, daß die Leitstränge und die Palissadenschichten in ihnen invers orientiert sind. Für *C. obtusa* habe ich mich davon selbst überzeugt, und für andere Arten, besonders auch für *C. dioneaeifolia*, wird die inverse Orientierung der Leitbündel von SCHRÖDINGER angegeben³. Das Palissadengewebe ist bei letzterer Art nur schwach entwickelt⁴.

Von Interesse ist, daß bei einigen Arten auf der Unterseite der Blattlamina ein offenbar als Wassergewebe dienendes Hypoderm an Stelle eines Schwammparenchyms zur Ausbildung gelangt ist, so bei *C. novaezelandiae*, *C. limbata*, *C. appendiculata*⁵. Es besteht aus 1 bis 2 Schichten, deren Zellen durch ihre Größe und Plasmaarmut auffallen. Wir werden Ähnliches für *Alchemilla diplophylla* zu schildern haben. Angedeutet finde ich das Wassergewebe bei *C. obtusa*, es ist hier auch auf der morphologischen Unterseite der Anhängsel zu erkennen. Jedoch zeichnen sich seine Zellen, die auch Chloroplasten führen, nicht durch besondere Größe aus. Eigentümlich ist allen Arten mit hypodermalem Wassergewebe, daß die Epidermis der Blattunterseite eine stark verdickte Außenwand besitzt.

Was nun die Lage der Stomata anlangt, so hat darüber außer GOEBEL und DIELS besonders HILL⁶ genauere Angaben gemacht. Danach gibt es eine Reihe von Arten, die sich darin prinzipiell ähnlich wie *C. palustris*

¹ Vgl. REICHE, K.: Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile, S. 266 (Leipzig 1907) und DUSÉN, P.: Über die Vegetation der feuerländischen Inselgruppe. Englers Bot. Jb. 24, 179 (1898).

² Es sei hier daran erinnert, daß *C. dioneaeifolia* offenbar auch torfbildend bzw. auf torfiger Unterlage auftritt. Nach HOOKER (a. a. O., S. 228) wächst sie auf Hermite Island zusammen mit *C. appendiculata* auf Torfboden (bog earth). Dasselbe wird für *C. sagittata* von der Magellanstraße angegeben („in turfosis ad rivulos prope Sandy Point“ [LECHLER 1853, zitiert nach HUTH, E.: a. a. O., S. 14]), und auch *C. alata* bildet nach WEDDELL (zitiert bei HILL, A. W.: a. a. O., S. 429) „a very compact turf“.

³ A. a. O., S. 59. Vgl. auch Abb. 22 V.

⁴ Vgl. SOLEREDER, H.: a. a. O., S. 20.

⁵ Vgl. dazu DIELS, L.: Vegetationsbiologie von Neu-Seeland. Englers Bot. Jb. 22, 260 f. (1897). Ferner HILL, A. W.: a. a. O., S. 424 f.

⁶ A. a. O., S. 424 f.

verhalten, d. h. Stomata auf beiden Blattseiten führen. Es sind das *C. sagittata*, *C. andicola*, *C. involuta* und *C. alata*, mit Ausnahme der letzteren sämtlich Arten der *Sagittata*-Gruppe. Zum Unterschied von *C. palustris* aber sind die Spaltöffnungen auf der Blattunterseite in verhältnismäßig geringer Anzahl vorhanden, in der Hauptsache finden sie sich auf der Oberseite der Spreite. Auch darin erweisen sich die genannten Arten als Übergangsformen zwischen der Sektion *Populago* und den Angehörigen der *Dioneaefolia*- und *Appendiculata*-Gruppe.

Bei diesen, und zwar bei *C. limbata*, *C. appendiculata*, *C. dioneaefolia* und *C. phylloptera* sind die Stomata auf die Blattoberseite beschränkt. Dasselbe ist der Fall bei drei Vertretern der *Sagittata*-Gruppe, nämlich *C. obtusa*, *C. novae-zelandiae* und *C. introloba*.

Es geht daraus hervor, daß eine Verlagerung der Stomata von der Blattunter- auf die Blattoberseite auch bei solchen Arten stattgefunden hat, deren Anhängsel infolge ihrer geringen Größe und anderen Orientierung zur Bildung windstillere Räume nicht geeignet sind. Wenn bei *C. dioneaefolia* beides zusammentrifft, so ist das wohl als Zufall zu betrachten, womit natürlich nicht gesagt ist, daß der Pflanze daraus kein Vorteil erwächst. Nur wird die Notwendigkeit dieser „Anpassung“ durch die Heranziehung auch der anderen *Psychrophila*-Arten stark in Zweifel gezogen, zumal *C. appendiculata* mit *C. dioneaefolia* zusammen an denselben Standorten vorkommt¹.

Noch ein anderer Gesichtspunkt kommt in Frage, den ebenfalls bereits GOEBEL² angedeutet und SOLEREDER sodann stärker betont hat: der eigentümliche Blattbau von *C. dioneaefolia* könnte dazu dienen „bei Überschwemmung des Standortes eine Benetzung der spaltöffnungstragenden Blattoberseite zu verhindern und eine Luftkammer zu bilden“³. Leider sind die Angaben über das Vorkommen der Pflanze zu dürftig und ungenau, um erkennen zu lassen, ob ihre Standorte häufigen Überschwemmungen ausgesetzt sind. Wahrscheinlich ist es nach den Darstellungen von REICHE⁴ und DUSÉN⁵ nicht. Es dürfte diese Deutung um so weniger zutreffen, als andere Arten, für welche die Notwendigkeit eines Benetzungsschutzes eher einzusehen wäre, keine Luftkammern bilden. Ob deren Spreiten nicht trotzdem unbenetzbar sind, muß hier dahingestellt bleiben.

Es handelt sich hauptsächlich um *C. sagittata* und *C. introloba*. Erstere gehört nach REICHE⁶ zur „*Hippuris*- und *Caltha*-Vegetation südpatagonischer Gewässer“, in denen sie, auf dem Grunde wurzelnd, nur mit

¹ Vgl. dazu HOOKER, J. D.: a. a. O., S. 228. Ferner REICHE, K.: a. a. O., S. 266 und DUSÉN, P.: a. a. O., S. 187.

² A. a. O., S. 27.

³ SOLEREDER, H.: a. a. O., S. 20.

⁴ A. a. O., S. 266. ⁵ A. a. O., S. 179. ⁶ A. a. O., S. 131 und 162.

Blättern und Blüten über den Wasserspiegel aufragt. „Teilweise oder völlig untergetaucht“ lebt *C. sagittata* in den hochandinen Mooren von Peru, wo sie als Bestandteil der Vegetation der zwischen den *Distichia*-Polstern befindlichen Wasserlachen allenthalben vorhanden ist¹.

Ähnlich verhält sich die in den Alpen von Victoria (Südaustralien) verbreitete *C. introloba*. Sie wächst nach den Angaben von F. MUELLER mit Vorliebe an kiesigen Stellen in der Nähe der Schneergrenze, „irrigated during summer by melting snow“². Kein Zweifel, daß auch diese Pflanze häufig vollkommen überflutet wird! Aus einer Bemerkung bei HILL darf man vielleicht auch entnehmen, daß die Oberseite der Blätter, die allein die Stomata trägt, unbenetzbar ist (oder wird hier eine an sich wahrscheinliche Vermutung als Beobachtung ausgegeben?): „According to MUELLER the whole leaf with its upturned lobes keeps the surface of the leaf away from the icy water in which the lower part of the plant is immersed.“

Aus dem Angeführten dürfte zur Genüge hervorgehen, daß es sich in den ökologischen Auffassungen der Diplophyllie bei *C. dioneaeifolia* bisher nur um künstliche Zurechtlegungen handelt, die teilweise im Widerspruch zu den Schilderungen des natürlichen Vorkommens der Pflanze stehen und angesichts der ganz anderen Stellung der Anhängsel bei den übrigen *Psychrophilae*, die dennoch unter ähnlichen oder identischen Existenzbedingungen leben, nicht zu überzeugen vermögen³.

Zum Schluß sei noch eine Überlegung angestellt, die sich auf den Zusammenhang zwischen Anpassung und morphogenetischen Tendenzen in der *Psychrophila*-Gruppe bezieht. Bei ökologischer Beurteilung muß *C. dioneaeifolia* als best angepaßte Art betrachtet werden. Denn die verhältnismäßige Größe ihrer Spreitenanhängsel wird bei der gegebenen Verlagerung der Stomata auf die Oberseite der Lamina sowohl den wirkungsvollsten Transpirations- wie auch den besten Benetzungsschutz gewährleisten. Wären nun für die Formbildung in der Gruppe ökologische Beziehungen maßgebend, so müßte sich zeigen lassen, daß in *C. dioneaeifolia* die fortgeschrittenste Form vorliegt, auf welche die Entwicklung gleichsam zugestrebt hat.

¹ Vgl. WEBERBAUER, A.: Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden, S. 219. Leipzig 1911. Sollte es sich hier nicht um *C. alata* A. W. HILL handeln? *C. sagittata* CAV. ist nur von Südchile und den Falklandinseln bekannt, während *C. alata* nach WEDDELL (zitiert nach HILL, a. a. O., S. 429) in Peru und Bolivien sehr häufig ist. Sie tritt daselbst sogar torfbildend auf und ist stets von Wasser bedeckt. Die Bestimmung der WEBERBAUERSCHEN Pflanzen stammt von URBAN, der auf der HUTSCHEN Monographie fußt, in der *C. alata* noch nicht unterschieden ist und die Funde aus Bolivien und Peru unter *C. sagittata* aufgeführt werden.

² Zitiert nach HILL, A. W.: a. a. O., S. 434.

³ Vgl. dazu auch BITTER, G.: Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen, S. 234. Flora 83, 223 (1897).

Tatsächlich lassen sich die *Psychrophilae* in eine progressive Reihe anordnen. Für diese aber ist nicht die Größe der Spreitenanhängsel und die mehr oder minder vollkommene Herstellung windstillere Räume maßgebend, sondern die Art und Weise, wie die Anhängsel der Spreite angefügt sind. Am Anfang stehen die Formen der *Sagittata*-Gruppe mit ihren noch als Lappen der eigentlichen Blattspreite erscheinenden Anhängseln, die entschieden auf die Verhältnisse innerhalb der Sektion *Populago* zurückweisen. In der *Dioneaeifolia*- und *Appendiculata*-Gruppe dagegen hat sich eine fortschreitende Verselbständigung der Spreitenlappen vollzogen, die zwar entwicklungsgeschichtlich noch deutlich vom Spreitenrand ihren Ausgang nehmen, später aber als dorsale Auswüchse der Lamina sich darstellen. Wo sie, wie bei *C. dioneaeifolia*, die Spreite von oben decken, kommt eine ökologisch sinnvolle Blattform zustande. Die Natur hat jedoch dabei nicht haltgemacht, sondern bei *C. appendiculata* und *C. limbata* die Spreitenlappen sogar auf die Blattfläche verschoben, ein Vorgang, der, wie oben gezeigt wurde, auch entwicklungsgeschichtlich noch nachweisbar ist. Noch niemandem ist es eingefallen, den Anhängseln hier eine Funktion zuzuschreiben, und es dürfte auch schwer fallen, eine solche ausfindig zu machen. Es steht also am Ende dieser Reihe, soweit wir das gegenwärtig zu beurteilen vermögen, nicht eine Anpassungsform, sondern — so ernüchternd das auch klingt — „nur eine bizarre Blattgestalt“¹.

III. *Alchemilla diplophylla* Diels.

1. Allgemeines.

Alchemilla diplophylla DIELS wurde schon in der Einleitung erwähnt als eine Pflanze der Anden von Bolivien und Peru, in denen sie bis zu 4500 m aufsteigt. In Bolivien besiedelt sie nach HERZOG² mit Vorliebe Schuttfluren, besonders Bachufermatten des hochandinen Gürtels. In Peru dagegen ist sie, wie WEBERBAUER³ schildert, ein fast nie fehlender Bestandteil der hochgelegenen, von der *Distichia*-Formation eingenommenen Moore, in denen sie die Wasserlachen zwischen den *Distichia*-Polstern besiedelt und dort (zusammen mit *Caltha sagittata* bzw. *C. alata*⁴) „teilweise oder völlig untergetaucht“ lebt.

Ihre Existenzbedingungen wären danach einigermaßen vergleichbar denen von *Drosera intermedia*, welche in unseren Hochmooren ebenfalls vorzugsweise in den zwischen dem *Sphagnum*-Rasen allerorts vorhande-

¹ SCHRÖDINGER, R.: a. a. O., S. 62.

² HERZOG, TH.: Die Pflanzenwelt der bolivianischen Anden und ihres östlichen Vorlandes, S. 57. Leipzig 1923.

³ WEBERBAUER, A.: Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden, S. 214 und 219. Leipzig 1911.

⁴ Vgl. oben S. 393, Anm. 1.

nen Pfützen von Torfschlamm (Schlenken) vorkommt und darin oft in dichten Beständen wächst. Die Wuchsformen beider Pflanzen sind tatsächlich recht ähnlich. Beide besitzen infolge ihrer wenigstens zeitweise halb- oder ganzuntergetauchten Lebensweise stark verlängerte Stengelinternodien und eine von den Blattinsertionen (Stengelknoten) ausgehende Bewurzelung (Abb. 25).

Die Blätter von *A. diplophylla* zeigen den schon zu Beginn der Einleitung kurz beschriebenen, höchst merkwürdigen Bau, der auch aus Abb. 25, 26 und 27, in welcher letzterer Querschnitte durch die Spreite im entfalteten Zustand und in der Knospenlage dargestellt sind, zu entnehmen ist. Aus wohl entwickeltem Blattgrund (Abb. 25) erhebt sich ein längerer Stiel. Er trägt oben die verhältnismäßig kleine, flach ausgebreitete Lamina (*S*), aus deren Oberseite die beiden, die diplophyllie Ausbildung veranlassenden Lamellen (*L*) entspringen, die aber nicht die ganze Länge der Spreite in Anspruch nehmen, sondern das oberste Viertel frei lassen (Abb. 26 I und II).

Man muß sich wundern, daß dieses sonderbare Blatt noch keine ökologische Ausdeutung erfahren hat. Könnte man sich doch verschiedene Funktionen zurechtlegen, denen es zu dienen hat. Es ließe sich z. B. denken, daß die beiden Lamellen eine größere Assimilationsleistung ermöglichen als wenn das Blatt einfach wäre; ferner daß in den Zwischenräumen zwischen Spreite und Lamellen beim Eintauchen in Wasser Luft haften bleibt, also ein Benetzungsschutz vorhanden ist, oder daß, wie bei *C. dioneaeifolia*, die Lamellen dazu dienen, windstille Räume zu bilden und einen Transpirationsschutz zu bewirken. Indes würde damit das Auftreten der Lamellen nicht wirklich erklärt, und darauf kommt es hier in erster Linie an.

Daß es sich wie bei *Caltha* Sektion *Psychrophila* nicht bloß um eingeschlagene Lappen der Spreite handelt, ergibt sich schon aus dem anatomischen Bau, der hier deshalb vorgreifend kurz geschildert sei.

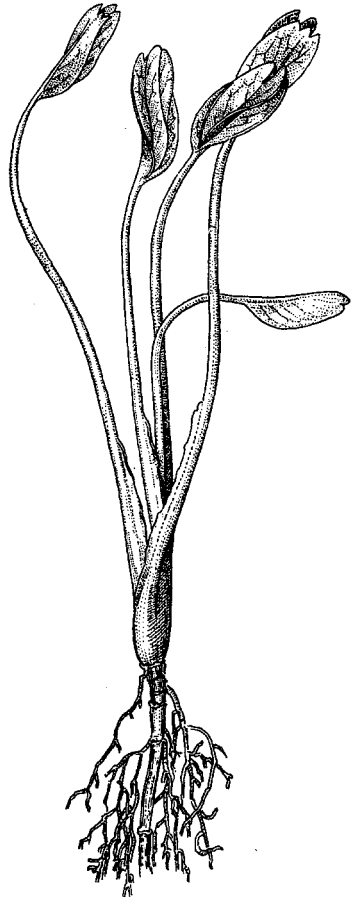


Abb. 25. *Alchemilla diplophylla*, Habitus einer sterilen Pflanze. Vergr. etwa 1½ fach.

Vor allem ist die Verteilung der Stomata zu beachten. Mit *Caltha novae-zelandiae* und anderen stimmt *A. diplophylla* darin überein, daß die Unterseite der Lamina frei von Spaltöffnungen und die auf die Epidermis folgende Schicht, die aus auffallend großen, inhaltsarmen Zellen besteht, offenbar als Wassergewebe ausgebildet ist (Abb. 28). Auch besteht die Epidermis der Blattunterseite aus dickwandigen Zellen, wie dies für verschiedene *Caltha*-Arten angegeben wird. Danach zeigt das Blatt von *A. diplophylla* xeromorphe Eigenschaften. Die Spaltöffnungen, die auf die Oberseite der Lamina beschränkt sind, finden sich dort aber *auf beiden Seiten der Zusatzlamellen*, nicht nur auf deren der Lamina zugekehrten

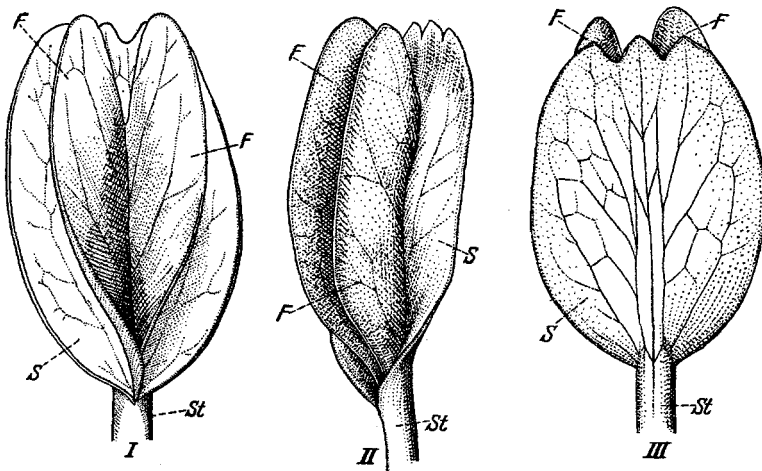


Abb. 26. *Alchemilla diplophylla*, Blattspreite von vorn (I), von der Seite (II) und von der Rückseite (III, etwas verkürzt) gesehen. St Stiel, S Spreite, FF deren dorsale Flügel. Vergr. 6,5 fach.

Seite, wie es (entsprechend dem Verhalten von *Caltha dioneaeifolia*) zu erwarten wäre, wenn es sich irgendwie um aufgebogene Spreitenlappen handelte. Auch ist an den Lamellen, wenigstens in deren randnahen Teilen, das Palissadengewebe beiderseits ausgebildet. Die Leitbündel zeigen dieselbe Orientierung wie in der zugehörigen Spreitenhälfte, d. h. das Xylem schaut nach der Mediane des Blattes.

Erwähnenswert ist noch, daß die Epidermis der Blattoberseite (auch auf beiden Seiten der Lamellen) aus stark papillösen Zellen besteht; es ist deshalb kaum zu bezweifeln, daß sie unbenetzbar ist. Es wäre das ein sehr wirksamer Schutz des Spaltöffnungsapparates, der einen anderen unnötig machte. Aus diesem Grunde ist es wenig wahrscheinlich, daß die Diplophyllie hier die Bedeutung eines Benetzungsschutzes hat.

DIELS¹ hat *A. diplophylla* als „species nova ob foliorum structuram admodum singularis“ bezeichnet. Für uns handelt es sich angesichts dieser, von der aller anderen Alchemillen abweichenden Form der Blätter

¹ Englers Bot. Jb. 40, 277 (1908).

um die Frage: *Läßt sich die Blattbildung von A. diplophylla zurückführen auf die sonstige Blattgestaltung der Gattung?*

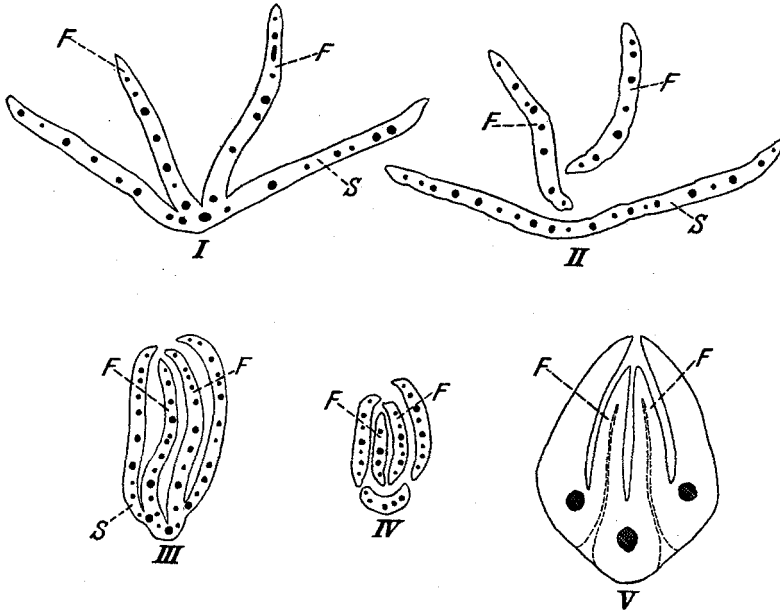


Abb. 27. *Alchemilla diplophylla*, Querschnitte durch die Lamina: I, II von einem entfaltenen, III, IV von einem in Knospenlage befindlichen Blatt. Die Schnitte I und III sind durch die Mitte, die Schnitte II und IV durch das obere Viertel der Spreite geführt. In IV sind die drei Endzipfel der Spreite getroffen. Vergr. 16fach. V Schematisierter Querschnitt durch die Spreite eines jungen Blattes (vgl. Abb. 35 II!). Seine Flügel oder Falten (FF) sind von vorn herein solid. Wären sie hohl (unterbrochene Linien), so ergäbe sich die Knospenlage des Blattes anderer *Alchemilla*. Leitbündel schraffiert, sonstige Erklärung wie in Abb. 26.

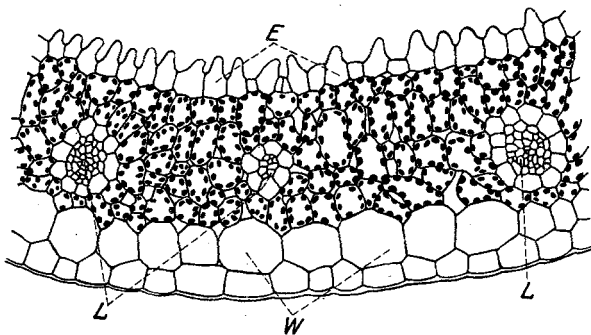


Abb. 28. *Alchemilla diplophylla*, Querschnitt durch die Blattspreite. W subepidermale, als Wassergewebe ausgebildete Zellschicht der Blattunterseite. L Leitbündel. E papillöse Epidermis der Blattoberseite (Spaltöffnungen in ihr sind nicht getroffen). Vergr. 250fach.

Das ist der Fall, und zwar erweist sich auch hier, wie schon bei *Helicoderos* und *Caltha*, der Gesichtspunkt als fruchtbar: *Ausgestaltung des Knospenstadiums zur Dauerform*. Es liegt hier jedoch so wenig wie bei

den eben genannten Pflanzen eine einfache Entwicklungshemmung vor, sondern eine damit einhergehende, ziemlich tiefgreifende Umbildung des ganzen Blattes, das aber nichtsdestoweniger in den Grundzügen seiner Gestaltung mit den typischen *Alchemilla*-Arten noch deutlich übereinstimmt.

Zum Verständnis dieser verwickelten Verhältnisse ist die Kenntnis der Blattbildung bei den übrigen *Alchemilla*-Arten unbedingt notwendig, weshalb wir sie am Beispiel der *A. vulgaris* L. vorerst kurz schildern wollen. In der Gestaltung von Blattgrund und Stiel bestehen keine Differenzen. Die folgende Darstellung bezieht sich also allein auf die Entwicklung der Blattspreite.

2. Die Blattentwicklung von *Alchemilla vulgaris*.

Es ist vor allem zweierlei von Belang: a) die Verzweigung und Wachstumsverteilung im jungen Blatt; b) das Zustandekommen der Knospenlage.

Was zunächst die Verzweigung anlangt, so ist hervorzuheben, daß sie sehr früh schon in Erscheinung tritt, zu einer Zeit, wo noch die ganze Blattanlage aus embryonalem Gewebe besteht. Wir haben es also mit einem eokladen Blatt im Sinne PRANTLS zu tun¹. Daran ändert nichts, daß die Bildung neuer Segmente noch fort dauert, wenn die ältesten schon zum Teil in Dauergewebe übergegangen sind.

In Abb. 29 I ist eine Spreitenanlage dargestellt, die bereits fünf Randglieder aufweist. Zuerst entstand die Endfieder (*E*). Aus ihrer Basis gingen die Seitenglieder 1. Ordnung (*1, 1'*), aus diesen die Seitenglieder 2. Ordnung (*2, 2'*) hervor, während an den Rändern bei $\times \times$ das Blattgewebe embryonal blieb. Dort werden weitere Fiederanlagen gebildet, bis schließlich im ganzen neun Spreitenglieder angelegt sind (Abb. 29 II). An den zuerst entstandenen Fiedern setzt bald die Differenzierung in Rippe und Spreitensäume ein — ein Vorgang, der weiterhin für das Zustandekommen der Vernation des Blattes bzw. seiner Spreite verantwortlich zu machen ist. Die Flankenmeristeme ($\times \times$ in Abb. 29 I) gehen schließlich in die beiden Spreitenlappen bei *LL* in Abb. 29 II über und sind in der Knospenlage des Blattes (wohl aus Raumgründen²) nach der Oberseite eingeschlagen, was ursprünglich nicht der Fall ist (Abb. 29 I).

Die Blattspreite von *A. vulgaris* zeigt also, ebenso wie die Blätter anderer Rosaceen (*Rosa, Sanguisorba, Spiraea, Potentilla*) einen ausgesprochen cymösen Aufbau, d. h. die Fiedern werden an ihr nicht aus einer einheitlichen Achse, einem Monopodium gebildet, sondern sprossen auseinander in sympodialer Weise hervor. Dasselbe war oben für *Sauro-*

¹ PRANTL, K.: Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dikotylen. Ber. Dtsch. bot. Ges. 1, 280 (1883).

² Vgl. ARNOLDI, W.: Über die Ursachen der Knospenlage der Blätter. Flora 87, 440 (1900).

matum und *Helicodiceros* zu erwähnen. Diese Entwicklungsgeschichte kommt auch im Nervenverlauf zum Ausdruck, der durchaus sympodialen Charakter trägt.

Von Bedeutung ist hier das Verhalten eines solchen Blatt-Typus bei Reduktion der Fiederzahl, die bei *A. vulgaris* regelmäßig an den Hochblättern auftritt. An ihnen werden zumeist nur drei Fiedern angelegt, die Endfieder (*E* in Abb. 29 I) und die beiden ihr benachbarten Seitenglieder 1. Ordnung. Die Bildung weiterer Auszweigungen unterbleibt, und die Spreitenanlage, d. h. ihr beiderseits gelegenes Flankenmeristem

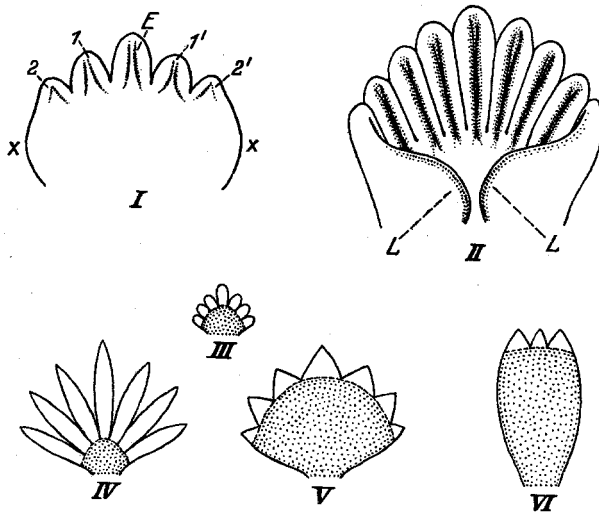


Abb. 29. *Alchemilla vulgaris*, Blattentwicklung: I jüngeres, II älteres Stadium. Erklärung im Text. Stark vergrößert. III—V Schemata zur Blattentwicklung von *Alchemilla vulgaris* und *Alchemilla alpina*. IV Schema zur Blattentwicklung von *Alchemilla diplophylla*. Die den Fiedern gemeinsame basale Spreitenfläche ist in allen schematischen Figuren punktiert.

geht in den Dauerzustand über. Die Gestalt der Hochblätter kommt also wie auch sonst vielfach durch einen einfachen Hemmungsvorgang zustande.

So ist es auch bei *A. diplophylla*, bei der ebenfalls nur drei Fiedern (Endfieder und zwei Seitenlappen) angelegt werden, die freilich später stark in den Hintergrund treten, weil die Spreite sich hauptsächlich interkalar entwickelt. Dieser Vorgang bewirkt auch bei *A. vulgaris* und anderen Arten mit ähnlich gestalteten Blattspreiten, daß nicht ein gefiedertes, sondern bloß ein an seinem Rande gelapptes Blatt entsteht.

Das Verständnis dieses Entwicklungsganges sollen die Schemata der Abb. 29 III bis V erleichtern. Von einer jungen, Abb. 29 II entsprechenden Anlage (III) ausgehend ist angenommen, daß in einem Falle (IV) vorzüglich die Fiedern der Spreite sich vergrößern, deren gemeinsame Basis aber im Wachstum zurückbleibt, im anderen (V) dagegen umge-

kehrt die Grundfläche der Spreite auswächst und die Auszweigungen ihr gegenüber zurücktreten. Man erhält so aus einer identischen Form des jungen Blattes einerseits die Spreiten von *A. alpina*, andererseits die von *A. vulgaris*.

Bei *A. diplophylla* ist der Vorgang, der zur Gestaltung des Blattes von *A. vulgaris* führt, noch deutlicher ausgesprochen, wozu man das Schema Abb. 29 VI vergleichen möge. Man erhält es aus Abb. 29 III, wenn

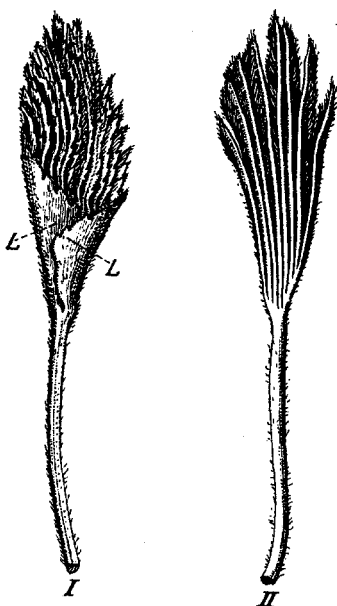


Abb. 30.

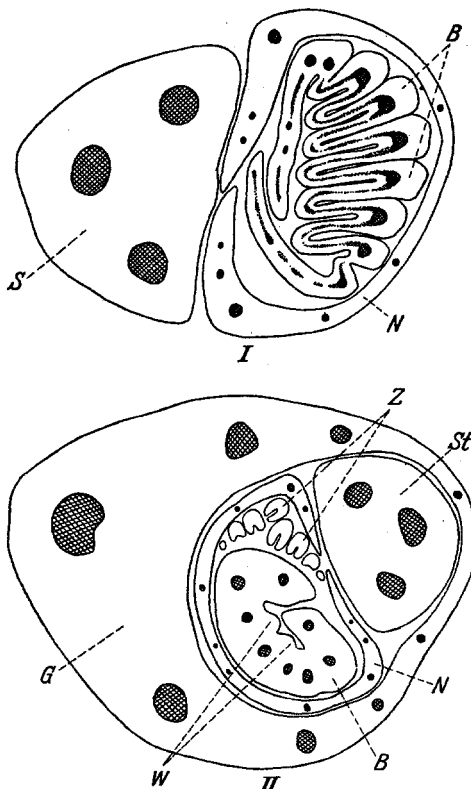


Abb. 31.

Abb. 30. *Alchemilla vulgaris*, gefaltete Knospenlage der Blattspreite: I von der Oberseite, II von der Unterseite. Sonstige Erklärung im Text. Etwa natürliche Größe. — Abb. 31. *Alchemilla vulgaris*. I Querschnitt durch die Spreite eines jungen Blattes (B). St Stiel des nächst älteren Blattes, dessen Stipularscheide (N) das jüngere Blatt (B) einschließt. II Ebensolcher Querschnitt. In B ist der Schnitt durch die Basis der Blattspreite gegangen. Z Spreitenzipfel des nächst jüngeren Blattes. Nach außen folgt auf Blatt B ein Blatt, von dem der Stiel St und die Stipularscheide N getroffen sind, auf dieses ein Blatt, das im Blattgrund (G) querschnittener ist. Leitbündel schraffiert. Sonstige Erklärung im Text. Stark vergrößert.

man annimmt: 1. daß die Fiederbildung nach der Entstehung der Seitenglieder 1. Ordnung aufhört, 2. daß der interkalaren Streckung des Spreitengrundes die Hauptaufgabe bei der Bildung der Lamina zukommt. Entwicklungsgeschichtliche und sonstige Belege für diese Ableitung werden weiter unten beizubringen sein.

Hier ist noch die *Knospenlage* des *Alchemilla*-Blattes zu behandeln,

weil sie uns auch Aufschluß geben wird über die morphologische Bedeutung der Spreitenlamellen von *A. diplophylla*.

Für das Blatt von *A. vulgaris* und ähnlicher Arten ist charakteristisch, daß die Spreite in der Knospelage in ein System von Falten gelegt ist, die sich zwischen den strahlig angeordneten Hauptnerven erheben. Abb. 30 II zeigt ein solches Blatt von der Unterseite. Ungefaltet sind lediglich die beiden, an den Flanken der Spreite befindlichen Lappen, die in der Oberansicht Abb. 30 I bei *LL* sichtbar sind und schon oben zu erwähnen waren¹. Was das Zustandekommen dieser Vernation anlangt, so ist vor allem hinzuweisen auf das Verhalten der Fiedern auf jungen Stadien der Entwicklung. Wie Abb. 29 I und II zeigen, sind sie nicht flach ausgebreitet. Vielmehr sind ihre Ränder nach oben gebogen und erscheinen in der Aufsicht als Wülste, welche die Oberseite der Fiedern vollständig bedecken. Dasselbe ist aus Abb. 31 II zu ersehen, in der junge Fiedern im Querschnitt bei *Z* getroffen sind.

Diese Aufbiegung der Ränder an den Fiedern ist eine Folge ungleichmäßiger Wachstumsverteilung in ihnen. Die Anlage ist pleuroplast im selben Sinne, wie das für die ganze Spreitenanlage anderer Pflanzen (z. B. *Liriodendron* oder *Sonneratia*) gilt. Schon vor den Spreitensäumen ist die mittlere Region der Fieder, ihre spätere Mittelrippe, vorhanden. Diese wächst von vornherein auf ihrer Unterseite stärker in die Breite und Dicke als auf der Oberseite, ein Vorgang, durch welchen die Fiederanlagen unifazial und ihre embryonalen Spreitensäume auf die Oberseite verlagert werden, wo sie einander dicht genähert bleiben und weiterhin parallel nebeneinander heranwachsen.

Derselbe Vorgang, der an den Fiedern die Verlagerung der Ränder auf die Oberseite der Primordien veranlaßt, bedingt in der Grundfläche der Spreite eine faltenförmige Erhebung jener Teile der Lamina, die zwischen den Hauptnerven liegen. Ein Querschnitt durch ein junges Blatt in dieser Region liefert das bei *B* in Abb. 31 I festgehaltene eigentümliche Bild, dem in *B*, Abb. 31 II ein Schnitt durch die Basis der Spreite an die Seite gestellt ist, wo die Falten austreichen und nur noch die beiden mittleren vorhanden sind. Sie treten hier nicht mehr als Hohlfalten hervor, sondern bieten sich in Gestalt niedriger Wülste dar.

Angenommen, das Blatt, das im Querschnitt *B* Abb. 31 II dargestellt ist, sei als ganzes nur dreizählig, und es sei gerade die basale, durch ihre kompakten Wülste ausgezeichnete Zone entwickelt und zur Lamina des fertigen Blattes ausgestaltet, so ergeben sich Verhältnisse, die uns auf die Deutung des Blattbaues von *A. diplophylla* führen.

2. Der Blattbau von *Alchemilla diplophylla*.

Die Frage, die hier zu beantworten ist, lautet: Wie sind die auf der Oberseite der Lamina vorhandenen, zu beiden Seiten des Mittelnerven

¹ Vgl. S. 398.

inserterten Lamellen aufzufassen, welche die diplophyllie Ausbildung der Spreite bewirken?

Versuchen wir zunächst auf entwicklungsgeschichtlichem Wege eine Antwort zu bekommen. Die Spreitenanlage ist ursprünglich eingipfelig. Sehr bald jedoch nimmt sie das Aussehen an, welches Abb. 32 I bis III in verschiedenen Ansichten zeigt. Neben dem Mittelzipfel (*E*) sind zwei seitliche Flügel (*I*, *I'*) vorhanden, die auf der Oberseite des Blattes zusammenneigen und nach der Blattspitze hin zu Fiederanlagen 1. Ordnung auswachsen. Die Spreitenanlage gliedert nur diese drei Endlappen aus, die, schon von vornherein ziemlich unscheinbar, dauernd im Verhältnis zur übrigen Blattspreite klein bleiben.

Zum Unterschied von den typischen Alchemillen kann man bei *A. diplophylla* keinerlei Faltungsvorgänge an der Spreite beobachten. Auch die Hauptnerven des Blattes treten nicht auffallend zutage. Das

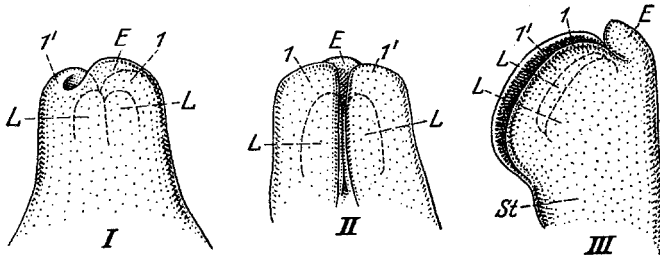


Abb. 32. *Alchemilla diplophylla*, Entwicklungsgeschichte der Blattspreite: I von der Unterseite, II von der Oberseite gesehen, III etwas älteres Stadium in seitlicher Ansicht. *E* Endfieder, *I* und *I'* Seitenfiedern (nach unten in die Seitenflügel der Spreite übergehend), *LL* dorsale Spreitenlamellen, *St* Stiel. Stark vergrößert.

unifaziale Wachstum der Nervenrippen, das bei *A. vulgaris* die Einfaltung der Spreite verursacht, ist hier nicht wahrzunehmen, wohl im Zusammenhang damit, daß die Spreite von Anfang mehr ihre Grundfläche als die Fiederanlagen im Wachstum fördert. Im übrigen zeigen auch die Hochblätter von *A. vulgaris* keine oder doch nur eine sehr schwache Faltung.

Die beiden flügelartigen Lamellen auf der Oberseite der Lamina (*LL* in Abb. 32) sind schon sehr früh vorhanden. Sie sind von den beiden zusammenneigenden Spreitenhälften eingeschlossen. In dieser Lage verbleiben sie auch fernerhin, wie Querschnitte durch Blätter, die sich noch nicht entfaltet haben, erkennen lassen (Abb. 27 III, IV). Für die Deutung der Lamellen gibt die Entwicklungsgeschichte jedenfalls keinen Anhaltspunkt, sie strebt, wie so oft, direkt ihrem Ziele zu und ist dann für morphologische Schlüsse von untergeordnetem Wert.

Jedoch haben wir schon bei Besprechung von *A. vulgaris* einen Fingerzeig erhalten, wie die Lamellen von *A. diplophylla* aufzufassen sind. An Hand eines Schemas sei dies jetzt eingehender erläutert.

In Abb. 33 I und II sind die Querschnitte schematisiert, die ein gefaltetes Blatt von *A. vulgaris* in der Mitte und an der Basis liefert (vgl. B in Abb. 31 I und II!). Der Einfachheit halber ist angenommen, daß nur drei Endlappen, also auch bloß zwei Falten vorhanden sind. In diesen sind in Abb. 33 I die Flanken durch verschiedene Schraffierung von den Umbiegungsstellen unterschieden. Dasselbe wurde in Abb. 33 II vorgenommen, wo die Falten als solche zwar nicht mehr hervortreten, aber in den beiden wulstartigen Erhebungen noch angedeutet sind (vgl. B in Abb. 31 II!). Das Schema I leitet sich aus II dadurch ab, daß in ihm die Faltenflanken stark gestreckt und infolgedessen die Umbiegungsstellen gleichsam emporgehoben sind, was auf starkem Flächenwachstum dieser Teile des Blattes beruht. Es kommen so die charakteristischen Hohlfalten zustande.

Eine geringfügige Verlagerung der Zone des stärksten Wachstums kann, wie das auch sonst häufig der Fall ist, hier eine bedeutende Ver-

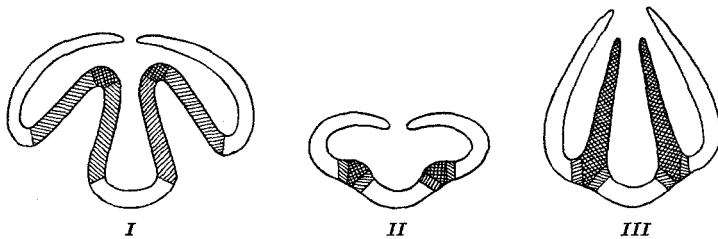


Abb. 33. Schemata zur Deutung der dorsalen Spreitenlamellen von *Alchemilla diplophylla*. Nähere Erklärung im Text.

änderung im Aussehen des fertigen Blattes hervorrufen. Wenn wir annehmen, es entwickle sich anstatt der einfach schraffierten Flanken der Falten deren Umbiegungsstelle, so erhielten wir ein Querschnittsbild, wie es Abb. 33 III darbietet, also Verhältnisse, die denen entsprechen, welche auf einem Querschnitt durch eine noch in der Knospelage befindliche Lamina von *A. diplophylla* zu beobachten sind. Die Lamellen der Blattspreite von *A. diplophylla* würden sonach mit den Knospenfalten des Blattes von *A. vulgaris* identisch und von ihnen nur dadurch unterschieden sein, daß sie sich statt zu Hohlfalten zu *soliden Falten* entwickeln. Die Beziehungen sind in dem schematisierten Querschnitt durch ein junges Blatt von *A. diplophylla* (Abb. 27 V) zum Ausdruck gebracht.

Die eben durchgeführte Ableitung, zu deren Prüfung die Entwicklungsgeschichte keine Handhaben lieferte, bedarf natürlich noch einer empirischen Begründung, die sich, weil andere Anhaltspunkte fehlen, im wesentlichen auf die Nervatur des Blattes stützen muß. Da diese, wie schon gelegentlich der Behandlung von *Caltha dioneaeifolia* und *limbata* zu erwähnen war¹, eine genaue Niederschrift der Wachstumsgeschichte

¹ Vgl. oben S. 385 und 387.

des Blattes ist, so läßt sich erwarten, daß wir aus ihrer Analyse, namentlich wenn wir *A. vulgaris* zum Vergleich heranziehen, entscheidende Schlüsse ziehen können.

Es handelt sich dabei um folgende beide Fragen: 1. Wird bei *A. diplophylla* vorzugsweise die basale Zone der Spreite entwickelt, welche auch

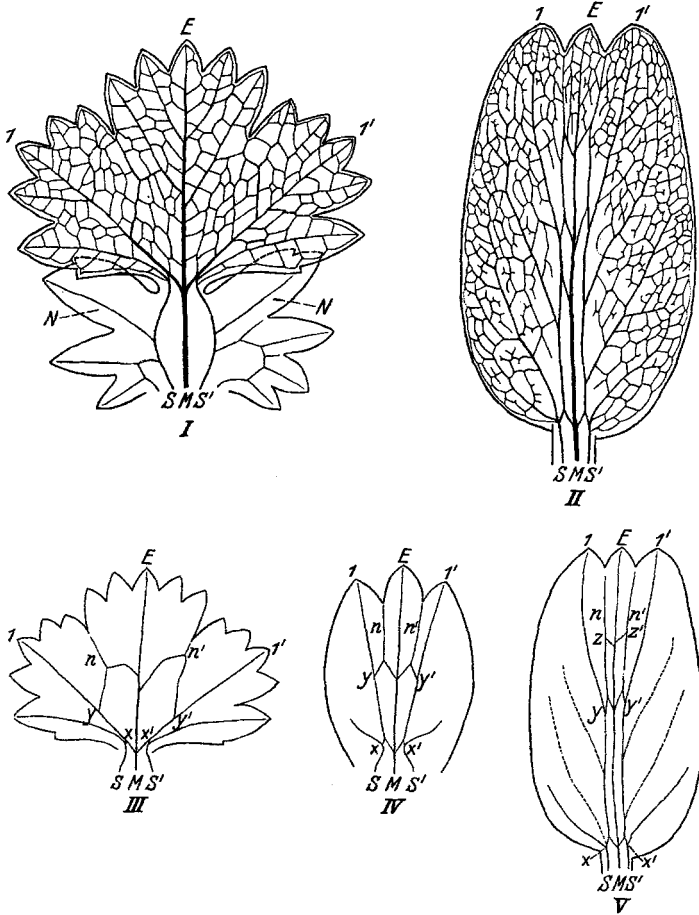


Abb. 34. I Hochblatt von *Alchemilla pubescens* mit den beiden Nebenblättern NN. Die Nervatur ist vollständig nur in der Spreite gezeichnet. II Blattspreite von *Alchemilla diplophylla* von der Unterseite. Die Nervatur ist vollständig gezeichnet. III-V Schemata zu I und II. Zu deren Erklärung vergleiche den Text. E Endlappen, 1 und 1' Seitenlappen der Spreite. M Mittelnerv, S und S' Seitennerven. Vergr. in I 2,5fach, in II 6,5fach.

bei *A. vulgaris* und den ihr ähnlichen Arten solide Falten aufweist? 2. Lassen die Lamellen dieselbe Orientierung zu den Hauptnerven des Blattes erkennen wie die Falten bei *A. vulgaris*?

Gehen wir zunächst auf die erste Frage ein und legen dem Vergleich ein Hochblatt von *A. pubescens* LAM. zugrunde, wie es in Abb. 34 I samt

seinen beiden Nebenblättern dargestellt ist. In Abb. 34 II ist die Nervatur einer Blattspreite von *A. diplophylla* gezeichnet. Auf den ersten Blick scheint eine Ähnlichkeit zu *A. pubescens* nicht zu bestehen. Sie wird aber sichtbar, wenn wir, wie das in den etwas schematisierten Figuren Abb. 34 III bis V geschehen ist, nur den Verlauf der größeren Nerven berücksichtigen, und Abb. 34 I dahin vereinfachen, daß wir die Randzähne der drei Spreitenlappen *E*, *l* und *l'* in Wegfall kommen lassen. Dies ist in Abb. 34 IV geschehen, die sich von Abb. 34 V nur dadurch unterscheidet, daß die Grundfläche der Spreite verglichen mit den Endlappen verhältnismäßig kurz ist. Das aber heißt: bei *A. diplophylla* entwickelt sich nicht so sehr der Endabschnitt der Lamina als ihr basaler Teil. Und zwar erfährt dieser eine beträchtliche interkalare Streckung, was vor allem daraus hervorgeht, daß die Nerven, die vom Stielansatz aus nach den seitlichen Endlappen (*l*, *l'*) ziehen, bis zur Spreitenmitte einander parallel laufen und auch weiterhin nur wenig (um etwa 20°) von dieser Richtung abbiegen, während sie bei *A. pubescens* (Abb. 34 I) einen Winkel von $45\text{--}50^{\circ}$ mit dem Mittelnerven bilden. Daß die Streckung hauptsächlich in der unteren Hälfte der Lamina erfolgt, kann aus dem Auftreten je zweier Seitenäste der Stränge *S* und *S'* zwischen den Kommissuren *x y* und *x'y'* (in Abb. 34 V mit unterbrochenen Linien eingetragen) entnommen werden. Aber auch die obere Hälfte verlängert sich verhältnismäßig stark, so daß bei *z* und *z'* auch Kommissuralnerven zwischen den Strängen *n* und *n'* und dem Mittelnerven (*M*) sich bilden.

Es ist infolge dieser, aus dem Nervenverlauf abgelesenen Wachstumsgeschichte der Spreite also die Möglichkeit einer starken Verlängerung gerade jener Zone des Blattes gegeben, in der bei *A. vulgaris* und anderen die Falten kompakt und als solide Wülste ausgebildet sind.

Es fragt sich aber weiter, ob die Lamellen des Blattes von *A. diplophylla* wirklich an den Stellen sich befinden, wo bei *A. vulgaris* die Knospenfalten der Spreite entstehen. Am ausgewachsenen Blatt sind die Verhältnisse gewöhnlich schon zu sehr verwischt, um einen bindenden Schluß zuzulassen. Es sind deshalb in Abb. 35 I und II Querschnitte durch junge Blattspreiten von *A. diplophylla* wiedergegeben, die zugleich erkennen lassen, daß die Lamellen schon außerordentlich früh, ja man kann sagen von vornherein an der Spreite auftreten. In Abb. 35 I ist erst der Mittelnerv (*M*) ausdifferenziert, der, wie nicht anders zu erwarten, in der Mitte zwischen den Ansatzstellen der beiden Lamellen liegt. In Abb. 35 II sind dazu die beiden, mit *SS* bezeichneten Seitenstränge gebildet, und es ist aus dieser Figur ohne weiteres klar, daß die Lamellen aus den Interkostalfeldern zwischen dem Mittelnerven (*M*) und den beiden seitlichen Nerven (*SS*) hervorgehen, also aus den Teilen der Spreite, die, wie der Querschnitt *B* in Abb. 31 I zeigt, bei *A. vulgaris* sich

in die beiden der Mediane benachbarten Falten legen bzw. an der Basis die Wülste *W* (*B* in Abb. 31 II) tragen.

Es sei hier auch noch einmal daran erinnert, daß Stomata auf den beiden Seiten der Blattlamellen von *A. diplophylla* vorhanden sind, während sie der Unterseite der Spreite fehlen. Dieser Punkt gewinnt besonders beim Vergleich des Blattes mit dem von *Caltha limbata* Interesse, das ebenfalls zwei dorsale Lamellen besitzt. An diesen aber finden sich Spaltöffnungen nur auf der „Oberseite“, d. h. der Seite, welche der morphologischen Oberseite der aufgebogenen Spreitenlappen anderer Arten (etwa *C. obtusa* oder *dioneaeifolia*) entspricht, was im Einklang da-

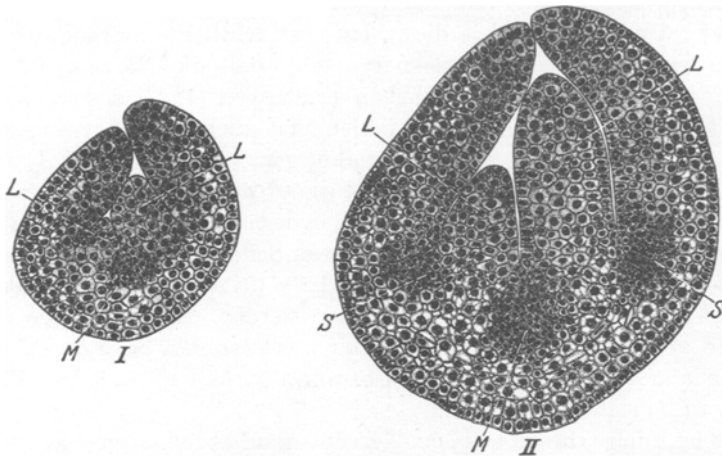


Abb. 35. *Alchemilla diplophylla*, Querschnitte durch junge Blattspreiten. In I ist erst der Mittel-nerv (*M*), in II sind auch die beiden Seitennerven *SS* gebildet. *LL* die dorsalen Spreitenlamellen. Vergr. 200fach.

mit steht, daß die Unterseite der Spreite keine Stomata entwickelt. Da die Oberfläche der Lamellen von *A. diplophylla*, als „solider Falten“, allein der Blattoberseite angehört, so ist es verständlich, daß sie beider-seits Stomata trägt.

Damit dürfte die grundsätzliche Ähnlichkeit im Bau des typischen *Alchemilla*-Blattes mit dem von *A. diplophylla* zur Genüge aufgezeigt sein. Die Diplophyllie läßt sich hier letzten Endes ebenfalls deuten als die Fixierung und Ausgestaltung eines Knospenstadiums zur Dauerform, womit aber eine tiefgreifende, schon auf den frühesten Embryonalstadien einsetzende Umbildung der Blattspreite einhergeht, — gewiß ein bemerkenswertes Beispiel dafür, daß, was der äußeren Erscheinung nach getrennt ist, dennoch bei tieferem Eindringen in den Ablauf der Formbildung sich als typisch übereinstimmend erweisen kann.