

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 52 (1942)  
  
**Artikel:** Beschreibung von Blütenständen auf Grund des zeitlichen Verlaufes der Anlage, des Wachstums und des Aufblühens  
**Autor:** Schüepp, Otto  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-36062>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 11.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Beschreibung von Blütenständen auf Grund des zeitlichen Verlaufes der Anlage, des Wachstums und des Aufblühens.

Von *Otto Schüepp*, Basel.

Eingegangen am 24. Oktober 1941.

### 1. *Saponaria officinalis*.

In Figur 1 wird das Längenwachstum der Internodien an einem Hauptspross H und an einigen seiner Seitensprosse A IV, A VI, A IX und A XII verglichen. Die Internodien 9 bis 19 am Hauptspross ergeben annähernd kongruente Kurven, die um annähernd gleiche Zeitabstände gegeneinander verschoben sind. J 9 und J 19 durchlaufen dieselbe Länge im Zeitabstand von 46 Tagen. Der Altersabstand aufeinanderfolgender Glieder, das Plastochron, beträgt also im Mittel  $46 : 10 = 4,6$  Tage.

Die *Seitensprosse* sind gegenüber dem Hauptspross *verspätet*. Unser Urteil über die Verspätung hängt ab von der Art und Weise, wie wir den Zusammenhang von Hauptspross und Seitensprossen auffassen. Wir könnten jeden Seitenspross als *Neuanfang* auffassen und dieser Auffassung entsprechend seine Glieder von der Blattachsel aus als J 1, J 2, J 3 ... des Achselsprosses numerieren. Der Seitenspross würde als eigenes Individuum betrachtet, dem zur vollständigen Pflanze nur die eigene Wurzel fehlt. Man wird aber bemerken (Figur 3), dass die höher inserierten Achselsprosse sehr unvollständige Individuen sind, denen die eigenen Laubblätter fehlen, und welche nur noch kurze Internodien, kleine Hochblätter und Blüten tragen.

Ich ziehe es vor, die Seitensprosse als schwächere verspätete *Gabeläste* zum Hauptspross anzusehen und dieser Anschauung entsprechend ihre Glieder zu numerieren. An jedem Stengelknoten von *Saponaria* stehen zwei gegenständige Blätter; zwischen den Blättern stehen drei Sprosse; zwei Seitensprosse (oder Achselsprosse) und ein Mittelspross (oder Hauptspross). Auf einen Knoten n folgt an jedem dieser drei Sprosse ein Internodium (n + 1). (Siehe Knoten 18 und die drei Internodien 19 in Figur 3.) Es werden Hauptsprosse und alle ihre Seitensprosse von ihrer gemeinsamen Basis aus numeriert; mit dieser gemeinsamen Basis zusammen können auch die Seitensprosse als vollständige Individuen gelten. Durch die Numerierung wird die *Höhenlage* eines Gliedes im ganzen Verzweigungssystem klar und eindeutig bezeichnet.



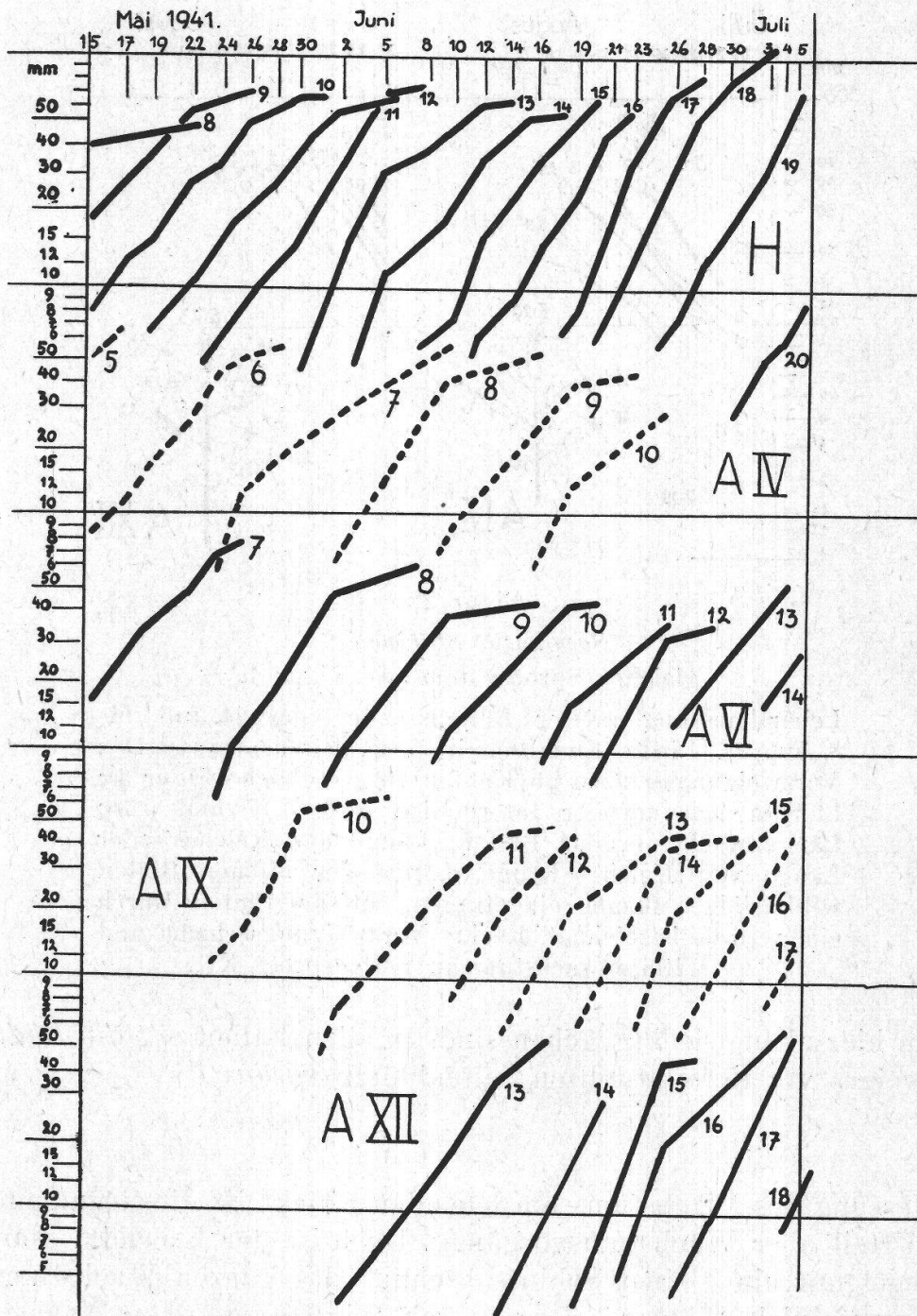
Nur in einem idealen, konstruierten Grenzfall werden die Glieder in gleicher Höhenlage streng gleichartig, gleichgross und gleichzeitig ausgebildet sein. Aber der ideale Grenzfall dient uns als Basis, von der aus wir die in der Natur gegebenen Einzelfälle als Abweichungen in der einen oder andern Richtung exakt beschreiben können.

Wir finden, dass Glieder an den Seitenachsen, welche nach unserer Zählung von Knoten und Internodien mit bestimmten Gliedern der Hauptachse gleich hoch stehen, doch verspätet auswachsen. Es wachsen nach Figur 1 gleichzeitig heran :

- J 6 am Seitenspross IV und J 10 am Hauptspross  
(Verspätung 4 Plastochron)
- J 7 am Seitenspross VI und J 9 am Hauptspross  
(Verspätung 2 Plastochron)
- J 10 am Seitenspross IX und J 11 am Hauptspross  
(Verspätung 1 Plastochron)
- J 13 am Seitenspross XII und J 14 am Hauptspross  
(Verspätung 1 Plastochron).

Wir haben die Verspätungen zunächst bestimmt nahe über der Verzweigungsstelle. Nach Figur 1 ist auch das Plastochron innerhalb der Seitensprosse deutlich länger als am Hauptspross, und deshalb werden die Verspätungen grösser, wenn wir die höheren Glieder vergleichen, Internodium 16 an Achselspross IV (siehe Figur 2) ist gegenüber Internodium 16 am Hauptspross um 34 Tage = 7,4 Plastochron des Hauptsprosses verspätet; bei J 17 von Achselspross XII ist die Verspätung nur auf zwei Plastochron angewachsen. Die *höheren Seitensprosse* sind *weniger verspätet* als die tieferen Seitensprosse.

Am gleichen Sproßsystem wurde das Auswachsen von zwei seitlichen Blütenständen verfolgt (Figur 2). Die Höhenlage der Blüten im Verzweigungssystem ist so bestimmt, dass der Blütenstiel als ein letztes Internodium und die Blüte als ein letzter Knoten des tragenden Stengels gezählt werden. So endet der Seitenzweig IV mit Blüten 18 bis 21. Die Kurve für die Endblüte E 20 ist ausgezogen; die Kurven für die Blüten an Seitenzweigen von Zweig IV, Blüten 18' bis 21', sind dünn ausgezogen, und die Kurven für Blüten an Seitenzweigen folgender Ordnung, z. B. 20'', sind punktiert. Mit geringen Abweichungen laufen die Wachstumskurven der Blüten parallel, das heisst : die Altersfolge der Blüten während des Aufblühens bleibt dieselbe, welche von frühern Entwicklungsstadien her bestimmt ist. Nach dem Unterschied in der Höhenlage von Knoten 18 bis Knoten 21 möchten wir wohl einen Altersunterschied der Blüten von 4 Sprossplastochron = 18,4 Tagen erwarten; der Altersunterschied der Blüten beträgt aber nur 8 bis 9 Tage. Innerhalb des Blütenstandes folgen sich die *Blüten in dichter Altersfolge*. Spross XII lässt dasselbe erkennen, ebenso Sprosse VI, IX und XV, deren

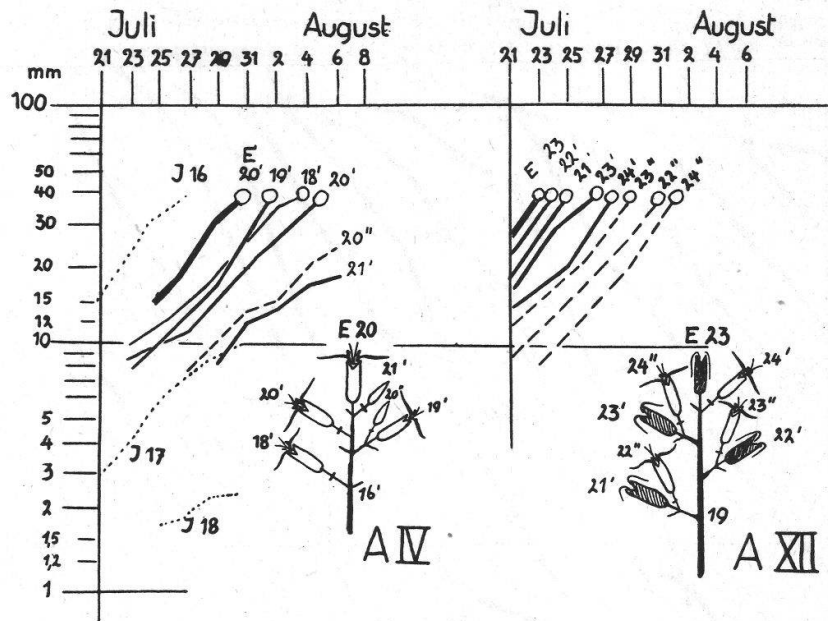


Figur 1.

*Saponaria officinalis*, Garten in Reinach bei Basel.

Lebendmessung eines Sproßsystems vom 15. Mai bis 5. Juli 1941. Ordinaten: mm in logarithmischem Maßstab; die Neigung der Kurven gibt die relative Wachstumsgeschwindigkeit an. Oben Internodien 8 bis 20 am Hauptspross; Längenwachstum von 5 bis 80 mm; Plastochron zirka 4,6 Tage. Unten Längenwachstum der Internodien an den Seitensprossen IV, VI, IX und XII; die Numerierung der Internodien an den Seitensprossen geht aus von der gemeinsamen Basis am Hauptspross, so dass z. B. Seitenspross VI am Knoten 6 des Hauptsprosses mit einem Internodium 7 beginnt; die Internodien an den Seitensprossen sind gegenüber den gleich hoch stehenden Internodien am Hauptspross verspätet.





Figur 2.

*Saponaria officinalis*,  
gleiches Sproßsystem wie Figur 1.

Lebendmessung zweier Blütenstände vom 21. Juli bis 8. August. Links Endabschnitt des Seitensprosses IV: Verzweigungsschema ab Knoten 16 (vergleiche Figur 3); Längenwachstum der Internodien J 16, J 17 und J 18; Längenwachstum der Blüten, Länge des Kelches oder Länge von Kelch + Krone, Länge der offenen Blüten willkürlich = 40 mm eingetragen, offene Blüten durch einen Kreis bezeichnet. Rechts Verzweigungsschema und Blütenwachstum an Seitenspross XII.

Kurven hier nicht wiedergegeben sind. In allen Fällen *eilt die Endblüte* des Zweiges vor tiefergestellten Seitenblüten *voraus*.

Messung des Wachstums am lebenden Objekt ist die Grundlage für jedes Urteil über Wachstumsvorgänge. Doch ist der Lebendmessung in der Regel nur ein kleiner Schlussabschnitt des ganzen Wachstumsverlaufes zugänglich. Während der grössten Zeit des gesamten Wachstumsverlaufes bleiben die Glieder innerhalb der Knospen verborgen. Darum muss die Lebendbeobachtung durch *Knospenanalysen* zu verschiedenen Zeiten ergänzt werden. Diese Knospenanalysen sind durchzuführen bis zur Auszählung und womöglich Ausmessung der jüngsten Entwicklungsstadien am Vegetationspunkt.

Wir beginnen mit einer Uebersicht über das Sproßsystem, an welchem die Lebendmessungen durchgeführt wurden, und beschreiben seinen Zustand am 21. Juli. Sein Gipfel ist dargestellt in Figur 3. Die Stengelglieder und Blätter am Hauptspross sind bis unter die End-

blüte 23 ausgewachsen. Die Internodienlänge nimmt zu von 40 mm bis auf 103 mm in Internodium 19, das den Endblütenstand emporhebt; innerhalb des Endblütenstandes folgen noch 4 Glieder, die immer kürzer bleiben (vergleiche J 16, 17 und 18 des Seitensprosses IV nach Figur 2). Blattlänge und Blattbreite sind schon von Blatt 11 an im Abnehmen, so dass der Uebergang zum Hochblatt lange vorbereitet ist. Die schrittweise Metamorphose der Glieder am Hauptspross hat den Uebergang vom vegetativen Spross zur Endblüte vorbereitet. Wir vergleichen Hauptspross und Seitensprosse nach ihrer Gliederzahl :

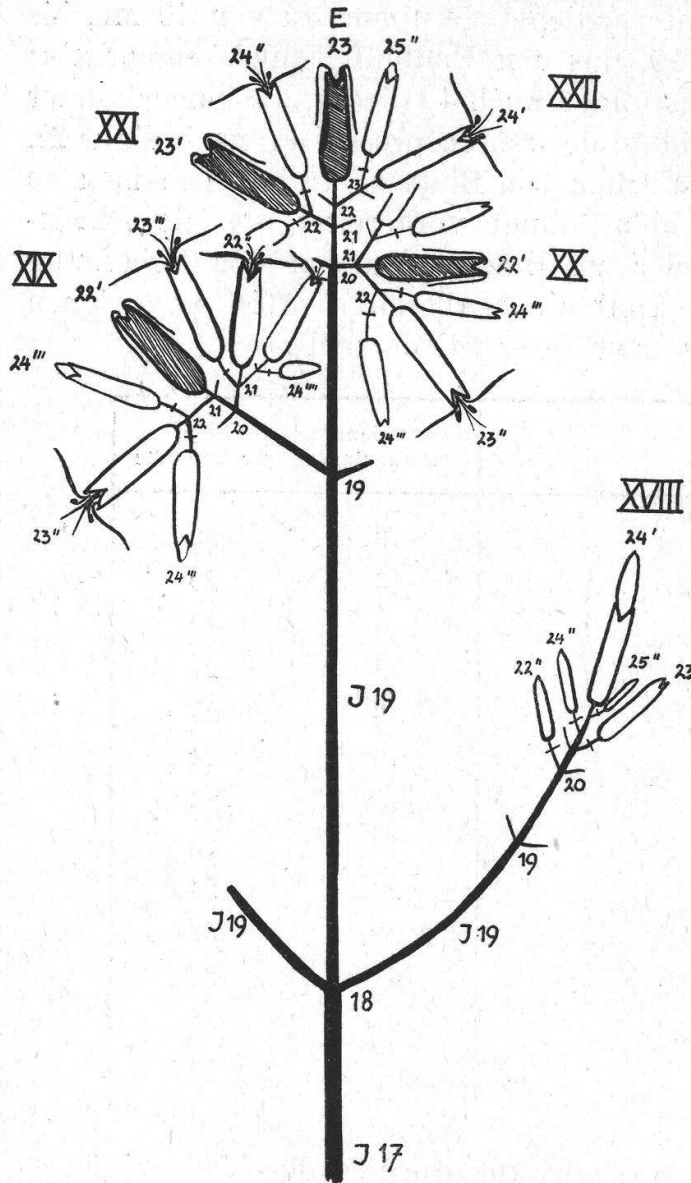
Spross	Letztes langes Internodium	Höhe der Endblüte
Hauptspross . . . . .	19	23
Seitenspross IV (Fig. 2) . . . . .	16	20
» VI . . . . .	16	19
» IX . . . . .	18	21
» XII (Fig. 2) . . . . .	19	23
» XV . . . . .	19	24
» XVI . . . . .	18	23
» XVII . . . . .	19	25
» XVIII (Fig. 3) . . . . .	20	24
» XIX » . . . . .	20	22
» XX » . . . . .	—	22
» XXI » . . . . .	—	23
» XXII » . . . . .	—	24

Der Gliederzahl nach gelangen alle Sprosse des Verzweigungssystems ungefähr in gleicher Höhe, zwischen Knoten 19 und 25 zum Abschluss mit einer Endblüte; auch Seitenzweige höherer Ordnung reichen nicht über Blütenknoten Nr. 25 hinaus. Am geringsten ist die Gliederzahl bei den stark verspäteten, niedrig eingefügten Seitenzweigen IV und VI mit 19 und 20. Aber durch den verspäteten Einsatz und den grossen Altersabstand von Glied zu Glied gelangt eine Blüte 19 an Seitenspross VI doch wesentlich später zum Aufblühen als die Endblüte 23 am Hauptspross.

Am 21. Juli stellen wir folgende Reihenfolge der Blüten nach ihrem Alterszustand fest (vergleiche Figur 3) :

Endblüte 23	am Hauptspross verwelkt
Blüte 22'	an Spross 19 »
» 22'	» » 20 »
» 23'	» » 21 »





Figur 3.  
*Saponaria officinalis.*

Endblütenstand, gleiches Sproßsystem wie Figur 1 und 2. Alle Zweige sind in eine Ebene gedreht; von zwei gegenständigen Zweigen ist jeweils nur der eine ausgezeichnet; die Längenmasse der Internodien, Blütenstiele, Kelche und der noch eingerollten Blumenkronen geben den Zustand vom 21. Juli wieder. Auf Knoten 18 an der Basis der Figur folgen am Hauptspross wie am Seitenspross XVIII das Internodium 19; der letzte, Hochblätter und Seitenzweige tragende Knoten am Hauptspross ist Knoten 22; die Endblüte am Hauptspross ist deshalb mit der Knotennummer 23 bezeichnet. Bereits verwelkt, durch dunkel schraffierten Kelch bezeichnet, sind die Blüten 22' der Seitensprosse XIX und XX, ebenso die Blüte 23' des Seitensprosses XXI und die Endblüte 23 des ganzen Systems. Noch im Längenwachstum begriffen sind die Internodien und Blüten an Seitenzweig XVIII.

Blüte	24'	an Spross	22		offene Blüte
»	22''	»	20	an Spross	19
»	23''	»	21	»	19
»	23''	»	21	»	20
»	24''	»	22	»	21
»	23'''	»	21	»	20
					an Spross 19 offene Blüte
Blüte	24'	an Spross	18		Krone sichtbar, gerollt
»	25''	»	23	an Spross	22
»	24'''	»	22	»	21
				an Spross	19
Blüte	23''	an Spross	21	an Spross	18
»	24'''	»	22	»	21
				an Spross	20
					Krone im Kelch verborgen

Wir haben unterschieden durch eine einfache Nummer 23 die Endblüte am Hauptspross, durch eingestrichene Nummern 22' bis 24' die Endblüten von Zweigen erster Ordnung aus Knoten der Hauptachse, mit

zweigestrichenen Nummern 22" bis 25" die Endblüten von Zweigen zweiter Ordnung aus den Knoten der Zweige erster Ordnung usf.

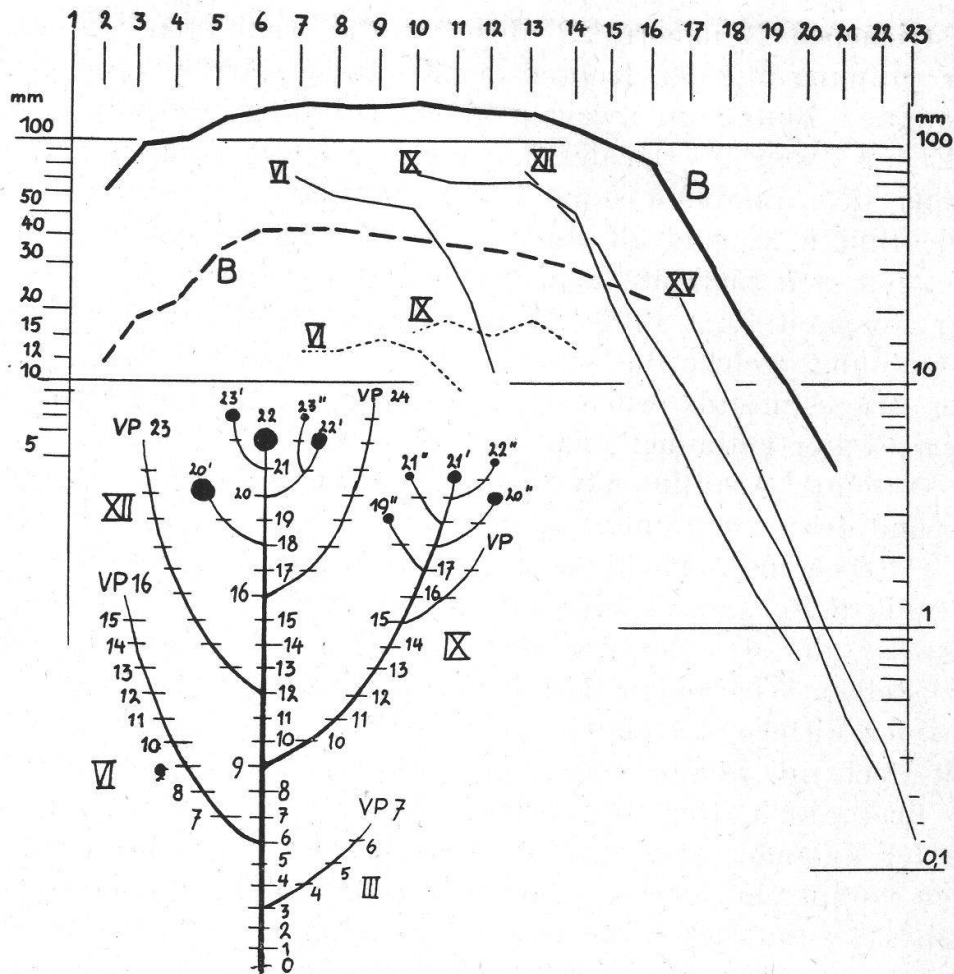
Von den Blüten an Zweigen erster Ordnung steht weit zurück Blüte 24' an Zweig XVIII; der ganze Zweig stellt einen selbständigen, gegenüber dem Endblütenstand stark verspäteten Seitenblütenstand dar. Die Blüten 22' und 23' an den Zweigen XIX bis XXI bilden zusammen mit der Endblüte 23 die älteste Gruppe schon verwelkter Blüten; verspätet folgt Blüte 24' am obersten und letzten Seitenzweig erster Ordnung, welche die Endblüte 23 um ein Glied übergipfelt. Auf gleicher Altersstufe als offene Blüten stehen die Blüten 22" bis 24" an Zweigen zweiter Ordnung, dazu auch eine Blüte 23" an einem Zweig dritter Ordnung. Als Blütenknospen folgen weitere Blüten an Zweigen zweiter und dritter Ordnung.

Wir haben uns entschlossen, in bezug auf die Numerierung der Glieder die *Seitensprosse*, die aus den Blattachsen entspringen, dem *Mittelspross*, der das vorausgehende Stengelglied geradlinig fortsetzt, gleichzustellen. Wir fanden, dass in den untern Teilen des Verzweigungssystems der Mittelspross eine bevorzugte Stellung einnimmt, so dass wir ihn mit Recht als *Stamm* oder *Hauptachse* den *Zweigen* oder *Nebenachsen* überordnen. Der *Hauptspross* eilt im Wachstum seiner Glieder und in der Metamorphose vom vegetativen Spross zur Blüte den *Nebensprossen* voraus; im ausgewachsenen Zustand sind die Internodien am Hauptspross wesentlich dicker, die Blätter länger und breiter als an den Nebensprossen. Die Seitensprosse sind eine untergeordnete und unwesentliche Wiederholung des Hauptsprosses. Aber das Verhältnis zwischen Mittelspross und Seitensprossen verändert sich, wenn wir von der vegetativen Region in den Blütenstand hinein fortschreiten. Immer kann man rein geometrisch einen Mittelspross als gerade Fortsetzung der Basis von den Seitensprossen unterscheiden; aber der Mittelspross hat keinen wesentlichen zeitlichen Vorsprung mehr vor den Seitensprossen, und in der endgültigen Ausbildung übertrifft er nicht mehr wesentlich die Seitensprosse. Der Mittelspross ist nicht mehr « Hauptspross »; er ist den Seitensprossen quantitativ und qualitativ gleichwertig.

In Figur 3 erkennen wir, dass ab Knoten 19 der Seitenspross XIX mit dem dritten Knoten, der Mittelspross mit dem vierten Knoten, beide gleichzeitig zur Blüte gelangen. Ab Knoten 21 gelangen Seitenspross und Mittelspross beide nach 2 Knoten gleichzeitig zur Blüte. Ab Knoten 22 der geometrischen Achse gelangt der Mittelspross zuerst zur Blüte; aber der Seitenspross bildet durch Verzweigung 3 Blüten.

Die zeitlich dichte Folge der Blüten im Blütenstand hängt zusammen mit der allgemeineren Tatsache, dass im *Blütenstand* der *Mittelspross seinen Vorrang vor den Seitensprossen einbüsst*.





Figur 4.

*Saponaria officinalis.*

Spross G am 10. Juni 1941. Verzweigungsschema und Kurven für Blattlänge (ausgezogen) und für Blattbreite (gestrichelt). Am Hauptspross sind die Internodien 1 bis 9 ausgewachsen, ebenso die Blätter 1 bis 13. Von Blatt 16 an rascher Abfall zu den jüngeren Entwicklungsstadien der klein bleibenden Hochblätter. Die Hauptachse endet mit Blüte 22 (2,9 mm Kelchlänge). Die Seitensprosse sind eingetragen, soweit sie ausgezählt und ausgemessen wurden. Seitensprosse III, VI, XII und XVI endigen noch im Vegetationspunkte; dabei zeigen sie durch die Achselsprossbildung, dass sie bald blühreif sein werden. Seitenspross IX und die Seitensprosse von XVIII aufwärts endigen bereits mit Blüten. Die älteste Blüte ist Blüte 20' an Seitenspross XVIII mit Kelchlänge 3,4; es folgen die Endblüte des Hauptsprosses mit Kelchlänge 2,9 und die Endblüte 22' von Seitenspross XX mit der Kelchlänge 2. Weit zurück stehen dagegen die Blütenanlagen am Ende des Seitensprosses IX, an welchen die Abgliederung der Blütenorgane am embryonalen Scheitel eben erst vor sich geht.

Figur 4 zeigt die Analyse eines Verzweigungssystems am 10. Juni, mehr als einen Monat vor dem Zustand, den Figur 3 wiedergab. Die Untersuchung der Zweige ist durchgeführt bis zu ihrem Vegetationspunkt oder bis zu ihrer Endblüte. Die verspäteten basalen Seitensprosse III und VI erreichen mit ihren Vegetationspunkten erst die Knoten-

nummern 7 und 16, während die höheren Seitensprosse IX, XII, XVI wie der Hauptspross die Höhe 21 bis 24 erreichen. Die Umbildung zum Blütenstand ist im Gang. Dabei eilt voraus der Endblütenstand, umfassend den Mittelspross und die Seitensprosse XVIII bis XXI; deutlich verspätet folgt der Blütenstand des Seitenzweiges IX; die Blütenbildung ist noch nicht erfolgt an den Zweigen XII und XVI.

Die Kurvendarstellung umfasst in der linken Hälfte ausgewachsene Glieder, stellt also die Metamorphose dar, speziell die Zunahme der Blattlänge und der Blattbreite von Blatt 1 bis Blatt 7 am Hauptspross. Der Einsatz der Kurven für die Blätter der Nebensprosse zeigt die geringere Grösse der Glieder an. Das steile Abfallen der Kurven nach rechts betrifft Glieder, die noch im Wachstum begriffen sind; die zeitliche Verspätung der Seitensprosse und die bleibend geringere Grösse ihrer Blätter kommt darin zum Ausdruck, dass die Blattkurven derselben gegenüber der Blattkurve des Mittelsprosses um 2 bis 8 Nummern nach links verschoben sind.

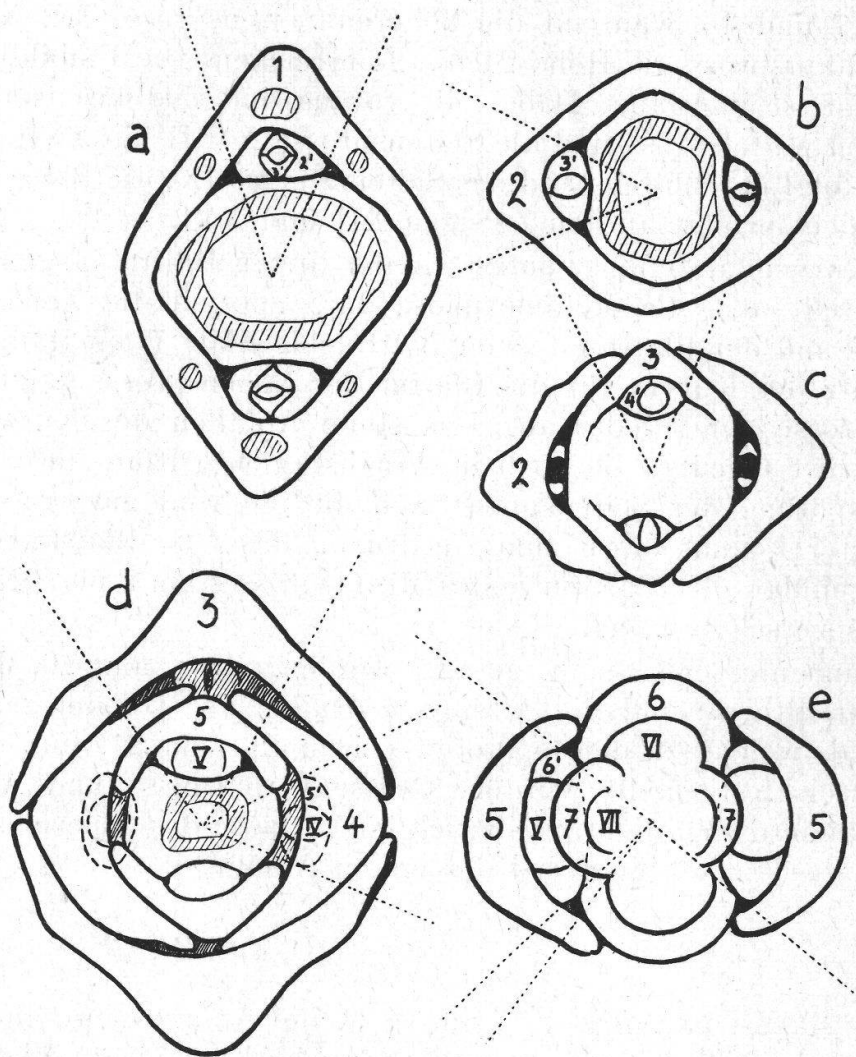
Zusammenfassend kann gesagt werden, dass am 10. Juni die Grössenverhältnisse und die Altersverhältnisse der Glieder schon dieselben sind, welche zu dem späteren Zeitpunkt vom 21. Juni während der Blütezeit festgestellt wurden. Grössenverhältnisse und Altersverhältnisse ändern sich nicht wesentlich im Verlaufe des Auswachsens der Teile; sie werden festgelegt bei der ersten Anlage.

---

Mitte Mai ist nach Figur 6, Spross C, die Anlage von Gliedern am Vegetationspunkt des Hauptsprosses fortgeschritten bis zu Blattpaar 9. Achselsprosse fehlen noch in den Blattachseln 9 und 7; Vegetationspunkte von Achselsprossen sind angelegt in den Blattachseln 5. Die Achselsprosse III tragen bereits die Anlagen von Blättern 4 und 5. Die Achselsprosse III folgen also dem Hauptspross mit einer Verspätung von 5 Plastochron. Die Verspätung, welche wir bei der Lebendmessung in Figur 1 gefunden haben, ist zurückzuführen auf die *verspätete Anlage der Seitensprosse*. Diese entstehen regressiv durch das Auswachsen einer ursprünglich kleinen Gruppe embryonaler Zellen in der Blattachsel. Da es sich um einen Neuanfang handelt, vergeht einige Zeit, bis die Vegetationspunkte der Achselsprosse zur Blattbildung fähig werden.

Ende Mai finden wir nach Spross F (Figur 6) den Vegetationspunkt zwar noch in gleicher Tätigkeit in bezug auf die Blattbildung, aber in wesentlich veränderter Tätigkeit in bezug auf die Bildung von Seitensprossen. Deren Anlagen erscheinen schon als Vorwölbungen innerhalb des jüngsten Blattpaares 9; sie sind bereits in eigener Blattbildung begriffen in den Blattachseln 7 und 5. Die nahe dem Hauptvegetationspunkt angelegten Vegetationspunkte der höheren Seiten-





Figur 5.

*Saponaria officinalis.*

Spross E am 26. Mai 1941. Querschnitte durch die Endknospe und Scheitelansicht des Vegetationspunktes. *a*, *b* und *c* 12,5 : 1, *d* 25 : 1, *e* 50 : 1. Gefässbündel und Procambiumringe schraffiert. Tangenten von der Achse an die Achselsprosse punktiert zur Messung der Insertionsbreite durch den Zentriwinkel.

sprosse sind, wie wir früher fanden, weniger verspätet als die Seitensprosse an der Basis des Verzweigungssystems.

Den Uebergang studieren wir an Scheitelansicht und Querschnitten des Sprosses E (Figur 6 unter F, vollständiger in Figur 5). Dabei achten wir besonders auf das Grössenverhältnis von Mittelspross und Seitenspross. Alle Teile, die wir untersuchen, sind im Wachstum begriffen, und zwar im primären Dickenwachstum. Bedeutendere Unterschiede in der Wachstumsintensität sind nicht zu erwarten; während das Ganze wächst, *bleibt das Grössenverhältnis* der Teile dasselbe. Nehmen wir

ferner als Mass für die relative Grösse des Seitensprosses den Zentriwinkel zwischen den Tangenten vom Zentrum des Mittelsprosses an den Seitenspross (punktierte Linien der Figur), so haben wir ein Mass für die *Insertionsbreite des Seitensprosses*, welches vom Alterszustand und vom Maßstab der Zeichnung weitgehend unabhängig ist. Wir finden :

Seitenspross	Jüngste Blätter	Insertionsbreite
I	3	45°
II	3	50°
III	4	50°
IV	5	50°
V	6	64°
VI	—	87°
VII	—	81°

Am Mittelspross ist die Blattbildung fortgeschritten bis zu Blattpaar 7; die Verspätung der Seitensprosse verringert sich also von 4 Plastochron auf 1 Plastochron in raschem Uebergang. Zugleich hat sich die Insertionsbreite der Seitensprosse fast verdoppelt. *Höher eingefügte Seitensprosse erhalten von Anfang an einen Vorsprung vor tiefer eingefügten Seitensprossen.* Der Vorsprung ergibt sich aus der *Anlagegrösse*. Die höheren Seitensprosse werden nicht mehr nachträglich aus einer kleinen Zellgruppe in der Blattachsel gebildet; sie werden von Anfang an als umfangreiche Zellkomplexe aus dem Vegetationspunkt des Mittelsprosses abgegliedert. Aus der Art der Anlage folgt, dass diese Seitensprosse dem Mittelspross mit geringer Verspätung nachfolgen und zugleich, dass ihr Stengelquerschnitt nur wenig hinter dem Mittelspross zurückbleibt. Das embryonale Material des Vegetationspunktes wird in annähernd gleichwertige Teile aufgeteilt. Der Mittelspross überwiegt nicht mehr als Hauptspross, wenn er auch seine zentrale Stellung im Verzweigungssystem behält.

Die Untersuchung älterer Knospen zeigt nun wenig Neues mehr. Der Mittelspross von K IV (Figur 6) ist nach Anlegung des Blattpaares 5 mit Knoten 6 zur Anlage von fünf Kelchblättern und zur Blütenbildung übergegangen; die Seitensprosse V beginnen nach Abgliederung eines Paares von Vorblättern 6 ebenfalls mit der Kelchanlage. Seitensprosse beginnen immer mit mindestens einem Blattpaar, bevor sie den Blütenkelch anlegen; dadurch sind sie immer gegen die Endblüte aus demselben Knoten verspätet. Nach Figur 2 beträgt diese Verspätung noch beim Aufblühen 4 bis 5 Tage = ein Plastochron des vegetativen Sprosses. Durch die Einschaltung des Vorblattknotens stehen die letzten



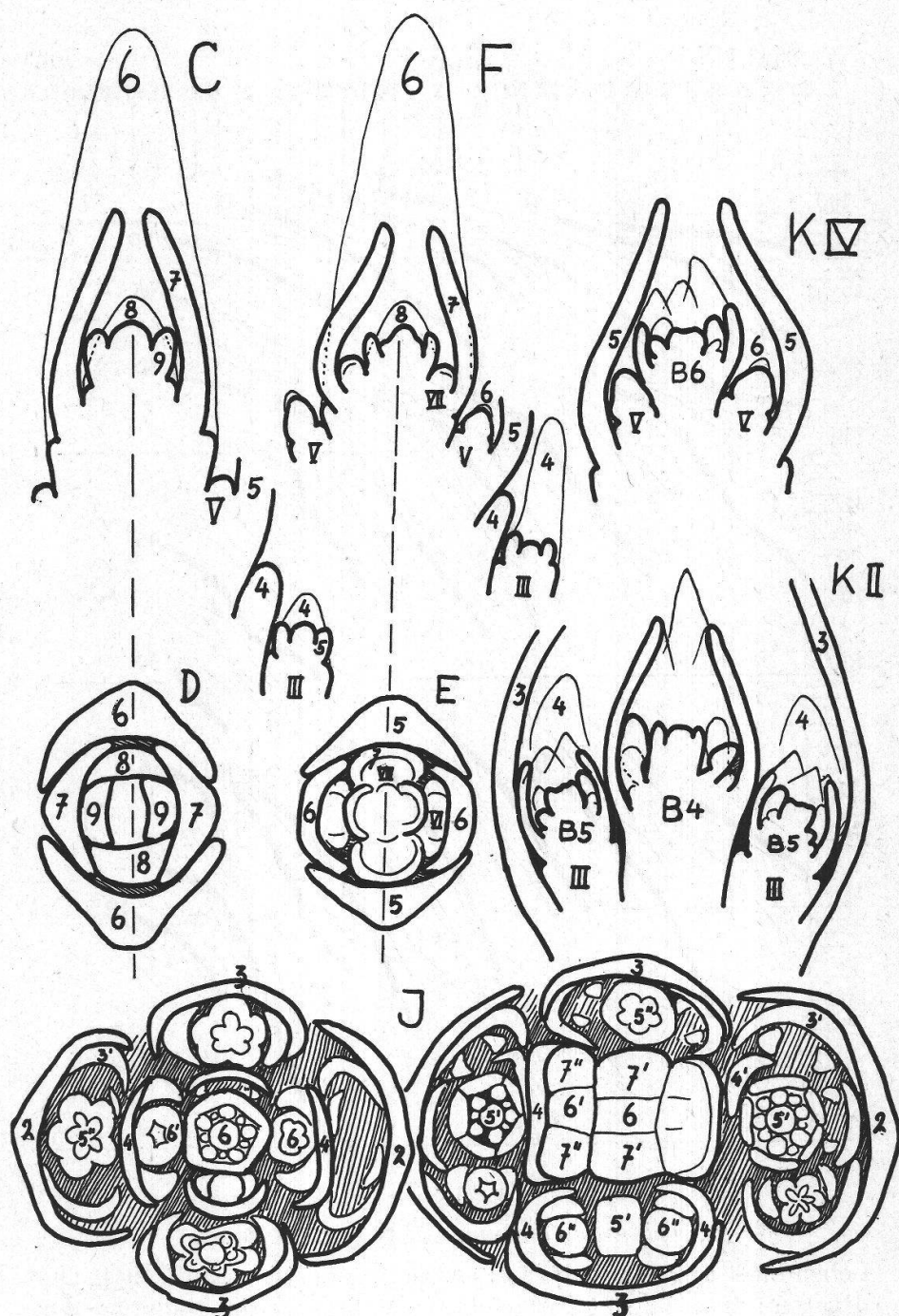
Seitenblüten um ein Glied höher im Verzweigungssystem als die Mittelblüte (Figur 3, Figur 6 K IV und K II). Wir wollen diese Beziehung noch anders ausdrücken: *Die Seitensprosse neben einer Endblüte greifen mit ihrem Anfang zurück auf einen Zustand, welchen der Mittelspross ein Glied tiefer schon durchlaufen hat.*

Die Querschnitte durch einen jungen Endblütenstand J vergleichen wir mit dem jüngeren Zustand E in Figur 6. Den Blättern 6, 7 und 8 von E entsprechen die Blätter 2, 3 und 4 von J. Es entsprechen sich auch in Grössenverhältnissen die von diesen Blättern umschlossenen Gebiete der Seitensprosse. Die Grössenverhältnisse der auswachsenden Teile erweisen sich als Spiegelbild der relativen Anlagegrössen. Das gilt auch für die Querschnitte durch die Blütenstiele und Blütenstandszweige bei J rechts: Die Hauptachse des Blütenstandes spaltet sich auf in eine grössere Anzahl Zweige von ähnlicher Stärke. Die Blätter 3' an den Seitenzweigen II bleiben an Grösse nur wenig zurück hinter den Blättern 3 des Mittelsprosses; die Blüten 5 am Ende der Seitenzweige II sind gleich weit wie die Mittelblüte 6 des ganzen Systems.

Zusammenfassend können wir sagen: Die Blütenstände von *Saponaria officinalis* sind *Rispen*, deren Zweige alle ungefähr gleich hoch und gleichzeitig mit Blüten endigen. Die Endverzweigungen dieser Rispe sind *Dichasien*, deren Seitenzweige gegenüber der Mittelachse um ein Glied zurückgreifen und um ein Plastochron verspätet sind.

## 2. *Delphinium elatum*.

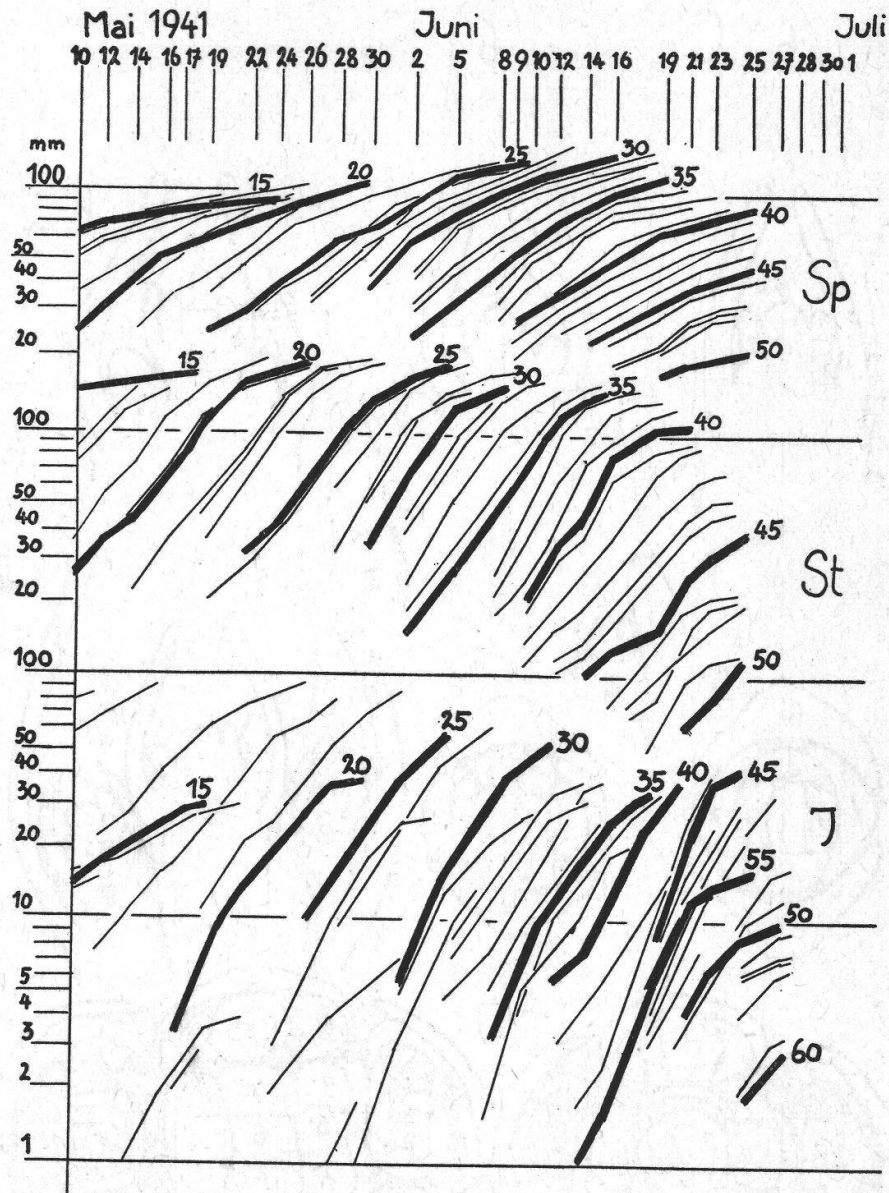
Figur 7 zeigt das Längenwachstum von Blattspreiten Sp, von Blattstielen St und von Internodien J. Die Blattspreiten wachsen langsamer, Blattstiele und Internodien ungefähr gleich rasch. Für die Blattstiele zwischen 20 und 30 ergibt sich ein mittleres Plastochron von  $17:10 = 1,7 \text{ Tag}$ ; zwischen den Blattstielen 30 und 40 wird das Plastochron  $14:10 = 1,4 \text{ Tag}$ . Bei den Internodien folgen sich in unregelmässigem Wechsel längere und kürzere Glieder. Der Unterschied betrifft nicht die Wachstumsgeschwindigkeit; alle Internodienkurven verlaufen gleich steil. Der Unterschied ist zurückzuführen auf ungleiche Anlagegrösse der Internodien, wohl im Zusammenhang mit kleinen Unregelmässigkeiten der Blattstellung. Von Glied 15 bis 30 nimmt die Spreitenlänge zu, von Glied 15 bis 25 in geringerem Masse auch die Blattstiellänge. Von da ab schliessen die Blätter bei gleicher Wachstumsgeschwindigkeit mit kleinerer Grösse ab. Eine zuverlässige Plastochronbestimmung ist von Blatt 40 an nicht mehr möglich, weil gleiche Länge bei Blatt 40 und Blatt 45 nicht mehr gleiches Stadium im Wachstumsverlauf bedeutet. Nach den Internodien beurteilt, deren Durchschnittslänge sich weniger ändert, wird das Plastochron von Internodium 35 an wesentlich kürzer.



Figur 6.  
*Saponaria officinalis*.

C vom 14. Mai Längsschnitt und D vom 15. Mai Querschnitt durch die Sproßspitze während der Ausbildung rein vegetativer Glieder. C von der Basis her nummeriert, so dass die Teile C und D vergleichbar sind. 9 jüngstes Blattpaar, unterhalb 9 das verbreiterte Podium, auf welchem vorn und hinten die Blätter 8 stehen, Blatt 7 ohne Achselspross, darunter das Podium für Blätter 6, in der Achsel von Blatt 5 die Anlage V des Achselsprosses, unterhalb 5 die vereinigten Blattscheiden 4, Achselspross III mit Blattanlagen 4 und 5. — F vom 27. Mai und E vom 26. Mai, Längsschnitt und Querschnitt durch die Sproßspitze beim Uebergang zur Blütheife, frühzeitige Entwicklung der Achselsprosse und Anlage derselben schon oberhalb des jüngsten Blattpaares. K vom 13. Juni; K IV: Achselspross IV mit Blattpaar 5, Endblüte 6 und Achselsprossen V, die nach Anlage eines Blattpaares 6 ebenfalls zu Blüten werden und eben zur Anlage des Kelches schreiten. K II: Achselspross II mit Blättern 3 und Endblüte 4; in den Achseln der Blätter 3 Achselsprosse mit Blättern 4 und Blüten 5. — J vom 13. Juni: links höherer, rechts tieferer Querschnitt durch den Endblütenstand. In den Achseln von Blattpaar 2 Seitenzweige mit Blättern 3 und 4 und mit Endblüte 5'; diese im selben Entwicklungsstadium wie die Endblüte 6 in der Mitte des ganzen Systems. In den Achseln des Blattpaares 3 Seitenzweige mit Blattpaar 4 und Endblüte 5'. Die Stiele der Blüten 6' in der Achsel von Blatt 4 und die Internodien unterhalb der Blüten 7' neben Blüte 6' kommen an Dicke dem Stiel der Endblüte des Systems 6 und der obersten Seitenzweige 7' nahe.





Figur 7.

*Delphinium elatum*. Garten in Reinach.

Lebendmessung eines Sprosses vom 10. Mai bis 1. Juli 1941. Ordinaten: mm im logarithmischen Maßstab; die Neigung der Kurven gibt die relative Wachstumsgeschwindigkeit wieder. Oben Sp Blattspreiten 15 bis 50, Mitte St Blattstiele 15 bis 50, unten J Internodienlängen 15 bis 60. Jede fünfte Kurve kräftig ausgezogen und numeriert.

Die Abnahme der Blattgröße von Glied 30 an steht im Zusammenhang mit der Umbildung des vegetativen Sprosses zum Blütenstand. In den Blattachsen bis Glied 41 sind keine Achselsprosse sichtbar; von 42 bis 50 treiben Achselsprosse aus, welche mit seitlichen Blütenständen endigen; mit Glied 51 beginnt der endständige Hauptblütenstand. In Ergänzung zu Figur 7 gibt Figur 8 im gleichen Maßstab die Wachstums-

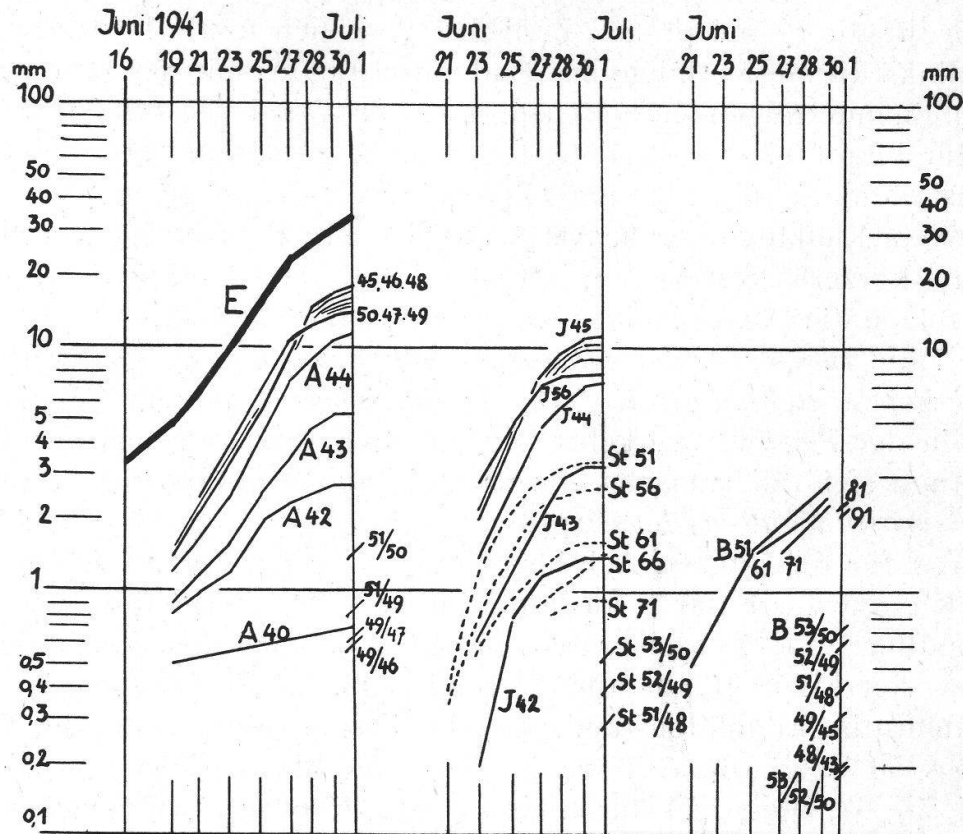
kurven für die Seitensprosse. Zunächst vergleichen wir in der Kurvenschar links die Gesamtlänge des Endblütenstandes mit der Gesamtlänge der aufeinanderfolgenden Seitensprosse. *Der Endblütenstand eilt voraus* und durchläuft eine bestimmte Länge 4 Tage früher als die Seitenblütenstände; die *Seitenzweige 45 bis 50* wachsen fast genau *gleichzeitig* zu gleicher Endlänge heran. Am 1. Juli ist ihre Reihenfolge vom längeren zum kürzeren Spross A 45, 46, 48, 47, 49, 50; in zunehmendem Abstand folgen die kürzer bleibenden Sprosse 44, 43 und 42. Während nach Figur 7 die *Blätter 42 bis 50 absinkende Kurven* in normaler Reihenfolge ergeben, *steigen die Kurven für die Achselsprosse* und sind gleichzeitig in der Zeitfolge verkehrt. Auf engeren Raum zusammengedrängt wiederholt sich die Tatsache, die wir bei Saponaria fanden, dass *höhere Achselsprosse tieferen Achselsprossen vorausseilen*.

Was für die ganzen Achselsprosse gilt, zeigt sich nach den mittleren Kurven der Figur 8 auch für ihre ersten Internodien. Das erste Internodium eines Achselsprosses nimmt aber nach dem Verzweigungsschema von Figur 10 dieselbe Stellung ein wie der Blütenstiel einer Einzelblüte im Endblütenstand. Auf das basale Internodium des Seitensprosses 50 folgt der Blütenstiel 51. Die Blütenstiele, von welchen Nr. 51, 56, 61, 66 und 71 durch gestrichelte Kurven wiedergegeben sind, bilden eine absteigende Kurvenschar, entsprechend einer normalen Altersfolge. Eine Plastochronbestimmung ist bei der Veränderlichkeit des Kurvenbildes weder für die Achselsprosse 42 bis 50 noch für die Blütenstiele 51 bis 71 möglich.

Die Lebendmessung der Blüten selber ist durch ihre dichte Anordnung erschwert. Immerhin ergibt sich aus kurzen Kurvenabschnitten für die Blütenhülle 51, 61 und 71 ein gesamter Altersabstand von 1,8 Tag (Figur 8, rechts) und daraus ein Plastochron von  $1,8 : 20 = 0,09$  Tag. Das Plastochron der Sprossglieder zwischen 20 und 30 war 1,7 Tag. Wenn auch die Bestimmung des Plastochrons im Blütenstand keineswegs genau ist, so dürfen wir doch als wichtige, festgestellte Tatsache hervorheben, dass mit dem *Uebergang vom vegetativen Spross zum Endblütenstand das Plastochron ausserordentlich stark verkürzt wird* auf etwa einen Zwanzigstel des ursprünglichen Wertes. Wir erkennen wiederum dichte zeitliche Folge der Blüten als wesentliches Merkmal des Blütenstandes.

Zur Kontrolle der Plastochronbestimmung für Blüten dient die Kurvendarstellung Figur 9 unten. Diese ist so angelegt, dass ohne Unklarheit durch gegenseitige Ueberschneidung der Linien alle Blütenmessungen an den vier Tagen 25., 27., 28. Juni, 1. Juli zur Darstellung gebracht werden. Anfangs erstreckten sich die Messungen nur auf die Blüten 50 bis 61; schliesslich konnten sie bis zu Blüte 88 ausgedehnt werden. Als Abscisse sind die Nummern der Blüten abgetragen, als





Figur 8.

*Delphinium elatum*. Gleicher Spross wie Figur 7.

Lebendmessung an Blütenstand und Seitensprossen. E, kräftig ausgezogen, Gesamtlänge des Endblütenstandes, darunter: A 40 bis A 50 Gesamtlänge der Seitensprosse. Reihenfolge der Längen am 1. Juli: A 49/46 = Achselspross 49 am Achselspross 46, dann A 49/47, A 40 am Hauptspross, A 51/49, A 51/50, A 42, A 43, A 44, A 50, A 49, A 47, A 48, A 46, A 45. Mittlere Kurvendarstellung: ausgezogen, Länge der ersten Internodien an den Achselsprossen 42 bis 50; gestrichelt, Länge der Blütenstiele in der Achsel der Hochblätter 51, 56, 61, 66, 71. Rechts Längenwachstum der Blütenhülle (mit Sporn), Blüten 51, 61 und 71; am 1. Juli Längen der Blüten 81, 91 und der Blüten an den Seitensprossen, Blüte 53 an Seitenspross 50, Blüte 52 an Seitenspross 49..., Blüte 53 an Seitenspross 52 an Seitenspross 50.

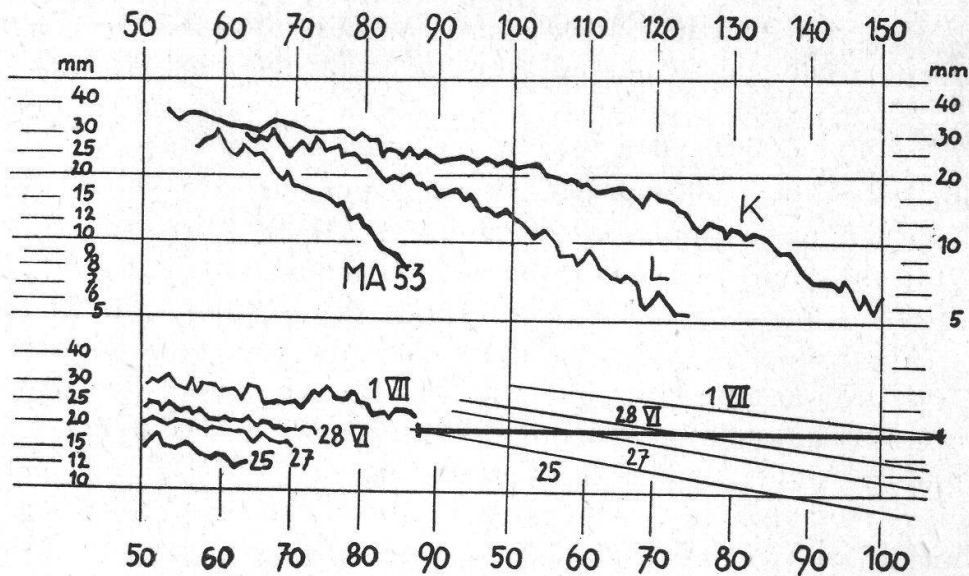
Ordinaten ihre Grösse. Für jeden Tag ergibt sich eine nach rechts fallende Zickzackkurve, welche durch ihre Schwankungen teils Ungenauigkeiten der Messung, teils die Variabilität der Blütengrösse zum Ausdruck bringt, während die allgemeine Neigung nach rechts den Uebergang von weiter vorgerückten zu jüngeren Altersstadien darstellt. Mit jedem folgenden Tag werden diese Kurven parallel zu sich selber in die Höhe gehoben. Ersetzen wir rechts die Kurven durch Gerade, so lässt sich ablesen, dass die gleiche Länge von 20 mm von Blüten, die um 70 Knoten auseinanderliegen, im Zeitabstand von 6 Tagen durch-

laufen wird. Das mittlere Plastochron beträgt also  $6 : 70 = 0,08$  Tag, was mit dem früher bestimmten Wert 0,09 gut übereinstimmt.

Die Lebendbeobachtung ist zu ergänzen durch Analyse von Sprossen und Knospen in bestimmten Zeitpunkten. Als Beispiel stellt Figur 10 einen Spross K dar nach der Untersuchung vom 23. Juni. Er ist ähnlich dem Spross, welcher der Lebendmessung diente, und sein Endblütenstand beginnt ebenfalls mit einer Blüte 51. Als Abscissen sind die Nummern der Organe aufgetragen; dabei ist für den vegetativen Abschnitt des Sprosses ein anderer Maßstab gewählt als für den Blütenstand, ohne dass dadurch die allmähliche Verkürzung des Plastochrons oder das richtige Längenverhältnis des Plastochrons in den beiden Entwicklungsabschnitten im richtigen Masse wiedergegeben sein soll; die Veränderung des Abscissenmaßstabes dient dem praktischen Zweck, alle Glieder deutlich auf einer Figur darstellen zu können. Für die Internodien ist im vegetativen Abschnitt das Mittel je drei aufeinanderfolgender Glieder angegeben, um die grossen Schwankungen einigermaßen auszugleichen. So sehen wir, dass die Internodienlänge bis zum 38. Gliede ansteigt, ebenso die Blattstiellänge bis zum 24. Gliede und die Spreitenlänge bis zum 35. Gliede. Das Absinken der Kurven nach rechts ist teils auf Rechnung der Metamorphose zu setzen, teils auf Rechnung des Wachstums. Dass mit dem 30. Gliede die absteigende Metamorphose des Laubblattes einsetzt, beweist die punktierte Kurve der Blattzipfelzahl. Denn die Blattzipfelzahl ist ein Merkmal, das in frühen Wachstumsstadien des Blattes festgelegt wird und sich durch das spätere Wachstum nicht mehr ändert. In den Raum vom 40. bis zum 50. Gliede fällt einerseits das rasche Abnehmen der Blattzipfelzahl bis auf 1, andererseits die Ausbildung von Achselsprossen.

Wir heben hervor das *Ansteigen der verschiedenen Masse* beim Fortschreiten von dem tieferen Achselspross 39 zu dem höchsten Achselspross 50. Dieses Ansteigen betrifft die Länge des basalen Internodiums, welche als besonderes Merkmal weit über die Länge der Internodien am Hauptspross hinausgeht. Ebenso nimmt zu die Länge des ersten Blattes am Achselspross, die Länge des Tragblattes der ersten Blüte am Achselspross, die Länge von Stiel und Vorblatt und Blütenhülle dieser ersten Blüte. Die höheren Achselsprosse sind im Zeitpunkt der Untersuchung in jeder Beziehung den tieferen Achselsprossen vorausgeeilt. Wenn von Glied 51 an die Seitensprosse durch Einzelblüten ersetzt werden, so tritt wieder die normale Reihenfolge der Grössen ein. Dem ersten Internodium des Seitensprosses entspricht der Blütenstiel unterhalb der beiden Vorblätter; den ersten Laubblättern am Achselspross entsprechen die beiden Vorblätter der Einzelblüte. Die Abnahme der Stiellänge von 50 mm bis auf 10 mm beim Fortschreiten von Glied 50 bis zu Glied 90





Figur 9.

*Delphinium elatum.*

Längen der Blütenhülle. Oben Blütenstand der Pflanze K am 23. Juni, Blüten an Knoten 50 bis Knoten 150; Pflanze L vom 2. Juli, Blüten an Knoten 36 bis 62 geöffnet, Blüten 63 bis 123 in der Kurve dargestellte Knospen; Pflanze M vom 4. Juli, seitlicher Blütenstand an Achselspross 53 mit Blütenknospen 56 bis 86. Unten Lebendmessung am 25., 27., 28. Juni und 1. Juli, gleiche Pflanze wie Figur 7 und 8. Unten rechts sind die Kurven durch Gerade ersetzt zur Bestimmung des Plastochrons; die Länge 20 mm wird von Glied 37 und Glied 107 im Zeitabstand von sechs Tagen durchlaufen.

ist der Ausdruck einer absteigenden Metamorphose; die weitere Abnahme ist nach Vergleich mit der Analyse älterer Sprosse auf das noch nicht beendete Wachstum der Blütenstiele zurückzuführen. Auch die Verkürzung der Vorblätter gehört der Metamorphose an. Blütenstiele und Vorblätter sind frühzeitig ausgewachsen, während die Blütenhülle sich noch weiter vergrößert. So ist das Absinken der Kurve für die Blütenhülle von 30 mm auf 6 mm beim Fortschreiten um 100 Glieder als Ausdruck des Wachstums zu verstehen. Vom Gipfel des Blütenstandes mit jungen Blüten gegen die Basis mit fast ausgewachsenen Blüten, also von rechts nach links zu lesen, finden wir Wachstum auf das Fünffache. Von Glied zu Glied ist die Grössenzunahme unbedeutend; die Kurve verläuft flach, namentlich wenn sie, wie in Figur 9 oben (Kurve K), mit unverkürztem Abszissenmaßstab und dafür mit allen Schwankungen dargestellt wird. Es wäre ein Fehlschluss, aus der flachen Kurve für die Blütenhülle auf langsames Wachstum zu schließen. Dieses ist nach der Lebendmessung (Figur 8, rechts) ähnlich schnell wie das Wachstum der Internodien und Blätter. Der flache Verlauf der Blütenkurven kommt zustande dadurch, dass die Zeiteinheit, das Plastochron, für Blüten nur  $\frac{1}{10}$  Tag beträgt.

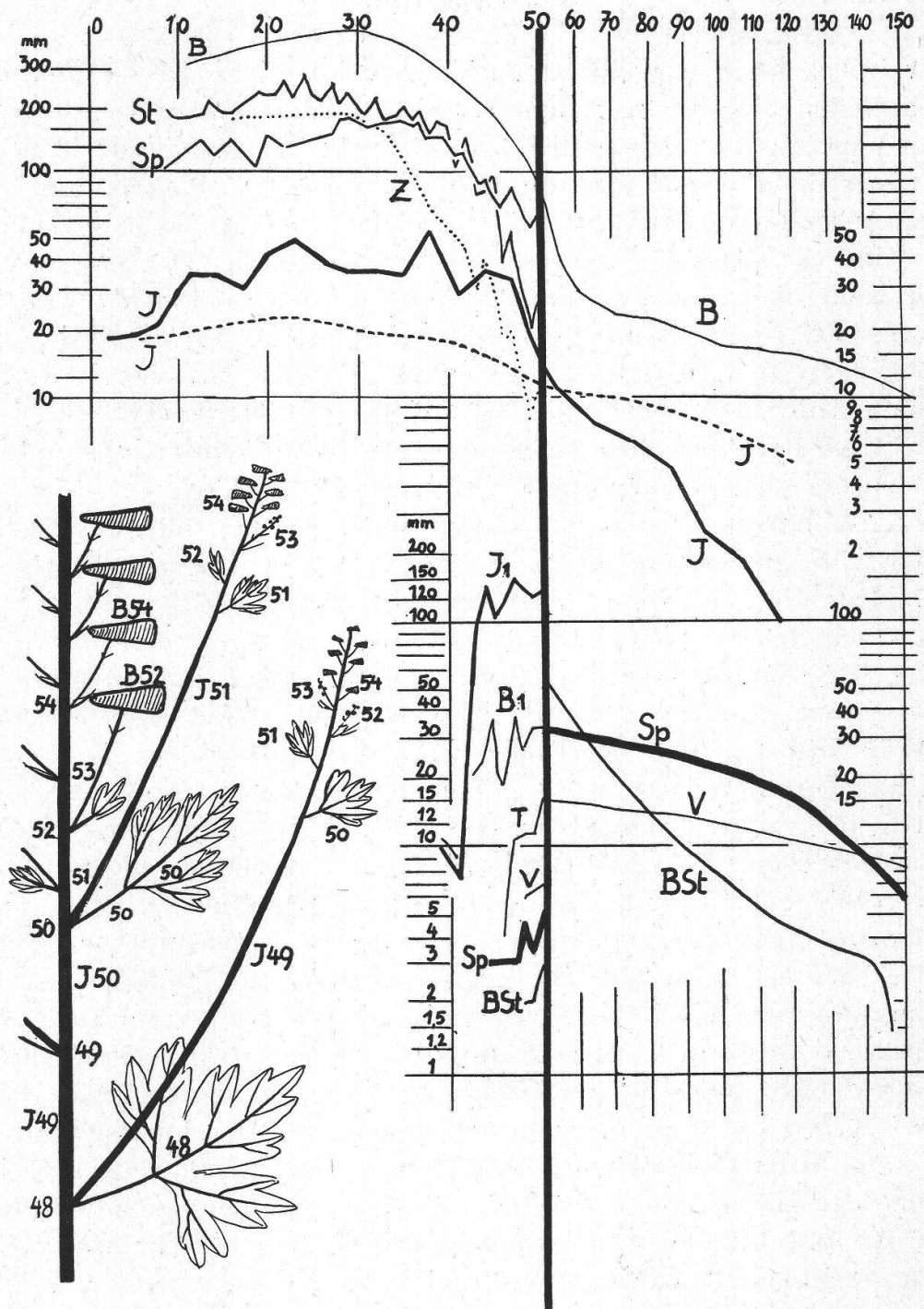
Es darf aber nicht für jeden Blütenstand mit einem gleichen Plasto-  
stochron gerechnet werden. In Figur 9 oben sind die Blütenkurven von  
drei Blütenständen zusammengestellt. *K vom 23. Juni* ist der End-  
blütenstand eines besonders kräftigen Sprosses, der sich über die dar-  
gestellten Glieder 50 bis 150 hinaus bis zu einer Endblüte 186 ausdehnt.  
Die jüngsten Blüten messen ungefähr 2,5 mm, die ältesten 30 mm.  
Innerhalb des Blütenstandes findet Zunahme auf das Zehnfache statt.  
Trotzdem sind nicht wie bei einem unbegrenzt wachsenden Spross alle  
Altersstufen vertreten; die Neubildung von Blüten am Gipfel hat auf-  
gehört, noch bevor die ältesten Blüten sich geöffnet haben. *L vom*  
*2. Juli* weist einen Blütenstand auf, der sich von Glied 36 bis zur End-  
blüte 123 erstreckt. Die Blüten 36 bis 62 sind bereits geöffnet; die  
Kurve beginnt deshalb mit Blüte 63 und reicht bis zur Endblüte; sie ist  
steiler als die Kurve *K*. *M vom 4. Juli* hat einen Endblütenstand von  
Glieder 52 bis 136 mit einem verkümmerten, abgestorbenen Rest von un-  
bestimmter Gliederzahl. Bis Glied 108 sind die Blütenhüllen schon ab-  
gefallen und die Früchte im Auswachsen; bis 131 sind die Blüten ge-  
öffnet. Zwischen die erste Blüte 52 und die zweite Blüte 54 ist der  
Seitenzweig 53 eingeschaltet; dieser trägt von Glied 56 bis 86 Blüten  
von der ausgewachsenen Blüte, welche sich eben öffnet, herab bis zur  
Knospe mit der Länge 6,7. Die Kurve für Blütenstand *A 53 an M* ist  
wiederum wesentlich steiler als für *L* oder für *K*.

Für die vergleichende Beurteilung der Kurven *K*, *L* und *M* und  
anderer nach demselben Schema gezeichneter Kurven möchte ich von  
einem Satz ausgehen, dessen Berechtigung erst durch weitere Unter-  
suchungen vollständig erwiesen werden kann: Verschiedene Organe  
(z. B. Blattspreiten und Blattstiele nach Figur 7) wachsen dicht neben-  
einander unter denselben Wachstumsbedingungen mit charakteristisch  
verschiedener Geschwindigkeit, entsprechend ihrer verschiedenen innern  
Struktur und ihrem verschiedenen innern Zustand. *Gleiche Organe*  
*müssen unter gleichen Wachstumsbedingungen gleich schnell wachsen,*  
*auch wenn sie sich in verschiedener Stellung am Pflanzenstock be-*  
*finden.* Wir erwarten also für Blüten in verschieden reichblütigen  
Blütenständen, die an verschieden kräftig angelegten Sprossen gebildet  
werden oder die als Endblütenstände oder Seitenblütenstände ver-  
schieden gestellt sind, dieselbe Wachstumsgeschwindigkeit. So glaube  
ich, dass die Blüten der Blütenstände *K*, *L* und *M* gleich schnell  
wachsen. Man kann ihre Kurven zur Deckung miteinander bringen,  
wenn man den Abszissenmaßstab für *M* auf das Dreifache, für *L* auf das  
Anderthalbfache ausdehnt. Das heisst, der Altersabstand ist im Blüten-  
stand *L* anderthalbmal so gross, im Blütenstand *M* dreimal so gross wie  
im Blütenstand *K*. Die Unterschiede hängen zusammen mit Unter-  
schieden der Organstellung, mit verschiedenem Grössenverhältnis zwi-  
schen Organanlage und Vegetationspunkt.



Wir vergleichen in Figur 11 die Ansichten der Scheitel jugendlicher vegetativer Sprosse R und N mit den Ansichten der Scheitel von Blütenständen G und F. Bei N stehen die Laubblattanlagen auf einer flachen Kegelfläche mit einer Oeffnung an der Spitze von ungefähr 120°; Anlagen von Achselsprossen sind nicht sichtbar; schon mit dem vierten Blatt beginnt die Gliederung der Spreite in zahlreiche Zipfel. Bei F stehen die Blütenanlagen in den Achseln ihrer einfachen Tragblätter auf einer steilen Kegelfläche mit einem Oeffnungswinkel von etwa 70°; schon in den jüngsten Blattachsen sind die Blütenanlagen gross angelegt. Bei N nehmen die Blattanlagen, welche annähernd in einer Orthostiche hintereinander stehen, in raschen Sprüngen an Grösse zu. In F nehmen die Blütenanlagen einer Orthostiche in kleinen Schritten zu. In R kreuzen sich die Zweierzeilen 11, 9, 7 und die Dreierzeilen 11, 8, 5 ungefähr rechtwinklig; in G kreuzen sich die Fünferzeilen 28, 23, 18 und die Achterzeilen 28, 20, 12 ungefähr rechtwinklig. In R müssen nach den Gesetzen der Spiralstellung die Glieder in der Reihenfolge der Grundspirale in raschen Schritten anwachsen; in G ist längs der Grundspirale die Grössenzunahme von Glied zu Glied gering. Bei R werden im Abstand eines längern Plastochrons relativ grosse Anlagen von der Scheitelfläche abgegliedert; bei G werden in kurzen Plastochronabständen relativ kleine Glieder abgetrennt. Der ganze Gegensatz im Wachstumsrhythmus des vegetativen Sprosses und des Blütenstandes ist auf das Verhalten des Vegetationspunktes zurückzuführen.

Blütenstand G hat bis zum 20. Mai ca. 70 Blüten angelegt und ist als Endblütenstand eines kräftigen Sprosses weiterhin in der Blütenanlage begriffen. Aus einer Reihe von Schnitten sind die Blüten 24, 34, 44 und 64 herausgezeichnet. Sie zeigen die Anlage der zwei Vorblätter in Blüte 24, die Anlage der Blütenhülle in 34 bis 64 und anschliessend die Anlage der Staubblätter. Die Anlage der Blütenteile zieht sich über viele Plastochron des Blütenstandes hin. Mit wachsender Entfernung vom Scheitel nehmen die Blütenanlagen in normaler Altersfolge an Grösse und Gliederung zu; Blüte 64 ist das grösste gezeichnete Seitenglied. Schreiten wir weiter abwärts über den Blütenstand hinaus, so gelangen wir in das Gebiet der Achselsprosse, welche zu verspäteten Seitenblütenständen auswachsen. *Achselspross 74 ist kleiner als Blüte 64 und befindet sich in einem jüngeren Entwicklungszustand*, indem er erst die beiden Vorblätter angelegt hat. Noch weiter zurück ist der tiefere Achselspross 79. Die Umkehrung der Altersverhältnisse und der Grössenverhältnisse der Seitensprosse, die uns bei der Lebendbeobachtung entgegengetreten ist (Figur 8) und die wir am auswachsenden Spross festgestellt haben (Figur 10), ist auf die Vorgänge bei der Umbildung des Vegetationspunktes vom Sprossvegetationspunkt zum Blütenstandsvegetationspunkt zurückzuführen.



Figur 10.  
*Delphinium elatum.*

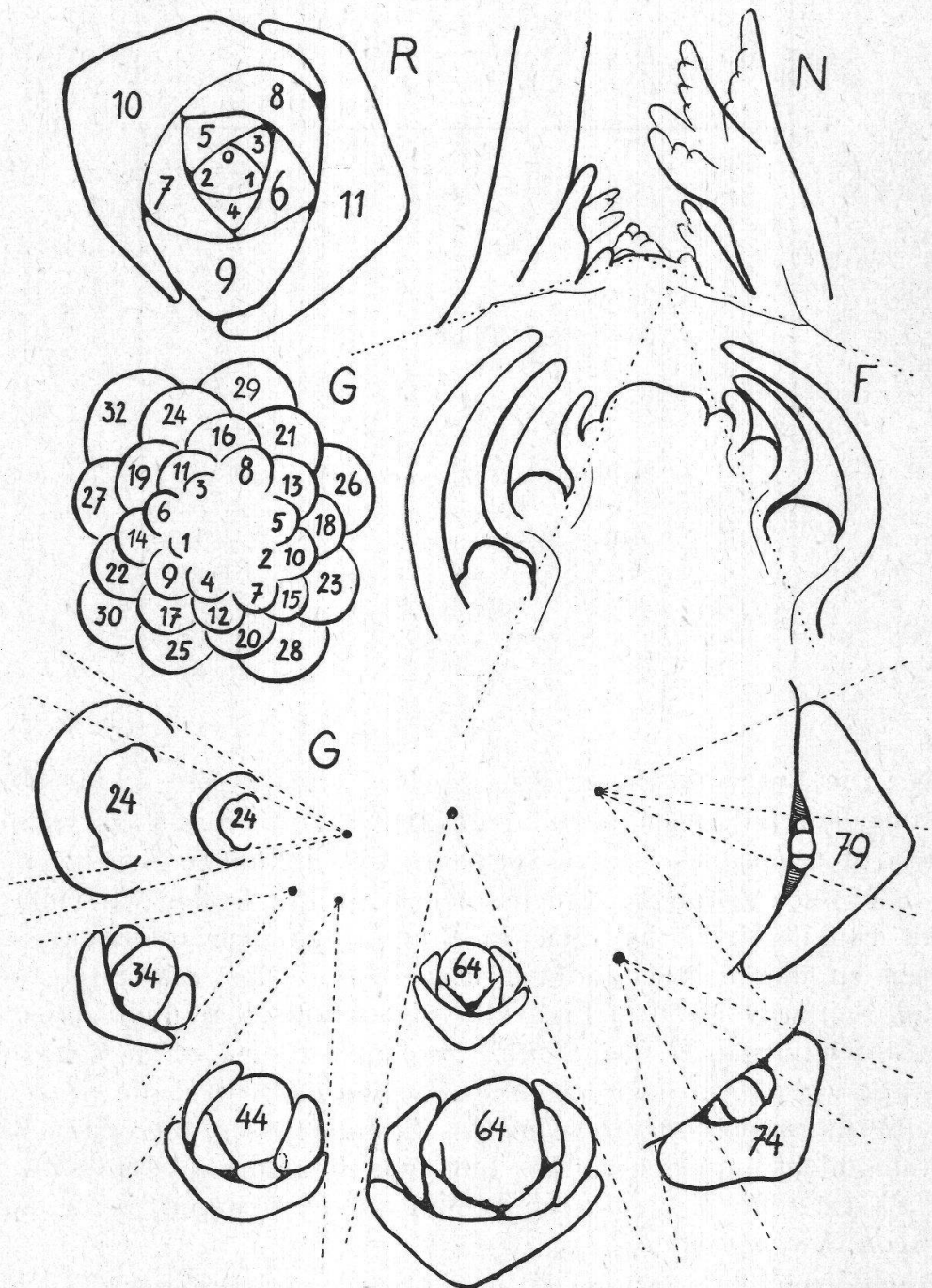
Spross K am 23. Juni. Links Verzweigungsschema der Stengel und Blätter beim Uebergang vom vegetativen Spross zum Blütenstand. Spross 49 mit langem ersten Internodium 49, mehrzipfligen Laubblättern 50 und 51, mit kleinen, stark verspäteten Blütenständen 52 und 53 und mit Einzelblüten von 54 an. Am Knoten 52 Einzelblüte 52 mit verlängertem Blütenstiel; Blüten 51 und folgende am Hauptspross eilen den Blüten an den Seitensprossen 49 und 51 weit voraus. Abscisse der Kurven Nummer der Knoten, von 0 bis 50 in grösserem, von 50 bis 150 in kleinerem Maßstab. Glied 0 bis 150: Kurven B Totallänge der Laubblätter und der Tragblätter im Blütenstand, mit Ausgleich der Schwankungen von Glied zu Glied. Kurve J ausgezogen Länge der Internodien, ausgeglichen, links Mittel von je drei, rechts Mittel von je zehn Internodien. Kurve J punktiert Internodiendicke. Von Glied 0 bis Glied 50: Kurve St Blattstiel-länge, Kurve Sp Blattspreitenlänge, Kurve Z punktiert Zahl der Zipfel an der Blattspreite. Von Glied 39 bis 50 in der untern Hälfte der Figur: Anfangsglieder der Seitensprosse: Kurve J 1 erste Internodien, Kurve B 1 erste Blätter, Kurve T Tragblätter der ersten Blüten, Kurve V Vorblätter der ersten Blüten, Kurve Sp Spornblätter der ersten Blüten, Kurve B St Blütenstiele der ersten Blüten. Von Glied 50 bis 150 in der untern Hälfte der Figur, Kurve B St Blütenstiele, Kurve V Vorblätter, Kurve Sp Spornblätter der Blüten.



Wir beachten, wie bei *Saponaria*, speziell die *Insertionsbreite* der Seitenglieder. Diese hängt zunächst ab von der relativen Grösse derselben und ist darum gross beim vegetativen Spross. (Figur 11 R.) Sie wird dort noch vergrössert durch die Form der Anlagen, durch die starke Ausdehnung der Blattränder, welche einen Kontakt auch in der Folge der Grundspirale herstellen. Am Spross G verfolgen wir von unten nach oben die *Umwandlung im Verhältnis zwischen Tragblatt und Achselspross*. Die Insertionsbreite des Blattes, welche an der Basis des vegetativen Sprosses  $180^\circ$  betrug (Figur 11 R), ist bereits auf  $75^\circ$  gesunken; die Insertionsbreite des Achselsprosses beträgt bloss  $14^\circ$ . Blatt 74 hat noch eine Insertionsbreite von  $56^\circ$ ; die Insertionsbreite des Achselsprosses ist gestiegen auf  $25^\circ$ . An den Blüten 64, 44 und 34 und ihren Tragblättern messen wir Insertionsbreiten von  $39^\circ$ ,  $35^\circ$  und  $40^\circ$ . An der vor kurzem angelegten Blüte 24 ist die Insertionsbreite des Tragblattes  $45^\circ$ , diejenige der Blüte  $30^\circ$ . Bei der Umwandlung vom vegetativen Spross zum Blütenstand *sinkt die Insertionsbreite des Blattes* von  $75^\circ$  auf  $45^\circ$ ; gleichzeitig *steigt die Insertionsbreite des Achselsprosses* von  $14^\circ$  auf  $30^\circ$ . Entsprechend nimmt auch die Dicke des Tragblattes ab und die Dicke des Achselsprosses zu. Die tieferen, klein angelegten Achselsprosse gelangen *später* zur Organanlage, und ihre Glieder wachsen *später* aus. Die höheren, gross angelegten Achselsprosse gelangen früher zur Organanlage und wachsen früher aus. Aus der verschiedenen Art der Anlage erklären sich die zeitlichen Unterschiede im Auswachsen von Seitensprossen und seitenständigen Blüten.

Die Seitensprosse der Uebergangsregion durchlaufen dieselben Metamorphosestufen wie der Hauptspross. Die Stufe der reichgegliederten grossen Laubblätter liegt tiefer als die Verzweigungsknoten; sie wird nicht mehr wiederholt. Die Seitensprosse entspringen dem Hauptspross da, wo dieser Blätter mit abnehmender Gliederzahl und abnehmender Grösse bildet als Uebergang zu den ungegliederten kleinen Tragblättern der Blüten. Die Seitensprosse beginnen auch auf dieser Stufe der Metamorphose mit kleinen Abweichungen. Wir finden diese bei Spross K (vergleiche Figur 10 und Tabelle Seite 296).

Seitenspross 42 *greift* in der Metamorphose um ungefähr 5 Glieder *voraus*; er beginnt an Knoten 43 mit einer Blattform, welche am Hauptspross erst an Knoten 49 erscheint, und er trägt die erste Blüte an Knoten 47, während die erste Blüte am Hauptspross erst am Knoten 51 auftritt. Der Seitenspross 46 steht auf gleicher Stufe der Metamorphose wie der Hauptspross; sein Anfangsblatt 47 ist zwar ähnlich Blatt 49 am Hauptspross, aber beide kommen zur Blüte mit dem gleich hohen Knoten 51. Seitenspross 50 *greift zurück* auf Stufen, welche der Hauptspross schon durchlaufen hat; sein Anfangsblatt 51 entspricht Blatt 46 bis 48 des Hauptsprosses, und seine Anfangsblüte steht erst an Kno-



Figur 11.  
*Delphinium elatum*.

R vom 12. August und N vom 5. August 1941 sind Sprösse, die nach dem Abschneiden aller blühenden und fruchtenden Zweige nachgewachsen sind. G vom 20. Mai, F vom 13. Mai 1941. R Querschnitt durch den Scheitel einer jungen Laubknospe. N Längsschnitt durch den Scheitel einer jungen Laubknospe, punktiert angedeutet eine Kegelfläche, auf welcher die Blätter inseriert sind. G Scheitelansicht des Vegetationspunktes eines Blütenstandes, äussere Umrisse der Tragblätter. F Längsschnitt durch den Scheitel eines Blütenstandes, punktiert eine steile Kegelfläche, auf welcher Tragblätter und Blütenanlagen inseriert sind. G 24 bis G 79 Tragblätter und Achselsprosse aus verschiedenen Querschnitten durch den Blütenstand G, Vergrösserung G 24, 50fach und 25fach, G 34 und G 44, 25fach und 12,5fach, G 74 und G 79, 12,5fach. Beim Herauszeichnen aus dem gesamten Schnittbild ist jeweils die Lage des Zentrums der Hauptachse festgehalten worden, durch punktierte Linien als Tangenten ist der Zentriwinkel, die Insertionsbreite bezeichnet.



Knoten	Blattzipfelzahl der Blätter am			
	Hauptspross	Achsel-spross 42	Achsel-spross 46	Achsel-spross 50
42	45	—	—	—
43	31	8	—	—
44	42	5	—	—
45	32	—	—	—
46	18	—	—	—
47	20	Blüte	9	—
48	12	—	—	—
49	8	—	3	—
50	13	—	—	—
51	7 Blüte	—	Blüte	16
52	—	—	—	11
53	5	—	—	4
54	1	—	—	1 Blüte
55	1	—	—	1
56	1	—	—	1
57	1	—	—	1

ten 54. Die Unterschiede im Einsatz der Seitensprosse 42 bis 50 sind aber unbedeutend, und alle sind gegen den Hauptspross stark verspätet.

Die Metamorphose kann fortschreiten in kleinen Schritten, aber auch in grossen Sprüngen. Einen solchen Sprung treffen wir beim Aufsteigen von den vielgliedrigen, in Blütenstände auslaufenden Achsel sprossen zu den achselständigen Einzelblüten des Endblütenstandes. Auf den Seitenzweig 50 in Figur 10 folgt unmittelbar die weit entwickelte Blütenknospe 51. Der *Seitenzweig* 50 ist eine etwas schwächere und stark verspätete *Wiederholung* des Hauptsprosses; die *Einzelblüte* erscheint als *untergeordneter Teil* des Hauptsprosses; die ersten Blüten treten uns nicht entgegen als Abschluss der Metamorphose eines Zweiges, nicht als Endblüten; die ersten Blüten bei Delphinium treten auf *an Stelle von Seitenzweigen*.

Auch nach der Umstellung des Grössenverhältnisses Tragblatt : Achselspross zugunsten des letzteren (Figur 11 G 74 und G 64) bleibt die *Neuanlage des Seitensprosses klein gegenüber dem fortarbeitenden Vegetationspunkt des Mittelsprosses*. Der Radius des Seitensprosses mag ungefähr  $\frac{1}{3}$ , die Querschnittsfläche also ungefähr  $\frac{1}{9}$  und das Volumen  $\frac{1}{27}$  betragen. Das Verhältnis der Radien und der Querschnittsflächen bleibt lange erhalten als Verhältnis der Dicke von Blütenstiel und von Blütenstandsachse. Die Anlage des Seitensprosses bleibt auch stark verspätet gegenüber dem Vegetationspunkt des Mittelsprosses : Während am Mittelspross 24 weitere Tragblätter und Seitensprosse an-

gelegt werden, sind am Seitenspross erst die 2 Vorblätter abgegliedert worden; während am Hauptspross 44 Glieder neu entstanden sind, sind am Seitenspross erst 2 Vorblätter und 2 Perianthblätter gebildet. Unter dessen ist der Scheitel des Seitensprosses erstarkt, und wenn er demjenigen des Hauptsprosses ungefähr gleich geworden ist (G 64 in Figur 11), bildet er in rascher Folge die Staubblätter der Blüte. Während nach Grösse und nach Geschwindigkeit der Organbildung der Seitenspross hinter dem Hauptspross weit zurücksteht, *geht der Seitenspross voraus in der Umbildung zur Blüte*. Nur noch ein basales Internodium streckt sich zum Blütenstiel, und nur zwei Blattanlagen werden zu kleinen, grünen Vorblättern; alle weiteren Organe sitzen als farbige Blütenhülle, als Honigblätter, als Staubblätter und Fruchtblätter dem kurzen, dicken Blütenboden auf. Der Hauptspross aber fährt fort, gestreckte Internodien, grüne Tragblätter und Seitenblüten zu bilden. Allmählich nimmt der Scheitel der Hauptachse an Stärke ab; schliesslich wird er ganz aufgeteilt, und es bleibt die Anlage einer Endblüte, welche den obersten Seitenblüten gleich ist. Wir fassen zusammen: Der *Seitenspross* ist in der Blütenregion von Delphinium gegenüber dem Mittelspross *stark verspätet und greift im Gang der Metamorphose weit voraus*. Dadurch entsteht die einfache Blütentraube, der Typus eines racemösen Blütenstandes.

### 3. *Lathyrus latifolius*.

Figur 12 zeigt oben das Wachstum der Internodien 6 bis 13 eines Sprosses; J 13 durchläuft die Länge von 20 mm 24 Tage später als J 6. Das Plastochron beträgt  $24 : 7 = 3,4$  Tage. Die dünn ausgezogenen Kurven 9', 10', 11' und 12' zeigen das Wachstum der Internodien am Seitenspross VIII, dem obersten vegetativen Seitenspross vor den seitlichen Blütenständen IX, X, XI... Internodium 9' am Seitenspross wächst gleichzeitig aus mit Internodium 11 am Hauptspross, Internodium 10' am Seitenspross gleichzeitig mit Internodium 12 am Hauptspross; der *Seitenspross VIII* folgt dem Hauptspross mit einer *Verspätung von 2 Plastochron*. Die gestrichelten Kurven beziehen sich auf die Blütentrauben, und zwar auf den lang auswachsenden Schaft unterhalb der ersten Einzelblüte. Dem Stengelknoten 9 entspringt in der Achsel von Blatt 9 der Blütenschaft IX; dieser steht also im Verzweigungssystem gleich hoch wie das Internodium 10, das den Hauptspross fortsetzt. *Blütenschaft IX wächst heran gleichzeitig mit Internodium 10* des Hauptsprosses; der Blütenschaft wächst mit etwas geringerer Geschwindigkeit, erreicht aber durch längere Wachstumsdauer eine beträchtlich grössere Länge als das neben ihm stehende Stengelinternodium. Blütenschaft 10 treibt aus *ohne Verspätung* gegenüber dem Hauptspross, um 2 Plastochron früher als das gleich hoch stehende Internodium 10' an Achselspross VIII. Die Blütenschäfte X und XI sind



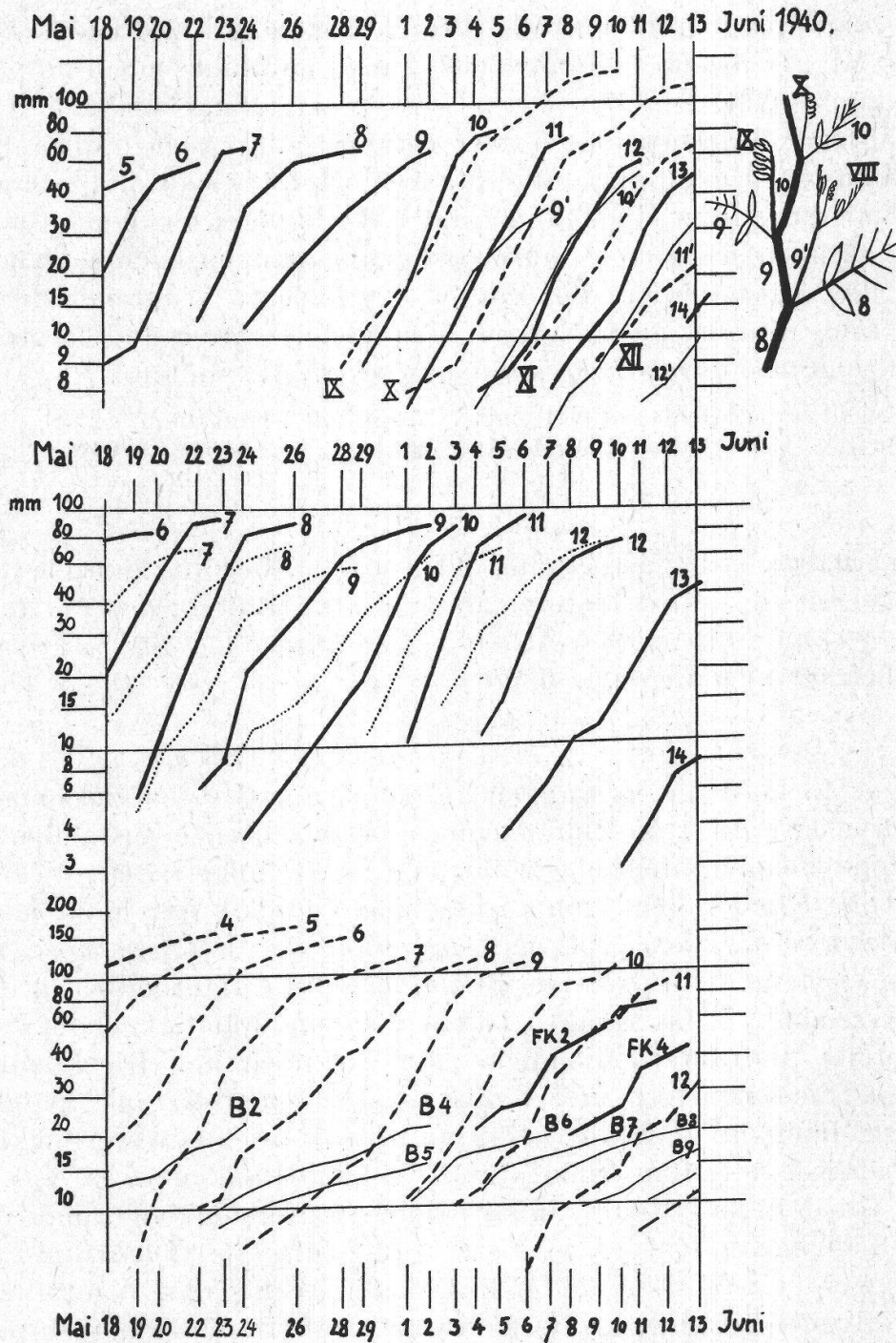
um etwa einen Tag gegen die gleich hoch stehenden Internodien 11 und 12 des Hauptsprosses verspätet.

Figur 12 zeigt in der Mitte und unten Lebendmessungen an einem zweiten Sproßsystem, das an den Knoten 2, 4 und folgenden Blütenstände trägt. (Die Zählung der Knoten beginnt nicht am Erdboden, sondern erst am noch fortwachsenden, blühreifen Teil des Verzweigungssystems.) Gegen den Schluss der Beobachtungsperiode zeigen die Internodien 13 und 14 vergrößerten Zeitabstand und verfrühten Abschluss des Wachstums; die Endknospe *verkümmert* unter der Konkurrenz der zu gleicher Zeit heranwachsenden Früchte (Kurven FK 2 und 4 in der Figur unten). Auch die Blütenstände 7 bis 11 bleiben etwas zurück hinter den ersten Blütenständen 4 bis 7. Blütenstand 6 wächst heran zur selben Zeit wie Internodium 8 und Fiederblatt 8, ein Plastochron später als die neben ihm, gleich hoch stehenden Organe Internodium 7 und Fiederblatt 7; der Blütenstand ist wenig verspätet. Blüte 2, gemessen an der Länge von Kelch und Fahne, die erste Blüte am Blütenstand 2, wächst ungefähr gleichzeitig, wenn auch mit geringerer Geschwindigkeit des Längenwachstums, wie Blütenstand 5; die Blüte 4, unterste Blüte an Blütenstand 4, wächst heran gleichzeitig mit Internodium und Fiederblatt 10 und gleichzeitig mit Blütenstand 8. Figur 12 Mitte zeigt, dass die *Blätter* annähernd *gleichzeitig heranwachsen* mit dem tragenden Stengelinternodium; Figur 12 unten zeigt, dass die *Blüten* etwa 4 Plastochron *später heranwachsen* als der tragende Blütenstand; die Blüten zeigen in dieser Verspätung das Verhalten von Seitensprossen.

Figur 12 gibt Wachstumskurven jeweils nur für die erste von den 10 bis 12 Blüten eines Blütenstandes; die Blüten innerhalb eines Blütenstandes folgen sich in geringen Altersabständen. Im folgenden Protokollauszug bedeutet jeweils die erste Zahl die Länge des Kelches, Kelchröhre und längster Kelchzipfel zusammengenommen, und die zweite Zahl die Länge der Fahne vom Blütengrund aus gemessen.

Datum	Blütenstand und Blüte							
	IV,1	IV,5	V,1	V,4	V,8	VI,1	VI,5	VI,8
24. Juni . .	15/13	12/11	14/10		—	12/	8/	
29. Juni . .	16/17	14/15	14/14	10/12	14/10	13/8		
3. Juli . .	offen	offen	14/17	14/18	14/14	13/14	14/13	12/11
7. Juli . .	welk	welk	offen	offen	öffnend	offen	16/18	17/17
10. Juli . .	FK 25	"	welk	welk	welk	welk	offen	offen

Blüte 5 im Blütenstand IV ist während der ganzen Beobachtungszeit im Vorsprung vor Blüte 1 des Blütenstandes V. Aber Blüte 8 des Blütenstandes V ist verspätet gegenüber Blüte 1 des Blütenstandes VI.



Figur 12.

*Lathyrus latifolius*, Garten in Reinach.

Lebendmessung eines Sproßsystems vom 18. Mai bis 13. Juni 1940. Ordinaten: mm im logarithmischen Maßstab; die Neigung der Kurven gibt die relative Wachstumsgeschwindigkeit wieder. Oben ausgezogen, Länge der Internodien 5 bis 14; dünn ausgezogen Länge der Internodien 9' bis 12' am Achselspross 8; gestrichelt Länge des Schaftes der Blütenstände IX bis XII. Mitte und unten ein zweiter Spross, Mitte ausgezogen Länge der Internodien 6 bis 14; punktiert Länge der Fiederblätter 7 bis 12; unten gestrichelt Länge der Blütensäfte 4 bis 12; fein ausgezogen Länge der ersten Blüte jedes Blütenstandes 2 bis 9 (Kelch + Fahne); kräftig ausgezogen FK 2 und FK 4 Länge der jungen Früchte der Blüten B 2 und B 4.



Ferner zeigt die Fortsetzung des Protokolls, dass Blüte 8 des Blütenstandes VI gleichzeitig heranwächst und aufblüht mit Blüte 1 des Blütenstandes VII.

Während des Auswachsens der Blüten schiebt sich die Fahne allmählich aus der Umhüllung durch die Kelchzipfel hervor und richtet sich durch Knickung ihrer Rückenlinie auf (Abbildungen Schüepp 1911). So lassen sich noch schärfer als durch Längenmessungen nach der Knospengestalt die Altersstadien der Blüten vergleichen. Während der Messungsperiode wurden auch Notizen über gleiche Altersstadien gemacht. Danach zeigten *gleiches Entwicklungsstadium* die Blüten

1	am Blütenstand VII	mit 7 (6—8)	am Blütenstand VI
1	»	VIII » 7 (6—8)	» VII
1	»	IX » 8 (9)	» VIII
1	»	X » 8 (7—9)	» IX

Innerhalb eines Plastochrons der Sprossglieder und ganzen Blütenstände folgen sich dicht hintereinander 6 bis 7 Blüten; *das Plastochron innerhalb eines Blütenstandes ist 6—7mal kürzer als das Sprossplastochron*, beträgt also ungefähr 0,5 Tag.

Figur 13 fasst die Messungen an einem Sproßsystem zusammen, in welchem eben die ersten Blüten sich dem erwachsenen Zustand nähern. Die tieferstehenden, älteren Glieder sind rechts abgetragen; die Numerierung der Glieder geht von rechts nach links. Wir lesen also die Kurven *von rechts nach links als Darstellung der Metamorphose*. Schon mit dem vierten Glied über dem Boden haben die Internodien ihre volle Länge erreicht, die bis zum 15. Glied fast unverändert bleibt; Internodienbreite und Internodiendicke steigen noch an. Die Länge von Blattstiel, Fiederblättern und Ranke steigt ebenfalls bis gegen das 15. Glied; damit ist auch die definitive Gestalt des Blattes erreicht; von Blatt 9 ab weist die Blattranke ständig 7 bis 9 Rankenzweige auf. Weil an den Gliedern des Hauptsprosses keine weitere Metamorphose mehr erfolgt, können die Kurven in ihrer Fortsetzung als *Wachstumskurven* gelesen werden. Wir lesen von links nach rechts das Wachstum der Glieder ab; die Zeiteinheit, die zugrunde liegt, ist ein Plastochron von ca. 3,4 Tagen. Weil die Kurven der Figur 13 vorwiegend das Wachstum darstellen, und weil wir gewohnt sind, den Fortschritt der Zeit in den Kurvenbildern von links nach rechts zu lesen, ist die Numerierung der Organe von unten nach oben als Numerierung der Messpunkte von rechts nach links eingetragen. Im Verzweigungsschema sind 4 kräftige Seitensprosse eingezeichnet. Alle sind gegenüber dem Hauptspross verspätet. Der unterste derselben, Achselspross VIII, weist gegenüber dem Hauptspross eine Verspätung von 7 Plastochron auf. Die 3 höheren Sprosse, Achselsprosse IX und X und ein Beispross XI' neben dem

Blütenstand XI in derselben Blattachsel entspringend, wachsen unter sich fast gleichzeitig heran und sind alle gegenüber dem Hauptspross um 4 bis 5 Plastochron verspätet. Diese Verspätung lässt sich in gleicher Weise ablesen an den oberen Kurven der Figur für Internodien, wie an den unteren Kurven für Blattstiele, und auch an Kurven für die Blättfiedern. Wir erinnern uns, dass wir gleiches Verhalten der Achselsprosse kurz vor der Blühreife bei *Delphinium* fanden. *Mit der Annäherung an die Blühreife werden wenig verspätete Achselsprosse gebildet.*

Wir vergleichen Seitensprosse mit Hauptspross einerseits nach der Zeit und nach den *Alterszuständen* gleich hoher Glieder; wir vergleichen sie auch nach der *Stufe der Metamorphose*, welche in gleich hohen Gliedern erreicht ist. In der folgenden Zusammenstellung kennzeichnen wir die Metamorphosenstufe teils durch die Zahl der Rankenzweige am Blatt ( $R\ 7 = 7$  Rankenzweige), teils durch den Ort des ersten achselständigen Blütenstandes (BSt).

Knoten Nr.	Hauptspross	Seitensprosse und Beisprosse						
		VIII	IX	X	XI'	XV an XI'	XX'	XXII'
8	R5	—	—	—	—	—	—	—
9	R7	R5	—	—	—	—	—	—
10	R7	R5	R5	—	—	—	—	—
11	<b>R9, BSt</b>	—	R5	R7	—	—	—	—
12	"	—	R7	R7	R5	—	—	—
13	"	—	R7	R7	R7	—	—	—
14	"	<b>BSt</b>	<b>R7, BSt</b>	<b>R7, BSt</b>	R5	—	—	—
15	"	"	"	"	<b>BSt</b>	<b>BSt</b>	—	—
16	"	"	"	"	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	—	—	—	—	—	—	<b>BSt</b>	—
25	—	—	—	—	—	—	"	<b>BSt</b>

Die Seitensprosse greifen in bezug auf die Rankenform fast alle zurück auf die fünfteilige Ranke, welche am Hauptspross zuletzt an Knoten 8 aufgetreten ist; sie gehen nicht über die siebenteilige Ranke hinaus, während der kräftige Hauptspross Blätter mit neunteiliger Ranke bildet. Knoten mit sieben- bis neunteiliger Ranke tragen auch Blütentrauben. In der Bildung von Blütenständen geht der Hauptspross voran, von Knoten 11 an; die Seitensprosse folgen an Knoten 14, die Beisprosse neben Blütenständen an den Knoten 15 bis 25. *Die Achselsprosse greifen zurück* auf Stadien, die noch weiter von der Blühreife entfernt sind als der tragende Knoten des Hauptsprosses.

Nach ihrer *Stellung* in der Blattachsel sind die *Blütenstände* von *Lathyrus* selber als Achselsprosse aufzufassen. Nach der *Zeit des Aus-*



*wachsens* sind sie vor den vegetativen Achselsprossen *bevorzugt*; nach Figur 13 ist der Schaft des Blütenstandes vor den begünstigten Internodien der Achselsprosse IX bis XI' um 5 Plastochron im Vorsprung. Nach der Stufe der *Metamorphose* sind die Blütenstände Achselsprosse, welche dem Hauptspross *weit vorausgreifen*. Mit der Verwendung des Ausdruckes «Vorausgreifen» für die seitlichen Blütenstände von *Lathyrus* rufen wir der Frage, *wann* und *wie hoch* im Verzweigungssystem denn der Hauptspross selber die Metamorphosenstufe des Blütenstandes erreiche. Tatsächlich erreicht er sie nicht. Der Hauptspross der Figur 13 endigt nach Knoten 28 in einen Vegetationspunkt, der offenbar die Bildung von Blättern mit vielteiliger Ranke und von seitlichen Blütenständen fortsetzt und auf gleicher Stufe der Metamorphose verharret. Die Lebendbeobachtung zeigt, dass mit dem Heranreifen der Früchte an den erstgebildeten Blütenständen die fortwachsenden Zweigspitzen ihr Wachstum verlangsamen, dasselbe einstellen und schliesslich absterben. Wenn wir sagen, dass die Seitenzweige, indem sie zu Blütenständen werden, in der Metamorphose dem Hauptspross «vorausgreifen», so beziehen wir uns auf das *Schema* einer Pflanze, welche am Hauptspross und an den Seitensprossen alle Stufen der Metamorphose durchläuft bis zur Bildung endständiger Blüten. In *Saponaria* fanden wir dieses Schema verwirklicht, bei *Delphinium* ist der Blütenstand endständig, und es kommt auch eine Endblüte vor; bei *Lathyrus* gelangt die Metamorphose am Hauptspross nicht zum Ziel, vermutlich weil die Seitensprosse durch ihr weites Vorausgreifen auf die Stufe des Blütenstandes, diese Stufe schon *vorweggenommen* haben.

Figur 14 vereinigt nach einmaliger Ausmessung eines blühenden Sproßsystems Wachstumskurven von Stengelinternodien, Blatteilen, Schaft und Achse des Blütenstandes, des Blütenstiels, des Kelches, der Fahne, der Staubfadenröhre, der längeren Staubfäden, der Staubbeutel und des Fruchtknotens. Für die vegetativen Glieder und den Schaft des Blütenstandes gilt als Einheit das Sprossplastochron; oben sind von rechts nach links die Nummern 1 bis 9 der Sprossknoten verzeichnet. Innerhalb des Blütenstandes fanden wir am lebenden Material ein 6- bis 7mal kürzeres Plastochron; in Figur 14 unten sind die Blüten der Blütenstände I bis IX in Abständen von *Achtels-Sprossplastochron* angesetzt. Die Senkrechten weisen von der Marke der Blütenstände hinauf nach den Messpunkten, an denen die Längen der Organe für die Blüten 1, 4, 7 und 10 jedes Blütenstandes eingezeichnet sind. Die Blüten aller Blütenstände ordnen sich so in eine einzige Serie von Altersstadien; wir erhalten Kurven, welche mit gleichem Maßstab das Wachstum der Blütenorgane mit dem Wachstum der vegetativen Glieder vergleichen. Messungsfehler, Variabilität im Wachstumsverlauf der Blüten und Variabilität in der wirklichen Altersfolge der Blüten bedingen einen Zickzackverlauf der Kurven; die Tatsache, dass doch ein klarer Gesamt-

Analyse eines Sproßsystems beim Uebergang vom vegetativen Zustand zum Blütenstand. Rechts Schema der Verzweigung. Die Hauptachse trägt auswachsende Zweige VIII, IX und X an den Knoten 8 bis 10; sie trägt Blütenstände von Knoten 11 an, an Knoten 11 ausserdem den kräftig auswachsenden Beispross XI'; sie endigt nach Knoten 28 in einem fortwachsenden Vegetationspunkt. Die Seitenzweige VIII, IX und X tragen die ersten Blütenstände an Knoten 14, Seitenzweig XI' trägt den ersten Blütenstand an Knoten 15, sein Seitenzweig aus Knoten 14 trägt ebenfalls einen Blütenstand an Knoten 15. Die Zweige IX, X und XI' endigen mit Vegetationspunkten nach Knoten 22 und 23. Als Abscisse der Kurvendarstellung sind die Nummern der Organe von rechts nach links abgetragen; die Kurven beginnen links mit den höherstehenden, das heisst den jüngeren Gliedern und schreiten nach rechts fort zu den tieferstehenden älteren und den schon ausgewachsenen Gliedern; die Kurven sind von links nach rechts als Wachstumskurven zu lesen. Oben kräftig ausgezogen J Internodienlänge am Hauptspross, dünn ausgezogen J VIII, J IX, J X, J XI' Internodienlängen an den Seitensprossen; punktierte Kurven J b Internodienbreite mit herablaufendem Flügel vom Blattstiel her, J d Internodiendicke; ferner dünn ausgezogen Sch Schaft des Blütenstandes unterhalb der ersten Blüte, A Achse des Blütenstandes oberhalb der ersten Blüte. Unten kräftig ausgezogen St Stiehlänge der Blätter am Hauptspross; dünn ausgezogen St VIII, IX, X, XI' Stiehlänge der Blätter an den Seitensprossen; punktiert F Fiedellänge der Blätter am Hauptspross; gestrichelt R Gesamtlänge der Blattranken am Hauptspross, R' Länge des untersten Rankengliedes.

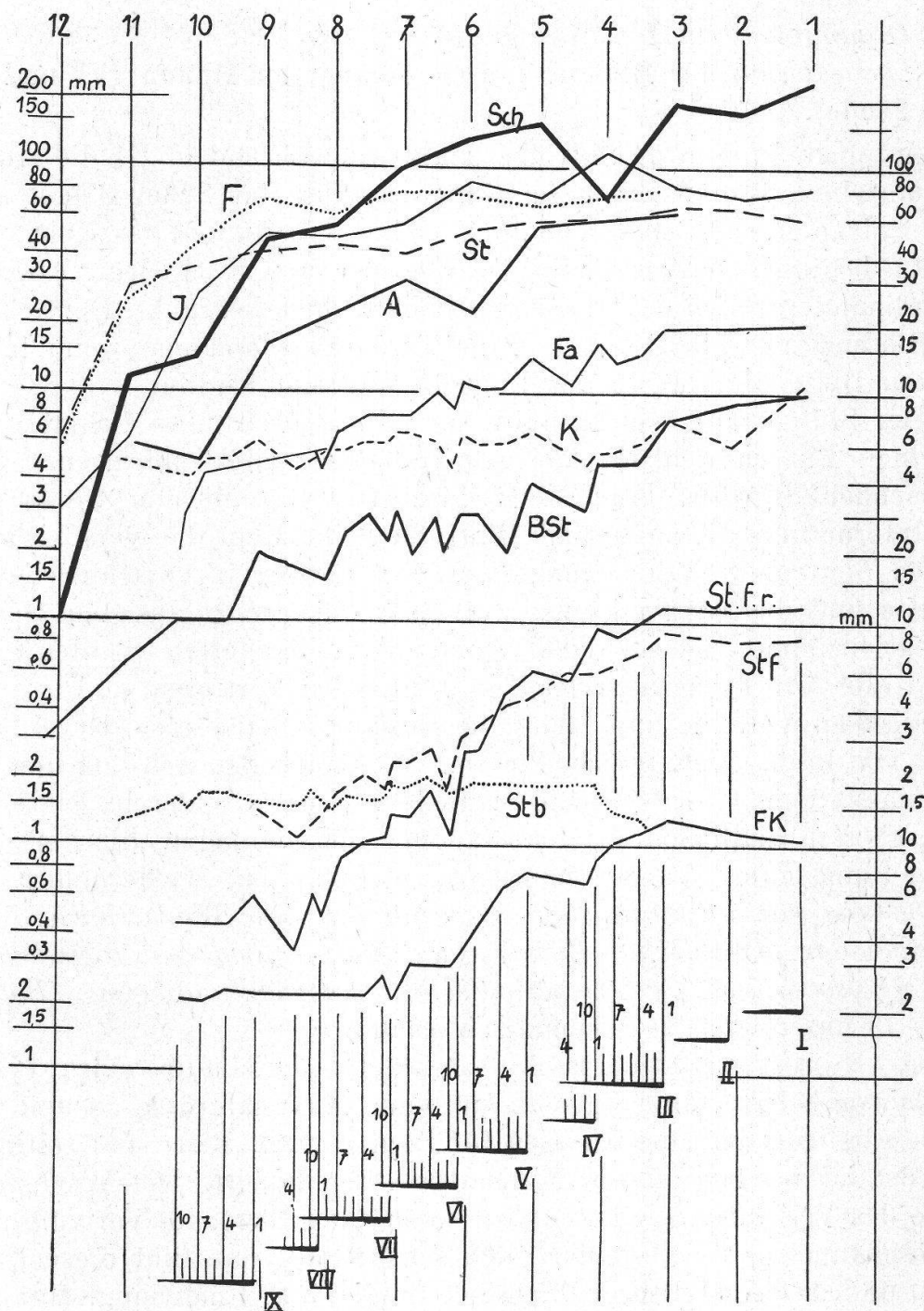


verlauf der Kurven sich ergibt, bestätigt grundsätzlich unsere Annahmen über das Plastochron im Blütenstand. Was die Lebendbeobachtung für ältere Blüten von 10 bis 20 mm Länge zeigte, gilt auch schon für jüngere Blüten unter 10 mm Länge. Es gilt darum, weil die Zeitfolge schon bei der ersten Entstehung der Blütenanlage festgelegt worden ist.

Die Verhältnisse bei der Anlage betrachten wir an Hand von Figur 15. (Man vergleiche Abbildungen und Beschreibung der Symmetrieverhältnisse für *Lathyrus latifolius* bei Schüepp, 1934, Seite 36 bis 46.) Die Anlagen der Blütenstände entstehen oberhalb des jüngsten Blattes. (In Figur 15 Blütenstand I zwischen den Nebenblättern 1—1 des jüngsten Blattes am Sprossvegetationspunkt VP.) *Bei seiner Entstehung ist der Seitenspross fast so kräftig wie der Mittelspross*, der die Hauptachse fortsetzt; wir verstehen daraus, dass auch später, bis gegen den ausgewachsenen Zustand hin, der seitliche Blütenstand mit geringer Verspätung neben dem Hauptspross heranwächst. In den nächstälteren Blütenständen II und III ist nicht nur der ganze Seitenspross grösser geworden, sondern es ist namentlich auch *sein embryonaler Scheitel* (VP in III) *kräftiger*, breiter und flacher gewölbt. Zwischen II und III hat auf dem Rücken des Blütenstandes in drei wenig regelmässigen Orthostichen die Bildung der Einzelblüten eingesetzt (a, b, c bei III). An Blütenstand IV ist mit den Blütenanlagen d und e die Bildung der insgesamt etwa 12 Blüten am Blütenstand beendet; der Vegetationspunkt VP des Blütenstandes IV stellt seine Tätigkeit ein; seine Breite nimmt ab, die Wölbung wird schärfer. In Blütenstand V und VI verliert der Vegetationspunkt auch den embryonalen Charakter; er wächst später zu einem unbedeutenden spitzen Achsenende heran. In Blütenstand V finden wir bei c und d Blüten mit Tragblatt und ungegliederter Blütenanlage, bei b Blüte mit Kelch und Staubgefässanlage auf der abachsialen Seite, bei a Anlage sämtlicher Blütenteile. Innerhalb eines Sprossplastochrons von Blüte a in Blütenstand IV zu Blüte a in Blütenstand V sind sämtliche Organe der Einzelblüte angelegt worden. Im Alterszustand vergleichbar sind Blüte a von Blütenstand IV mit Blüte b bis c von Blütenstand V, weiter Blüte a von Blütenstand V mit Blüte d von Blütenstand VI. Das sind offenbar dieselben Altersabstände, welche wir am lebenden Material beim Auswachsen und Aufblühen festgestellt haben (Seite 300).

In der Entwicklung des Blütenstandes von *Lathyrus* lassen sich folgende Zeitabschnitte unterscheiden :

1. Anlage und *Erstarkung des embryonalen Scheitels* (I bis III, Figur 15);
2. *Anlage der Einzelblüten* (II bis IV);



Figur 14.  
*Lathyrus latifolius.*

Analyse eines Sprosses und seiner Blütenstände. Abscissen oben Nummern der Glieder am Hauptspross von rechts nach links; Kurven von links nach rechts gelesen sind Wachstumskurven. Abscissen unten, I bis IX Blütenstände in den Blattachsen 1 bis 9 des Hauptsprosses. In jedem Blütenstand von rechts nach links die von unten nach oben aufeinanderfolgenden Blüten. Abstand zweier Blüten  $\frac{1}{8}$  des Abstandes zweier Glieder am Hauptspross. Die nach oben verlängerten Senkrechten für die Blüten 1, 4, 7, 10 der Blütenstände weisen auf die durch Messungen bestimmten Punkte der Blütenkurven hin. Bedeutung der Kurven: J dünn ausgezogen, Internodienlänge am Hauptspross; St gestrichelt Blattstiellänge; F punktiert Blattfiederlänge. Sch kräftig ausgezogen, Schaft des Blütenstandes unterhalb der ersten Blüte; A ausgezogen Schaft des Blütenstandes zwischen den Blüten; Fa ausgezogen Fahne der Blüte; K gestrichelt Länge des Blütenkelches; BSt ausgezogen Länge des Blütenstiels. Untere Hälfte der Kurvendarstellung: St f r Länge der Staubfadenröhre; St f gestrichelt längere Staubfäden; St b punktiert Länge der Staubbeutel. FK ausgezogen (nach eigenem Ordinatenmaßstab rechts) Länge des Fruchtknotens.



3. *Organanlage an den Einzelblüten* (IV bis VI);

4. *Auswachsen der Blütenstandsachse und der Blüten* (VI und folgende).

Die einzelnen Phasen greifen übereinander; während in III die Anlage von einzelnen Blüten schon im Gang ist, hat der Scheitel erst seine volle Stärke erreicht. Während in IV schon die Anlage des Kelches an Blüte a beginnt, werden noch neue Blüten d und e angelegt. Aber das Uebereinandergreifen der Phasen ist doch recht beschränkt. Der Scheitel des Blütenstandes in IV stellt seine Tätigkeit schon ein, wenn in der ältesten Blüte die Anlage der Einzelorgane erst beginnt.

Der Blütenstand von *Lathyrus* hebt sich durch diese Trennung der einzelnen Phasen deutlich ab vom Schema eines unbegrenzt fortwachsenden Sprosses. Auch dort durchläuft das einzelne Sprossglied aus Internodium, Knoten und Blatt nacheinander die verschiedenen Phasen der embryonalen Anlage, der Gliederung in verschiedene Abschnitte und des Auswachsens; weil aber unbegrenzt aus dem Sprossvegetationspunkt heraus neue Anlagen nachgeliefert werden, sind immer alle Altersphasen zugleich in der Knospe vertreten, und trotz der periodischen Veränderung bleibt das Gesamtbild dasselbe. Der Blütenstand von *Lathyrus* unterscheidet sich aber auch deutlich von der Entwicklungsart des einzelnen Sprossgliedes; denn er bildet in begrenzter Zahl, aber in ähnlichen Altersabständen, Blütenanlagen, die denselben Entwicklungsgang in bestimmten Zeitabständen wiederholen. *Der Blütenstand von Lathyrus steht in bezug auf seine Wachstumsordnung zwischen der periodischen Entwicklung eines unbegrenzt fortwachsenden Sprosses und der unperiodischen Entwicklung eines Blattes.* Figur 15 unten soll das schematisch erläutern.

Der Sprossvegetationspunkt VP wächst im Laufe eines Plasto-chrons von seiner Minimalgrösse auf seine Maximalgrösse an und wird durch Abgliederung der Anlagen für Stengelglied, Blatt und seitlichen Blütenstand wieder auf die Minimalgrösse reduziert. Die Wachstumskurve des Vegetationspunktes wird so zu einer Säge. Im Verlaufe einer Sprossmetamorphose verändert sich schrittweise das Bild dieser Sägekurve und das Aussehen des Scheitels und seiner Umgebung. Maximalgrösse und Minimalgrösse des Vegetationspunktes können steigen und wieder fallen; das Teilungsverhältnis des maximalen Vegetationspunktes in Minimalvegetationspunkt und Sprossgliedanlage kann sich verschieben; der ganze Rhythmus des Knospenwachstums kann dadurch verändert werden. (Vergleiche Figur 11 RN und GF für *Delphinium*.) Bei den seitlichen Blütenständen von *Lathyrus* ist die Veränderung des Wachstumsrhythmus der Knospe besonders gross. Von Punkt A nach Punkt B verzeichnen wir durch eine ungebrochene Linie die erste Periode der Erstarkung des embryonalen Scheitels des Blütenstandes.

Die von Punkt B nach Punkt C abfallende Sägekurve gibt Wachstum und Blütenanlage an diesem Scheitel wieder. Die Blüten beginnen alle mit gleicher Anlagegrösse auf der Höhe von Punkt D; mit jeder Blütenanlage verliert der Blütenstandsscheitel Material; in dem kurzen Plastochron des Blütenstandes vermag der Scheitel den Verlust nicht zu ersetzen; er erreicht durch sein Wachstum nicht mehr die vorhergehende Maximalgrösse und sinkt bei Abgliederung der Blüte unter die vorhergehende Minimalgrösse. Zuletzt sinkt bei C der Scheitel unter die Anlagegrösse einer Blüte und verliert die Fähigkeit der Fortbildung und der Ausgliederung weiterer Blüten. *In der Phase der Blütenbildung zeigt der Scheitel des Blütenstandes eine charakteristische Modifikation der Wachstumsordnung des Sprosses.* Dabei wird je ein « Schub » von 10 bis 12 Blüten gebildet, welche in kleinem Altersabstand ihre weitere Entwicklung durchlaufen und auf der Höhe von Punkt E bis F ihre Einzelorgane ausgliedern und im gleichen Altersabstand voneinander aufblühen.

#### 4. Beschreibung der Blütenstände als Metamorphosen des Sprosses.

Wenn wir an der klassischen Auffassung, dass die Blütenstände Metamorphosen des Sprosses seien, festhalten wollen, müssen wir uns bewusst sein, dass es sich um « *kongenitale Metamorphosen* » handelt.

Bekannt ist der Begriff der « kongenitalen Verwachsung ». Kelche, Kronen, Staubfadenröhren, mehrfächerige Fruchtknoten, welche nach vergleichender Betrachtung erwachsener Zustände einer Mehrzahl von einzelnen Kelchblättern, Kronblättern, Staubfäden, Fruchtblättern *entsprechen*, werden aufgefasst als « zusammengesetzte » Organe, welche durch « Vereinigung », durch « Verwachsung » der Einzelorgane entstehen. In der Mehrzahl der Fälle zeigt die Entwicklungsgeschichte, dass die « verwachsenden » Organe schon im vereinigten Zustand aus dem embryonalen Scheitel hervorgehen; sie sind « kongenital », das heisst von Anfang an vereinigt. In weniger häufigen Fällen von geringerer Bedeutung kommt nachträgliche Verwachsung freier Organe unter Nahtbildung vor.

Was für die « Verwachsungen » anerkannt ist, gilt für alle Erscheinungen der Metamorphose. Jede tiefergreifende Metamorphose erfasst die Teile schon im jüngsten Anlagestudium, sie erfasst schon den embryonalen Vegetationspunkt, welcher die Organanlagen bilden wird. Was in der « Metamorphose » « *umgebildet* » wird, sind nicht erwachsene, auch nicht halberwachsene oder sehr jugendliche Organe; was umgebildet wird, ist die ganze *Wachstumsordnung*, der Arbeitsplan (Schüepp 1929, 796 bis 800). Eine solche Aenderung des Arbeitsplanes ist in Figur 15 symbolisch im Kurvenbild dargestellt.



*Die Umwandlung des vegetativen Sprosses in den Blütenstand wird vorbereitet durch frühzeitige Anlage der Achselsprosse.* Im rein vegetativen Teil eines Sproßsystems erscheinen die Anlagen der Achselsprosse spät, in grossem Abstand vom Vegetationspunkt; sie entstehen durch regressives Wiederembryonalwerden aus einer kleinen Zellgruppe. Nach dieser Entstehungsweise haben sie eine kleine Insertionsbreite und folgen beim Auswachsen dem Mutterspross in grossem Zeitabstand.

Mit der Annäherung an die Blühreife erscheinen die Anlagen der Achselsprosse früher, näher am Vegetationspunkt des Muttersprosses, schliesslich oberhalb der jüngsten Blattanlagen; sie entstehen unmittelbar aus dem embryonalen Material des Vegetationspunktes aus einer grösseren Zellgruppe und haben darum von Anfang an eine grössere Insertionsbreite.

*Beim Uebergang vom vegetativen Wachstum zur Blühreife verschiebt sich das Grössenverhältnis der Anlagen von Tragblatt und Achselspross zugunsten des Achselsprosses.* Das Tragblatt und seine Insertionsbreite wird kleiner; der Achselspross und seine Insertionsbreite wird grösser. Bei Spiralstellung ergeben sich höhere Parastichenzahlen und kürzeres Plastochron. (Vergleiche Goebel 1931, Seite 51, Figur 41.)

Durch die frühzeitige Anlage aus einer grösseren Gruppe embryonaler Zellen werden die Seitensprosse dem Mutterspross immer ähnlicher. *Die quantitativen und qualitativen Unterschiede zwischen den Seitensprossen, welche in den Achseln kleiner Hochblätter stehen, und dem Mittelspross, welcher die Hauptachse geradlinig fortsetzt, schwinden.* Die Seitensprosse erhalten die Befähigung, zu ähnlicher Zeit auszutreiben wie der Mittelspross. Sie bleiben *wenig verspätet*; oder sie sind mit dem Mittelspross *gleichzeitig*; oder sie *eilen dem Mittelspross voraus*.

Alexander Braun schreibt 1849 (Seite 24) : « Ueber die Entstehung der Seitensprosse oder Zweige fehlt es leider noch an allseitig durchgeführten Untersuchungen, doch ist soviel gewiss, dass die Entstehung der Zweige *später* ist als die der Blätter, dass sie ihren Ursprung aus dem *schon entwickelteren Gewebe* des Stengels nehmen, während die erste Anlage des Blattes mit den frühesten Stadien der Gewebebildung unterhalb der Vegetationsspitze zusammenfällt. Während das Blatt als wesentlicher Teil des Sprosses in seiner Bildungsgeschichte mit der des Stengels innig verknüpft ist, so erscheint dagegen die Bildung des Sprosses *in keinem wesentlichen Zusammenhang* mit der Ausbildung des Stammes, aus welchem er hervorgeht. » Auch heute noch ist es viel zu wenig bekannt, dass die höheren Seitensprosse *gleichzeitig* mit den Blättern aus dem embryonalen Material der Vegetationsspitze entstehen, und dass sie darum *in ihrer Bildungsgeschichte aufs engste mit dem Stamm verknüpft* sind. Ueber die Art und Weise dieser Verknüpfung

gibt uns Alexander Braun wertvolle Hinweise. Er sagt (Seite 31): « dass die einzelnen Sprosse, und zwar ebensowohl die Hauptsprosse als die Seitensprosse, in der Mehrzahl der Fälle nicht alle Stufen der pflanzlichen Metamorphose, welche dem Stock als Ganzes zukommen, an sich zur Darstellung bringen ... Die Formation, mit welcher ein Spross anhebt, steht meist in Beziehung zu der Region des Muttersprosses, aus welchem er seinen Ursprung nimmt. So sehen wir häufig eine in dieser Beziehung genau abgestufte Reihenfolge von Sprossen aus den aufeinanderfolgenden Regionen des Hauptsprosses entspringen, z. B. mit Niederblattbildung beginnende Sprosse aus der Niederblattregion, mit Laubblättern beginnende Sprosse aus der Laubregion, mit Hochblattbildung beginnende aus der Hochblattregion ... Es ist aber auch ein *Rückgreifen* des Sprosses zu einer niederen Formation sowie ein *Vorgreifen* zu einer höheren Formation möglich. »

Das Mass des Zurückgreifens oder Vorgreifens der Seitensprosse hängt sicher zusammen mit der Art ihrer Anlage. Die spät und klein angelegten Achselsprosse an der Basis des Hauptsprosses können weit zurückgreifen auf eine frühe Niederblattstufe; sie dienen der Verjüngung des Pflanzenstockes. Die früh und gross angelegten Seitensprosse am blühreifen Hauptspross werden in geringerem Masse gegenüber dem Mittelspross zurückgreifen oder vorausgreifen und je nachdem Blütenstände verschiedener Art bilden. Blütenstände mit geringer Verspätung und kurzem Zurückgreifen der Seitensprosse sind *cymös*; Blütenstände mit annähernd gleichzeitigem Auswachsen aller Zweige auf gleicher Stufe sind *rispig*; Blütenstände mit vorzeitiger und vorgreifender Ausbildung der Seitenzweige sind *racemös*.

---

A. *Cymöser Blütenstand* (Dichasium) (Figur 16 links). Am Mittelspross folgen sich ein Laubblattknoten 1, ein Hochblattknoten 2 und die Endblüte als Knoten 3. Die Seitensprosse aus Knoten 1 sind stark verspätet und greifen weit zurück; weil sie mit Laubblattknoten beginnen, gelangen sie erst mit einer Blüte 5, die gegen die Endblüte des Systems sehr stark verspätet ist, zum Abschluss. Die Seitensprosse aus dem höheren Knoten 2 sind nur noch *wenig verspätet* und *greifen nur kurz zurück*; weil sie zunächst einen Hochblattknoten bilden, endigen sie höher als der Mittelspross mit Blüten 4, die gegen die Endblüte des ganzen Systems wenig verspätet sind. Aus den Hochblattknoten 3 dieser Seitenzweige entstehen wenig verspätete und kurz zurückgreifende Seitensprosse mit Endblüten 5; eventuell setzt sich die Verzweigung des Dichasiums nach demselben Gesetz weiter fort.

Goebel (1931, Seite 82) nennt als Bedingungen für das Zustandekommen cymöser Infloreszenzen: « 1. Das Auftreten von Endblüten. Wenn diese die Infloreszenzachse abschliessen, so tritt eine cymöse In-



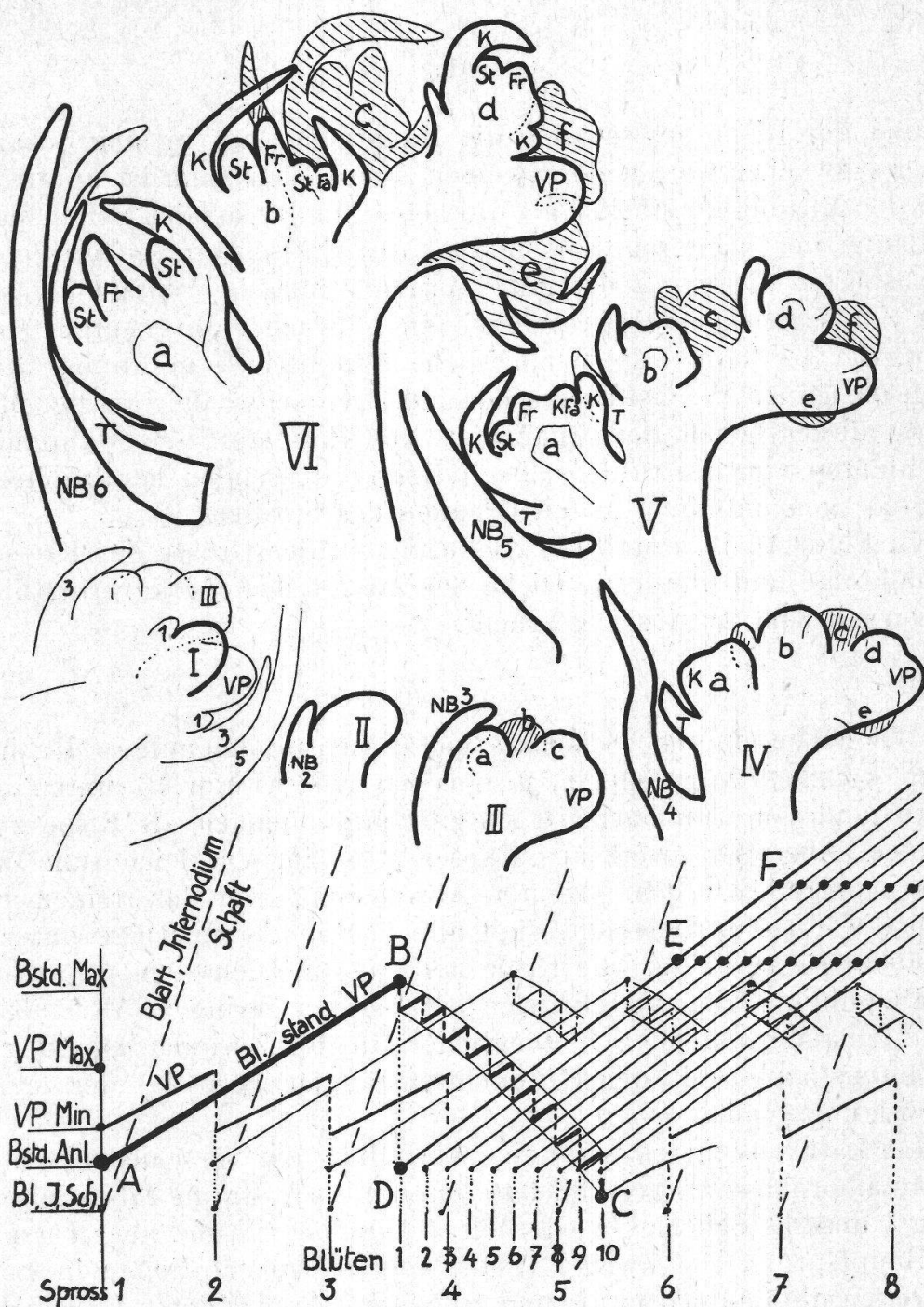
floreszenz nur dann auf, wenn die sämtlichen Seitenblüten mit Ausnahme der obersten unterdrückt werden, die Infloreszenzen also ausgesprochen *akroton* geworden sind... 2. Die fortwährende Wiederholung der Blütenentwicklung aus den Vorblättern.» Die genauere Analyse ergibt, dass sich die Förderung des Gipfels, die « Akrotonie », zusammensetzt aus zwei Vorgängen. Die höheren Seitensprosse sind in *zunehmendem* Masse *verfrüht* in ihrer Anlage, und sie sind in *abnehmendem* Masse *rückgreifend* in der Metamorphose. Beides zusammen bewirkt, dass in unserem Schema die Seitenblüte 4 des Blütenstandes der Seitenblüte 5 des selbständigen Zweiges unterhalb des Blütenstandes weit vorausseilt. Zudem verkümmern an schwächeren Pflanzen vielfach die im Auswachsen überholten Zweige unter dem Blütenstand.

*B. Rispiger Blütenstand* (Figur 16 Mitte). Der Laubblattknoten 1 trägt noch einen Seitenzweig, der in der Anlage wie im Auswachsen verspätet ist, und der in der Metamorphose noch hinter den Hauptspross zurückgreift. Von Knoten 2 an sind die Seitenzweige so stark gefördert, dass sie ohne Zurückgreifen und ohne Verspätung dem Mittelspross gleich sind; innerhalb des Blütenstandes endigen alle Zweige *gleich hoch und gleichzeitig* mit Blüten.

*C. Racemöser Blütenstand* (Figur 16 rechts). Der Laubblattknoten 1 trägt wie vorher einen verspäteten rückgreifenden Seitenzweig. Am Knoten 2 ist der Seitenspross so begünstigt, dass er in vorgreifender Metamorphose als erster Zweig des Systems zur Blüte gelangt. Dasselbe wiederholt sich am Knoten 3 des Mittelsprosses, ebenso an einer Reihe von weiteren Knoten. Jeder folgende Seitenspross trägt eine Blüte, die im ganzen Verzweigungssystem um ein Stockwerk höher eingefügt ist, und die um ein Plastochron später aufblüht. Der Vegetationspunkt des Mittelsprosses kann sich später ebenfalls zur Endblüte ausgestalten oder aber als nacktes Achsenende oberhalb der letzten Seitenblüten stehenbleiben.

---

Die Blütenstände haben gemeinsam eine frühzeitige und grosse Anlage der Seitensprosse aus dem embryonalen Material des Vegetationspunktes des Muttersprosses. Sie unterscheiden sich durch das Mass, in welchem die Seitensprosse gegenüber dem Mittelspross in der Metamorphose zur Blüte zurückgreifen oder vorausgreifen. Der rispige Blütenstand vermittelt zwischen den entgegengesetzten Abweichungen des cymösen und des racemösen Blütenstandes. Die Blüten der Rispe blühen gleichzeitig; die Seitenblüten des Dichasiums sind durch kleinere Anlage und infolge des weiteren Weges der Metamorphose verspätet; die Aufblühfolge ist zentrifugal. Die Seitenblüten der Traube sind zwar in der Anlage kleiner als der Mittelspross; sie sind aber durch das Vorgreifen, den kürzeren Weg in der Metamorphose bis zur Blüte, im Aufblühen beschleunigt; die Aufblühfolge ist aufsteigend, zentripetal.



Figur 15.

*Lathyrus latifolius.*

Oben Entwicklung der Blütenstände. Darstellung kombiniert aus Parallelschnitten einer Mikrotomserie. VP (in der Figur links unten) Vegetationspunkt der Hauptachse 1—1 und 3—3 Nebenblätter, I Anlage des Blütenstandes I, III Anlage des Blütenstandes III. Nach rechts anschließend in gleichem Maßstab Blütenstand II; Blütenstand III mit Blütenanlagen a, b und c und Vegetationspunkt VP; weiter Blütenstand IV mit Blütenanlagen a, b, c, d, e und Vegetationspunkt. (T Tragblatt der Blüte a.) Nach oben anschließend Blütenstand V im gleichen Maßstab, in Blüte a ist ausgegliedert der Kelch K, Staubgefäße St, Fahne Fa und Fruchtblatt Fr; der Vegetationspunkt VP hat die Abgliederung von Blüten eingestellt. Links oben Blütenstand VI; die Blüten d, e und f übergipfeln den nicht mehr tätigen Vegetationspunkt VP. — Unten Schema der zeitlichen Zusammenordnung aller Wachstumsprozesse beim blühenden Spross von *Lathyrus*. Abszisse «Spross 1 bis 8» bedeutet 8 Plastochron des Hauptvegetationspunktes. Abszisse «Blüten 1 bis 10» bedeutet die kürzeren Plastochron eines Blütenstandsvegetationspunktes. VP gibt den von Plastochron zu Plastochron wiederholten Wachstumsanstieg des Hauptvegetationspunktes an; er steigt wiederholt von seiner Minimalgröße VP Min zur Maximalgröße VP Max an. Gestrichelt ist eingetragen das Wachstum der abgetrennten Glieder, Blatt, Internodium, Blütschaft ausgehend von der Anlagegröße Bl, J, Sch. Die Linie A—B gibt das Wachstum des Blütenstandsvegetationspunktes an von seiner Anlagegröße A bis zu Beginn der Abgliederung von Einzelblüten. Von der Maximalgröße B aus sinkt der Blütenstandsvegetationspunkt herab auf die Minimalgröße C; dabei sind zehn Blüten von der Anlagegröße D abgegliedert worden; auf den parallelen Wachstumskurven derselben ist in der Höhe E der Beginn, bei F das Ende der Gliederung in die Einzelorgane Kelch, Krone, Staubgefäße und Stempel angedeutet. Die Darstellung der Blütenstandsentwicklung müsste mit jedem Sprossplastochron neu einsetzen, was teilweise in zarten Linien angedeutet ist.



Bei der Rispe spaltet sich die Hauptachse auf in eine Schar von immer schwächer werdenden Zweigen. Beim Dichasium ist anfangs der Stiel der Mittelblüte stärker als die neben ihm stehenden Seitensprosse; im Laufe der weiteren Fortbildung des Blütenstandes werden die Seitensprosse dicker als der Mittelspross; schliesslich entsteht das Bild einer Sprossgabel, in deren Winkel ein schwacher Mittelspross stehenbleibt. Bei der Traube ist der seitliche Blütenstiel von Anfang an und durch die ganze Wachstumsperiode hindurch schwächer als der Mittelspross; dieser behält den Charakter des Hauptsprosses, während die Seitenblüten von der Stufe selbständiger Sprossenden herabsinken auf die Stufe von untergeordneten Organen des Sprosses.

In Figur 16 ist durch die Abstufung in der Grösse der Kreise die Aufblühfolge und durch die Dicke der Zweige das Stärkeverhältnis der Achsen mit zum Ausdruck gebracht.

---

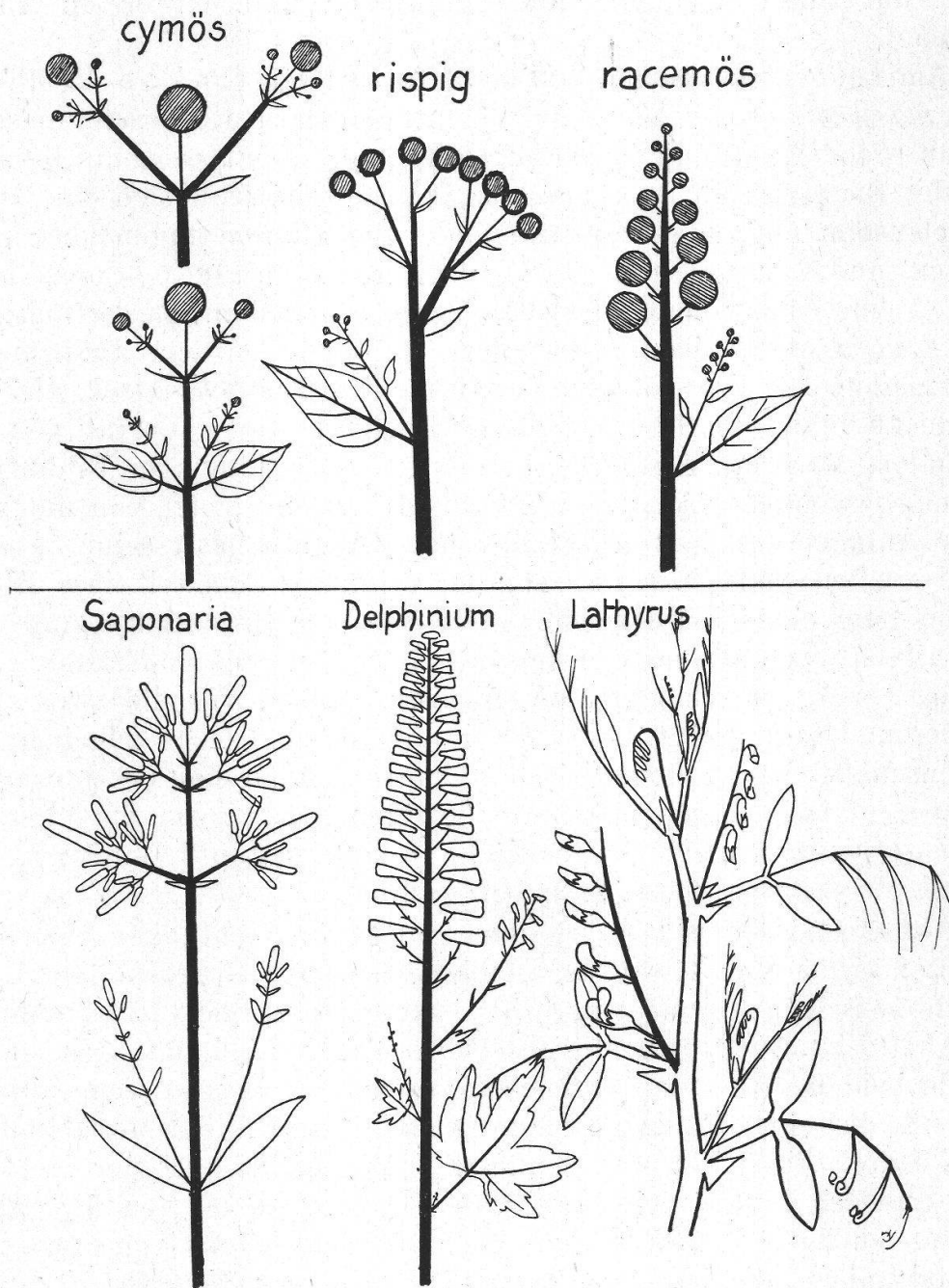
Wir haben einfache Schemata von Blütenständen aufgestellt; in der Natur kommen vorwiegend Mischtypen vor (Figur 16 unten). Der Blütenstand von *Saponaria* ist im ganzen genommen als Rispe zu bezeichnen. Aber der Zweig aus Knoten 2 ist im Vergleich zum Mittelspross vorgreifend; das bedeutet Abweichung von der reinen Rispe gegen die Traube. Andererseits sind alle letzten Seitenzweige unter den Endblüten rückgreifend; die Rispe läuft aus in Dichasien.

*Delphinium* trägt vielgliedrige Trauben mit geringem Altersabstand der aufeinanderfolgenden Seitenglieder. In der Zusammenstellung des Endblütenstandes mit den Seitenblütenständen herrscht der cymöse Verzweigungstypus.

Bei *Lathyrus* finden wir « eine Verteilung der verschiedenen Stufen der Metamorphose an verschiedene Sprosse » (A. Braun 1854, Seite 78). Zweig I unseres Schemas wiederholt auf gleicher Stufe, aber verspätet, den Hauptspross. Die Zweige II und folgende überspringen in weitem Vorgreifen die Laubblattstufe und tragen an ihren Knoten kleine Hochblätter und in deren Achseln die Blüten. Dadurch, dass die Hauptachse nicht mehr zum Abschluss der Metamorphose gelangt, verlieren die seitlichen Blütentrauben den Charakter selbständiger Sprossabschlüsse und erscheinen als Organe des Hauptsprosses.

### 5. Zur Theorie der Metamorphose.

Grégoire (1938, Seite 299) stellt in seinen Untersuchungen über die Formentstehung und die morphologische Autonomie des Blütenapparates die These auf: « Es gibt keine vertiefte Morphologie ohne histogenetische Untersuchungen. » Seine Untersuchung ist reich an neuen, wertvollen Beobachtungen; sie stellt mit ihren vielen Mikrophotographien



Figur 16.

*Schemata von Blütenständen.*

Numerierung der Knoten an Mittelspross und Seitensprossen von der gemeinsamen Basis aus, Blüten als letzte Knoten gezählt. Altersfolge durch verschiedene Grösse der Kreise dargestellt.



eine einzigartige *Anleitung zum Sehen* dar und weist hin auf tiefgreifende Unterschiede zwischen vegetativem Spross, Blütenstand und Blüte, auf Unterschiede im mikroskopischen Bild der ersten Anlagestadien.

Am *Laubspross* (Seiten 300 bis 310) ist nach Grégoire das Plerom, das « *massive pléromatique* » der eigentliche Herd des Wachstums; von ihm aus geht die Bildung der Blattsockel, der « *soubassements foliaires* » und der Blätter; vom Blatt aus, aus Blattspuren, baut sich das Gefässbündelsystem auf. Junge *Blütenstände und Blüten* tragen über einem grossen und grosszelligen Mark, dem Meristemträger, « *porte-méristème* », eine embryonale Meristemdecke, « *manchon méristématique* » oder « *nappe méristématique* »; diese ist der eigentliche Ursprungsort der Anlagen. Die Entwicklung verläuft *nicht plastochronisch*, die Meristemdecke bildet im Heranwachsen zunächst einen Vorrat von embryonalem Material, das dann in rascher Aufteilung zur Bildung der Organe verwendet wird. Das Gefässbündelsystem dringt von unten her in die Anlagen ein (Seiten 311 bis 342). Grégoire lässt seine Leser die Frage stellen (Seite 329): « Geht der primitive Scheitel eines Blütenstandes oder einer Blüte durch *Umbildung*, « *modification* », aus einem vegetativen Vegetationskegel hervor, oder ist er eine vollständige Neubildung? » Er entscheidet sich in aller Schärfe für die zweite Auffassung und sagt (Seite 433): « Für diejenigen, welche zugeben, dass gemeinschaftlicher phylogenetischer Ursprung auch eine Gemeinsamkeit im ontogenetischen Ursprung in der jetzigen Natur bedeutet, folgt, dass die Blüte nicht in einer Umwandlung, « *modification évolutive* », einer Sprossknospe ihren Ursprung haben kann. »

Auf Grund eigener Anschauung und Nachprüfung, speziell an Mikrotomserien von *Lathyrus*, glaube ich, dass Grégoire die Unterschiede zwischen vegetativem Spross, Blütenstand und Blüte *richtig gesehen* hat. Er unterstreicht die gesehenen Unterschiede dadurch, dass er für die beiden Fälle eine *entgegengesetzte Deutung* annimmt und die Aktivität das eine Mal im Plerom, das andere Mal in der Meristemdecke sucht. Durch diese Deutung schliesst er die Auffassung der Metamorphose aus. Ich glaube nicht, dass diese Deutung als notwendig erwiesen ist, und ich halte in *jedem Fall*, auch für den vegetativen Spross und die Blattanlage, die *Meristemdecke für den eigentlichen Ort der Formbildung* (Schüepp 1938, Seiten 67 bis 71). Bei relativ grossen Blattanlagen greift die Wachstumsbewegung der Meristemdecke, der Tunika, tief in den Meristemträger, den Korpus, hinein und bewirkt die Bildung von Blattsockeln und Blattspursträngen. Die relativ kleinen Anlagen der Blütenteile bleiben oberflächlich eingepflanzt, und die Entwicklung der Gefässbündel in der Tiefe geht relativ selbständig vor sich. Eine Umwandlung des einen Typus in den andern ist durchaus denkbar. Wir müssen uns durch Grégoire darauf hinweisen lassen, dass diese Um-

wandlung eine durchgreifende Umwandlung ist, welche schon die embryonalen Scheitel verschieden gestaltet, vor der Anlage der Einzelorgane. Die Metamorphose des Sprosses in Blütenstand und Blüte ist, wie schon weiter oben erörtert wurde (Seite 307), eine « *kongenitale Metamorphose* ».

## 6. Zusammenfassung.

- a) *Methoden*. Durch messende Verfolgung des Wachstums einzelner Sproßsysteme während ein bis zwei Monaten wird das Plastochron festgestellt und für vegetatives Wachstum und Blütenbildung verglichen. Besonders beachtet wird das Mass der Verspätung der Seitensprosse gegenüber dem Mutterspross.

Analyse und Ausmessung von verschieden alten Sproßsystemen bis zu den Vegetationspunkten ergibt Kurvenbilder für Metamorphose und für Wachstum; auch hier gelangt die verschiedene Verspätung der Seitensprosse zur Darstellung.

Aufhellungspräparate und Mikrotomserien lassen den charakteristischen zeitlichen Verlauf der Wachstumsvorgänge zurückführen auf die Art der Anlage von Seitensprossen und Blüten.

- b) *Resultate*. An allen drei untersuchten Pflanzen, *Saponaria*, *Delphinium* und *Lathyrus*, wird die Umbildung des vegetativen Sprosses zum Blütenstand vorbereitet durch den Uebergang zu frühzeitiger und grosser Anlage der Achselsprosse in der Nähe des Muttervegetationspunktes, zuletzt innerhalb der jüngsten Blattanlagen und aus unverändert embryonalem Zellmaterial des Muttervegetationspunktes. Dabei verschiebt sich das Verhältnis Tragblatt : Achselspross weitgehend zugunsten des Achselsprosses. Insertionsbreite und Anlagegrösse der Seitensprosse nehmen zu. Im Blütenstand sind die Seitensprosse (Achselsprosse) gegenüber dem Mittelspross (Hauptspross) nur wenig schwächer und nur wenig verspätet.

- c) *System der Blütenstände*. Im cymösen Blütenstand treten dicht unter der Endblüte des Mittelsprosses wenig verspätete und in der Metamorphose nur kurz zurückgreifende Seitensprosse auf. Im rispigen Blütenstand sind die Seitensprosse dem Mittelspross gleichwertig; sie blühen gleichzeitig mit gleich hoch gestellten Blüten. Im racemösen Blütenstand entstehen die Seitenblüten durch weit vorgreifende Metamorphose und blühen vorzeitig auf.

*Saponaria* bildet Blütenrispen; in der Bildung der Hauptäste zeigt sich Abweichung gegen den Typus des racemösen Blütenstandes; die Endverzweigungen sind cymös. *Delphinium* bildet Trauben mit grosser Blütenzahl und kurzem Plastochron; nach allmählicher Abschwächung des Mittelsprosses erscheint eine unauffällige Endblüte. *Lathyrus* bildet als in der Metamorphose weit



vorgreifende Seitensprosse Trauben; innerhalb derselben tritt eine Trennung von drei Wachstumsphasen ein: Wachstum des Blütenstandsscheitels, rasche Abgliederung einer begrenzten Zahl von Blütenanlagen, Ausbildung und Auswachsen der Blüten.

- d) *Theorie der Metamorphose*. Die Umwandlung des vegetativen Sprosses zum Blütenstand ist eine kongenitale Metamorphose; die Umwandlung erfasst alle Altersstadien von der ersten Anlage der Einzelorgane an und schon vor derselben vom embryonalen Scheitel an. Metamorphose bedeutet Umwandlung des Arbeitsplanes, Umwandlung der Wachstumsordnung.

---

#### Literatur.

- Braun, A. (1849). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur.  
— (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species. Abh. Akad. Wiss. Berlin.  
Goebel, K. (1931). Blütenbildung und Sprossgestaltung. Anthokladien und Inflorescenzen. Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena.  
Grégoire, V. (1938). La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. La cellule XLVII, 3.  
Schüpp, O. (1911). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte. BBC 28, Abt. 1.  
— (1929). Untersuchungen zur beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte von *Acer Pseudoplatanus*. Jb. wiss. Bot. 70.  
— (1934). Untersuchungen und Konstruktionen zur Theorie der zweizeilig dorsiventralen Blattstellung. Jb. wiss. Bot. 80, 36.  
— (1938). Ueber periodische Formbildung bei Pflanzen. Biological reviews 13.
-