

(1949). — 18. HOFFERBERT, W. u. H. ORTH: Der Einfluß von Düngung auf die Wanderung der Pfirsichblattlaus. Kartoffelwirtschaft 1, 79—80 (1948). — 19. KNOLL, F.: Insekten und Blumen. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien 12, (1926). — 20. KOLLER, S.: Graphische Tafeln. Leipzig 1943. — 21. KRAEMER, G. D.: Der große Tannenborkenkäfer unter Berücksichtigung seiner Verwandten und die Brutdisposition. Z. angew. Entomol. 33, 3, 349—430 (1950). — 22. LINDEMANN, C.: Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. Z. vergl. Physiol. 31, 112—133 (1948). — 23. MÄDE, A.: Ein Beitrag zur Frage: Wahre Lufttemperatur oder Körpertemperatur. Biokl. Beibl. 4, 35—36 (1937). — 24. MOERICKE, V.: Zur Lebensweise der Pfirsichlaus (*Myzodes persicae* SULZ.) auf der Kartoffel, Inaugural-Dissertation, Bonn 1941. — 25. MOERICKE, V.: Über das Farbensehen der Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* SULZ.). Z. f. Tierpsych. 7, 265—74 (1950). — 26. MÜLLER, H. J.: Beiträge zur Biologie des Rapsglanzkäfers, *Meligethes aeneus* F. Z. Pflanzenkrankheiten 51, 385—435 (1941). — 27. *PRADHAM, S.: Insect population studies. II. Rate of insect-development under variable temperature of the field. Proc. nat. Inst. Sci. India 11, 2, 74—80 (1945). — 28. PROFFT, J.: Über Fluggewohnheiten der Blattläuse in Zusammenhang mit der Verbreitung der Kartoffelvirose. Arb. physiol. angew. Entomol. 6, 119—145 (1939). — 29. *SCHAEFFER, C. A.: Physiological conditions which produce wing development in the pea aphid. J. agric. Res. 57, 11, 825—841 (1938). — 30. SCHRÖDER, H. u. K. STOLL: Untersuchun-

gen über das Mikroklima in Ackerbohnenbeständen verschiedener Bestandsdichte und seinen Einfluß auf den Sporenaustritt von *Ascochyta pinodella* JONES. Nachrichtenbl. dtsch. Pflanzenschutzdienst 3, (1949). — 31. SEYBOLD, H.: Die physikalische Komponente der Transpiration. Berlin 1949. — 32. SHANDS, W. A. u. SIMPSON C. W.: The production of alate forms of *Myzus persicae* on *Brassica campestris* in the greenhouse. J. agric. Res., 77, 165—173 (1948). — 33. *SHULL, A. F.: The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature, upon wing-production in aphids. Arch. Entw. mech. Org. 65, 825 bis 851 (1929). — 34. STELLWAAG, F.: Kritische Untersuchungen zur Analyse des Massenwechsels der Insekten. Z. angew. Entomol. 30, 501 ff. (1944). — 35. STEUDEL, W.: Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst, Stuttgart, Jahrg. 2, (1950). — 36. *THOMAS, I. A. a. E. J. VEVAI: Aphis migration. An analysis of the results of five seasons' trapping in North Wales. Ann. appl. Biol. 27, 393—405 (1940). — 37. *WADLEY, F. M.: Ecology of *Toxoptera graminum* especially, as to factors affecting importance in the northern U. S. Ann. ent. Soc. Amer. 24, (1931). — 38. WEBER, H.: Aphidina, in P. SCHULZE: Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin 1936. — 39. WEGER, N.: Mikroklimatische Studien in Weinbergen. Biokl. Beibl. 6, 169—179 (1939). Die mit * gekennzeichneten Arbeiten konnten wir nur in Referaten, zumeist des Review of Applied Entomology, kennen lernen.

(Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, in Gatersleben.)

Vergleichende Betrachtungen über die Entwicklung der Infloreszenz bei *Lycopersicum esculentum* MILL. und bei einer Röntgenmutante.

VON JOHANNES HELM.

Mit 5 Textabbildungen.

I. Material und Problemstellung.

Nach einer im Frühjahr 1947 von STUBBE durchgeführten Röntgenbestrahlung (6000 r) der Samen von *Lycopersicum esculentum* MILL. var. *commune* BAILEY Sorte Lukullus waren Mutanten aufgetreten, die bei nahezu normalem Wuchs und normaler Färbung nur leicht deformierte Laubblätter aufwiesen, besonders aber dadurch sich auszeichneten, daß ihre Infloreszenzen von auffällender Größe und sehr reich verzweigt waren. Die sterilen, rudimentären „Einzelblüten“ waren zu kleinen Teilinfloreszenzen zusammengetreten, und die Gesamtinfloreszenz ähnelte im Habitus einer im Blühen begriffenen Infloreszenz des Blumenkohles (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L. subvar. *cauliflora* DC.).

Abb. 1 vermittelt einen Eindruck von einer noch jüngeren Pflanze (aufgenommen 28. 7. 1950). Ältere Objekte zeigen derartig monströse Blütenstände in oft noch größerem Ausmaß und bis zu 5 übereinander neben kleineren Anlagen, die das fortwachsende Sympodium bis zum Eintritt des Frostes entwickelt. Die Gegenüberstellung der Infloreszenz einer normalen Tomatenpflanze mit einer Infloreszenz dieser Röntgenmutante läßt den stark veränderten Bau deutlich hervortreten (Abb. 2).

Die Mutante erhielt den Namen „*anantha*“¹ und das Symbol (an).

1948 trat bei Aussaat von Samen, die an normal gestalteten Pflanzen der 1947er Samenbestrahlung gebildet worden waren, ohne daß eine weitere Röntgenbestrahlung erfolgte, erneut die Mutante *anantha* auf



Abb. 1. Jüngere Pflanze der Mutante *anantha* der Tomatensorte *Condine Red* mit mehreren in verschiedenem Entwicklungszustand befindlichen monströsen Infloreszenzen (phot. Arch. Inst.).

¹ άνευ ohne, τό άνθος Blüte, Blume.

und zwar annähernd im Verhältnis 3:1 (109 normale: 41 anantha-Formen); ebenfalls 1949 spaltete diese Form, zahlenmäßig bedeutend geringer, wieder heraus. Eine zweite 1948 durchgeführte Röntgenbestrahlung von Samen, diesmal der Tomatensorte Condine Red, ergab aus Heterozygoten 1949 und 1950 wiederum anantha-Mutanten.

Diese letzteren lieferten das Material für vorliegende Untersuchung, in der der Versuch unternommen werden soll, durch Vergleich der Entwicklungsgeschichte der normalen Infloreszenz von *Lycopersicum esculentum* und der monströsen der Mutante anantha die morphologischen Veränderungen klarzulegen, die zur Ausbildung der letzteren geführt haben¹.

an den Zweigenden, deren Zahl in die Hunderte ging, in ungeheuren Mengen traubige Anhäufungen winziger, kugelig, fleischiger Höckerchen von weißlicher bis graugrüner Farbe“. PAPE konnte keine Anhaltspunkte für die Ursache dieser Modifikation namhaft machen, vor allem fanden sich keinerlei pflanzliche oder tierische Organismen, die diese Bildung teratologisch verursacht hätten. Offenbar handelt es sich aber bei dieser 1940 in der Stadtgärtnerei Kiel unter den Sämlingen der Tomatensorte Lukullus einmalig aufgetretenen Pflanze um eine spontane Mutante der Form anantha. Das gehäufte Auftreten der Mutante anantha nach Röntgenbestrahlung der Samen dürfte ein erneuter Hinweis darauf sein, daß bei Induzierung



Abb. 2. Einzelne Infloreszenzen; links einer normalen Tomatenpflanze mit Doppelwickeln, rechts der Mutante anantha, im Habitus einer im Schossen befindlichen Infloreszenz von *Brassica oleracea* var. *botrytis* subvar. *cauliflora* ähnlich (phot. Arch. Inst.).

II. Literaturübersicht.

Neuere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Anlage wickeliger Infloreszenzen liegen, meines Wissens, nicht vor. Im Zusammenhang mit den Fragen des Vorkommens einer dichotomen Verzweigung bei Angiospermen und der Wickel- resp. Boragoidbildung lagen in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts den Untersuchungen von WYDLER, KAUFMANN, KRAUS, MAGNUS, WARMING, GOEBEL, SCHUMANN, MUTH und MÜLLER hauptsächlich Infloreszenzen der Boraginaceen zugrunde. Auch einige Solanaceen, darunter *Solanum dulcamara*, *S. nigrum*, *S. tuberosum* wurden herangezogen, speziell über *Lycopersicum esculentum* liegen nur kurze Angaben von WARMING und SCHUMANN vor, von denen sich der Letztgenannte auf die Wiedergabe von „Blütenverschmelzungen“ beschränkt, während die vorbildlichen, naturgetreuen Abbildungen WARMINGS in der Folgezeit eine andere Deutung erfahren haben.

PAPE hatte 1942 auf „eine bisher noch nicht beschriebene Mißbildung der Tomatenpflanze“ aufmerksam gemacht und diese abgebildet. Danach handelt es sich um ganz die gleiche Veränderung der Infloreszenz, wie sie nach Röntgenbestrahlung von Tomaten samen aufgetreten war und zur Bildung der Mutante anantha geführt hatte. „Statt der Blüten fanden sich

von Mutationen die spontan möglichen nur in größerer Häufigkeit und kürzerer Frist ausgelöst werden.

In ihrem „Beitrag zur Morphologie der Tomate“ gibt HONTSCHICK 1944 auch zwei Abbildungen von Infloreszenzanlagen. Sie spricht dabei von einer „Dichotomie der Blütenanlage“ und kehrt somit, unter Bezugnahme auf die — nicht entwicklungsgeschichtlich fundierten — Spaltungsgesetze von HEIDENHAIN, zu den Anschauungen WYDLERS zurück, dessen Arbeit als einzige diesbezügliche angeführt wird. Im Verlauf der vorliegenden Untersuchung wird zu dieser Angabe noch Stellung zu nehmen sein.

III. Die Anlage der Infloreszenz bei *Lycopersicum esculentum*.

Die vegetativen Abschnitte der normalen Pflanze und die der Mutante anantha unterscheiden sich aufbaumäßig in keiner Hinsicht. In beiden Fällen liegt ein durch akroton Förderung jeweils der vegetationspunkt nächsten Achselknospe entstandenes Sympodium zugrunde. Jeder dieser das Sympodium fortsetzenden Achselprosse entwickelt in der Regel zuerst drei Laubblattanlagen, ehe er zur Infloreszenzbildung schreitet.

Die einzelnen Infloreszenzen normaler Tomatenpflanzen sind in ihrem Aufbau nicht einheitlich. Neben einfachen Wickeln, die gegen Ende der Vegetationszeit vorherrschen, treten Doppelwickel auf, die mitunter erneut eine Doppelwickelbildung zeigen. Vgl. hierzu Abb. 8 von HONTSCHICK, in der mehrere

¹ Herrn Prof. STUBBE danke ich verbindlichst für die lebenswürdige Überlassung des Untersuchungsmaterials und der 2 photographischen Aufnahmen.

typische Formen von Blütenständen der Tomatens- pflanze schematisch wiedergegeben sind.

Wie erfolgt nun an der Blütenstandsachse die Anlage der Infloreszenz? Naturgemäß wird es nicht gleichgültig sein, ob es sich um die Anlage einer einfachen Wickel oder die einer Doppelwickel handelt. Diese Verhältnisse sind bei Betrachtung und Auswertung der Figuren der Abb. 3 zu berücksichtigen¹. Abb. 3, Fig. 1 läßt es noch offen, auf welche Weise nach Anlage der Blüte *T* die Wickelbildung durchgeführt werden soll. Es erhebt sich die Frage, findet die Achselknospe von *f*₃ bei weiterer Entwicklung zum Aufbau eines sympodialen Sproßsystems oder einer sympodialen Infloreszenz Verwendung? Aufschluß hierüber vermag das gleiche Präparat, von der Rückseite betrachtet, zu geben (Abb. 3, Fig. 2). Dabei zeigt sich, daß die Achselknospe von *f*₃ die Fortführung des vegetativen Abschnittes der Pflanze übernehmen wird. Zu diesem Zwecke hat sie als oberste, vegetationspunktnahe Achselknospe eine starke Förderung gegenüber den Achselknospen von *f*₂ und *f*₁ erfahren, deren Anlagen kaum zu bemerken sind. Ausgangspunkt für die Wickelbildung hingegen ist eine seitlich an *T* aufgetretene stecknadelkopffartige Vorwölbung, die in Fig. 11 der Abb. 3 (1') noch in ihrem ursprünglichen, ungliederten Zustand sich befindet, während sie in Fig. 2 in ihrer Mitte bereits eine leichte Einschnürung als weitere Differenzierung erkennen läßt.

Welcher morphologische Wert muß dieser Neubildung zugesprochen werden? Zur Beantwortung dieser Frage seien die Figg. 3 und 4 der Abb. 3 herangezogen. Sie geben in zwei verschiedenen Ansichten das gleiche Frühstadium der Anlage einer Doppelwickel wieder, während die Figg. 1 und 2 dasjenige einer einfachen Wickel veranschaulichen. Die relative Hauptachse, die zur Achse der Infloreszenz wird, endet mit der Blütenanlage *T*. Seitlich davon zeigt sich an zwei annähernd diametral gegenüberliegenden Stellen je eine deutlich abgegliederte Vorwölbung (1, 1'). Die Stellung dieser Neubildungen unmittelbar an der Basis der Endblüte, weist darauf hin, daß es sich um die Anlage von lateralen Verzweigungen der Infloreszenzachse handelt. Da die Blütenstände vieler Solanaceen auch anlagemäßig bracteenlos sind, ist die nichtblattachselständige, sonst aber eindeutige Lage dieser Seitenachsen erster Ordnung nicht absonderlich. Eine etwas andere Deutung der Ausgangsform seiner „Doppelboragoide“ gibt MUTH für *Symphytum officinale* (S. 64). An Hand seiner Fig. 10, Tafel IX, glaubt er berechtigt zu sein, das eine (und zwar voraneilende) Boragoid als „Ausgliederung“ der Terminalblüte, das andere als Achselprodukt des α -Vorblattes betrachten zu müssen, während das β -Vorblatt steril sei. Diese Angabe steht im Widerspruch zu den Angaben von WYDLER und EICHLER. Dem steht ferner die Erfahrungstatsache entgegen, daß bei ungleicher Ausbildung der Dichasienäste es gerade der β -Sproß ist, der eine Förderung gegenüber dem α -Sproß erfährt; eine Erscheinung, die vollauf mit der Akrotonie im Einklang steht.

Die Anwesenheit einer Terminalblüte belegt eindeutig, daß bei der Anlage der Infloreszenz von *Lycopersicum esculentum* weder auf diesem Frühstadium

noch, wie sich zeigen wird, in der Folge, im Gegensatz zu den Angaben von HONTSCHIRK, keinesfalls von einer „Dichotomie der Blütenanlage“ gesprochen werden kann. Vielmehr handelt es sich um eine typisch laterale Verzweigung der Hauptachse der Infloreszenz am morphologischen Ort der Bracteen und zwar zunächst um die Bildung eines Dichasiums (mit Mittelblüte). Dieser Dichasiumbildung als Vorstufe der Anlage einer Doppelwickel (Abb. 3, Figg. 3, 4, 11, 12) entspricht die nur einseitig erfolgende, zu einem Monochasium führende Anlage des Seitensprosses, die die Vorstufe einer einfachen Wickel ist (Abb. 3, Figg. 2, 5–9).

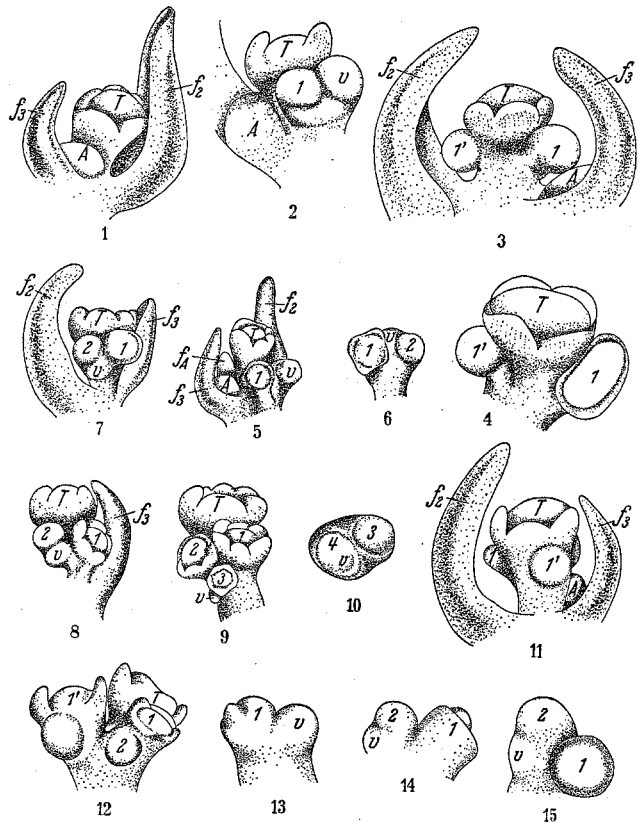


Abb. 3. Fig. 1–15: Verschiedene Stadien der Anlage einer normalen Infloreszenz von *Lycopersicum esculentum*. Nähere Erläuterungen im Text. *f*₁, *f*₂, *f*₃ = Laubblattanlagen; Die Bezifferung entspricht der Zeitfolge ihrer Anlage am Vegetationskegel. *A* = Achselknospe, *f*₁ = erste Laubblattanlage des Achselsprosses, *T* = Terminalblüte, 1–4 Blütenanlagen in der Reihenfolge ihrer Anlage, *v* = Vegetationskegel der jeweiligen Infloreszenzachse.

Wie erfolgt nun auf dieser dichasialen resp. monochasialen Grundlage die wickelartige Ausbildung der Infloreszenz? Die kugelförmige Seitensproßanlage (Abb. 3, Figg. 3, 4 und 11 bei 1') nimmt unter Größenzunahme allmählich mehr gestreckte Form an (Abb. 3, Fig. 4 bei 1) und zeigt alsbald in der Aufsicht eine Querschnittsform, die senkrecht zur größeren Achse der sich differenzierenden Anlage verläuft. (Abb. 3, Fig. 2). Diese äußeren Merkmale kennzeichnen, daß sich an diesem seitlichen Vegetationskegel dieselben Vorgänge vollziehen, die zu seiner Bildung an der Hauptachse der Infloreszenz führten. An dieser Seitenachse erster Ordnung kommt es in unmittelbarer Nähe des Scheitels, ebenfalls am morphologischen Ort eines Vorblattes, lateral zur Anlage einer Seitenachse zweiter Ordnung (Abb. 3, Fig. 2 bei v). Erst im weiteren Entwicklungsverlauf wird der Vegetationspunkt der Seiten-

¹ Für das Umzeichnen der Originale danke ich Fr. J. BIELITZ.

achse erster Ordnung mit der Differenzierung einer Blütenanlage aufgebraucht (Abb. 3, Figg. 5, 6, 8 bei 1). An der Seitenachse zweiter Ordnung wiederholen sich die gleichen Vorgänge (Abb. 3, Figg. 6—8) unter Bildung der zweiten Blütenanlage des Wickels (2) und einer Infloreszenzachse dritter Ordnung (v). Diese Vorgänge spielen sich in der Folge an allen Seitenachsen nächsthöherer Ordnung in gleicher Weise wieder ab. So führen sie in Abb. 3, Figg. 9, 10 zur Bildung der dritten und vierten Wickelblüte (3, 4) und der Seitenachsen vierter resp. fünfter Ordnung (v). Lediglich darauf ist hinzuweisen, daß — entsprechend der mutmaßlichen Lage der einen jeweils fertilen Bractee — die Richtungen der Querfurchen, die die aufeinanderfolgenden Achsengenerationen äußerlich trennen, aufeinander senkrecht stehen (Abb. 3, Figg. 7—10 zwischen 1 und 2, 2 und 3 (resp. v.) 3 und 4 (resp. v.) 4 und v.) Auf diese Weise kommen die Blütenanlagen abwechselnd rechts und links der sympodialen Blütenstandsachse zu liegen, wie es für wickeligen Infloreszenzaufbau kennzeichnend ist.

Bezogen sich die zuletzt aufgezeigten Vorgänge auf die Anlage einer einfachen Wickel von *Lycopersicum esculentum*, so gilt für die Anlage einer Doppelwickel das Entsprechende, das heißt, an beiden Anlagen des Dichasiums (1 und 1' der Figg. 3, 4, 11 und 12 der Abb. 3) vollziehen sich jene Wickelbildungsvorgänge; jedoch ist in der Regel die eine der beiden Wickelanlagen der anderen gegenüber ungefähr um ein bis zwei Sympodiumlängen und damit ein bis zwei Blütenanlagen voraus. Dies zeigt auch Fig. 12 der Abb. 3. Die succedane Ausbildung der einzelnen Blüten des Wickels verwischt sich in der Folgezeit nicht und bleibt auch an älteren Infloreszenzen durch unterschiedliche Größe weiterhin kenntlich. Die fortwachsende Spitze der Infloreszenzanlage ist in den Figg. 13—15 der Abb. 3 wiedergegeben und entspricht ungefähr einem Entwicklungsstadium, wie es in Fig. 7 vorlag. Daraus ist sowohl die Lage der einzelnen Blütenanlagen zueinander, der Modus ihrer Abgliederung und die Richtung der Trennfurche zu ersehen. Daß dieser auf sympodialer Grundlage beruhende, durch Pendelsymmetrie ausgezeichnete Abgliederungsmodus der wickeligen Infloreszenzen von *Lycopersicum esculentum* nähere Beziehungen zu dem bei dorsiventralen Monopodien angetroffenen aufweist, wie er von GOEBEL für *Symphytum asperrimum* und in noch extremerer Weise für *Tiaridium indicum* beschrieben wurde, darauf sei hier nur hingewiesen.

Im Zusammenhang mit den S. 95 noch zu erwähnenden Befunden widerspricht die dargelegte Entwicklungsgeschichte der Ansicht von HONTSCHIK. Ihre nicht näher detaillierte Abb. 6 dürfte ungefähr einem Entwicklungsstadium entsprechen, wie es hier in Abb. 3, Fig. 7 dargestellt ist. Ihre Abb. 9 zeigt auf der dem Beschauer zugekehrten Seite nur die den vegetativen Achsenkörper sympodial fortsetzende Achselknospe. Der nach rückwärts gelegene Abschnitt gibt entweder zwei bereits in Differenzierung begriffene Blütenanlagen oder eine solche und die die Wickel fortsetzende Seitensproßanlage wieder. Eine genauere Entscheidung ist infolge der verdeckten Lage nicht möglich. Wenn HONTSCHIK von einer „Dichotomie der Blütenanlage als solcher“ spricht¹, so

konnten in allen untersuchten Fällen keinerlei Anzeichen dafür gefunden werden. „Dichotomieverdächtige“ Vorgänge finden niemals an der Blütenanlage selbst statt, sondern an der Infloreszenzanlage; sie spielen sich stets vor Differenzierung einer Blüte ab. Erst nachdem die jeweilige Achse zur Abgliederung einer Tochterachse (kenntlich am Auftreten der Querfurchen, eben jenem „dichotomieverdächtigen“ Vorgang) geschritten ist, differenziert sie sich zu einer Blütenanlage und schließt damit ihre Entwicklung ab. Dies läßt sich auf allen Entwicklungsstadien junger Wickel verfolgen (Abb. 3, Figg. 5—9).

Überblickt man rückschauend die Vorgänge, die zur Anlage einer Infloreszenz bei *Lycopersicum esculentum* führen, so kann man, sofern man die Anlage einer Doppelwickel ins Auge faßt, zwei Entwicklungsphasen unterscheiden². Die erste endet mit der ein- oder seltener zweimaligen Ausbildung eines Dichasiums; die sich anschließende zweite Phase umfaßt die eigentliche Wickelbildung. Im Falle der auf monochasialer Grundlage beruhenden Ausbildung einfacher Wickel entfällt die Phase I gänzlich, und es kommt Phase II allein zur Wirkung. Rein quantitativ betrachtet, überwiegt bei der Anlage der Infloreszenz von *Lycopersicum esculentum* die Phase II gegenüber der Phase I. Letztere unterscheidet sich ferner dadurch, daß es mit Ausnahme der Mittelblüte des ersten Dichasiums nicht zur Anlage von Blüten kommt³; Anlage und Ausbildung der Blüten bleibt allein der Phase II vorbehalten.

IV. Die Anlage der Infloreszenz der Mutante *anantha*.

Geht eine Achse zur Infloreszenzbildung über, so bietet sich ein Bild dar, wie es in Abb. 4, Fig. 2 wiedergegeben ist. Neben einer in der Achsel der zuletzt abgegliederten Blattanlage (f_3) liegenden Achselknospe (A), die den weiteren vegetativen Sproßaufbau vermittelt, finden sich zwei nahe beieinander liegende Achsenanlagen, die nahezu gleichen Entwicklungszustand zeigen (1, 1'). Vergleicht man dieses Frühstadium der Infloreszenzentwicklung mit einem entsprechenden gewöhnlicher Tomatenpflanzen (etwa Abb. 3, Figg. 2 u. 3), so liegt eine gewisse Ähnlichkeit im Aussehen vor. Auffällig ist jedoch, daß die Mutante bisher noch nicht zur Anlage einer Terminalblüte geschritten ist. Deshalb bleibt es zunächst ungeklärt, in welchen genetischen Beziehungen die beiden Sproßanlagen der Abb. 4, Fig. 2 zueinander stehen. Theoretisch gibt es zwei Möglichkeiten: entweder hat in Anlehnung an Abb. 3, Fig. 3 die Hauptsache der Infloreszenz ihr Wachstum frühzeitig gänzlich eingestellt, ohne daß es zur Anlage einer Terminalblüte gekommen ist und beide Sproßanlagen sind als Seiten-

² Die einfache Wickel dürfte im Zusammenhang mit der nur einseitig erfolgenden Anlage einer Seitenachse als abgeleitete, reduzierte Form zu betrachten sein. Als Zwischenglied müssen diejenigen Infloreszenzen angesehen werden, deren dichasiale Seitenzweige eine ungleiche Ausbildung erfahren. Auch PARKIN leitet die „scorpid cymes“ der Boraginaceen und Solanaceen, bei gleichzeitigem Verlust der Bracteen, von einer dichasialen Ausgangsform ab (S. 548).

³ Ob bei Wiederholung des dichasialen Stadiums jedesmal ein Dichasium mit Terminalblüte angelegt wird, oder nur einmalig die Ausbildung der Terminalblüte erfolgt, vermag ich nicht zu entscheiden, da mir entsprechende Präparate nicht vorlagen.

¹ Sperrungen von mir. H.

organe erster Ordnung derselben Mutterachse zu betrachten und demnach einander gleichwertige Gebilde, oder aber es ist in Anlehnung an Abb. 3, Fig. 2 an der Hauptachse der Infloreszenz bisher lediglich die Anlage einer Terminalblüte unterblieben. Die beiden Sproßanlagen stehen dann zueinander im Verhältnis wie Mutter- zur Tochterachse.

Ehe die Entscheidung gefällt wird, welche der beiden Möglichkeiten zutreffend ist oder ob evtl. beide nebeneinander vorkommen, sei zunächst der weitere Verlauf der Infloreszenzentwicklung betrachtet. Abb. 4, Fig. 3 weist gegenüber den Figuren der Abb. 3 den weiteren Unterschied auf, daß die durch eine Quersfurche gekennzeichnete Anlage von Seitenachsen nächsthöherer Ordnung in beiden Anlagen der Abb. 4, Fig. 2 erfolgt ist. Wesentlich ist dabei, daß die

anlagen zugunsten einer Förderung der lateralen Verzweigung wird uns im weiteren Verlauf der Entwicklung der Infloreszenz der Mutante *anantha* immer wieder begegnen. Sie hat sich bereits bei der Bildung der in Abb. 4, Fig. 3 entstandenen vier Tochterachsen zweiter Ordnung wiederholt, von denen Fig. 4 ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium in schräger Aufsicht wiedergibt. Diese beiden Dichasien zweiter Ordnung bildeten ebenfalls keine Mittelblüten mehr aus. Die Tiefe des Einschnittes zwischen je zwei Achsenanlagen kennzeichnet jedoch den genetischen Zusammenhang. An jedem der vier Vegetationskegel wiederholt sich im Zuge der weiteren Entwicklung der gleiche dichasiale Verzweigungsmodus ohne Mittelblütenbildung, so daß alsbald ein Gebilde vorliegt, wie es in Abb. 4, Fig. 7 dargestellt ist. Je nach der

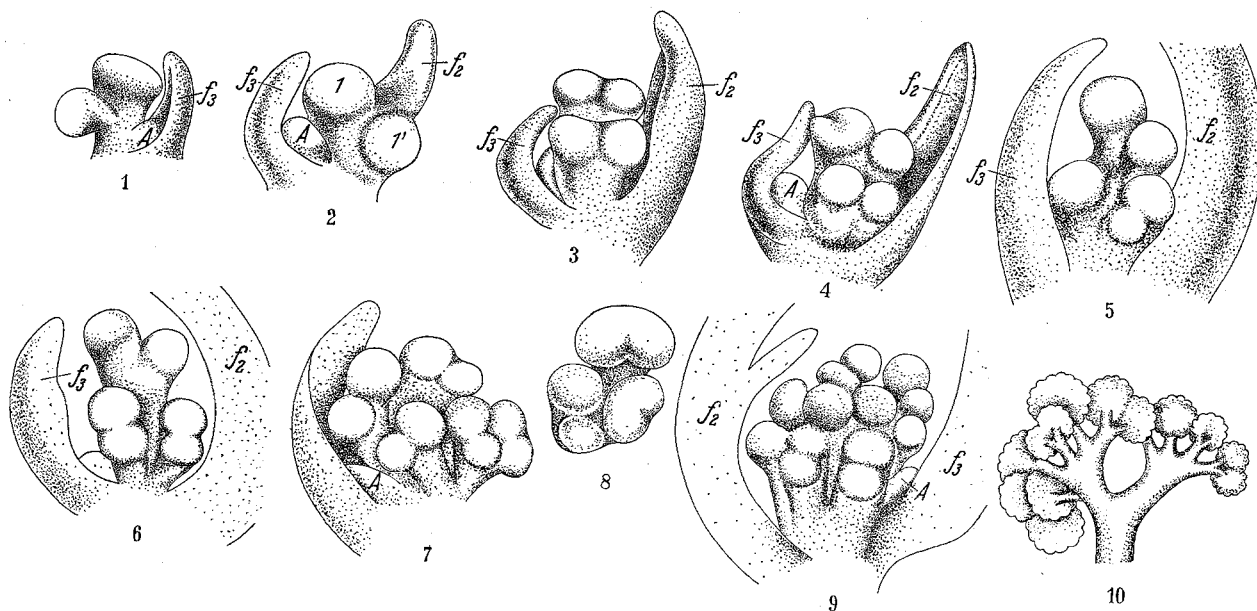


Abb. 4. Fig. 1–9: Verschiedene Stadien der Anlage der monströsen Infloreszenz der Mutante *anantha*. Nähere Erläuterungen im Text. Fig. 10: Teilstück eines „Miniaturblumenkohles“. f_1, f_2, f_3 = Laubblattanlagen. Die Bezeichnung entspricht der zeitlichen Folge ihrer Anlage, 1, 1' = Seitenachsen 1. Ordnung, A = Achselprossanlage.

Richtung der Quersfurche beide Male gleichsinnig verläuft. Wäre die eine als Mutterachse, die andere als Tochterachse zu betrachten, so müßten die Richtungen der Quersfurchen bei Verzweigung am morphologischen Ort der Bracteen aufeinander senkrecht stehen. Da sie dies nicht tun, sind — zumindest für das vorliegende Objekt — die fraglichen Anlagen als zwei Seitenachsen erster Ordnung zu betrachten. Demnach erfolgt die erste Anlage der Infloreszenz der Mutante *anantha*, genau wie die normaler Infloreszenzen von *Lycopersicum esculentum*, auf dichasialer Grundlage; lediglich der Unterschied besteht, daß die Mutterachse so frühzeitig ihre Entwicklung zugunsten der beider Tochterachsen einstellt, daß keine Mittelblüte mehr angelegt wird¹.

Die auf dieser Entwicklungsstufe erstmalig zu Tage tretende Tendenz der Unterdrückung von Blüten-

Größe der Infloreszenz wiederholen sich diese Vorgänge fünf- bis achtmal, ja sogar bis zu zehnmal hintereinander. Auf diese Weise entstehen Achsen 5. bis 8. (10.) Ordnung, deren Medianebenen jeweils aufeinander senkrecht stehen; selbst an alten Infloreszenzen läßt sich diese Stellung noch erkennen.

Ebenso wie es bei Bildung der Doppelwickel normaler Infloreszenzen von *Lycopersicum esculentum* der Fall war, unterscheiden sich einzelne Infloreszenzäste der Mutante *anantha* durch die Anzahl ihrer Glieder voneinander. Die einen eilen den anderen mehr oder weniger in der Entwicklung voran, und es kommt zur Ausbildung besonders bevorzugter Achsen. (Abb. 4, Fig. 7, rechts und im Aufsichtsbild Fig. 8 links.) Ältere Entwicklungsstadien zeigen diese Erscheinung meist stärker ausgeprägt, doch stößt deren übersichtliche Wiedergabe zeichnungstechnisch auf Schwierigkeiten. Die junge Infloreszenzanlage nimmt infolge Stauchung ihrer Achsen immer deutlicher Halbkugelform an und ähnelt in ihrem Habitus einer Infloreszenzanlage von *Brassica oleracea* var. *botrytis* subvar. *cauliflora* (Abb. 4, Fig. 9).

¹ Daß auch für die zweite der vorerwähnten Möglichkeiten eine gewisse Berechtigung vorliegt, darauf weist Abb. 4, Fig. 1 hin. Doch sei hierzu bemerkt, daß es sich um einen sehr schwachen Geiztrieb handelte, der nur zu einer in ihrer Größe stark reduzierten Infloreszenzanlage geführt hätte und erst im Oktober aufgetreten war.

Untersucht man schwache Infloreszenzanlagen, wie sie vornehmlich gegen Ende der Vegetationszeit aus Geiztrieben gebildet werden, so kann man bereits auf jüngeren Entwicklungsstadien derartige Ungleichheiten in der Entwicklung einzelner Infloreszenzanlagen feststellen (Abb. 4, Figg. 5, 6). Besonders an den der Hauptachse zugewandten Anlagen schreitet die dichasiale Verzweigung langsamer fort. In dieser Störung des anfangs allseits gleichmäßigen dichasialen Wachstums drückt sich eine gewisse Dorsiventralität aus. In der Folgezeit weisen die älteren Infloreszenzachsen den jüngeren gegenüber ein stärkeres Längenwachstum auf. All diese Vorgänge zusammen bewirken, daß die Infloreszenzen als Ganze nach vorn überhängen (vgl. Abb. 1), und zugleich wird die Ähnlich-

Längenentwicklung genetisch zusammengehöriger Achsen wird der ursprüngliche Bauplan mitunter später verdeckt und die Endabschnitte solcher Infloreszenzen rufen dann eher den Eindruck einer rispigen Verzweigung hervor; sie sind jedoch selten (vgl. Abb. 1 u. 2).

Betrachtet man die „Miniaturblumenkohlbildungen“ an den Enden der Gesamtfloreszenz genauer, so zeigt sich, daß es nicht Anhäufungen von Einzelblüten resp. deren Anlagen wie im Falle des Blumenkohls sind, sondern lediglich eine größere Anzahl unentwickelter, völlig nackter Vegetationskegel¹ von Achsen verschiedenster Ordnung. Zieht man vergleichsweise die im Habitus ähnlichen Blütenstände von *Brassica oleracea* var. *botrytis* subvar. *cauliflora* heran, so kann man hier bereits Reduktionserscheinungen beobachten, die sich in der Ausbildung von sterilen neben fertilen Blüten äußern. Obgleich die ersteren zahlenmäßig stark überwiegen, kommt doch deren Perianth noch zur Anlage². Diese aufgezeigte Reduktionsrichtung ist in der Infloreszenz der Mutante *anatha* bis an die Grenze des Möglichen fortgeführt. Es kommt hier nicht einmal mehr zur Anlage irgendwelcher Blütenorgane seitens der entsprechenden Vegetationskegel.

An die hier besonders ausgedehnte dichasiale Verzweigungsphase schließt sich, analog den Vorgängen bei normalen Tomatenpflanzen, auch bei der Infloreszenzentwicklung der Mutante *anatha* die Phase II der Wickelbildung an. Jedoch wird die während der Phase I beobachtete Tendenz der Unterdrückung von Blüten auch im Stadium der Wickelbildung weiterhin beibehalten. Es finden sich, selbst gegen Ende der Vegetationszeit, keinerlei Hinweise, daß die dichtgedrängt stehenden Achsenanlagen durch Differenzierung eines Perianthes in Anlagen von Blüten übergehen. Der vermehrten Anzahl von Dichasien entsprechend ist zwar die Zahl der Wickelanlagen vergrößert, jedoch bleibt die Anzahl der wenigen während der Phase II gebildeten Wickelglieder sehr beschränkt (1—2(3)), alle verharren im Zustand undifferenzierter Vegetationskegel. Dies belegen auch die Figuren der Abb. 5, die Teilstücke aus den Endabschnitten einer Infloreszenz wiedergeben. So zeigen die Figg. 10, 13, der Phase I entsprechende Dichasien und Doppel-dichasien in Seiten- und Oberansicht, die Figg. 7, 8, 14—16 Stadien der Wickelbildung. Der ungewöhnlich großen Vermehrung der Anzahl der Infloreszenzachsen geht somit eine völlige Unterdrückung der Anlage von Blüten parallel, die damit zu absoluter Sterilität der Pflanze führt.

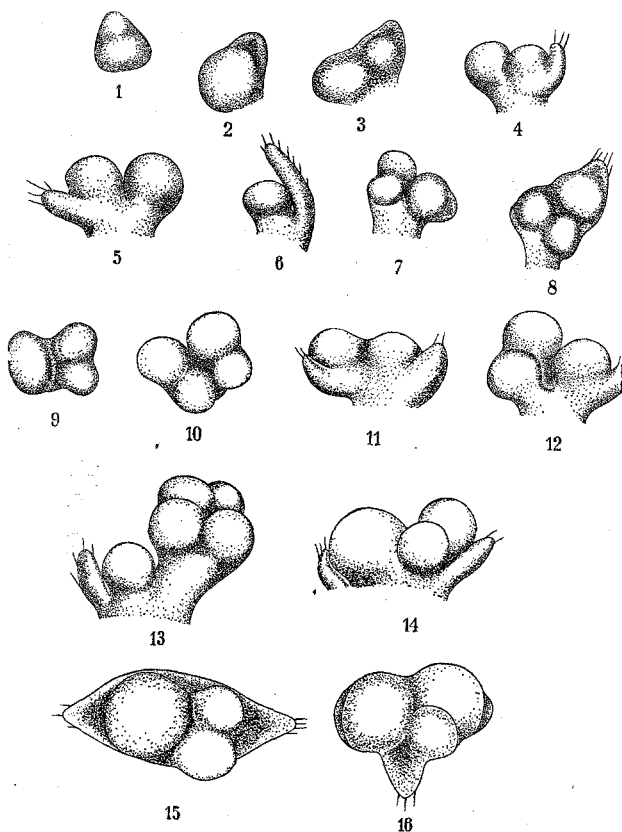


Abb. 5. Fig. 1—16: Teilstücke aus den Miniaturblumenkohlbildungen an den Enden der Gesamtfloreszenz der Mutante *anatha*. Nähere Erläuterungen im Text.

keit im Habitus mit einer im Blüten begriﬀenen Infloreszenz des Blumenkohls hervorgerufen.

Zusammenfassend kann bezüglich der bisher dargestellten Vorgänge bei der Anlage der monströsen Infloreszenz der Mutante *anatha* gesagt werden, daß derselbe dichasiale Verzweigungsmodus, der bei Anlage der Doppelwickel der Infloreszenz normaler Tomatenpflanzen einleitend als Phase I auftritt und dort in der Regel nur ein- bis höchstens zweimal stattfindet, hier sich unter Wegfall der Anlage und Ausbildung von Mittelblüten vielfach wiederholt. Bei annähernd im Quadrat erfolgender Vermehrung der Achsenzahl führt dies zu einem sprunghaften Ansteigen derselben. Durch Unentwickeltbleiben der jüngeren Achsen entsteht eine Vielzahl von „Miniaturblumenkohlbildungen“, die sich in der Folge durch Streckung der älteren Achsen wiederholt erneut in eben solche kleinere auﬂösen (Abb. 4, Fig. 10). Bei unterschiedlicher

¹ Bei Anerkennung des Wertes der SARKANYschen Unterscheidung des Vegetationspunktes als des blattanlagenfreien Abschnittes des Vegetationskegels von dem Vegetationskegel selbst (vgl. HELM, *Planta* 26 (1936.) S. 322) halte ich für den vorliegenden Fall die Bezeichnung Vegetationspunkt für die jeglicher Anhangsgebilde entbehrenden Anlagen der Infloreszenzverzweigungen nicht für zweckmäßig, da eine jede einem gesamten Vegetationskegel entspricht und nicht nur dessen distalem Abschnitt. In diesem Sinne wird hier die Bezeichnung Vegetationskegel Verwendung finden.

² Für diesen Fall dürfte die Ansicht SCHUMANNs (S. 312), der im Sinne SCHWENDENERS im engen Konnex den Grund für das Unterbleiben der Anlage der Kelchblätter glaubt suchen zu müssen, nicht zutreffend sein. Trotz der dichtgedrängten Stellung gelangen Blütenorgane zur Anlage, wenn auch ihre weitere Entwicklung unterbleibt.

GOEBEL (1931, S. 90) weist darauf hin, daß offenbar Ernährungseinflüsse dafür maßgebend sind, obmehr der dichasiale oder der wickelige Bauplan bei Infloreszenzen hervortritt. So bildet *Linum catharticum* an gut genährten Pflanzen erst Dichasien aus, ehe es zur Wickelbildung übergeht, während schwache Pflanzen sofort mit der Wickelbildung einsetzen. Inwieweit dies auch für die einzelnen Phasen in der Entwicklung der monströsen Infloreszenz der Mutante *anantha* zutreffend ist, bedürfte noch eines experimentellen Nachweises.

An den Endverzweigungen der Infloreszenz der Mutante *anantha* findet man ab und zu einzelne Vegetationskegel, die im Begriffe stehen Blattanlagen abzugliedern resp. diese bereits gebildet haben. Vorweggenommen sei, daß diese Blattprimordien in allen untersuchten Fällen keine weitere Entwicklung erfahren, als sie in den Figuren der Abb. 5 dargestellt ist¹.

Um was für Blattprimordien handelt es sich hierbei? Ließen Aufsichten evtl. die Vermutung aufkommen, daß es sich um die beginnende Anlage von Blüten handeln könnte, wenngleich der Ort des Einsatzes des ersten Kelchblattes ungewöhnlich wäre, so belegen Seitenansichten, daß es jeweils die Tragblätter der betr. Achsen sind (Abb. 5, Figg. 4, 5, 11, 12, 14). Aus einer anfangs gemeinsamen Primordiumanlage entwickeln sie sich durch kongenitale Förderung ihres Achsel sprossenteiles erst nachträglich und in vielen Fällen unterbleibt ihre deutliche Differenzierung überhaupt. Mitunter bilden sie nur kragen- bis kahnförmige Polster, denen die Achsenanlagen aufsitzen (Abb. 5, Figg. 11, 15, 16). Ob die eine oder die andere Erscheinungsform auftritt, hängt davon ab, wie frühzeitig der Entwicklungsstillstand des Blattanlageanteils erfolgt, wie aus den einzelnen in Abb. 5, Figg. 1–6 wiedergegebenen Entwicklungsstadien zu ersehen ist. Von einem gewissen Stadium ab sind die Blattprimordien an ihren Spitzen stets mit mehrzelligen Haaren besetzt und sie fallen dadurch gegenüber den kahlen Achsenanlagen sofort als solche auf.

Das Auftreten von Tragblättern an den Infloreszenzverzweigungen bei der Mutante *anantha* im Gegensatz zur Infloreszenz normaler Tomatenpflanzen ist nicht belanglos für die hier vertretene Auffassung, daß die Verzweigung der Infloreszenz am morphologischen Ort der Brakteen erfolgt. Für *Solanum dulcamara* und *S. tuberosum* gibt WYDLER an, daß die „Mutterblätter“ nur den höheren Wickelverzweigungen fehlen, indes sie die niederen besitzen. Inwieweit es sich bei der Mutante *anantha* um eine atavistische Erscheinung handelt, bleibe dahingestellt.

V. Zusammenfassung.

Stellt man zusammenfassend den Ablauf der Entwicklung der Infloreszenz bei normalen Tomatenpflanzen und bei der Mutante *anantha* gegenüber, so verdienen folgende Punkte hervorgehoben zu werden:

¹ Unter den Mutanten waren nur einzelne Exemplare, deren Infloreszenzen geringgradige Verlaubung aufwiesen. Die kleinen Blätter bestanden nur aus der Endfieder und ein bis zwei Paaren kleiner Seitenfiedern und waren nicht über 2 cm groß (vgl. Abb. 1 unten links). Einige Pflanzen zeigten auch Anthokladienbildung. Nach Ausbildung von 3–4 kleinen Laubblättern schritten einzelne Infloreszenzachsen höherer Ordnung erneut zur Bildung kleinerer, ebenfalls monströs gestalteter Infloreszenzen. Derartige Bildungen kommen jedoch bei normalen Tomatenpflanzen ebenfalls vor.

1. Der Phase I der Dichasienbildung ist bei Infloreszenzen normaler Tomatenpflanzen nur geringe Bedeutung beizumessen bei der Anlage von Doppelwickeln; bei der Anlage einfacher Wickel entfällt sie überhaupt. Bei Bildung der Infloreszenzen der Mutante *anantha* ist die Phase I nicht nur zeitlich beträchtlich verlängert, sondern auch die Anzahl der dichasialen Verzweigungen ist erheblich gesteigert bei gleichzeitigem Wegfall der Anlage und Ausbildung von Mittelblüten in den Dichasien.

2. Die Phase II der Wickelbildung bewirkt fast ausschließlich die Anlage der Infloreszenz normaler Tomatenpflanzen; sie führt zur Ausbildung der Einzelblüten der Infloreszenz. An der Infloreszenz der Mutante *anantha* hingegen kommt die Phase II zeitlich und bezüglich der Anzahl der erzeugten Wickelglieder nur sehr beschränkt zur Auswirkung. Eine Anlage und Differenzierung von Blüten unterbleibt dabei jedoch vollständig. Infolge Stauchung der Achsen werden die Endverzweigungen der Infloreszenzen von Anhäufungen nackter Achsenvegetationskegel verschiedener Ordnung eingenommen.

3. Durch Änderung — speziell Umkehrung — des Ausmaßes der Phasen I und II hat bei starker Vermehrung der Anzahl der Infloreszenzachsen eine beträchtliche Vergrößerung der Gesamtinfloreszenz stattgefunden unter gleichzeitigem Verlust der Fertilität infolge völliger Unterdrückung der Anlage und Ausbildung von Blüten.

Literatur.

1. GOEBEL, K.: Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. Leipzig 1882. — 2. GOEBEL, K.: Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. Bot. Inst. Würzburg II, 1882. — 3. GOEBEL, K.: Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoids. Flora 91, 255 (1902). — 4. GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen I, 2. Aufl. Jena 1913. — 5. GOEBEL, K.: Blütenbildung und Sproßgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen) Jena 1931. — 6. HONTSCHIK, A.: Vergleichende Morphologie der Tomate. Z. Pflanzenzüchtung 26, 127 (1944). — 7. KAUFMANN: Über die Entwicklung der cyma scorpoidea bei den Boragineen. Bot. Ztg. 27, 885 (1869). — 8. KRAUS, G.: Über den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Infloreszenzen. Bot. Ztg. 29, 120 (1871). — 9. MAGNUS, O.: Bemerkungen zu Knys Vortrag über Dichotomie. Bot. Ztg. 30, 720 (1872). — 10. MÜLLER, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Boragineen und Solaneen. Flora 94, 385 (1905). — 11. MUTH, F.: Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüte. Fünftücks Beiträge zur wiss. Bot. 3, 245 (1899). — 12. MUTH, F.: Untersuchungen über die Entwicklung der Infloreszenzen und der Blüten, sowie über die angewachsenen Achselprosse von *Symphitum officinale*. Flora 91, 56 (1902). — 13. PAPE, H.: Eine bisher nicht beschriebene Mißbildung der Tomatenpflanze Z. Pflanzenkrankheiten 52, 389 (1942). — 14. PARKIN, J.: The Evolution of the Inflorescence. J. Linnean Soc. 42, 511 (1914). — 15. SCHUMANN, K.: Untersuchungen über das Boragoid. Ber. dtsh. bot. Ges. 7, 53 (1889). — 16. SCHUMANN, K.: Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890. — 17. TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanze, I. Vegetationsorgane. Berlin 1937. — 18. VELENOVSKY, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III. Prag 1910. — 19. WARMING, E.: Recherches sur la ramification des Phanérogames principalement au point de vue de la partition du point végétatif. Dänisch mit franz. Résumé. Kopenhagen 1872. — 20. WYDLER, J.: Morphologische Mitteilungen. Bot. Ztg. 2, 689 (1844). — 21. WYDLER, J.: Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora 9, II. Regensburg, 385 (1851). — 22. WYDLER, D.: Zur Morphologie hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Jb. wiss. Bot. 11, 313 (1878).