Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Blüthen und Inflorescenzen bei Cannabineen.

Von

N. Zinger.

Aus dem Laboratorium des botanischen Gartens der K. St. Wladimirs-Universität zu Kiew.

(Mit zwei Textfiguren und Tafel VI—X.)

Einleitung.

Die Dicotylen, welche sich durch die einfachste Gestaltung der Blüthe auszeichnen und früher der Unterklasse der Apetalen zugezählt wurden, haben neuerdings das besondere Interesse der Botaniker erregt. Indem die neuesten Untersuchungen über einige Repräsentanten dieser Pflanzengruppe mehrere neue Thatsachen ergaben, bewiesen sie erstens die totale Unzulänglichkeit dessen, was früher von der Morphologie und Embryologie der Apetalen bekannt gewesen, und legten zweitens die grosse Bedeutung dar, welche eine genauere Einsicht in das Wesen dieser Pflanzen für die Systematik haben könnte. Die Apetalen werden gegenwärtig mit den Choripetalen in eine Unterklasse vereinigt und in der Systematik macht sich die Tendenz geltend, sie als reducirte, aus den Choripetalen mittels Vereinfachung gebildete Formen zu betrachten. Die erwähnten neueren Forschungen, unter denen die Schriften des Professor Nawaschin eine hervorragende Stellung einnehmen, weisen auf charakteristische Eigenthümlichkeiten des Sexualprozesses bei einigen Repräsentanten der Unterklasse der Apetalen hin, was jene Deutung erheblich einschränken lässt; auch müssen demnach mehrere der Apetalen als primitivste Formen aufgefasst werden, und zwar nicht allein bezüglich der Dicotylen, sondern überhaupt aller Angiospermen, d. h. als Formen, in denen die wesentlichen Merkmale der Urtypen dieser ganzen Unterabtheilung sich am vollkommensten erhalten haben. Die Zahl der genau untersuchten Apetalen ist auch jetzt noch recht unbedeutend; die Fragen, welche hinsichtlich der Stellung dieser Pflanzen unter den übrigen Angiospermen und ihrer Verwandtschaft untereinander entstanden sind, lassen sich freilich nur dann definitiv entscheiden, wenn mehrere von den niederen Dicotylen in gewissen Beziehungen mit der gehörigen Vollständigkeit erörtert sein werden.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0193-8

Da es mir in letzter Zeit vergönnt wurde, unter der Leitung des Professor Nawaschin in seinem den neuesten Anforderungen der morphologischen Wissenschaft entsprechenden Laboratorium zu arbeiten, so meinte ich, diesen günstigen Umstand am besten zu benutzen, wenn ich im Anschluss an meinen Lehrer meine wissenschaftlichen Bestrebungen auf die bestmögliche Vervollständigung unserer Kenntnisse von den niederen Dicotylen hinleitete.

Fürs erste habe ich mich den Repräsentanten der Ordnung der Cannabineae zugewandt, deren Untersuchung in Hinblick auf die an der verwandten Ulme gemachten Erfahrungen ein besonderes Interesse bot.

Ich wandte meine Aufmerksamkeit hauptsächlich zwei Umständen zu: dem Charakter der Placentation und dem Durchgangsmodus des Pollenschlauchs bei den Pflanzen der erwähnten Ordnung.

Die Frage von der Natur der Placenten und der Samenknospen ist bekanntlich eine der allerstreitigsten in der modernen Morphologie. Die auf bisher vorhandenen Facta basirten theoretischen Erörterungen haben die Morphologen zu sehr verschiedenen und widersprechenden Ergebnissen geführt. Wir dürfen der Lösung dieser Frage erst vermöge neuer genau festgestellter Thatsachen näher treten. Ohne uns hier auf die Prüfung aller über die morphologische Deutung der Placenten und Samenknospen geäusserten Ansichten einzulassen, wollen wir nur auf die wichtigsten im Allgemeinen hindeuten.

Einige Morphologen stützten ihre diesbezüglichen theoretischen Speculationen auf die Ueberzeugung, die Placenten, wie die Samenknospen aller Angiospermen, seien untereinander durchaus gleichwerthige Bildungen, deren Natur sie in einzelnen, den scheinbar klarsten und einfachsten Fällen demonstrirten, worauf sie die gewonnene Anschauung auf alle übrigen Fälle ausdehnten.

So schreibt der bekannte Erforscher der Blüthenentwickelung Payer, von der Betrachtung der freien Centralplacenten ausgehend, allen, selbst den parietalen Axenbürtigkeit zu; mit seiner Ansicht stimmte die damals allgemein giltige Deutung der Samenknospe als wirkliche Knospe überein. Später jedoch hat es sich, vornehmlich durch teratologische Untersuchungen regressiv metamorphosirter Fruchtknoten, erwiesen, dass die Placenten in mehrereren Fällen ohne allen Zweifel nicht durch die ans Fruchtblatt angewachsene Verzweigung des Axenscheitels gebildet werden, sondern unmittelbar durch die Ränder der Fruchtblätter, welche denn auch die Samenknospen tragen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0194-4

Diese Thatsachen, wie auch die Erwägungen, welche auf der Homologie der Samenknospe und des Sporangiums beruhten, wurden einer anderen, der oben erwähnten direct entgegengesetzten Theorie zu Grunde gelegt. Diese Theorie, welche besonders eifrig von Čelakovsky vertheidigt und von den meisten modernen Autoritäten auf dem Gebiete der Morphologie angenommen wurde, lässt die Placenten ausschliesslich für Theile der Fruchtblätter und die Samenknospen für deren metamorphosirte Segmente gelten und dehnt diese Deutung nicht ohne offenbare Forcirung sowohl auf die freien Centralplacenten, als auf die einzelnen, die Blüthenaxen abschliessenden Samenknospen aus.

In grösserer Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der unmittelbaren Beobachtung scheinen die Angaben anderer Autoren zu sein, die durchaus andere Ansichten vertreten und den Placenten und Samenknospen der verschiedenen Pflanzen verschiedenen morphologischen Werth beimessen. Ihres Erachtens ist die Samenknospe in einigen Fällen die metamorphosirte Spitze des Sprosses, in anderen ist es die Axe, welche die Placenten bildet, die Samenknospen aber sind die metamorphosirten Blätter dieses Sprosses; drittens endlich werden die Placenten aus den Blättern gebildet, während die Samenknospen ihre metamorphosirten Segmente sind.

Wenn wir die Placenten und Samenknospen der Angiospermen für Produkte der Metamorphose von Organen verschiedener Kategorien gelten lassen und demgemäss verschiedene Placentationstypen dieser Pflanzen annehmen, so lassen sich diese Typen kaum als unabhängig von einander entstandene betrachten. Weit wahrscheinlicher erscheint die Voraussetzung einer Reihe von successiven Complicationen im Bau des Fruchtknotens. Daraus erhellt die Bedeutung der betreffenden Frage für die Systematik, wie dies in Folgendem ausgesprochen ist: „Zum Schluss will ich mich dahin aussprechen, dass ein möglichst genaues Studium der Entwickelung und des Baues der Placenta bei den niedersten Dicotylen (sogenannten Apetalae) meines Erachtens am besten die genauere Kenntniss der verwandtschaftlichen Beziehungen in der Unterklasse der Dicotylen fördern muss.“ [1])

Während ich die Entwickelung der weiblichen Blüthen bei den Cannabineen untersuchte, hauptsächlich um die Placentationsverhältnisse

---

1) S. Nawaschin, Ueber die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie, Mémoires l'acad. imp. des sciences de St. Petersbourg, VII. serie, tome XLII, Nro. 12, p. 36.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0195-0

darzulegen, strebte ich auch darnach, die Entwickelung ganzer Gruppen dieser Blüthen zu erforschen. Dies schien insofern erwünscht, als Golenkin in seiner letzten Arbeit über die Morphologie der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen[1]) nach einer eingehenden Erörterung der männlichen Blüthenstände des Hanfs und des Hopfens die weiblichen Blüthenstände derselben völlig bei Seite liess. Die Angaben der anderen neueren Forscher über die Natur dieser Blüthenstände aber stimmen mit den bestehenden Ansichten der älteren Morphologen keineswegs überein.

Die andere in meiner Arbeit genauer erörterte Frage von dem Durchgangsmodus des Pollenschlauchs hat das Interesse der Botaniker neuerdings von einem neuen Gesichtspunkte aus erregt. Es wurde vor kurzem noch für die ganze grosse Unterabtheilung der Angiospermen ein allgemeines Schema angenommen, der Pollenschlauch gelange zum Embryosacke durch die Höhlung des Fruchtknotens und allerdings durch den Mikropylekanal; der Pollenschlauch, welcher als die für die Samenpflanzen[2]) allercharakteristischste Bildung angesehen wird und in seinem Verhältniss zu den weiblichen Organen bei den Gymnospermen und Angiospermen wesentliche Verschiedenheiten aufweist, hat den Systematikern bis zu letzterer Zeit keinerlei Anhaltspunkte geboten, um die systematischen Correlationen auf dem Gebiete der letztgenannten Unterabtheilung festzustellen. Treub,[3]) der zuerst die eigenartige Befruchtungsart durch die Chalaza in der Ordnung der Casuarinaceae entdeckte, legte der von ihm vorgeschlagenen Eintheilung der Angiospermen in „Chalazogamae“ und „Porogamae“ den Durchgangsmodus des Pollenschlauchs zu Grunde. In den Chalazogamae, für deren einzige Repräsentanten er die Casuarinaceae zu halten geneigt war, sah der erwähnte Gelehrte Formen, welche, unabhängig von den übrigen Angiospermen, von den Gymnospermen abstammen.

Anders fasste die Sache Nawaschin[4]) auf. Er bewies, dass

---

1) M. Golenkin, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen, Flora, 78 Band, 1894, pag. 97.

2) Engler hat bekanntermeise vorgeschlagen, die Samenpflanzen „Embryophyta siphonogama“ zu nennen. (Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. II. Theil, 1. Abth., pag. 1.)

3) M. Treub, „Sur les Casuarinées et leur place dons le système naturel.“ Extrait des Ann. du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. X. pag. 145—231.

4) S. Nawaschin, Ueber die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0196-6

die Chalazogamie noch einigen anderen Ordnungen der Dicotylen eigen ist. In der Chalazogamie sieht er den natürlichen Uebergang von der Befruchtungsart der Gymnospermen zur complicirteren Art bei den Angiospermen. Von dieser Voraussetzung ausgehend, dürften wir erwarten, unter den Dicotylen auch Uebergangsformen von den Chalazogamae zu den typischen Porogamae zu finden; und in der That fand Nawaschin einen der von ihm vorausgesehenen Uebergänge in der Ulme, worin ein Beleg für seine Hypothese zu sehen ist. Es ist also zu erwarten, dass die Systematik in dem Durchgangsmodus des Pollenschlauches einen neuen Anhaltspunkt gewinnen wird, um über das Alter der Angiospermenformen zu entscheiden, — ein neues Mittel, primäre und reducirte Formen zu qualificiren. Bei den ersteren lassen sich Chalazogamie oder ähnliche Fälle voraussehen, während nichts derartiges bei den Formen zu erwarten ist, die durch Vereinfachung von den Pflanzen abstammen, welche sich die Porogamie bereits angeeignet hatten.

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, Herrn Professor S. Nawaschin, dessen freundlichem Entgegenkommen ich bei der Ausführung dieser Arbeit viel zu verdanken habe, an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen.

I. Lage, Struktur und Entwickelung der weiblichen Blüthe des Hanfes (Cannabis sativa L.).

Bei den weiblichen Exemplaren des Hanfes sitzen die Blüthen einzeln rechts und links an der Basis beinahe jedes Zweiges, so dass sie paarweise gleichsam in den Achseln derselben Blätter liegen, welche die betreffenden Zweige stützen. Die letzteren produciren ihrerseits Blätter, in deren Achseln neue Triebe mit seitlichen Blüthen entstehen; eine derartige Verzweigung kann sich noch mehrmals wiederholen, bis die Zweige der letzten Ordnung als kaum ausgebildete Knospen erscheinen. Die Hauptzweige tragen die Blüthen an ihrer Basis nur im oberen Pflanzentheile, während die Zweige der folgenden Ordnungen stets von Blüthenpaaren begleitet werden, welche selbst an den Seiten der rudimentären Zweige letzter Ordnung zur Entwickelung kommen (Taf. VI Fig 1). Einige der die Blüthenpaare deckenden Blätter gelangen zu vollkommener vegetativer Entwickelung, doch lässt sich, je näher dem Scheitel einer gewissen Axe und je höher die Axenordnung ist, desto mehr eine allmähliche Reduction der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0197-2

Blätter bemerken: die Blattspreite wird immer kleiner und einfacher obgleich immer deutlich; der Stiel wird immer kürzer, die Nebenblätter aber nehmen hierbei nicht ab. Hand in Hand mit der Abnahme der Blätter geht die allmähliche Verkürzung der betreffenden Internodien vor sich, wodurch der compacte, condensirte Charakter der sogenannten weiblichen Inflorescenzen des Hanfes sich erklären lässt. Jede Blüthe ist von einem spathaartigen Blättchen umhüllt, aus dem die Griffel allein hervorragen; die Deckblätter der zwei Nachbarblüthen wenden einander die Mitten ihrer concaven Seiten zu und sind symmetrisch zusammengerollt (Taf. VI Fig. 1, 2, 9).

Trotz der äussersten Einfachheit des beschriebenen Blüthenstandes lässt sich ihre morphologische Natur nicht ohne Weiteres erklären. Den Blüthenanschluss kann man hier nämlich zweierlei auffassen. Zunächst können wir annehmen, dass im Blattwinkel drei Knospen nebeneinander hervorbrechen, deren mittlere sich vegetativ entwickelt und einen Trieb produciert, während die seitlichen Knospen zu Blüthen werden. Die Blüthenaxen erscheinen in diesem Falle als Axen derselben Ordnung, wie der zwischen ihnen liegende Trieb, und beide Blüthen werden dann von einem und demselben Blatte gestützt. Doch kann ebenfalls die Annahme gelten, dass die Blüthen von dem zwischen ihnen liegenden Triebe entstehen, so dass sie als untere Zweige des letzteren angesehen werden müssen. Wenn wir uns an die letztere Ansicht halten, so entsteht eine neue Frage, nämlich zu welcher der Axen die die Blüthen umhüllenden Blätter gehören sollen, d. h. ob sie an der Blüthenaxe selbst sitzen, oder ob sie vom Mitteltriebe erzeugt werden und somit die Blüthen stützen. Wollen wir sehen, wie die erwähnten Fragen von den Botanikern bisher entschieden wurden und wie man die vorliegenden Inflorescenzen erklärte. Wydler[1]), welcher vor allen andern Morphologen die Inflorescenzen in der uns interessirenden Familie untersuchte, hebt hervor, dass die weiblichen Blüthen des Hanfes ihrer Lage nach den ganzen seitlichen Inflorescenzen der männlichen Pflanze entsprechen; die letzteren aber stellt er als Zweige dar, welche von der Basis des Mitteltriebes abstammen. Das umhüllende Blättchen sieht Wydler als einen Theil der Blüthe an und bezeichnet es als Perigon; ein Mutterblatt der Blüthe hält er für nicht vorhanden.

---

1) Wydler, Zur Kenntniss der Inflorescenz von Cannabis, Humulus, Urtica et Parietaria; Flora 1844, p. 735. — Wydler, Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen; Flora 1851, p. 434.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0198-8

In seiner der weiblichen Inflorescenz des Hopfens gewidmeten Arbeit berührt gelegentlich Irmisch[1]) auch den Hanf, indem er die beiden nahverwandten Pflanzen vergleicht; aus seinen Worten ist es jedoch völlig klar, dass er, ebenso wie Wydler, die weiblichen Blüthen des Hanfes für seitliche Gebilde des Mitteltriebes hält, doch werden von ihm die die Blüthen umhüllenden Blättchen nicht mehr für Perigonen, sondern für Bracteolen angesehen, in deren Achseln die Blüthen sitzen.

Payer[2]) stimmt der Ansicht Irmisch's vollkommen bei. Er meint, die Blüthen seien von denjenigen Bracteolen umhüllt, in deren Achseln sie entstehen. Aus der Art, wie dieser Gelehrte die Mediane der Blüthe legt, wie auch daraus, was er als Vorder- und was er als Hinterseite der Blüthe bezeichnet, ist es klar, dass er den Mitteltrieb für die Mutteraxe der Blüthe hält. Diese Deutung ergibt sich jedoch nicht etwa aus Payer's Untersuchungen über den Entwickelungsgang: die Beziehungen der Bracteen und Blüthenanlagen zu dem Mitteltriebe werden weder beschrieben, noch dargestellt.

In De Candolle's[3]) Prodromus systematis naturalis finden wir einige Mittheilungen über die morphologische Natur der die Blüthen umhüllenden Bracteen; sie werden als durch Verwachsen der Nebenblätter entstanden betrachtet. Diesen Hinweis finden wir auch bei Baillon[4]) vor, der auf die uns interessirende Inflorescenz nicht näher eingeht, sondern sie bloss im Allgemeinen definirt; er sagt vom Hanfe: „Les fleurs femelles sont disposées en cymes ou en glomérules, et situées dans l'aisselle de bractées foliacées".

Ferner befasst sich Eichler[5]) mit der Inflorescenz des Hanfes; er sagt: „Das Verhalten der weiblichen Blüthenstände von Cannabis lässt sich kurz dahin angeben, dass statt der vielblüthigen Dichasien von ♁ hier nur je eine einzelne Blüthe auftritt und dass deren Deckblätter (= Vorblätter des Mitteltriebes) zur Ausbildung gelangen". Auf diese Weise deducirt Eichler aus der complicirten männlichen Inflorescenz des Hanfes, die er für eine Rispe hält, die einfachere weibliche, welche er übrigens nicht näher definirt.

---

1) Irmisch, Ueber die Inflorescenz der fruchttragenden Pflanze von Humulus Lupulus; Botan. Zeitung 1848, p. 793.

2) Payer, Traité d'organogenie comparée de la fleur; 1857, p. 281 atlas, t. 61.

3) De Candolle, Prodromus systematis naturalis regni vegetalis; XVI, I, 1869, p. 30.

4) Baillon, Histoires des Plantes; VI, 1875, p. 161.

5) Eichler, Blüthendiagramme; 1878, II, p. 63.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0199-6

Ganz anders werden die weiblichen Blüthenstände des Hanfes von Briosi und Tognini[1]) aufgefasst, den Verfassern eines neuen, speziell dem Hanfe gewidmeten umfassenden Werkes. Da heisst es: „I fiori femminili si producono a due a due all' uscella di una foglia, in corrispondeza alle sue stipole, e di fronte alla foglia stessa si forma un ramo". Dass die erwähnten Gelehrten diese Worte nicht bloss in beschreibendem Sinne gebrauchen, erhellt aus der ferneren Ausführung, in welcher darauf hingewiesen wird, dass die Blüthen derselben Axe entspringen, die den Mitteltrieb und das gemeinsame, beide Blüthen umhüllende Blatt trägt; die Mediane der Blüthe legen die Verfasser allerdings durch den nämlichen Haupttrieb. Dem die Blüthe umhüllenden Blättchen verleihen Briosi und Tognini die für das Ohr eines Morphologen etwas seltsame Benennung „brattea perigoniale". Sie erachten es zu der Blüthenaxe selbst gehörig und zählen es sogar den Blüthentheilen zu, obwohl sie bemerken, dass „morfologicamente parlando si potrebbe anche considerare come una specie di profillo del fiore".

Die italienischen Gelehrten äussern somit durchaus neue Ansichten über den fraglichen Gegenstand, ohne sie jedoch durch irgend welche Argumente zu bethätigen oder die Unhaltbarkeit der Meinungen ihrer Vorgänger zu beweisen[2]); in ihrer Untersuchung streben sie nicht einmal darnach, das Verhältniss der Blüthen zu dem Mitteltriebe klar zu machen. Auf ihren Abbildungen sind meist einzelne Blüthen in verschiedenen Entwickelungsstadien dargestellt, mit ihren „perigonalen Bracteen" sammt einem Nebenblatt. Die Entwickelung einer solchen Gruppe beschreiben sie folgendermassen: „Il fiorellino al suo inizio presentasi come un cono vegetativo nudo, rotondeggiante, che costituice l'apice del romo fiorale e che diremo mammellone iniziale del fiore. Alla sua base e sul lato esterno si forma dapprima un' appendice laminare, la futura stipola. Questa, piccolissima in principio, cresce e abbraccia il cono iniziale del fiore. Contemporaneamente o quasi, quindi molto per tempo, alla base del detto mammelone, si differenzia una specia di cercine non completo, cioè più alto da un lato e decrescente sin quasi a scomparice sul lato opposto, cercine che constituisce l'inizio della futura brattea perigoniale[3])."

---

1) G. Briosi e F. Tognini, Intorno alla anatomia della canapa; Milano 1894.

2) Diese Anschauungen waren Briosi und Tognini sicherlich bekannt; in dem in ihrer Arbeit enthaltenen umfangreichen Register der einschlägigen Litteratur wird die citirte Eichler'sche Schrift erwähnt und auf Payer's Arbeit mehrfach hingewiesen.

3) Briosi e Tognini, l. c. p. 49.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0200-1

Wir sahen bereits, dass jene Hüllblätter, welche Wydler für die Perigonen der weiblichen Blüthen des Hanfes annahm und welche unter dieser Bezeichnung von vielen Systematikern seiner Zeit beschrieben wurden, bei den späteren Untersuchungen sich als solche nicht erwiesen haben. Schon Irmisch und nach ihm alle übrigen Autoren beschreiben unter dem Namen Perigon ein zartes becherförmiges Gebilde, welches die untere Hälfte des Fruchtknotens dicht umhüllt.

Payer,[1]) welcher die Entwickelung der weiblichen Blüthe des Hanfes verfolgt hat, bemerkt, dass dieses Perigon früher als die Fruchtblätter und zwar in Gestalt zweier selbstständigen, sich bald aber verwachsenden, median gestellten Primordien entsteht, von denen das hintere früher als das vordere erscheint.

De Candolle[2]), Baillon[3]), wie auch Bentham und Hooker[4]) geben an, dass das Perigon der weiblichen Blüthe des Hanfes häufig schwach entwickelt ist, zuweilen auch gänzlich fehlen kann. Eichler erwähnt in seinen „Blüthendiagrammen" die Beobachtungen Payer's über die Entwickelung des Perigons, entschliesst sich aber nicht, den letzteren daraufhin für typisch dimer anzuerkennen, indem er offenbar eine grössere Anzahl der Primordien vermuthet.

Briosi und Tognini[5]) stellen die Entwickelung des Perigons beim Hanfe durchaus anders dar, als Payer. Ihren Beobachtungen nach entsteht es erst, nachdem die Wände des Fruchtknotens sich gebildet haben und erscheint als einförmige regelmässige wallenartige Erhebung, nicht aber als zwei verschiedene Blattanlagen. Fälle unvollkommener Entwickelung des Perigons wurden von diesen Forschern nicht beobachtet.

Der vom Perigon umhüllte Fruchtknoten des Hanfes ist bekanntlich kugellinsenförmig, enthält eine hängende campylotrope Samenknospe und trägt an der Spitze zwei Griffel, oder wie sie zuweilen mit Vorliebe benannt werden, zwei „Griffelzweige".

Payer beschreibt und erklärt die Entwickelung des Griffels beim Hanfe folgendermaassen: „Lorsqu'on le suit dans toutes ses phases de developpement, on observe d'abord, au centre du perianthe, sur le sommet du mamelon receptaculaire, deux petits bourrelets dont l'un est antérieur et superposée à la bractée mère, et dont l'autre est postérieur. Le pre-

1) Payer, l. c. p. 282.
2) De Candolle, l. c. p. 30.
3) Baillon, l. c. p. 160.
4) Bentham et Hooker, Genera plantarum; III, 1880, p. 357.
5) Briosi et Tognini, l. c. p. 41, 50.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0201-7

mier naît avant le second. Complétement libres à l'origine, ces deux bourrelets qui s'allongent pour former les styles, deviennent promptement connés a leur base. D'un autre côté, au pied de chacun d'eux, on remarque bientôt une petite fossette. Si les fossettes devenaient toutes deux plus profondes, on aurait un pistil tout à fait semblable à celui des Trémandrées, et l'ovaire serait biloculaire. Mais une seule de ses fossettes devient plus profonde: c'est celle qui est au pied du bourrelet antérieur; l'autre, qui est au pied du bourrelet postérieur, avorte; il en résulte que l'avoire, au lieu de deux loges, n'en présente plus qu'une."

„Lorsqu'il y a leux loges à l'ovaire, comme dans les Polygalées, chaque loge a pour paroi extérieure la feuille carpellaire et pour paroi interieur la cloison qui sépare les deux loges et qui n'est que l'extrémité de l'axe contre lequel les deux feuilles carpellaires sont appliquées. Qu'une de ces deux loges avorte, comme dans les Cannabinées, cet avortement ne peut avoir et n'a, en effet, aucune influence sur celle qui se développe. La seule difference entre les Cannabinées et les Trémandrées, c'est donc que, tandis que dans les Trémandrées les deux feuilles carpellaires que porte l'axe réceptaculaire sont toutes deux appliquées sur ces côtés et forment deux loges à l'ovaire, dans les Cannabinées, des ces deux feuilles carpellaires l'une est appliquée sur l'un de ses côtés et forme une loge à l'ovaire, et l'autre est insérée au sommet et ne forme point de loge. Ceci bien compris, il est facile de se rendre compte, dans les Cannabinées, des positions diverses qu'occupe l'ovule selon l'âge, sur la paroi interne et axile de l'ovaire. Lorsqu'en effet cet ovule apparait, la loge est peu profonde et il en remplit toute la cavité. Si cette paroi interne grandissait par l'addition de nouvelles couches de cellules superposées aux premières, l'ovule restrait au fond de la loge; mais il n'en est pas ainsi: l'accroissement de cette paroi interne a lieu par l'addition de nouvelles couches de cellules au-dessous de celles qui supportent l'ovule; par suit, cet ovule est de plus soulevé au dessu du fond de la loge et est toujours suspendu au sommet de cette loge." [1])

Der Ursprung der Samenknospe wird von Payer nicht näher erörtert; seine Abbildungen und die Bemerkungen über die sich ähnlich anlegende Samenknospe der Moraceae [2]) könnte man dahin

1) Payer, l. c. pag. 282, 283.

2) In seiner Beschreibung des Fruchtknotens von Ficus sagt Payer, dass an dessen Grunde zu einer gewissen Zeit der Axenscheitel der Blüthe zu sehen ist, welcher zur Samenknospe wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0202-3

verstehen, dass er die Samenknospe hier als einen modificirten Axenscheitel der Blüthe ansieht. Allein aus den obigen Erörterungen, wie auch aus dem Vergleiche zwischen den Fruchtknoten von Cannabis und Tremandra ergibt es sich, als stelle Payer sich die Samenknospe des Hanfes als seitliches Gebilde auf einer axilen Placenta vor.

Von ihren theoretischen Anschauungen ausgehend, stellen einige der neuen Autoren die gegenseitigen Beziehungen der Pistilstheile beim Hanfe anders dar, indem ihre Deutungen nicht immer mit den von Payer gewonnen Thatsachen übereinstimmen. Um die Uebereinstimmung des Ansatzpunktes der Samenknospe mit der Bauchnaht zu erzielen, präsumirt Čelakovsky[1]) in seinem Werke „Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen", wie es schon früher Döll gethan, dass bei den Cannabineen der Pistil nur aus dem vorderen Fruchtblatte besteht, der hintere Griffel aber ist, seines Erachtens, bloss eine Excrescenz der Bauchnaht des einzigen Carpells. Uebrigens verwirft Čelakovsky bald darauf in einer seiner folgenden Arbeiten[2]) diese Annahme und lässt zwei Fruchtblätter bei den Cannabineen gelten; dabei erweist es sich, dass der ganze Entwickelungsgang des Pistils beim Hanfe vom Standpunkte Čelakovsky's Theorie aus nunmehr genügend erklärt werden kann, auch ohne das eine Fruchtblatt zu eliminiren. Seine Theorie begründet Čelakovsky, wie bekannt, darauf, dass die Fruchtblätter als Tuten- oder Kappenbildungen betrachtet werden, die infolge Einrollens nach innen zu und congenitales Verwachsens der Ränder des Primordialblatts entstehen sollen. Die Samenknospen erscheinen nach seinem Dafürhalten stets als Produkte solcher Fruchtblätter und sitzen grösstentheils an den freien oder verschmolzenen Kanten der Röhre. Jede Samenknospe wird aus einem Segment des Fruchtblatts gebildet, und zwar nimmt dieses Segment eine ebenso kappenartige Form an, wie das ganze Fruchtblatt, indem es die innere bezw. einzige Hülle der Samenknospe repräsentirt; der Nucellus der Samenknospe wird als Excrescenz auf der Oberfläche dieses Segments gedeutet. Čelakovsky's kappenartige Fruchtblätter vermögen nicht nur miteinander zu verschmelzen, sondern auch an die sie erzeugende Axe anzuwachsen. Die Oberfläche der Blüthenaxe oberhalb des Ansatzpunktes des Frucht-

1) Čelakovsky, Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen, Flora 1874, pag. 247.

2) Čelakovsky, Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen; 1876.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0203-9

blatts betrachtet Čelakovsky nach Bedürfniss als angewachsenen Theil der Kappe, ohne dass sich ein derartiges Verhältniss im fertigen Zustande oder in dem Laufe der Entwickelung äusserlich irgendwie geoffenbart hätte; ferner gibt er zu, dass dieser verborgene, mit der Axe verschmolzene Theil des Fruchtblatts fähig sei, während seines Wachsthums die Entwickelung des Axenscheitels zu hemmen und dessen Stelle zu vertreten, sich auch früher, als der sichtbare differencirte Theil des Fruchtblatts zu entwickeln. Bei solchen Zugeständnissen ist es selbstverständlich, dass wo, wie und wann die Samenknospen auch entstehen mögen, Čelakovsky sie stets als Produkte der Fruchtblätter zu erklären weiss.

Speciell über die uns interessirende Pflanze sagt er Folgendes [1]): „Bei Cannabis lässt sich der Process der Verschiebung des Eichens aus der zur Axe ursprünglich terminalen Stellung in eine seitliche, unterhalb des sterilen Carpells, sogar entwickelungsgeschichtlich verfolgen. Das Eichen entsteht echt terminal, doch aber aus dem gebundenen Kappentheil des einen (früheren) Carpells, und indem die an die Axe gebundene Kappe desselben die Ausbildung des sterilen Carpells hemmend sich ausbildet, dem Dorsaltheil des Carpells gegenüber sich erhebt, wird das Eichen mit emporgehoben und kommt zuletzt in die hängende Lage."

Baillon [2]) äussert sich ganz kurz vom Hanfe: „Son ovaire sessile a primitivement deux (?!) loges dont une seule subsiste à l'âge adulte."

Eichler verweilt in seinen „Blüthendiagramen" nicht länger bei der Betrachtung des Pistils der Cannabineen; auf seiner Zeichnung [3]) stellt er die Samenknospe in Verbindung mit dem Rande des einzigen Fruchtblattes dar, welches letztere die Naht an der Dorsalseite des Fruchtknotens bildet; aus seiner Bemerkung über die Nessel [4]) liesse sich jedoch folgern, dass er bei den Cannabineen das Vorhandensein eines zweiten Fruchtblattes zulässt, doch bloss in Griffelform. Woran dies letztere Fruchtblatt befestigt ist, bleibt aber ein Räthsel; doch wohl nicht an die durch das andere Fruchtblatt gebildete Naht?

---

1) Čelakovsky, Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen pag. 62.

2) Baillon, l. c. pag. 160.

3) Eichler, l. c. pag. 60, Fig. 25 B.

4) S. 50 der citirten Arbeit lesen wir: „Betreffend das zweite Fruchtblatt, dessen Abort, resp. Nichtausbildung wir bei Urtica annehmen, so ist dasselbe bei vielen Moreae und den Cannabineae wirklich vorhanden, meist zwar nur in Griffelform, zuweilen aber auch vollständig."

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0204-5

Von den angeführten Deutungen des Baues des Pistils bei Cannabis ist Payer's Ansicht allein auf unmittelbarer Wahrnehmung der Thatsachen gegründet. Die von Payer errungenen Facta werden jedoch von den neuesten Forschungen Briosi's und Tognini's nicht bestätigt. Ihren Beobachtungen zufolge entsteht der Fruchtknoten in Gestalt einer vollständigen regelmässigen wallenartigen Erhebung, in der es unmöglich ist, die Anlagen zweier Fruchtblätter zu unterscheiden. Der anatomische Bau des Fruchtknotens, nämlich das Hineindringen von drei Gefässbündeln in seine Wände und die Anordnung der letzteren da drinnen [1]) gibt nach den genannten Gelehrten ebenso wenig Aufschluss über die Entstehung des Fruchtknotens bei Cannabis aus einem oder zwei Fruchtblättern, wie es seine blattartige Natur kennzeichnet.

Die Samenknospe des Hanfes sind Briosi und Tognini geneigt als einen modificirten Axenscheitel aufzufassen; die Verschiebung des letzteren von der Basis des Fruchtknotens aus zu dem Scheitel derselben erklären sie folgendermaassen: „l'ovario nella sua metà externa si sviluppa più fortemente che nell'interna, e cosi l'apice primitivamente ossile possa di lato, si inclina e arricchendosi di nuovi organi diviene ovulo perfetto. Questo accrescimento intercalare maggiore su uno dei due lati riflette forse le conseguenze di condizioni topografiche e meccaniche, inquatoche sul detto lato esterno l'organo trova molto maggior spazio libero per svilopparsi che sul lato interno, di contro al ramo.“ [2])

Es bleibt jedoch ganz unbegreiflich, in welcher Weise der Stillstand in der Entwickelung der dem Mitteltriebe zugekehrten Wand des Fruchtknotens eine Verschiebung der Blüthenaxe an diese Wand hervorrufen kann. Offenbar sind die Autoren selbst durch diese Deutung wenig befriedigt, denn zuletzt wird der Versuch, die Ent-

---

1) Nach Briosi's und Tognini's Untersuchungen dringen drei Bündel in den Fruchtknoten, darunter zwei dünne und ein stärkeres; das eine dünnere zieht sich der der Bractee zugekehrten Wand des Fruchtknotens entlang; dort theilt es sich in zwei Zweige, welche parallel und so nahe neben einander verlaufen, dass sie scheinbar ein einheitliches Bündel darbieten. Das andere dünne Bündel dringt in die gegenüberliegende Wand des Fruchtknotens und theilt sich ebenfalls in zwei Zweige, die aber hier in verschiedenen Richtungen aus einander gehen; unweit der Stelle, wo die Zweige sich theilen, entsteht an jedem ein neuer Zweig; diese Zweige vereinigen sich zu einem Bündel wieder und ziehen sich der dem Mitteltriebe zugekehrten Wand des Fruchtknotens entlang. Dieses letztere Bündel verschmilzt mit dem dritten dicken Bündel, das demselben Theile zustrebt.

2) Briosi e Tognini, l. c. pag. 61.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0205-1

stehung der Samenknospe zu erklären, aufgegeben. Das Kapitel von der morphologischen Natur der Blüthentheile des Hanfes schliessen sie mit folgenden Worten:

„E se a mo' di conclusione dovesimo dir chiaro il pensier nostro intorno a questa disquisizione sulla natura ossile o fogliare dell' ovulo, come intorno alla precedente della costituzione dell' ovario da uno o da due carpelli, dovremmo confessare che a noi sembrano questioni in parte insolubili e anche frustranee. Probabilmente, qui nel fiore femminile della canopa e nei cosi congeneri, ci troviamo di fronte a una di quelle forme intermedie o di passagio che è vano voler ricondurre a uno dei prototipi d'organi fontamentali, forme nelle quali la differenziazione non è compiuta; l'organo è quello che si mostra, civè un quid sui generis, un ente intermediario, nè fusto nè foglia, al quale non si adattano le nostre distinzioni artificiali, d'organi tipi, create dalla mente umana, ma non da natura." [1])

Aus vorliegender Uebersicht ist es klar genug, wie widersprechend die bestehenden Aussagen über die morphologische Natur der weiblichen Blüthen des Hanfes sind, wie wenig wahrhaft Demonstrirtes und Festgestelltes sie enthalten. Deshalb schien mir ein neuer Versuch, die Entwickelung der Blüthe von Cannabis zu verfolgen und ihren Bau zu erklären, keineswegs überflüssig zu sein.

Bevor ich die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen darlege, will ich ein paar Worte über die von mir angewandten Methoden vorausschicken.

Das Untersuchungsmaterial war ausschliesslich in Alkohol conservirt. Während ich völlig unverletzte Objecte bei fallendem Lichte unter dem Mikroskop studirte, bediente ich mich zugleich bei der Untersuchung bei durchfallendem Lichte mit Eau de Javelle aufgehellter Präparate. Wenn solche aufgehellte Präparate auch nicht mit einem Male körperliche Bilder geben, so bieten sie doch bei der Untersuchung kleiner Objecte wichtige Vorzüge; sie lassen verhältnissmässig starke Vergrösserung anwenden, so dass bei Betrachtung der Objecte in verschiedenen optischen Querschnitten die Form und die Beschaffenheit der Struktur mit der grössten Präcision und Vollständigkeit hervortreten. Die Zellenanordnung lässt sich an solchen Präparaten deutlich sehen, wodurch die Anlage der verschiedenen Organe leichter wahrzunehmen ist. Endlich gestatten die aufgehellten Präparate manche von anderen Theilen verdeckte Anlagen zu stu-

1) Briosi e Tognini, l. c. pag. 61.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0206-7

diren, die sich bei der Kleinheit und Zartheit der Objecte nicht herauspräpariren lassen. Den grössten Theil der auf die Entwickelungsgeschichte bezüglichen Abbildungen (alle Figuren der Taf. VII) habe ich nach den aufgehellten Präparaten gezeichnet, indem ich die am tiefsten liegenden Theile durch die sie verdeckenden Organe durchschimmern liess. Ueberdies studirte ich die Blüthenanlagen in den verschiedenen Entwickelungsstadien an vielen mit Hilfe des Mikrotoms erhaltenen Schnittserien.

An den Spitzen des Stengels und der Hauptzweige des Hanfes, wie an den Axen der höheren Ordnungen, d. h. dort, wo die Blattspreiten schon bedeutend reducirt sind, entwickeln sich die Blätter und die in den Blattachseln sitzenden Blüthenpaare folgendermaassen. Das Blatt wird als querliegender Wulst angelegt, der sich unweit des Stammscheitels befindet; in dem Maasse, wie das Blatt sich entwickelt, neigt dieser Scheitel sich der dem Ansatzpunkte des Blattes entgegengesetzten Seite zu (Taf. VII Fig. 1, 4, 7), bis ein neues, höher angelegtes Blatt ihn zwingt, sich nach einer anderen Seite abzulenken. Der die Blattanlage repräsentirende Wulst wächst allmählich in die Höhe, indem er an seiner Basis einen immer grösseren Theil von dem Umfange des Stengels einnimmt; seine Mitte kommt infolge dessen tiefer als die Ränder zu liegen, so dass das Primordialblatt eine Art von kurzer Tasche am Stengel bildet (Taf. VII Fig. 1). Zunächst ist der obere Rand des Blättchens ganz glatt, alsbald erscheinen jedoch drei Lappen daran: der schmälere mittlere und zwei breitere Seitenlappen (Taf. VII Fig. 2, 4); der erstere bildet die Blattspreite, die letzteren die Nebenblätter. Während diese Theile des jungen Blattes sich differenziren, lässt sich in der Blattachsel bereits die Anlage des Zweigs als kleine Protuberanz bemerken, welche eine Anschwellung der vom Blatte verdeckten Theile des Stengels ist (Taf. VII Fig. 2, 3, 4). Die fernere Entwickelung der drei angeführten Blatttheile, der Blattspreite und der Nebenblätter ist verschieden: die Blattspreite bleibt, was überhaupt oft geschieht, in ihrer Ausbildung hinter den Nebenblättern weit zurück, welche letzteren rasch in die Länge und Breite wachsen, sich nach derselben Seite wie die Stengelspitze hinneigen und die zarte Zweiganlage verdecken, die sich inzwischen etwas erweitert und einem wallenartigen Höcker gleich aussieht (Taf. VII Fig. 4, 5, 7, 8, 10). Darauf wird der letztere höher, sein mittlerer Theil wölbt sich als Vegetationskegel, während rechts und links davon am unteren Theile der Anlage sich noch je eine Protuberanz bemerkbar macht (Taf. VII Fig. 6). Wenn man den

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0207-3

Achselhöcker in diesem Entwickelungsstadium von oben aus besieht (Taf. VII Fig. 10), so bemerkt man, dass er, den Stengel umfassend, etwas gekrümmt ist, so dass sein mittlerer Theil im Vergleich zu den seitlichen Ausstülpungen mehr nach aussen ragt. Bald erscheint zwischen der mittleren und jeder der seitlichen Wölbungen des Achselhöckers noch je eine Wölbung, so dass die Anlage jetzt fünflappig wird (Taf. VII Fig. 9). Die Anordnung und die gegenseitigen Beziehungen der sich hier markirenden Theile werden uns vollkommen klar, wenn wir eine etwas weiter entwickelte axiläre Gruppe von oben aus betrachten (Taf. VII Fig. 11); wir werden sehen, dass die in der Mitte der Anlage befindliche Protuberanz (r_1) der Scheitel des Mitteltriebes ist; sie ist etwas gegen die Blattspreite (e) nach vorn geschoben und bleibt, der letzteren gleich, in ihrer Entwickelung einigermaassen zurück; an den Seiten und etwas rückwärts liegen zwei rundliche, von halbringförmigen Höckern umfasste Wölbungen (fl), welche zuletzt auf dem Achselhöcker entstanden sind und die Blüthenanlagen repräsentiren. Die sie umfassenden halbringförmigen Höcker haben sich aus früher entstandenen unteren Seitenhöckern des Achselprimordiums entwickelt und stellen die Anlagen der die Blüthen umhüllenden Blätter vor, welche wir Bracteen nennen wollen. Auf diese Weise sehen wir, dass die Bracteen und Blüthenaxen an der Anlage des Mitteltriebes entstehen; die Bracteen erscheinen dabei früher, die Blüthenaxen etwas später und höher als die ersteren. Die Blüthenaxen erscheinen kurz nach der Anlage der sie stützenden Bracteen und sind mit diesen eng verbunden, so dass diese und jene gleichsam wie auf einer gemeinschaftlichen Basis sitzen (Taf. VII Fig. 11, 13; Taf. VI Fig. 9, V). Anfangs wird die Blüthe von ihrer Bractee nicht völlig umhüllt, sondern nur von der Aussenseite bedeckt (Taf. VII Fig. 11, 13). Erst im Laufe der folgenden Entwickelung nähern sich die Ränder der Bractee einander, wobei der Rand, welcher von der Seite des Stützblattes des Triebes liegt, ein kräftigeres Wachsthum entwickelt und den entgegengesetzten Rand zudeckt (Taf. VI Fig. 9, I, II, III).

Der Umstand, dass der Mitteltrieb thatsächlich nicht genau in der Mitte zwischen beiden Blüthen liegt, wie Eichler[1]) es auf seinem Diagramm darstellt, sondern nach vorne zu gerückt ist und sich in dem zwischen den Blüthen und dem Blatte freigelassenen Raume befindet (Taf. VI Fig. 9, III), wie auch der Umstand, dass die Mittel-

1) Eichler, l. c. pag. 62, Fig. 27, B.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0208-8

linien der Blüthen nicht auf einer geraden Linie liegen, sondern einen gewissen stumpfen Winkel bilden, beruhen gewiss darauf, dass sich der Achselhöcker, während er sich um den Stengel biegt, etwas krümmt und dass die Blüthen sich sehr rasch entwickeln.

Der Rückstand im Wachsthum der Blattspreite, im Vergleich zu den Nebenblättern, der für die früheren Entwickelungsstadien bereits angedeutet wurde, bleibt auch weiterhin scharf gekennzeichnet: die Blattspreite pflegt noch nackt und sehr kurz zu sein, während die Nebenblätter schon lange behaart sind und sie an Wachsthum mehrmals überholt haben. Ebenso wächst auch die Spitze des Mitteltriebes ungemein langsam und erscheint noch als eine kleine Protuberanz, während die ersten Seitenprodukte dieses Triebes, die Blüthe und deren Bracteen, in ihrer Entwickelung schon weit vorgeschritten sind (Taf. VII Fig. 16, 17). Uebrigens ist diese Erscheinung so scharf bloss in den Theilen der Pflanze ausgeprägt, in denen die Triebe schon bedeutend reducirt sind; in den Theilen aber, wo sie noch eine namhafte vegetative Entwickelung erfahren, bleibt die Spitze des Triebes in ihrem Wachsthum im Verhältniss zu den Blüthen nicht so weit zurück, dagegen entsteht die ganze Anlage des Triebes dort viel später, in der Achsel des bereits stark entwickelten Blattes.[1]) Die beiden an der Basis eines Triebes sitzenden Blüthen werden nicht völlig gleichzeitig angelegt und pflegen nicht ganz gleich entwickelt zu sein; meist kann man bemerken, dass eine der zwei Nachbarblüthen älter ist. Irgend welche Beständigkeit aber lässt sich dabei nicht nachweisen: bald ist die linke, bald die rechte Blüthe entwickelter (Taf. VII Fig. 16, 17, 18). Wie aus obigem erhellt, beweist die Entwickelungsgeschichte ganz bestimmt die Richtigkeit der Anschauung der älteren Morphologen über die weibliche Blüthenlage des Hanfes, welche die Blüthen als die Seitentriebe des Mittelsprosses betrachteten und die Bracteen als Vorblätter dieses Sprosses, in deren Achseln die Blüthen entstehen, ansahen. Dagegen erweisen sich die in der neuesten Arbeit der italienischen Gelehrten ausgesprochenen Ansichten als unrichtig, ebenso wie die obenangeführte der Briosi's und Tognini's Arbeit entlehnte Beschreibung der Entstehung der Nebenblätter und Bracteen. Die Blüthenaxe nämlich wird, wie wir sahen, viel später als das Nebenblatt, selbst nach dem Erscheinen der Bractee angelegt, so dass man über die Entstehung des Nebenblattes und der Bractee an der Basis der

1) Payer, l. c., atlas, Taf. 61, Fig. 28, 29.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0209-6

Blüthenaxe überhaupt nicht reden kann, wie es Briosi und Tognini thun. Vermuthlich haben die erwähnten Gelehrten die Anlagen dieser Organe eben nicht gesehen, sondern dieselben bloss in verhältnissmässig entwickeltem Zustande beobachtet und auf Grund dieser Beobachtungen das Bild der vorhergegangenen Entwickelung willkürlich reconstruirt.

Als unhaltbar erweist sich auch die von De Candolle und Baillon vertretene Meinung, es seien die Bracteen aus dem Verwachsen der Nebenblätter hervorgegangen. Die Bracteenanlage zergliedert sich bei ihrer Entwickelung keineswegs in Blattspreite und Nebenblätter, sondern die Bractee wird vom ganzen Primordialblatt erzeugt; von einem Abort der Blattspreite des Primordialblattes zu reden, haben wir gar kein Recht [1]).

Um mit dem weiblichen Blüthenstande des Hanfes ein Ende zu machen, bleibt uns noch ihre allgemeine Charakteristik übrig. In allen oben citirten Werken wird dieser Blüthenstand Inflorescenz genannt, indem Baillon allein sagt, welche Inflorescenz namentlich hier vorliegt. Seine Definition ist jedoch offenbar falsch, denn es ist ganz klar, dass die weibliche Pflanze von Cannabis weder Trugdolden noch Knäuel, überhaupt keinerlei cymöse Inflorescenzen trägt. Am richtigsten wäre die Behauptung, dass es hier überhaupt keine Inflorescenz gibt. In der That finden wir die ersten Blüthen an der Basis der Triebe vor, welche eine volle vegetative Entwickelung erfahren und mit vollkommen ausgebildeten Blättern versehen sind; die ferner zu bemerkende Verkürzung der die Blätter tragenden Triebe und die Abnahme der sie verdeckenden Blätter gehen ganz allmählich vor sich und der Charakter der Verzweigung bleibt durchwegs unverändert. Eine ähnliche Meinung spricht Golenkin betreffs der männlichen Pflanzen von Cannabis aus, obwohl bei den letzteren die Blätter in den blüthentragenden Theilen viel stärker reducirt sind, als dies bei den weiblichen der Fall ist. Das, was Eichler für die rispenartige Inflorescenz der männlichen Pflanze von Cannabis hält, wird von Golenkin nicht als Inflorescenz anerkannt, sondern für einen „blüthentragenden Trieb" gehalten; als Inflorescenz betrachtet er bloss die seitlichen Dichasien. Bei den weiblichen Pflanzen sitzen an der Stelle dieser Dichasien einzelne Blüthen, wie Eichler richtig bemerkt. Also bilden die weiblichen Blüthen von Cannabis keine differenzirte Inflorescenz, vielmehr sitzen sie einzeln in den Achseln der Vorblätter der Triebe verschiedener Ordnungen.

1) Ebenso wenig wird die vorliegende Anschauung durch die anatomische Struktur der Stipeln, nach Briosi's und Tognini's Untersuchungen, bestätigt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0210-7

Was die weitere Entwickelung der Blüthen betrifft, deren Anlagen wir als rundliche Protuberanzen verlassen haben, so geht sie folgendermaassen vor sich:

Die anfänglich halbkugelförmige (Taf. VII Fig. 11, 12) Blüthenaxe verlängert sich alsbald etwas (Taf. VII Fig. 13), dann legen sich zunächst daran zwei Perigonblätter an in Gestalt kleiner Wülstchen; das erste Wülstchen erscheint im unteren Theile der Axe an deren Vorderseite (Taf. VII Fig. 14), d. h. an der Seite der Bractee; das zweite kommt an der dorsalen Seite der Blüthenaxe höher als das erste hervor: dieses zweite Primordium erscheint häufig etwas spät, so dass es zuweilen erst nach Entstehen des ersten Fruchtblattes bemerkbar wird (Taf. VII Fig. 15).

Die volle Ausbildung beider erwähnten unteren Blattanlagen, ihr Zusammenschliessen[1]) und das daraus resultirende becherförmige Perigon habe ich nur an der Form von Cannabis beobachten können, die in Gärten cultivirt wird und unter dem Namen Cannabis gigantea hort. und Cannabis himalayana hort. bekannt ist. Bei der gewöhnlichen Cannabis sativa habe ich hingegen niemals ein verwachsenblättriges, den Fruchtknoten umschliessendes Perigon wahrgenommen, obwohl ich eine genügende Anzahl aus Samen verschiedenen Ursprungs[2]) erzogene Pflanzen untersucht habe. Die vordere, an der Seite der Bractee liegende Blattanlage blieb bei der Cannabis sativa in allen von mir beobachteten Fällen in Gestalt eines kleinen Wulsts ohne fernere Entwickelung, was auch sehr häufig die hintere Anlage betraf, so dass überhaupt kein Perigon entstand (Taf. VII Fig. 18; Taf. VI Fig. 15, 16, 19). Die hintere Blattanlage entwickelte sich manchmal allein und gab ein einziges, rundes oder elliptisches, sehr zartes und dünnes Blättchen, welches an der dorsalen Seite des Fruchtknotens, der Spalte gegenüber lag, die durch die Ränder der eingerollten Bractee gebildet ist (Taf. VIII Fig. 17; Taf. VI Fig. 17, 18, 20, 3, 4, 5, 6, 9 II, III).

Die erwähnte Reduction des Perigons bin ich geneigt für eine wenn nicht beständige, so doch bei der gewöhnlichen Cannabis sativa jedenfalls ungemein verbreitete Erscheinung anzusehen, wobei ich meine Meinung nicht bloss auf die Ergebnisse meiner mikro-

1) Hier geschieht dieses Zusammenschliessen genau ebenso, wie es weiter unten bezüglich der Fruchtblätter geschildert ist.

2) Ausser den Exemplaren, die ich mir in Kiew verschafft, zog ich mehrere andere aus Samen, welche mir aus St. Petersburg, Tula und Heidelberg zugeschickt worden waren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0211-3

skopischen Untersuchungen, sondern auch auf das Aussehen der allgemein bekannten Früchte von Cannabis stützen kann. Es handelt sich nämlich darum, dass das einmal gebildete Perigon nach dem Blühen fortfährt, sich mit der Frucht fort zu entwickeln. Bei den Formen von Cannabis, wo sich ein vollständiges becherförmiges Perigon bildet, deckt es beinahe die ganze Oberfläche der reifen Frucht in Gestalt eines dünnen fest anliegenden Häutchens zu. Das Vorhandensein eines solchen Perigons macht die Oberfläche der Frucht matt, und da ersteres stets mit dunklen Flecken und Strichen versehen ist, so erhält auch die Frucht eine sehr charakteristische bunte Zeichnung (Taf. VI Fig. 8). Wenn wir die Früchte der gewöhnlichen Cannabis sativa mit denjenigen von Cannabis gigantea (die immer matt und bunt sind) vergleichen, so lässt sich bereits nach ihrer glatten, glänzenden Oberfläche, auf der bloss das Adernetz des Perikarps sich abhebt, leicht erkennen, dass sie von keinem Perigon bedeckt sind. Bei genauer Betrachtung ist indes an einigen der Früchte eine matte, bunte Stelle zu finden, einer der Kanten entlang, die von dem einzigen ausgebildeten Blatte bedeckt erscheint (Taf. VI Fig. 7).[1])

Dass das Perigon des Hanfes, wie wir gesehen, sich nicht genügend entwickelt, ist gewissermaassen begreiflich. Die Rolle, welche dieses Gebilde bei den windblüthigen Pflanzen spielt, ist auf das Schützen der Blüthe zu beschränken; bei dem Hanfe speciell wird diese Rolle in höchst vollkommener Weise von der Bractee besorgt, wesshalb das Perigon überflüssig ist. Vielleicht hindert ausserdem die Bractee, welche die Blüthe fest umschliesst, einfach mechanisch die Entwickelung des Perigons; das vordere Blatt erweist sich dabei freilich überflüssiger und bei dem Wachsen mehr eingeengt, als das hintere Blatt, welches sich denn auch in manchen Fällen selbständig ent-

1) Durch das Vorhandensein oder das Fehlen des Perigons lässt sich, wie ich vermuthe, jener Unterschied in der Färbung zwischen den Früchten des gewöhnlichen Hanfes und einiger seiner Abarten erklären, auf die De Candolle hinweist; bei der Beschreibung von Cannabis sativa L. β vulgaris sagt er: „semine flavo-griseo venis reticulatis pallidioribus maculis nigris nullis vel paucis", und bei der Charakteristik der Abart α Kif.: „semine minore quam in vulgari fulvescente venis reticulatis pallidioribus maculisque praeterea nigricantibus consperso" (De Candolle, l. c. pag. 31). — Lässt sich der Umstand, dass die Mehrzahl der Autoren ein becherförmiges Perigon bei Cannabis beschreiben und einige sogar auf seiner constanten Entwickelung bestehen, nicht darauf zurückführen, dass die Beobachter diejenigen Formen benützen, welche in den botanischen Gärten cultivirt werden und stets zur Hand sind?

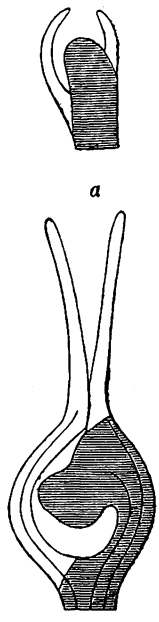
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0212-9

wickelt. Bei dem Hopfen, wo die Bracteen nicht so eingerollt sind wie beim Hanfe, ist das Perigon stets vollkommen ausgebildet und erscheint bedeutend dicker als beim Hanfe.

Wir kehren zur Entwickelungsgeschichte der Blüthe von Cannabis zurück. Nachdem die zwei Perigonanlagen entstanden, legt sich zuweilen beinahe gleichzeitig mit der letzten der beiden an der Vorderseite der Blüthe unter dem Axenscheitel selbst das erste Fruchtblatt an (Taf. VII Fig. 15, Taf. VIII Fig. 15). Es tritt genau in derselben Wulstform auf, wie das vegetative Blatt und entwickelt sich anfänglich ganz auf dieselbe Weise, wie dieses: es umfasst ebenso allmählich die Mutteraxe und lässt deren Scheitel sich ein wenig gegen die Seite des Mitteltriebes hin neigen. Bald nach Erscheinen des ersten Fruchtblattes entsteht höher, auf der dorsalen Seite der Blüthenaxe unmittelbar unter ihrem Scheitel der Wulst des zweiten Fruchtblattes (Taf. VII Fig. 16, Taf. VIII Fig. 16), der mit seinen seitlichen Rändern bald die Seiten des ersten Fruchtblattes erreicht, welches inzwischen bereits den grösseren Theil des Axenumkreises eingenommen hat. Der Ursprung der Fruchtblätter auf verschiedener Höhe, infolge des oben erklärten Wachsthumsmodus der Primordialblätter von Cannabis, hindert nicht im Mindesten das Zusammenschliessen ihrer seitlichen Ränder; aus der obenerwähnten Anordnung der Anlagen geht allein hervor, dass das untere Fruchtblatt einen bedeutend grösseren Theil des Achsenumkreises einnehmen muss, als das obere, was auch thatsächlich wahrzunehmen ist. Also treten die lateralen Seiten der Fruchtblätter zusammen, und der Scheitel der Blüthenaxe erscheint von einem ringförmigen Wulste umgeben, dessen Ränder, infolge des Wachsens der mittleren Theile der Fruchtblätter, auf der Vorder- und Hinterseite höher sind, wie es der Lage der beiden künftigen Griffel auch entspricht (Taf. VII Fig. 17, 18). Die Entwickelung des zweiten, oberen Fruchtblattes bedingt die uns schon bekannte Erscheinung der Scheitelkrümmung der Mutteraxe (Taf. VIII Fig. 17). Wahrscheinlich infolge der um diese Zeit etwas zurückgebliebenen Entwickelung des Axenscheitels, der nach Entstehung der letzten Blattgebilde etwas spitzer und weniger massig wird, andererseits infolge des rascheren und mächtigeren Wachsthums der Fruchtblätter, tritt die bezeichnete Axenkrümmung unter dem Einfluss des oberen, vertical emporwachsenden Fruchtblattes besonders scharf hervor. Die Fruchtblätter überholen bald im Wachsthum den geneigten Axenscheitel, und ihre oberen Theile, welche im Laufe der ferneren Entwickelung zu Griffeln auszuwachsen haben, beginnen sich einander

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0213-5

zu nähern. Das Gebilde, welches wir vorher nicht umhin konnten als Axenscheitel anzuerkennen, müssen wir jetzt als den Nucellus der jungen Samenknospe ansehen; gerade um diese Zeit lässt sich darin bereits eine grössere, auf der Längenaxe liegende Subepidermalzelle bemerken (Taf. VIII Fig. 17), die etwas später, nachdem die Fruchtknotenhöhle sich schliesst und die Anlage des Integuments erscheint, eine kleine Tapetenzelle nach aussen abtheilt und zur Mutterzelle des Embryosackes wird. Unmittelbar nach der Anlage des inneren Integumentes der Samenknospe tritt eine Erscheinung auf, die wesentliche Veränderungen in der Anordnung der Theile des sich entwickelnden Pistils von Cannabis hervorruft: das die Fruchtblätter von einander theilende Internodium fängt an, intercalar zu wachsen. In dem Maasse, wie dieses Internodium sich streckt, wird jener Axentheil, wovon das obere Fruchtblatt entspringt, oder, was dasselbe ist, welcher die Basis des freien Axenscheitels oder des Nucellus repräsentirt, allmählich von der Ansatzstelle des unteren Fruchtblattes hinweg nach obenhin gerückt. Das sich verlängernde Internodium selbst bildet dabei offenbar die hintere Wand des Fruchtknotens. Nach dem inneren erhält die Samenknospe bald das äussere Integument und während ihre Basis allmählich bis an den Scheitel der Fruchtknotenhöhle verschoben wird, wächst sie fortwährend, bis sie die ganze Höhle des geschlossenen Fruchtknotens füllt, von dessen Scheitel sie jetzt herabhängt (Taf. VI Fig. 17—23).



a

b

Schematische Darstellung der medianen Durchschnitte des Pistils: *a* junger, *b* erwachsener Pistil.

Die beigefügten schematischen Grundrisse, welche die gegenseitige Lage der Pistiltheile von Cannabis vor und nach der beschriebenen Verlängerung des Internodiums darstellen, werden vielleicht zum Verständniss obiger Ausführungen beitragen; die axilen Gebilde sind darauf schraffirt.

Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüthe von Cannabis weist also deutlich darauf hin, dass die durch den Axenscheitel gebildete Samenknospe die Stellung einer von der Wand des Fruchtknotens herabhängenden Samenknospe einnehmen kann, wobei weder das Blatt den Axenscheitel ablöst, noch der Vegetationsscheitel auf die Oberfläche des von der Axe producirten Blattes verschoben wird, d. h. ohne dass es dabei die Erscheinungen gebe, welche Čelakovsky

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0214-1

mit Recht als „unerhört“ und unmöglich anerkennt, woraus er aber voreilig auf die Unmöglichkeit einer axilen Entstehung aller Samenknospen schliesst, welche an den Wänden des Fruchtknotens sitzen bezw. über seiner Basis emporgehoben sind.[1])

Die völlig entwickelte Samenknospe des Hanfes wird mit seiner breiten Basis an dem Scheitel des Fruchtknotens angehängt, der Ansatzstelle der Griffel gegenüber, nimmt aber auch eine Strecke tiefer ein und zwar beinahe ein Drittel der hinteren Wand des Fruchtknotens (Taf. VIII Fig. 1), ist also etwas anders gestellt, als es von Payer und Baillon abgebildet wurde, welche Verfasser die Samenknospe des Hanfes auf dem verhältnissmässig dünnen, von der Hinterwand entspringenden Funiculus sitzend darstellen.

Die Samenknospe ist gekrümmt[2]), ihr Kern sehr massig; das Vorderende des Embryosacks[3]) ist hier von der Oberfläche der Kernspitze durch mehrere Zellenschichten getrennt; die inneren sind Produkte der Theilung der Tapetenzelle, die äusseren entstehen durch Vermehrung der Epidermis. Das Hinterende des Embryosacks stösst an eine charakteristische Gruppe verdickter Zellen, wie solche sich bei der Ulme und dem Hopfen beobachten lassen.[4])

In den Fruchtknoten treten drei Gefässbündel (Taf. VIII Fig. 1). Einer derselben, der dickere, durchzieht die hintere, von der Axe gebildete Wand und erreicht die Basis der Samenknospe. In derselben hinteren Wand zieht sich ein anderes dünneres Bündel sehr nahe dem ersteren, und zwar hinter ihm; dieses dünnere Bündel richtet sich zur Basis des hinteren Griffels. Ein ähnliches Bündel durchzieht die gegenüberliegende vordere Wand des Fruchtknotens und erreicht die Basis des vorderen Griffels.[5])

---

1) Čelakovsky, Ueb. d. morph. Bedeut. d. Samenknospen; Flora 1874, p. 246.

2) Payer nennt die Samenknospe fälschlich anatrop.

3) Der Embryosack bildet sich bei dem Hanfe ebenso, wie bei dem Hopfen. Diesen Gegenstand will ich im nächsten Kapitel näher erörtern, das dieser Pflanze gewidmet ist, da bei derselben der Inhalt des Embryosacks in späteren Entwickelungsstadien sich genauer ermitteln liess. Beim Hanfe habe ich genau dieselbe Vermehrung der Epidermis der Kernspitze der Samenknospe gesehen und eine ähnliche Theilung der Mutterzelle des Embryosacks, wie beim Hopfen. Die erstere Erscheinung wird von Briosi und Tognini weder beschrieben, noch auf ihren Zeichnungen dargestellt; sie sind der irrigen Meinung, dass die ganze Embryosacksmutterzelle ohne sich zu theilen zum Embryosack wird.

4) Die Eigenthümlichkeiten des Baues der Integumente werden weiter unten in dem Kapitel erörtert, welches dem Verhalten des Pollenschlauchs gewidmet ist.

5) Dass dieses Bündel aus zwei nebeneinander liegenden Strängen besteht, von denen Briosi und Tognini sprechen, konnte ich nicht ermitteln. Die

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0215-7

Die Anordnung der Gefässbündel im Pistill des Hanfes entspricht also vollkommen der Vorstellung vom Bau derselben, die wir uns auf Grund des Entwickelungsganges gebildet haben: das die Samenknospe erreichende Bündel müssen wir als zur Axe gehörig betrachten, das hinter ihm verlaufende aber als Bündel des Fruchtblatts, welches den hinteren Griffel producirt; das die Vorderwand durchziehende Bündel gehört schliesslich zu dem vorderen Fruchtblatt, welches die vordere Wand wie auch die Seitenwände des Fruchtknotens bildet.

Die Entwickelungsgeschichte der weiblichen Blüthe von Cannabis stimmt, insofern sie von mir verfolgt und hier dargestellt wurde, in vielem mit der bei Payer angeführten überein. Es bestätigen sich beinahe alle von diesem Gelehrten festgestellten Thatsachen; allein hier ist eine Berichtigung zu machen, nämlich die, dass sich das vordere Primordium des Perigons stets früher als das hintere anlegt, wie auch hinzuzufügen, dass die Blattgebilde in der Blüthe überhaupt alterniren, was eine wesentliche Bedeutung für das Verständniss der bei der Entwickelung des Pistills von Cannabis stattfindenden Vorgänge hat und eine exactere Definition der Betheiligung der Axe an dessen Bildung ermöglicht. Die Erörterungen Payer's über das letzte Thema kommen uns wenig begründet vor. Wie gesagt, ist Payer der Meinung, dass wenn die beiden Aushöhlungen an der Basis der entstandenen Fruchtblätter sich gleichmässig entwickeln würden, oder mit anderen Worten, ohne Payer's bildliche Umschreibung zu gebrauchen, wenn die Fruchtblätter sich bezüglich des zwischen ihnen liegenden Axenscheitels symmetrisch entwickeln würden, so würde sich dieser Axenscheitel zur Scheidewand ausbilden, welche den Fruchtknoten in zwei Fächer theilen, und, wie dies bei

---

Bündel, welche die Hinterwand des Fruchtknotens durchziehen, verschmelzen nicht, trotz der Angabe der erwähnten Gelehrten; die Zweige, welche vom hintersten Bündel entspringen sollen, habe ich ebenfalls nicht gesehen. Dem die Vorderwand entlang gehenden Bündel aber gesellen sich später am Anfang der Fruchtbildung einige fiederartig disponirte Zweige zu. Es genügt, einen Blick auf die Nervatur der Wände einer reifen Frucht zu werfen, um die Vermuthung hervorzurufen, dass der vordere und seitliche Theil des Perikarps von einem Blattorgan gebildet sind; die hintere Kante aber ist ganz anderen Ursprungs. Gerade wie im Fruchtknoten des Hanfes verlaufen die Gefässbündel in dem Fruchtknoten der Hopfenarten (Taf. VIII Fig. 2, 3). Lermer und Holzner demonstriren den Durchgang der Gefässbündel im Fruchtknoten von Humulus Lupulus genau so, wie er hier dargestellt ist. (Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntniss des Hopfens; Zeitschrift für das gesammte Brauwesen XV, 1892.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0216-2

Tremandra der Fall, eine Placente repräsentiren würde. In Wahrheit aber bildet der Scheitel der Blüthenaxe, wie wir sahen, durchaus keine Placenta, sondern unmittelbar die einzige Samenknospe, und deshalb lässt es sich vermuthen, dass, wenn die Entwickelung auch, wie Payer will, vor sich ginge, wenn z. B. die Fruchtblätter streng opponirt entstünden, was die Krümmung des Axenscheitels und seine obenerwähnte Verschiebung nach oben beseitigen würde, so würde sich dennoch kein zweifächeriger, sondern einfächeriger Fruchtknoten ergeben, mit einer einzigen atropen grundständigen („terminalen") Samenknospe. Einen derartigen Fall finden wir in der That und zwar bei einer Pflanze vor, welche dem Hanfe viel mehr als Tremandra verwandt ist, nämlich bei der Nessel. Die neulich von Herrn Jenkò in Prof. Nawaschin's Laboratorium vorgenommene Untersuchung über die Blüthenentwickelung bei den Arten von Urtica zeigt, dass auch bei den Repräsentanten dieser Gattung nicht ein Fruchtblatt angelegt wird, wie man früher annahm, sondern zwei opponirte Fruchtblätter. [1])

Es dürfte hier nicht überflüssig sein, Folgendes in Erinnerung zu bringen. Die Existenz in der natürlichen Ordnung von Urticeen der Formen mit Grundsamenknospe und solcher mit mehr oder weniger aufgerichteter und sogar herabhängender Samenknospe, die blattbürtige Natur welcher letzteren für unzweifelhaft galt, wurde von den Verfechtern der herrschenden Ansicht über die morphologische Bedeutung der Placenten und Samenknospen als gewichtiger Beweis angeführt, dass auch die streng „terminalen" Samenknospen aus den Fruchtblättern hervorgehen. [2]) Die Verwandtschaft der Urticeenformen mit terminaler und hängender Samenknospe wird durch die Entwickelungsgeschichte des Fruchtknotens unwiderleglich demonstrirt, indem sie sicher zum entgegengesetzten Resultat bezüglich der morphologischen Bedeutung der Samenknospe bei den Repräsentanten der erwähnten Ordnung führt.

Die Angabe Baillon's über die Existenz zweier Fächer im jüngeren Fruchtknoten von Cannabis erscheint, wie wir sehen, gänzlich falsch. Wahrscheinlich ist sie infolge einer falschen Auffassung der oben angeführten, nicht völlig begründeten theoretischen Erörterungen Payer's entstanden.

---

1) Es erweist sich also, dass in der Stellung der Blattorgane der Blüthe von Cannabis und Urtica etwa derselbe Unterschied gelten muss, welcher in der Anordnung der vegetativen Blätter der beiden Pflanzen existirt.

2) S. Eichler, Blüthendiagramme II, pag. 17.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0217-8

Indem Čelakovsky seine vorgefassten Anschauungen über die Entstehung der Samenknospe durchführt, erklärt er, wie wir sahen, recht sonderbar die in Wahrheit einfachen und bei der Entwickelung ganz klar und bestimmt ausgesprochenen Beziehungen der Theile des Pistills von Cannabis. Den Fruchtblättern, deren erste Entwickelungsstadien eigentlich dasselbe wiederholen, was am Anfang der Entstehung des typischen vollen Perigons vorgeht, schreibt der genannte Gelehrte auch hier einen völlig eigenartigen Entwickelungsgang zu. Die Protuberanz, welche nach der Anlage des oberen Fruchtblattes über demselben liegt (Taf. VIII Fig. 16) und die allerdings als Axenscheitel aufzufassen ist, hält er für einen Auswuchs an der Oberfläche des Segments des unteren Fruchtblattes. Nicht klar genug will uns Čelakovsky's Verdrängen eines Fruchtblattes durch das andere erscheinen, wie auch das gegenseitige Verhältniss der Theile, zu dem der von ihm beschriebene Vorgang führen soll. Es ist z. B. ganz unbegreiflich, wie und woran endlich das hintere „gehemmte" Fruchtblatt befestigt ist.[1])

Wir werden uns aber schon deshalb nicht länger bei Untersuchung der offenbar künstlichen und willkürlichen Deutungen Čelakovsky's aufhalten, weil er selbst erklärt, dass er in morphologischen Problemen der relativen Lage der Organe und den Facta der Entwickelungsgeschichte, auf denen wir vielmehr unsere Ergebnisse hauptsächlich begründen, keine entscheidende Bedeutung beilegt. Nach Čelakovsky's Ansicht äussert sich bei der Entwickelung der Blüthe nicht das wahre Verhältniss ihrer Theile: infolge einer tiefgreifenden Metamorphose sind dieselben bereits bei ihrem Erscheinen verändert. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Meinung des berühmten Morphologen für jene Fälle, wo es sich um complicirt gebaute Blüthen von höheren Repräsentanten der Angiospermen handelt, wirklich zutrifft; doch haben wir kaum das Recht, daraufhin gewisse vorborgene, geheimnissvolle Vorgänge und Beziehungen der Theile bei den viel einfacheren Blüthen der niederen Repräsentanten der Abtheilung vorauszusetzen, d. h. eben daselbst, wo die Entwickelung der Blüthen diejenige des vegetativen Triebes so deutlich wiederholt. Von Čelakovsky's Standpunkt aus erweist sich die Erklärung der Struktur eben dieser einfachsten Blüthen besonders beschwerlich; bei ihrer Entwickelung hat er erst recht tiefgehende Veränderungen und starke

1) Wir wollen hier auch daran erinnern, dass das Eichler'sche Diagramm, welches offenbar unter dem Einfluss der vom Verfasser eben angenommenen Auffassung Čelakovsky's entstand, uns ebenso rathlos liess.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0218-4

Verschiebungen zugelassen. In seiner Revision der Placenten deutet Celakovsky den Fruchtknoten der Repräsentanten von tief im System stehenden Familien auf Grund von Betrachtungen, die er an höher organisierten Familien vorgenommen. Von der Placentation bei den Piperaceen, Polygonaceen, Moraceen getraut er sich erst am Ende seiner Uebersicht zu sprechen, nachdem er sich mit einer ganzen Reihe von Einräumungen versehen, die er beim Studium der übrigen Familien gemacht. Dies lässt sich nicht sowohl dadurch erklären, dass Čelakovsky gewichtige Argumente zu Gunsten der Abstammung der niederen Dicotylen durch Reduction hätte, als vielmehr schlechtweg durch seine Tendenz, allen Angiospermen jene Placentationsform zuzuschreiben, welche in Wirklichkeit einigen ihrer höheren Repräsentanten eigen ist. Nicht durch die Auffassung der niederen Dicotylen als vereinfachte Formen war Čelakovsky's Theorie entstanden; eher lässt sich voraussetzen, seine von mehreren Morphologen angenommenen Anschauungen über die Placentation haben dazu geführt, dass sich über die systematische Lage der Apetalen Ansichten entwickelten, die jetzt nicht bestätigt werden können.

Was die Angaben Briosi's und Tognini's über die Entwickelung der Wände des Fruchtknotens und des Perigons bei den weiblichen Blüthen von Cannabis betrifft, so lässt sich der Mangel an Uebereinstimmung zwischen diesen Angaben und den von Payer gewonnenen Thatsachen nicht durch die Fehler des letzteren Gelehrten erklären, wie die erwähnten italienischen Botaniker behaupten, sondern dadurch, dass Briosi und Tognini offenbar jene früheren Entwickelungsstadien der Organe nicht beobachtet haben, von denen Payer spricht und die er abbildet, indem sie ihre Ergebnisse auf dem Studium der verhältnissmässig entwickelten Zustände der Blüthentheile gründen. Die Bekanntschaft mit den späteren Entwickelungsstadien lässt selbstverständlich nicht immer genau feststellen, wann und wo ein Organ entstanden. Es ist z. B. ganz richtig, dass bei Cannabis das Perigon zu einer gewissen Zeit in Gestalt eines beinahe regelrechten Wülstchens erscheinen kann, welches bedeutend schwächer entwickelt ist, als die Wände des Fruchtknotens; doch daraus geht freilich noch nicht hervor, dass das Perigon nach den Fruchtblättern und von vorneherein als vollkommener Ring ansetzt. Es wurde eben bereits auf die Unzulänglichkeit der Deutung hingewiesen, die Briosi und Tognini der Verschiebung der Samenknospe bei Cannabis zu Theil werden lassen. Wir wollen dazu

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0219-2

noch bemerken, dass jene mechanische Einwirkung des Mitteltriebes auf die in der Entwickelung begriffene Blüthe, durch welche die genannten Gelehrten diese Erscheinung zu erklären suchen und auf die sie sich hinsichtlich der Blüthenentwickelung mehrfach berufen, durchaus nicht in allen Fällen in Betracht kommen kann. Die Spitze des Mitteltriebes bleibt, wie wir sahen, oft in ihrer Entwickelung hinter den Blüthen zurück, indem dieselbe während der Entwickelung der letzteren in Gestalt einer kleinen Protuberanz verharrt, welche das Blüthenwachsthum freilich nicht beeinflussen kann. Wenn die Blüthenanlage etwas bedrängt erscheint, so ist es eher von der Gegenseite, nämlich von der der Bractee. Auch mit dem allgemeinen Ergebnisse Briosi's und Tognini's über die Unbestimmtheit der morphologischen Natur der Pistilltheile bei Cannabis können wir uns durchaus nicht einverstanden erklären. Uns fällt im Gegentheil die bedeutende Aehnlichkeit der weiblichen Blüthe von Cannabis in ihren früheren Entwickelungsstadien mit den in der Entwickelung begriffenen vegetativen Trieben in die Augen. Die Anlagen des Perigons und die Fruchtblätter entstehen und wachsen zunächst den vegetativen Blättern ganz ähnlich; diese Anlagen sind ja wechselständig, gleich den tieferen (den Vorblättern folgenden) Blättern jedes beliebigen Zweiges höherer Ordnung. Wenn wir uns ausserdem die verwachsenen Nebenblätter der Laubblätter des Hopfens ins Gedächtniss zurückrufen, so wird das paarweise Zusammenschliessen der Blattgebilde bei den Pflanzen der fraglichen Familie sich als eine nicht ausschliesslich der Blüthe eigene Erscheinung erweisen.

Dank den angeführten Umständen scheint mir die morphologische Natur des Pistills bei Cannabis mit voller Sicherheit bestimmt werden zu können. Bestandtheile dieses Pistills werden sowohl von der Blüthenaxe wie auch von beiden Fruchtblättern gebildet; von den letzteren bildet das vordere, und zwar gemeinsam mit der Blüthenaxe, die Wand des Fruchtknotens; das andere Fruchtblatt aber erzeugt nur den hinteren Griffel; die Samenknospe endlich wird durch den Axenscheitel gebildet. Die relative Massigkeit dieser Samenknospe, der Ueberschuss an sterilem Gewebe, welches keine wesentliche Rolle in den dieses Organ betreffenden Processen spielt, wollen wir ebenso deuten, wie Nawaschin die ähnliche Eigenthümlichkeit der Samenknospe bei der Birke erklärt, d. h. wir müssen darin eine nicht ganz vollendete Specialisirung, die nachgebliebenen Charakterzüge eines vegetativen Gliedes sehen, dessen modificirtes Produkt die Samenknospe im gegebenen Falle ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0220-3

Die oben hervorgehobene Aehnlichkeit des sich anlegenden Pistills von Cannabis mit dem fortwachsenden Scheitel des vegetativen Triebes, der einfachste Typus der Placentation, den wir hier vorfinden, die Massigkeit der Samenknospe, all dieses, will mir scheinen, spricht zu Gunsten der primitiven Einfachheit der Struktur dieses Pistills.

II. Die weiblichen Blüthen und Inflorescenzen bei den Humulus-Arten.

Die den weiblichen Blüthen von Cannabis sehr ähnlichen Blüthen der weiblichen Exemplare von Humulus Lupulus L. sind, wie dies nach oberflächlichem Blick zu sein scheint, zu kleinen Ballen versammelt, die an den Spitzen der Triebe sitzen und sich bei fernerer Entwickelung in die allgemein bekannten „Zapfen" des Hopfens verwandeln. Auf den ersten Blick finden wir in der Anordnung der weiblichen Blüthen bei dieser Pflanze nichts, was dem am Hanfe beobachteten gliche; bei einem aufmerksameren Studium der weiblichen Inflorescenzen von Humulus ist es aber nicht schwer, den allgemeinen Plan der Anordnung von den Blüthen beider Pflanzen zu erkennen.

Zum ersten Male wurde die weibliche Inflorescenz des Hopfens von Wydler ausführlich beschrieben und in allgemeinen Zügen erläutert, doch eine besonders vollständige und gründliche Auseinandersetzung ihrer Struktur finden wir in der schönen Arbeit von Irmisch.

Dem letzteren Verfasser folgend, müssen wir uns die Anordnung und das Wesen der uns interessirenden Inflorescenzen auf diese Weise vorstellen. Betrachten wir einen der stark entwickelten Haupttriebe von Humulus, so bemerken wir zunächst, dass derselbe, wie auch die von ihm ausgehenden Triebe höherer Ordnungen mit Inflorescenzen abschliesst; wir nehmen ferner eine allmähliche Reduction der auf dem Haupttriebe sitzenden Blätter wahr, welche Erscheinung derjenigen vollständig gleicht, die wir bereits bei Cannabis beobachteten: die Grösse der Blattspreiten und die Länge der Blattstiele nehmen, je näher der Inflorescenz, allmählich ab, während die Nebenblätter keine Reduction erleiden. Gleichzeitig mit dieser Abnahme geht eine Veränderung in der Disposition der Blätter vor sich: im oberen Theile des Triebes erscheinen sie meist nicht mehr

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0221-9

opponirt, sondern alternirend, und sind schon durch kürzere Internodien getrennt. Der Verkleinerung und Vereinfachung der Blätter entsprechend, werden in der Richtung zur Spitze des Haupttriebs hin die sich in den Blattachseln entwickelnden Gebilde reducirt: die unteren Blätter des Haupttriebs tragen in ihren Achseln ziemlich kräftig entwickelte Triebe zweiter Ordnung, welche fähig sind, noch einige Triebe dritter Ordnung zu produziren; die mittleren Blätter des Haupttriebs stützen schon schwächer entwickelte Triebe, welche, ohne Triebe dritter Ordnung zu geben, direct in Inflorescenzen auslaufen oder in den Achseln ihrer Vorblätter nur kürzere Triebe mit Inflorescenzen tragen. Endlich erscheinen die axillären Gebilde der Blätter, welche der den Haupttrieb abschliessenden Inflorescenz am nächsten stehen, durchaus unvollständig entwickelt. An den Trieben höherer Ordnungen tragen die Modificationen der Blätter und der axillären Gebilde denselben Charakter, wie an dem betrachteten Haupttriebe, freilich nur in geringerem Maasse.

Ist uns einmal die erwähnte Tendenz in der Blattentwickelung der weiblichen Exemplare von Humulus bekannt geworden, dass die Blätter bei ihrer Annäherung an den Axenscheitel mit einander alterniren, dass dieselben mehr aneinanderrücken, dass sie ihre Theile, die Nebenblätter ausgenommen, reduciren und in ihren Achseln immer kürzere Triebe entwickeln, so fällt es uns nicht schwer, auch die Bildung der Inflorescenz selber uns vorzustellen. Dieselbe bietet die Axenspitze dar, von engstehenden, dachziegelartig übereinandergelegten Blättern bedeckt, welche fast stets[1]) alternirend, in zwei Längsreihen angeordnet sind. Die Blattspreiten entwickeln sich dabei nicht vollständig und erscheinen als kaum wahrnehmbare Anlagen; die Nebenblätter sind hingegen sogar etwas vergrössert und nach dem Abblühen der Inflorescenz zum Fortwachsen fähig. Die Triebe in den Achseln dieser zu Nebenblätterpaaren reducirten Blätter sind völlig verkürzt, embryonal: jeder von ihnen producirt bloss ein Paar Vorblätter, in deren Achseln die Blüthen entstehen, um sich nicht weiter zu entwickeln.

Wie eben erwähnt, nehmen also die Blüthen bei Humulus gerade dieselbe Stellung wie die Blüthen von Cannabis ein; die Vorblätter, in deren Achseln sie entstehen, erscheinen bei Humulus

---

1) Die unteren Blätter in der Inflorescenz bleiben zuweilen noch opponirt; es sind auch abweichende Arten von Inflorescenzen mit vier Blattreihen beobachtet worden: die Blätter nehmen in solchen Fällen eine decussirte Stellung ein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0222-5

auch als Bracteen, indem sie bei ihm nur eine etwas andere Form als bei Cannabis einnehmen. Jedoch, während bei der letzteren Pflanze in den Vorblattachseln des Mitteltriebs sich nur je eine Blüthe entwickelt, so dass wir stets bloss zwei Blüthen in dem Winkel des den Trieb stützenden Blattes finden, bleibt es beim gewöhnlichen Hopfen fast nie dabei, sondern es gesellen sich zu den beiden Blüthen, welche denjenigen von Cannabis entsprechen, noch zwei andere hinzu. Diese secundären Blüthen sind etwas jünger als die primären, sitzen zwischen ihnen und entwickeln sich in den Achseln der Vorblätter, welche je eins auf den Stielen der primären Blüthen auftreten. Auf diese Weise finden wir bei Humulus im Winkel des den verkürzten Mitteltrieb bedeckenden Blattes meist eine Gruppe aus vier Blüthen vor (Taf. VI Fig. 10). Wenn wir die Axe der ganzen Inflorescenz als Axe erster Ordnung anerkennen, so erscheint der verkürzte Trieb in der Achsel der zwei Nebenblätter als Axe zweiter Ordnung, die primären Blüthen werden durch Axen dritter und die secundären durch Axen vierter Ordnung gebildet. Die Vorblätter der Axen dritter Ordnung dienen den secundären Blüthen als ebensolche Bracteen, wie die Vorblätter des unentwickelten Triebes der primären Blüthen. Es versteht sich, dass sich die secundären Blüthen ihrer Stellung nach zu den primären ebenso beziehen müssen, wie diese letzteren sich zur unvollkommen entwickelten Axe zweiter Ordnung beziehen. Zuweilen, wenn auch höchst selten, entwickelt sich an die Stielen von secundären Blüthen noch je eine Blüthe (der Axe fünfter Ordnung), von denen jede dann zwischen einer primären und einer secundären Blüthe sitzt.

Bei dem Untersuchen einer vollkommen entwickelten Inflorescenz von Humulus tritt ihr oben geschilderter Aufbau deshalb hauptsächlich nicht klar genug hervor, weil die Bracteen hier gleichsam wie auf die betreffenden Blüthenstiele verschoben erscheinen, d. h. auf diejenigen Axen, welche wir mit Irmisch für die in den Achseln jener „Bracteen" entstandenen Triebe anerkannt haben.[1]) Irmisch beweist die Richtigkeit der von ihm demonstrirten Beziehung der Blüthe zu ihrer Bractee und die Existenz der secundären Verschiebungen dadurch, dass in denjenigen Fällen, wo sich

1) Ebensolche Verschiebung der Vorblätter auf die Axen ihrer eigenen axillären Bildungen wird auch in den Fällen beobachtet, wenn die letzteren sich zu wirklichen, Blüthenstände tragenden Trieben entwickeln, wie auch bei männlichen Pflanzen, wo diese Bildungen als vielblüthige Dichasien auftreten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0223-1

die secundären Blüthen nicht entwickeln, die dabei dennoch zu beobachtenden Bracteen normale Lage auf den Stielen der primären Blüthen bewahren.

Der Unterschied in der Anordnung der weiblichen Blüthen bei Cannabis und Humulus kann, wie wir sehen, auf Folgendes zurückgeführt werden. Während wir beim Hanfe die Blüthen in den Achseln der Vorblätter von den Trieben finden, welchen eine mehr oder minder kräftige vegetative Entwickelung zu Theil wird, und welche Blätter und Triebe höherer Ordnungen mit neuen Blüthen zu tragen fähig sind, finden wir beim Hopfen, falls ein Trieb sich vegetativ entwickelt, in den Winkeln seiner Vorblätter, in normalen Fällen, keine Blüthen vor: entweder bemerken wir in denselben gar keine axillären Bildungen oder treten hier die die Inflorescenzen tragenden Zweige auf; beim Hopfen entstehen die Blüthen nur in den Achseln der Vorblätter derjenigen Zweige, welche in den Winkeln der allerobersten Blätter des Triebes sitzen und stets embryonal bleiben. Eine andere wesentliche Eigenthümlichkeit der weiblichen Inflorescenzen des Hopfens besteht darin, dass statt der einzelnen Blüthen des Hanfes an den betreffenden Stellen sich zwei- bis dreiblüthige Monochasien (der Wickel, Cincinnus) ausbilden. Vermittelst einiger anomal entwickelter Formen seiner Inflorescenzen nähert sich anscheinlich der Hopfen dem Hanfe; es wurden z. B. Fälle beobachtet, wo die gewöhnlich völlig reducirten Blattspreiten der Deckblätter einer Inflorescenz eine namhafte Entwickelung hatten; es geschah auch, dass man rudimentäre Blüthen in den Vorblätterachseln der vegetativen Triebe fand; Blüthenpaare, statt Doppelpaaren, können zuweilen in den Winkeln der Deckblätter, in dem unteren Theile eines normal entwickelten Zapfens angetroffen werden.

Wydler's Ansicht über den Aufbau der weiblichen Inflorescenz von Humulus unterscheidet sich insofern wesentlich von der erwähnten Ansicht Irmisch's, als er annimmt, der verkürzte Trieb in dem Winkel des Nebenblattpaares muss mit der Blüthe abgeschlossen werden, welche sich thatsächlich nicht entwickelt, und als er die Achselgruppe aus vier Blüthen als Dichasium mit unentwickelter Mittelblüthe betrachtet.

Irmisch's Deutung der weiblichen Inflorescenz von Humulus wird ohne wesentliche Veränderungen in Eichler's „Blüthendiagrammen" angeführt.

In seiner Uebersicht der Familie Moraceae, zu der er die Cannabineae als Unterfamilie rechnet, sagt Engler, indem er

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0224-6

sich offenbar an die Wydler'schen Anschauungen hält, dass in den weiblichen Inflorescenzen von Humulus sich „2—4blüthige Doppelwickel ohne Bl. 1. Grades" befinden.

Baillon betrachtet in seiner „Histoire des plantes" die uns interessirende Inflorescenz überhaupt nicht. Soweit man nach ihrer Darstellung urtheilen kann, haben Wydler und Irmisch nur bereits ausgewachsene Inflorescenzen von Humulus studirt, ohne für ihre Folgerungen die Thatsachen der Entwickelungsgeschichte herbeizuziehen. Die Entwickelung der Zapfen und Blüthen von Humulus wurde zum ersten Male nicht gar so lange her von Lermer und Holzner verfolgt. Obgleich diese Gelehrten die von ihnen untersuchte Inflorescenz in Uebereinstimmung mit Wydler im Ganzen darstellen[1]), so bestätigen die in ihrer Arbeit angeführten entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen, wie wir gleich sehen werden, lange nicht die früher geäusserten Ansichten über die Natur der weiblichen Inflorescenz von Humulus. Wir citiren die Beschreibung der Hauptmomente in der Entwickelungsgeschichte der Inflorescenz und der Blüthe von Humulus in der Form, wie sie die erwähnten Botaniker geben.

Die Anlage der seitlichen Bildungen an der Axe der Inflorescenz schildern sie wie folgt:[2])

„Es werden nämlich unterhalb des fortwachsenden Scheitels nicht zuerst Blätter hervorgebracht, in deren Achseln neue Vegetationskegel entstehen, sondern es erscheinen zuerst einfache Hügel, die als Thallome zu betrachten sind. Diese spalten sich hierauf in eine Anlage zu Blättern und Blüthenachsen.

Die Anlage zu Blüthenachsen (Caulom) ist anfangs ein nahezu halbkreisförmiger, etwas verbreiterter Zellenkörper. In kurzer Zeit erhält derselbe meist fünf, selten drei oder sieben Hervorragungen am Umfange. Von diesen ist die mittlere der jugendliche Primanzweig des Aehrchens, welcher in der Regel unentwickelt bleibt, die übrigen sind Anfänge von Blüthenachsen. Anscheinend gehören diese der gleichen Ordnung an, aber die Entwickelungsfolge, sowie die Stellung, welche die ausgebildeten Blüthenachsen häufig zu einander

---

1) Die Gruppe aus vier Blüthen („Aehrchen" nach ihrer Terminologie) halten Lermer und Holzner für ein Dichasium.

2) Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntniss des Hopfens. Separat-Abdruck aus der Zeitschrift für das gesammte Brauwesen. XV. 1892, p. 1 und weiter.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0225-2

haben, beweisen, dass der Primanzweig in Bezug auf die Sprossfolge des ganzen Zapfens als Achse zweiter Ordnung, die seitlichen Blüthen des Aehrchens als Achsen dritter Ordnung und die mittleren Blüthen als Achsen vierter Ordnung zu betrachten sind.

Am Grunde der seitlichen primordialen Blüthenachsen zeigen sich sehr bald die Anlagen der Blätter, welche später die einzelnen Blüthen scheidenförmig umgeben. Kurze Zeit nachher erscheinen solche Anfänge auch am Grunde der mittleren Blüthen. Diese scheidenförmigen Schuppen sind somit nicht Blätter, in deren Achseln die Blüthenknospen entstehen, sondern es sind zuerst die Blüthenachsen gebildet worden und die Blätter entstehen später. Aus diesem Grunde können sie nicht als Trag- oder Stützblätter betrachtet werden, sondern sind sie Vorblätter.

Kurz nachdem diese Vorblätter deutliche Gestalt angenommen haben, erscheint am Grunde jeder Blüthenachse oberhalb jener Vorblätter und zwar auf Vorder- oder Unterseite, also den Vorblättern zugekehrt, ein Wulst, welcher sich auch auf die entgegengesetzte (obere) Seite ausbreitet und somit die Blüthenachse vollständig umgibt. Dieser Wulst ist der Anfang der Blüthenhülle (Perigonium), welche somit von einem einzigen, nach der Aussenseite der Blüthe hin liegenden Blättchen gebildet wird.

Beinahe gleichzeitig erscheinen an der Spitze der Blüthenachse zwei seitliche Erhebungen. Das Wachsthum der einen derselben ist anfangs etwas stärker als dasjenige der anderen. Diese beiden Auswüchse erhalten zunächst eine scheidenartige Form. Indem deren untere Theile mit einander verwachsen, wird der Fruchtknoten (Ovarium) gebildet; die Spitzen desselben verlängern sich zu den Narben.

In jeder Blüthe ist nur eine einzige Samenknospe vorhanden. Sie erhebt sich aus dem Grunde des Fruchtknotens, ein wenig dem Theile genähert, auf welchem die Narbe st' (die hintere) sitzt.

Es lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob die Initialzellen der Samenknospe dem Scheitel der Blüthenachse oder dem Fruchtblatte angehören. Nach vielfachen Beobachtungen haben wir uns für die letztere Ansicht entschieden."

Ferner äussern Lermer und Holzner in dem zweiten Theile ihrer Arbeit ihre Ansicht über den Ursprung der Samenknospe bei Humulus mit grösserer Sicherheit und Bestimmtheit:[1])

---

1) L. c. 2. Theil, p. 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0226-8

„Zwischen ihnen (Fruchtblättern), und zwar auf der Basis desjenigen Fruchtblattes, welches der Falte des Vorblattes näher liegt, bildet sich eine halbkugelige Erhöhung, die entstehende Samenknospe.

Das Wachsthum der Fruchtblätter ist ein allseitiges, d. h. diese vergrössern sich nicht nur durch Wachsthum an der Spitze, sondern es wächst auch der untere Theil derselben durch Vermehrung und Vergrösserung der Zellen. Hierdurch wird der Samenträger emporgehoben, so dass die Knospe bald eine horizontale Lage erhält und schliesslich hängend (pendulum) wird."

In den angeführten Citaten wird unsere Aufmerksamkeit vor Allem auf den Umstand gelenkt, dass, nach Lermer's und Holzner's Beobachtungen, die Bracteen bei Humulus nicht auf denjenigen Axen ansetzen, deren Triebe die betreffenden Blüthen darstellen, sondern auf den Axen der Blüthen selbst; deshalb können jene Blattgebilde nicht als die Blätter, in deren Achseln sich die Blüthen entwickeln, sondern als die Vorblätter der betreffenden Blüthen selbst gelten. Diese Angabe ist jedenfalls von grosser Bedeutung: falls die Bracteen nicht Stützblätter der Triebe verschiedener Ordnungen jenes Systems sind, welches eine Gruppe von vier, resp. sechs Blüthen von Humulus darstellt, so haben wir in der Anordnung dieser Bracteen nicht mehr jene Anhaltspunkte für die Erklärung der Verzweigung dieses Systems, welche die älteren Morphologen anführten, die, wie Lermer und Holzner beweisen wollen, den Bracteen von Humulus eine ganz falsche Bedeutung beimessen. Wenn wir uns noch vergegenwärtigen, dass den Beobachtungen der genannten Forscher zufolge die Blüthenaxen gleichzeitig ansetzen sollen und in frühen Entwickelungsstufen Axen der gleichen Ordnung zu sein scheinen, so kommen wir unwillkürlich zu dem Schlusse, dass die Entwickelungsgeschichte nicht nur keine neuen Thatsachen für die Aufstellung des von den alten Morphologen gegebenen Schemas der weiblichen Inflorescenz von Humulus bietet, sondern vielmehr dessen Richtigkeit in Zweifel setzen kann. Die erwähnte Discordanz zwischen den von Lermer und Holzner angeführten Facta und den eingebürgerten Ansichten über die Natur der uns interessirenden Inflorescenz, wie auch manche Widersprüche mit den bei der Entwickelung der Blüthe von Cannabis zu beobachtenden Thatsachen, dies alles veranlasste mich, noch einmal die Entwickelungsgeschichte der weiblichen Inflorescenz von Humulus zu verfolgen, zu deren Darstellung wir nunmehr übergehen.

Wenn wir die weibliche Inflorescenz von Humulus in einem

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0227-4

sehr frühen Entwickelungsstadium betrachten, so sehen wir unter ihrem emporwachsenden Axenscheitel einige alternirende, zweizeilig gestellte junge Blätter, in deren Winkeln die Anlagen axillärer Triebe schon bemerkbar sind (Taf. VII Fig. 19, 20). Die Anlagen der Deckblätter selbst, wie der axillären Bildungen, erinnern sehr an die entsprechenden Anlagen bei Cannabis; bei Humulus sind sie indessen etwas grösser, ihre Lage gedrängter und der Unterschied im Alter der benachbarten gleichnamigen Anlagen ist hier weit geringer als bei Cannabis (cf. Taf. VII Fig. 13 u. 12). Das Deckblatt erscheint in Form eines Wülstchens, genau wie bei Cannabis; in der Entstehung des axillären Triebs gibt es bei Humulus eine gewisse Eigenthümlichkeit im Vergleich damit, was wir bei der verwandten Pflanze sahen. Bei Cannabis erscheint der Wulst erst in der Achsel ziemlich entwickelter Deckblattanlagen, während bei Humulus die Anlage des axillären Wulstes unmittelbar dem Erscheinen des Deckblattwulstes folgt. Ausserdem stellt bei Cannabis dieser Wulst augenscheinlich nur eine Protuberanz der Axe dar, welche unmittelbar über dem Deckblatt liegt; bei Humulus ist dieser Wulst dagegen mit dem Mutterblatte eng verschmolzen, gleichsam wie auf dessen Basis hin bedeutend verschoben[1]) (Taf. VII Fig. 19). Die zeitige Entstehung der Haupttriebe in der Inflorescenz von Humulus, im Vergleich mit der entsprechenden Erscheinung bei Cannabis, gibt sich auch in den späteren Entwickelungsstadien kund: die gleichalterigen Deckblätter bei Humulus und Cannabis stützen bei der ersteren Pflanze stets viel entwickeltere axilläre Gebilde, als bei der letzteren. So ist z. B. auf Abbildung 19 Taf. VII, welche den Scheitel einer jungen Inflorescenz von Humulus darstellt, das vorletzte Blatt rechts bedeutend jünger als das Blatt, welches rechts am Triebe von Cannabis sitzt (Taf. VII Fig. 12); der Wulst im Blattwinkel ist jedoch im ersten Falle weit mehr entwickelt als im zweiten.

Warming, der das Verhältniss der Blätter zu ihren axillären Trieben eingehend studirte, hat bekanntlich festgestellt, dass die Knospen in den vegetativen Pflanzentheilen viel später ansetzen, als ihre Mutterblätter; in den Inflorescenzen aber ist, allgemein gesprochen, ein solches Verspäten nicht zu bemerken: die Knospen erscheinen hier entweder bald nach dem Erscheinen der Mutterblätter, welche

1) Wir haben es hier also nicht mit der Spaltung einer Anlage zu thun, wie Lermer und Holzner es sich vorstellen, sondern mit zwei rasch nacheinander entstehenden Anlagen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0228-0

in diesem Falle mehr oder minder reducirt erscheinen, oder gleichzeitig mit ihnen, zuweilen selbst auch etwas früher. Der erwähnte Unterschied in der Bildungsfrist der axillären Triebe bei Humulus und Cannabis muss infolge dieser Hindeutungen mit dem Umstand in Zusammenhang gebracht werden, dass bei Humulus die Triebe, von deren Entstehung die Rede ist, wie auch ihre Mutterblätter ihren vegetativen Charakter viel mehr verlieren, als es bei Cannabis der Fall ist.

Die Entwickelung der Blätter, welche an der Axe der Inflorescenz von Humulus entspringen, geht anfangs genau ebenso vor sich, wie die Entwickelung der Blätter der blüthentragenden Triebe von Cannabis: an ihren Anlagen differenziren sich auf dieselbe Weise drei Lappen, von denen die äusseren, welche die Nebenblätter produziren, sich viel schneller entwickeln als der mittlere, welcher der Blattspreite entspricht. (Taf. VII Fig. 20, cf. Fig. 5.) Während bei Cannabis aber die Blattspreite, wenn auch bedeutend zurückbleibend, so doch in der Entwickelung fortschreitet und im fertigen Blatte immer deutlich wahrnehmbar ist, hört dieselbe bei Humulus in einem noch sehr frühen Entwickelungsstadium gänzlich zu wachsen auf, so dass das ausgewachsene Blatt bloss in Gestalt zweier Nebenblätter erscheint (Taf. VI Fig. 11).

Dass die Nebenblätter sich früh entwickeln und als Organe dienen, die den jungen Scheitel des Stengels schützen, kann als allgemeine Erscheinung gelten. Es ist sehr begreiflich, dass in mehreren Fällen, wo die Rolle des ausgewachsenen Blattes sich auf den Schutz der von ihm bedeckten Organe beschränkt, gerade diejenigen Theile vorwiegen müssen oder sich selbst ausschliesslich entwickeln, welche die erwähnte Rolle von vornherein übernehmen. Die charakteristische Entwickelung, welche den Hochblättern in der weiblichen Inflorescenz von Humulus zu Theil wird, ist keine übermässig seltene Erscheinung; genau ebenso entwickeln sich, als ebensolche Nebenblattpaare, z. B. die Niederblätter, welche als Schuppen die Knospen einiger von unseren Bäumen, z. B. der Eiche, schützen.

Der Kurztrieb in der Achsel des Blattes, dessen Entwickelung wir eben verfolgt haben, setzt, wie gesagt, in Gestalt eines Wulstes an (Taf. VII Fig. 19, 20): von hinten, d. h. von der Axe aus gesehen, tritt dieser Wulst als ein convexes Hügelchen hervor (Taf. VII Fig. 21), dessen Seitenränder sich bald emporheben und abrunden (Taf. VII Fig. 22); alsdann erscheint in seiner Mitte ein Höckerchen, welches den Scheitel des Triebes repräsentirt, indem rechts und links von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0229-8

diesem Scheitel sich noch eine Hervorwölbung zeigt (Taf. VII Fig. 23); auf diese Weise ergibt sich ein fünflappiger Körper, wie wir solchen bei der Entwickelung des axillären Wulstes bei Cannabis gesehen haben (cf. Taf. VII Fig. 24 und 9). Die fernere Entwickelung zeigt, dass sowohl dort wie hier die tieferliegenden Protuberanzen die Anlagen der Vorblätter des Triebes sind, während die Wölbungen, welche zwischen ihnen und dem Scheitel des Triebes erschienen, die Axen repräsentiren, die in den Achseln dieser Vorblätter entsprungen sind. Auf ähnliche Weise wie die Deckblattspreite, welche bei Cannabis in ihrer Entwickelung zurückbleibt, bei Humulus völlig im Embryonalzustand verharrt, kommt der Scheitel des Kurztriebes, welcher bei Cannabis nur sehr langsam wächst, bei Humulus überhaupt nicht zur Entwickelung. Dagegen entwickeln sich die Höcker (r_2) in den Achseln der Vorblätter (b_2), des Triebes bei Humulus besonders stark (Taf. VII Fig. 24). Sie werden bald breiter und an ihren Seiten, welche theils dem den ganzen Wulst bedeckenden Blatte, theils dem Scheitel des axillären Triebes zugekehrt sind, kann man jetzt je eine kleine Protuberanz wahrnehmen (br_2, Taf. VII Fig. 25); darauf erscheint zwischen ihnen und den Scheiteln der ursprünglichen Höcker (fl_1) noch je ein Höckerchen (fl_2 Taf. VII Fig. 26). Wenn wir nun die auf diese Art entstandene Gruppe von Anlagen mit dem folgenden Entwickelungsstadium vergleichen (Taf. VII Fig. 27), so erkennen wir darin leicht die Anlagen der vier Blüthen sammt ihren Bracteen.

Die Reihenfolge, in der all diese Theile auftreten, und die ursprüngliche Anordnung ihrer Anlagen entspricht vollkommen den Verhältnissen, die Irmisch vermuthet hatte.[1]) In der That, das auf Abbildung 26 Taf. VII dargestellte Stadium bietet gleichsam wie ein nach den Angaben dieses Verfassers construirtes Schema. Jede Blüthenaxe, indem sie fast gleichzeitig mit der sie stützenden Bractee ansetzt, erscheint hier ebenso wie bei Cannabis auf einer gemeinsamen Basis mit der Bractee sitzend. Bei Humulus verlängert sich diese Basis etwas bei fernerer Entwickelung nnd bildet einen gemeinsamen Stiel der Blüthe und der Bractee (Taf. VII Fig. 31), wodurch sich die scheinbare Verschiebung der Bractee auf die Blüthenaxe erklären lässt.

---

1) Es sei hier allein bemerkt, dass die Vorblätter der primären Blüthen und die in ihren Achseln entstehenden secundären Blüthen, wahrscheinlich infolge topographischer Verhältnisse, nicht eben laterale Lage einnehmen, sondern bedeutend nach der dorsalen Seite ihrer Mutteraxen hin verschoben sind; Monochasium der Inflorescenz von Humulus bietet deshalb keinen typischen Circinnus,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0230-9

Bei Humulus umhüllt die Bractee die Blüthe nicht, wie es bei Cannabis der Fall ist; der eine Rand allein und zwar derjenige, welcher ursprünglich dem deckenden Nebenblatt zugekehrt ist, umfasst theilweise die Blüthe, während der übrige Theil der Bractee sich in Gestalt eines beinahe platten Flügels entwickelt (Taf. VII Fig. 31; Taf. VI Fig. 10, 13). Mit der Entwickelung der Frucht breiten sich die Bracteen bei dem Hopfen aus und werden membran- bis hautartig.

Der eben erwähnte Unterschied in Form und Consistenz der Bracteen bei den beiden uns interessirenden Pflanzen hängt gewiss von ihrer verschiedenen Bestimmung ab: während bei Cannabis dieselben bloss die Blüthen schützen, bilden sie bei Humulus einen Flugapparat, welcher zur Verbreitung der verhältnissmässig kleinen und leichten Früchte dienen kann.

Die erörterten Thatsachen über die Entstehung der Blüthengruppe bei Humulus stimmen, wie wir sehen, mit denjenigen, welche Lermer und Holzner in ihrer Arbeit schildern, keineswegs überein.

Es ist nicht schwer zu ermitteln, wo die Ursache dieser Abweichung liegt. Die genannten Forscher behaupten, dass auf dem axillären Wulste kurz nach seiner Entstehung fünf Emergenzen erscheinen, was meine Beobachtungen nur bestätigen können. Allein, während es aus der ferneren Entwickelung erhellt (die ganze Reihe der auf Tafel VII Fig. 24—27 dargestellten auf einander folgenden Stadien demonstrirt es deutlich genug), dass die unteren Höcker den Anlagen der Bracteen der beiden primären Blüthen entsprechen, werden sie von Lermer und Holzner auf der Abbildung als Axen von diesen Blüthen bezeichnet und in diesem Sinne beschrieben; die höher sitzenden Höcker hingegen, welche die Axen der primären Blüthen wirklich repräsentiren, werden für Axen der secundären Mittelblüthen gehalten. Daraus stammt aber die irrige Angabe, dass die Axen der primären und secundären Blüthen gleichzeitig entstehen sollen. Beinahe gleichzeitig werden hier freilich die Axen der primären Blüthen sammt ihren Bracteen angelegt und erst darauf folgen die secundären Blüthen. Nachdem ferner Lermer und Holzner je eine Bractee an der Basis der Blüthenaxen bei weiterer Entwickelung der Inflorescenzen beobachtet haben, machen sie consequent den zweiten Fehlschluss, dass die Bracteen später als die Blüthenaxen angelegt werden und demnach zu diesen Axen gehören.[1])

1) Die Irrigkeit der Deutungen, welche Lermer und Holzner ihren Abbildungen zu Theil werden lassen, kann direct aus dem Vergleich dieser Ab-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0231-5

So haben wir denn genügenden Grund um anzuerkennen, dass die von Lermer und Holzner angeführten entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen, welche den eingebürgerten Ansichten über den Bau der uns interessirenden Inflorescenz widersprechen, auf einem Irrthum in der Beobachtung beruhen, und dass die Entwickelungsgeschichte vielmehr die Richtigkeit der von uns oben der Irmisch's Arbeit entlehnten Ansicht über die morphologische Bedeutung der Bracteen bei Humulus, wie überhaupt über die Natur der weiblichen Inflorescenz dieser Pflanze thatsächlich vollkommen bestätigt.

Es erübrigt noch, die Abweichung der Auffassungen dieses Verfassers und seines Zeitgenossen Wydler zu untersuchen, um manche Ungenauigkeiten der Wydler'schen Erklärung der uns interessirenden Inflorescenz hervorzuheben. Dies scheint uns umsomehr nothwendig, als die modernen Verfasser, wie wir sahen, die Wydler'sche Deutung wiederholen — vielleicht auch nicht aus dem Grunde, dass sie gerade der Ansicht dieses Gelehrten den Vorzug geben, sondern weil sie keine wesentliche Abweichung der Meinungen der beiden Gelehrten erkennen.

Ich gestatte mir an dieser Stelle einige elementare organographische Bemerkungen. Stellen wir uns eine Axe vor, die zwei Blattgebilde trägt und mit einer Blüthe abschliesst. Nehmen wir zunächst an, dass in den Achseln der Blattgebilde sich zwei Triebe entwickelt haben, welche ebenfalls je mit einer Blüthe endigen; wir erhalten dadurch eine bestimmte oder cymöse Inflorescenz, Dichasium genannt. Lassen wir ferner zu, dass die Mittelblüthe des Dichasiums sich aus irgend welchen Gründen nicht entwickelt; dies hindert uns nicht, diese Inflorescenz nach ihrem Typus als Dichasium zu betrachten. Stellen wir uns nun einen anderen Fall vor: die Axe trägt in den Winkeln ihrer zwei unteren Blätter je einen mit einer Blüthe gekrönten Trieb, produzirt aber weiter in ihrem oberen Theile noch Blätter und schliesst sich selbst mit keiner Blüthe ab [1]); das ist offen-

---

bildungen ersehen werden. In Taf. VII Fig. 7 ihrer Arbeit werden vier angeblich bereits differenzirte Blüthenaxen dargestellt, die noch keine Anlagen der Bracteen begleiten. In Fig. 8 derselben Tafel haben wir das folgende Stadium: hier sieht man die schon bedeutend entwickelten Bracteen der seitlichen Blüthen, während die Blüthenaxen selbst, ohne sich fortentwickelt zu haben, vielmehr wieder mit einander verschmolzen zu sein scheinen. Offenbar entspricht Fig. 7 unserer Abbildung 24 Taf. VII, und die Höckerchen, die darauf als Anlagen der lateralen Blüthen bezeichnet werden, sind thatsächlich die Anlagen der betreffenden Bracteen.

1) Gerade einen solchen Fall bieten die Triebe der weiblichen Exemplare von Cannabis und die Blüthensprosse der männlichen Pflanzen beider Gattungen von der Fam. Cannabineae.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0232-0

bar kein Dichasium mehr, überhaupt gar keine cymöse Inflorescenz. Wenn aber in diesem Falle die Axe, nachdem sie die beiden ersten Blätter und die Triebe in den Winkeln derselben hervorgebracht, sich nicht fortentwickelt, so haben wir ein Verzweigungssystem, welches äusserlich einem Dichasium, dem die Mittelblüthe fehlt, vollkommen gleicht, was freilich den wesentlichen morphologischen Unterschied zwischen den beiden Systemen nicht im Mindesten vermindert.

Die vierblüthige Gruppe bei Humulus gehört ohne Zweifel zum letzten der betrachteten Fälle. Der verkürzte Trieb, dessen Scheitel in Form einer kleinen Wölbung zwischen den Mittelblüthen zu finden ist (Taf. VI Fig. 10, Taf. VII Fig. 31), im Falle, dass er sich fortzuentwickeln hätte, würde mit der Blüthe nie abgeschlossen werden. Dies erhellt vollkommen aus der Untersuchung der entsprechenden Triebe bei Cannabis und der männlichen Exemplare von Humulus. Darauf weisen auch die beobachteten anomalen Fälle hin, wo der gewöhnliche Kurztrieb sich in der That entwickelte; er bildet dann ein seitliches Zäpfchen, das, wie sämmtliche Zapfen von Humulus, mit keiner Blüthe endigt. In der Familie Cannabineae, sowohl bei männlichen, wie bei weiblichen Pflanzen, sind überhaupt nur diejenigen Axen mit Blüthen gekrönt, welche in den Achseln der Vorblätter entstehen; die von Wydler und Engler in der Inflorescenz von Humulus willkürlich addirte endständige Blüthe mag als einzige Ausnahme aus dieser Regel gelten.

Also finden wir in der weiblichen Inflorescenz von Humulus durchaus keine Dichasien vor. Diese Inflorescenz erscheint in den ersten zwei Stufen ihrer Verzweigung von botryschem Typus, und erst in der dritten und selten vorkommenden vierten Stufe cymös, also — gemischt.

Als Inflorescenz nehmen wir hier nicht das einzelne Monochasium an, sondern den ganzen „Zapfen", welcher eigentlich nicht dem entspricht, was Golenkin für die Inflorescenz der männlichen Pflanze hält, sondern dem, was er an den weiblichen Exemplaren von Cannabis als blüthentragenden Trieb bezeichnet, und was auch wir dafür anerkennen. Bei den weiblichen Pflanzen von Humulus sind die blüthentragenden Spitzen derselben Triebe so differenzirt, ihre Blätter und Zweige haben dermassen den vegetativen Charakter eingebüsst und sich specialisirt, dass wir die erwähnten Spitzen ohne Bedenken für Inflorescenzen erklären können. Eine grössere Specialisirung der weiblichen Inflorescenzen von Humulus, im Vergleich zu den entsprechenden blüthentragenden Trieben von Cannabis, lässt sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0233-6

nicht erst im fertigen Zustande wahrnehmen: wie oben angedeutet, äussert sie sich schon im Laufe der Entwickelung in ganz bestimmter Weise.

Bei dem vergleichenden Studium der Anordnung der weiblichen Blüthen bei den Cannabineen erweist sich die Kenntnis der Inflorescenzen des dritten Repräsentanten dieser Familie — des japanischen Hopfens (Humulus japonicus Sieb. et Zucc.) als sehr lehrreich; ich habe mich überzeugen können, dass diese Pflanze durch eine ganze Reihe von Merkmalen dem Hanfe viel näher steht, als der gewöhnliche Hopfen. Die Dichasien der männlichen Inflorescenz von H. japonicus unterscheiden sich nach Golenkin von denjenigen des gewöhnlichen Hopfens und sind vielmehr den Dichasien des Hanfes ganz ähnlich, so dass die blüthentragenden Triebe des japanischen Hopfens sich weniger von den vegetativen unterscheiden. Was Golenkin betreffs der Anordnung männlicher Blüthen bei dieser interessanten Pflanze hervorgehoben, finden wir auch in ihren weiblichen Inflorescenzen.

Die der Inflorescenz vorangehenden Blätter, wie auch die Deckblätter der Inflorescenz selbst, sind bei dem japanischen Hopfen nicht so stark reducirt, wie bei dem gewöhnlichen Hopfen. Bei den Früchten erreichen hier die Deckblätter des unteren Zapfentheiles gewöhnlich bedeutende Dimensionen und sind in Stiel und Blattspreite zergliedert. In den Winkeln dieser Blätter finden wir grösstentheils bloss ein Blüthenpaar vor, wie bei Cannabis (Taf. VI Fig. 14); nur selten kommen hier im mittleren Theile der Inflorescenz dreiblüthige Gruppen vor, welche sich derart bilden, dass eine secundäre Blüthe sich an der Basis der einen primären entwickelt; noch seltener treten auch vierblüthige Gruppen auf, wie es gewöhnlich bei H. Lupulus der Fall ist. Die Bracteen bilden bei dem japanischen Hopfen keinen Flugapparat, sondern decken die Blüthen, ohne dieselben jedoch so fest zu umhüllen, wie dies bei dem Hanfe der Fall ist (cf. Taf. VI Fig. 14, 10 u. 1). Die vor der Inflorescenz sitzenden Blätter tragen bei H. japonicus in ihren Achseln stets kurze Zweige, welche in Inflorescenzen auslaufen und solche ebenfalls in den Winkeln ihrer Vorblätter tragen. Die letzten dieser Blätter sind nahe an die Inflorescenz gerückt und unterscheiden sich von den unteren Deckblättern der Inflorescenz nicht, so dass wir in gewissen Fällen diese Blätter mit ihren axillären Zweigen etwa zu der Inflorescenz rechnen und das ganze System für einen einzigen im unteren Theile zusammengesetzten Zapfen halten könnten. Demnach

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0234-2

besitzt die weibliche Inflorescenz von H. japonicus lange nicht den differenzirten Charakter, welcher den Zapfen von H. Lupulus eigen ist, und stellt gleichsam eine Mittelform zwischen dem blüthentragenden Triebe von Cannabis und Inflorescenz von H. Lupulus dar.

Wenden wir uns nun zur Entwickelung der weiblichen Blüthe selbst von H. Lupulus. Nach meinen Beobachtungen geht sie folgendermaassen vor sich.

Ebenso wie bei Cannabis erscheinen auf den Blüthenaxen, deren Entstehen wir bereits verfolgt haben, vier median gestellte alternirende Blattanlagen. Die erste setzt an der Vorderseite der Axe an (Taf. VII Fig. 27 p_1); nachdem sie in Gestalt eines Wulstes den grössten Theil des Axenumfanges umfasst hat, verschmelzen ihre seitlichen Ränder mit den Rändern einer andern Blattanlage, welche über der ersten, an der dorsalen Axenseite entstanden ist (Taf. VII Fig. 29). Als Produkt des Verwachsens dieser beiden unteren Blattanlagen erscheint das Perigon, welches sich bei Humulus stets wohl entwickelt. In einigen Fällen gelingt es, in dem bereits ausgewachsenen Perigon seine Entstehung aus zwei Blättern festzustellen, wenn eben zwei, obgleich schwach markirte Lappen — der eine schmälere nach hinten und der andere, viel breitere, nach vorn (Taf. VI Fig. 12) — noch nachweisbar sind.

Den Perigonblättern ähnlich legen sich und verwachsen unter einander die Anlagen der beiden oberen Blattgebilde der Blüthe — die der Fruchtblätter. Noch vor dem Verwachsen der Anlagen des Perigons erscheint an der Vorderseite der Axe das erste Fruchtblatt (s. die linke secundäre Blüthe auf Abbildung 29 Taf. VII); bedeutend später legt sich das zweite Fruchtblatt, welches höher als das erste auf der hinteren Axenseite entspringt (Taf. VII Fig. 30). Die Samenknospe wird auch hier offenbar vom Axenscheitel gebildet, welcher, wie bei Cannabis, zunächst etwas geneigt wird, später aber, infolge der allmählichen Verlängerung des die Fruchtblätter trennenden Internodiums in den oberen Theil des Fruchtknotens versetzt wird. Wir sehen (die citirten Abbildungen beweisen es zur Genüge), dass sich die Blüthentheile von Humulus gerade in derselben Reihenfolge und in denselben räumlichen Verhältnissen bilden, wie es für die Blüthen von Cannabis bereits dargestellt ist. Um eine wörtliche Wiederholung des im ersten Kapitel Gesagten zu vermeiden, will ich nicht bei der Beschreibung dieses uns schon bekannten Verhältnisses verweilen und fasse die Ergebnisse meiner Beobachtungen über die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0235-8

Bildung und Entwickelung des Embryosackes in der Samenknospe von Humulus kurz zusammen.[1])

Während die Samenknospe noch ihre ursprüngliche Lage in der Basis des Fruchtknotens einnimmt, bevor die Integumente sich bilden, fällt es nicht schwer, im Gewebe des jungen Nucellus eine subepidermale Zelle zu unterscheiden, die auf der Längsaxe des Organs liegt und sich von den Nachbarzellen durch grössere Dimensionen auszeichnet. Nachdem das innere Integument der Samenknospe entstanden, seltener etwas später, nachdem die Anlage des äusseren Integuments bereits sichtbar ist, theilt sich diese Zelle in zwei ungleiche Tochterzellen: die äussere, kleinere, sog. Schicht- oder Tapetenzelle und die beinahe zweimal so grosse innere, die Embryosackmutterzelle. Gegen dieselbe Zeit, zuweilen auch vor der erwähnten Theilung (Taf. X Fig. 1) oder bald darauf entstehen die Tangentialscheidewände in den Zellen der Epidermalschicht an der Spitze des Nucellus. Durch eine Tangentialwand theilt sich auch die Schichtzelle, so dass die Embryosackmutterzelle bald nach ihrer Entstehung gewöhnlich mit vier über einander gelagerten Zellen bedeckt wird (Taf. X Fig. 2). Die Mutterzelle selbst ist in diesem Entwickelungsstadium in die Länge ausgedehnt und enthält in ihrem vorderen Theile einen grossen, länglichen, an Chromatin armen Zellkern. Bald theilt sie sich in zwei Zellen, deren die hintere, grössere, wiederum in zwei Tochterzellen zerfällt. Die hintere von den drei auf diese Weise entstandenen Zellen ist der Embryosack (Taf. X Fig. 3). Während die beschriebenen, zur Bildung des Embryosacks führenden Theilungen noch vor sich gehen, vermehren sich sowohl diejenigen Zellen, die durch Theilung der Epidermalschicht entstanden sind, wie auch jene, die ihren Ursprung der Schichtzelle verdanken; diese und jene theilen sich hauptsächlich durch tangentiale Scheidewände und bilden insgesammt die massige Spitze des Nucellus der Samenknospe (Taf. X Fig. 3). Indem der Embryosack wächst und seine Geschwisterzellen wie auch die Zellen des benachbarten Gewebes verdrängt, dringt er nicht weit in das Gewebe der Kernspitze ein, so dass sein Vorderende zur Zeit

---

1) Bei diesen Beobachtungen bediente ich mich sowohl aufgehellter junger Samenknospen, an denen die Reihenfolge der Zelltheilung leicht zu verfolgen ist, wie auch Mikrotomserienschnitte. Mit Essigsäure-Quecksilberchlorid in alkoholischer Lösung wurde der Inhalt des Embryosacks in den verschiedenen Entwickelungsstadien genügend fixirt; die Objecte wurden in toto mit Saffranin durchgefärbt, die Schnitte mit Hämatoxylin tingirt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0236-4

ler Befruchtung von vielen Zellenschichten, die, wie erwähnt, zweifacher Herkunft sind, verdeckt bleibt.[1])

Was nun die Vorgänge im Innern des Embryosacks während seiner Entwickelung betrifft, d. h. die Theilung dessen Kernes, die Bildung des Eiapparats und der Antipoden, so zeigen die Abbildungen 4—8 Taf. X, welche die von mir beobachteten Hauptstadien vorstellen, dass diese Processe bei Humulus auf normale, den Angiospermen eigene Art verlaufen. Ueberhaupt bietet die Entstehung und Entwickelung des Embryosacks bei Humulus, wie wir sahen, weder Abweichungen, noch wesentliche Eigenthümlichkeiten. Von Interesse erscheint bei der Entwickelung des Nucellus der Samenknospe die Bildung einer vielschichtigen „Epidermalkappe" — eine Erscheinung, die bekanntlich bei den Angiospermen nicht oft zu beobachten ist.[2])

Die vollkommen entwickelte weibliche Blüthe des gewöhnlichen Hopfens ist derselben des Hanfes, wie gesagt, sehr ähnlich (Taf. VIII Fig. 1 u. 2). Die Hauptunterschiede zwischen beiden liegen in Folgendem. Das Perigon ist bei Humulus stets entwickelt, dabei bedeutend dicker als bei Cannabis; der Scheitel des Fruchtknotens ist viel massiger und trägt vorne und hinten je eine Hervorwölbung; die Samenknospe ist schwächer gekrümmt, so dass sie, nachdem der Embryo bereits angelegt wird, an die Samenknospe von Cannabis in einem viel früheren Entwickelungsstadium erinnert. Die Blüthe von H. japonicus (Taf. VIII Fig. 3) ist eher derjenigen von Cannabis, als der Blüthe von Humulus Lupulus ähnlich: ihr Perigon ist ebenso dünn, wie bei jenen Formen von Cannabis, wo sich das Perigon bildet; auch verursacht das Perigon dieselbe bunte Zeichnung an den reifen Früchtchen, welche den gewissen Formen von Cannabis eigen ist; die Samenknospe ist in derselben Weise gekrümmt wie bei Cannabis; der Scheitel des Fruchtknotens endlich ist, wenn auch bedeutend dicker als bei Cannabis, so doch weniger massig als bei H. Lupulus.

Vergleichen wir jetzt die oben dargelegten Thatsachen der Ent-

---

1) Lermer und Holzner nehmen irrthümlich an, dass der Embryosack bei Humulus von den oberflächlichen Nucellarzellen nur durch die Tapetenzellen getrennt ist.

2) Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich diese Erscheinung unter den Repräsentanten der Ordnung der Urticinen als sehr verbreitet erweisen wird: ausser den Cannabineen hatte ich Gelegenheit, scharf abgegrenzte, mehrschichtige Epidermalkappe an den Samenknospen von Urtica und Morus zu beobachten.

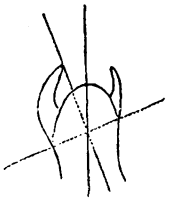
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0237-0

wickelungsgeschichte der Blüthe des Hopfens mit denen, welche wir hinsichtlich dieses Gegenstandes in der Arbeit von Lermer und Holzner finden. Wie aus den oben angeführten Citaten ersichtlich, meinen diese Forscher, dass das Perigon der weiblichen Blüthe von Humulus von einem einzigen Blatte gebildet wird, dessen Mitte an der Vorderseite der Blüthe liegt, die Ränder aber sich an der Hinterseite der Blüthe zusammenschliessen. Nach meinen Beobachtungen erweist sich diese Ansicht nicht zutreffend. Wie es zu erwarten war, legt sich das Perigon bei Humulus genau so an, wie bei Cannabis, d. h. es bilden sich zwei gesonderte Perigonblattanlagen. Die Unzulänglichkeit von Lermer's und Holzner's Ansicht über die Natur des Perigons bei den Cannabineen lässt sich besonders leicht in den Fällen zeigen, wo, wie es bei Cannabis-Formen vorkommt, gerade die hintere Perigonblattanlage, deren Existenz die genannten Verfasser überhaupt leugnen, sich einzig und allein entwickelt und ein selbständiges Blättchen gibt (Taf. VI Fig. 3—7).

Ferner behaupten Lermer und Holzner, dass die Samenknospe von Humulus von dem unteren Teile des hinteren Fruchtblatts gebildet wird, dann aber dem Wachsthum der Basis dieses Fruchtblatts zufolge hinaufgetrieben wird. Nach manchen Bedenken entscheiden sich die genannten Gelehrten die Samenknospe, mit Čelakovsky, für ein Produkt des Fruchtblatts anzusehen. Während aber nach Čelakovsky die Samenknospe von Cannabis von dem vorderen Fruchtblatte erzeugt werden muss, lassen Lermer und Holzner die Samenknospe von Humulus, die ebenso wie bei Cannabis angelegt wird, aus dem hinteren Fruchtblatte entstehen. Dieses Resultat kann die Gründlichkeit der obigen Deutung wohl ans Tageslicht bringen. Thatsächlich wird die Samenknospe bei den beiden fraglichen Pflanzen ebenso wenig vom vorderen, wie vom hinteren Fruchtblatte erzeugt. Sowohl bei Humulus als bei Cannabis (Taf. VIII Fig. 15—17) ist es nicht die Samenknospe, die sich auf dem hinteren Fruchtblatte bildet, sondern dieses Fruchtblatt legt sich unter dem Axenscheitel an, welch letztere selbst zur Anlage der Samenknospe wird; diese Anlage ist somit schon früher vorhanden, als das hintere Fruchtblatt angelegt wird. Offenbar haben Lermer und Holzner die ersten Anlagen der Fruchtblätter nicht gesehen und legen ihren Folgerungen die Untersuchung verhältnissmässig späterer Stadien zu Grunde. Dies erhellt auch daraus, dass sie die beständige und deutlich wahrnehmbare Reihenfolge, in der die Fruchtblätter entstehen, nicht erwähnen. Dass die Samenknospe dem hinteren Fruchtblatte

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0238-6

gehört, schliessen sie daraus, dass ihren Angaben nach die Samenknospe in der jungen Blüthe dem hinteren Fruchtblatte näher liegt, als dem vorderen. Man kann sich jedoch leicht überzeugen, dass der Umstand, auf den sich Lermer und Holzner berufen, thatsächlich nicht existirt; auch ist es nicht schwer zu erraten, was sie irregeführt hat. Es will mir scheinen, als bestände die Ursache des Fehlers eigentlich darin, dass die Beobachter die höhere Lage des hinteren Fruchtblattes im Vergleich zum vorderen ausser Acht lassen, indem sie die Fruchtblätter für opponirt halten. Es versteht sich von selbst (das nebenstehende Schema muss es veranschaulichen), dass, wenn wir die in der Wirklichkeit auf verschiedenen Niveaus entspringenden Fruchtblätter für opponirte halten, oder was dasselbe ist, die longitudinale Blüthenaxe anstatt senkrecht etwas geneigt führen, der factisch streng centrale Axenscheitel der Basis des einen (in unserem Falle des oberen) Fruchtblattes näher zu liegen scheinen muss. Die Basis dieses jüngeren Fruchtblattes muss natürlich kleiner sein, als diejenige des älteren unteren Fruchtblatts, was freilich die Illusion noch erhöht.



Schematische Darstellung des Medianschnittes durch den jungen Fruchtknoten einer Cannabinee; rechts das hintere, links das vordere Fruchtblatt.

Nach dem Gesagten gründen sich die von meinen Resultaten abweichenden Angaben von Lermer und Holzner nicht auf neue, von diesen Gelehrten entdeckten Thatsachen, sondern auf die neue, meines Erachtens falsche Deutung der bereits bekannten Verhältnisse. Die Blüthe von Humulus steht thatsächlich ihrer Entwickelung und ihrem Bau nach der Blüthe von Cannabis sehr nahe und alles, was wir im vorausgehenden Kapitel von dem morphologischen Charakter der letzteren Blüthe sagten, kann auch für die erstere gelten.

III. Der Weg des Pollenschlauches im Stempel der Cannabineen.

In der botanischen Litteratur finden wir keine sicheren Angaben über den Durchgang des Pollenschlauchs im Fruchtknoten von Cannabis und Humulus. Bis jetzt ist es noch Niemand gelungen, den Pollenschlauch dieser Pflanzen auf seinem ganzen Wege vom keimenden Pollenkorn bis zum Embryosack zu verfolgen, obgleich mehrere derartige Versuche gemacht worden sind und die italienischen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0239-4

Botaniker z. B. offenbar nicht geringe Mühe daran gewandt haben, den Pollenschlauch bei Cannabis ausfindig zu machen.

Die Untersuchungen der italienischen Botaniker über den Pollenschlauch von Cannabis wurden zu einem ganz anderen Zwecke angestellt, als jetzt die unseren. Es entstand nämlich am Ende des vorigen Jahrhunderts die Vermuthung, die Reproduktion bei Cannabis könne eine parthenogenetische sein. Die hauptsächlich von Spallanzani angestellten Versuche erwiesen, dass die weiblichen Pflanzen von Cannabis, welche, getrennt von den männlichen gezogen, vor dem Zugang des Pollens auf verschiedene Weise geschützt wurden, dennoch keimfähige Samen brachten. Aus diesen Experimenten zog Spallanzani[1]) den Schluss, dass die Embryonen in den Samenknospen von Cannabis ohne vorangehende Bestäubung ihrer weiblichen Blüthen entstehen können. Diese Anschauung, welche von vielen Botanikern der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts angenommen wurde, hatte zuerst Gasparrini in Abrede gestellt. Er wies darauf hin, dass in Spallanzani's Experimenten die Eventualität des sexuellen Vorgangs nicht völlig beseitigt worden war und äusserte die Meinung, dass es das einzige sichere Mittel gibt, sich von dem Vorhandensein der Befruchtung bei Cannabis zu überzeugen, das, die Sexualorgane genau zu untersuchen. Auf Grund seiner Beobachtungen behauptet Gasparrini in seinem Werke „Ricerche sulla embriogenia della canapa",[2]) dass die Reproduktion bei Cannabis keinerlei Abweichungen von den allgemeinen Regeln bietet. Für Gasparrini war es im Hinblick auf das erwähnte Ziel seiner Untersuchung besonders wichtig, den Pollenschlauch im Stempel von Cannabis zu verfolgen. Dies gelang ihm jedoch nur unvollkommen: er hatte den Pollenschlauch bloss innerhalb des Nucellus der Samenknospe gesehen. Nach Gasparrini tritt der Pollenschlauch in die Spitze des Kerns durch eine besondere daselbst befindliche Oeffnung.

Der Pollenschlauch von Cannabis ist noch von Briosi und Tognini untersucht worden; in der Arbeit dieser Botaniker[3]) finden wir darüber folgende Mittheilungen: „I grani del polline portuti dal vento sugli stimmi vengono ivi trattenuti dalle papille di questi; quivi essi germinano e i loro bubelli pollini ci scendono, tenendosi all'esterno, fra le dette papille sino allo sommità dell' ovario. Per la fessura

1) Spallanzani L., Dissertazioni di fisica animale e vegetale. Modena, 1780.
2) Gasparrini G., Ricerche sulla embriogenia della canapa. Napoli, 1862.
3) Briosi e Tognini, l. c. pag. 56.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0240-4

formata dai lobi ovarici, altrove deseritta, strettissima, e in questo tempo forse di già chiusa nelle parte superiore, si deve far strada il budello del polline: diciamo si deve perchè a noi non è mai ri uscito di poterlo cogliere in tale posizione. Penetrato nell'ovario, il budello piega e scorre sulla protuberanza placentare e funiculare per entro lo stretto e lungo canale lasciato fra questa e la parete ovarica e si dirige al micropilo.

Non è facile sorprendere il budello pollinico in questo suo percurso; a novi, almeno, non vene dato di vederlo che una sol volta, in un preparato dal quale si torse la fig. 7 della tav. XVI.“ [1])

Hinsichtlich des Pollenschlauches bei den Arten von Humulus habe ich in der Litteratur keine Angaben vorgefunden. Lermer und Holzner sprechen in ihrer Arbeit[2]) nur von dem Leitgewebe, welches nach ihren Worten am Scheitel des Fruchtknotens von Humulus von dem dasselbe umgebenden Parenchym nicht abgegrenzt ist und sich von diesem nur durch grössere Intercellularräume auszeichnet, innerhalb des Fruchtknotens aber aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen besteht.

Bezüglich der vorhandenen Angaben über den Pollenschlauch der Cannabineae können wir nicht umhin zu bemerken, dass, obwohl Gasparrini, wie auch Briosi und Tognini hervorheben, der Pollenschlauch soll die Samenknospe durch die Fruchtknotenhöhle erreichen, es in Wahrheit Niemand gelungen ist, denselben an Ort und Stelle zu treffen; schon dieser Umstand allein lässt es vermuthen, dass der Pollenschlauch bei den uns interessirenden Pflanzen Abweichungen aufweisen werde, etwa derart, wie es in letzterer Zeit betreffs der Ulme und der Feldrüster von Nawaschin beschrieben wurde.

Bevor ich zu meinen Beobachtungen über das Wachsthum des Pollenschlauches bei Cannabis und Humulus übergehe, will ich mich etwas bei der Untersuchung der Organe und Gewebe aufhalten, durch welche, oder in deren Nähe der Pollenschlauch vermuthlich seinen Weg nimmt.

Als Narben können bei den Cannabineen diejenigen Organe functioniren, welche man hier gewöhnlich Griffel oder Griffelzweige

---

1) Auf der Abbildung ist ein kleines Ende des Pollenschlauchs dargestellt, welches innerhalb des Gewebes der oberen Wand des Fruchtknotens liegt und dessen Spitze in die Fruchtknotenhöhle hineinragt.

2) Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntniss des Hopfens, Theil 2, pag. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0241-0

nennt. An diesen Griffeln bilden sich in basipetaler Folge Papillen, welche einfache, ungetheilte Auswüchse der Aussenzellen des Griffels darstellen (Taf. VIII Fig. 4, 5, 6). Die Narben der Cannabineen gehören somit jenem Typus an, welcher den meisten windblüthigen Pflanzen eigen ist. Bei Cannabis und Humulus japonicus sind die Narben dünner und tragen eine geringere Anzahl kürzerer Papillen, als es bei Humulus Lupulus der Fall ist. Im Scheitel des Fruchtknotens lässt sich bei allen untersuchten Repräsentanten der Familie ein Gewebestrang[1]) unterscheiden, der sich vom Ansatzpunkte des Griffels nach der Längsaxe des Fruchtknotens richtet und sich an das Gewebe der dorsalen Seite des äusseren Integumentes der Samenanlage anschliesst. Das Gewebe dieses Stranges hebt sich von dem umgebenden Parenchym nicht deutlich ab und zeichnet sich nur durch geringere Dimensionen seiner Zellen und den an Plasma reicheren Zellinhalt aus (Taf. IX Fig. 2 u. 9). Bei Cannabis sind die Zellen dieses Stranges isodiametrisch, bei Humulus Lupulus sind sie etwas gedehnt und zwar in derselben Richtung, wie der ganze Strang.[2])

Interessante Eigenthümlichkeiten bieten die Integumente der Samenknospe bei den Cannabineen.

Bei Cannabis wird das dünne innere Integument, welches grösstentheils aus drei Zellenlagen besteht, an der Kernspitze bedeutend dicker und mehrschichtig; dasselbe wölbt sich über die Kernspitze, indem es an der Vorderseite der Samenknospe das äussere Integument überragt (Taf. VIII Fig. 1 u. 7). Dieses letztere wird an der Vorderseite der Samenknospe durch 3—5 Zellenlagen gebildet, an der Hinterseite aber ist es sehr dick und massig.[3]) In der Samenknospe der Cannabis, welche schon bereit ist, den Pollenschlauch

---

1) Auf Fig. 1, 2 und 3 von Taf. VIII ist dieses Gewebe schraffirt.

2) Briosi und Tognini beschreiben bei Cannabis innerhalb der oberen Wand des völlig entwickelten Fruchtknotens „einen engen Kanal, innerhalb dessen der Pollenschlauch hinabsteigt" (s. Briosi und Tognini, l. c. pag. 51). In derjenigen Entwickelungsperiode des Stempels von Cannabis, wo die Narben zu functioniren beginnen, habe ich einen solchen Kanal nicht mehr vorgefunden. Ebenso wenig habe ich bei Humulus im Gewebe des erwähnten Stranges jene Intercellularräume gesehen, von denen Lermer und Holzner sprechen.

3) Briosi und Tognini betrachten die massige Gewebepartie, welche sich an das innere Integument von hinten anschliesst, als ein Produkt von Verschmelzung des äusseren Integuments mit dem Funiculus. Lermer und Holzner halten hingegen dieses Gebilde bei Humulus durchaus für einen Theil des äusseren Integuments. Die Entwickelungsgeschichte bestätigt die letztere Ansicht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0242-6

zu empfangen, ist zwischen dem inneren und äusseren Integumente, von der Hinterseite, auf der Höhe des oberen Endes vom Embryosack, ein kleiner Raum zu bemerken (Taf. VIII Fig. 7 u. 8, Taf. IX Fig. 8 u. 11); dieser Raum entspricht vollständig demjenigen, welchen Nawaschin bei der Ulme beschrieben hat, und welchem er den Namen „Taschenhöhle" gibt. Oberhalb dieses Raumes verschwindet bei Cannabis die Grenze zwischen den zwei Integumenten der Samenknospe (Taf. VIII Fig. 7 u. 8, Taf. IX Fig. 5, 10, 11). Doch was uns hier am allermeisten frappirt, ist die völlige Abwesenheit der Mikropyle. Ein genaues Studium sowohl der aufgehellten, unverletzten Samenknospen, wie auch der Längs- und Querschnittserien, hilft uns nicht einmal eine wahrnehmbare Grenze zwischen den Theilen der Integumente zu erkennen, geschweige denn, das Vorhandensein irgend eines Kanals über dem Scheitel des Nucellus der Samenknospe festzustellen. Der Nucellarscheitel ist von einem ununterbrochenen, dichten Gewebe verdeckt, welches unmittelbar in das Gewebe der oberen Wand des Fruchtknotens übergeht (Taf. VIII Fig. 7 u. 8, Taf. IX Fig. 4, 10, 11). Der gerade über dem Nucellarscheitel liegende Theil der Integumente lässt beim Untersuchen seiner Struktur an aufgehellten Präparaten die Eigenschaften eines Gewebes erkennen, welches durch Verflechtung der Elemente entstanden ist, und erinnert etwas an das Pseudo-Parenchym einiger Pilze. Wenn wir die Integumente einer mit Eau de Javelle behandelten Samenknospe mit einer Nadel vorsichtig auseinanderhalten, können wir die Art der Verschmelzung der Integumente bei Cannabis erklären. Es erweist sich, dass das äussere Integument sich auf den oberen Theil des inneren von hinten legt (Taf. VIII Fig. 10); einige seiner Aussenzellen ragen in Gestalt von Papillen hervor und wachsen in die Mikropyle der jungen Samenknospe wie auch zwischen den Zellen des inneren Integuments hinein. Diejenigen Zellen des inneren Integuments, welche den Kanal der Mikropyle bekleiden sollten, strecken sich ebenfalls zu Papillen aus; indem diese letzteren sich nach innen und abwärts richten, bilden sie durch Verflechtung mit einander und mit den Papillen des äusseren Integuments ein ununterbrochenes Gewebe aus. Bei Cannabis besitzt demnach die Samenknospe zur Zeit, wo dieselbe vollkommen reif, d. h. den Pollenschlauch zu empfangen bereit ist, keinen Mikropylkanal[1]): er wird auf eine

1) Merkwürdigerweise hat schon Gasparrini in seiner obengenannten Arbeit darauf hingewiesen, dass bei Cannabis Samenknospen ohne Mikropyle vor-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0243-2

ähnliche Weise, wie bei manchen Pflanzen der Griffelkanal, obliterirt.[1])

Ebensowenig habe ich eine einigermaassen bemerkliche Mikropyle in den Samenknospen von Humulus Lupulus entdeckt, bei welcher Pflanze die beiden Integumente denselben von Cannabis ähnlich ausgebildet sind. Das innere Integument ragt bei Humulus an der Vorderseite der Samenknospe ebenso über das äussere hinaus und ist im oberen Theile bedeutend dicker (Taf. VIII Fig. 2 und 13). Eine Tasche zwischen den Integumenten ist hier aber meist gar nicht vorhanden. Das Verwachsen der Integumente findet auch hier statt, doch etwas anders als bei Cannabis. Der hintere Theil des äusseren Integuments, der bei Humulus noch massiger ist als bei Cannabis, legt sich nicht von oben her, sondern seitlich auf das innere Integument; die oberflächlichen Zellen dieses Theiles wachsen zu Papillen sowohl auf der der Ansatzstelle der Samenknospe zugewandten Seite aus, wie auch oben auf der entgegengesetzten Seite, welche an das innere Integument grenzt (Taf. VIII Fig. 14). Der letzteren Papillengruppe entgegen wächst ein Bündel von Papillen aus der verdickten Spitze des inneren Integuments hervor; die Papillen der beiden Integumente werden zwischen einander geschoben und die oberen Theile der Integumente verwachsen somit an der Hinterseite der Samenknospe vollständig. Zu Papillen werden auch die Zellen der zusammenfallenden Ränder des inneren Integuments, infolge dessen keine Spur der Mikropyle bereits vor der Befruchtung nachbleibt.[2])

Der Struktur der Integumente nach unterscheiden sich die Samen-

---

kommen; solche Samenknospen hielt er für anomal, meinte, sie werden nicht befruchtet und erklärte daraus die Sterilität vieler weiblichen Blüthen von Cannabis. Ich habe ein paar Hundert Samenknospen von Cannabis untersucht, welche von Pflanzen verschiedener Abarten herrührten, die wiederum von Samen verschiedensten Ursprungs entstanden und habe keine einzige reife, mit einem Mikropylekanal versehene Samenknospe von Cannabis gefunden. Briosi und Tognini erwähnen in ihrem Werke, dass die Integumente der Samenknospe bei Cannabis mit Papillen bedeckt sind; die schematische Abbildung (Taf. XVII Fig. 3), die die erwähnten Verhältnisse darstellen soll, entspricht jedoch der Wahrheit durchaus nicht.

1) S. Capus, Anatomie du tissu conducteur. Paris 1879, pag. 18, und Dalmer, Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen, pag. 15 (Separat-Abdruck a. d. Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XIV, N. F. VII).

2) Beim Hopfen habe ich weder einen Kanal der Mikropyle, noch ein von vorne umgebogenes äusseres Integument gesehen, wie es Lermer und Holzner darstellen (s. Lermer und Holzner l. c. Taf. X 1).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0244-8

knospen des japanischen Hanfes von denjenigen des gewöhnlichen hauptsächlich dadurch, dass zur Befruchtungszeit das innere Integument bei der zuerst genannten Art gewöhnlich den Nucellus nicht überragt, so dass die Spitze des letzteren nackt bleibt.

Diese interessante und charakteristische Erscheinung, das Zusammenwachsen der oberen Integumenttheile bei den Cannabineen hat offenbar als die nächste mechanische Ursache den Umstand, dass zur Zeit der definitiven Entwickelung der Integumente die Samenknospe bei diesen Pflanzen die Fruchtknotenhöhle vollständig ausfüllt (Taf. VI Fig. 23); beim Fortwachsen müssen die Integumente stark aufeinander drücken und die geringsten nachgebliebenen Zwischenräume füllen. Andererseits hat dieses Verwachsen ohne Zweifel eine gewisse Bedeutung für die Leitung des Pollenschlauches.

Zunächst betrachten wir, wie der Pollenschlauch im Stempel von Cannabis geleitet wird.[1]) Das an die Papille der Narbe festgeklebte Pollenkorn dieser Pflanze treibt den Schlauch durch eine der drei in der Exine existirenden Poren heraus. Der Pollenschlauch kriecht, verschiedenartig sich windend, an der Oberfläche der Papille zu ihrer Basis hin. Seine Spitze trifft bald den durch die betreffende Papille und eine höherliegende Narbenzelle gebildeten Winkel, bald den Winkel der nächsten unteren Papille und drängt sich hier zwischen den Zellen in das Gewebe des Griffels hinein (Taf. VIII Fig. 4 und 5). Innerhalb des Griffels findet man den Pollenschlauch stets inmitten der Centralzellen desselben vor (Taf. IX Fig. 1)[2]), worauf er in die Wand des Fruchtknotenscheitels dringt, um weiter den obenerwähnten Strang des kleinzelligen Gewebes durchzuziehen (Taf. IX Fig. 2 und 9). Indem der Pollenschlauch innerhalb dieses Ge-

---

1) Den Pollenschlauch bei den Cannabineen habe ich an mit Eau de Javelle aufgehellten Griffeln und Samenknospen verfolgt (Fig. 5, 7 – 14 Taf. VIII sind nach solchen aufgehellten Präparaten entworfen, wie auch nach Serien von Längs- und Querschnitten durch die ganze Blüthe. Bei schwacher Färbung mit Hämatoxylin werden die Wände des Pollenschlauches (worauf Nawaschin bezüglich der Birke hingewiesen hat) viel intensiver tingirt, als die Membranen der umgebenden Zellen; dieser Umstand erleichtert sehr die Unterscheidung des Pollenschlauches selbst in den Querschnitten. Alle Abbildungen von Taf. VIII und Taf. X Fig. 2—14 sind nach mit Hämatoxylin und Saffranin gefärbten Schnitten entworfen; auf diesen Abbildungen ist nur der Pollenschlauch colorirt, während das übrige Gewebe ungefärbt geblieben ist.

2) Briosi's und Tognini's Angabe, der Pollenschlauch von Cannabis soll den Fruchtknoten erreichen, indem er längs der Narbe an deren Oberfläche zwischen den Papillen kriecht, erweist sich als durchaus nicht richtig.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0245-4

webes hinabsteigt, tritt er gewöhnlich nahe an den Rand der Fruchtknotenhöhle heran (Taf. IX Fig. 3 und 10), ohne in dieselbe hineinzutreten; er steigt vielmehr tiefer in das Gewebe des äusseren Integuments hinab, um sich bald in der Richtung der Nucellarspitze der Samenknospe plötzlich zuzuwenden. Manchmal zieht der Pollenschlauch auf seinem weiteren Wege das äussere Integument direct durch, springt etwas oberhalb der Taschenhöhle in das innere Integument über und erreicht durch das letztere die Kernspitze (Taf. VIII Fig. 9)[1]). Meistens aber steigt der Pollenschlauch innerhalb des Gewebes des äusseren Integuments hinauf und gelangt in das die Mikropyle füllende Gewebe, indem er den in die Mikropyle eingewachsenen Papillen des äusseren Integuments folgt; endlich steigt er zu dem Nucellus hinab (Taf. VIII Fig. 7 und 10; Taf. IX Fig. 10 und 11). Bei dem Herauspräpariren der Samenknospen lässt sich der Pollenschlauch leicht aus der oberen Wand des Fruchtknotens herausziehen, wobei er stets im Gewebe des Integuments der Samenknospe stecken bleibt (Taf. VIII Fig. 8). Seiner ganzen Länge nach ist der Pollenschlauch sehr fein und zart; dabei findet man auf dem ganzen Wege innerhalb des Fruchtknotens in seinem Innern die sog. cellulösen Pfropfen nur äusserst selten vor. Nachdem er den Nucellus der Samenknospe erreicht hat, treibt er zahlreiche, sackartig aufgeblasene Zweige von mannigfaltiger Form, welche die Nucellarspitze umarmen (Taf. VIII Fig. 7, 8, 10, 12; Taf. IX Fig. 5, 16, 10); endlich wird ein dünnes Schläuchchen erzeugt, das durch die Nucellarspitze[2]) zum Embryosacke vordringt (Taf. IX Fig. 6, 7, 12).

Bei den Humulusarten drängt sich der Pollenschlauch im Griffel hinein (Taf. VIII Fig. 6) und läuft in der oberen Wand des Fruchtknotens genau in der für Cannabis angegebenen Weise. Bei Humulus Lupulus ist er ebenso dünn, wie bei Cannabis, bildet

---

1) In solchen Fällen entspricht der Weg des Pollenschlauches bei Cannabis demjenigen, dem der Pollenschlauch bei den Ulmusarten gewöhnlich folgt.

2) Es wäre überflüssig hinzuzufügen, dass der Kanal in der Nucellarspitze der Samenknospe, dessen Gasparrini erwähnt, thatsächlich nicht existirt. Ueberhaupt erweist sich diejenige Vorstellung, die wir uns von dem Verhalten des Pollenschlauches bei Cannabis nach den Angaben der italienischen Botaniker machen könnten, welche letztere ihn auf seinem ganzen Wege durch Hohlräume und Kanäle gleiten lassen, als durchaus falsch; wir sehen, dass der Pollenschlauch bei dieser Pflanze im Gegentheile seinen Weg sich beständig durch das Gewebe bahnt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0246-0

jedoch die cellulösen Pfropfen viel häufiger. Während ich bei Cannabis stets nur einen Pollenschlauch im Fruchtknoten vorfand, sah ich in den meisten Fruchtknoten von Humulus je zwei oder drei Pollenschläuche. Nachdem der Pollenschlauch zur Samenknospe hinabgestiegen, dringt er bei dieser Pflanze in das Gewebe des äusseren Integuments ein; dabei zieht er sich meist in einer gewissen Entfernung von der Fruchtknotenhöhle hin (Taf. X Fig. 10), zuweilen auch knapp an deren Rand und tritt dann in das äussere Integument zwischen den rückwärts gerichteten Papillen ein (Taf. VIII Fig. 13). Darauf durchbohrt der Pollenschlauch den oberen Theil des äusseren Integuments, tritt an der Stelle, wo die Integumente mit einander verwachsen sind, in das innere Integument ein und erreicht durch dieses letztere die Nucellarspitze, ohne in die obliterirte Mikropyle zu gelangen. Auf diesem Wege (Taf. VIII Fig. 13, Taf. X Fig. 9, 10, 11) nähert sich der Pollenschlauch öfters der Oberfläche der Integumente, erscheint zuweilen selbst in der Fruchtknotenhöhle, um sich jedoch alsbald in die Tiefe des Gewebes wieder zu versenken. Sehr selten geht der Pollenschlauch so oberflächlich zwischen den Papillen der Integumente, dass er herauspräparirt werden kann (Taf. VIII Fig. 14). Ueber der Nucellarspitze bildet der Pollenschlauch von Humulus ebensolche sackartige Auswüchse und treibt ebenfalls einen dünneren Zweig in den Nucellus bis zum Embryosack hinein, wie wir es bei Cannabis beobachtet haben.

Bei Humulus japonicus ist der Pollenschlauch bedeutend dicker als bei Humulus Lupulus und Cannabis. Meist steigt er sehr tief in die Gewebe des äusseren Integuments hinab (Taf. X Fig. 12, 13, 14), geht in das innere Integument gewöhnlich an der Stelle über, wo die Grenze zwischen den Integumenten noch deutlich zu unterscheiden ist, macht dort eine plötzliche Wendung nach oben und steigt durch das Gewebe des inneren Integuments bis zur Nucellarspitze der Samenknospe empor.

Wir sehen also, dass der Pollenschlauch bei den Cannabineen seinen Weg beständig durch die Gewebe nimmt, während die Höhlung des Fruchtknotens allermeist ganz vermieden wird. Der Weg des Pollenschlauches im Fruchtknoten bei den Repräsentanten dieser Familie erweist sich demjenigen am ähnlichsten, ja in manchen Fällen demjenigen ganz gleich, welcher für den Pollenschlauch bei der Ulme und der Rüster festgestellt ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0247-6

Nawaschin's Beobachtungen[1]) haben erwiesen, dass bei diesen zuletzt genannten Pflanzen der Pollenschlauch, indem er aus dem Gewebe des Funiculus durch beide Integumente zur Nucellarspitze der Samenknospe vordringt, die für ihn unübersteigbaren Hohlräume vermeidet. Um aus dem äusseren Integument in das innere zu gelangen, sucht der Pollenschlauch eine Stelle, wo die beiden Integumente eng aneinander liegen; aus dem inneren Integumente tritt er in die Nucellarspitze auf ähnliche Weise über, indem er eine Berührungsstelle zwischen denselben wählt. Durch Hohlräume zu wachsen, ist der Pollenschlauch der Ulmusarten absolut unfähig; geräth seine Spitze in einen Hohlraum, so hört deren Wachsthum auf, und der Pollenschlauch treibt einen Seitenzweig. Infolge solcher Eigenschaften müssen die Pollenschläuche der Ulme und der Rüster, um sich einen bequemen Weg zu bahnen, grosse Umwege und viele vergebliche Versuche machen, über die Hohlräume hinwegzukommen, welche auf ihrem Wege im Fruchtknoten dieser Pflanzen vorkommen.

Es liegt die Vermuthung nahe, dass die Pollenschläuche der den Ulmaceen nahe verwandten Cannabineen dieselben Eigenschaften besitzen; doch haben die Pollenschläuche der Cannabineen kaum dieselben Hindernisse zu überwinden, wie solche bei Ulmus vorliegen; denn in dem Fruchtknoten der Cannabineen finden wir weit günstigere Verhältnisse für das Wachsthum der Pollenschläuche, deren Weg ihren Eigenschaften gemäss eingerichtet zu sein scheint, indem alle Hohlräume auf demselben beseitigt sind: die Integumente an der Hinterseite der Samenknospe verwachsen mit einander, der Mikropylekanal ist obliterirt. Dank dem letzteren Umstande vermag der Pollenschlauch von Cannabis, wie wir sahen, beständig innerhalb des Gewebes verbleibend, einen Weg zu wählen, welcher dem den „porogamen" Pflanzen eigenen nahe kommt. Das Zuführen des männlichen, befruchtenden Elements zum Ei ist bei Cannabis, im Vergleich mit den Ulmus-Arten, einigermaassen vervollkommnet, obgleich nicht in jener Richtung, wie es bei der Mehrzahl der Angiospermen stattgefunden hat. Bei den letzteren gewinnt der Pollenschlauch die Fähigkeit, durch die Hohlräume zu wachsen, und benutzt dieselbe, um den Nucellus der Samenknospe rascher und bequemer zu erreichen; bei den Cannabineen bleibt der Pollenschlauch vielmehr ausschliesslich auf das intercellulare Wachsthum

1) S. S. Nawaschin, Ueber das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Nachrichten der kgl. Akad. d. Wissenschaften 1897.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0248-2

angewiesen, die Zwischenräume und Hohlräume aber, die das Wachsthum des Pollenschlauches beeinträchtigen könnten, wachsen alle zu.

Die Papillen, welche das Verwachsen der Integumente der Samenknospen bei den Cannabineen bedingen, erinnern ihrer Form nach sehr an die Papillen des Leitgewebes; da dabei die oberen Theile der Integumente ohne Zweifel der Leitung des Pollenschlauches speciell angepasst sind, darf man das betreffende Gewebe gewissermaassen mit dem Leitgewebe vergleichen. Ich will jedoch bemerken, dass dieses Gewebe, so viel ich mich überzeugen konnte, gerade der wesentlichsten Eigenschaften des Leitgewebes entbehrt und zwar derjenigen, welche es als ein secernirendes Organ charakterisiren könnten. Keine aufgequollenen Membranen, noch weniger die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Zelleninhalts, woran das typische Leitgewebe leicht zu erkennen ist, habe ich an den Papillen der Integumente wahrgenommen.

Der Umstand, dass wir bei den Cannabineen die Leitung des Pollenschlauchs beobachten, welche derjenigen bei Ulmus ähnlich ist, spricht für die Anschauung von Nawaschin, der die von ihm entdeckten Eigenthümlichkeiten in der Befruchtung der Ulme mit der Stellung dieser Gattung im System in Zusammenhang bringt, indem er diese Eigenthümlichkeiten als von chalazogamen Vorfahren vererbt betrachtet.

Bei der Untersuchung der Entwickelung der weiblichen Blüthe bei den Cannabineen haben wir gesehen, dass die Samenknospe durch den Axenscheitel der Blüthe gebildet wird und sich zunächst vom Grunde des jugendlichen Fruchtknotens emporhebt; alsdann wird sie während der Entwickelung des Stempels allmählich aus der ursprünglichen Lage versetzt, so dass sie in der fertigen Blüthe von der Wölbung des Fruchtknotenscheitels herabhängt.

Es liegt die Vermuthung nahe, dass die hängende Samenknospe mehrerer Urticeen auf ähnliche Art entstehen, bezw. in ihre definitive Lage gelangen muss, wie es für Cannabineen eben dargestellt wurde.[1]) Wir haben festgestellt, dass die Versetzung der Basis der Samenknospe in den oberen Theil des Fruchtknotens durch das intercalare Wachsthum jener Partie der Blüthenaxe verursacht ist, welche

---

1) Bei Ficus Carica L. wenigstens geht die Entwickelung des Stempels, nach Payer's Zeichnungen zu urtheilen, derjenigen bei den Cannabineen sehr ähnlich vor sich.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0249-9

das die Fruchtblätter trennende Internodium repräsentirt. Was die Ursache betrifft, welche die Verschiebung der Samenknospe bei den Cannabineen hervorrufen sollen, so scheint mir Briosi's und Tognini's Erklärung unzulänglich zu sein. Sie wollen die Ursache dieser Erscheinung in der Wirkung des Mitteltriebes auf das Wachsthum des jungen Stempels finden. Mir scheint die Lage der Samenknospe im gegebenen Falle kaum bloss durch mechanische Verhältnisse in der sich entwickelnden Blüthe bedingt zu sein. Es will mich vielmehr dünken, als hätten wir es hier mit einer solchen Eigenthümlichkeit in dem Bau des Fruchtknotens zu thun, welche als eine Anpassung entstünde, so dass die Erklärung ihrer physiologischen Bedeutung uns ihrem Verständniss einen Schritt näher bringen muss. Man könnte jedoch kaum ermitteln, welche Vorzüge die hängende Samenknospe im Vergleich zur grundständigen bietet; in welcher Beziehung z. B. die Samenknospe von Cannabis vollkommener als diejenige von Urtica sein sollte?

Im Anschluss an die von Nawaschin aufgestellte Ansicht hinsichtlich des Ursprungs jener Art der Leitung des Pollenschlauchs, welche bei den Ulmaceen und Cannabineen beobachtet wird, möchte ich mir eine Vermuthung gestatten. Man kann nämlich annehmen, die Lage einer hängenden Samenknospe, die gerade unter der Ansatzstelle der Griffel entspringt, sei im vorliegenden Falle eine Anpassung, welche bei den chalazogamen Vorfahren einer gewissen Gruppe von Urticeae im Zwecke einer sicheren Leitung des Pollenschlauchs entstünde. Auf Grund der vorhandenen Thatsachen kann man ferner annehmen, dass der Fruchtknoten bei den ehemaligen Vorfahren der sämmtlichen Urticeen mit einer grundständigen Samenknospe versehen gewesen, wobei diese Pflanzenformen einen chalazzogamischen Typus, etwa nach der Art des modernen Juglans repräsentirt hatten. Die Leitung des befruchtenden Elements bis zum Ei war augenscheinlich unbequem, und es war natürlich, dass die Nachkommen jener primitiven Formen die Tendenz äusserten, den Weg des Pollenschlauchs zu verkürzen und bestimmter zu machen. Dies wurde auf zweierlei Weise erzielt, so dass bei den einen Formen, wie bei Urtica die Samenknospe aufrecht grundständig blieb, der Pollenschlauch aber sich einen geraden Weg zur Nucellarspitze durch das Integument genommen hat, während bei den anderen, zu denen die Vorfahren der Ulmaceen und Cannabineen angehören, sich die Chalazogamie erhalten, wobei die Samenknospe eine für diese Befruchtungsart vortheilhaftere Lage angenommen hat. Im Laufe der Entwickelung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0250-0

wenigstens einiger[1]) dieser Formen wurde der Pollenschlauch, nachdem eine neue Verkürzung dessen Weges stattgefunden, nicht mehr durch die Chalaza geleitet; doch scheint die Lage einer hängenden Samenknospe dabei ihre Bedeutung noch nicht völlig eingebüsst zu haben.

Die Hauptergebnisse der vorliegenden Arbeit kurz zusammengefasst sind folgende:

1. In den Arbeiten der älteren Morphologen, denen Irmisch's (1848) und Payer's (1857), findet man weit sicherere Angaben über die Morphologie der Inflorescenzen und Blüthen bei Cannabineen, als in den Arbeiten der modernen Forscher: Lermer's und Holzner's (1892) und Briosi's und Tognini's.

2. Es bilden die weiblichen Blüthen des Hanfs keine Inflorescenzen, sondern sie sind in den Achseln der Vorblätter an den Zweigen verschiedener Ordnungen einzeln vertheilt.

3. Die weibliche Inflorescenz von Humulus japonicus Sieb. et Zucc. ist weniger specialisirt, als dieselbe von Humulus Lupulus L. und stellt einen Uebergang dar von dem blüthentragenden Sprosse des Hanfs zu der Inflorescenz des gemeinen Hopfens.

4. Die Entwickelungsgeschichte der weiblichen Inflorescenz von Humulus Lupulus bestätigt vollkommen jene morphologische Deutung, welche Irmisch auf Grund der Untersuchung dieser Inflorescenz im fertigen Zustande über die Natur derselben dargelegt hat.

5. Die Bracteen der weiblichen Cannabineenblüthen sind trotz der Meinung von Lermer, Holzner, Briosi und Tognini die Blätter, in deren Achseln sich die Blüthen bilden.

6. Das Perigon der weiblichen Cannabineenblüthe wird von zweien sich unabhängig von einander anlegenden Blättchen gebildet. Bei dem Saathanfe ist das Perigon häufig ganz fehlgeschlagen, oder es entwickelt sich das hintere von den Perigonblättchen allein.

7. Der Stempel der Cannabineen wird sowohl von der Blüthenaxe wie von den beiden Fruchtblättern gebildet; von den letzteren nimmt jedoch nur das vordere in der Bildung der Fruchtknotenwandung Antheil, während das andere Fruchtblatt bloss den hinteren Griffel ausmacht.

8. Die Samenknospe der Cannabineen, wie es bei den meisten Apetalen auch der Fall ist, wird von dem Scheitel der Blüthenaxe

---

1) Es ist sehr möglich, dass sich in den Familien Ulmaceae und Moraceae auch echte Chalazogame finden lassen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0251-6

gebildet; das Hinaufheben der Ansatzstelle der Samenknospe in den oberen Theil des Fruchtknotens wird durch Verlängerung des Internodiums bedingt, welches die beiden Fruchtblätter trennt.

9. Die beiden Integumente verwachsen mit einander von der Hinterseite der Samenknospe und die Mikropyle wird bei den Cannabineen obliterirt; diese Eigenthümlichkeit muss als eine Anpassung, die zur Leitung des Pollenschlauches dient, betrachtet werden.

10. Der Pollenschlauch der Cannabineen, nachdem er in den Griffel gelangt ist, wächst fortwährend innerhalb des Gewebes des Fruchtknotens und erreicht die Nucellus der Samenknospen, ohne in die Fruchtknoten zu gelangen.

11. Die Placentation wie auch das Verhalten des Pollenschlauches bei den Cannabineen deuten darauf hin, dass diese Pflanzen von den porogamen Pflanzen, deren Fruchtknoten viel complicirter gebaut ist, keineswegs abgeleitet werden können.

Tafelerklärung.

Taf. VI.

Fig. 1. Cannabis sativa L.; weibliches Blüthenpaar sammt dem angehörigen Deckblatte (von der Innenseite gesehen); r_1 der Mitteltrieb, im betreffenden Falle schwach entwickelt, br die die Blüthe umhüllende Bractee, l Blattspreite, st Nebenblatt. Vergr. 14:1.

„ 2. Dasselbe Blüthenpaar von der Aussenseite gesehen. Vergr. 14:1.

„ 3. Isolirte weibliche Blüthe des gewöhnlichen Hanfs, von ihrer Bractee losgelöst; es ist das einem einzigen Blättchen bestehende Perigon zu sehen. Vergr. 14:1.

„ 4. Der untere Theil derselben Blüthe stärker vergrössert 30:1.

„ 5. Das einzige Perigonblättchen des gewöhnlichen Hanfs. Vergr. 30:1.

„ 6. Etwas zugenommenes Perigonblättchen des Hanfes von einer bereits abgeblühten Blüthe. Vergr. 30:1.

„ 7. Reifes Früchtchen des gewöhnlichen Hanfs; links ist das einzige Perigonblättchen zu sehen. Vergr. 7:1.

„ 8. Reifes Früchtchen von Cannabis gigantea hort.; von einem vollständigen becherförmigen Perigon umhüllt. Vergr. 7:1.

„ 9. I—VI. Querdurchschnitte einer und derselben Serie der Schnitte durch ein Blüthenpaar und dasselbe deckendes Blatt; l Blattspreite, st Nebenblatt, br Bractee, p Perigon, r Mitteltrieb. Vergr. 30:1.

10. Humulus lupulus L. Eine vierblüthige Gruppe in der Achsel des Deckblattes, welches durch beide Nebenblätter repräsentirt ist (von der Innenseite), st Nebenblätter des Deckblatts, r Scheitel des Kurztriebes, in der Achsel des Deckblattes entsprungen, br_1 Bractee der primären Blüthe, fl_1 primäre, fl_2 secundäre Blüthe. Vergr. 14:1.

„ 11. Dieselbe Blüthengruppe von der Aussenseite gesehen. Vergr. 14:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0252-2

Fig. 12. Der untere Theil einer Blüthe des gewöhnlichen Hopfens; der Fruchtknoten ist vom Perigon eingehüllt, welches undeutlich zweilappig ist; der vordere Lappen (auf der Abbildung rechts) ist breiter, als der hintere (links). Vergr. 30:1.

„ 13. Querdurchschnitt durch eine junge Inflorescenz von Humulus Lupulus. st Nebenblatt des Deckblatts, fl_1 die primäre, fl_2 die secundäre Blüthe, br_1, br_2 die Bracteen der primären bezw. secundären Blüthe. Vergr. 21:1.

„ 14. Humulus japonicus Sieb. et Zucc.; ein Blüthenpaar sammt dem dasselbe schützenden Blatte (von der Innenseite gesehen); r_1 der Mitteltrieb, br Bractee, l Blattspreite, st Nebenblatt. Vergr. 14:1.

„ 15—23 stellen die aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien des Fruchtknotens des Hanfs dar; optische Medianlängsschnitte, nach aufgehellten Fruchtknoten entworfen. Vergr. 180:1.

Taf. VII.

Sämmtliche Abbildungen dieser Tafel wurden nach aufgehellten (mit Eau de Javelle) Objecten entworfen. Die tiefer liegenden Theile sind als durch die oberflächigen durchschimmernd dargestellt.

Fig. 1. Der obere Theil eines jungen Hanfzweiges; a dessen Spitze, f die Anlage des ersten (Vorblätter angenommen) Blattes dieses Zweiges, r die Zweiganlage, in der Achsel des Blatts f entsprungen. Vergr. 180:1.

„ 2. Ein ähnlicher Zweig. wie auf der Fig. 1, doch ist das erste Blatt, auf der dem Beobachter zugekehrten Seite mehr entwickelt; a Axenscheitel, l Blattspreite, st Nebenblatt, r Zweiganlage in der Blattachsel. Vergr. 180:1.

„ 3. Dieselbe Zweiganlage r, die an der Fig. 2 zu sehen ist, einzeln abgebildet. Vergr. 180:1.

4 u. 5. Die oberen Theile der Zweige sammt den Blättern und secundären Zweigen, mehr entwickelt, als in den an den Fig. 1 u. 2 dargestellten Fällen. a Axenscheitel des Zweiges, l Blattspreite, st Nebenblatt, r Anlage des secundären Zweiges in der Blattachsel. Vergr. 180:1.

„ 6. Einzeln dargestellt jene Zweiganlage r, die an der Fig. 5 zu sehen ist. Vergr. 180:1.

„ 7, 8 u. 9 stellen darauffolgende Entwickelungsstadien derselben Theile, die an den Fig. 4, 5 u. 6 abgebildet sind. Bezeichnungen und Vergrösserungen dieselben wie früher.

„ 10. Spitze des Hanfzweiges in der Scheitelansicht; a Axenscheitel, l Blattspreite, st Nebenblatt, r Wülstchen in der Blattachsel. Vergr. 180:1.

„ 11. Der obere Theil eines in der Entwickelung begriffenen Hanfzweiges. a dessen Axenscheitel, l Blattspreite, st Nebenblatt (die Nebenblätter des mehr entwickelten Blattes sind losgelöst, ihre Ansatzstellen sind aber angedeutet), r Achselwülstchen, fl Blüthenanlage (die Axe derselben), br Bractee, r_1 Mitteltrieb. Vergr. 180:1.

„ 12. Zweigspitze, derselben an der Fig. 11 ähnlich, doch anders gestellt. Bezeichnungen und Vergrösserungen wie an der Fig. 11.

„ 13—18. Nacheinanderfolgende Entwickelungsstadien eines Blüthenpaares des Hanfs. Die Fig. 13—17 stellen dieses Paar von der Innen-, Fig. 18

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0253-8

von der Aussenseite dar. l Blattspreite, st Nebenblatt, r_1 Mitteltrieb, br Bractee, p_1 die Vorderanlage des Perigons, p_2 dessen Hinteranlage, c_1 das vordere Fruchtblatt, c_2 das hintere Fruchtblatt, g Axenscheitel der Blüthe (die Samenknospe). Vergr. 180:1.

Fig. 19. Scheitel einer in der Entwickelung begriffenen weiblichen Inflorescenz von Humulus Lupulus. a Spitze der Hauptaxe der Inflorescens, f Anlage des Blattes, welches dieser Axe entspringt, r Zweiganlage in der Achsel desselben Blattes, l Blattspreite, st Nebenblätter. Vergr. 72:1.

„ 20. Dasselbe von der Seite gesehen. Bezeichnungen und Vergrösserungen dieselben.

„ 21—27. Humulus Lupulus L.; aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien einer Zweiganlage, die in der Achsel des auf der Inflorescenzhauptaxe sitzenden Blattes entspringt. Ueberall ist die Achselbildung von der Innenseite abgebildet. r_1 Scheitel der Axe zweiter Ordnung, br_1 Vorblatt dieser Axe (Bractee der primären Blüthe), r_2 Axe dritter Ordnung, die in der Achsel des Vorblattes br_1 angelegt wird, br_2 Vorblatt der Axe dritter Ordnung (Bractee der secundären Blüthe), fl_1 Axe der primären Blüthe (Scheitel der Axe r_2), fl_2 Axe der secundären Blüthe, in der Achsel des Vorblattes br_2 entsprungen, p_1 die vordere Perigonanlage. Vergr. 72:1.

„ 28. Gruppe der Blüthenanlage des gemeinen Hopfens (Entwickelungsstadium demselben an der Fig. 27 dargestellten fast gleich), in der Scheitelansicht; br_1 Bractee der primären Blüthe, br_2 dieselbe der secundären, fl_1 und fl_2 Axe des primären bezw. der secundären Blüthe. Vergr. 72:1.

„ 29. Gruppe der jungen Blüthen von Humulus Lupulus L. (eine der seitlichen Blüthen ist nicht abgebildet) von der Innenseite gesehen. r_1 Scheitel des Kurztriebes der Inflorescenz, br_1, br_2 Bractee der primären bezw. secundären Blüthe, p_1, p_2 die vordere bezw. hintere Perigonanlage, c_1, c_2 das vordere bezw. das hintere Fruchtblatt, g Scheitel der Blüthenaxe (die Samenknospe). Vergr. 72:1.

„ 30. Eine junge Blüthe des gemeinen Hopfens, einzeln abgebildet. p_1, p_2 Perigon, c_1, c_2 Fruchtblätter, g Samenknospe. Vergr. 72:1.

„ 31. Gruppe der jungen Blüthe von Humulus Lupulus L. von der Innenseite gesehen; fl_1, fl_2 primäre bezw. secundäre Blüthe. Vergr. 55:1.

Taf. VIII.

Fig. 1. Medianlängsschnitt durch die weibliche Hanfblüthe zur Zeit des Anfangs der Embryobildung; die beiden Griffel sind abgefallen. Vergr. 55:1.

„ 2. Medianlängsschnitt durch die weibliche Blüthe des gemeinen Hopfens zur selben Zeit. Vergr. 55:1.

„ 3. Ebensolcher Durchschnitt durch die weibliche Blüthe von Humulus japonicus Sieb. et Zucc. Vergr. 55:1.

„ 4. Narbenspitze des Hanfs. Es ist ein Pollenkorn zu sehen, das an die Narbenpapille festklebt ist und den Pollenschlauch treibt. Vergr. 180:1.

„ 5. Eine von den Narbenpapillen des Hanfes mit einem festklebenden Pollenkorn. Der Pollenschlauch, nachdem er die Basis der Papille erreicht hat, hat einen Zweig getrieben und ist ins Innere des Narbengewebes

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0254-4

zwischen der Papille und der nächst oberen Zelle eingedrungen. Durch die oberflächliche Narbenzelle kann man den hinabsteigenden Pollenschlauch hinter einer Zelle der nächst tieferen Schicht verschwinden sehen. Nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate entworfen. Vergr. 330:1.

Fig. 7—10. Optische Medianlängsansichten von Scheiteln der Samenknospen des Hanfs nach aufgehellten Präparaten. i_1 das innere, i_2 das äussere Integument. An der Fig. 7 ist die Nucellarspitze der Samenknospe sammt den dieselbe deckenden Integumente zu sehen; in dem Gewebe der letzteren zieht sich der Pollenschlauch. Fig. 8 stellt allein die oberen Theile der Integumente und den Pollenschlauch dar. In dem Präparate, nach welchem die Fig. 9 entworfen, wurde der Hintertheil des äusseren Integuments, der an das innere Integument von oben anliegt, weggenommen. Fig. 10 stellt die oberen Theile der beiden Integumente künstlich von einander getrennt dar; der Pollenschlauch ist zerrissen. Vergr. 200:1.

„ 11. Der Hintertheil des äusseren Integumentes der Samenknospe des Hanfs in der Medianlängsansicht. Nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate. Vergr. 200:1.

„ 12. Die Auswüchse, die der Pollenschlauch des Hanfs über dem Nucellarscheitel der Samenknospe treibt. Nach aufgehellten Präparaten. Vergr. 367:1.

„ 13. Medianlängsansicht des Scheitels der Samenknospe von Humulus Lupulus; es ist der Nucellarscheitel sammt den denselben deckenden Integumente zu sehen (i_1 das innere, i_2 das äussere Integument), in deren Gewebe sich der Pollenschlauch zieht. Nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate. Vergr. 200: 1.

„ 14. Künstlich von einander getrennte obere Theile der Integumente der Samenknospe von Humulus Lupulus in der optischen Medianlängsansicht. i_1 das innere, i_2 das äussere Integument. Im Innern des Pollenschlauches ist ein Cellulosepfröpfchen zu sehen. Nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate. Vergr. 200:1.

„ 15—17. Medianlängsdurchschnitte durch Blüthenanlagen des Hanfs. Das Alter der Anlagen ist durch Ziffern angegeben. p_1 die vordere, p_2 die hintere Perigonanlage, c_1 das vordere, c_2 das hintere Fruchtblatt. Nach Mikrotomschnitten. Vergr. 330:1.

Taf. IX.

Sämmtliche Abbildungen dieser Tafel erläutern die Leitung des Pollenschlauches innerhalb des Fruchtknotens des Hanfs und wurden nach den mit Hämotoxylin und Saffranin gefärbten Schnitten entworfen; colorirt wurde jedoch nur die Membran des Pollenschlauches abgebildet. Vergr. überall 330:1.

Fig. 1. Querdurchschnitt durch den Griffel; zwischen den centralen Zellen derselben ist der Pollenschlauch im Querschnitte zu sehen.

„ 2–8. Theile von Querdurchschnitten aus einer und derselben Schnittserie durch den Fruchtknoten des Hanfs. Fig. 2 stellt den Centraltheil des Fruchtknotenscheitels dar; es ist ein kleinzelliges Gewebe, inmitten ist der Pollenschlauch zu sehen; ringsum grössere Zellen, deren einige mit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0255-0

Drusen des Kalkoxalates. Der Durchschnitt, dessen Theil an der Fig. 3 wiedergegeben, hat schon die Fruchtknotenhöhle getroffen. Die übrigen Figuren (4—8) zeigen Durchschnitte durch den oberen Theil der Samenknospe. An dem Durchschnitte (Fig. 4), der die oberen, untereinander verwachsenen Teile der beiden Integumente getroffen hat, sind der hinab- und der hinaufsteigende Theil, wie auch die obere Umbiegungsstelle des Pollenschlauchs zu sehen. Weder Mikropyle, noch eine wahrnehmbare Grenze zwischen dem inneren Integument und dem Hintertheile des äusseren Integuments ist vorhanden. Fig. 5 stellt den Durchschnitt dar, der die Samenknospe etwas oberhalb der Nucellarspitze getroffen hat; man sieht den hinab- und den hinaufsteigenden Theil des Pollenschlauches, wie auch dessen Zweige über den Nucellarscheitel getrieben. Die Grenze zwischen den beiden Integumenten ist allein von der vorderen Seite der Samenknospe bemerkbar. Der Durchschnitt, den die Fig. 6 darstellt, hat die Nucellarspitze selbst getroffen; es ist zu sehen: der Pollenschlauchzweig, in die Nucellarspitze eingedrungen; die Zweige, welche die Nucellarspitze umarmen; die untere Umbiegungsstelle des Pollenschlauches; an dem Niveau dieses Durchschnittes ist die Grenze zwischen den beiden Integumenten an der Hinterseite der Samenknospe bereits zu erkennen. An der Fig. 7 sieht man den Pollenschlauch in dem Gewebe der Nucellarspitze. Fig. 8 stellt den Durchschnitt dar, der den Embryosackscheitel getroffen hat; die Taschenhöhle ist ebenfalls zu sehen.

Fig. 9—11 stellen Theile der aufeinanderfolgenden Längsdurchschnitte durch den Fruchtknoten des Hanfs dar. An der Fig. 9 sieht man den Pollenschlauch durch das kleinzellige Gewebe des Fruchtknotenscheitels wachsen. An den Figuren 10 und 11 ist zu sehen: die Nucellarspitze, das innere Integument und den mit demselben verwachsene Hintertheil des äusseren Integumentes. Rechts oben sieht man die Zellen des Fruchtknotenscheitels und den Rand der Fruchtknotenwandung.

„ 12. Medianlängsdurchschnitt durch den Nucellarscheitel der Samenknospe sammt den denselben umgebenden Integumenten; man sieht den Pollenschlauchzweig, welcher die Nucellarspitze durchzieht und das Embryo.

Taf. X.

„ 1—3. Medianlängsschnitte durch junge Samenknospen des gemeinen Hopfens, in verschiedenen Entwickelungsstadien begriffen. In den Figuren 2 und 3 ist nur der Nucellus der Samenknospe abgebildet. An der Fig. 1 sieht man eine grosse, subepidermale Zelle, die eine Schicht- und eine Embryosackmutterzelle zu bilden hat; die oberhalb dieser Zelle liegende Epidermalzelle hat sich durch eine tangentiale Scheidewand getheilt. An der Fig. 2 sind die Embryosackmutterzellen und die beiden durch die Theilung der Schichtzelle erzeugten Zellen zu sehen. An der Fig. 3 sieht man den Embryosack und dessen beide Schwesterzellen. Vergr. 660:1.

„ 4—8. Aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien des Embryosackes des gemeinen Hopfens, nach Medianlängsdurchschnitten entworfen. Vergr. 400:1.

„ 9 u. 10. Theile zweier aufeinanderfolgender Medianlängsdurchschnitte einer und derselben Schnittserie durch die Samenknospe des gemeinen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0256-6

Hopfens. Die oberen Theile von beiden Integumenten und der dieselben durchziehende Pollenschlauch sind abgebildet; der letztere wurde mit Hämatoxylin gefärbt. An der Fig. 9 ist die Nucellarspitze zu sehen. Die fehlenden Abschnitte des Pollenschlauches sind in dem dritten Durchschnitte derselben Serie dagewesen, welcher nicht aufgezeichnet wurde. Vergr. 330:1.

Fig. 11. Theil eines Medianlängsdurchschnittes durch den Fruchtknoten des gemeinen Hopfens. Die mit einander verwachsenen oberen Theile der beiden Integumente der Samenknospe sind abgebildet; im Innern des Gewebes derselben zieht sich der Pollenschlauch. Rechts sieht man einen Theil des Fruchtknotenscheitels und die Grenze der Fruchtknotenhöhle. Vergr. 330:1.

„ 12—14. Theile von aufeinanderfolgenden medianen Serienschnitten durch den Fruchtknoten von Humulus japonicus Sieb. et Zucc. An dem mittleren dieser Schnitte (Fig. 13) ist zu sehen: ein Theil des Fruchtknotenscheitels (rechts oben), mit einander verwachsene hintere Theile der beiden Integumente und einen Theil der Nucellarspitze; der Pollenschlauch steigt innerhalb des Gewebes des äusseren Integumentes, ohne in die Fruchtknotenhöhle zu gelangen. An dem vorangehenden Schnitte (Fig. 12) sieht man den Pollenschlauch bis zum Nucellarscheitel vordringen. Fig. 14 stellt die untere Umbiegungsstelle desselben Pollenschlauches dar. Vergr. 330:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0257-1



Рис. Н. Цингер.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0509-3



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Рис. Н. Цингеръ.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0511-0

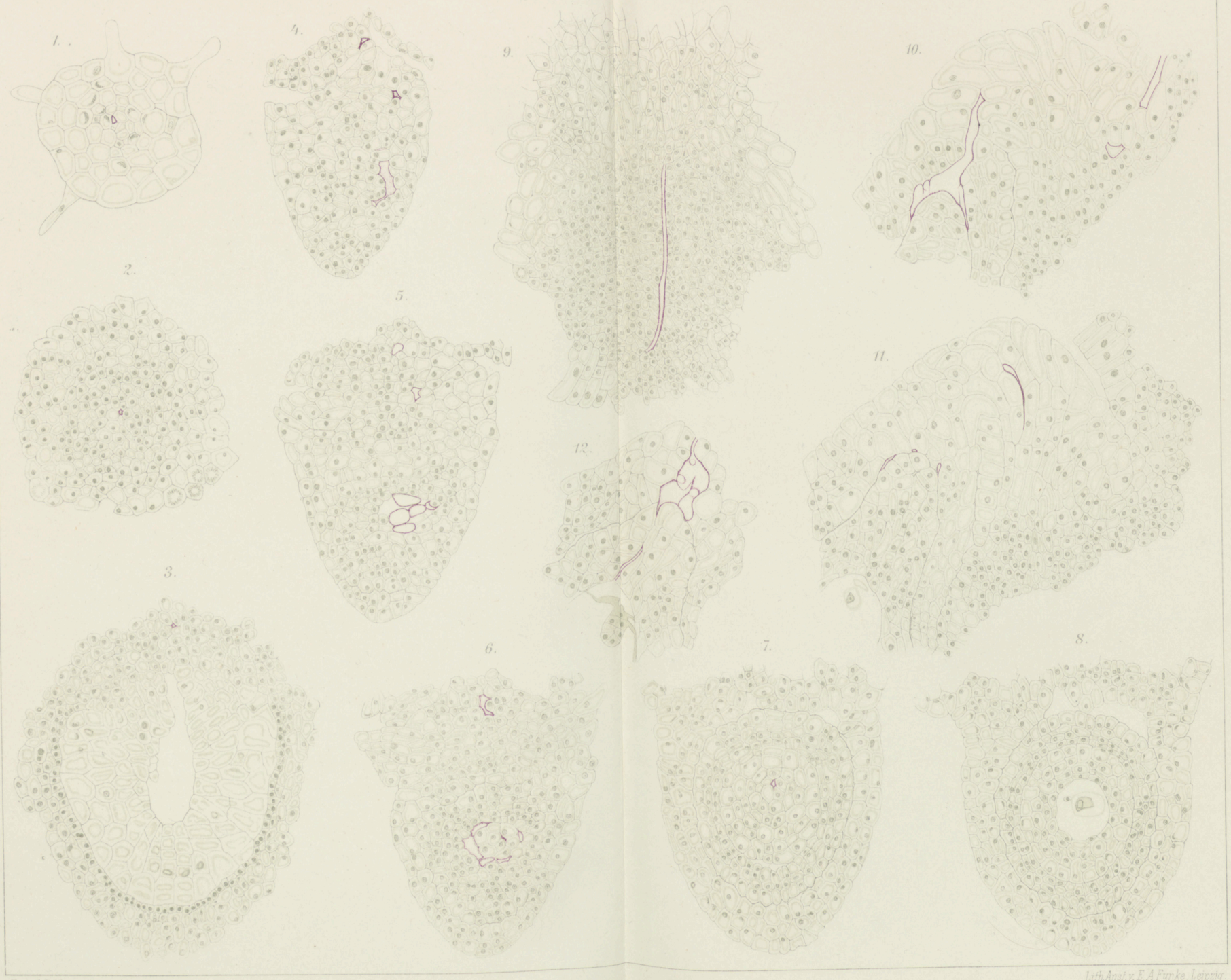
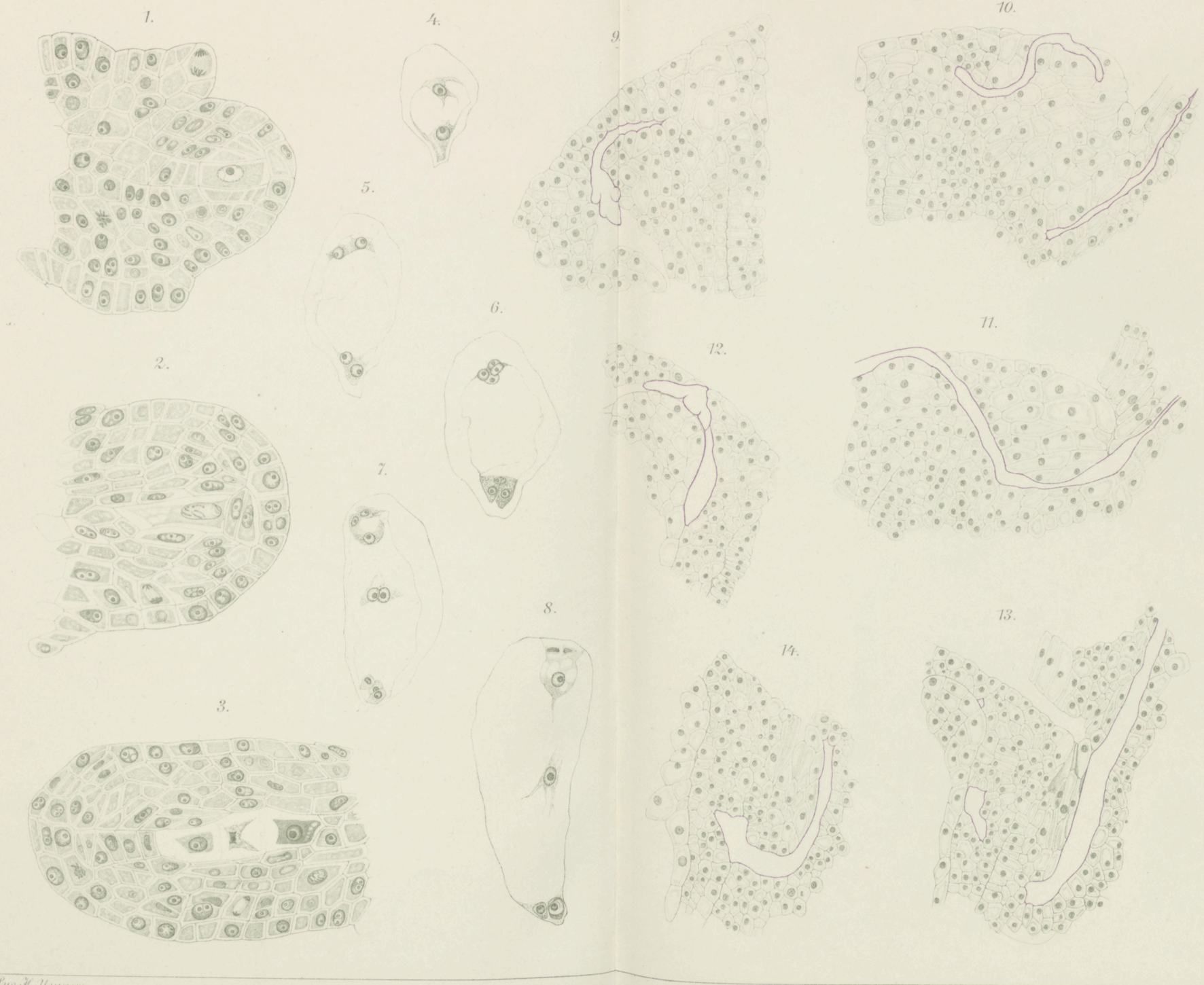


Fig. H. Ziegler.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0512-6



Rue. H. Ungerer.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0513-2