

Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg.

VI. B. Schaefer: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenten.

(Hierzu, Taf. III, IV, V u. IV.)

Vorliegende Arbeit soll einen kleinen Beitrag liefern zum besseren Verständniss des Aufbaues von Fruchtknoten und der Entwicklung von Placenten einiger Angiospermen.

Seitdem durch Hofmeisters »Vergleichende Untersuchungen«¹⁾ bewiesen ist, dass der Embryosack in den Samenknospen der höheren Pflanzen den Makrosporen der höheren Gefässkryptogamen vollständig entspricht, ist durch eine Reihe weiterer Arbeiten verschiedener Forscher der bedeutungsvolle Nachweis geliefert worden, dass auch die den Embryosack einschliessenden Samenknospen ihrer Entwicklung und dem ganzen Baue nach mit den die Sporen hervorbringenden Sporangien derartig übereinstimmen, dass man auch diese Organe als vollständig gleichwerthig ansehen muss²⁾, womit die Frage nach der morphologischen Werthigkeit der Eichen, welche lange Zeit von verschiedenen Forschern erörtert worden ist, und über welche man zu keinem abschliessenden Resultate gelangen konnte, endgültig als werthlos beseitigt sein dürfte. Betrachten wir die Ursprungstätten dieser Sporangien bei den Gefässkryptogamen, so ergibt sich, dass die Sporangien in den klaren und überaus meisten Fällen von Blättern getragen werden, die in den einfachsten Fällen mit den gewöhnlichen Laubblättern vollständig übereinstimmen, in andern dagegen mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen erfahren haben, doch so, dass sie in ihren ersten Anlagen sich deutlich als Blätter ausweisen. Man bezeichnet dieselben als Sporophylle. Die Sporophylle der meisten echten Filicineen, bei denen die Sporangien aus Epidermiszellen des Blattes entstehen, unterscheiden sich in nichts von den vegetativen Blättern. Auch diejenigen Sporophylle, welche von gewöhnlichen Laubblättern bedeutend abweichen, z. B. bei *Onoclea Struthiopteris*, sind doch als direkte Umwandlungen von Laubblättern anzusehen, wie sich nach Goebel experimentell bestätigen lässt³⁾. Bei den Equisetaceen stimmen die Sporangienträger ihrer ersten Anlage nach mit den Blattanlagen vollständig überein und erfahren erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung die ihren späteren abweichenden Bau bedingenden Veränderungen. Bei *Lycopodium* hat

1) W. Hofmeister: Vergl. Unters. der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Lpz. 1851.

2) Goebel: Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane. — Schenk, Handb. der Bot. Bd. III, pag. 382 ff. — Ders.: Beitr. zur vergl. Entwicklungsgesch. der Sporangien. Bot. Ztg. 1880 u. 1881. — Warming: de l'ovule. Ann. d. sc. nat. VI. série Bot. T. V. — Strasburger: Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.

3) Goebel: Ueber künstliche Vergrünung der Sporophylle von *Onoclea Struthiopteris*. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. Bd. V. Berlin 1887, LXIX.

Hegelmaier¹⁾ nachgewiesen — und Goebel bestätigt dessen Angaben, dass die Sporangien auf der Blattbasis entspringen und ihre spätere Stellung in den Axeln der Blätter durch Verschiebung gewinnen. Ebenso entstehen die Sporangien bei *Isoetes* aus Zellen der Blattbasis und behalten diese Stellung auch bei. Anders verhält es sich dagegen bei *Selaginella*. Zwar sind auch hier einige Forscher der Ansicht, dass die Sporangien von Zellen der Blattbasis gebildet werden, doch sollen nach den genaueren Untersuchungen dieselben aus Oberflächenzellen des Stammvegetationspunktes entspringen und zwar aus solchen, die unmittelbar über denjenigen liegen, aus welchen der Blatthöcker hervorgeht. In späteren Stadien ist dieses nicht mehr zu erkennen, indem die Sporangien später auf die Blattbasis gerückt erscheinen. Schon dieser Umstand, dass das die Sporangien tragende Gewebe später in die Bildung des Blattes mit hineingezogen wird, muss auffällig erscheinen, wenn nicht schon *Selaginella* durch dieses auffällige Verhalten den übrigen Gefässkryptogamen gegenüber vereinzelt dastände. Es wäre doch wohl möglich, dass auch jene Zellen, aus welchen die Sporangien entstehen, schon von Anfang an mit zur Blattanlage gehören. Diese Frage verdient eine erneute gründliche Prüfung mit besonderer gleichzeitiger Berücksichtigung der Blattentwicklung. Verfasser war die Entscheidung leider wegen Mangels an passendem Materiale nicht möglich.

Ebenso erweisen sich die Träger der Sporangien bei den Gymnospermen als echte Blätter, als Sporophylle. Dieselben unterscheiden sich z. B. bei *Cycas* in nichts von den gewöhnlichen Blättern. In anderen Fällen ist wieder genaue Uebereinstimmung in der Anlage von Blättern und Sporangienträgern nachweisbar.

Schwieriger gestalten sich nun die Verhältnisse bei den Angiospermen. Es liegt in der Natur der eigenthümlichen Ausbildung des Gynaeceums der Angiospermen begründet, dass man hier oft zweifelhaft sein konnte, ob nicht neben den Sporophyllen, den Fruchtblättern oder Karpellen, auch die Axe einen bedeutenden Antheil an der Ausbildung des Gynaeceums und zwar des wichtigsten Theiles desselben, nämlich der die Samenknospen tragenden Placenta, habe. So wurden manche Forscher zur Unterscheidung eines axilen und eines appendikulären Theiles des Gynaeceums geführt. Diese Unterscheidung wurde wohl zum grossen Theile der »Knospentheorie« der Samenknospen zu Liebe gemacht, indem diese dann stets auf dem axilen Theile gefunden wurden. Die einfachsten Fälle mussten dadurch eine gezwungene Erklärung finden, diejenigen Fälle nämlich, in denen die Samenknospen an den Rändern der Fruchtblätter sitzen. Es hat nun bereits Goebel in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane und in seinem Beitrag: Zur

1) Hegelmaier: Zur Morphologie der Gattung *Lycopodium*. Bot. Ztg. 1872.

Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens¹⁾ für manche zweifelhafte Fälle den Nachweis geliefert, dass die Ursprungstellen der Samenknospen, die Placenten, doch als Theile der Fruchtblätter aufzufassen sind. Von mir wurden einige weitere Pflanzen daraufhin untersucht und mögen die Resultate dieser Untersuchung im Folgenden dargestellt werden.

Zur Untersuchung der einschlägigen Fragen konnten nur 2 Methoden in Betracht kommen, die anatomische und die vergleichend entwicklungsgeschichtliche. Wenn Payer²⁾ zu der falschen Ansicht gelangte: »que dans tout pistil il y a une partie axile qui porte les ovules et une partie appendiculaire«, so ist der Fehler gewiss nicht auf Rechnung der entwicklungsgeschichtlichen Methode zu schreiben, sondern wurde verursacht durch eine vielfach äusserliche und ungenaue Beurtheilung der vortrefflichen Beobachtungen und in der nicht immer lückenlosen Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Stadien. Van Tieghem³⁾ hatte bei seiner abfälligen Kritik der entwicklungsgeschichtlichen Methode wohl nur die Untersuchungen Payers vor Augen. Er behauptet: Sur cet ordre de choses l'organogénie ne peut donc rien nous apprendre et en ce qui concerne en particulier la question proposée, elle est impuissante à faire avec quelque certitude, la part de ce qui dans un pistil donné, revient à l'axe floral, et de ce qui est dû aux appendices. Und warum? Weil die Entwicklungsgeschichte keine entwicklungsgeschichtlichen Definitionen habe für l'axe d'un côté, l'appendice de l'autre! Das ist nun allerdings kaum möglich, und es kann als Merkmal eines Blattes bei kritischer Betrachtung schliesslich nur die seitliche Stellung oder entwicklungsgeschichtlich das seitliche Entstehen an einem Axengebilde geltend gemacht werden⁴⁾. Aber wie steht es mit seinen eigenen anatomischen Definitionen für die Begriffe Blatt und Axe? Er stützt dieselben auf die Vertheilung der Gefässbündel und sagt⁵⁾: »En résumé, le système vasculaire des axes tant végétatifs floraux des Dicotylédones et des pédicelles floraux des Monocotylédones, est symétrique par rapport à une droite; le système vasculaire des appendices n'est symétrique que par rapport à un plan«. So bestimmt also Van Tieghem die Begriffe appendikulär und axial nach der Gefässbündelvertheilung in den ausgebildeten Organen. Er vergisst dabei, dass die Gefässbündel erst secundärer Entstehung sind, dass ihre

1) Goebel: Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. Bot. Ztg. 1886.

2) Payer: Organogénie comparée de la fleur pag. 728 u. f.

3) Van Tieghem: Recherches sur la structure du pistil. (Ann. des sc. nat. V. série bot. IX. Paris 1868. pag. 144 ff.

4) Vergl. die Ausführungen in Goebel; vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane. pag. 128 u. 129.

5) l. c. pag. 131.

Anordnung durch die besondere Ausbildung des betreffenden Organes bedingt ist, so dass man nicht umgekehrt sagen darf: Dieses Organ ist appendikulär oder es ist axial, weil die Gefässbündel in dieser betreffenden Weise angeordnet sind! Auch in den Inflorescenzaxen von *Urtica dioica* ist der Holzring ein nach oben offener. »Der Querschnitt einer jüngeren »Inflorescenzaxe zeigt, dass der der Rückenseite angehörige Theil des »Gefässbündelringes kaum angelegt ist, während auf den Flanken und »der Bauchseite schon Bündel mit stark entwickelten Phloëm- und »Xylemtheilen sich finden«¹⁾. Schon Hofmeister sagt: »Uebereinstimmungen oder Differenzen der äusseren Form, des inneren Baues, der Funktion sind nicht massgebend für die Deutung eines gegebenen Gebildes als Axe, Blatt oder Haar«²⁾. Gerade durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung könnte diese anatomische Methode erst volle Sicherheit erlangen, durch Zurückgehen auf die frühesten Stadien und den Nachweis über die Art der Ausbildung der Gefässbündel. Dazu kommt noch, dass Van Tieghem der Möglichkeit von Fehlern dadurch ausgesetzt ist, dass er seine Schlüsse fast nur auf successive Querschnitte basirt hat. Dabei können immerhin in vielen Fällen die mittelst dieser anatomischen Methode gefundenen Resultate das Richtige treffen. Dieselbe Methode ist es aber auch, welche Van Tieghem zu den ganz unhaltbaren Resultaten bezüglich der Phyllokladien von *Ruscus* u. a. geführt hat³⁾. Dieselben sind ihm Blattorgane, deshalb, weil deren anatomischer Bau völlig dem Bau eines Blattes entspricht, dessen Dorsalseite nach oben, dessen Ventralseite nach unten gewendet ist, indem nämlich die in der cylindrischen Basis im Kreise angeordneten Gefässe sich allmählich in eine Ebene ausbreiten und divergirend die ganze Lamina durchziehen, dabei immer mit dem Phloem nach oben, mit dem Xylem nach unten gerichtet. Ist die ganze Art der Betrachtung äusserlich, so führt sie auch zu eigenthümlichen Folgerungen. Seine Begründung stützt sich ganz auf den Umstand, dass in dem Mittelnerv der Gefässbündel-Cylinder nicht so vorhanden ist, wie man es bei einem Sprosse erwartet, und wie derselbe bei den Flachsprossen von *Opuntia* und *Mühlenbeckia*, bei den Sprossen von *Epiphyllum*, *Phyllanthus*, *Xylophylla* und *Phyllocladus* sich findet. Dieser centrale Gefässbündelcylinder findet sich nun aber in den fertilen Phyllokladien bis zur Ansatzstelle der Braktee deutlich entwickelt, und auch Van Tieghem erblickt hierin den Centralcylinder der Axe. Ist also das Phyllokladium fertil, so wäre es bis zu dem Punkte, wo die Blüthe sich ausbildet, Axe, und

1) K. Goebel: Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. des Bot. Inst. zu Würzburg. Bd. II. Lpz. 1882. 3. Heft. pag. 430.

2) Hofmeister: Allgemeine Morphologie pag. 415.

3) Ph. Van Tieghem: Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danaë*, *Ruscus* et *Semele* (Bulletin de la Soc. Bot. de France II^{ème} série. T. VI. 1884. pag. 81—90).

begänne von da an Vorblatt (?) zu sein, oder das Vorblatt müsste an der Axe hinablaufen! Bringt es dagegen keine Blüten hervor, so wäre es seiner ganzen Ausdehnung nach Blattorgan (auch Vorblatt?); — und das deshalb, weil kein Cylinder von Gefässen mehr vorhanden ist! Bedenkt man dagegen, dass, wie schon betont, die Gefässbündel erst nachträglich entstehen, und dass sie in einer Axe sich bilden, welche gewissermassen das Bestreben hat, in die von ihr ausgegliederten Gebilde diese Gefässbündel abzugeben, so ist es doch gewiss erklärlich, wenn sie nicht mehr zur Ausbildung gelangen, sobald das Bestreben, Seitenglieder zu bilden, aufhört. Da ferner bekanntlich bei *Ruscus* die Sprossspitze selbst sich schliesslich blattartig ausbildet, so hätten wir hier nach Van Tieghem's Auffassung den einzigen Fall eines terminalen Blattes in der vegetativen Region (auch Vorblatt?), der Umwandlung eines Sprossvegetationspunktes in ein Blatt. Zum Schlusse mag noch erwähnt sein, was schon Schacht betonte ¹⁾, dass entwicklungsgeschichtlich die Anlage eines Phyllokladiums von derjenigen eines cylindrischen Zweiges nicht zu unterscheiden ist, und dass sich erst später zeigt, was ein cylindrischer Zweig, was ein Phyllokladium wird.

So sehen wir, kehrt sich der Vorwurf geradezu um. Gerade die Entwicklungsgeschichte ist geeignet, uns über die fraglichen Verhältnisse Aufschluss zu geben. Doch muss eine vergleichende Betrachtung und Deutung eintreten, weil das Material uns selten eine vollständig lückenlose Entwicklungsreihe liefert. Die Vergleichung mit klaren Fällen kann uns dann die Gesichtspunkte liefern, kann uns diejenigen Entwicklungsstufen andeuten, auf deren Vorhandensein wir unser Augenmerk zu richten haben. Denn man darf nicht vergessen, dass die auf Grund blosser komparativer Methode gefundenen Resultate nur hypothetischen Werth haben, solange diese nicht auch entwicklungsgeschichtlich unwiderleglich erhärtet sind.

Den bedeutendsten Fortschritt in den vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bezeichnet Goebels letzte Arbeit über den unterständigen Fruchtknoten. Er stellt daselbst den Grundsatz auf, nach welchem »künftige vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Fruchtknotenentwicklung zu verfahren haben«, nämlich den, zu untersuchen, »welches Areal des Blütenbodens die Fruchtblätter gleich bei ihrem Auftreten einnehmen« ²⁾.

Bevor ich mit der Einzeldarstellung beginne, muss ich noch etwas näher eingehen auf Celakovsky's Theorie der Tuten- oder Kappenbildung, auf welche dieser Forscher die Fruchtknotenbildung zurückführt. Er hat in seiner »Vergleichenden Darstellung der Entwicklung der Placenten

1) Schacht: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. *Flora* 1853, pag. 471.

2) l. c. pag. 738.

in den Fruchtknoten der Phanerogamen«¹⁾), einer Arbeit, die verfasst ist zwecks genauerer Begründung der Foliartheorie der Eichen, diese Theorie der Tutenbildung aufgestellt auf Grund seines Studiums verlaubter Eichen und umgebildeter Staubgefässe. Welchen geringen Werth das Studium der Missbildungen für die Entscheidung entwicklungsgeschichtlicher Fragen hat, ist schon genugsam von anderer Seite betont worden. Ich brauche deshalb darauf nicht näher einzugehen. Da, wo er die Entwicklungsgeschichte mit zu Rathe gezogen hat, hat er sich darauf beschränkt, das in dem trefflichen Atlas zu Payers organogénie de la fleur niedergelegte Material nach seinen Anschauungen zu deuten, wobei manche Unrichtigkeiten mit unterfliessen, und hat sich mit eigenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nicht befasst. Er stellt den Vorgang der Kappenbildung folgendermassen dar²⁾): »Das junge Blattprimordium von halbkugeliger oder etwas cylindrischer Gestalt plattet sich bei weiterem Wachsthum ab, indem es in transversaler Richtung (senkrecht zur Mediane) mehr in die Breite wächst, wodurch die Blattränder gebildet und eine Ober- und Unterseite differenzirt werden. Nimmt die Abplattung, also die Differenz zwischen dem Breitenwachsthum, in medianer und transversaler Richtung bis zu Null nach dem Grunde des Blattes (Blattstiel z. B.) zu ab, so nähern sich einander die Blattränder auf der Oberseite des Blattes, bis sie zusammenstossen, sie gehen aus der senkrechten zur Längsaxe des Blattes parallelen Richtung in eine schiefe und zuletzt dazu transversale Richtung über; in diesem Punkte hört die differenzirte Blattoberseite auf; mit den Blatträndern greift auch die Blattunterseite nach oben herum, der stielrunde Blattstiel ist ringsum undifferenzirte Unterseite. Findet nun ein Breitenwachsthum, von den so gelegenen Rändern ausgehend, also auch in transversaler Richtung statt, so entsteht eine Tute oder Kappe; und zwar ist diese Kappe ventral gespalten, wenn nur der Punkt, in dem die Ränder der Abplattung zusammentreffen, an dem Breitenwachsthum nicht theilnimmt; die durch das nachträgliche Breitenwachsthum entstandenen Ränder bleiben untereinander frei. Wenn aber kein Punkt des transversalen Randes von dem allgemeinen Breitenwachsthum zurückbleibt, so wächst die Kappe geschlossen, indem die Ränder der vorigen Figur verschmolzen erscheinen. Dass die ventrale Mittellinie der geschlossenen Kappe wirklich als durch Verschmelzung freier Ränder vorgestellt werden muss, beweisen die Fälle, wo der freie Blattrand der gespaltenen Ventralseite der Kappe normal und gesetzlich eine seitliche Blattsprossung erzeugt, denn dann erscheint in der geschlossenen Kappe diese Sprossung innen an der ventralen Mittellinie. Solche konstante Sprossungen sind die Ovularblättchen der Karpellarkappen, die im normalen Ovarium nach innen stehen, in Vergrünungen, in denen die Kappe erst in eine gespaltene

1) Celakovsky: Vergl. Darst. der Plac. in den Frkn. der Phanerog. Prag 1876.

2) Cel. l. c. pag. 20 u. 21.

Kappe und dann in ein flaches Blatt zurückgegangen ist, am freien Rande des Blattes entstehen«. Celakovsky ist sogar »die Kappe des Ovularblättchens, inneres (oder einziges) Integument genannt, genau dieselbe morphologische Bildung, wie die Kappe des Karpells«! Dass diese Schilderung nicht auf entwicklungsgeschichtliche Thatsachen gegründet ist, sondern auf Vermuthungen, die aus Vergrünungen gewonnen sind, ist leicht zu sehen. Vergrünungen, an denen er die Schilderung erläutert, sind ihm massgebend für Darstellung eines entwicklungsgeschichtlichen Vorganges! Dieser stimmt dann auch mit seiner Auffassung keineswegs überein. Danach ist zunächst zu betonen, dass von einem Uebergreifen der Blattunterseite nach oben herum nichts zu bemerken ist. Die Ausbildung der Kappe, besonders des Ventraltheiles derselben, geht auch keineswegs von den vorher differenzirten Blatträndern aus, sondern mindestens gleichzeitig mit vorschreitender Differenzirung dieser Ränder erhebt sich der Ventraltheil als ein geschlossener Wulst, als Wucherung an der basalen Partie der Oberseite des Blattes. Dieses ist der entwicklungsgeschichtliche Vorgang, wie er schon von Goebel bei den Rosaceen und Ranuncuaceen unter Hinweis auf die analoge Ausbildung des schildförmigen Blattes dargestellt worden ist¹⁾. Zwar führt auch Celakovsky an, dass die Bildung schildförmiger Blätter mit der Kappenbildung im Wesentlichen identisch sei, wonach er von der Entwicklung schildförmiger Blätter eine ebenso äusserliche Vorstellung zu haben scheint. Goebel bezeichnet »den unteren, das Karpell abschliessenden, nicht durch Verwachsung der Karpellränder entstandenen Theil als die »Sohle« desselben«, während Celakovsky sich des Ausdrucks »Kesseltheil« bedient. Dass die normal auftretenden »konstanten Sprossungen der Ovularblättchen« innen auf der ventralen Mittellinie dieser Sohle stehen, kann nicht gegen unsere Auffassung sprechen, da wir die Samenknospen nicht als Blattfiedern, die immer am Rande stehen müssten, anzusehen haben, sondern als den Sporangien der höheren Gefässkryptogamen analoge Bildungen, von denen wir wissen, dass sie auch, wie z. B. bei *Ceratopteris*, auf der Blattfläche selbst stehen können. Viel eher könnte man bei der Verschmelzung zweier Ränder und bei der Auffassung der Samenknospen als Blattfieder 2 den beiden Rändern entsprechende Sprossungen nebeneinander erwarten. Ebensowohl kann man sich vorstellen, dass bei Vergrünungen die normal zur Ausbildung der Sohle verwandte Gewebepartie sich theilt oder an einen der Blattränder rückt, wo dann auch die Samenknospe erscheint. Die Blattsohlentheorie, welche mit der Entwicklungsgeschichte vollkommen übereinstimmt, ist früher auch von Celakovsky ausgesprochen worden. Er verliess dieselbe, weil nach seiner Meinung »die Blattsohlentheorie manche Vergrünungserscheinungen nicht erklären kann, nämlich die, dass die ovula z. B. das unterste von *Dictamnus*, am Rande des Fruchtblattes erscheinen, dagegen

1) Goebel, *Vergl. Entw.* pag. 309 ff.

normalerweise auf der Axe oder Blattsohle«¹⁾). Wir haben gesehen, dass sie das doch sehr wohl kann. Massgebend ist uns, dass die Blattsohlen-theorie mit der Entwicklungsgeschichte vollkommen übereinstimmt, während die Kappentheorie mit ihr im Widerspruch steht.

In allen Fällen nun, wo die Bildung einer Sohle aus dem Karpellhöcker entwicklungsgeschichtlich nachweisbar ist, kann natürlich von einer Betheiligung der Blütenaxe am Aufbaue des Gynaeceums keine Rede sein. Nicht so klar, wie bei den Ranunculaceen, lag die Entwicklungsgeschichte bei einigen anderen apokarpen Gynäceen, so bei *Ailanthus glandulosa*. Ich werde im Folgenden zunächst die Resultate meiner Untersuchung an *Ailanthus* mittheilen.

***Ailanthus glandulosa*.**

Die Blüten werden Anfangs Mai angelegt und sind bereits Mitte Mai so weit vorgeschritten, dass die ersten Stadien der Karpellentwicklung zu verfolgen sind. Die Karpelle werden, wie auch Payer richtig darstellt²⁾, als 5 gesonderte halbkugelige Höcker seitlich des schwachgewölbten Blütenvegetationspunktes angelegt, erscheinen also nicht, wie Celakovsky fälschlich angibt, in Form eines Ringwulstes³⁾). Diese Gestaltung bezeichnet vielmehr eine spätere Entwicklungsstufe, und wir werden sehen, wie dieselbe zu Stande kommt. Aus einem Längsschnitte durch schon etwas vorgeschrittene Karpellanlagen erkennen wir, dass die Höcker von dem Blütenvegetationspunkte nur schwach abgesetzt sind, an ihrer Innenhöschung sich allmählich verflachen. Die innere Seite des Höckers hat sich abgeflacht und reicht an dem Vegetationspunkte weiter hinauf als es auf den ersten Blick besonders bei Oberansichten scheinen möchte. Es hat sich also durch Abplattung des Höckers eine Differenz zwischen Ober- und Unterseite des Höckers herausgebildet. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung würden sich nach Payer vor den 5 Höckern Vertiefungen bilden. Dieser Beobachtung liegt das Stadium zu Grunde, welches auch Celakovsky veranlasst hat, die Karpelle in Form eines Ringwulstes erscheinen zu lassen⁴⁾). Die vor diesen Vertiefungen liegenden, von der Axe aus zwischen die Ränder der karpellären Ringwulste vorspringenden Theile, aus welchen später die Samenknospen hervorsprossen, vollkommen entsprechend den Karpellsohlen der Rosaceen und Ranunculaceen, würden demnach nicht Bildungen der ursprünglichen Karpellanlagen sein, sondern Neubildungen des Blütenvegetationspunktes. Auf einem Längsschnitte durch eine solche vorgeschrittene Karpellanlage ruft diese Sohle den

1) Cel. l. c. pag. 12.

2) Payer, l. c. Pl. 24, Fig. 8.

3) Cel. l. c. pag. 33, angeführt unter B: Karpelle in Form eines Ringwulstes erscheinend.

4) Payer, l. c. Fig. 9.

Anschein hervor, als ob sie einen neuen inneren Blattkreis darstelle (Fig. 2). Es würde diese Anschauung derjenigen entsprechen, welche Huisgen für *Reseda luteola* und die Cruciferen zu beweisen versuchte, »dass die Placenten vollständige, unabhängige, aber mit den Fruchtknoten verwachsene Gebilde seien« ¹⁾, eine Ansicht, auf welche wir im Weiteren noch genauer einzugehen haben, deren Unrichtigkeit in den betreffenden Fällen bereits von Goebel nachgewiesen wurde ²⁾. Auch für unseren Fall ist diese Anschauung nicht haltbar. Schon die genauere Betrachtung der so weit vorgeschrittenen Karpellanlage auf einem medianen, etwas stärkeren, die Anlage etwa halbirenden Schnitte, kann uns das Richtige zeigen. Da sehen wir, dass die Ränder des Ringwulstes keineswegs bloss bis zur Axe reichen, so dass dazwischen die Sohle hervorsprossste. Vielmehr umgreifen dieselben die Basis der Sohle, sie setzen sich direkt in die Sohle fort, was uns schon wahrscheinlich macht, dass wir diese als einen Theil der ursprünglichen Karpellanlage zu betrachten haben. Diese Vermuthung bestätigt sich bei genauerer Untersuchung dieses als Sohle bezeichneten Theiles. Wir waren bereits darauf aufmerksam geworden, dass der an seiner Oberfläche etwas abgeflachte Höcker bei seiner Weiterentwicklung ein ziemlich bedeutendes Areal des Blütenvegetationspunktes verbraucht. Schon danach muss die Sohle, wie aus ihrer späteren Stellung folgt, von der Basis des Karpelles aus gebildet sein. In der That ergibt sich, dass die Vertiefung nicht vor den Karpellen auf der Axe auftritt, sondern auf diesen selbst, und zwar dadurch, dass, eingeleitet durch Periblemtheilungen, aus der Basis der Karpellanlagen, und zwar auf deren Oberseite, sich ein Höcker hervorwölbt, die Anlage der späteren Karpellohle (Fig. 1). Dass die Sohle später gegen die Karpelloberfläche so scharf abgesetzt ist, dass sie als eine Sprossung der Blütenaxe selbst erscheint, beruht darauf, dass mit dem gleichmässig, aber langsam, sich erhebenden Blütenvegetationspunkt, besonders die der Axe zugekehrte Seite der Sohlenanlage, emporgewölbt wird, so dass dieselbe gleichsam um die Ansatzstelle der Sohle an die Karpellfläche gedreht erscheint, während gleichzeitig die Randpartieen der Oberseite stark in die Höhe, die unter der Karpellspitze liegenden Theile stark in die Breite wachsen, wodurch jene eigenthümliche Kapuzenform entsteht, welche mit geringen Abänderungen bei allen Formen mit Sohlenbildung wiederkehrt.

Als Resultat unserer Untersuchung ergibt sich somit, dass die die Placenta darstellende Sohle nicht aufzufassen ist als durch Verwachsung freier Karpellränder entstanden, sondern dass sie sich darstellt als eine geschlossen auftretende Ausgliederung der basalen Partie des abgeflachten Karpellprimordiums. Da sich die Sohle an die Karpellränder stets direct

1) Huisgen, Untersuchungen über die Entwicklung der Placenten. Bonn 1873. (Diss.)

2) Goebel, Vergl. Entw. l. c. pag. 816.

ansetzt, so ist nicht zu verwundern, das bei Vergrünungen die Sohle den Karpellrändern entsprechend sich theilt resp. in den Blattrand direct sich fortsetzt.

Der Vorgang, auf welchem die geschilderte Sohlenbildung hier beruht, ist jedenfalls ein in der Fruchtknotenbildung auch anderwärts sich wiederholender. Wahrscheinlich haben wir es damit in allen den Fällen zu thun, wo vor den Karpelhöckern Vertiefungen auftreten, so dass die ursprünglich halbkugeligen Höcker dann in der Form hufeisenförmiger Wälle erscheinen. Die Vertiefungen treten dann nicht vor den Höckern auf, sondern auf den Karpellanlagen selbst.

Verschieden von dieser Art der Placentenbildung ist die besonders bei synkarper Fruchtknotenbildung sich findende, wo die verwachsenden Ränder je zweier zusammenstossender Karpelhöcker anschwellen und die Samenknospen an diesen Anschwellungen hervorbringen.

Beide Fälle können auch combinirt auftreten, derart, dass zunächst die Basis des Primordiums anschwillt und von da aus vorschreitend die miteinander in Berührung tretenden Ränder. So finden wir es bei manchen Malvaceen. Ich werde im Folgenden eine vergleichende Darstellung der Fruchtknotenentwicklung innerhalb dieser Familie versuchen, soweit es mir nach eigenen Untersuchungen und nach dem von Payer in seinen Tafeln niedergelegten Beobachtungen möglich ist.

Malvaceen.

Man hat hier Gattungen, bei denen im fertigen Zustande nur eine Samenknospe in jedem der Fächer anzutreffen ist, und andere, bei denen mehrere Samenknospen sich finden. Den ersteren Fall pflegt man als den typischen zu betrachten. Huisgen¹⁾ hat in seinen Untersuchungen sich vollständig auf diesen beschränkt und dehnt den durch ganz äusserliche Betrachtung gewonnenen Schluss auf die ganze Familie aus: »Bei den Malvaceen folgt schon aus der Stellung der Samenknospen ihr unmittelbarer Ursprung aus reinem Axenorgan«. Auch der Satz: »die Axe bildet sich nicht einmal zu einem besonderen Organe aus, dem man den Namen Placenta geben könnte«, gilt nicht für alle Fälle. Ausserdem werden wir sehen, dass die Placenta, wenn sie besonders ausgebildet wird, deutlich als Erzeugniss der Karpelle, nicht aber der Axe erscheint.

Von Vertretern der Malvaceen mit nur einer Samenknospe in jedem Fache untersuchte ich *Malva moschata* und *Althaea rosea*, sodann *Malope trifida* und *Kitaibelia vitifolia*. Die einzige Samenknospe entspringt bei den ersten beiden aus einer scheinbar der Axe zugehörigen von dieser nicht scharf abgesetzten, der Mitte des Karpelles gegenüberliegenden

1) Huisgen: Untersuchungen über die Entwicklung der Placenten. Diss. Bonn 1873, pag. 21.

Gewebepartie. Die Längsschnitte von *Malva* lassen erkennen, dass hier die ganze von den Karpellen gebildete Höhlung durch die eine Samenknope von deren erstem Auftreten an völlig ausgefüllt ist. Huisgen giebt hierüber an: »Die Fruchtblätter umfassen die Samenknospen von aussen und von den Seiten her vollständig, bleiben jedoch unten ziemlich zart, weshalb der stehenbleibende doppelte Kelch eine schützende Hülle für dieselben abgeben muss. Oberhalb derselben wachsen sie zum Griffel aus und verrücken sich in einer stärkeren Bedeckung der Samenknospen«. Vielleicht dienen auch die bei einigen Arten, z. B. bei *Abutilon*, an der inneren Seite der Kronblätter auftretenden Harleiten, die sich zunächst allerdings wohl als Nektarien darstellen, mit demselben Zwecke. Das Gewebe der Samenknope geht scheinbar direct in dasjenige der Axe über. Das Gefässbündel ist ein Zweig des nach der schmalen Ansatzstelle des Karpellrückens gehenden.

Während bei *Malva* und *Althaea* die in Mehrzahl vorhandenen Fächer in gleicher Höhe rings am Rande des Blütenbodens sich befinden, und als Träger der Samenknospen eine besondere Placenta nicht ausgebildet ist, sind diese bei *Malope* und *Kitaibelia* in 5 Gruppen vereinigt, wo jede Gruppe mehrere bogenförmig über dem Rande sich erhebende Fächer enthält. Es sind 5 von dem Axengewebe scharf abge sonderte Gewebewülste vorhanden, welche rings an ihrem Rande die Fächer und in jedem eine Samenknope tragen.

In dem anderen Falle der *Malvaceen* mit mehreren Samenknospen in jedem Fache finden wir diese in 2 Reihen angeordnet. Ich untersuchte aus der hierher gehörigen Gruppe 2 Arten von *Abutilon* aus dem Gewächshause des hiesigen botanischen Gartens, welche Anfang Januar die Entwicklung der Karpelle in allen Stadien zeigten. Die Samenknospen sitzen hier an deutlich entwickelten Placenten, die leicht als Anschwellungen der Karpellränder zu erkennen sind. Payer hat die Entwicklung einer ganzen Anzahl hierhergehöriger Arten dargestellt. Bei *Hibiscus syriacus*¹⁾ sehen wir die Placenten ihrer ganzen Ausdehnung nach durch eine deutliche Furche geschieden. Die Anzahl der Samenknospen ist bei dieser Art paarig. In anderen Fällen dagegen sind die Placenten unten miteinander verschmolzen und tragen an dieser Stelle noch eine oder mehrere Samenknospen, so bei *Hibiscus illicifolius*²⁾). Sogar einen äusseren Gegensatz zwischen beiden Arten von Samenknospen, zwischen der einen unpaaren und den paarigen Samenknospen haben wir bei *Sphaeralcea angustifolia*³⁾, wo die untere unpaare Samenknope die Mikropyle, wie gewöhnlich bei den *Malvaceen*, nach unten richtet, die paarigen dagegen mit den Mikropylen nach oben gewendet sind. Die untere Samenknope wird stets zuerst

1) Payer: l. c. Pl. 7. Fig. 22 u. 23.

2) Payer: l. c. Pl. 6, Fig. 18.

3) Payer: l. c. Pl. 6, Fig. 26.

angelegt, darauf die oberen Paare in nach oben fortschreitender Reihenfolge. Bei *Modiola caroliniana* sind in dem von Payer abgebildeten Stadium ¹⁾ die Placenten vollständig entwickelt, dagegen erst die eine unpaare Samenknospe angelegt, während die seitlichen bedeutend später erscheinen, zu einer anderen Zeit, wo die untere unpaare Samenknospe in ihrer Entwicklung schon weit vorgeschritten ist. Bei meinen Untersuchungen an *Abutilon* fand ich diese Beobachtung überall bestätigt, indem auch hier die untere unpaare Samenknospe in ihrer Entwicklung stets am weitesten vorgeschritten war. Es ist diese Bemerkung von Wichtigkeit für das Verständniss der Ausbildung der Placenten, indem danach der Schluss nahe liegt, dass auch diese in derselben Richtung, von unten nach oben, der vorschreitenden Verwachsung der Karpellränder entsprechend, vor sich geht. Die Placenta ist auch meist am unteren Ende am massigsten entwickelt. Auf einem Längsschnitte durch die Placenta eines der 15 Fächer von *Abutilon venosum* erscheint die Placenta bei noch nicht ganz ausgebildeten Fruchtknoten da, wo das Karpell an dem Vegetationspunkt mit breiter Basis schräg aufsitzt, als ein breiter Wulst hervorgewölbt, der sich nach oben hin etwas verschmälert (Fig. 4). Das untere Ende der Höhlung liegt hier mit dem Vegetationspunkte fast in gleicher Höhe, während später der Vegetationspunkt ungefähr gleiche Höhe hat mit dem oberen Ende der Höhlung, die sich bedeutend vertieft hat (Fig. 3). Die Placenta erscheint in so vorgeschrittenem Stadium nicht mehr wie in jüngeren Stadien von der Axe scharf abgesetzt, bildet vielmehr die äusserste Schicht derselben. Ohne Berücksichtigung der Entwicklung könnte bei oberflächlicher Betrachtung nur der älteren Stadien der Schein entstehen, als ob die Placenten von der Axe gebildet würden, oder vielmehr als ob die Samenknospen direkt aus der Axe entsprängen, da eine besondere als Placenta ausgebildete Gewebeparthie hier scheinbar nicht mehr vorhanden ist. Sie ist nur noch angedeutet in einem geringen vor der Fruchtknoten-höhlung liegenden Wulst. Hervorgerufen ist diese Veränderung durch ein nachträgliches gesteigertes Wachsthum der Axe besonders in ihren Randparthien, wodurch auch die Spitze der Axe, welche vorher als ein ziemlich spitzer Kegel erschien, sich abflacht. Die Axe wird so gewissermassen von der früher als deutlich abgesetzten Placenta nachweisbaren Gewebeparthie »berindet«. Ein solches nachträgliches gesteigertes Wachsthum der Randparthien der Axe habe ich auch noch bei anderen Malvenarten beobachtet, z. B. bei *Malva moschata* (Fig. 9 u. 10). Dasselbe wirkt hier, dass die früher den höchsten Punkt einnehmende Mitte des flachen Blütenbodens später etwas eingesenkt erscheint (Fig. 9). Dieses Wachsthum bewirkt bei *Abutilon* auch, dass die oberen Enden der Karpelle von der als Wulst nur noch angedeuteten Placenta unter einem Winkel

1) Payer: l. c. Pl. 6, Fig. 19.

scharf abgesetzt erscheinen (Fig. 3, bei *a*), während sie früher auf dem breiten Placentenwulst direct auflagerten, dessen Richtung fortsetzend (Fig. 4).

Dass die Placenten entstehen durch Verwachsen und Anschwellen der zusammentreffenden Karpellränder, kann man auch auf successiven Querschnitten leicht verfolgen. In der Region, welche dem Uebergange der Placenten in die oberen Enden der Karpelle entspricht, findet man, dass die Placenten sich spalten und man erkennt, dass die anstossenden Enden zweier Placenten, die sich zusammenneigen, zusammengehören als die Ränder eines Karpelles (Fig. 7).

Damit ist jedoch noch nicht bewiesen, dass auch der untere Theil des Placentenwulstes, die Stelle, wo die seitlichen Placenten miteinander verschmolzen sind, karpellaren Ursprungs ist. Dieser Placententheil welcher auch meist nur eine unpaare Samenknospe trägt, ist es aber offenbar, welcher bei der ersten Gruppe der Malvaceen dem die einzige Samenknospe tragenden Gewebe entspricht, und gilt es vor Allem über Ursprung und Bedeutung desselben klar zu werden. Zwar lässt schon der Umstand, dass bei den Malvenarten, wo durch Entwicklung dieses Theiles neben den seitlichen Placenten das ganze Samenknospen tragende Gewebe zu einem hufeisenförmig gestalteten Wulste entwickelt ist, derselbe sich direct an die seitlichen Placenten ansetzt, ohne Grenze in dieselben übergeht, als gewiss annehmen, dass das ganze Gewebe einheitlicher Entstehung ist, doch müssen wir, um darüber volle Sicherheit zu erlangen, auf die jüngsten Entwicklungsstufen der Fruchtknotenanlagen zurückgehen.

Durch Periblemtheilungen werden die Karpelle bei den meisten Malven in einer Mehrzahl von 5 als rundliche halbkugelige Höcker am Rande des flachen Blütenvegetationspunktes angelegt. Längsschnitte durch diese ersten Anlagen zeigen immer dasselbe Bild. Dieselben verbrauchen rasch den ganzen Rand des Vegetationspunktes, indem sie durch Wachstum in die Breite mit den Basen miteinander in Berührung treten, so dass dann der Rand von einem Ringwulst eingenommen ist, welcher eine Mehrzahl von 5 halbkugeligen Höckern trägt. An der Innenseite böschet sich derselbe allmählich ab, indem die Zelltheilungen auch nach der Mitte der Blütenanlage hin vorschreiten. Für die Möglichkeit der Auffassung dieser Karpelle als Fieder von 5 primordialen Höckern ergibt sich hier kein Anhaltspunkt. Anders ist es bei *Kitaibelia vitifolia*, für welches ich Payers Beobachtungen ¹⁾ bestätigen kann. Hier werden zuerst 5 primordiale Höcker angelegt, an deren Rande dann die Fruchtknotenanlagen als Fieder hervorsprossen. Auch bei *Malope trifida* ist diese Art der Entstehung noch angedeutet, indem hier die Anlagen nicht im Kreise am Rande des Blütenvegetationspunktes angeordnet sind, sondern in einem Fünfseit (Fig. 13), und zwar so, dass immer die Mitten dieser 5 Seiten am höchsten stehen,

1) Payer, l. c. Pl. 8, Fig. 9 u. 10.

um so höher, je weiter die Entwicklung fortschreitet. Danach kann man die bei *Kitaibelia* stattfindende Entwicklung der Karpelle als Fieder von 5 primordialen Höckern als das Ursprüngliche ansehen, und es würde dann *Malope trifida* den Uebergang vermitteln zu der Rückbildung bei den anderen Malvenarten, wo eine solche Ausbildung nicht mehr erkennbar ist. Bezeichnend für das Aufbrauchen des gesamten Randes der Blütenaxe ist es, dass auch bei *Kitaibelia* und *Malope* die zwischen den 5 ersten Anlagen liegenden Ecken sich mit Karpellanlagen bedecken. In derselben Weise wie bei *Ailanthus* flachen sich diese Höcker an der Oberfläche ab. Während jedoch dort auf den Karpellen eine Vertiefung entstand durch Hervorwölben eines Wulstes aus dem Grunde der Anlage, erhebt sich hier zuerst durch starkes Längenwachsthum der Rückentheil und von da aus seitlich vorschreitend die Seitentheile. Durch dieses starke Hervorwölben von Rücken- und Seitentheilen, das verbunden ist mit einem Anschwellen derselben, erscheint die Mitte der Anlage vertieft. Es haben sich somit wiederum mitten auf den Anlagen Vertiefungen, Grübchen gebildet, nicht vor denselben, wie es Payer auch hier falsch angibt. Da die Karpellanlagen den Rand des Blütenvegetationspunktes aufbrauchen, so treten die jetzt hufeisenförmig gestalteten Anschwellungen miteinander in Berührung. Dadurch, dass die Anschwellungen immer weiter nach der Mitte zu vorschreiten, scheinen die Berührungsstellen der Hufeisen immer nach dem Vegetationspunkt hin vorzugreifen. Sehr lehrreich für diesen Vorgang ist die von Payer dargestellte Entwicklung von *Pavonia hastata* ¹⁾. Diese Malve beginnt die Fruchtknotenentwicklung mit der Anlage von 10 Karpellhöckern. Payer gibt hierüber an (pag. 38): »Ce sont dix mamelons dont cinq un peu plus grands que les autres, semblent nés les premiers: ils sont ici déjà réunis par la base de manière à former une enceinte continue«. Die 10 Höcker erscheinen jedoch jedenfalls gleichzeitig. Dass in dem von Payer gezeichneten ersten Stadium 5 der Höcker grösser erscheinen als die anderen, beruht gewiss nicht darauf, dass sie früher angelegt werden, sondern es ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte, dass die anderen 5 Höcker, welche kleiner erscheinen, in der Entwicklung überhaupt zurückbleiben. Es sind diejenigen, welche später keine Vertiefungen an ihrem Grunde zeigen, also keine Fächer bilden. Ihre einzige Entwicklung ist die, dass sie in die Länge wachsen und dabei von dem Walle passiv emporgehoben werden. Wir haben dann später, obwohl 10 Karpelle angelegt sind, doch nur 5 Fächer mit 10 Griffeln. Indem so zwischen 2 fruchtbaren Karpellen immer ein unfruchtbares liegt, kann man das Vorgreifen der Anschwellungen sehr schön verfolgen (Fig. 11 bei Payer). Sie umgreifen den Rand der unfruchtbaren Karpelle bis zur Vereinigung mit dem nächstfolgenden fruchtbaren Karpelle, sich dort zur Anlage der Placenta massig entwickelnd. So

1) Payer, l. c. Pl. 7, Fig. 10 u. 11.

erscheinen dann später die unfruchtbaren Karpelle als Spitzen der Placentenwülste, von denen sie anfangs noch durch eine seichte Furche getrennt sind.

Diese Thatsache, dass bei fortschreitender Entwicklung ein immer grösseres Areal des Blütenvegetationspunktes in die Fruchtknotenbildung mit hineingezogen wird, zur Ausbildung der Fruchtblätter verwandt wird, ist auch sonst vielfach zu beobachten. So umfasst z. B. das einzige Fruchtblatt der Papilionaceen beim Entstehen nur die eine Seite der Blütenaxe in Form eines Hufeisens, dehnt sich aber allmählich über den ganzen Axenscheitel aus¹⁾. Auch bei Ausbildung vegetativer Blätter, z. B. des Grasblattes, findet sich, wie Goebel gezeigt hat, ganz derselbe Vorgang.

War die bisher geschilderte Entwicklung bei allen Malven ziemlich dieselbe, so zeigen sich im weiteren Verlauf derselben bei den einzelnen Arten bedeutende Unterschiede. Bei *Abutilon* wird die Höhlung schliesslich unten gegen die Axe hin geschlossen, dadurch, dass die Anschwellung der Karpellränder immer weiter vorschreitend schliesslich auch die der Axe angrenzende Ansatzstelle ergreift. Dieser zuletzt sich massig entwickelnde Rand der Fruchtblätter ist es aber, welcher später als die Vereinigungsstelle der seitlichen Placenten erscheint, auf dessen Entstehung es uns ankommt. Würde das Flächenwachsthum des Karpellrückens hier ein mehr gefördertes sein, wie bei *Ailanthus*, und die Oeffnung sich vorne durch einfache Verwachsung der Ränder schliessen, so würde dieser Theil ebenso wie bei *Ailanthus* uns als »Sohle« entgegentreten (Fig. 5). Bei *Abutilon* ist jedoch die Placentenbildung damit noch nicht abgeschlossen. Vielmehr treten hier, von dieser Verschlussstelle der ringförmigen Anschwellung an, die Karpellränder, welche als die nach der Axe zu stark verbreiterten Enden der Leisten erscheinen, von unten nach oben fortschreitend bei massiger Entwicklung miteinander in Berührung und verwachsen, bis schliesslich die Höhlung nach vorne ganz geschlossen ist. Wir sehen, dass die Anschwellung der der Sohle bei *Ailanthus* entsprechenden Ansatzstelle der Fruchtblattoberseite hier zuletzt auftritt, während sie bei *Ailanthus* die Aushöhlung des Höckers einleitet. Auf einem Längsschnitte durch ein Stadium, wo die Ausbildung der seitlichen Placenten noch nicht begonnen hat, erhalten wir dasselbe Bild wie bei *Ailanthus*. Die »Sohle« ist von den seitlichen Rändern umfasst. Ein weiterer Unterschied gegen *Ailanthus* ist der, dass dort die vordere Spalte einfach durch Verwachsung der Ränder von oben her geschlossen wurde, was hier deshalb nicht möglich ist, weil die Ränder der Fruchtblätter hier nicht frei sind. Durch Verwachsung der zusammenstossenden seitlichen Ränder zweier benachbarten Karpelle werden dieselben von der Vereinigung zurückgehalten, so dass die Verwachsung erst allmählich von

1) Goebel, Vergl. Entw. pag. 309.

unten nach oben fortschreiten kann. Danach ist es leicht denkbar, dass bei apokarper Ausbildung des Fruchtknotens eine Entwicklung eintritt, welche derjenigen von *Ailanthus* vollständig entspricht. Das sehen wir bestätigt bei der *Malvacee*: *Plagianthus divaricatus*¹⁾, welche in dem aus nur einem Fruchtblatte bestehenden Gehäuse eine Samenknope an einer »Sohle« trägt. Das in Fig. 27 von Payer dargestellte Gehäuse zeigt die eigenthümliche Kapuzenform, vorne mit einem dreieckigen Spalte geöffnet. Die Fig. 25 und 26 zeigen dieselbe Form der Sohlenbildung wie *Ailanthus*. Auf dem gezeichneten Fruchtblatte hatte sich eine Vertiefung gebildet, indem aus dem Grunde desselben ein Höcker, die spätere »Sohle« sich hervorwölbte.

In derselben Weise verläuft offenbar die Entwicklung bei allen *Malvaceen*, welche mit *Abutilon* gleiche Placentenbildung haben. Auf den Vorgang der Verwachsung der seitlichen Fruchtblattränder zur Bildung der seitlichen Placenten ist auch bereits Payer bei *Abelmoschus moscheutos* aufmerksam geworden²⁾. Die Placenten erscheinen auch bei dieser Malve, welche übrigens mehrere Reihen Eichen auf den Placenten trägt, als vollständiges Hufeisen. In Fig. 13 u. 14 bei Payer sehen wir die oberen freien Schenkel derselben noch nicht miteinander verwachsen, während sie in Fig. 15 u. 16 vollständig bis oben hin miteinander verwachsen sind. Payer sagt hierüber: *Les deux branches du fer à cheval placentaire se sont rapprochées et soudées*; ebenso ist es zu sehen bei *Hibiscus illicifolius*³⁾. Bei der von Modiola in Fig. 19 (Tab. VI) dargestellten Entwicklungsstufe sind die Schenkel des Hufeisens noch ganz frei, auf der Krümmung des Hufeisens erscheint eine unpaare Samenknope. In Fig. 20 sind die Hufeisenschänkel wieder verwachsen und es bilden sich da auch an den oberen Theilen die paarigen Samenknospen.

Von dieser an *Abutilon* dargestellten Weise der Fruchtknoten- und Placentenbildung aus kann man nun leicht die bei anderen *Malvaceen* sich findende abweichende Ausbildung ableiten. Diese macht sich in doppelter Weise geltend.

Bei einer nur eine geringe Anzahl von Arten enthaltenden Gruppe erfolgt die Anschwellung der an die Axe stossenden Leistenenden und die Verwachsung deren Ränder so rasch, dass die als Sohle bezeichnete Gewebeparthie vorher nicht mehr zur Ausbildung gelangt. Dann sehen wir also, wie bei *Hibiscus syriacus*, nur die seitlichen ihrer ganzen Ausdehnung nach durch eine Furche voneinander getrennten Placenten entwickelt.

Denken wir uns dagegen die Ausbildung der seitlichen Placenten unterdrückt und nur die als »Sohle« bezeichnete Gewebeparthie als

1) Payer, l. c. Pl. 7. Fig. 25–28.

2) Payer, l. c. Pl. VI. Fig. 13–16.

3) Payer, l. c. Pl. VI. Fig. 18.

Placenta entwickelt, die dann nur die einzige unpaare Samenknospe trägt, womit schliesslich noch eine Rückbildung der Sohle verbunden sein kann, so werden wir auf den bei den Malvaceen gewöhnlich als typisch angesehenen Fall geführt. Für meine Auffassung des oben an *Abutilon* dargestellten Verhaltens als des ursprünglichen spricht einmal der Umstand, dass es leicht ist, von diesem aus alle anderen Fälle durch Rückbildung herzuleiten, sodann auch, dass wir alle möglichen Uebergänge auffinden können.

Als eine solche Uebergangsform bietet sich zunächst *Kitaibelia vitifolia* dar. Die Sohle gelangt hier noch zur vollen Entwicklung und zwar ist die Placenta auf diese Sohle beschränkt. Von der Form, wie sie Payer Pl. VIII, Fig. 13 darstellt, liesse sich noch sehr wohl eine Entwicklung denken, wie wir sie bei *Abutilon* gefunden haben. Es brauchte nur noch eine stärkere Entwicklung der Seitentheile der Karpelle stattzufinden und ein Verwachsen der letzteren an ihren der Axe zugewandten Enden. Es wächst aber nur noch der Rückentheil stark in die Länge und wölbt sich deshalb, da die Seitentheile damit nicht gleichen Schritt halten, mit seiner Spitze über die Sohle weg. Die oberen Enden entwickeln sich gewöhnlich sehr massig, so dass sie mit breit aufsitzendem Grunde den offen bleibenden Leitungsweg überdecken.

Ist bei *Kitaibelia vitifolia* die die Samenknospe tragende Gewebeparthie noch deutlich als »Sohle entwickelt, so ist diese bei anderen Malvaceen theils nur noch andeutungsweise wenigstens in gewissen Stadien vorhanden, wie bei *Malope trifida* und *Althaea rosea*, theils überhaupt nicht mehr nachweisbar wie bei *Malva*, *Lavatera* u. a.

An *Kitaibelia* schliesst sich zunächst an *Malope trifida*. Hier ist jedoch die Sohle schon nicht mehr als ein so scharf abgesetzter noch ziemlich massig entwickelter Höcker ausgebildet, sondern als ein von der Axe weniger scharf abgesetzter flacher Saum. Auch bei *Althaea rosea* ziehen sich die der Sohle entsprechenden vor den Höhlungen liegenden basalen Theile der Karpelle wenigstens in jüngeren Stadien noch als flacher Saum an der Grenze zwischen Karpell und Vegetationspunkt hin (Fig. 12). Derselbe verschwindet jedoch hier sehr bald.

Ohne jeden Rest von Sohlenbildung verläuft die Entwicklung bei unseren gewöhnlichen einheimischen Malven, z. B. bei *Malva moschata*. Während nämlich bei den letztgenannten Malvaceen die Ansatzstellen der Karpelle wenigstens noch einen Anfang dazu machten, mit den rasch in die Länge wachsenden Rückentheilen gleichen Schritt zu halten, unterbleibt dieser hier gänzlich, da auch die Randparthieen der Axe hier schon ziemlich früh ein vermehrtes Längenwachsthum zeigen, wie auf Längsschnitten an den intensiven Quertheilungen in dieser Region leicht zu erkennen ist.

Das Resultat unserer Untersuchung der Malvaceen können wir kurz dahin zusammenfassen, dass für die erste Anlage der Fruchtblätter derjenige Fall als Grundform aufzufassen ist, wie er sich noch bei *Kitaibelia* verwirklicht und bei *Malope trifida* angedeutet findet, wo die einzelnen Karpellhöcker als Fieder an 5 primordialen Höckern entstehen. Bei Herleitung der verschiedenen Placentenformen dagegen ist von den Fällen auszugehen, wo eine Sohlenbildung analog der von *Ailanthus* auftritt in Verbindung mit der Ausbildung verwachsener Karpellränder zu Placentenwülsten. Von dieser Grundform leiten sich die übrigen Fälle her durch ungleichmässiges Längenwachsthum der verschiedenen Ränder der Fruchtblattanlagen, durch ein Zurückbleiben der Seitentheile und dann auch der Vorderseite gegen die Rückentheile. Durch nachträglich eintretendes starkes Längenwachsthum der Randparthien der Axe, welches bei den am weitesten rückgebildeten Formen ziemlich früh bemerkbar ist, wird das ursprünglich über das Niveau der Blütenaxenspitze erhobene Placentengewebe an den Rand der Axe und mit der Fruchtknotenhöhlung unter das Niveau des Blütenbodens verschoben. Man könnte diesen Vorgang kurz als eine »Berindung« der Axe mit Placentengewebe bezeichnen.

Diese eigenthümliche Ausbildungsweise der Berindung, welche darin besteht, dass die Axe mit Gewebe bekleidet wird, das von Blattorganen gebildet ist, findet sich auch bei der Ausbildung vegetativer Organe und scheint überhaupt ziemlich verbreitet zu sein. Ein klassisches Beispiel hierfür ist *Chara*. Auch bei den Coniferen findet sie sich. War sie uns schon hier bei den Malvaceen für das Verständniss der endgültigen Ausbildung der Fruchtknotenhöhlung förderlich, so wird sie es in noch höherem Masse beim unterständigen Fruchtknoten.

Bei den Malvaceen beruhte die Schwierigkeit der Untersuchung, ob das vor den die Ausbildung der Fruchtknotenhöhlung einleitenden Grübchen liegende Gewebe zur Axe oder zu den Fruchtblättern gehöre, mit anderen Worten, ob die Vertiefung vor den Karpellen oder auf diesen entsteht, darin, dass die Fruchtblätter mit ihren Basen an den nicht aufgebrauchten Vegetationspunkt gebunden sind. Bei vielen synkarpen Fruchtknoten dagegen, wo aus den sämmtlichen angelegten Fruchtblättern nur ein einziges Gehäuse sich ausbildet, macht sich die Schwierigkeit in anderer Weise geltend. So bei den Scrophularineen und Solaneen. Hier gilt es den Nachweis zu liefern, dass das Vegetationspunktgewebe zur Ausbildung der Fruchtblattanlagen verbraucht wird, woraus dann folgt, dass die Grübchen auf diesen selbst entstehen, dass die sich später findende scheinbar central-axile Placenta gebildet wird durch Emporwachsen der gemeinsamen Ansatzstelle sämmtlicher Karpelle, nicht aber durch Erheben der Axe.

Scrophularineen und Solaneen.

Sowohl bei den Scrophularineen als auch bei den Solaneen findet sich die auch bei anderen Pflanzenfamilien wiederkehrende Eigenthümlichkeit, dass der ausgebildete Fruchtknoten im unteren Theile zwei-, im oberen einfächerig erscheint. Die Placenten stellen sich im oberen Theile dar als 2 von der Wand ausgehende, in der Mitte zusammenstossende, von Leitungs- gewebe bekleidete Leisten, welche in jedem der angeschwollenen Ränder von je einem Gefässbündel durchzogen sind. Im unteren Theile dagegen geht eine einzige geschlossene Scheidewand durch den Fruchtknoten. Die Theilung der Placenten nach oben einestheils, die Vertheilung der Gefäss- bündel anderntheils legen es nahe, die Placenten entstanden zu denken durch Verwachsung der Fruchtblattränder. Dieser Ansicht ist Noll für Veronica ¹⁾). Die Bildung der Placenta ginge nach ihm in der Weise vor sich, dass »die einander gegenüberbefindlichen Leisten aufeinander zu rücken, sich schliesslich mehr oder weniger in der Mitte des Hohlraumes treffen und da ihre Enden verbreitern, indem sie sich gegenseitig abzu- platten scheinen«. Dem widerspricht jedoch, dass die Wülste nicht bis auf den Grund der Höhlung getrennt sind. Solche Längsschnitte, auf welchen die Placenta als ein in die Höhlung vorragender Zapfen erscheint, sollen nach ihm senkrechte Durchschnitte durch die Wülste, also nicht genau median geführt sein. Vom Gegentheil hätte er sich leicht durch successive Längsschnitte und noch besser durch successive Querschnitte überzeugen können. Diese Erklärung ist also durchaus nicht haltbar. Andere Forscher legten auf den Umstand das Hauptgewicht, dass die Scheidewand im unteren Theile als directe Fortsetzung der Axe erscheint, und erklärten danach die Placenten als Axenorgan. So kommt Buchenau ²⁾ aus seinen Untersuchungen an Maurandia und Nicotiana zu dem Resultate: »Bei den Solaneen und Scrophularineen ist der Fruchtknoten lediglich von Blattoorganen gebildet und die Placenta entschieden Axenorgan«. Derselben Meinung ist auch Huisgen ³⁾. Payer gibt die Entwicklung folgendermassen an ⁴⁾: »Au pied de chacun de ces bourrelets primitifs, on remarque une petite excavation qui devient de plus en plus profonde, en sorte qu'à un certain âge, l'ovaire se trouve creusé de deux trous. Ces trous sont les loges, et c'est sur la cloison qui les sépare et se renfle en placenta qu'apparaissent les ovules«. Auch Goebel nahm in seiner »Vergleichenden Entwicklungsgeschichte« ⁵⁾ noch eine Entstehung aus der Axe an, indem er den Vorgang der Fachbildung in derselben Weise wie Payer als eine

1) Noll, Entwicklungsgeschichte der Veronica-Blüthe. Marburg 1883. (Diss.)

2) Buchenau, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Pistills Marburg. 1851. (Diss.) pag. 32.

3) Huisgen, l. c. pag. 76.

4) Payer, l. c. Texte, pag. 540.

5) Goebel, l. c. pag. 320.

Aushöhlung der Axe an den 2 vor den Karpellen liegenden Punkten auffasste. Auch diese Erklärung ist mit der Entwicklung nicht in Einklang zu bringen. Soll sie richtig sein, so muss die Placenta einestheils auf Längsschnitten durch jüngere Stadien als verlängertes Axenende nachweisbar sein, anderntheils müsste entwicklungsgeschichtlich eine Theilung dieses Axenendes in 2 Hälften nachweisbar sein, wenn man nicht zu dem Ausfluchtmittel greifen will, nur den unteren Theil als Axengebilde zu betrachten, den oberen dagegen als eingeschlagene und verwachsene Fruchtblattränder. Als solche erscheinen sie nämlich von allem Anfang an, eine Verästelung des Axenendes ist nicht nachweisbar. Es ist charakteristisch, wie Cela-kovsky trotzdem hier von einem Zelltheilungsprocesse redet. Er gibt für die Scrophularineen an (l. c. pag. 39): »Obwohl deutlich axil, theilt sich die Placenta in jedem Fache durch eine Längsfurche zwischen den beiden Reihen Eichen in 2 Lippen, welcher Process offenbar darauf hinweist, dass die beiden Ränder der Karpelle in der Centralplacenta vordem schon gebunden waren, jetzt aber durch einen neuen Zelltheilungsprocess auch thatsächlich in die Erscheinung treten«! Ein solcher Zelltheilungsprocess existirt in Wirklichkeit gar nicht. Es entsteht nicht erst im Grunde ein Wall, der sich dann oben theilte und die seitlichen Placenten abgab, sondern die seitlichen Placenten werden von allem Anfange angelegt ja noch früher als die aus dem Grunde sich hervorwölbende scheinbar axile Centralplacenta, die erst später entsteht und die seitlichen Placenten verbindet.

Sehen wir nun zu, welche Deutung sich aus dem genaueren Verfolg der Entwicklung ergibt. Während nach Payer, ebenso nach Buchenau u. a., die Anlage des Pistills durch 2 wulstige hufeisenförmige Höcker dargestellt wird, gibt bereits Noll für *Veronica longifolia* an, dass dieselbe durch einen Ringwall gebildet wird. Dieses kann ich nach meinen Untersuchungen an *Veronica gentianoides* und *Linaria vulgaris*, an *Nicotiana rustica* und *Atropa Belladonna* sowohl für die Scrophularineen als auch für die Solaneen bestätigen. Ansichten, wo die Karpellanlagen als 2 hufeisenförmige Wülste erscheinen, entsprechen einer weiteren Entwicklungsstufe, wo durch stärkere Entwicklung der beiden vorderen und hinteren in der Mediane liegenden Seiten die beiden Fruchtblätter sich aus dem Walle herauszudifferenziren beginnen. Mediane Längsschnitte durch derartige Entwicklungsstufen beweisen, dass das Gewebe der Axe zur Ausbildung der Fruchtblätter vollständig verbraucht wird (Noll Tab. I, Fig. 9). Von einem etwa in die Höhlung vorragenden Ende des Vegetationspunktes, selbst von einer nur flachen Ausbreitung desselben ist nichts zu bemerken. Die beiden gegenüberliegenden Fruchtblattanlagen stossen am Grunde der Vertiefung unter einem mehr oder weniger scharf entwickelten Winkel aufeinander. Dieses ist jedoch nur auf genau medianen Schnitten ersichtlich. Etwas mehr seitlich gehende Schnitte, welche leicht daran

kenntlich sind, dass hier 2 Antherenanlagen getroffen werden, zeigen natürlich den Grund mehr abgeflacht, die Karpelle nicht so deutlich gegeneinander abgegrenzt. Die Fruchtblätter bedecken die ganze Innenböschung des von aussen etwas steil aufsteigenden, nach der inneren Vertiefung zu sich mehr abflachenden Ringwalles. Auch noch auf medianen Längsschnitten durch schon weiter entwickelte Stadien ist dieses Aufbrauchen des Vegetationspunktes fast mit noch grösserer Bestimmtheit zu erkennen. Die Weiterentwicklung lässt sich am besten auf etwas stärkeren Längsschnitten oder in Oberansichten verfolgen. Nachdem durch stärkeres Wachstum der beiden in der Mediane liegenden Stellen des Ringwalles die Spitzen der Fruchtblätter sich herausgebildet haben, verbreitet sich die Anschwellung von da aus fortschreitend auch über die seitlichen Ränder, doch so, dass immer die in der Mediane liegenden Spitzen ein geförderles Wachstum zeigen. Ist diese Anschwellung bis zur Ansatzstelle der beiden Fruchtblätter auf dem Rande vorgeschritten, so beginnt wiederum der Vorgang, welchen man auch als Verwachsung der Karpellränder bezeichnet. Diese Verwachsungsstellen beginnen gemeinsam in die Höhe zu wachsen und dabei massig anzuschwellen. Noll gibt diese Bildung für die Veronicablüthe noch richtig an: »An den Seiten jedoch, wo die beiden Fruchtblätter aneinandergrenzen, macht sich alsbald jederseits eine leistenartige rundliche Ausstülpung bemerklich. Diese tritt zunächst an der Basis der Fruchtknotenwand hervor, entspringt bei dem fortschreitenden Höhenwachstum dann auch immer höheren Zonen. Die Anlagen erscheinen jetzt als 2 mit ihren freien Schenkeln aneinanderstossende und da angeschwollene Hufeisen«. Die Anschwellung der Fruchtblattränder verbreitet sich jedoch noch weiter über den Grund der Höhlung über denjenigen Theil, wo die Karpelle mit ihren breiten Ansatzstellen aufeinanderstossen. Von einem Aufeinanderzurücken der seitlich gebildeten Placentenwülste kann dabei keine Rede sein. Nicht die seitlich gebildeten Anschwellungen selbst rücken aufeinander zu, sondern der Vorgang der Anschwellung verbreitet sich auch auf die am Grunde aneinandergrenzenden Fruchtblattränder. Die gemeinsame Ansatzstelle derselben erhebt sich selbständig. Ein medianer Längsschnitt zeigt dann die Zellen der äussersten am Grunde der Höhlung liegenden Periblemschicht in Theilung durch Querwände begriffen (Fig. 17). Es bildet sich dadurch im Grunde der Höhlung eine Erhebung aus. Die seitlichen Placentenwülste stehen von allem Anfang an am Grunde miteinander in Verbindung. An Oberansichten macht sich diese Entwicklung in der Weise geltend, dass sich vor den hufeisenförmigen Karpellanlagen Vertiefungen gebildet haben. Diese sind also wiederum nicht vor den Anlagen auf der Axe, sondern auf den Fruchtblättern selbst entstanden, der Vorgang kann nicht als eine Ausbuchtung der Axe sondern der Karpelle bezeichnet werden. Die ganze Weise der Ausbildung kann man sich am besten so verdeutlichen, dass

der Vegetationspunkt eingenommen ist von den Anlagen zweier mit ihren Basen aneinanderstossender schildförmiger Blätter. Indem die bei der Entwicklung schildförmiger Blätter auftretende Anschwellung der Blattränder schliesslich auch die gemeinsame Ansatzstelle ergreift, bildet sich an dieser Stelle eine Erhebung.

Der Vorgang ist also wieder ganz entsprechend dem an den Malvaceen dargestellten; nur dass hier die Karpelle mit ihren Basen nicht an die Axe gebunden sind und da je einen der Sohle analogen Gewebewulst ausbilden, sondern dass die beiden hier vorhandenen Fruchtblätter mit ihren breiten Ansatzstellen aneinandergrenzen, nachdem sie zu ihrer Ausbildung das Gewebe des Vegetationspunktes vollständig verbraucht haben. Durch Emporwachsen der gemeinsamen Ansatzstelle wird hier gewissermassen eine Doppelsohle gebildet. Auch bilden sich hier die seitlichen Placenten nicht durch Verwachsung und Anschwellung der beiden Ränder je eines Fruchtblattes aus, sondern durch Verwachsung von je 2 aneinanderstossenden Rändern der beiden Fruchtblätter.

Caryophylleen.

Zum Schlusse der Betrachtung des oberständigen Fruchtknotens gehe ich noch kurz ein auf die Placentenbildung innerhalb der Familie der Caryophylleen. Hier findet man das die Samenknospen tragende Gewebe, die Scheidewände und das in die Fruchtknotenhöhle hineinragende Axenende in gewissen Stadien so eng verschmolzen, dass der Nachweis, dass auch hier die Samenknospen nicht aus der Axe entspringen, sondern aus Gewebe, welches den Fruchtblättern zugehört, sehr schwierig erscheint. Die Placenten der Caryophylleen haben infolgedessen auch die verschiedenartigsten Deutungen erfahren. Von einer freien axilen Centralplacenta, die man zuweilen noch erwähnt findet, kann natürlich nicht die Rede sein. Dieselbe ist nur scheinbar, und es beruht deren Bildung darauf, dass — und zwar erst ziemlich spät — das Gewebe der Scheidewände sich löst. Nach Rohrbach soll die Placenta, das »Mittelsäulchen« wenigstens bei der Untergruppe der Sileneen, gebildet sein durch die eingeschlagenen und verwachsenen Fruchtblattränder¹⁾. Er beruft sich dabei, jedoch mit Unrecht auf die Entwicklungsgeschichte. Schon ein einfacher Längsschnitt durch eine junge Blütenanlage lehrt das Unhaltbare dieser Anschauung, beweist, dass die centrale Erhebung von allem Anfang an vorhanden ist und sich nicht erst durch Verwachsung der Fruchtblattränder bildet. Celakovsky löst die Schwierigkeit einfach durch Anwendung seines Schemas der Kappentheorie. In dem Placentengewebe sieht er den gebundenen Kappentheil, welcher nur dadurch in die Erscheinung tritt, dass sich auf den beiden in ihn vereinigt gedachten Rändern 2 Reihen Samenknospen bilden. Der

1) Rohrbach: Morphologie der Gattung Silene. Inaug.-Diss. Lpz. pag. 32.

Unterschied seiner Kappentheorie und unserer Darstellung der Sohlenbildung bei einigen Pflanzenfamilien tritt hier ganz besonders deutlich hervor. Sein Kappentheil ist eben weiter nichts als eine Umschreibung des gewöhnlichen Falles der Placentenbildung aus verwachsenden Fruchtblatträndern. Es ergibt sich daraus sofort die Unmöglichkeit der Anwendung seiner Kappentheorie auf die Fälle, in welchen die Bildung einer Sohle nachgewiesen wurde. Von einer Sohlenbildung in unserem Sinne kann bei den Caryophylleen keine Rede sein. Eine richtige Auffassung der Placentenbildung kann hier nur gewonnen werden durch eine vergleichende Betrachtung der Fruchtknotenbildung innerhalb der ganzen Familie der Caryophylleen. Diese ist bereits durchgeführt in einer kleinen Abhandlung von Miss G. Lister¹⁾). Danach haben wir auszugehen von der Untergruppe der Sileneae. Für diese ist der karpellare Ursprung der Placenten ganz offenbar. Die Karpelle werden als 5 getrennte Höcker dicht unterhalb der Blütenaxenspitzen angelegt, wachsen anfangs hauptsächlich in die Breite und treten sehr bald an ihren Rändern miteinander in Berührung. Ist so ringsum der ganze Rand des Vegetationspunktes verbraucht, so erfolgt von den Stellen aus, welche den zusammenstossenden Karpellrändern entsprechen, die Ausbildung der Scheidewände, welche gewissermassen als die verwachsenen eingeschlagenen Karpellränder erscheinend, von diesem Punkte aus sich rasch bis zur Spitze der Blütenaxe verbreiten. Sobald sie daselbst zusammengetroffen sind, scheint die Axe vollständig verbraucht, ganz bedeckt mit kapellarem Gewebe. Sehr schön zeigt dieses Figur 3, Tab. 32 (G. Lister l. c.) Es ist zu bemerken, dass während dieser Vorgänge, seit Anlage der Karpelhöcker, die Axenspitze sich nicht weiter entwickelt oder wenigstens nur in geringem Masse in die Länge wächst; sowohl hier als auch bei anderen Caryophylleen habe ich ein ausgiebigeres Längenwachsthum seit Anlage der Karpelhöcker nicht bemerken können. Die Länge des innerhalb der späteren Fruchtknothöhle sich findenden Axenendes hängt vielmehr ab von der Höhe, in welcher seitlich am Vegetationspunkte die Fruchtblätter angelegt werden. Bei den Sileneen ist dasselbe verhältnissmässig kurz. Hier wird die Axenspitze schon sehr bald von den am Vegetationspunkte hinlaufenden Scheidewänden erreicht, und die weiteremporwachsenden Scheidewände sind im oberen Theile des Fruchtknotens später nicht mehr durch die Axe verbunden, sondern stellen sich als frei ins Innere hineinragende Gewebeplatten dar. Die Samenknothen entstehen nun immer zuerst an diesen freien Gewebeplatten und entwickeln sich von da nach unten hin fortschreitend in 2 Reihen dicht an den Ansatzstellen der Scheidewände an die Axe. Den Uebergang bildet Sagina. Sagina schliesst sich am nächsten an die Sileneen an. Die Karpelle werden hier noch nicht unterhalb der Spitze der hier ziemlich breit endenden Axe

1) Miss G. Lister: On the Origin of the Placentas in the Tribe Alsineae of the Order Caryophylleae. Linn. Soc. Journ. Bot. Vol. XX. 1883. pag. 423-428. Pl. 32-35.

angelegt, »and their four dissepiments nearly meet in a cross-like manner at its apex. This they surmont before the appearance of the ovules«. (Fig. 4. l. c.). Etwas früher erscheinen die Samenknospen schon bei *Spergula*, wo jedoch das Gewebe der Axenspitze schon beim ersten Auftreten der Karpelle fast ganz verbraucht wird. Bedeutend tiefer werden die Karpelle bei *Arenaria* angelegt, doch erreichen auch hier die Scheidewände sehr bald den Gipfel des Vegetationspunktes. Es macht sich immer mehr ein anfängliches Zurückbleiben der Karpellspitze im Längenwachsthum gegen die seitlichen Theile bemerkbar und zugleich ein immer früheres Auftreten der Samenknospen. Während sie bei *Sagina*, *Spergula* und *Arenaria* erst zu einer Zeit auftreten, wo die emporwachsenden Scheidewände die Spitze bereits erreicht haben, machen sie sich bei *Cerastium*, dem äussersten Gliede in der Entwicklungsreihe der Caryophylleen, bereits bemerkbar, wenn die am Vegetationspunkte hinauflaufenden Scheidewände die Spitze noch nicht erreicht haben und zwar direct an den Stellen, wo das Gewebe der Scheidewände in dasjenige des Vegetationspunktes sich abflacht. So steht auch hier der Annahme keine Schwierigkeit im Wege, welche das sich direct an die Scheidewände ansetzende, die Samenknospen tragende Gewebe den Karpellrändern zurechnet. Wir haben an den Caryophylleen wieder einen sehr deutlichen Fall für das allmähliche Aufbrauchen eines Vegetationspunktes von seiten einer Blattanlage, für das allmähliche Hineinziehen eines Blütenvegetationspunktes in die Ausbildung der Fruchtblätter, ein Vorgang, der mehr Beachtung verdient, und auf welchen wir schon bei den Malvaceen aufmerksam wurden. Die jüngsten Fruchtblattanlagen sind gegen den massig entwickelten Blütenvegetationspunkt z. B. bei *Cerastium* ganz verschwindend, und doch beschränkt sich dessen ganze Thätigkeit auf die Ausbildung der Karpelle. Erst allmählich breiten sich diese über den ganzen Vegetationspunkt aus, was besonders deutlich an den an ihm hinauflaufenden verschmolzenen Fruchtblatträndern zu beobachten ist.

Unterständiger Fruchtknoten.

Bezüglich des unterständigen Fruchtknotens hat bereits Goebel in seinem Aufsatz: »Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens«¹⁾, an einigen Fällen entwicklungsgeschichtlich den Nachweis geliefert, »dass es sich auch bei Bildung der Fruchtknotenöhle des unterständigen Fruchtknotens um eine Betheiligung der Fruchtblätter handelt«, dass dieselbe also weder durch Verwachsung der vorhergehenden Blütenblattkreise zustande kommt, wie noch Köhne²⁾ und van Tieghem³⁾ wollten, noch, dass sie von der Blütenaxe selbst gebildet wird, welcher Auffassung nach dem Vorgehen Schleidens⁴⁾ sich die meisten und be-

1) Bot. Ztg. 1886. pag. 729-738.

2) Köhne, Ueber Blütenentwicklung bei den Compositen. Dissert. Berlin 1869.

3) l. c.

4) Schleiden, Grundz. d. wissensch. Bot. Aufl. 4. pag. 377 u. 435.

deutendsten Botaniker, wie Hofmeister¹⁾, Payer²⁾, Sachs³⁾, angeschlossen hatten. Nach dieser letzteren Annahme sollten die zuletzt angelegten Karpelle nur dazu dienen, die Höhlung nach oben hin abzuschliessen und den Staubweg mit den Narben zu bilden. Auf dem Boden dieser Lehre stehen neuere Untersuchungen über die Compositenblüthe von Haenlein⁴⁾ und über die Blütenentwicklung der Onagraceen von Barcianu⁵⁾. Dieselben suchen den Nachweis von der Axennatur des unterständigen Fruchtknotens nach der von Hanstein begründeten anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Methode, welche auf die Zelltheilung grosses Gewicht legt, zu führen.

Danach müssten auch die Placenten axile Gebilde sein, wenn man sie nicht mit Popoviciu Barcianu als einen selbständigen Blattkreis ansehen will, was sich bis jetzt bei allen den Familien, für welche diese Ansicht geltend gemacht wurde, bei genauer vorurtheilsfreier Untersuchung als unhaltbar erwiesen hat. Gegen die axile Natur der Placenten spricht aber schon bei äusserlich vergleichender Betrachtung der Umstand, auf den mit klaren Worten zuerst Goebel aufmerksam machte, dass nämlich die Placentation im oberständigen und unterständigen Fruchtknoten eine ganz übereinstimmende ist⁶⁾, »welche Thatsache auf eine übereinstimmende Bethheiligung der Fruchtblätter in beiden Fällen hinweist«. Es mag diese Einsicht viele zu der künstlichen Unterscheidung eines axilen Theiles, des »cordon pistillaire«, und eines oberen, die Scheidewände bildenden, durch Verwachsung der Karpellränder entstandenen Theiles mitveranlasst haben.

So befand sich die Entwicklungsgeschichte in schroffem Gegensatz zur Morphologie, welche auf Grund theils von vergleichenden Untersuchungen, theils von Missbildungen zu der Annahme gekommen war, dass die Fruchtblätter sich auch an der Bildung des unterständigen Fruchtknotens theilnehmen, indem sie, mit ihren Rückentheilen an die Axe gebunden, die Innenseite der Höhlung auskleiden.

Goebel hat nun in dem erwähnten Aufsätze nachgewiesen, dass diese Erklärung auch entwicklungsgeschichtlich sehr wohl annehmbar ist, dass der dieser Erklärung entsprechende entwicklungsgeschichtliche Vorgang auf derselben Wachstumsweise beruht, wie die Berindung bei niederen und höheren Pflanzen, z. B. bei den Coniferen, d. h. die Bekleidung des Stammes durch den unteren Theil der Blätter.

1) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse p. 551.

2) l. c. p. 733.

3) Sachs, Lehrb. der Bot. 4 Aufl. p. 548.

4) F. H. Haenlein, Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Compositenblüthe (Schenk-Luersen, Mitt. der Bot. Bd. II, 1 Heft. Lpz. 1875 p. 144 ff.

5) Daniel Popoviciu Barcianu, Unters. über d. Blütenentw. der Onagr. (Schenk-Luersen Mitt. d. Bot. Bd. II. 1. Hft. Lpz. 1875 pag. 81 ff.

6) Goebel, Entwicklungsgesch. l. c. p. 324 u. 326. Bot. Ztg. 1886. l. c. p. 731.

Der unterständige Fruchtknoten kommt nach seinen Untersuchungen an den Pomaceen dadurch zustande, »dass eine Zone des Blütenbodens, welche die Insertionsstelle der Fruchtblätter mit umfasst, ein starkes interkalares Wachstum zeigt, während sie bei der Bildung perigynen Blüten nur noch wenig sich strecken würde«¹⁾

Auch Haenlein führt zur Erklärung der Bildung des unterständigen Fruchtknotens der Compositen Quertheilung in einer Region der hohlen Blütenaxe an, welche aber nach ihm die Ansatzstelle der Fruchtblätter nicht mitumfassen sollte²⁾). Das der angeführten Zeichnung entsprechende Stadium ist jedoch zur Entscheidung dieser Frage zu alt. Es machte dem gegenüber Goebel in seinem Aufsatz darauf aufmerksam, dass in jüngeren Stadien die Fruchtblattanlagen bis auf den Grund des ausgehöhlten Blütenbodens hinabzureichen scheinen, dass sie also nicht, wie Haenlein und die übrigen Verfechter der Axennatur des unterständigen Fruchtknotens ohne Weiteres annehmen, nur auf den oberen Rand der ausgehöhlten Blütenaxe beschränkt seien.

Compositen.

Auf diese Frage hin sind die Compositen nochmals von mir genauer untersucht worden. Das Resultat ergab sich als ein bei allen untersuchten Compositen im Wesentlichen übereinstimmendes. Es soll im Folgenden an einigen besonders deutlichen Beispielen, an *Helianthus annuus* und an *Silphium comnatum* dargestellt werden.

Die frühere Litteratur finden wir zusammengestellt von Haenlein²⁾ und Koehne³⁾).

Vergegenwärtigen wir uns zunächst den äusserlichen Vorgang, soweit er von früheren Beobachtern festgestellt ist. Bekanntlich entsteht hier, wie überhaupt bei Blüten mit epigynen Insertion, zuerst eine Vertiefung des einzelnen Blütenvegetationspunktes durch wallartige Erhebung der Randparthie. Am Rande der Vertiefung bilden sich aufeinanderfolgend die Anlagen der 5 Korollenzipfel und damit alternirend diejenigen der 5 Staubblätter. Hat sich danach die Axe noch etwas vertieft, so erscheinen an den Wänden der Vertiefung nahe über dem Grunde des Bechers die Anlagen der Fruchtblätter und zwar nicht sofort als 2 Wülste, wie Koehne fälschlich angibt⁴⁾), sondern zuerst in Form eines Ringwulstes, welchem Haenlein den nach Hansteins Vorschlag eingeführten Namen *Cyclom* beilegt. Erst später sprossen aus diesem 2 einander gegenüberstehende halbringförmige Wülste hervor.

1) Bot. Ztg. 1886. pag. 732.

2) Haenlein, l. c. p. 162.

3) Koehne, Ueber Blütenentw. der Compos. Diss. Berlin 1869.

4) Koehne, l. c. pag. 5.

Die Anhänger der Schleiden'schen Ansicht, also auch Haenlein, betrachten diese von der Axe sich abgliedernde Sprossung, welche ich oben als die Anlage der Fruchtblätter bezeichnete, nur als die Anlage der Griffel. Von deren Entwicklung, welche einfach so verläuft, dass die Spitzen der Wülste nach dem Inneren zu rasch vorwachsen und nach dem Zusammentreffen zu den beiden Griffelschenkeln auswachsen, wird diejenige des Fruchtknotens getrennt betrachtet.

Ueber die Entstehung des Griffels gibt Haenlein kurz an: »Auch die Anlage des Griffels geht, wie bei den vorhergehenden Organen, vom Periblem aus« ¹⁾. Das ist auch ziemlich das Einzige, was aus seinen angeführten Fig. 20 und 21 geschlossen werden kann. Ueber die Art der Ausbildung lassen sie, zu alten Stadien entnommen, im Unklaren. Der Grund der Höhlung ist hier bereits verbreitert, wie es erst später als Vorbereitung zur Samenknospenbildung zu geschehen pflegt. Schon Koehne gibt richtig an, dass der Grund der Fruchtknotenhöhle anfangs ziemlich schmal ist und sich erst später zu verbreitern pflegt ²⁾.

Verfolgen wir die Zelltheilung etwas genauer bei *Helianthus annuus*, so sehen wir nach Anlage der Staubblätter die Höhlung nur wenig vertieft (Fig. 18). Unter der Epidermis finden sich mehrere Schichten fast regelmässig angeordneten Periblemes. In den in Theilung begriffenen Zellen besonders der seitlichen Periblemschichten sind die Theilungswände immer radial gerichtet. Diese bewirken also die Vertiefung der Höhlung. Auf Längsschnitten durch etwas ältere Stadien (Fig. 19) sieht man seitlich einige der äussersten Periblemzellen vergrössert und die oberen derselben durch tangential gerichtete Wände getheilt, während die angrenzenden Zellschichten der Axe als durch Antiklinen getheilt noch fortdauernd sich strecken. In ganz jungen Stadien findet man auf Längsschnitten immer nur eine oder doch wenige Periblemzellen, welche durch tangentielle Theilungen die Hervorwölbung dieses Theiles des Wulstes bewirken. Es macht sich die Frage geltend: Wie weit reicht die erste Anlage, wie können wir sie begrenzen? Man könnte geneigt sein, sie auf diejenigen Zellen zu beschränken, welche man gleich von allem Anfang an durch tangentielle Wände getheilt findet, danach müsste der Umfang derselben sehr gering sein. Denn es ist ja nur eine schmale ringförmige Zone von Zellen, in welcher die verlangten Theilungen stattgefunden haben. Die tiefer liegenden Zellen der äussersten Periblemschicht sieht man jedoch bereits vergrössert und in Vorbereitung zur Zelltheilung begriffen. Es ist ganz unmöglich eine genaue Grenze anzugeben. Auf Längsschnitten durch weiter vorgeschrittene Zustände erkennt man, wie immer tiefer nach dem Grunde der Höhlung zu liegende Zellen in Theilung durch tangentielle Wände übergehen. Vergleichen wir Fig. 20, so sehen wir die obere der in Betracht kommenden

1) Haenlein, l. c. pag. 158.

2) Koehne, l. c. pag. 7.

Zellen durch eine der ersten Theilungswand schief aufgesetzte Wand weiter getheilt, 2 tiefer liegende Zellen sind durch Periklinen gefächert, während die anderen folgenden Zellen der äussersten Periblemschicht durch ihre Grösse ausgezeichnet und als in Vorbereitung zur Theilung begriffen, kenntlich sind. Auf Längsschnitten durch noch ältere Stadien findet man auch diese tiefer unten liegenden Zellen getheilt, so auch in den von Haenlein gezeichneten Fig. 20 und 21. Ausserdem ist zu bemerken, wie die Theilungswände, in je tiefer liegenden Zellen sie auftreten, um so weniger der Oberfläche parallel laufen, vielmehr gegen dieselbe schief geneigt sind. Es liegt nahe, diese Zelltheilungen aufzufassen als Folgen einer Wachstumsweise, welche darauf gerichtet ist, die junge Anlage aus der Axe gleichsam herauszuschieben. Etwas ganz Aehnliches, wie das hier Geschilderte, ist offenbar der Vorgang, welchen Schleiden als »Nachschieben der Blattbasis« bezeichnet¹⁾. Es ist diese Bemerkung geeignet, uns eine einigermaßen befriedigende Antwort auf die Frage zu geben, welche der in Theilung begriffenen Zellen wir als zur jungen Blattanlage gehörig rechnen dürfen. Es gehören eben dazu alle diejenigen Zellen, deren Theilung als Folge eines Wachstums erkennbar ist, welches darauf hinzielt, die junge Blattanlage hervorzuschieben. Die Berechtigung dieser Annahme muss zugestanden werden, zumal sie nichts principiell Neues bietet. Schon bei Bildung des oberständigen Fruchtknotens bot sich mehrfach Gelegenheit zu der Beobachtung und war dort schon bei äusserlicher Betrachtung erkennbar, wie bei weiterer Entwicklung ein immer grösseres Areal des Blütenbodens in den Aufbau des Fruchtknotens mit hineingezogen wird, auch wurde daselbst auf analoge Vorgänge bei der Entwicklung vegetativer Blätter hingewiesen (S. 76).

Mit aller Deutlichkeit ist demnach auf Längsschnitten durch ältere Stadien zu sehen, dass die Anlage bis auf den Grund der Höhlung hinabreicht. Auch jetzt noch ist es gänzlich unmöglich, genau jede einzelne Zelle zu bezeichnen, welche mit zur Anlage gehört, wenn wir sie nicht in Theilung begriffen finden, in welchem Falle wir nach dem aufgestellten Princip über die Zugehörigkeit entscheiden können. Für die vorhergehenden Blütenblattkreise gilt dasselbe. Auch für die Blumenblatt- und Staubblattanlagen ist es unmöglich, genau anzugeben, wie weit jede reicht, wo die eine beginnt, die andere aufhört. Es genügt für unsere Betrachtung die Erkenntniss, dass zur Bildung der Fruchtblätter die ganze Aussenfläche der Axe in Anspruch genommen wird, und dass die alte Ansicht falsch ist, welche die Fruchtblätter an dem oberen Rande der becherförmig ausgehöhlten Axe entstehen lässt.

Betrachten wir den Längsschnitt durch die junge Anlage noch etwas aufmerksam, so sehen wir am Grunde der Seitenwandung in der Ecke

1) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftl. Botanik Tl. II. pag. 172. Lpz. 1846.

zwischen dieser und dem Grunde der Höhlung 4 untereinander liegende Periblemzellen durch radiale Wände getheilt (Fig. 20t). Es beginnt mit diesen Quertheilungen der Vorgang, welcher zur Bildung des unterständigen Fruchtknotens führt. Auch in allen älteren Stadien sind gerade an der entsprechenden Stelle intensive Quertheilungen erkennbar. Die der Oberfläche zunächst liegenden dieser in Theilung befindlichen Zellen gehören offenbar dem Grunde der Fruchtblattanlage an, welche dadurch emporgeschoben wird. Die tiefer liegenden sind Zellen des Axengewebes. Sie bewirken ein Emporheben des ganzen darüberliegenden Gewebes mit Staubblättern und Blumenblättern. Wir erkennen hier bei Vergleich mit älteren Stadien den Anfang zur Ausbildung der durch starkes interkalares Wachstum ausgezeichneten Zone des Blütenbodens, welche also auch hier den Grund der Karpelle mit umfasst. Während die intensiven Quertheilungen der nach der Seitenwandung zu abgegebenen Zellen ein Emporheben des ganzen darüber gelegenen Gewebes bewirken, beruht auf den radialen Theilungen der nach dem Grunde des Bechers zu abgegebenen Zellen die Verbreiterung des Grundes, wie wir sie von jetzt in allen folgenden Stadien antreffen.

Haenlein ist auf diesen Vorgang erst an viel älteren Stadien aufmerksam geworden. Zur Erklärung der Bildung des unterständigen Fruchtknotens führt er an: »In der That sieht man auch bei näherem Eingehen auf die Zellen, dass es hauptsächlich die zwischen dem Grunde der Fruchtknotenhöhle und der Insertionsstelle der Karpelle liegende Region der hohlen Blütenaxe ist, welche sich durch Streckung ihrer Zellen in die Länge und durch Auftreten von Quertheilungen derselben auszeichnet« ¹⁾. Die von ihm zum Beweise benutzten Figuren zeigen aber die Bildung bereits so weit vorgeschritten, dass beim Ausbleiben der hier stattfindenden Quertheilungen der fertige Fruchtknoten von einem unterständigen nur sehr wenig verschieden sein würde. Die Stadien sind so alt, dass nicht nur der unterständige Fruchtknoten bereits ausgebildet, sondern sogar die Samenknospe angelegt ist. Würden auf dieser Entwicklungsstufe die Quertheilungen unterbleiben und nur die freien sich zu den Griffeln ausbildenden Enden der Fruchtblätter, welche Haenlein in der citirten Stelle als die ganzen »Karpelle« bezeichnet, sich strecken unabhängig von dem angrenzenden Axengewebe, so müsste es zur Bildung eines halbunterständigen Fruchtknotens kommen. Die Quertheilungen, welche zur Bildung des unterständigen Fruchtknotens führen, beginnen, wie wir gesehen haben, viel früher auf einer Entwicklungsstufe, wo noch sehr wohl die Bildung eines perigynen Fruchtknotens denkbar wäre, wie Goebel an den Pomaceen nachwies. Es wäre dann nur nöthig, dass die Karpelle, ohne Betheiligung der Zellen der Axe, durch Quertheilungen an ihren Ansatzstellen hervorgeschoben würden.

1) Haenlein, l. c. p. 162.

Nach dem Geschilderten ist es unzulässig, die Entwicklung des Griffels getrennt zu betrachten von derjenigen der Fruchtknotenwand, da wir gesehen, dass die als Anlage der Griffel bezeichneten Theile nur die Enden der die Axe auskleidenden, bis auf den Grund des Bechers reichenden Karpellanlagen sind, und da es thatsächlich unmöglich ist eine Grenze anzugeben, wo das Karpellgewebe gesondert vom Axengewebe seine Thätigkeit beginnt.

Viel näher der Wahrheit kann hierin schon die Anschauung Koehnes, nach welchem »die Ansicht gar nicht so verwerflich ist, dass wenigstens die Karpelle an der Bildung des unterständigen Fruchtknotens theilhaftig sind«¹⁾. Nur ist die Folgerung ganz unbegründet, welche er hieraus zieht: »Wenn dieses aber der Fall ist, so müssen nothwendig auch die vorausgehenden Blütenkreise eine Verwachsung mit der Fruchtknotenwand eingegangen sein«. Es bietet sich auch nicht der geringste Anhalt für die Auffassung, den mit dem Blattgrund der Karpelle verwachsenen Theil der Fruchtknotenwand als aus der Basis von Staubblättern und Blumenblättern verwachsen anzusehen. Für jeden unbefangenen Urtheilenden ist dieser Theil reines Axengewebe. Man sieht an diesem Beispiele, wie irreführend es ist, von Verwachsung zu reden bei Geweben, die weder ihrer Anlage nach getrennt auftreten, noch später sich trennen. Nur der Umstand, dass er den Blattgrund der Karpelle als »verwachsen« mit dem angrenzenden Gewebe ansah, veranlasste Koehne, weiter zu schliessen, dass dann auch dieses Gewebe verwachsen sei aus den Basalthteilen der Staub- und Blumenblätter. Corrigiren wir Koehne in diesem Sinne, so können wir mit seinen Worten das Resultat unserer bisherigen Untersuchung kurz zusammenfassen: »Unterhalb der Staubblätter liegt die Zone, welche die Karpelle erzeugt. Letztere treten dadurch hervor, dass ihre Primordialblätter sich in Oberblatt — d. h. Griffelschenkel und Griffelröhre — und in Blattgrund zu sondern beginnen; der Blattgrund bleibt an das angrenzende Axengewebe gebunden, kleidet dasselbe aus. Wenn er also, unter Theilnahme dieses Axengewebes, sich zu strecken beginnt, so erzeugt er die Fruchtknotenwand«²⁾.

Die hierauf im Fruchtknoten stattfindenden Vorgänge stehen in Beziehung zur Samenknochenbildung. In den bisher betrachteten Längsschnitten erschien der Grund des Blütenbodens ausgerundet, die Seitenwandungen von da aus schief nach aussen aufsteigend — welche Thatsache schon bei äusserlicher Betrachtung darauf hinweist, dass das Axengewebe vollständig verbraucht wird. — Der Grund beginnt allmählich durch radiale Theilungen der darunter liegenden Zellen sich zu verbreitern, so dass wir jetzt Ansichten erhalten, wo die Höhlung von fast senkrechten Wänden umschlossen ist (Fig. 22). Die diese Verbreiterung bewirkenden

1) Koehne, l. c. pag. 54.

2) cf. Koehne pag. 51.

Zellen gehören der den beiden Fruchtblättern gemeinsamen Ansatzstelle an. Die Verbreiterung durch radiale Theilungen schreitet immer weiter vor, während zugleich die freien Enden der Fruchtblätter mit ihren Spitzen aufeinanderzuwachsen. Es zeigt jetzt die Fruchtknotenhöhle auf einem medianen Längsschnitt die Form eines spitzwinkligen Dreiecks, und zwar ist dasselbe ungleichschenkelig. Der die Basis des Dreiecks bildende Grund der Höhlung ist nicht wagrecht, sondern etwas schief geneigt, vom vorderen nach dem hinteren Karpelle zu ansteigend. Der Neigungswinkel dieser schiefen Ebene gegen die Horizontale ist, wie schon Haenlein hervorhebt ¹⁾, sehr verschieden bei den einzelnen Gattungen. Bei einigen, so auch bei *Helianthus annuus*, beträgt sie nur wenige Grade, während sie bei anderen bis zu 45° und mehr wächst. Koehne führt diese Thatsache an mit den Worten: »Es rührt dieses daher, dass der ziemlich ebene Grund der Fruchtknotenhöhle mit dem vorderen Fruchtblatt einen spitzen, manchmal bis zu 45° abnehmenden ³⁾ Winkel bildet, mit dem hinteren Fruchtblatt aber unter einem stumpfen Winkel zusammenstösst, also nach dem Centrum des Blütenköpfchens hin ansteigt« ²⁾. Es ist ganz offenbar, dass damit keine Erklärung gegeben sein soll, wie es Haenlein auffasst ³⁾, indem er rügt, dass damit nur idem per idem erklärt sei. Vielmehr gibt Koehne im Weiteren die Erklärung, dass die Fruchtblätter in ungleicher Höhe auf der Axe erscheinen. »Das erste Fruchtblatt würde nämlich unterhalb der Spitze des etwas gewölbten Endes der Blütenaxe inserirt sein und deshalb einen spitzen Winkel mit der Axe bilden; das zweite Karpell aber würde ganz an der Spitze der Axe stehen« ⁴⁾. Das Unrichtige dieser Erklärung leuchtet nach dem Geschilderten sofort ein. Celakovsky erklärt die Erscheinung durch Hemmung des hinteren Fruchtblattes oder vielmehr durch die »Präponderanz des fertilen Fruchtblattes über das sterile, infolge dessen das letztere gleichwie etwas emporgeschoben und gehemmt ist, ähnlich wie man es bei *Trapa* und bei *Rhus* beobachtet« ⁵⁾. Der schiefe Blütenboden ist nach ihm »als der gebundene Kappentheil des vorderen Karpelles anzusehen«. Dem gegenüber ist hervorzuheben, dass von einer Hemmung des hinteren Fruchtblattes absolut nichts zu bemerken ist. Dasselbe wächst normal ebenso weiter wie das vordere Fruchtblatt, streckt sich in gleicher Weise und bildet ebenso normal einen der Griffelschenkel. Bei dem zum Vergleiche herangezogenen *Trapa* dagegen haben wir es thatsächlich mit Hemmungsbildungen zu thun, indem 2 der ursprünglich angelegten Karpelle hier verkümmern.

1) Haenlein, l. c. pag. 162.

2) Koehne, l. c. pag. 8.

3) Haenlein, l. c. pag. 163.

4) Koehne, l. c. pag. 67.

5) Celakovsky, l. c. pag. 61.

Die richtige Erklärung beruht auf ganz einfachen Wachsthumsvorgängen. Auf medianen Längsschnitten erkennt man nämlich leicht, dass die dicht vor dem hinteren Karpelle liegenden Periblemzellen des Blütengrundes sich durch tangentiale Scheidewände getheilt haben und dadurch den Boden an dieser Stelle etwas zu heben beginnen (Fig. 23). Auf eine weitere Deutung dieses Vorganges, ob diese Zellen dem vordere oder dem hinteren Fruchtblatte angehören, brauchen wir uns nicht einzulassen, zumal wir gesehen haben, dass eine deutliche Grenze nicht gezogen werden kann, weshalb ich die den Grund der Höhlung einnehmenden Zellen als den Ansatzstellen der beiden Karpelle gemeinsam angehörig bezeichnete. Es findet dieser Vorgang sein Analogon beim oberständigen Fruchtknoten der Scrophularineen und Solaneen. Gehörte der schiefe Blütenboden allein dem vorderen Fruchtblatte zu, so hätten die Zellen, welche, wie wir sahen, die Verbreiterung des Blütenbodens bewirkten, allein von den Zellen des vorderen Fruchtblattes gebildet sein müssen, was thatsächlich nicht der Fall ist.

Den schiefen Grund der Fruchtknotenhöhle betrachtet Haenlein als Placenta, weil aus diesem, »nicht in der Mitte, sondern etwas abwärts, dem vorderen Karpelle mehr genähert, die Samenknospe entspringt«¹⁾, also auf der tiefer liegenden Hälfte des schiefen Grundes. Sehen wir die erwähnten tangentialen Zelltheilungen, welche die schiefe Neigung des Grundes der Höhlung bewirken, als letzten Rest eines Gewebes an der Stelle an, wo die beiden Karpelle am Grunde zusammenstossen, so hat die Bezeichnung dieses Gewebes als Placenta seine Berechtigung, wenn auch das Bedürfniss für Anwendung dieser Bezeichnung bei den Compositen nicht vorhanden ist, indem das Gewebe später nicht mehr als eine besonders abgegliederte, in Form eines Trägers hervortretende Ursprungsstätte der Samenknospen erscheint²⁾.

In Erörterung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Samenknospe, die wir unberücksichtigt lassen, weil uns die Samenknospen den Sporangien der Gefässkryptogamen analoge Bildungen sind, erwähnt Haenlein einer Erscheinung aus der Vergrünungsgeschichte, welche er als Beweis für die Blattnatur der Samenknospe der Compositen anführt, dass nämlich »der Scheitel der Axe neben derselben (Sk.) häufig weiter wächst und sich in der verschiedensten Weise ausbildet«³⁾. Das beweist aber weiter nichts, als dass in einzelnen anormalen Fällen das Axengewebe zur Ausbildung der Placenten nicht vollständig verbraucht wird, und dass dann der Vegetationspunkt desselben zwischen den Ansatzstellen der Karpelle weiter wächst, ohne dass diese — wie es ja auch möglich wäre —

1) Haenlein, l. c. pag. 163.

2) cf. Goebel, Entw. pag. 273.

3) Haenlein, l. c. pag. 168.

eine weitere Entwicklung erföhren, d. h. ohne dass sie mit emporgehoben werden. Die Samenknoſpe erſcheint nämlich nicht an der Spitze dieſer verlängerten Axe, ſondern im Grunde des vorderen Fruchtblattes. Der Umſtand, daſſ in allen ſolchen vergrüntten Blüthen die Samenknoſpe immer dem vorderen Fruchtblatte zugehört, kann keineswegs als ein Beweis dafür gelten, daſſ dieſes auch in den normalen Blüthen als das allein fruchtbare anzusehen iſt. Die Samenknoſpe, welche in normalen Fällen aus dem den Anſatzſtellen beider Fruchtblätter gemeinſamen Gewebe entſpringt, rückt natürlich in anormalen Fällen, wo dieſes gemeinſame Gewebe nicht zur Ausbildung gelangt, an den Rand des zunächſt ſtehenden Fruchtblattes.

In der geſchilderten Weiſe verläuft in der Hauptsache die Entwicklung des Fruchtknotens bei allen fruchtbaren Blüthen der Compositen. Von den fruchtbaren Blüthen unterſcheiden ſich die unfruchtbaren nur darin, daſſ bei ihnen auch zur Ausbildung der einen Samenknoſpe kein Raum gelassen wird; die ſonſtige Entwicklung iſt ganz entſprechend. Es werden z. B. bei den unfruchtbaren Röhrenblüthen von *Silphium conatum* in ganz normaler Weiſe 2 Karpelle angelegt, und zwar kurz nach Hervortreten der Staubblätter ganz am Grunde des nur wenig vertieften Blüthenbodens, ſo daſſ das Axengewebe hier ſchon auf ſehr früher Stufe der Entwicklung verbraucht wird. Der Blüthengrund iſt hier nicht, wie bei den fruchtbaren Blüthen, ausgerundet, ſondern die Seitenwände ſtoſſen auf einem medianen Längſſchnitt faſt geradlinig unter einem spitzen Winkel zuſammen. Es unterbleibt auch die Verbreiterung des Grundes. Die Karpelle wachſen zuſammen weiter, einen geſchloſſenen Cylinder bildend, der nur in ſeiner Axe von einem ganz ſchmalen Spalt durchzogen iſt.

Oenothereen.

Nur in wenigen Einzelheiten verſchieden, der Hauptsache nach ebenſo, erfolgt die Ausbildung der Fruchtknotenhöhlung bei allen unterſtändigen Fruchtknoten. In der Placentation dagegen wiederholen ſich alle möglichen Fälle. Wir betrachten im Folgenden noch einige Familien, bei denen nach den bis jetzt geföhrtten Unterſuchungen, auch die Bedeutung der Placenten noch nicht ganz klar geſtellt iſt. Dieſes gilt beſonders von der Familie der Oenothereen, welchen auch Celakovsky eine wichtige Stelle in der Reihenfolge ſeiner vergleichenden Darſtellung anweiſt ¹⁾.

Dieſe Familie iſt von Duchartre, Payer und Popoviciu Barcianu genaueren entwicklungsgiechlichen Unterſuchungen unterworfen worden. Alle drei kommen zu verſchiedenen Reſultaten, ſowohl in Beziehung auf die Bildung des unterſtändigen Fruchtknotens als auch auf

1) Celak. l. c. p. 43.

die Deutung der Placenten. Die beiden letzteren vertreten die Axennatur des unterständigen Fruchtknotens, wobei Barcianu sich auf genauere histologische Untersuchungen stützt ¹⁾. Nach Duchartre dagegen sind Fruchtknoten wie Placenten durch Verwachsung der Karpelle entstanden ²⁾. Doch sind ihm die Placenten zusammengesetzt aus den durch die einwärtsgeschlagenen verwachsenen Ränder der Karpelle gebildeten eigentlichen Scheidewänden des Fruchtknotens und den aus Theilung der Axe hervorgegangenen cordon pistillaire. Ganz ähnlich ist die Anschauung Payers, nach welchem der untere axile Theil der Placenten durch Vertiefung des Blütenbodens an 4 vor den Karpellen gelegenen Stellen entsteht. Er sagt darüber: »Ces changements consistent principalement dans l'apparition sur le fond du petit bassin circulaire de quatre petites fossettes situées de façon qu'il y en a une au pied de chaque mamelon carpellaire primitif«. Ueber den oberen Theil dagegen gibt er an: »Des cloisons alternes avec les mamelons carpellaires, et continuant par conséquent les cloisons, qui séparent les loges de la partie inférieure, se montrent sur les parois et s'avancent vers le centre«.

Nach Barcianu dagegen stellen die Placenten einen neuen selbstständigen Blattkreis dar, angelegt als 4 Höcker im Grunde der Fruchtknotenhöhle.

Die Resultate meiner Untersuchungen sollen im Folgenden an *Oenothera biennis* dargestellt werden. In Beziehung auf die erste Entstehung habe ich den Beobachtungen Barcianus nur Weniges hinzuzufügen. Hier wie bei den Compositen erscheint unterhalb der Staubblattanlagen ein einheitlicher ringförmiger Wall, Barcianus Carpidiencyclom, aus welchem dann durch lokalisierte raschere Theilungen die später vorhandenen Karpellanlagen, deren es hier 4 sind, hervorsprossen. Auch hier ist die Bildung des Cyclomes durch tangentielle Theilungen von Periblemzellen auf die dicht unterhalb des Staubblattkreises liegende Region der ausgehöhlten Blütenaxe beschränkt. Sobald die Karpelle als 4 Höcker aus diesem Walle nach dem Inneren der Höhle sich vorzuwölben beginnen, erkennt man auf Längsschnitten leicht, wie wiederum die ganze Wandung bis auf den Grund des Bechers verbraucht wird, indem nach unten zu fortschreitend immer mehr Zellen durch Scheidewände getheilt werden, die so gerichtet sind, dass dadurch ein Hervorschieben der 4 Karpellhöcker bewirkt wird. Auch Barcianu hat diese Thatsache beobachtet. Er sagt hierüber: »Auf dieser Entwicklungsstufe nimmt das Cyklom, wie

1) Popoviciu Barcianu, Unters. über d. Blütenentw. d. Onagr. Schenk-Luerssen, Mitt. d. Bot. II. Bd. Heft 1. pag. 81 ff. Payer l. c. p. 451 (*Epilobium spicatum*).

2) Duchartre, Observations sur la fleur et plus partic. sur l'ovaire de l'*Oenothera suaveolens*. H. P. in Ann. d. sc. nat. Série II. Bd. 18. 1842.

»die Längsschnitte in Fig. 7–10 zeigen, fast die ganze Seitenwandung »des Axenbechers ein, der unterhalb der Insertionsstelle liegt« ¹⁾).

Im Gegensatz zu den übrigen Vertheidigern der axilen Natur des unterständigen Fruchtknotens, welche die Karpellanlagen schon ihrer Entstehung nach auf den oberen Rand des ausgehöhlten Axenbechers beschränkten, hat Barcianu die Entstehung derselben aus der ganzen Innenwandung bis auf den Grund des Bechers bereits richtig erkannt. Trotzdem hält er an der axilen Natur des ausgebildeten unterständigen Fruchtknotens fest. Zur Begründung greift er zu der künstlichen Erklärung, dass im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Anlagen an der Seitenwandung immer weiter hinaufrücken. Er sagt darüber: »Da aber später »dieser ganze Theil und namentlich auch die Zone, die zunächst dem »Becherboden anliegt, sich bedeutend in die Länge streckt, so rückt auch »das Cyclom mit den 4 nun grösser werdenden Höckern immer weiter »hinauf, so dass in vorgerückten Stadien dasselbe nur an der Bildung »des oberen Theiles sich theiligt«. Dass dieser Schluss vollständig verfehlt ist, ist leicht einzusehen. Von einem Emporheben des Cyclomes mit den 4 Fruchtblatthöckern könnte nur dann die Rede sein, wenn die das Emporheben bewirkenden Quertheilungen nach Anlage des Cyclomes beschränkt wären auf eine unterhalb der Insertionsstelle des Carpidien-cyclomes liegende ringförmige Region der Axe, wozu vor allem auch erforderlich wäre, dass eine scharfe Grenze zwischen den Karpellen und diesem Theile der Axe gezogen werden könnte, was thatsächlich nicht der Fall ist. Die lebhaftesten Zelltheilungen findet man immer in dem Cyclom mit den Karpellen, derart, dass die Fruchtblätter nicht nur in die Länge, sondern auch in die Breite wachsen. Radiale und tangential Wände sieht man bei vorgeschrittenen Stadien innerhalb der ganzen Ausdehnung der Karpellanlagen auftreten und zwar nicht nur in der bis auf den Grund der Höhlung reichenden äusseren Region des Axenbechers, sondern auf immer tiefer liegende Schichten des Axengewebes sich verbreitend. Auch seitlich noch unterhalb des abgeflachten Bodens der Höhlung lassen sich dieselben deutlich erkennen (Fig. 29), wonach auch dieser Theil in die Karpellbildung mit hineingezogen wird, ein Schluss, welcher von vornherein durch den analogen Vorgang bei den Compositen nahe liegt. Ein gänzliches Aufbrauchen des am Grunde gelegenen Vegetationspunktes lässt sich dagegen hier nicht constatiren.

Erst nach und nach beginnen die am Grunde der Seitenwandung liegenden Zellen des Karpellgewebes sich auf Quertheilungen zu beschränken und in Verbindung mit dem angrenzenden Axengewebe eine Streckung dieser Region und damit ein Emporheben des ganzen darübergelegenen Gewebes zu veranlassen. Barcianu selbst gibt in der citirten Stelle

1) Barcianu l. c. pag. 101.

eine Streckung innerhalb des die ganze Seitenwandung einnehmenden Cyklomes an (»dieser ganze Theil«), was doch offenbar nicht so aufgefasst werden darf, dass hierdurch »dieser ganze Theil« wieder zu Axengewebe würde. Wenn dann »namentlich auch die Zone, die zunächst dem Becherboden anliegt, sich bedeutend streckt«, so umfasst diese Zone doch einen Theil des Karpellwalles mit. Derselbe reicht dann selbst in späteren Stadien immer noch bis auf den Grund des Bechers, ja sogar, wie wir gesehen haben, darüber hinaus auf einen Theil des Becherbodens.

Barcianu gibt dann weiter an: »Dadurch, dass es (das Cyclom) in »seiner ganzen Höhe und ebenso in der ganzen Peripherie durch Vermehrung »und Streckung seiner Zellen weiter wächst, entsteht ein röhrenförmiges »Gebilde, das auf seinem oberen freien Rande die 4 erwähnten Höcker »trägt. Die trichterförmige Basis bildet den Verschluss des Fruchtknotens »nach oben zu, der eigentliche mittlere röhrige Theil stellt den Griffel mit »dem Griffelkanal her, und die 4 Höcker, die durch das anfänglich »stärkere Wachsthum ihrer Innenseite aus dem Lumen auf den Rand der »Röhre treten, bilden die Narbenlappen«¹⁾. Es ist diese eigenthümliche Auffassung eine Folge der falschen Annahme vom Emporheben des Cyklomes an den oberen Rand des Axenbechers. Dieses beginnt nach Barcianu ungefähr da, wo es in Wirklichkeit aufhört, um sich in das von den aus seinem oberen Rande entsprossenen Karpellhöckern gebildete Gewebe fortzusetzen. Es müssten danach die 4 schon sehr früh hervortretenden Karpellhöcker gar keine Weiterentwicklung erfahren; diese müssten von dem sich röhrenförmig emporstreckenden Cyklome passiv in die Höhe gehoben werden, um dann zuletzt an der Spitze des ausgebildeten Griffels die 4 Narben zu bilden. Erscheint dieses schon auf den ersten Blick als unwahrscheinlich, da es eine in der Entwicklungsgeschichte wohl einzig dastehende Erscheinung wäre, so zeigt auch eine genauere Untersuchung das gänzlich Unrichtige der Darstellung. Der ganze obere Theil des Fruchtknotens wird vielmehr durch diese 4 Höcker selbst gebildet, also nicht nur Narbe und Griffel, sondern auch die den Verschluss der Fruchtknotenöhle nach oben bewirkende Gewebepartie. Die Ausbildung desselben steht im Zusammenhang mit der Placentenbildung.

Keineswegs verläuft die weitere Entwicklung so, dass die Höcker auf 4 engbegrenzte Stellen am Rande des Walles beschränkt blieben, immer als scharfgesonderte Spitzen auf demselben erscheinend. Indem sie nicht nur in die Länge, sondern auch in die Breite wachsen, treten sie mit ihren Rändern in Berührung. Die Narben werden dann durch die Spitzen dieser 4 Höcker gebildet, nicht aber durch die Höcker selbst.

Von dem Augenblicke an, wo die Karpelle mit ihren Rändern zusammentreffen, verläuft die weitere Entwicklung ebenso, wie in ober-

1) Barcianu l. c. pag. 101.

ständigen Fruchtknoten, wie z. B. in dem der Malvaceen. Es beginnt die Placentenbildung. Wenn Barcianu meint, »dass von einem Verwachsen der Ränder früher getrennt gewesener Fruchtblätter nicht die Rede sein könne, so scheint er darunter ein Aneinanderwachsen getrennt ausgebildeter Ränder zu verstehen. Nach seiner Meinung müsste man dann »2 Dermatogenlagen rechts und links, und 2 sich aneinanderlegende in »der Mitte der Leiste haben; zu diesem müssten dann noch die Periblem- und Pleromzellen jedes der Blätter, die mit einander verwachsen, hinzukommen, so dass wir wenigstens 10 Zelllagen neben einander, auch »in sehr jungen Leisten, haben würden«¹⁾. Jeder Unbefangene wird sich der Bemerkung Celakovskys anschliessen, dass dieser entschieden ablehnende Einwurf etwas primitiver Art ist²⁾. Die seitlich zusammenstossenden Karpellränder beginnen gemeinsam zu wachsen und treten infolgedessen als leistenförmige Anschwellungen an den Seitenwänden nach dem Lumen der Höhlung hervor. Es hat dieser Vorgang durchaus nichts Eigenthümliches. Er findet sich immer auch in oberständigen Fruchtknoten bei der Ausbildung eines Fruchtknotens aus mehreren Karpellen und wird da allgemein als eine Verwachsung der Karpellränder bezeichnet. Indem die Ränder der Karpelle mit deren fortschreitendem Längen- und Breitenwachsthum immer höher hinauf zusammentreffen, findet eine von unten nach oben fortschreitende Verwachsung statt. Es entsteht so das den Verschluss der Fruchtknotenhöhle nach oben bildende Gewebe. Diese Verwachsung findet auch noch statt, nachdem die Spitzen der Karpelle zusammengestossen und nebeneinander in die Höhe gewachsen sind, wodurch der röhrenförmige Theil des Griffels gebildet wird. Die 4 freien, nicht mit einander verwachsenden Spitzen bilden dann die Narben. Für die Richtigkeit dieser Beobachtung, welche mit der normalen Entwicklung des Griffels bei oberständigen Fruchtknoten übereinstimmt³⁾, spricht auch die Ausbildung der Kommissuralnarben bei *Epilobium*.

Aehnliche Anschwellungen wie an den verwachsenden Karpellrändern treten gleichzeitig an der Innenseite des Cyklomes und am Grunde des Bechers auf. Diese Vorgänge lassen sich am besten veranschaulichen — eine Vorstellung, die nur ein Bild zur Verdeutlichung sein soll —, dass in dem Walle die Basen der 4 Karpelle gebunden sind. Es beginnen dann die Ränder derselben sich aus dem Walle herauszudifferenzieren, indem die diesen Rändern entsprechenden Stellen von oben nach dem Grunde des Bechers zu fortschreitend anschwellen und durch massige Entwicklung die Placenten bilden. Nach Barcianu dagegen sollen bei Beginn der Placentenbildung am Grunde des Bechers 4 neue Höckerbildungen auftreten. Die zum Beweise von Barcianu benutzten Fig. 13,

1) B. l. c. pag. 107.

2) Cel. l. c. pag. 45. Anm. 2.

3) cf. Goebel, Entw. pag. 329.

14 und 15 entsprechen, wie man sich auf entsprechenden etwas dickeren Längsschnitten leicht überzeugen kann, so alten Stadien, dass die Placenten bereits als an den Seitenwänden verlaufende Leisten leicht erkennbar sind. Die Figuren 13 und 14 stellen keine medianen Schnitte dar. Es ist hier einer der Placentenwülste dicht vor der nach dem Beobachter zu liegenden Wand getroffen, diese Blüthe ist also nur angeschnitten. Daraus schliesst nun Barcianu: »Wenn wir nämlich ein Präparat vor uns haben, das »ein Entwicklungsstadium repräsentiert, wie es in Fig. 13 wiedergegeben »ist, so sehen wir bei oberflächlicher Einstellung die Contoure eines runden »Höckers, die nach beiden Seiten zu abfallend in das Gewebe des Becher- »grundes sich verlieren (Contour 1)«¹⁾. Dem ist nur hinzuzufügen, dass dieser Höcker sich rückwärts an die abgeschnittene Wand ansetzt, sogar noch an dieser eine Strecke weit in die Höhe läuft. Es ist also thatsächlich gar kein Höcker, sondern der angeschnittene Theil des Placentenleists. Dieses folgt auch aus dem Vergleiche mit dem Folgenden: »Beim langsamen Senken des Tubus verschwindet die Deutlichkeit dieser »Contour immer mehr, bis wir, bei einer mittleren Einstellung, von ihr »nichts mehr deutlich unterscheiden können, dagegen uns scharf um- »schrieben die Contour (2) entgegentritt, die quer von der einen Seite des »Fruchtknotens zur gegenüberliegenden verläuft; sie erscheint da, wo »sie der Fruchtknotenwand anliegt, am höchsten und steigt »sanft ab gegen das Centrum, welches die tiefste Stelle einnimmt«. Es ist das die Contour der beiden seitlich an den Wänden verlaufenden Placentenleisten. Sie erscheint aber nicht nur an der Ansatzstelle am höchsten, sondern verläuft allmählich in dieselbe. Selbst aber nach Barcianus, in dieser Beziehung nicht ganz getreuen Zeichnung, kann die Contour 2 nicht als Umriss zweier Höcker gedeutet werden. Es ist ganz deutlich zu sehen, dass sie mit der Wand in Verbindung stehen, durch keinen Zwischenraum von ihr getrennt.

Wären Höcker vorhanden, so müsste ein median geführter Schnitt 2 derselben treffen. Ein solcher medianer Schnitt, obwohl verhältnissmässig leicht zu erhalten, ist von Barcianu nicht gezeichnet worden, weil eben auf diesem von Höckerbildung gar nichts zu sehen ist. Jeder mediane Schnitt geht durch 2 gegenüberliegende Placentenleisten. Wir sehen die Wand gleichmässig in den Becherboden übergehen. Dagegen sind zwei Höcker zu sehen auf einem von B. in Fig. 15 dargestellten Schnitte durch 2 gegenüberliegende Vertiefungen, der viel schwieriger zu erhalten ist, weil er quer zur Mediane geführt werden muss. Die beiden hier am Grunde des Bechers erscheinenden Höcker, welche vor der Mitte der Karpelle liegen, müssten nach B.'s Auffassung die Ränder seiner Placentenhöcker sein. Diese selbst erscheinen im Hintergrunde als an den Seiten-

1) Barcianu a. a. O. pag. 106.

wandungen verlaufende Leisten. Es ist dieses eine entsprechende Ansicht, wie wir sie schon mehrfach in oberständigen Fruchtknoten, z. B. bei *Ailanthus* gefunden haben. Die 2 Höcker sind danach den »Sohlen« analoge Gebilde. Ein solcher Längsschnitt beweist also, dass sich die Anschwellung nicht nur über die ganze Innenseite des Cyklomes bis an den Grund verbreitet hat — und zwar in absteigender Richtung, während die freien Karpellränder, wie wir gesehen, in aufsteigender Richtung verwachsen —, sondern noch über den Bechergrund selbst. Wir erkennen, wie die vor den Spitzen der freien Karpelle liegenden Randstellen der gebundenen Karpelle sich durch Periblemtheilungen hervorzuvölben beginnen. Diese »Sohlen« müssen wir auch hier als die Randprodukte der im Cyklome gebundenen Karpellbasen auffassen, wenn wir uns gegenwärtig festhalten, dass das Cyklom mit seiner Basis auf den Boden des Axenbechers übergreift. Aeusserlich bemerkbar macht sich dieser Vorgang als das Auftreten von 4 Grübchen, wie es Payer angab. Nur entstehen dieselben nicht vor der Basis des Cyklomes auf einem den Grund des Bechers einnehmenden Axengewebe, sondern auf der Basis des auf den Grund des Bechers übergreifenden Cyklomes, auch nicht durch einen »unbestimmten Prozess der Aushöhlung«, wie es Payer von Barcianu vorgeworfen wird, sondern durch den ganz bestimmten oben geschilderten Vorgang der vorschreitenden Anschwellung der Karpellränder, wie es sich typisch bei der Entwicklung schildförmiger Blätter findet, und wie es analog bei der Sohlenbildung von *Ailanthus* festgestellt wurde.

Diese Grübchen vertiefen sich dadurch immer mehr, dass die am Grunde derselben, also etwas oberhalb der Ansatzstellen des Karpellwalles liegenden Zellen sich nur durch radiale Wände theilen, während rings um dieselben die angeschwollenen Karpellränder durch intensiv tangentielle Theilungen rasch in die Höhe wachsen.

Die zugleich hiermit stattfindende Weiterentwicklung ist von B. richtig in der Weise angegeben worden, dass der Vegetationspunkt der Axe, wenn wir einen solchen als noch vorhanden annehmen, im Zusammenhange mit dem ihn aussen bekleidenden Placentengewebe derart in die Höhe wächst, dass das Axengewebe im ausgebildeten Fruchtknoten etwa bis zu $\frac{2}{3}$ der Fruchtknotenhöhle emporreicht.

Barcianus Gründe für die Annahme, dass die Placenten als selbständige, den übrigen Phyllokreisen coordinirte Blasteme aufzufassen seien, erweisen sich als hinfällig. Es beruht vielmehr die Placentenbildung hier auf ganz demselben Vorgange, wie er sich bei vielen oberständigen Fruchtknoten findet, analog dem der Entwicklung schildförmiger Blätter charakteristischen Verhalten.

Campanulaceen.

Betrachten wir schliesslich noch einen in Beziehung auf Placentenbildung zu den Scrophularineen und Solaneen analogen Fall beim unterständigen Fruchtknoten, so bietet das zu den Campanulaceen gehörige *Phyteuma* zur Untersuchung gut geeignetes Material. Untersucht wurde von mir *Phyteuma nigrum*, das Ende April gesammelt in seiner Aehre bereits Blüthen auf allen nöthigen Entwicklungsstufen angelegt hatte.

Auf medianen Längsschnitten durch ältere Fruchtknoten erscheint die Placenta wieder als ein scheinbar die Fortsetzung der Axe bildender, unten massig ausgebildeter Zapfen, der nach oben in die Ränder der zu den Griffeln sich ausbildenden beiden Spitzen der Fruchtblätter sich fortsetzt. Dieser Umstand sowie der ganze Verlauf der Zellen weist darauf hin, dass wir die Placenta als Erzeugniss der Fruchtblattränder anzusehen haben. Es umziehen nämlich die Zellen in regelmässiger Anordnung bogenförmig ringsum die Höhlung. Auch die Gefässbündel folgen diesem Verlauf, indem sie sich nicht direct nach unten wenden, sondern in einem Bogen etwas nach oben umbiegend dem Hauptgefässstrange unter einem spitzen Winkel sich anlegen, was sie als eine Fortsetzung nicht des Hauptgefässstranges, sondern des in der Fruchtknotenwandung und im Griffel verlaufenden Zweiges erscheinen lässt (Fig. 30).

Nachdem auf dem bei den Campanulaceen verhältnissmässig wenig vertieften Blüthenhöcker der Reihe nach die fünf Kelch-, Blumen- und Staubblätter in regelmässiger Alternation angelegt sind, bildet sich ganz am Grunde der nur noch wenig vertieften Höhlung die Anlage der beiden Fruchtblätter als ein schon bald an den zwei in der Mediane einander gegenüberliegenden Stellen etwas erhöhter Ringwall aus. Zur Ausbildung desselben wird das Axengewebe hier wiederum von Anfang an ganz verbraucht. Die Zelltheilungen erfolgen, wie gewöhnlich, in der ersten Periblemschicht und verbreiten sich da rasch bis auf den Grund der Höhlung. Durch Quertheilungen der am Grunde liegenden, den Ansatzstellen beider Fruchtblätter gemeinsamen Zellen wird danach eine starke Verbreiterung des Grundes bewirkt. Der vorher ausgerundete Blütenboden erscheint dadurch bald eben.

Während die Fruchtblätter bis dahin nur sehr langsam emporgewachsen sind, strecken sich dieselben jetzt rasch. Die von ihnen eingeschlossene Höhlung wird also nicht nur breiter, sondern auch tiefer, indem die zu den Seiten des Grundes liegenden Zellen der Fruchtblätter durch Quertheilungen das darüberliegende Gewebe emporheben. Beim ersten Auftreten sind diese Quertheilungen auf die ersten zwei bis drei Periblemschichten beschränkt. Erst allmählich betheiligen sich auch die tiefer liegenden Schichten des Axengewebes.

Gleichzeitig mit der Anlage dieser bekanntlich durch intensive Quertheilung die Ausbildung des unterständigen Fruchtknotens bewirkenden

Querzone erfolgen in transversaler Richtung über den Grund der Höhlung fortschreitend diejenigen Zelltheilungen, welche die Placentenbildung zur Folge haben. Es wird zuerst seitlich an den Stellen, wo die beiden freien Fruchtblattränder zusammenstossen, eine Anschwellung bemerkbar. Diese verbreitet sich rasch bis zur Mitte der Höhlung, doch so, dass sie immer an den Seiten, beim Uebergange in die freien Fruchtblattränder, am höchsten bleibt. Auf medianen Längsschnitten erscheint infolgedessen der Grund der Höhlung von jetzt ab immer gewölbt, und die Wölbung erscheint um so grösser, je mehr seitlich der Schnitt geführt ist. Indem die an den Seiten verlaufenden Theile des Wulstes nach oben hin rasch verwachsen und besonders nach der Mitte der Höhlung zu sich massig ausbilden, wächst der mittlere Theil nur bis etwa zu $\frac{2}{3}$ der Fruchtknotenhöhlung in die Höhe und besonders nach den Seitenwandungen zu stark in die Breite, so dass er bald die ganze innere Höhlung ausfüllt und nur einen schmalen Spalt frei lässt. Auf medianen Längsschnitten findet man immer in den oberflächlichen Schichten des mittleren Wulstes intensive Theilung durch tangentielle Scheidewände.

Wie im Gegensatz zu den vorher betrachteten unterständigen Fruchtknoten schon die Vertiefung der Anlage von Anfang an eine geringe war, so unterscheidet sich *Phyteuma* auch noch dadurch, dass die freien Ränder der Fruchtblätter getrennt bleiben. Das Gewebe, welches die obere Decke der Fruchtknotenhöhle bildet, erscheint als eine Fortsetzung der seitlichen Placentenwülste.

Erwähnt mag noch werden, dass nicht selten bei *Phyteuma* wie bei den übrigen Campanulaceen, sich drei Fruchtblätter ausbilden, eins median nach der Axe zu, die beiden anderen seitlich, und entsprechend dann auch drei Placentenwülste.

Schlussbemerkung.

Zum Schlusse sei noch einmal kurz darauf hingewiesen, dass diese Untersuchung den Zweck hatte, die Entscheidung einiger noch schwebender Fragen betreffs des Fruchtknotens herbeizuführen auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Methode, indem alle sonst etwa anwendbaren Methoden, besonders die anatomische, sich als unzulänglich erweisen. Besonderes Gewicht wurde dabei auf die Untersuchung der Frage gelegt, welches Areal des Blütenbodens eine Fruchtblattanlage von allem Anfang an verbraucht. Als ein weiterer für das Verständniss einiger Verhältnisse wichtiger Factor erwies sich die Thatsache, dass wie oft in der vegetativen Region, so auch bei Ausbildung der Blütenblattorgane, allmählich ein immer grösseres Areal des Blütenbodens verbraucht wird, in die Ausbildung der Blattorgane mithineingezogen wird, was sich als ein Vorschreiten der Fruchtblätter auf den Blütenboden bemerkbar machte. Es bestätigen diese Untersuchungen die Annahme, dass der Aufbau des

oberständigen Fruchtknotens der Angiospermen durch die Entwicklung der Fruchtblätter herbeigeführt wird, dass die Axe, besonders beim Aufbau des unterständigen Fruchtknotens nur als Träger der Karpelle theiligt ist. Auch haben sich die Fruchtblätter in wahren Sinne als Sporophylle erwiesen, indem die Placenten stets als Ausgliederungen desselben erscheinen. Die verschiedenen Arten der Placentenbildung lassen sich immer auf eine massige Ausbildung der Fruchtblattränder zurückführen, da in solchen Fällen, wo die Samenknospen auf der Blattfläche der Karpelle selbst zerstreut und nicht auf einem besonders ausgebildeten Gewebe sitzen, von einer Placenta überhaupt nicht die Rede sein kann. Dabei ist noch ein Umstand zu erwähnen, welcher gegen die früher eifrig erörterte Foliartheorie der Samenknospen spricht, dass nämlich auch in den Fällen, wo eine deutliche Placenta entwickelt ist, die Samenknospen nicht an den Rändern selbst sitzen, wie an vegetativen Blättern die Fiederblättchen, sondern etwas seitlich des Randes auf der Fläche der Fruchtblätter selbst. Als Grundarten der Placentation, auf welche sich alle vorkommenden Fälle zurückführen lassen, erscheinen diejenigen, wo einestheils an der Ansatzstelle des Karpelhöckers die Placenta sich als Sohle entwickelt, anderntheils der bekannte Fall, wo die Placenta gebildet wird durch massige Entwicklung zweier zusammenstossender und verwachsener Ränder, sei es desselben Fruchtblattes oder zweier aneinandergrenzender Fruchtblätter. Diese beiden Fälle können dann auch miteinander combinirt auftreten. So erwies sich die Placenta bei *Ailanthus glandulosa* als eine echte Sohle, die nicht durch Verwachsung freier Karpellränder entstanden ist, sondern als eine geschlossen auftretende Ausgliederung der Ansatzstelle des Karpelhöckers, welche Auffassung sich sehr wohl mit den Vergrünungen in Einklang bringen lässt.

Eine solche echte Sohle in Verbindung mit der Ausbildung verwachsener Fruchtblattränder zu Placentenwülsten fanden wir als Grundform der Placentenbildung bei den Malvaceen. Von dieser Grundform aus machte sich innerhalb dieser Familien in doppelter Weise eine Rückbildung bemerkbar, indem bei einer kleinen Anzahl Arten nur die seitlichen Placentenwülste zur Ausbildung gelangen, während bei einer anderen, die meisten Malvenarten umfassenden Gruppe durch Zurückbleiben der Seitentheile der Fruchtblätter diese seitlichen Placenten ganz verschwinden und nur die Sohle, wenigstens bei den Uebergangsformen, gebildet wird. Durch einen als Berindung bezeichneten Prozess werden die Placentenwülste immer unter das Niveau des Blütenbodens an den Rand der Axe verschoben. Ebenderselbe diesem Prozesse zu Grunde liegende Wachsthumsvorgang bewirkt in Verbindung mit einem starken Flächenwachsthum des Karpellrückens das Verschwinden jeder Art von Placenta bei den am meisten rückgebildeten Arten.

Ganz entsprechend fanden wir den Vorgang bei den Scrophularineen und Solaneen, bei denen das Vegetationspunktgewebe von Anfang an verbraucht wird, so dass die beiden Fruchtblätter mit breiten Ansatzstellen ineinander übergehen.

Auch für die Familie der Caryophylleen bestätigte sich der karpellare Ursprung der Placenten. Es machte sich innerhalb dieser Familie wiederum ein Rückgang von der Untergruppe der Sileneen bis zu Cerastium, dem äussersten Gliede der Alsineen bemerklich.

Die Placentation im unterständigen Fruchtknoten, welche in den Familien der Compositen, Oenothereen und Campanulaceen untersucht wurde, erwies sich mit derjenigen in oberständigen Fruchtknoten völlig übereinstimmend.

Figuren - Erklärung.

Ailanthus glandulosa.

Fig. 1 und 2. In 1 ist die »Sohle« angelegt; Fig. 2 etwas älteres Stadium.

Malvaceen.

Abutilon venosum.

Fig. 3—6: mediane Längsschnitte.

Abutilon spec?

Fig. 7: stärkerer Querschnitt, zeigt Theilung der Placenten.

Malva moschata.

Fig. 8—11: mediane Längsschnitte. Schraffierte Zone in Fig. 9 zeigt starkes Längenwachsthum. In Fig. 11 sind die Karpelle eben angelegt.

Althaea rosea.

Fig. 12: Längsschnitt zeigt »Sohle« noch als Saum angedeutet.

Malope trifida.

Fig. 13: Beginn der Karpellbildung.

Scrophularineen und Solaneen.

Atropa Belladonna.

Fig. 14—17: 14a medianer, 14b etwas seitlicher Längsschnitt durch junge Karpellanlagen.

Compositen.

Helianthus annuus.

Fig. 18—23: mediane Längsschnitte. cp: Karpell; st: Staubblatt.

Silphium connatum: mediane Längsschnitte.

Fig. 24 und 25: fruchtbare Blüten. Fig. 26—28: unfruchtbare Blüten.

Oenothereen.

Oenothera biennis.

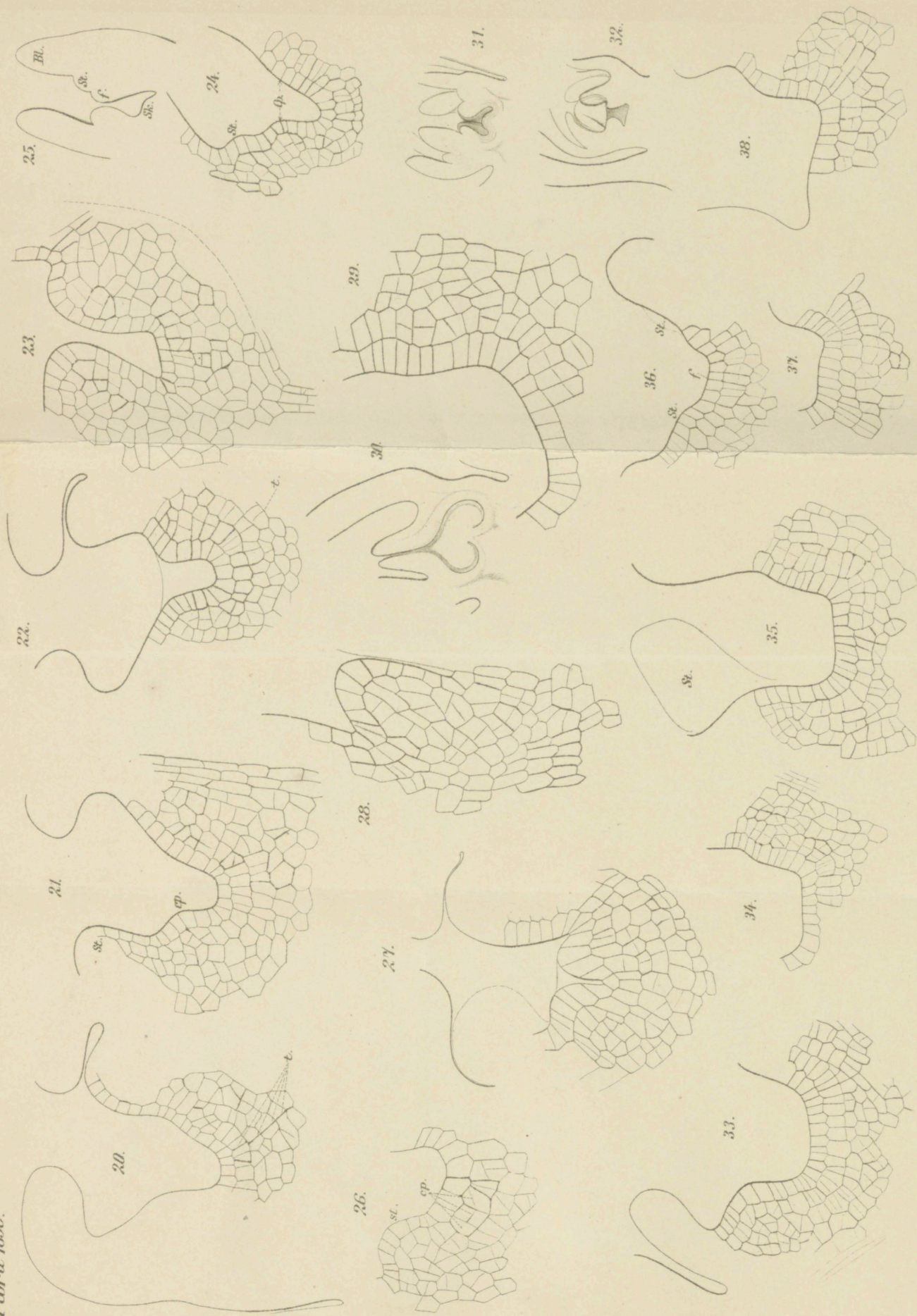
Fig. 29: medianer Längsschnitt.

Campanulaceen.

Phyteuma nigrum.

Fig. 30—38: mediane Längsschnitte. f: Fruchtblatt; st: Staubblatt.

W. A. Meyn, lith.



E. Schimper, del.

W. A. Meyn, lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [73](#)

Autor(en)/Author(s): Schaefer B.

Artikel/Article: [Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg.
Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der
Placeten. 62-104](#)