

Nautilus 1. 59

P. 66

10

BOTANISCHES INSTITUT
der k. k. Universität.

J. N^o 7276

B

C 66/10

BOTANISCHES MUSEUM
der k. k. Universität.

J.N^o 7276

B

e. 66/10



BEITRAEGE

ZUR

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

COMPOSITENBLUETHE.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWUERDE

AN DER UNIVERSITAET LEIPZIG.

VON

FRIEDRICH HERMANN HAENLEIN.

NAUMBURG A/S.

DRUCK VON G. PAETZ.

1874.

UNIVERSITY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

LIBRARY

IN THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

AND

IN THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

LIBRARY

UNIVERSITY

OF CHICAGO

1911

Beiträge zur
Entwicklungsgeschichte der Compositenblüthe.

Von

F. H. Haenlein.

Hierzu Tafel IX und X.

Eine neue Untersuchung über die Blütenentwicklung der Compositen mag um so auffallender erscheinen, als die darauf bezügliche Litteratur eine Reihe ganz trefflicher Untersuchungen aufzuweisen hat. ¹⁾

Am ausführlichsten behandelt diesen Gegenstand die citirte Abhandlung von KOEHNE aus dem Jahre 1869. Indess hat sich

¹⁾ Barnéoud, Organogénie des corrolles irrégulières. Ann. des Sc. nat. t. VI. et VIII. 3. série.

Duchartre, Observations sur quelques parties de la fleur dans le *Dipsacus silvester* et dans le *Helianthus annuus*. Ann. des Sc. nat. t. XVI. 2. série.

Payer, Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.

Cramer, Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. Zürich 1864.

Buchenau, Ueber die Blütenentwicklung einiger Dipsaceen, Valerianeen u. Compositen. Verhandl. der Senkenberg. Gesellsch. 1854. p. 106.

Koehne, Ueber Blütenentwicklung bei den Compositen. Dissert. Berlin 1869.

Buchenau, Ueber Blütenentwicklung bei den Compositen. Botanische Zeitung 1872, p. 305.

Krüger, Bot. Zeitg. 1856. u. 1860.

KOEHNE, ebenso wie seine Vorgänger auf diesem Gebiet, damit begnügt, die Entwicklung der Compositenblüthe in ihren einzelnen Theilen der äusseren Form nach festzustellen, ohne näher auf die Zellfolge einzugehen, namentlich ohne zu untersuchen, ob ein oder das andere Organ dem Dermatogen oder Periblem seinen Ursprung verdankt.

Ich habe mir daher in dieser Arbeit die Aufgabe gestellt, einen kleinen Beitrag zur Ausfüllung dieser Lücke zu liefern.

Da übrigens auch eine Anzahl anderer Fragen, so besonders die über die Natur des unterständigen Fruchtknotens, über die Stellung, Entwicklung und Bedeutung der Samenknospe und ihrer Theile, des Griffels, des Discus und des Pappus, ferner über die Entwicklung der Blüten der Gruppe der Labiatifloren, ferner der vielköpfigen Blütenstände von Echinops und Broteroa noch nicht endgiltig abgeschlossen ist, so dürften einige neuere Beobachtungen in dieser Beziehung wohl nicht überflüssig sein.

Ehe ich jedoch zur Darlegung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, wird es zweckmässig sein, die Entwicklung der Compositenblüthe, wie sie von früheren Beobachtern und hauptsächlich von KOEHNE gegeben wird, kurz zu recapituliren.

Nach KOEHNE erheben sich auf dem ursprünglich glatten Blütenboden zuerst am Rande und von diesem aus nach der Mitte zu fortschreitend halbkuglige Zellhöcker, welche später zu den einzelnen Blüten werden. Der einzelne Höcker entwickelt sich dann in der Weise weiter, dass sich der Rand desselben wallartig erhebt, der Gipfel infolge dessen zuerst sich abplattet und dann vertieft. Aus dem so entstandenen ringförmigen Rande der jungen Blüthe erheben sich dann fünf Höcker, welche die späteren fünf freien Corollenzipfel in ihrem jüngsten Zustande darstellen. Die gemeinsame ringförmige Basis vergrössert sich durch intercalares Wachstum zu einem langen Cylinder und wird so zur Kronenröhre. Die Ausbildung derselben geschieht aber nicht continuirlich, sondern in zwei Abschnitten, welche sich so markiren, dass zuerst nur jener Theil seine Vollendung erlangt, welcher später oberhalb der ringförmigen Zone liegt, aus der die Staubgefässe entspringen, und dass dann viel später, wenn die Blüthe sich zu entfalten beginnt, der den Staubblättern und der Kronenröhre gemeinsame Theil durch neuerdings auftretende Theilungen und Streckungen der Zellen seine Ausbildung erhält.

Die Staubblätter entstehen alternirend mit den fünf Kronenzipfeln als kleine Zellhöcker auf der Innenseite der becherförmigen Vertiefung, welche die ringförmige Basis der Kronenröhre zwischen sich lässt, und zwar bilden sich diese fünf Höcker zu den Antheren aus; erst dann, wenn auch die übrigen, später entstehenden Blüthentheile angelegt sind, tritt die Differenzirung zwischen Anthere und Filament ein.

Der Griffel erscheint kurze Zeit nach der Anlage der Staubblätter nahe über dem Grunde der Vertiefung zuerst in Form eines Ringwulstes, aus welchem aber bald zwei andre, hinten und vorn einander gegenüberstehende, halbringförmige Wülste hervorsprossen. Diese wachsen dann in Gestalt von spitzen Kegeln, welche später zu den Narben werden, schief gegen einander und nach oben, legen sich dicht zusammen und stellen so die beiden Narbenschkel im jugendlichen Zustande dar. Inzwischen tritt aber auch in der ringförmigen Basis, aus welcher beide Griffelschenkel entsprungen sind, ein Wachstum ein, dessen Resultat der untere, röhrenförmige, ungespaltene Theil des Griffels ist. Zu gleicher Zeit entwickeln sich an den Berührungsflächen beider Schenkel die Narben und an der Aussenseite derselben die Haare, deren Function die Beförderung des Pollens aus den Antheren ist. Bei der Entfaltung der Blüthen tritt, ähnlich wie bei der Blumenkrone und den Filamenten, eine Streckung des ganzen Griffels ein, die aber so bedeutend ist, dass beide Schenkel weit über die zu einer Röhre verklebten Staubbeutel und die Blumenkrone hervorragen.

Der Discus zeigt sich in seiner Vollendung meist als ein wallförmiges Gebilde zwischen der Basis der Staubblätter und dem Griffel, den letzteren rings umgebend. Er entsteht ziemlich spät, nachdem die Anlage der Samenknospe schon deutlich sichtbar ist. In Bezug auf den Ort der Entstehung des Discus neigt sich KOEHNE ¹⁾ der Ansicht zu, dass er weiter nichts sei, als eine Anschwellung der Griffelbasis. Dies wird auch, wie weiter unten gezeigt werden soll, durch meine Beobachtungen bestätigt. Im Gegensatze damit steht die Angabe von BUCHENAU ²⁾, dass er sich aus dem zwischen Griffel und Staubblattkreis liegenden Theil der Blüthenaxe entwickle.

Die Samenknospe entsteht, nachdem sich die Fruchtknoten-

¹⁾ Koehne, l. c. p. 63.

²⁾ Buchenau in Verhandl. d. Senkenb. Gesellschaft, p. 118.

höhle noch etwas vertieft und ihr Grund erweitert hat, auf diesem als halbkugliger Höcker, aber nicht central, sondern seitlich, dem vorderen Griffelblatt mehr genähert. Während dieser Höcker weiter wächst, krümmt er sich an seiner Spitze nach dem anderen Carpell zu, und wenn diese Krümmung einen gewissen Grad der Ausbildung erreicht hat, erhebt sich etwas hinter der Spitze, die den späteren Knospkern darstellt, von dem convexen Rücken ausgehend und nach beiden Seiten allmählich fortschreitend ein Wulst, der sich zu dem einzigen Integument ausbildet. KOEHNE vergleicht die Form der ganzen Samenknope in diesem Stadium mit einem Vogelkopf. Der zu dieser Zeit ungefähr horizontal abstehende Nucleus wird dann durch das rasch weiter wachsende Integument immer mehr abwärts gedrückt und legt sich endlich dicht an den Funiculus an, während er auf den drei übrigen Seiten von dem dicken Integument umgeben wird.

Der Pappus kommt zuerst immer als deutlich sichtbarer ringförmiger Wulst oder in Gestalt einzelner Zellocher etwas unterhalb der Blumenkrone zum Vorschein und entwickelt sich dann zu allen den mannigfaltigen Formen, die als Haare, Borsten, Schuppen u. s. w. später die Früchte der Compositen krönen. Die Zeit der Anlage des Pappus ist nicht constant. Soviel ist aber nach allen bisherigen Beobachtungen sicher, dass er niemals vor der Corolle, sondern stets später entsteht.

Eigene Beobachtungen.¹⁾

1. Entwicklung des Blütenköpfchens im Allgemeinen.

Das ganze Blütenköpfchen der Compositen hat im ausgebildeten Zustande eine bald flach scheibenförmige, oder zuweilen selbst in der Mitte etwas vertiefte, schüsselartige, bald halbkuglige, bald mehr oder weniger kegelförmige Gestalt. Die einzelnen Formen sind durch zahlreiche Uebergänge mit einander verbunden.

¹⁾ Die Untersuchungen erstrecken sich auf folgende Pflanzen:

Echinops sphaerocephalus L., *Leucheria senecioides* Hook., *Moscharia pinnatifida* R. et P., *Broteroa trinervata* Pers., *Bellis perennis* L., *Taraxacum officinale* Web., *Doronicum macrophyllum* Fisch., *Anthemis austriaca* Jacq., *Hieracium umbellatum* L., *Centaurea dealbata* Willd., *Telekia speciosa* Baumg., *Eriogon speciosus* D. C., *Rudbeckia laciniata* L., *Galinsoga parviflora* Cav.

Zuerst bilden sich etwas unter dem Gipfel des Sprosses, der ein Blütenköpfchen werden soll, die Blättchen des Hüllkelches, welche sehr schnell in die Länge wachsend sich über dem Vegetationskegel zusammenneigen und so den jungen Spross von oben überdecken.

Schon während dieses Wachsthums der Hüllblättchen erheben sich in akropetaler, respective centripetaler Reihenfolge kleine Zellenhöcker in spiraliger Stellung, die Anlagen der einzelnen Blüten.

Was die Geschwindigkeit betrifft, mit der die Anlage der einzelnen Blüten erfolgt, so ist dieselbe sehr verschieden. Bei einigen Compositen, z. B. sehr ausgeprägt bei *Taraxacum officinale* und *Anthemis austriaca*, erfolgt die Bildung der Höcker ungemein rasch, und auch in der weiteren Entwicklung halten die einzelnen Blüten ziemlich gleichmässig Schritt, so dass die peripherischen den im Centrum stehenden in ihrer Ausbildung nur wenig voraus sind. Von diesem einen Extreme finden ganz allmähliche Uebergänge zu dem entgegengesetzten statt, wo, wie z. B. bei *Doronicum macrophyllum* und *Bellis perennis*, das Centrum des Blütenbodens noch glatt erscheint, oder höchstens nur leicht vortretende Höcker zeigt, während in den Blüten an der Peripherie und in deren Nähe schon alle Blattorgane der Blüthe, zuweilen selbst die Samenknoepe angelegt sind.

Auch die Weiterentwicklung findet im Allgemeinen so statt, dass die Blüten um so mehr in ihrer Ausbildung fortgeschritten sind, je näher sie dem Rande des Köpfchens stehen. Es wird somit in der Entwicklung die acropetale Folge der Entstehung eingehalten.

Etwas abweichend davon verhalten sich in dieser Beziehung die vielköpfigen Blütenköpfe der Gattung *Echinops*. Zunächst entstehen an dem kegelförmigen Ende des Sprosses, der das Köpfchen bilden soll, auch hier Höcker in aeropetaler Reihenfolge, welche sich später zu den einblüthigen Köpfchen entwickeln. Die zuerst entstandenen aber schreiten so langsam vor, dass sie immer noch ganz einfache Höcker darstellen, wenn bereits der ganze Kegel mit den Anlagen der einzelnen Köpfchen bedeckt ist. Von diesem Zeitpunkt an eilen jedoch die oberen Blüten den unteren um ein Beträchtliches voraus; die Weiterentwicklung wird somit basipetal. Ebenso verhält sich nach BUCHENAU'S Angabe, die ich auch durch eigene Beobachtung bestätigen kann, *Lagascea mollis*.¹⁾

¹⁾ Bot. Zeit. 1872, p. 355.

Die da durch herbeigeführten Unterschiede gleichen sich jedoch im Verlauf der Zeit so weit wieder aus, dass die Vollendung und Entfaltung der einblüthigen Köpfechen ziemlich gleichzeitig erfolgt.

Bevor aber das einzelne Köpfechen zur Production einer Blüthe gelangt, hat es noch folgende Entwicklungsphasen zu durchlaufen. Jeder auf dem gemeinschaftlichen Receptaculum stehende Zellocker beginnt nämlich, wenn er halbkuglige Form erreicht hat, nicht sofort sich am Gipfel abzuplatten, sondern er erzeugt erst und zwar aus dem Periblem in spiraliger $\frac{2}{5}$ Stellung eine Anzahl von Involucralblättern. Dies geschieht zuerst bei den an der Spitze der Hauptaxe stehenden Köpfechen. Am einzelnen Köpfechen nun entwickelt sich der grösste Theil dieser Involucralblätter von den zuerst auftretenden an basipetal; doch auch oberhalb derselben kommen noch einige zum Vorschein. Erst wenn zwei bis drei Reihen solcher Hüllblätter angelegt sind und namentlich die zuerst entstandenen schon eine bedeutende Länge erreicht haben, schickt sich der Gipfel durch Abplattung zur Blütenentwicklung an. (Vergl. §. 2 ff.)

Ferner muss hier der Blütenstand von *Broteroa trinervata* und seine eigenthümliche Entwicklung erwähnt werden.¹⁾ Der cymöse Blütenstand von *Broteroa* stellt ein zusammengesetztes Köpfechen von interessanter Beschaffenheit dar. Zuerst fallen die im Centrum dicht gehäuften Blüten in's Auge, die ganz den Eindruck eines gewöhnlichen Compositenblütenstandes machen. Dann treten aber an vier Stellen, nämlich vorn und hinten und dazwischen rechts und links in den Achseln der gegenständigen Blätter weitere normale Sprosse auf, die wieder zu Blütenständen werdend sich weit über das Niveau des nächst älteren Blütenstandes erheben. Nur der Spross, welcher auf der nach der Hauptaxe zugewendeten Seite steht, bleibt sehr kurz und endigt in einem, keine weiteren Verzweigungen bildenden Blütenstand, der infolge dessen mit dem nächst älteren einen einzigen zu bilden scheint (Fig. 1 u. 2 Tab. IX). Wenn aber einer der übrigen drei Sprosse eine gewisse Ausbildung erreicht hat und zwar ungefähr zu der Zeit — theils etwas früher, theils etwas später —, wo er anfängt, sich in einzelne Theile zu differenziren, kommt wieder ein neuer Spross zwischen diesem und dem alten Blatt zum Vorschein, und dieser Vorgang findet mehrere

¹⁾ Siehe auch die Erklärung der Abbildungen zu Tafel IX.

Male hintereinander statt. Jeder so entstandene Spross wiederholt immer die Verhältnisse seines Muttersprosses in der schon oben angegebenen Weise, dass jedesmal der an der dem Mutterspross zugewendeten Seite stehende Zweig ganz kurz und einfach bleibt. Ueberhaupt unterscheiden sich alle diese jüngeren Sprosse von den älteren dadurch, dass sie in allen ihren Theilen schwächer entwickelt sind. Der Vegetationskegel ist nicht so flach und niedrig, wie der der älteren Sprosse, sondern mehr lang kegelförmig, und die Blüten der jüngeren Köpfchen werden minder zahlreich entwickelt.

Diese normalen Sprosse entstehen aber sonderbarer Weise nicht aus der Axe, sondern aus dem Blatte (Fig. 3 u. 4) und zwar unmittelbar an der Basis desselben aus dem Gewebe zwischen der Epidermis und dem Blattmittelnerven. Dieser entschieden interessante Fall steht indessen nicht vereinzelt da. Schon PRINGSHEIM¹⁾ fand bei seinen Untersuchungen über *Utricularia*, dass sich als ganz normale Erscheinung auf den Blättern dieser Pflanze neue Sprosse entwickeln, auch wenn sie noch mit der Mutterpflanze in Verbindung sind. Da diese Sprosse sich von anderen wesentlich nur dadurch unterscheiden, dass sie in allen ihren Theilen eine schwächere Ausbildung erfahren, so nennt er sie „kümmerliche Sprosse“. Die Art ihrer Entstehung beschreibt PRINGSHEIM in ganz ähnlicher Weise, wie ich es bei *Broteroa* beobachtet habe.

Auch WARMING führt einige solche Fälle an.²⁾

Bei *Broteroa* treten dicht an der Basis des Blattes in den 2—3 äusseren Parenchymschichten tangentielle Theilungen auf, denen dann auch radiale Theilungen nicht nur in diesen, sondern auch in der Epidermis folgen. Die Mitte der Blattbasis erhält dadurch eine Anschwellung, welche weiter wachsend bald kegelförmige Gestalt an-

¹⁾ Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularien. (Monatsberichte d. königl. Academie der Wissenschaften. Febr. 1869. Berlin. pag. 13. u. 19.)

²⁾ Warming, Résumé du Mémoire intitulé: Recherches sur la ramification des Phanérogames. Copenhague 1872. p. XX..... les bourgeons qui incontestablement se forment soit en entier, soit en majeure partie, *dans la base des feuilles* chez l'*Amorpha*, le *Salix nigricans*, le *Sedum Fabaria* et le *Ranunculus acris*.....

ibidem p. XXII..... mais des figures de M. Caruel (Ann. d. Sc. 1. c, pl. VIII, fig. 12) je puis seulement conclure, que..... le bourgeon se développe *de la base de la feuille déjà formée*.....

nimmt und unterhalb der Spitze die gegenständigen Blätter entwickelt.

An dem so angelegten Köpfchen entstehen nun in akropetaler Reihenfolge und später auch intercalar eine grössere Anzahl von Höckern, welche entweder einfach bleiben und dann unmittelbar eine Blüthe produciren, oder die zum Theil im ganz jungen Zustande schon wieder Zweige mit je einer Blüthe entwickeln. Auf jedem Receptaculum also, wie wir im letzteren Falle die gemeinschaftliche Basis bezeichnen können, stehen 1—4 Blüthen, und zwar sind dieselben theils Zwitter, theils weibliche, die in ihrer gegenseitigen Anordnung gar keine bestimmte Regel erkennen lassen.

2. Erstes Auftreten der einzelnen Blüthen.

Die einzelne Blüthe wird auf dem vorher ganz glatten Blütenboden als kleiner Hügel sichtbar, welcher dadurch entsteht, dass einige Zellen des Periblems anfangen, sich bedeutender in radialer Richtung zu strecken und dadurch das vorläufig noch ungetheilt bleibende Dermatogen emporzuwölben (Fig. 5). Die so vergrösserten Periblemzellen theilen sich dann durch tangentiale Wände, worauf in den neuerdings entstandenen Periblemzellen sowohl, als auch nun in den darüber liegenden Dermatogenzellen radiale Scheidewände folgen, während in den tiefer liegenden inneren Schichten Theilungen nach allen Richtungen dazu beitragen, nicht nur die Höhe, sondern auch die Breite des Höckers zu vergrössern. Diese Vorgänge dauern fort, bis der Höcker etwa eben so hoch als an seiner Basis breit geworden ist und halbkugelförmige Gestalt angenommen hat.

3. Die Bracteen.

In diesem Stadium und oft noch früher werden bei solchen Blüthen, welche Bracteen besitzen, dieselben angelegt, und zwar geschieht dies dadurch (Fig. 6—8), dass an der Basis des Höckers auf einer Seite einige Periblemzellen sich, wie bei der Blütenanlage, stark vergrössern und durch tangentiale Wände theilen, was dann im emporgewölbten Dermatogen das Auftreten radialer Scheidewände zur Folge hat. Die junge Bractee wächst dann rasch weiter um sich über die junge Blüthe zu legen.

In der eben geschilderten Weise findet die Entwicklung der Bracteen bei *Telekia speciosa*, *Anthemis austriaca*, *Broteroa trinervata* und wahrscheinlich bei vielen anderen statt. Die Bractee ist in diesem Falle weiter Nichts, als das erste Blatt der Blütenaxe.

In einigen anderen Fällen jedoch z. B. bei *Rudbeckia laciniata* tritt erst die Bractee und dann die Blüthe auf.

Wenn KOEHNE¹⁾ und BUCHENAU²⁾ diesen letzteren Fall überhaupt auf alle Compositen angewendet wissen wollen, so gehen sie darin zu weit.

Nach KOEHNE kommen also entweder zuerst die Bracteen zum Vorschein und in deren Achseln entwickeln sich die Blüthen, oder beide treten gleichzeitig auf. Die ganze Erscheinung erklärt er so, dass Blüthe und Bractee schon vor ihrem äusserlichen Hervortreten mit einander verwachsen seien und dass letztere nur eher zur Ausbildung gelange.

Ich habe den Ausdruck „verwachsen“ immer absichtlich vermieden, denn es widerstrebt doch jeder naturgemässen Anschauungsweise, dass zwei Organe mit einander verwachsen können, die überhaupt noch gar nicht vorhanden sind. Wenn KOEHNE dagegen einwenden wollte, dass sie im inneren Gewebe wirklich schon existiren, so würde er damit, wie er auf Seite 15 seiner Abhandlung bei Darlegung der Entstehung der Spreuborsten auch wirklich geneigt zu sein scheint, eine Ansicht aussprechen, die der alten, glücklich überwundenen Einschachtelungstheorie bei den Thieren nicht unähnlich ist.

4. Die Blumenkrone.

Wenn der Zellhöcker, welcher sich zur Blüthe ausbilden soll, ungefähr die Form einer Halbkugel erreicht hat, so macht sich im weiteren Wachsthum des ganzen Gebildes insofern eine Differenz bemerkbar, als der Gipfel anfängt, langsamer in die Höhe zu wachsen, wie eine ihn umgebende, ringförmige Zone. Dies hat zur Folge, dass der Gipfel allmählich immer weniger über seine Umgebung hervorragt und zuletzt sogar tiefer zu liegen kommt, bis die junge Blüthe etwa eine schlüsselförmige Gestalt angenommen hat (Fig. 9—11).

¹⁾ Koehne, l. c. p. 15—18.

²⁾ Buchenau in Bot. Zeit. 1872, p. 309.

Auch hier ist es wieder das Periblem, welches die erste Veranlassung zur Bildung des neuen Organs, der Blumenkrone, giebt. Auf dünnen Längsschnitten, z. B. bei *Doronicum macrophyllum*, *Telekia speciosa*, *Anthemis austriaca*, *Bellis perennis* u. s. w., sieht man um diese Zeit, dass von den vorher einfach pallisadenförmig unter dem Dermatogen stehenden Periblemzellen sich die oben rechts und links vom Gipfel gelegenen bedeutend, vorzüglich in radialer Richtung, vergrössern und durch tangentiale, der Aussenfläche parallele Scheidewände theilen.

In Bezug auf das gegenseitige Zeitverhältniss zwischen der Entstehung der Kronenröhre und der fünf freien Corollenzipfel stehen BUCHENAU und KOEHNE in directem Widerspruch mit einander. Nach KOEHNE'S Ansicht¹⁾ entsteht nämlich die Kronenröhre vor, nach BUCHENAU'S Meinung²⁾ nach dem Auftreten der fünf freien Zipfel. Bevor ich aber näher auf die Erörterung dieser Frage eingehe, will ich erst noch einen darauf bezüglichen, sehr interessanten Fall erwähnen, der vielleicht etwas zur Klärung des fraglichen Verhältnisses beitragen dürfte.

Bei *Broteroa trinervata* nämlich stehen, wie schon oben erwähnt, Zwitter und weibliche Blüten regellos in einem Köpfchen neben einander. Die Stellung eines auftretenden Höckers lässt also gar keinen Schluss auf die künftige Natur der jungen Blüthe ziehen. Und doch lässt sich, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, schon deutlich erkennen, ob man es im gegebenen Falle mit einer weiblichen oder Zwitterblüthe zu thun habe, noch ehe die Anlage von Staubblättern bemerkbar ist.

Bei den weiblichen Blüten wächst der ringförmig sich erhebende Wall lange Zeit gleichmässig fort, ohne an seinem Rande bemerkbare Hervorragungen erkennen zu lassen, und erst ziemlich spät, wenn die Corollenhöhlung im Innern schon tief, kraterförmig geworden ist, kurze Zeit vor dem Auftreten der Griffelblätter, machen sich am Rande fünf leichte Hervorragungen sichtbar, die überhaupt keine bedeutende Grösse erreichen und die kurzen Zipfel der später glockenförmigen Krone darstellen (Fig. 13—15). Dadurch, dass gleichzeitig die eine Seitenhälfte der Corolle immer ein wenig schnel-

¹⁾ Koehne, l. c. p. 44 ff.

²⁾ Bot. Zeit. 1872, p. 308.

ler wächst, als die andre, wird die bilaterale Ausbildung dieser weiblichen Blüten hervorgerufen.

Ganz anders dagegen entwickelt sich gleich anfangs die Corolle der Zwitterblüthen von *Broteroa* (Fig. 16^a u. 16^b). Hier erscheinen sofort nach dem Auftreten des freien ringförmigen Randes deutlich die ersten Anlagen der fünf Kronenzipfel, und diese sind in ihrer Entwicklung schon sehr vorgeschritten, ehe die Staubgefäße sichtbar werden.

Die Entscheidung der Frage, ob zuerst die Kronenröhre oder deren freie Zipfel entstehen, wird nun wesentlich mit davon abhängen, ob man den zuerst auftretenden ringförmigen Wulst, den KOEHNE „Primordialring“ nennt und den er als ein Analogon des EICHLER'schen Primordialblattes ¹⁾ betrachtet, für ein Axenorgan oder für die Basis der „verwachsenen“ Petala hält. KOEHNE ist, wie vor ihm DUCHARTRE, der letzteren Ansicht; ja noch mehr: In KOEHNE's „Primordialring“ sind nicht nur die fünf Petala, sondern mit diesen zugleich auch die fünf Stamina verwachsen. ²⁾ Zur Unterstützung seiner Ansicht citirt er, wie ich glaube, nicht zutreffend, eine Stelle HOFMEISTER's ³⁾, da derselbe an dieser Stelle höchst wahrscheinlich den gewöhnlichen Fall sogenannter Verwachsung vor Augen hat, wo ursprünglich deutlich getrennte Sprosse erst dadurch später verwachsen erscheinen, dass ihre gemeinschaftliche Basis gleichmässig weiter wächst.

Bei der gamopetalen Corolle der Compositen sind die fünf ursprünglich angelegten Zipfel später gerade noch so frei, wie früher, denn sonst könnten sie als solche eben nicht mehr bemerkt werden; nur ihren Ort haben sie durch das Wachsthum des ganzen ringförmigen Zellgürtels, auf dem sie stehen, verändert. ⁴⁾

Ganz anders und, wie mir scheint, plausibler gestalten sich

¹⁾ Eichler, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861.

²⁾ Koehne, l. c. p. 47.

³⁾ Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, p. 549.

⁴⁾ Es wäre wohl überhaupt gerathen, den Ausdruck „verwachsen“ nur auf diejenigen wenigen Fälle anzuwenden, wo vorher vollständig isolirte Pflanzentheile an Stellen mit einander verschmelzen, die zuvor in keinem unmittelbaren Zusammenhang standen (Sachs, Lehrbuch 4. Aufl. p. 226).

diese Verhältnisse, wenn man mit SCHLEIDEN¹⁾, BUCHENAU²⁾, PAYER³⁾ und SACHS⁴⁾ den ersten ringförmigen Wulst als Theil der Axe betrachtet.

Die Gestaltung des Zellnetzes verschiedener Entwicklungsstadien vom ersten Auftreten des Wulstes an bis zur Anlage der Stamina hat die letzte Ansicht bestätigt.

Der ringförmige Wulst hat nämlich bei seinem ersten Auftreten einen ziemlich bedeutenden Durchmesser. An seiner Bildung theilnehmen sich gewöhnlich mehrere Periblemzellen, in welchen erst tangentiale und später radiale Wände auftreten. Beim weiteren Wachsthum nimmt nach oben der Querdurchmesser des Ringes immer mehr ab, so dass kurz vor dem Auftreten der Stamina der obere Theil des Ringes meist nur noch zwei oder selbst nur noch eine einzige Periblemzellenlage zwischen der inneren und äusseren Dermatogenschicht zeigt (Fig. 9. u. 12). Ich betrachte nun die untere, dickere Hälfte des Ringes als noch zur Axe gehörig. Dieselbe entsteht ganz gleichmässig an allen Stellen des Umfangs, und auch die obere bildet sich in allen Punkten gleichzeitig aus der unteren, nur mit dem Unterschiede, dass von diesem Zeitpunkt ab an fünf Stellen des Umfangs ein rascheres Wachsthum stattfindet, während fünf andre zwischen jenen gelegene Regionen langsamer wachsen. Je nachdem nun der Unterschied zwischen zwei benachbarten Stellen in Bezug auf die Geschwindigkeit des Wachsthums grösser oder geringer ist, wird es auch scheinen, als ob in dem einen Falle die Corollenzipfel zuerst auftreten, im anderen Falle die Kronenröhre.

Was die Entwicklung der Corolle der bandförmigen Strahlblüthen anbelangt, so kann ich die Angaben von PAYER⁵⁾ und KOEHNE⁶⁾ bestätigen. Zuerst treten, wie ich an den Randblüthen von *Bellis perennis*, *Doronicum macrophyllum* und *Anthemis austriaca* beobachtete, wie bei den Röhrenblüthen ganz regelmässig die Anlagen zu fünf Corollenzipfeln auf; sehr zeitig aber wird das

1) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 4. Aufl. p. 439.

2) Buchenau in Verhandl. d. Senkenb. Ges. p. 112, Anm. I.

3) Payer, Organogénie p. 712 et 724.

4) Sachs, Lehrbuch 4 Aufl. p. 548.

5) Payer, l. c. pl. 134, Fig. 25—31.

6) Koehne, l. c. p. 18 f.

Wachsthum der beiden nach dem Centrum des Köpfchens gekehrten Petala langsamer und hört an den beiden rechts und links von diesen gelegenen Punkten bald ganz auf, während die drei nach der Peripherie des Köpfchens zu stehenden Petala gemeinschaftlich sowohl bedeutend in die Länge wachsen, als auch, hauptsächlich durch tangentielle Streckung der Zellen, ihren Querdurchmesser vergrößern.

Die Entwicklung der Corolle der Ligulifloren, die ich bei *Hieracium umbellatum* verfolgte, stimmt in den ersten Stadien ganz mit dem Vorigen überein. Was dagegen die weitere Ausbildung der äusseren Form betrifft, so kann ich auch hier das bestätigen, was KOEHNE ¹⁾ und BUCHENAU ²⁾ schon beobachtet haben, d. h. es werden zuerst ganz regelmässig fünf Petala angelegt, aber sehr bald hört das Wachsthum an dem zwischen den beiden inneren Petalis liegenden Orte auf und so erscheint die ausgebildete Corolle der Länge nach aufgeschlitzt.

Wie gänzlich unrichtig die Angaben von C. O. WEBER ³⁾ sind, welcher die Corolle von *Taraxacum officinale* ⁴⁾ als einen geschlossenen Cylinder entstehen lässt, der erst später durch das Wachsthum des Griffels und der Antheren von oben nach unten aufgeschlitzt wird, hat schon BUCHENAU am zuletzt angeführten Orte dargethan.

Wie KOEHNE nach Abbildungen von MAOUT und DECAISNE ⁵⁾ richtig vermuthet und wofür auch BUCHENAU als Beispiel die zweilippigen Randblüthen von *Siegesbeckia orientalis* anführt, nehmen die Blüthen der Labiatifloren eine Mittelstellung zwischen bandförmigen Strahlblüthen und Röhrenblüthen ein. Meine Untersuchungen an *Leucheria senecioides* und *Moscharia pinnatifida* ⁶⁾ bestätigten dies. Bei diesen beiden Gattungen geht die Entwicklung der Corolle so lange ganz regelmässig wie bei Röhrenblüthen vor sich,

¹⁾ Koehne, l. c. p. 18.

²⁾ Bot. Zeit. 1872, p. 309 f.

³⁾ Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westphalens. 1860. XVII. p. 333 ff.

⁴⁾ Dasselbe behauptet er auch für die Randblüthen von *Bellis perennis* und *Doronicum aplanum*.

⁵⁾ *Traité de Botanique*. Par le Maout et Decaisne. p. 139.

⁶⁾ Hildebrand beschreibt den Blütenstand von *Moscharia* ausführlich in Bot. Zeit. 1872, p. 7.

bis nicht nur die Staubblätter eine ziemliche Ausbildung erlangt haben, sondern meistens auch schon der Griffel deutlich sichtbar ist. Dann aber verlangsamen die beiden inneren Petala ihr Wachstum, während die drei äusseren stark in die Länge wachsen und sich infolge ungleichseitigen Wachstums oben über den Gipfel der Blüthe hinweg auf der Innenseite wieder etwas abwärts biegen. Die seitlichen Ränder beider Lippen bleiben während dieser Vorgänge noch dicht aneinander liegen; erst bei der Entfaltung der Blüthe biegen sich dieselben stark nach aussen und die kleine zweizählige Oberlippe rollt sich sogar bedeutend rückwärts ein.

5. Die Staubblätter.

Wie bei der Corolle so macht sich auch bei den Staubblättern das erste Auftreten dadurch bemerklich, dass sich gewöhnlich eine Periblemzelle stark vergrössert und infolge dessen die darüber liegenden Dermatogenzellen etwas nach aussen vorgewölbt werden (Fig. 12 u. 17). Die Stamina treten alternirend mit den fünf Petalis, etwas tiefer als diese, auf der Innenseite des Ringwulstes auf. Das Staubblatt wächst dann durch lebhaftes Theilung und Streckung seiner Zellen sehr rasch in die Länge. Erst sehr spät, wenn schon die Anlage der Samenknope deutlich sichtbar ist, tritt in dem grösseren oberen Theil auch ein Wachstum in die Dicke ein, während eine kleine Region an der Basis sich vorwiegend durch ferneres intercalares Längenwachsthum zum Filament ausbildet. Endlich wird kurz vor der Entfaltung der Blüthe dadurch, dass die ringförmige Zone der Axe, in welcher Blumenkrone und Staubgefässe stehen, intercalär weiter wächst und sich dabei corollinisch ausbildet, der untere den Staubblättern und der Kronenröhre gemeinschaftliche Theil entwickelt.

Dass ich mich nicht mit der Ansicht von KOEHNE, nach welcher die Anlage der Stamina schon in dem „Primordialring“ enthalten sein soll, befreunden kann, wurde schon oben erwähnt. Die Staubblätter sind einfach der nach den Petalis nächst jüngere Blattkreis der hohl gewordenen Blüthenaxe.

Interessant ist es, dass nicht nur bei Zwitterblüthen, sondern auch bei weiblichen meistens die Staubgefässe ganz regelmässig angelegt werden, ihren Ursprung ebenfalls aus dem Periblem nehmend, wie es oben beschrieben wurde (Fig. 15. u. 18). Ich beobachtete

dies namentlich an den weiblichen Blüten von *Broteroa trinervata* und den Randblüthen von *Bellis perennis*. Dasselbe giebt auch KOEHNE für *Dahlia variabilis*, *Callistephus chinensis* und *Silphium Hornemanni* an. Diese Staubgefäße bleiben aber sehr früh in ihrer Entwicklung stehen und gehen dann mit in das Gewebe der Corolle ein. Gewöhnlich sieht man nur in den das Dermatogen empordrängenden Periblemzellen eine einzige tangentiale Theilung auftreten. Zuweilen jedoch (Fig. 19) ist selbst dann noch, wenn schon die Samenknospe eine ziemliche Ausbildung erlangt hat, an der Basis der Corolle, dem Griffel zugewendet, eine schwache Anschwellung von 2—3 Zellen als letztes Rudiment der Staubgefäße wahrzunehmen.

Ob diese rudimentären Staubblätter darauf hindeuten, dass die Compositen früher überhaupt keine weiblichen Blüten besaßen, oder ob sie umgekehrt der Anfang einer Weiterentwicklung in dem Sinne sind, dass sich die weiblichen im Verlaufe der Zeit ebenfalls in Zwitterblüthen umwandeln, wage ich nicht zu entscheiden, besonders da bei den uns erhaltenen Resten von Compositen aus der Tertiärflora derartige Feinheiten unmöglich zu erkennen sind.

6. Der Griffel.

Auch die Anlage des Griffels¹⁾ geht, wie bei den vorhergehenden Organen, vom Periblem aus (Fig. 20 u. 21). Die Weiterentwicklung des weiblichen Organs in den Röhrenblüthen²⁾ bietet, abgesehen von dem später auftretenden Discus, der weiter unten besonders besprochen werden soll, keine bemerkenswerthen Eigen thümlichkeiten dar.

KOEHN³⁾ glaubt aus dem Umstande, dass er mehrfach das vordere Griffelblatt länger gesehen hat, als das hintere, und aus der Form der Fruchtknotenöhle (siehe weiter unten pag. 22) folgern zu müssen, dass ersteres etwas früher entstehe als letzteres.

BUCHENAU⁴⁾ dagegen zieht aus dieser ungleichen Länge der

¹⁾ Buchenau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Pistills. (Linnaea 1852, p. 630 ff.)

²⁾ conf. p. 5.

³⁾ Koehne, l. c. p. 8.

⁴⁾ Bot. Zeit. 1872, p. 308.

Carpelle gar keinen Schluss auf die Zeit der Anlage, sondern erklärt sehr richtig die Erscheinung einfach als durch nicht völlig mediane Führung des Schnittes veranlasst. In der That sind bei den regelmässigen Röhrenblüthen die beiden Griffelschenkel das beste Kriterium, ob der Schnitt richtig geführt worden ist.

Bei den Randblüthen von *Bellis perennis* dagegen und den bilateralen weiblichen Blüthen von *Broteroa trinervata* haben die beiden Griffelschenkel wirklich ungleiche Länge, und zwar ist immer der nach dem Rande des Köpfchens, beziehentlich nach der stärker ausgebildeten Corollenseite zugekehrte Schenkel der kürzere. Ihre Entstehung aber ist auch hier eine gleichzeitige, und die ungleiche Länge wird nur durch das spätere ungleiche Wachstum hervorgerufen.

7. Der Discus.

Erst sehr spät, wenn schon die Samenknope deutlich sichtbar ist, geht an der Basis des Griffels eine eigenthümliche Veränderung vor sich. Im Längsschnitt gesehen vergrössert sich eine — oder mehrere — nahe an der Basis gelegene Periblemzelle sehr stark und theilt sich durch tangentiale Wände, denen später radiale Theilungen auch im Dermatogen folgen (Fig. 22—28). Auf diese Weise entsteht rings um die Basis des Griffels ein wallförmiges Gebilde, das sogenannte Nectarium oder der Discus. Er verdankt also seine Entstehung einfach einer Anschwellung der Griffelbasis.

Ueber die morphologische Bedeutung des Discus sind schon sehr verschiedene Ansichten aufgestellt worden.

ROBERT BROWN ¹⁾ war der Meinung, der Discus sei ein Kreis umgewandelter Staubgefässe. Dass dies nicht der Fall ist, folgt aus der späten Zeit und dem Ort seines Auftretens.

PAYER ²⁾ spricht über den Discus der Compositen speciell gar nicht, er bemerkt nur, dass der Discus der Blüthen überhaupt nur eine Modification des Gewebes eines Organs, und zwar meistens der Blüthenaxe sei.

BUCHENAU ³⁾ giebt an: „Dass es“ — nämlich das Nectarium —

¹⁾ R. Brown, Vermischte Schriften, II, p. 598.

²⁾ Payer, l. c. p. 741.

³⁾ Verhandl. d. Senkenb. Ges. p. 118.

„kein selbstständiges Organ ist, sondern nur eine starke Ausbildung des zwischen Staubgefässen und Pistillen liegenden Axengliedes, wird durch die späte Ausbildung desselben auf das Deutlichste bewiesen.“ Das erstere kann zugegeben werden, das letztere nicht; denn die Entwicklungsstadien des Discus, welche BUCHENAU abbildet, sind schon viel zu weit vorgeschritten, als dass sie einen sicheren Schluss auf ihre Entstehung gestatteten. Auch später in seiner Kritik der KOEHNE'schen Arbeit ¹⁾ ist BUCHENAU bei seiner alten Ansicht stehen geblieben, da er dort geradezu sagt, für seine Ansicht spreche der Umstand, dass der Discus sich nicht aus der schon gebildeten Basis des Griffels durch seitliche Verdickung bilde, sondern sich aus dem Grunde der Blüthe erhebe. Dem muss ich — und auch KOEHNE ²⁾ stimmt darin mit mir überein — nach Allem, was ich gesehen habe, direct widersprechen. Alle genügend jungen Zustände zeigen immer, dass es die Griffelbasis ist, welche die Veranlassung zur Discusbildung giebt.

SACHS ³⁾ spricht sich in dieser Hinsicht nur dahin aus, dass eine allgemeine morphologische Behandlung der Nectararien unthunlich sei; den Discus der Compositen bezeichnet er einfach als fleischiges Polster an der Basis des Griffels.

Ehe ich diesen Gegenstand verlasse, muss ich noch eine Eigenthümlichkeit erwähnen, die gerade der Discus der Compositen ziemlich häufig zeigt. Bei Moscharia, Leucheria, Echinops und Taraxacum nämlich befindet sich auf dem oberen Rande ein Kreis von Spaltöffnungen, die gewöhnlich etwas über die umgebenden Zellen hervorragend dem Discus das Aussehen geben, als ob er mit Knöpfen besetzt wäre. Bei den Gattungen Leucheria und Moscharia ist in Bezug auf die Stellung dieser Spaltöffnungen noch die merkwürdige Regelmässigkeit vorhanden, dass bei der ersteren der Porus immer in der Richtung der Tangente, bei der letzteren mehr oder weniger in der Richtung des Radius des Discus liegt.

Neuerdings hat auch JUERGENS ⁴⁾ bei Echinops und, wie er an-

¹⁾ Bot. Zeit. 1872. p. 309.

²⁾ Koehne, l. c. p. 63.

³⁾ Sachs, l. c. p. 552.

⁴⁾ Jürgens, Ueber den Bau und die Verrichtung derjenigen Blüthentheile, welche Honig oder andre zur Befruchtung nöthige Säfte aussondern. (Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 10. März 1874.)

giebt, schon früher CASPARY bei anderen Compositen Spaltöffnungen auf dem Discus beobachtet.

8. Der Fruchtknoten.

Gegenwärtig zweifelt wohl die Mehrzahl der Botaniker nicht mehr daran, dass der unterständige Fruchtknoten der Compositen ein Axenorgan ist. Nur KOEHNE vertritt noch, abgesehen von ROBERT BROWN ¹⁾, welcher annahm, dass sich die Blumenkrone bis zum Grund der Fruchtknotenöhle erstrecke, die Entstehung desselben aus Verwachsung der Blütenblattkreise. Er giebt selbst zu, dass es weit einfacher ist, den unterständigen Fruchtknoten als Axenorgan zu betrachten ²⁾, und dass auch die Entwicklungsgeschichte dafür spreche. ³⁾ Trotzdem versucht er, seiner Ansicht über Verwachsung mehrerer Organe zu Liebe, auf ziemlich künstliche und complicirte Art die Blattnatur des unterständigen Fruchtknotens zu beweisen.

Nach KOEHNE ⁴⁾ kommt die Fruchtknotenwand dadurch zu Stande, dass sich die Fruchtblätter in Oberblatt und Blattgrund, der mit der Basis der Staubblätter verwachsen bleibt, zu sondern beginnen und dass sich letzterer unter Theilnahme der Staubblattbasis streckt. Weil nun die Carpelle mit den Staubblättern verwachsen sind und „da die Basis der Stamina in enger Verbindung mit der der Blumenkrone steht, so werden auch die Blumenblätter an der Bildung der Fruchtknotenwand theilnehmen“. Es leuchtet jedem Unbefangenen sofort ein, wie geschraubt eine solche Erklärung ist. Zwar fügt KOEHNE noch hinzu: „Diese Vorgänge könnten zugleich von einer ringförmigen Erhebung des Axenendes begleitet sein“, jedoch scheint er selbst darauf kein besonderes Gewicht zu legen.

SCHLEIDEN ⁵⁾ stellte meines Wissens zuerst die Ansicht von der Axennatur des unterständigen Fruchtknotens auf.

¹⁾ R. Brown, l. c. p. 512. Anm.

²⁾ Koehne, l. c. p. 50.

³⁾ ibid. p. 49.

⁴⁾ ibid. p. 51 u. 54.

⁵⁾ Schleiden, l. c. p. 379 u. 435.

BUCHENAU¹⁾ erklärt ihn bei den Dipsaceen ausdrücklich für ein Axenglied, und dass er bezüglich der Compositen derselben Meinung ist, geht aus seiner Kritik der KOEHNE'schen Arbeit hervor.²⁾

HOFMEISTER³⁾ verwirft die Erklärung des unterständigen Fruchtknotens durch Verwachsung consecutiver Blattkreise der Blüthe ebenfalls, da die Blüthenaxe bereits hohl ist, ehe besondere Blattorgane hervortreten.

Auch CRAMER⁴⁾ und PAYER⁵⁾ schliessen sich dieser Auffassung an.

Ebenso vertritt SACHS⁶⁾ die Axennatur des unterständigen Fruchtknotens ganz entschieden, indem er sagt: „Der unterständige Fruchtknoten epigynischer Blüten entsteht durch Verlangsamung oder völliges Erlöschen des Scheitelwachsthums der jungen Blüthenaxe, deren peripherisches Gewebe sich als Ringwall erhebt und auf ihrem freien Rande die Blüthenhüllen, die Stamina und die Carpelles erzeugt“.

In der That sieht man auch (Fig. 29 u. 30) bei näherem Eingehen auf die Zellen, dass es hauptsächlich die zwischen dem Grunde der Fruchtknotenöhle und der Insertionsstelle der Carpelles liegende Region der hohlen Blüthenaxe ist, welche sich durch Streckung ihrer Zellen in die Länge und durch das Auftreten von Quertheilungen derselben auszeichnet.

Bis zu dem Zeitpunkt, wo die beiden Griffelschenkel an einander stossen, ist der Grund der Fruchtknotenöhle noch ganz flach und horizontal. Von da ab aber tritt infolge ungleichseitigen Wachsthums insofern eine Unregelmässigkeit ein, als die Fruchtknotenöhle, auf einem medianen Längsschnitt gesehen, die Form eines ungleichschenkligen Dreiecks zeigt. Der Grund der Fruchtknotenöhle steigt vom vorderen nach dem hinteren Carpell zu als schiefe Ebene schräg aufwärts. Der Neigungswinkel dieser schiefen Ebene gegen die Horizontale ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden. Während z. B. bei *Leucheria*, *Moscharia* und *Echinops* die

1) Verhandl. d. Senkenb. Ges. p. 123.

2) Bot. Zeit. 1872, p. 307.

3) Hofmeister, l. c. p. 551.

4) Cramer, l. c. p. 132.

5) Payer, l. c. p. 733.

6) Sachs, l. c. p. 548.

Abweichung von der Horizontalen nur wenige Grade beträgt, steigt sie bei Broteroa und besonders bei den Randblüthen von Bellis bis 45° und darüber.

Anstatt diese Erscheinung durch Wachstumsvorgänge zu erklären, sagt KOEHNE ¹⁾: „Es rührt dies daher, dass der ziemlich ebene Grund der Fruchtknotenöhle mit dem vorderen Fruchtblatt einen spitzen, manchmal bis zu 45° abnehmenden Winkel bildet, mit dem hinteren Fruchtblatt aber unter einem stumpfen Winkel zusammenstösst, also nach dem Centrum des Blütenköpfchens hin ansteigt“.

Mit diesen Worten ist aber nur idem per idem erklärt. ²⁾

Aus der ungleichseitigen Gestalt der Fruchtknotenöhle zieht KOEHNE ferner den Schluss, dass das vordere Carpellblatt im Anfang immer länger sein müsse, als das hintere, und weiter, dass jenes wahrscheinlich um ein Geringes früher ³⁾ und tiefer ⁴⁾ entstehe, als dieses (conf. p. 17). Dagegen ist aber zu bemerken, dass für das gegenseitige Zeitverhältniss der Entstehung beider Carpellblätter sowohl, als auch für ihre ursprüngliche Grösse so späte Entwicklungsstadien, wie sie KOEHNE abbildet, gar nicht maassgebend sein können und dass auf die wirkliche Beobachtung der gleichzeitigen Entstehung jedenfalls ein grösseres Gewicht zu legen ist, als auf Vermuthungen.

9. Die Samenknospe.

Die Samenknospe entspringt aus dem schrägen Grund der Fruchtknotenöhle, den wir daher als Placenta ⁵⁾ betrachten müssen, nicht in der Mitte, sondern etwas abwärts, dem vorderen Carpell mehr genähert (Fig. 31—45). Auch hier ist es wieder das Periblem, welches die Bildung des neuen Organs einleitet. Der zuerst nur schwach hervorragende Höcker nimmt bald halbkuglige Gestalt an und wird durch weiteres Längenwachsthum zu einem

¹⁾ Koehne, l. c. p. 8.

²⁾ Siehe jedoch noch Koehne, l. c. p. 67.

³⁾ Koehne, l. c. p. 8.

⁴⁾ ibid. p. 67.

⁵⁾ Koehne widmet der Besprechung der Placenten in unterständigen Fruchtknoten 3 Seiten (52—54) seiner Arbeit; welche Ansicht er aber eigentlich darüber hat, sagt er gar nicht ausdrücklich. Dagegen benutzt er die Gelegenheit zu einem Excurs, um die Verwachsung der Blütenblattkreise zu beweisen.

stumpfen Kegel. Schon während dieser Vorgänge aber verhalten sich die nach dem vorderen Carpell zugekehrte Rückenseite und die nach dem hinteren gewendete Bauchseite der Samenknope nicht gleich. Die Rückenseite zeigt nämlich nicht nur eine grössere Anzahl von Zelltheilungen durch radiale Querscheidewände, sondern namentlich auch eine bedeutend stärkere Streckung der Zellen in die Länge, so dass die durchschnittliche Länge derselben oft das Doppelte bis Dreifache von derjenigen der auf der Bauchseite gelegenen Zellen erreicht (Fig. 37 u. 38). Die Folge davon ist natürlich eine Krümmung in der Weise, dass die Rückenseite convex, die Bauchseite concav wird.

Die Zeit, welche bis zum deutlichen Sichtbarwerden der Krümmung verstreicht, ist für die einzelnen Gattungen verschieden. Während z. B. bei *Echinops* die Samenknope bereits doppelt so hoch ist, als ihre durchschnittliche Breite beträgt, ehe sie sich krümmt, ist bei *Anthemis austriaca* schon ein stärkeres Wachsthum auf der Rückenseite bemerkbar, wenn sie kaum so hoch als breit geworden ist (Fig. 41).

Wenn die Krümmung ungefähr so weit fortgeschritten ist, dass die sich zum Knospenkern ausbildende Spitze der Samenknope rechtwinklig von dem unteren Theil derselben, dem Funiculus, absteht — oder auch etwas früher —, tritt das Integument auf. (Fig. 36, 39, 40, 43.) Dasselbe entwickelt sich etwas hinter dem späteren Nucleus an der Basis desselben, von hier aus als ein Wulst nach beiden Seiten fortschreitend. Es wölbt sich dann weiter wachsend über den Knospenkern hinweg und drückt diesen abwärts, bis er dicht am Funiculus anliegt. Die Mikropyle wird also hier nur auf drei Seiten vom Integument, auf der vierten von der Bauchseite des Funiculus umgrenzt. Nur in seltenen Fällen (*Bellis perennis*, Fig. 37) ist das Integument auch auf der vierten Seite in der Anlage rudimentär vorhanden. Es macht sich dies dadurch geltend, dass sich auch auf der Funiculusseite ein oder zwei Zellen des Dermatogens unmittelbar hinter dem Nucleus schwach vorwölben, eine Erscheinung, die aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung bald wieder verschwindet.¹⁾

¹⁾ Mir ist deshalb Fig. 12, Tafel XIV bei Cramer nicht erklärlich, die eine fast ausgebildete Samenknope von *Centaurea Jacea* mit deutlichem Inte-

Wenn man nun die Entwicklung des Integuments mit Rücksicht auf die einzelnen Zellen etwas näher untersucht, so zeigt sich hier der interessante Fall, dass es nicht das Periblem, sondern das Dermatogen ist, welches den Ausgangspunkt für die Bildung desselben liefert. Gewöhnlich sind es ein oder zwei Dermatogenzellen, welche sich zuerst bedeutend nach aussen wölben und dann durch tangentiale und später auch radiale Wände theilen. Schliesslich treten auch noch Theilungen in den nächst angrenzenden, tiefer liegenden Zellen auf, deren Ursprung sich aber immer auf das Dermatogen zurückführen lässt.¹⁾

Untersucht man ferner, in welchem Verhältniss der Nucleus zur ganzen Samenknospe steht, so lässt sich schon aus dem oben über die Krümmung der letzteren Gesagten und aus der Betrachtung der Figuren schliessen, dass es die ursprüngliche Spitze ist, welche sich zum Nucleus ausbildet. Bereits während der Krümmung spitzt sich der Gipfel der Samenknospe allmählich zu, und zur Zeit der Anlage des Integuments sieht man deutlich in der Spitze eine Periblemzelle, die sich durch ihre Grösse vor den übrigen auszeichnet und nach aussen überall nur von einer einzigen Zellenlage umgeben ist; diese ist der spätere Embryosack (Fig. 39, 40, 43). Alle Zellenzüge des inneren Gewebes laufen darauf zu, wie man selbst noch in weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien deutlich sieht, ein Umstand, der ebenfalls dafür spricht, dass der Nucleus einer Krümmung der Samenknospen Spitze seine Entstehung verdankt.²⁾

KOEHNE spricht sich über diesen Punkt nicht ganz entschieden aus, scheint sich aber doch der Ansicht mehr zuzuneigen, dass der Gipfel der ganzen Samenknospenanlage zum Knospenkern wird, als dass derselbe ein seitlicher Spross ist.

STRASBURGER³⁾, der namentlich *Centaurea nervosa* in dieser Beziehung untersucht hat, sagt: „Also auch bei Compositen wird

gument auch auf der nach dem Funiculus zugekehrten Seite des Nucleus darstellt.

¹⁾ conf. Strasburger, Die Coniferen und die Gnetáceen, p. 418.

²⁾ Dasselbe beobachtete ich unter den Dipsaceen bei *Cephalaria speciosa*.

³⁾ Strasburger, l. c. p. 418.

der Scheitel der Samenknochenanlage zum Nucleus und entsteht das Integument unter dessen Spitze“.

In demselben Sinne spricht sich MAGNUS¹⁾ aus: „Aus dem eben Dargelegten geht mit Evidenz hervor, dass der Kern des anatropen Ovulum der Spitze der jüngsten Anlage desselben, der Spitze des Ovularhöckers entspricht“. Ferner sagt er: „Die Betrachtung des Zellnetzes lässt auch bei Compositen (ich habe namentlich *Bellis perennis* darauf untersucht) keinen Zweifel, dass die durch ungleichmässiges Wachsthum zur Seite gedrängte Spitze des Ovularhöckers zum Kern des anatropen Ovulum wird“.

BUCHENAU²⁾ hält den Knospkern ebenfalls für die ursprüngliche Spitze der Samenknoche.

SCHENK³⁾ theilt gegenwärtig gleichfalls die Ueberzeugung, dass der Nucleus der anatropen Samenknoche nicht ein seitlicher Spross, sondern die ursprüngliche Spitze derselben ist.

CRAMER⁴⁾ und SACHS⁵⁾ dagegen sind, für die Compositen wenigstens, der Ansicht, dass der Nucleus als seitlicher Spross unter dem Scheitel des Funiculus hervowächst. CRAMER folgert dies aus seinen Untersuchungen an *Centaurea Jacea*, *Lysimachia punctata* und *Anthericum Liliago*. Zum Vergleich untersuchte ich dieselben Pflanzen wieder, bin aber sowohl durch die Form der ganzen Samenknoche in den verschiedenen Entwicklungsstadien, als auch besonders durch den Verlauf der Zellenzüge immer mehr zu der Ueberzeugung gelangt, dass der Knospkern der frühere Scheitel der ganzen Samenknochenanlage ist.

Auch WARMING⁶⁾ lässt den Knospkern durch Krümmung entstehen. Wenn er den Nucleus aber als eine Neubildung in der Weise betrachtet, dass er aus der ursprünglichen Anlage erst hervowächst, so dürfte für eine solche Annahme kaum ein Grund vorhanden sein, da in der ganzen Entwicklung der Samenknoche von Anfang bis zu Ende durchaus keine Unterbrechung, kein Stillstand eintritt.

1) Magnus, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Najas*, p. 30 u. 31.

2) Bot. Zeit. 1872, p. 333.

3) conf. Sachs, l. c. p. 555 Anm. 1.

4) Cramer, l. c. p. 131.

5) Sachs, l. c. p. 554.

6) Warming, Bemerkungen über das Eichen (Bot. Zeit. 1874, p. 465 ff.).

Um nun noch etwas näher auf die Stellung und morphologische Bedeutung der Samenknospe einzugehen, so wurde schon oben erwähnt — und darin stimmen alle Beobachter überein —, dass die erste Anlage derselben nie genau im Centrum der Fruchtknotenöhle sichtbar wird, sondern immer etwas näher an dem vorderen Carpell, auf der tiefer liegenden Hälfte der schiefen Placenta, und dass die Krümmung nach der höher gelegenen anderen Seite zu stattfindet.¹⁾

Untersucht man nun, in welche von den drei Kategorien in morphologischer Beziehung die Samenknospe der Compositen zu stellen ist, ob sie einer Endknospe entspricht, wie bei den Polygoneen und Piperaceen, oder ob sie ein umgewandelter Blattzipfel ist, wie z. B. bei den Ranunculaceen, oder ob sie ein metamorphosirtes ganzes Blatt darstellt, wie z. B. bei den Primulaceen, so wird man zunächst die Frage, ob sie eine Terminalknospe ist, entschieden verneinen müssen.

SCHLEIDEN²⁾ hält zwar die Samenknospe der Compositen für eine unmittelbare Fortsetzung der Blütenaxe, und auch in neuester Zeit tritt CELAKOVSKY — von dessen Ansicht weiter unten ausführlicher die Rede sein soll — wieder für die terminale Stellung derselben ein. Man könnte für diese Ansicht geltend machen, dass die früher terminale Samenknospe erst durch ungleichmässiges Wachsthum zur Seite gedrängt worden sei, indessen wird man bei Betrachtung der Figuren 31 – 34 einen solchen Gedanken bald aufgeben.

CELAKOVSKY³⁾ folgert die terminale Stellung der Samenknospe der Compositen besonders aus dem Umstand, dass sie immer den ganzen Grund der Fruchtknotenöhle einnimmt und keinen Vegetationskegel neben sich erkennen lässt. Durchwachsungen der Blüthe, welche andere Beobachter als eine Hauptstütze für die seitliche Stellung der Samenknospe betrachten, beweisen nach CELAKOVSKY⁴⁾ nichts weiter, „als dass ein wirklich terminales Eichen bei der Durchwachsung wirklich lateral werden kann“.

¹⁾ Auch in dieser Beziehung scheint mir Fig. 12, Tafel XIV bei Cramer zweifelhaft.

²⁾ Schleiden, l. c. p. 500.

³⁾ Celakovsky, Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen (Flora 1874, No. 8 ff.).

⁴⁾ l. c. p. 204.

Dagegen sagt er weiter auf Seite 229: „Auch das terminale Eichen der Compositen ist eigentlich zu einem der beiden Carpelle achselständig, und zwar zu demjenigen, von dem es sich bei der Krümmung abwendet, wie die Achsendurchwachsungen CRAMER's darthun.“

In Bezug auf die morphologische Bedeutung lässt sich CELAKOVSKY von der gänzlich unrichtigen Grundidee leiten, dass die gleichen physiologischen Zwecken dienenden Samenknospen auch von gleichem morphologischen Character seien, und gelangt infolge dessen zu dem Resultat ¹⁾: „Die behüllten Eichen sind immer und überall metamorphosirte Blattsprossungen oder Blattfiedern der Carpelle, entweder des Blattkörpers selbst (sogenannte blattbürtige Eichen) oder der Blattsohle (sogenannte axenbürtige Eichen). Selbstständige Ovularblätter giebt es nicht“. In diesen drei angeführten Stellen sind aber offenbare Widersprüche enthalten; denn wie eine terminale Samenknospe zugleich in der Achsel eines Carpells als Spross dieses Carpells stehen kann, dürfte entschieden schwer zu begreifen sein.

Die Compositen haben CELAKOVSKY auch offenbar Schwierigkeiten bereitet, wie aus dem Worte „eigentlich“ in der oben citirten Stelle hervorgeht, und nur seiner vorgefassten Meinung zu Liebe zwingt er sie in sein System hinein.

Hiermit ist zugleich der zweite Fall dahin erledigt, dass man es ebenso verwerfen muss, die Samenknospe als einen Blattzipfel zu betrachten, und es bleibt also nur noch übrig, sie für ein ganzes Blatt zu halten, denn für eine etwaige andere Annahme ist, wie schon KOEHNE ²⁾ hervorhebt, nicht der geringste Grund vorhanden.

Für die Blattnatur der Samenknospe der Compositen spricht ausser ihrer seitlichen Stellung ferner der Umstand, dass der Scheitel der Axe neben derselben häufig weiter wächst und sich in der verschiedensten Weise ausbilden kann, wie dies namentlich CRAMER ³⁾, KOEHNE ⁴⁾ und Andre beobachtet haben. Der letztere Umstand war es hauptsächlich, welcher CRAMER veranlasste, die Samenknospe der Compositen für ein ganzes metamorphosirtes Blatt zu erklären,

¹⁾ l. c. p. 230.

²⁾ Koehne, l. c. p. 65.

³⁾ Cramer, l. c. p. 49—62.

⁴⁾ Koehne, l. c. p. 35—42.

eine Ansicht, der sich auch BUCHENAU¹⁾ und SACHS vollständig anschliessen.

Diese Cramer'sche Ansicht benutzt KOEHNE²⁾, um mit deren Hülfe die Schiefheit der Fruchtknotenöhle (jedenfalls glücklicher, als auf Seite 8 seiner Abhandlung) zu erklären, indem er sagt: „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 Carpell aber würde ganz an der Spitze der Axe stehen; nachher wächst dann das Ovulum aus dem freien, schräg liegenden Stück des Axenendes in gleicher Höhe mit dem zweiten Fruchtblatt hervor“. Dass diese Erklärung nicht haltbar ist, geht, wie schon oben erwähnt, daraus hervor, dass beide Carpelle gleichzeitig und in gleicher Höhe entstehen und dass die Schiefheit der Fruchtknotenöhle erst einige Zeit später sichtbar wird.

10. Der Pappus.

Der Pappus, dies interessante Gebilde der Compositen und ihrer Verwandten, zeigt im fertigen Zustande die verschiedensten äusseren Formen. Den einen extremen Fall bilden einige Gattungen, welche überhaupt an Stelle des Pappus einen deutlichen, fünfgliedrigen, grünen Kelch besitzen. Aus diesem Grunde trennte DE CANDOLLE³⁾ diese wenigen Gattungen überhaupt als selbstständige Gruppe unter dem Namen Calycereae von den Compositen ab.⁴⁾

Am häufigsten zeigt der Pappus die Form von Schuppen, Borsten und Haaren und nicht selten fehlt er ganz. Zu diesem Formenwechsel kommt dann noch eine eben so grosse Unbeständigkeit in den Zahlenverhältnissen der Theile des Pappus. Sogar in derselben Gattung und in einzelnen Fällen bei Blüten desselben Köpfchens ist der Pappus bald vorhanden, bald nicht.⁵⁾

¹⁾ Buchenau, Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. (Abhandl. des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen. 1870, II. p. 382).

²⁾ Koehne, l. c. p. 67.

³⁾ De Candolle, Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis V, p. 2.

⁴⁾ conf. Endlicher, Genera plantarum, I. p. 503.

⁵⁾ Schleiden, l. c. p. 9.

Bei einem derartigen mannigfaltigen Wechsel der äusseren Formen ist es ganz natürlich, dass auch die Entwicklung der verschiedenen Pappusformen keine einheitliche ist. Nur ganz allgemein herrscht in Bezug auf Ort und Zeit der Entstehung insofern Uebereinstimmung, als der Pappus ausserhalb der Corolle, etwas tiefer als diese, sich bildet, und als die Anlage, wie bereits oben gesagt, niemals vor jener der Corolle, sondern immer später erfolgt. Die Angabe KOEHNE's ¹⁾, dass er bei *Helianthus annuus* gleichzeitig mit der Corolle angelegt wird, muss ich nach eignen Beobachtungen in Abrede stellen. Ferner haben alle Pappusformen noch das gemeinsam, dass sie nicht direct aus der Axe entspringen, sondern dass sich zuerst an dem oberen Theile des Fruchtknotens ein Ringwulst und zwar aus dem Periblem bildet. Erst aus diesem Wulste sprossen dann die Pappusstrahlen hervor, bei denen man trotz aller Mannigfaltigkeit doch in Bezug auf die Entwicklung 2 Typen unterscheiden kann. Die eine Reihe geht aus dem Dermatogen hervor und diese Formen sind also reine Trichome; eine andere Reihe dagegen entspringt aus dem Periblem und die dahin gehörigen Formen würden als Emergenzen ²⁾ zu betrachten sein.

Schon vorher, ehe der Ringwulst, aus dem sich später die einzelnen Pappustheile entwickeln, äusserlich hervorragt, macht sich der Ort, wo er entsteht, dadurch bemerklich, dass in den daselbst gelegenen Zellen ein reichliches, dicht körniges, dunkles Protoplasma auftritt.

In dem Falle nun, in welchem der Pappus eine Emergenz im SACHS'schen Sinne dieses Wortes ist und er sich also zu Schuppen oder Borsten ausbildet, ist es eine, oder auch mehrere, Periblemzellen, die sich sehr vergrössernd und durch tangentialen Wände theilend den Ausgangspunkt für die Entwicklung desselben liefern (Fig. 46—48). In dem Dermatogen, das sich durch den Druck der wachsenden Periblemzellen nach aussen vorwölbt, treten einige radiale Theilungen ein, während im Periblem noch lebhaft tangentialen Theilungen stattfinden. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen scheint sich jedes Glied des Pappus, da im unteren Theile der jungen Anlage eine stärkere Streckung der Zellen stattfindet, sich nach oben

¹⁾ Koehne, l. c. p. 10.

²⁾ Sachs, l. c. p. 164.

krümmend, um den Punkt zu drehen, welcher später den Scheitel des spitzen Winkels bildet, unter dem der Pappus auf die Axe stösst. Im weiteren Verlauf der Entwicklung werden die Zelltheilungen von der Spitze nach der Basis fortschreitend immer weniger zahlreich ¹⁾ und an ihre Stelle tritt, um die Ausbildung des Pappus zu vollenden, eine bedeutende Streckung der Zellen in die Länge, wobei zugleich die Randzellen an ihrem oberen Ende gewöhnlich zu längeren oder kürzeren Zähnen auswachsen (Fig. 51—53).

Einige andre Pappusformen aber nehmen, wie oben erwähnt, ihren Ursprung aus dem Dermatogen des Ringwulstes. Ob der betreffende Pappusstrahl dann mit einer Scheitelzelle weiter wächst, wie LUND ²⁾ für *Senecio vulgaris* angiebt, und was bei dieser Pflanze auch wirklich der Fall zu sein scheint, oder nicht, wie WARMING ³⁾ behauptet, ist hier vorläufig völlig gleichgültig.

Ueber die morphologische Bedeutung des Pappus ist schon vielfach gestritten worden, und auch gegenwärtig herrschen noch Differenzen darüber.

DUCHARTRE ⁴⁾, welcher schon auf die verhältnissmässig späte Entstehungszeit des Pappus hinwies, glaubte je nach Stellung und Entwicklung desselben 2 Arten unterscheiden zu müssen, nämlich: „l'une calicinale, l'autre bractéale“. Indess haben schon BUCHENAU und KOEHNE nachgewiesen, dass er durch einen Beobachtungsfehler dazu verleitet wurde.

SCHLEIDEN ⁵⁾ zählt den Pappus geradezu unter den verschiedenen Formen des Kelches mit auf.

HOFMEISTER ⁶⁾ hält den Pappus ebenfalls für einen aus wirklichen Blattgebilden bestehenden Kelch. Den namentlich von BUCHENAU dagegen erhobenen Einwand der späten Entstehungszeit weist er damit zurück, dass auch sonst im Pflanzenreiche sich Fälle finden, wo neue Blattwirtel unterhalb schon vorhandener, höher stehender auftreten.

¹⁾ conf. Lund, Observations sur le calice des Composées. Copenhague 1874. p. 6.

²⁾ Lund, l. c. p. 19 ff.

³⁾ Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé.

⁴⁾ Duchartre, l. c. p. 232.

⁵⁾ Schleiden, l. c. p. 457.

⁶⁾ Hofmeister, l. c. p. 468.

BUCHENAU ¹⁾ welcher früher den Compositen gar keinen Kelch zuschrieb und den Pappus nur als ein accessorisches Organ betrachtete, ist gegenwärtig gleichfalls davon zurückgekommen und neigt sich, ebenso wie KOEHNE ²⁾, jetzt der Ansicht zu, wonach der Pappus Anhangsgebilde eines rudimentären oder gänzlich unterdrückten Kelches ist. ³⁾

SACHS bezeichnet den Pappus als Anhängsel des Pericarps und sagt, dass er eigentlich den oberständigen Kelch vertrete.

Ein ziemlich heftiger Streit über diesen Gegenstand wird noch jetzt zwischen LUND ⁴⁾ und WARMING ⁵⁾ geführt. Während nämlich Letzterer zu dem einfachen Resultat gelangt, dass der Pappus nur eine Vereinigung von Trichomen ist ⁶⁾, sucht Ersterer mit allen Mitteln die Kelchnatur desselben zu beweisen, indem er sich namentlich auf die Analogieen stützt, welche zwischen Pappus und einem wirklichen Kelch in Bezug auf Stellung und Entwicklung vorhanden sind. In seiner ersten Schrift führt LUND zunächst einen negativen Grund zu Gunsten der Blattnatur des Pappus an. Weil er nämlich in den Pappusstrahlen einiger Gattungen schwach entwickelte Gefässbündel fand und weil er an dem Satze festhielt, dass Trichome niemals Gefässbündel enthalten, so schloss er daraus, dass man die Pappusstrahlen nicht für Trichome ansehen dürfe. Dagegen führt WARMING ⁷⁾ folgende Worte von WEISS an: „Dass bei sehr zusammengesetzten Köpfchenhaaren Spiralgefässe den Stiel durchziehen, ist bereits von Sprengel entdeckt worden“.

Ferner führt LUND zu Gunsten seiner Ansicht die Thatsache

¹⁾ Verhandl. d. Senkenb. Ges., p. 125 f.

²⁾ Koehne, l. c. p. 54—61.

³⁾ Bot. Zeit. 1872, p. 316.

⁴⁾ Lund, Le calice des Composées, essai sur l'unité du développement dans la règne végétal. (Journal de Botanique, publié par la Société de Botanique de Copenhague 1872, p. 121—260).

Lund, Observations sur le calice des Composées. Copenhague 1874.

⁵⁾ Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé. (Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening. 1872, résumé français p. 16—27.)

⁶⁾ Mit den beobachteten Thatsachen steht dies an sich nicht im Widerspruch, da Warming unter die Trichome nicht nur die reinen Dermatogenbildungen, sondern auch die Emergenzen rechnet.

⁷⁾ Warming, l. c. p. 9.

an, dass der Pappus an dem Orte des Kelches steht. Wenn WARMING dagegen einwendet: „Cela ne veut rien dire du tout, au moment où l'on s'accorde généralement à reconnaître que les rayons d'aigrette n'ont pas de rapports de position déterminés; qu'ils ne se disposent pas d'une manière déterminée par rapport à la corolle et réciproquement, qu'il n'y a pas de trace de phyllotaxie dans leur disposition“, so widerlegt er, glaube ich, LUND nicht vollständig; denn Letzterer meint an dieser Stelle jedenfalls nur, dass im Allgemeinen an dem Platz ausserhalb der Corolle, wo man eigentlich einen Kelch erwarten sollte, allein der Pappus zu finden ist.

Den Hauptbeweis für die Blattnatur des Pappus findet LUND in der Structur und Entwicklung desselben, obwohl gerade darin, wie er selbst zugiebt, bedeutende Unterschiede herrschen. Da nämlich die extremen Formen des Pappus durch ganz allmähliche Uebergänge mit einander verknüpft sind, so dürfe man, sagt er, wenn für eine Form der Beweis dafür geliefert sei, dass man sie als Phylloium auffassen müsse, dieses Resultat sofort auf alle Formen übertragen. Diesen Beweis von LUND konnte selbst WARMING nicht widerlegen.

Wenn LUND aber weiter versucht, die Zahl und die Stellungenverhältnisse der Pappusstrahlen mit der Annahme eines Kelches in Einklang zu bringen, so hat er zwar Recht, dass dies bei einigen Gattungen möglich ist; im Allgemeinen aber sind doch gerade diese Verhältnisse so unregelmässig und schwankend, dass sie sich, wie WARMING mit Recht entgegnet, weit besser mit der Annahme vereinigen lassen, die Pappusstrahlen für Trichome zu halten.

Die späte Zeit der Entstehung, welche LUND auch hervorhebt, spricht ebenfalls eher gegen, als für seine Ansicht.

Ebensowenig lässt sich der von LUND zur Unterstützung seiner Auffassung beigebrachte Grund halten, dass der Pappus eine wesentliche Function hat; denn auch Trichome haben zuweilen sehr wesentliche Functionen (z. B. Sporangien der Farne).

Dagegen ist der letzte Grund, den LUND zu Gunsten der Kelchnatur des Pappus anführt, nämlich die Missbildungen, weit stichhaltiger. Solche Missbildungen beobachtete auch TREUB¹⁾ bei Hierac-

¹⁾ M. Treub, Notice sur l'aigrette des Composées, à propos d'une monstruosité de l'Hieracium umbellatum L. (Flora 1874, No. 4.)

cium umbellatum, wo derselbe an Stelle des Pappus einen fünfblättrigen, grünen, von Gefässssträngen durchzogenen Kelch fand.

WARMING also hält die Glieder des Pappus für Trichome und zwar „weil ihre Vertheilung sehr unbestimmt und ohne alle Ordnung ist, weil sie erst spät entstehen und unter älteren Epiblastemen, weil sie eine Function haben, welche den Trichomen in der Regel zukommt und weil sie eine verhältnissmässig niedrige innere Entwicklung haben“. WARMING selbst giebt aber zu, dass sich gegen jeden der von ihm angeführten Gründe Einwendungen machen lassen.

Für den wirklichen Kelch der Compositen hält WARMING den Wulst, der sich bei den meisten Gattungen unterhalb der Corolle bildet. Dieser Wulst geht, wie er angiebt und wie schon p. 29 erwähnt wurde, aus der ersten Periblemreihe hervor.

Man sieht also, dass sich ziemlich viele Gründe sowohl für als gegen die Kelchnatur des Pappus anführen lassen, und dass sogar dieselben Thatsachen, nämlich die Zeit, Entstehung und die Function des Pappus von der einen Seite als Beweis dafür, von der andern als Beweis dagegen beigebracht werden, den Pappus als Kelch zu betrachten.

Fassen wir nun alle Momente kurz zusammen, die einestheils für, andertheils gegen die Kelchnatur des Pappus sprechen, so sind es folgende:

Für die Kelchnatur sprechen:

- 1) Die Stellung des Pappus ausserhalb der Blumenkrone auf dem oberen Rande des Fruchtknotens an dem Orte, wo man bei unterständigen Fruchtknoten eigentlich den Kelch erwarten muss.
- 2) Die Structur und Entwicklung insofern, als alle möglichen Uebergänge vorhanden sind von rein calicinischen, grünen, regelmässig 5gliedrigen Formen, deren Theile mit den Corollenzipfeln alterniren, bis zu den einfachsten, regellos stehenden Haaren und bis zum gänzlichen Fehlen. Nimmt man nun für die vollkommenen Formen die Kelchnatur in Anspruch, so wird man dies überhaupt für alle thun müssen, da sich bei so allmählichen Uebergängen schwer eine Grenze ziehen lässt, welche die echten Kelche von accessorischen Organen scharf trennt.
- 3) Die Missbildungen und namentlich die Vergrünungen, welche

theils eine unbestimmte Anzahl, theils aber auch regelmässig fünf grüne Blättchen an Stelle des Pappus setzen.

4) Die analogen Gebilde bei anderen, mit den Compositen nahe verwandten Familien (Dipsaceen, Valerianeen, Rubiaceen).

Gegen die Kelchnatur des Pappus sprechen:

1) Die späte Zeit der Entstehung; denn dass auch bei anderen Pflanzen tiefer an der Axe stehende Blattwirtel sich später bilden können, als höher stehende, ist an sich noch kein Beweis für die Kelchnatur des Pappus, sondern gestattet nur die Möglichkeit einer solchen Annahme.

2) Die Schwierigkeit und in den meisten Fällen die Unmöglichkeit, die einzelnen Theile des Pappus auf die geforderte Fünfzahl zurückzuführen.

3) Das gänzliche Fehlen des Pappus nicht nur bei einzelnen Gattungen und Arten, sondern oft bei Blüthen desselben Köpfchens, deren andre einen ganz normalen Pappus tragen.

Bei einer derartigen Sachlage könnte es wirklich schwer erscheinen, sich definitiv für das Eine oder das Andre zu entscheiden. Die Beantwortung der Frage wird wesentlich von zwei Punkten abhängen; erstens nämlich davon, wie man den Begriff Kelch definirt, und dann, auf welche Merkmale man das grösste Gewicht legt. Es wird daher immer mehr oder weniger der individuellen Anschauung überlassen bleiben müssen, den Pappus für einen Kelch zu halten, oder nicht. Ueberhaupt ist der ganze Streit um die Natur des Pappus zum grossen Theil ein reines Wortgefecht, wobei an der Sache selbst nicht das Geringste geändert wird. Wägt man aber die oben angeführten Momente gegen einander ab, so dürfte doch wohl die Ansicht, dass der Pappus ein rudimentärer Kelch ist, noch die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Man scheut sich ja auch in anderen Fällen nicht, rudimentäre Gebilde geradezu mit dem Namen des an der betreffenden Stelle ursprünglich vorhandenen Organs zu bezeichnen. Am einfachsten dürfte es daher sein, den Begriff des Kelches dahin zu erweitern dass derselbe den Pappus und ähnliche Bildungen mit umfasst: der ganze Pappusstreit würde damit von selbst fallen.

Schluss.

Die Resultate, welche sich aus dem bisher Gesagten ergeben, sind, um sie hier nochmals zusammenzustellen, kurz folgende:

1) Die erste Anlage der einzelnen Blüthen der Compositen an der Axe geht vom Periblem aus.

2) Der bei jeder Blüthe durch Verlangsamung des Scheitelwachstums zuerst auftretende ringförmige Wulst ist Axenorgan; er nimmt seinen Ursprung ebenfalls aus dem Periblem.

3) Alle Blattorgane der Blüthe (Corolle, Stamina, Carpelle und Samenknospe) entstehen aus dem Periblem.

4) Die fünf freien Corollenzipfel und die Kronenröhre entstehen gleichzeitig, entwickeln sich aber ungleich schnell.

5) Der Discus ist nicht Product der Axe, sondern nur eine Anschwellung der Griffelbasis; er geht aus dem Periblem hervor; auf seinem oberen Rande befindet sich häufig ein Kreis von Spaltöffnungen.

6) Der unterständige Fruchtknoten entsteht nicht durch Verwachsung der Blüthenblattkreise, sondern durch intercalares Wachstum der hohl gewordenen Blüthenaxe.

7) Die Samenknospe ist ein Blattorgan; sie bildet sich seitlich in der Fruchtknotenhöhle in der Nähe des vorderen Carpellblattes.

8) Der Nucleus ist die ursprüngliche Spitze der Samenknospe; seine seitliche Stellung wird erst durch Krümmung der letzteren hervorgebracht.

9) Das halbseitige Integument entspringt aus dem Dermatogen.

10) In der Entwicklung des Pappus kann man zwei Haupttypen unterscheiden; der eine Typus entwickelt sich aus dem Dermatogen (Trichome), der andre aus dem Periblem (Emergenzen).

Erklärung der Tafeln IX und X.

- Fig. 1. Schematischer Grundriss des Blütenstandes von *Broteroa trinervata*. Die Zahlen bezeichnen die zeitliche Reihenfolge der Entwicklung.
- Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch denselben Blütenstand in der Richtung A B, Fig. 1. Die Seiten C und D verhalten sich im Längsschnitt wie B.
- Fig. 3 u. 4. *Broteroa trinervata*. Junge Entwicklungsstadien eines Blüten sprosses. A Axe, B Blatt.
- Fig. 5. *Bellis perennis*. Längsschnitt durch ein junges Blütenköpfchen, das erste Auftreten der einzelnen Blüten zeigend.
- Fig. 6 u. 7. *Telekia speciosa*. Längsschnitt durch eine junge Blüte mit der Anlage der Bracteen.
- Fig. 8. *Anthemis austriaca*. Junge Blüte mit der Anlage der Bractee.
- Fig. 9. *Anthemis austriaca*. Längsschnitt durch eine junge Blüte, die Entwicklung der Corolle zeigend.
- Fig. 10—12. *Doronicum macrophyllum*. Entwicklung der Blüte bis zur Anlage der Staubblätter.
- Fig. 13—15. *Broteroa trinervata*. Entwicklung der weiblichen Blüte bis zur Anlage des Griffels.
- Fig. 16a u. 16b. *Broteroa trinervata*. Junge Entwicklungsstadien einer Zwitterblüte.
- Fig. 17. *Bellis perennis*. Längsschnitt durch eine junge Blüte mit der Anlage eines Staubblattes.
- Fig. 18. *Broteroa trinervata*. Theil eines Längsschnittes durch eine weibliche Blüte mit einem rudimentären Staubgefäss.
- Fig. 19. *Bellis perennis*. Längsschnitt durch eine Randblüte mit rudimentären Staubblättern.
- Fig. 20. *Doronicum macrophyllum*. Längsschnitt durch einen Theil der Blüte mit der Anlage des Griffels.
- Fig. 21. *Leucheria senecioides*. Längsschnitt durch eine Blüte mit der Griffelanlage.
- Fig. 22—24. *Echinops sphaerocephalus*. Entwicklungsstadien des Discus. sp Spaltöffnung.
- Fig. 25—27. *Broteroa trinervata*. Entwicklung des Discus.
- Fig. 28. *Doronicum macrophyllum*. Junges Entwicklungsstadium des Discus.
- Fig. 29. *Taraxacum officinale*. Längsschnitt durch den Fruchtknoten mit der Samenknospe.
- Fig. 30. *Bellis perennis*. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.
- Fig. 31 u. 32. *Broteroa trinervata*. Junge Entwicklungsstufen der Samenknospe.
- Fig. 33—37. *Bellis perennis*. Entwicklung der Samenknospe bis zur Bildung des Integuments.

Fig. 38—40. *Doronicum macrophyllum*. Entwicklungsstadien der Samenknospe.

Fig. 41—43. *Anthemis austriaca*. Entwicklung der Samenknospe bis zum Auftreten des Integuments.

Fig. 44 u. 45. *Taraxacum officinale*. Junge Samenknospen im Längsschnitt.

Fig. 46 u. 47. *Telekia speciosa*. Junge Entwicklungsstadien des Pappus.

Fig. 48. *Doronicum macrophyllum*. Anlage des Pappus.

Fig. 49—53. *Leucheria senecioides*. Entwicklung des Pappus. 49—51 im radialen Längsschnitt, 52 u. 53 von der Fläche gesehen.

Anm. 1. Die Abkürzungen auf den Tafeln haben folgende Bedeutungen: c Corolle, st Staubblatt, gr Griffel, d Discus, s Samenknospe, i Integument, n Nucleus, es Embryosack, p Pappus, br Bractee.

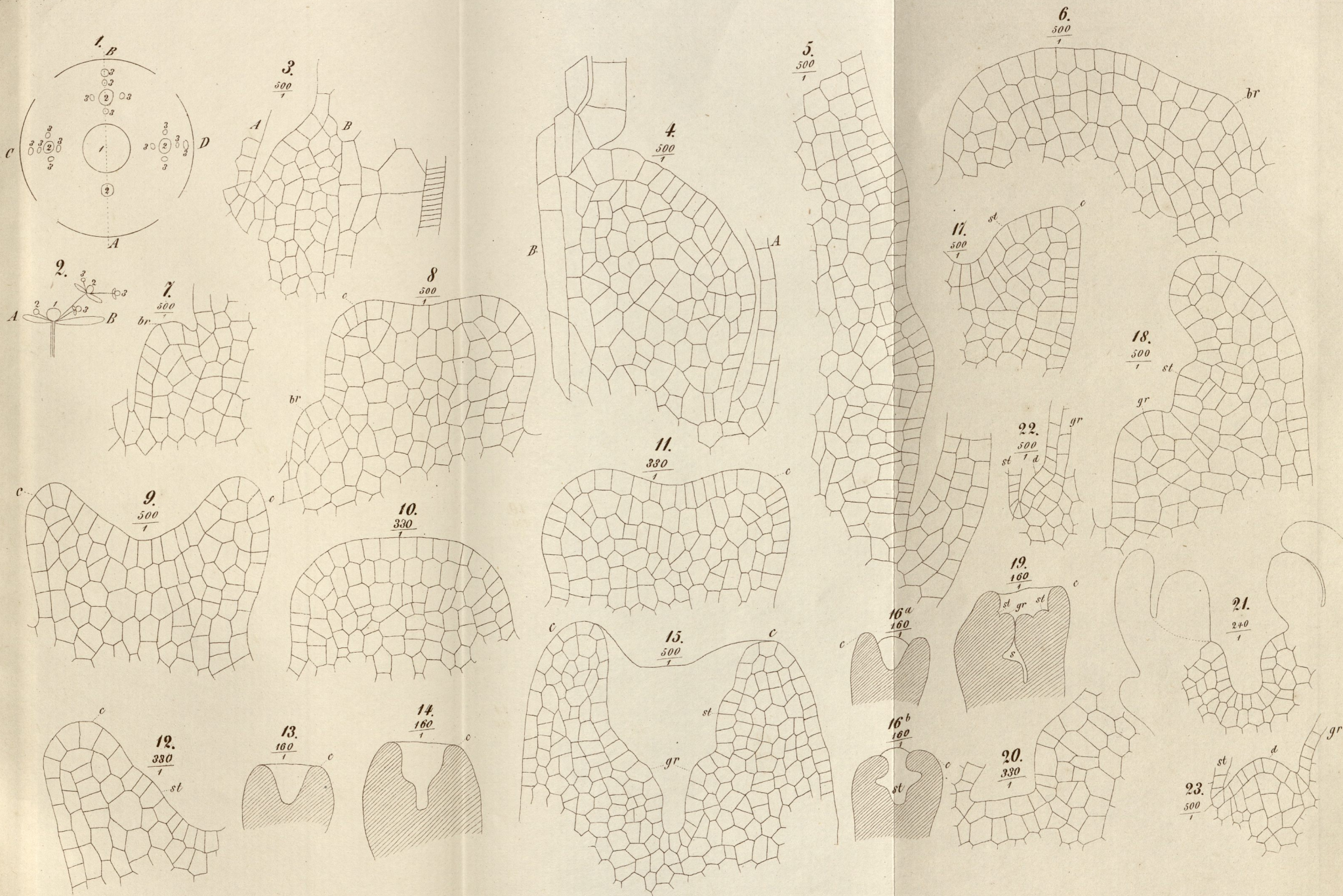
Anm. 2. Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von 1 u. 2, wurden mit Hülfe eines Zeiss'schen Prisma gezeichnet, nachdem die Präparate zuvor mit Kali und Essigsäure behandelt worden waren.

Vita.

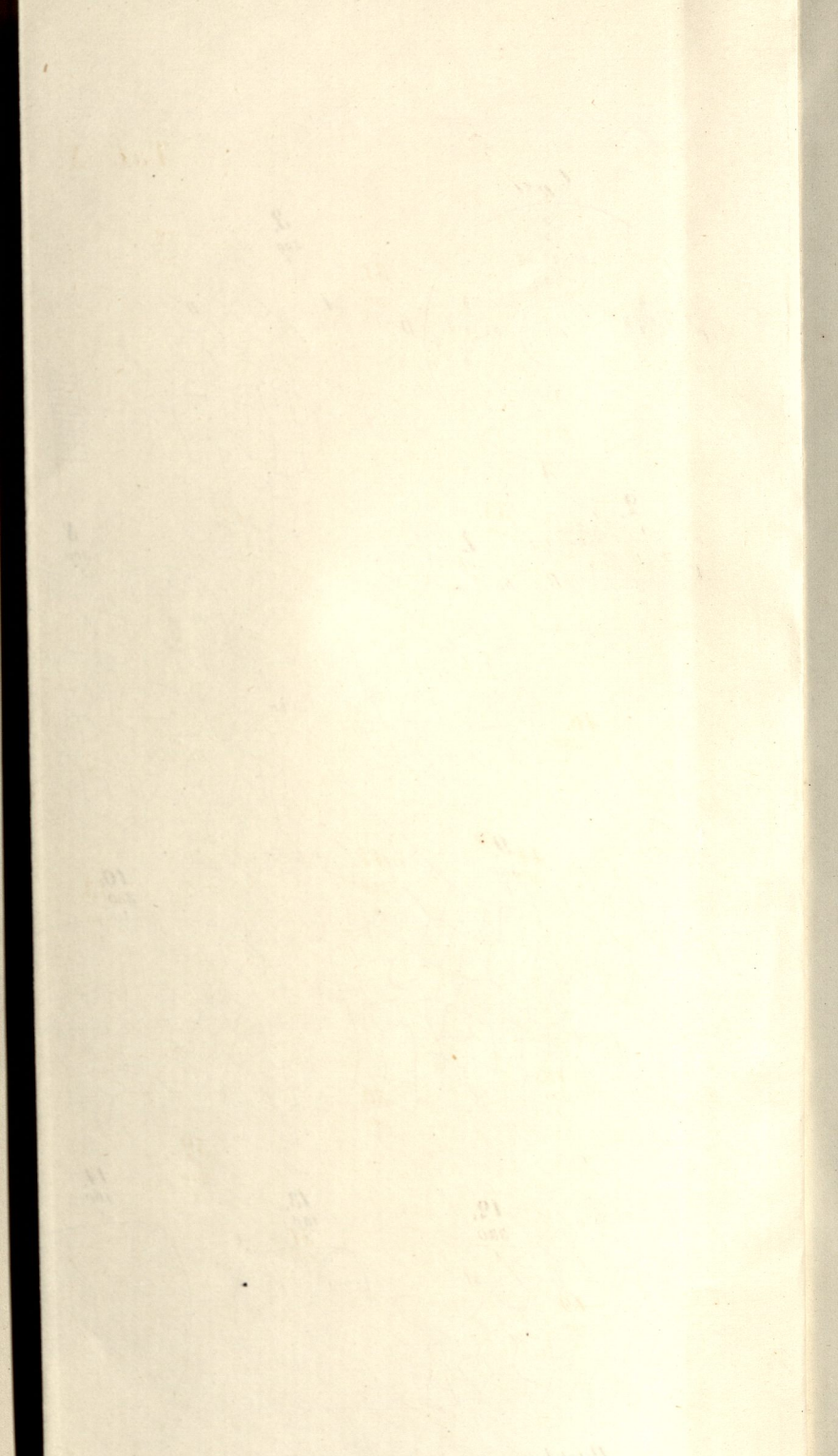
Ich, Friedrich Hermann Haenlein, wurde geboren am 28. April 1851 zu Reinsdorf bei Waldheim. Meinen ersten Unterricht erhielt ich in der Stadtschule zu Waldheim. Von Ostern 1865 bis dahin 1871 besuchte ich das Gymnasium zu Freiberg und nach bestandener Maturitäts-Prüfung bezog ich die Universität Leipzig, anfänglich, um Mathematik und Naturwissenschaften zu studiren, widmete mich aber später ausschliesslich den letzteren, speciell der Botanik.

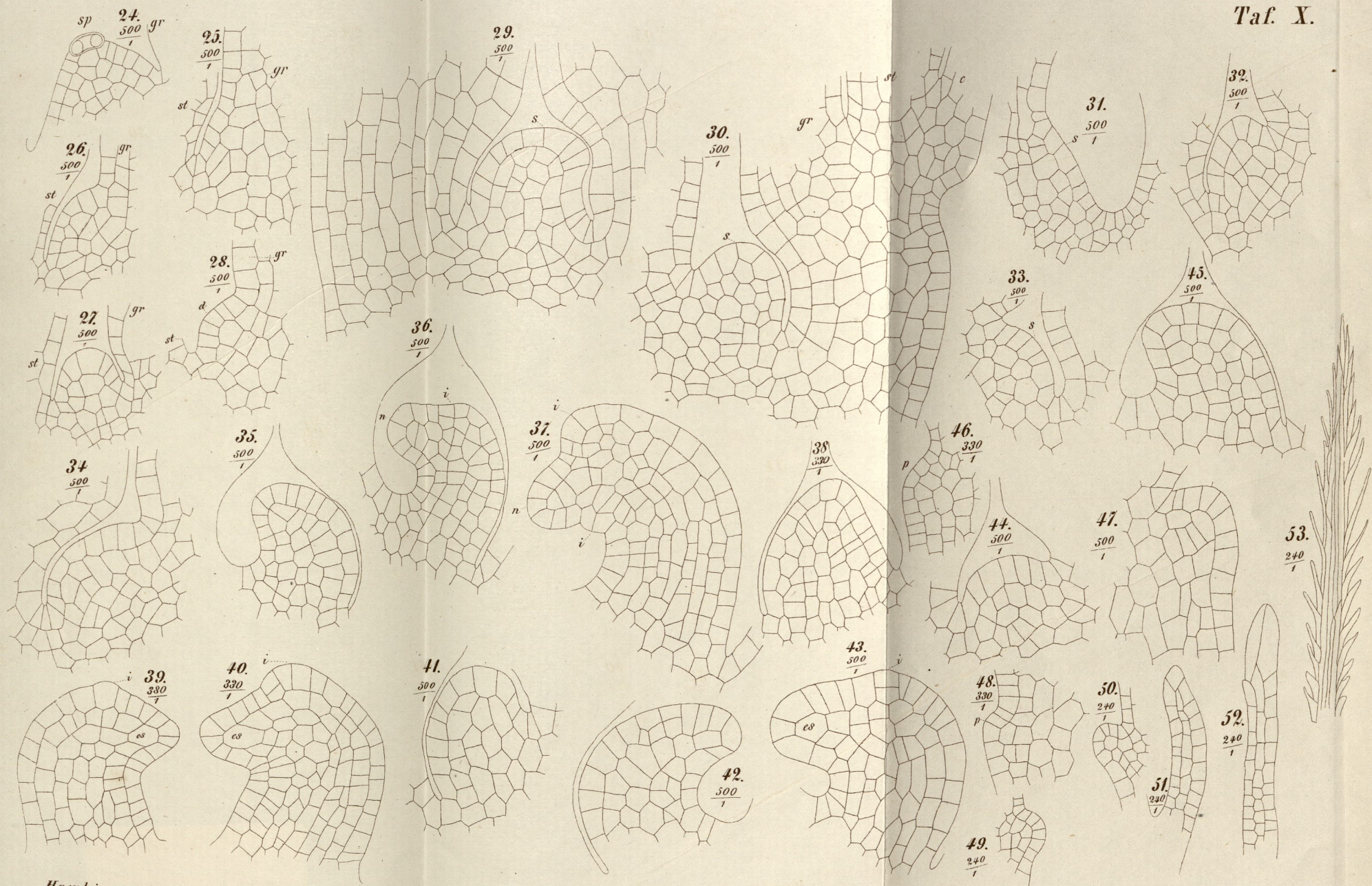
Schliesslich sei mir an dieser Stelle noch gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Hofrath Prof. Dr. Schenk, und Herrn Dr. Luerssen, den aufrichtigsten Dank auszusprechen für das lebhafteste Interesse, welches sie dieser Arbeit widmeten, und für die Unterstützung, die sie mir dabei durch Rath und That zu Theil werden liessen.

The first part of the paper is devoted to a general
 consideration of the problem. It is shown that the
 problem is equivalent to the problem of finding
 the minimum of a certain functional. This is done
 by means of the method of Lagrange multipliers.
 The second part of the paper is devoted to the
 derivation of the necessary conditions for the
 extremum. It is shown that these conditions are
 satisfied by the extremal. The third part of the
 paper is devoted to the derivation of the
 sufficient conditions for the extremum. It is
 shown that these conditions are satisfied by the
 extremal. The fourth part of the paper is
 devoted to the derivation of the maximum
 principle. It is shown that this principle is
 satisfied by the extremal. The fifth part of
 the paper is devoted to the derivation of the
 transversality conditions. It is shown that these
 conditions are satisfied by the extremal. The
 sixth part of the paper is devoted to the
 derivation of the natural boundary conditions.
 It is shown that these conditions are satisfied
 by the extremal. The seventh part of the
 paper is devoted to the derivation of the
 Weierstrass conditions. It is shown that these
 conditions are satisfied by the extremal. The
 eighth part of the paper is devoted to the
 derivation of the Legendre conditions. It is
 shown that these conditions are satisfied by the
 extremal. The ninth part of the paper is
 devoted to the derivation of the Jacobi
 conditions. It is shown that these conditions
 are satisfied by the extremal. The tenth part
 of the paper is devoted to the derivation of
 the DuRoi conditions. It is shown that these
 conditions are satisfied by the extremal.



Haentlein gez.





Haentein gez.

UB Wien



+AM505822003

