Ueber

die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen.

Von

Moritz Dalmer.

Hierzu Tafel XXIII—XXV.

Einleitung.

Bei der Befruchtung der Angiospermen handelt es sich, wie bekannt, im Wesentlichen um folgende drei Fragen: erstens wie kommen die Pollenkörner auf die Narbe des weiblichen Geschlechtsapparates? auf welche Weise dringt dann ihr Inhalt bis zu den in die Fruchtknotenhöhle eingeschlossenen Eichen hinab? und wie verhält sich schliesslich dieser Inhalt als befruchtender Stoff im Innern des Eichens selbst?

Die erste Frage ist in der Neuzeit in zahlreichen Arbeiten über die Bestäubung der Gewächse ausführlich erörtert worden, und die dritte, wichtigste, das eigentliche Wesen der Befruchtung betreffende, hat erst vor einiger Zeit Strasburger einer eingehenden Untersuchung unterworfen [1]).

Was die zweite Frage anlangt, auf welche Weise der Inhalt der Pollenkörner zu den Eichen gelangt, so ist seit geraumer Zeit im Allgemeinen bekannt, dass die Pollenkörner auf der Narbe Schläuche treiben, welche den befruchtenden Stoff mit sich führend hinab zu den einzelnen Eichen wachsen, und dass diese daselbst durch die Mikropyle hindurch leicht zu der zu befruchtenden Eizelle gelangen. In der letzten Zeit haben ausserdem Strasburger [2]) und Elfving [3]) festzustellen gesucht, in welcher Form

---

[1]) Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878.

[2]) l. c. p. 23 u. 24.

[3]) Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XIII. 1879.

und in welcher Weise der Inhalt der Pollenkörner in diese Schläuche bei ihrer Bildung eintritt und in den Fruchtknoten hinabgeführt wird.

Dagegen mangelt es noch vielfach an einer klaren Vorstellung über den Weg, auf welchem die Pollenschläuche von der Narbe bis in die oft weit von dieser entfernten im Innern des Fruchtknotens oft sehr ungünstig gelegenen Mikropyle gelangen; es ist noch nicht hinreichend klar, warum die Pollenschläuche überhaupt diesen bestimmten Weg in der oft sehr weiten Fruchtknotenhöhle einschlagen und warum sie gerade in die enge, winzige Mündung der Ovula so leicht gelangen, woher und wie schliesslich bei dieser langen Wanderung das oft in grosser Menge nothwendige Cellulosematerial zur Schlauchbildung bezogen wird, das heisst wie die Pollenschläuche sich ernähren.

Auf alle diese Punkte bezieht sich die vorliegende Arbeit. Zu ihr wurde ich von meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrath Strasburger angeregt. Ich sage ihm hierfür sowohl als auch für die Unterstützung während der Ausführung dieser Untersuchungen meinen besten Dank.

Die Frage, auf welchem Wege der befruchtende Stoff bei den Angiospermen zu dem Ovulum gelangt, ist bereits oft gestellt worden; sie drängte sich schon zu einer Zeit dem Beobachter auf, als die Thatsache, dass die Pollenkörner auf der Narbe Schläuche treiben, noch gar nicht erkannt war, als man noch eine „aura seminalis" annahm, welche von der Narbe bis zu den Eichen hinabsteigen sollte.

Gleichen[1]) und Hedwig[2]) waren die ersten, die bei den Cucurbitaceen ein besonderes Zellengewebe auf der Oberfläche der Placenta beobachteten, welches sich von der Narbe bis zu den Eichen erstreckt. Sie deuteten es ganz richtig als Leitgewebe des befruchtenden Stoffes und nannten es „conductor fructificationis."

Mirbel[3]) dagegen und ebenso C. F. Gärtner[4]), betrachteten die Spiralgefässe der Gefässbündel als „conducteurs de l'aura

---

[1]) Nouv. déconv. de règne végét. II, 31.

[2]) Sammlung v. Abhandl. u. Beobachtungen über botanisch-ökonomische Gegenst. II, 121. 1793.

[3]) Précis d'un mémoire sur l'anatomie des fleurs Ann. d. mus. d. Hist. nat. IX. 1807.

[4]) de fructibus et seminibus plantarum. Introd. 43.

seminalis", ein Irrthum, welcher verzeihlich ist, weil man, wie schon erwähnt, damals die Form noch nicht kannte, in welcher die befruchtende Materie zu den Eichen hinabsteigt.

Gegen diese Ansicht trat später Brogniart[1]) entschieden auf und wies zum ersten Mal mit Bestimmtheit bei verschiedenen Pflanzen ein selbständiges Leitgewebe nach.

Eine sichere Basis für die Beantwortung dieser Fragen wurde jedoch erst 1830 durch Amici's erfolgreiche Beobachtungen[2]) geschaffen, durch welche in der Gestalt des Pollenschlauches die Form entdeckt wurde, in welcher die befruchtende Materie von der Narbe zu der Mikropyle hinabsteigt. Nun begegnen wir in der damals plötzlich ausserordentlich anschwellenden Literatur über Befruchtung einer Reihe von Notizen über verschiedene Formen des Leitgewebes, welche immer deutlicher erkennen liessen, dass ein besonderes Gewebe überall die Führung des Pollenschlauches übernimmt.

Schleiden[3]) konnte bereits 1846 über dasselbe ganz allgemein sagen: „Auf dem Stigma bildet es sich ganz oder zum Theil zu Papillen um, ebenso zuweilen in dem Canal des Staubwegs, wenn dieser deutlich hohl ist, und oft auch in der Fruchtknotenhöhle längs des Samenträgers bis zu den Samenknospen, wo die Papillen häufig zu langen Haaren auswachsen. Alle diese Papillen sondern gewöhnlich zur Zeit der völligen Ausbildung des Stempels eine klebrige, Gummi und Zucker haltende Substanz, die Narbenflüssigkeit, ab. Eine ähnliche Substanz wird häufig in die Intercellulargänge der unmittelbar unter dem Epithelium der Narbe und des Staubwegs liegenden Zellenschichten abgesondert, und zwar oft in solcher Menge, dass die einzelnen Zellen völlig aus ihrem Verbande getrennt werden und ziemlich locker in dieser schleimigen, dickflüssigen Substanz eingebettet liegen. Leicht ist dieser Process z. B. bei den Orchideen und Onagreen zu verfolgen. Das gesammte Epithelium, sobald es papillös geworden, sowie das lockere Zellgewebe sammt der abgesonderten Substanz nennt man das leitende Zellgewebe (tela conductrix, conductor fructificationis Horkel, tissu conducteur Brogniart)."

Eine vergleichende anatomische Untersuchung dieses Gewebes

---

[1]) Die Zeugung und Entwickelung des Embryo in den phanerogamischen Pflanzen. R. Brown's vermischte Schriften. Hrsg. v. Nees v. Esenbeck. IV. 1830.

[2]) Ann. d. scienc. nat. 1830.

[3]) Grundzüge der wissensch. Botanik. II, 322. 2. Aufl.

hat lange Zeit gefehlt und wurde erst vor einigen Jahren in Angriff genommen.

Reinke[1]) beschrieb zuerst in einer kurzen Mittheilung den anatomischen Bau der Narbe und berücksichtigte auch das Verhalten des Pollenschlauches auf derselben.

Doch erst Behrens[2]) untersuchte in eingehender Weise die Anatomie des Griffels und der Narbe und kam gestützt auf eine Reihe werthvoller Beobachtungen zu klaren Vorstellungen über die Art und Weise, wie der Pollenschlauch sich zum Narben- und Griffelgewebe verhält. Er sagt hierüber p. 36: „Es ist ja schon länger bekannt, dass der Pollenschlauch das Narbengewebe durchdringt um in den Griffel zu gelangen. Das Narbengewebe, welches sich schon durch sehr schwache Macerationsmittel, bisweilen sogar durch destill. Wasser in die einzelnen Längsreihen auflöst, ist in der That zu einem derartigen Durchwachsen im höchsten Grade geeignet. Die Zartheit des ganzen Gewebes setzt nur einen geringen Widerstand entgegen, und durch die Elasticität der Längsreihen werden dieselben ihrer ganzen Länge nach an den Pollenschlauch angedrückt, so dass dieser einmal eingedrungen, vor äusseren Einflüssen geschützt ist."

Hinsichtlich des Griffels kommt er zu folgenden Vorstellungen p. 22: „Bei denjenigen Pflanzen, welche keinen Griffelkanal besitzen, muss der Pollenschlauch natürlich sich durch das Griffelgewebe hindurchdrängen; das leitende Gewebe wird seines lockern Baues wegen für ein derartiges Hindurchwachsen der passendste Ort sein. Es steht hiermit im Zusammenhange, dass die Längswände der Zellen leicht von einander zu trennen sind, während die Querwände eine viel bedeutendere Tenacität besitzen. Ist ein Griffelkanal vorhanden, so haben die äussersten Schichten des leitenden Gewebes auch die Aufgabe flüssige, und zwar klebrige und schleimige Substanzen zu secerniren, welche die Canalwandungen überziehen, und welche dann den Pollenschlauch an den Wänden durch Adhäsion zum Ovarium hinableiten."

Vor kurzem hat schliesslich Capus[3]) eine Arbeit veröffentlicht über die Anatomie des gesammten Leitgewebes. Er hat

---

[1]) Bau der Narbe. Nachrichten d. königl. Gesellsch. d. Wissensch. etc. zu Göttingen 16. Sept. 1874.

[2]) Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Göttinger Dissertation 1875.

[3]) Anatomie du tissu conducteur. Annal. d. scienc. nat. Botanique 6 Série VII. 1878.

ausser der Narbe und dem Griffel auch das Ovarium in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen, die verschiedenen Zellenformen beschrieben, welche die Placenta bedecken und die Entwickelungsgeschichte dieses Gewebes eingehend studirt.

In Bezug auf die Leitung der Pollenschläuche kommt er zu der Ansicht, dass in den meisten Fällen keine besonderen Einrichtungen existiren, welche den Eintritt des Pollenschlauches in die Mikropyle erleichtern; das Leitgewebe erstrecke sich meist nicht bis an dieselbe und der Pollenschlauch habe ohne Leitung in sie hineinzuwachsen, so dass man nur vermuthen könne, dass sein Eintritt durch physikalische Ursachen bestimmt werde.

„Il y a là un phénomène physiologique non déterminé qui engage le boyau pollinique à dévier de son chemin pour atteindre son but, comme le font certaines zoospores qui s'agitent dans le zoosporange afin d'en percer la paroi en un point déterminé[1])".

Hinsichtlich der Ernährung der Pollenschläuche scheint Capus der Ansicht zu sein, dass dieselben zu diesem Zwecke die Zellen der Placenta wie Parasiten aussaugen[2]), als Secretionsorgane, wie es Schleiden gethan, scheint er diese Papillen wenigstens nicht ganz allgemein aufzufassen, sondern er sagt an einer Stelle seiner Arbeit p. 248: „La gélification partielle ou totale des parois du tissu conducteur est beaucoup plus prononcée dans le style et sur le stigmate, pour des raisons qui sont probablement en rapport avec le mode d'imprégnation de ce dernier."

Beobachtungen.

Die nachfolgenden Beobachtungen wurden zum grössten Theil an Alkoholmaterial angestellt aus der reichhaltigen Sammlung des botanischen Instituts zu Jena, und zwar nach der von Strasburger bereits öfters angegebenen Methode[3]). Vielfach wurde jedoch frisches Material zur Vergleichung hinzugezogen.

Was die Reihenfolge anlangt, in welcher ich meine Beobachtungen mittheilen werde, so gehe ich, da es sich um einen complicirten physiologischen Vorgang handelt, von möglichst einfachen Fällen aus, welche die Momente, auf die es bei diesem Vorgange ankommt, am leichtesten erkennen lassen; erst allmählich steige ich zu den verwickelteren Fällen empor.

---

[1]) l. c. p. 240.
[2]) l. c. p. 215 u. 261.
[3]) Zuletzt in den „Angiospermen und Gymnospermen" p. 1. 1879.

I.

Bei den Gymnospermen sind die Einrichtungen, welche die Pollenschläuche zu den Archegonien leiten, sehr einfach, da der Weg zu denselben ein directer und meist sehr kurzer ist. Die Pollenkörner gelangen hier bekanntlich gleich auf den Nucellus, dessen Gewebe bis zu den Archegonien gewöhnlich gelockert ist und sich in jeder Beziehung für die Leitung der Pollenschläuche besonders eignet. So sagt Strasburger[1]) von Abies canadensis:

„Der Weg zu den Corpuskeln wird den Pollenschläuchen durch das Gewebe der Kernwarze vorgezeichnet; dasselbe ist in seinen mittleren Partieen über dem Scheitel des Embryosackes anders differenzirt als an den Seiten, es ist gestreckter, protoplasmareicher und in Folge dessen, wie der Augenschein lehrt, besonders geeignet den Pollenschlauch zu führen. Der Pollenschlauch wird auf diese Weise bis über die Halszellen eines Corpuskulum geleitet."

Erwähnenswerth ist noch, dass bei Welwitschia die Corpuskula zu langen Schläuchen in den Nucellus hineinwachsen und so den Pollenschläuchen entgegenkommen[2]).

Die gleiche Einfachheit wie die Gymnospermen zeigen die Loranthaceen, wenn man sie rücksichtlich ihres Leitapparates mit den ersteren vergleicht. Natürlich handelt es sich hier nur um Analogieen, da die Loranthaceen in verwandschaftlicher Beziehung den Gymnospermen sehr fern stehen.

Bei Viscum album ist der Fruchtknoten ein compacter Gewebekörper, der 2—4 Embryosäcke enthält. Ueber denselben bis zur Narbe hinauf ist das Gewebe einfach ebenso für die Leitung der Pollenschläuche differenzirt, wie das Nucellargewebe bei den Gymnospermen über den Archegonien. Es ist gestreckter und protoplasmareicher als das rings an den Seiten liegende, durch starkgequollene Wände ausgezeichnet und mechanisch leicht spaltbar.

Bei Loranthus bicolor wachsen sogar die Embryosäcke wie bei Welwitschia die Archegonien bis zur Narbe hinauf den Pollenschläuchen entgegen. Dass wir es jedoch hier mit morphologisch verschiedenen Dingen zu thun haben, die sich aber einer ähnlichen physiologischen Funktion angepasst haben, hat schon Strasburger hervorgehoben[3]).

---

[1]) Die Befruchtung der Coniferen. 1869. p. 7.
[2]) Vgl. Strasburger, Coniferen u. Gnetaceen. 1872. p. 95.
[3]) Coniferen und Gnetaceen. p. 97.

II.

Der Weg, den die Pollenschläuche in dem Fruchtknoten der Angiospermen zurücklegen müssen, um zu ihrem Ziel zu gelangen, ist zunächst von der Lage der Mikropyle abhängig. Dieselbe wird aber durch die Insertion und Krümmung der Ovula bestimmt. Daher haben wir auf diese beiden Punkte besonders unser Augenmerk zu richten.

Am günstigsten für den Eintritt des Pollenschlauches liegt die Mikropyle natürlich dann, wenn sie dicht am Grunde des Griffels sich befindet. Bei eineiigen Ovarien ist das sehr häufig der Fall. Polygonum divaricatum diene als Beispiel.

Die Fruchtknotenhöhle wird hier von dem einzigen basal inserirten atropen Ovulum ziemlich vollständig ausgefüllt (Fig. 1). Dasselbe wird von zwei Integumenten umgeben, von denen das äussere in seiner ganzen Ausdehnung gleich stark bleibt und der Hauptsache nach dreischichtig ist, während das innere zweischichtige oben an der Mikropyle durch seitliche Streckung der Zellen der inneren Schicht anschwillt und das äussere überragend sich an die Fruchtknotenwand fest anlegt (Fig. 2) [1]). Dadurch wird rings um die Mikropyle herum ein fester Verschluss gebildet. Ausserdem ragt noch in dieselbe das zu einem gemeinsamen Strang vereinigte Leitgewebe der 3 Griffel zäpfchenartig hinein, so dass nach alledem dem Pollenschlauch die Richtung auf die kleine zwei Zellen hohe Kernwarze gleichsam aufgezwungen wird.

Bei Daphne Mezereum ist die Lage der Mikropyle ebenso günstig wie bei Polygonum; sie wird jedoch durch eine andere Insertion und Richtung des Ovulums bedingt. Dasselbe entspringt nämlich aus der Carpellnaht nahe dem Gipfel des Ovars, hängt in dessen Höhlung herab und ist anatrop (Fig. 3). Es wird von zwei Integumenten umschlossen, von denen das innere das äussere überragt, an seinem oberen Rande sehr anschwillt und durch festes Anlegen an die Fruchtknotenwand einen Verschluss bildet ganz in derselben Weise wie bei Polygonum. Das in Folge seiner stark gequollenen Wände sofort in die Augen fallende Leitgewebe ragt ziemlich weit in die Mikropyle hinein (Fig. 4).

Im Gegensatz zu den eben behandelten Fällen liegt bei den Compositen, deren Fruchtknoten auch nur ein Eichen birgt, die Mikropyle weniger günstig. Sie ist der Basis des Fruchtknotens

[1]) Nach einem Präparate des Herrn Hofrath Strasburger mit gütiger Erlaubniss gezeichnet.

zugekehrt, so dass die Pollenschläuche die ganze Länge desselben durchwachsen müssen, um zu ihr zu gelangen.

Senecio Doria ist ein günstiges Object, um sich über den Weg zu orientiren, den sie dabei einschlagen. Das an der Basis inserirte anatrope Ovulum füllt den Fruchtknoten vollständig aus (Fig. 5), und es ist daher leicht, günstige Querschnitte durch denselben zu erhalten. Dieselben lehren zunächst schon bei schwacher Vergrösserung betrachtet, dass sowohl rechts als links von der Mediane des Ovulums je ein heller, das Licht stark brechender Gewebekörper von der Spitze bis zur Basis an der Fruchtknotenwand hinabläuft (Fig. 7) [1]. Nähere Untersuchung zeigt, dass hier die Fruchtknotenhöhle statt von weiten, hauptsächlich farblosen Zellsaft enthaltenden Epidermiszellen von einer Gruppe enger, dicht mit plasmatischen Stoffen erfüllter Zellen ausgekleidet wird (Fig. 10 u. 11), die in einer homogenen Masse eingebettet liegen, in welcher an Alkoholmaterial keine Schichtung zu erkennen ist. Diese Zwischenmasse, welche jedenfalls als ein Secret der eben geschilderten Zellen anzusehen ist, verändert sich mit Chlorzinkjodlösung behandelt nicht, während die die einzelnen Zellen umgebenden Cellulosemembranen bei dieser Behandlung durch ihre blaue Farbe deutlich hervortreten. Der ganze Gewebekörper wird übrigens ebenso wie die seitlich sich anschliessenden Epidermiszellen nach der Fruchtknotenhöhle zu von einer dünnen Cuticula bedeckt (Fig. 11 c) und ist, da unter derselben die Bildung des Secrets hauptsächlich stattfindet, nach eben dieser Richtung hin ein wenig hervorgewölbt, so dass die Cuticula hier meist dicht an das Ovulum angepresst wird (Fig. 10). Diese Zellengruppen entstehen nach Capus [2]) einfach durch tangentiale Theilung mehrerer Epidermiszellen und die homogene Zwischenmasse findet sich in gleicher Weise ziemlich häufig in dem Leitgewebe der Griffel, so z. B. bei den Labiaten, Geraniaceen u. a. [3]). Man nimmt gewöhnlich an, dass diese Masse durch Verschleimung der äusseren Schichten der Zellwände entstehe. Indessen der Begriff „Ver-

---

[1]) Diesen Bau des Compositenfruchtknotens hat schon Rob. Brown (Vermischte Schrift. II, 521) beschrieben, ohne jedoch gemäss dem damaligen Stande der Wissenschaft über die Deutung des Gesehenen völlig klar zu sein. Capus beschreibt (l. c. p. 225) das Leitgewebe von Grindelia, jedoch nicht vollständig und nicht genau.

[2]) l. c. p. 225.

[3]) Vgl. die Abbildungen von Capus pl. 21 fig. 13, pl. 22 fig. 7 u. 8, pl. 23 fig. 5.

schleimung" ist ein ziemlich unbestimmter, und es wird erst eine genauere Untersuchung der vorliegenden Fälle entscheiden können, ob diese Masse durch chemische Umwandlung der Celluloseschichten entsteht und welcher Art diese chemische Umwandlung ist, worin mit einem Worte die Verschleimung eigentlich besteht.

Das Leitgewebe im Griffel von Senecio zeigt das gleiche Bild, wie dasjenige im Griffel der Labiaten u. a., nur durchzieht ein schmaler Spalt dasselbe, dessen Ränder die Reaction der Cuticula angeben (Fig. 6 u. 9). Die beiden Leitstreifen, wie wir die oben geschilderten Gewebekörper im Innern des Fruchtknotens nennen wollen, liegen demnach im Griffel fest aneinander und weichen erst in der Fruchtknotenhöhle auseinander, um rechts und links von der Mediane des Ovulums bis in den Grund des Ovariums hinabzusteigen. Daselbst gehen sie ineinander über und zwar direct unter der dem Boden der Fruchtknotenhöhle sehr nahe gelegenen Mikropyle. Dieselbe ist spaltenförmig und wird von dem wenig ausgegliederten Funikulus und dem einzigen mit diesem seitlich verwachsenen Integument des Ovulums gebildet (Fig. 5 u. 8). Indem jedoch die an die Mikropyle angrenzenden Funikuluszellen ebenso wie die Zellen der Leitstreifen im Fruchtknoten Schleim bilden, wird die Spalte ganz ausgefüllt und die Cuticula, welche die Funikuluszellen nach der Mikropyle zu überzieht, an die Integumentzellen fest angepresst (Fig. 12). Es zieht sich so von dem Boden des Fruchtknotens hinauf bis zum Embryosackscheitel ein Schleimstrang, der auf günstigen Längsschnitten in seiner ganzen Ausdehnung leicht zu beobachten ist. Dieser Bau der Mikropyle hat übrigens vielleicht die Bemerkung von Rob. Brown verursacht, dass „die Häute, d. h. die Integumente, bei den Compositen undurchbohrt zu sein schienen", eine Mikropyle also fehle [1]).

Die eben geschilderte Structur des Griffels und der Mikropyle drängt uns nun zu folgenden Ansichten:

1) Dass die beiden Gewebestreifen im Fruchtknoten rechts und links von der Mediane des Ovulums mit Recht Leitstreifen genannt werden können, d. h. dass sie die Pollenschläuche zu leiten haben.
2) Dass die Pollenschläuche in dem von der Narbe bis zum Embryosack hin ununterbrochen gebildeten Secret geführt werden und dass sie wahrscheinlich aus demselben die Stoffe zur Cellulosebildung bei ihrem Wachsthume beziehen.

[1]) Vermischte Schriften IV, 95.

Die beiden Leitstreifen in der Fruchtknotenhöhle secerniren besonders auf ihrer Oberfläche, und hier, direct unter der Cuticula, werden die Pollenschläuche auch jedenfalls ihren Weg nehmen, um zum Funikulus hinabzugelangen.

Interessant bei diesem Beispiele ist, dass der Mikropyle von zwei Seiten Pollenschläuche zugeführt werden können, obgleich schliesslich nur einer zur Befruchtung nothwendig ist.

Schliesslich möchte ich noch kurz auf die Plumbagineen eingehen wegen der sehr merkwürdigen Richtung des Ovulums, welche sich in dieser Familie zeigt. Der Leitapparat ist hier schon oft beschrieben worden[1]). Das Ovulum ist anatrop und seine Mikropyle dem Griffel zugekehrt. Diese Lagerung wird jedoch nicht wie bei Daphne dadurch verursacht, dass das Eichen am Gipfel des Ovariums inserirt ist, sondern dadurch, dass dasselbe an einem langen an der Basis des Fruchtknotens befestigten, zwei Mal umgebogenen Funikulus hängt (Fig. 14, vgl. auch d. Abbild. von Payer, Organogénie comparée de la fleur Atlas pl. 153); dabei läuft der Funikulus seitlich an der Mikropyle vorbei und nicht etwa sie bedeckend darüber hinweg, wie es bei den Cacteen der Fall ist (vgl. Fig. 59). Da die Mikropyle meist nicht die Spitze des Ovariums erreicht, sondern z. B. bei Statice Gmelini nur in halber Höhe des ziemlich lang gestreckten Fruchtknotens liegt (Fig. 13 u. 14), wächst von der Insertionsstelle der 5 Griffel (Fig. 13) gewöhnlich ein Gewebezapfen bis zur Mikropyle herunter, den Mirbel „embolus“ genannt hat (Fig. 14). Derselbe besteht in seiner mittleren Partie aus Leitgewebe (Fig. 16), welches durch seine stark gequollenen Wände sich wieder sofort zu erkennen gibt und durch Verschmelzung der fünf an der Spitze des Fruchtknotens noch getrennten Leitstränge der fünf Griffel (Fig. 15) entsteht. Dieser „embolus“ legt sich dicht auf das trichterartig hervorgewölbte Endostom und nöthigt somit dem Pollenschlauch bei seinem Wachsthum die Richtung nach der Kernwarze auf.

Bei Plumbago larpentae soll nach Payer[2]) der „embolus“ sehr unbedeutend entwickelt sein, dafür aber das innere Integument sich sehr stark röhrenförmig verlängern bis zur Berührung mit dem Leitzapfen.

---

[1]) Mirbel, über die Entwickelung des Pflanzeneies. (Rob. Brown's vermischte Schriften IV, 528). Schleiden, Grundzüge d. wissensch. Bot. 4. Aufl. 493.

[2]) Traité d'organogénie comparée de la fleur. Atlas pl. 153, Texte p. 615.

Die oben geschilderte, eigenthümliche Form des anatropen Ovulums ist bei den Sympetalen nur den Plumbagineen eigenthümlich, und selbst die nächstverwandten Familien derselben, die Primulaceen und Myrsineen, haben die gewöhnliche Form der anatropen Ovula mit kurzem Funikulus aufzuweisen.

Uebrigens lässt sich eine ähnliche Umbildung der Ovularform bei den Chenopodiaceen verfolgen, deren Ovarium ein kamptotropes Ovulum birgt. Hier verlängert sich nämlich z. B. bei Obione der Funikulus ebenso wie bei den Plumbagineen, so dass das Ovulum in die Fruchtknotenhöhle hinabhängt und die Mikropyle nach oben schaut, während bei Blitum und Spinacia der Funikulus kurz ist, so dass das Ovulum aufrecht steht und die Mikropyle nach unten fällt. Die Ovula von Atriplex sollen sogar zuweilen eine Mittelstellung zwischen beiden Extremen darbieten [1]).

Es wäre von Interesse zu untersuchen, ob in dieser Familie die Umbildung der Ovularform mit der Ausbildung des Leitapparates in irgend einem Zusammenhang steht.

III.

In den bisher behandelten Fällen, mit Ausnahme von Senecio, lag die Micropyle direct unter der Stelle, wo die Pollenschläuche in die Fruchtknotenhöhle eintreten. Es kommt jedoch sehr häufig vor, besonders bei einer Insertion und Krümmung des Ovulums, wie sie Daphne zeigte, dass die Mikropyle von dieser Stelle etwas seitlich abliegt.

Ricinus communis ist das günstigste Object, um schnell über die Art und Weise klar zu werden, in welcher der Pollenschlauch in diesem Falle in die Mikropyle geleitet wird. Das Ovarium dieser Pflanze ist dreifächerig, und in jedem Fache befindet sich ein anatropes, epitropes Ovulum, welches ganz wie bei Daphne oben an der Carpellnaht inserirt ist (Fig. 17). Der Griffelcanal theilt sich innerhalb des Fruchtknotens in 3 Canäle (Fig. 18 u. 19), welche in die 3 vorhandenen Ovarialfächer einmünden und zwar gleich über der Insertionsstelle des Ovulums, so dass der Pollenschlauch direct auf den Funikulus geleitet wird. Dieser ist auf seiner obern Seite höckerartig angeschwollen und dicht mit langen Papillen bekleidet, die sich schopfartig über die Mikropyle legen (Fig. 21). Dieselben enthalten, wie die Narbenpapillen, im frischen Zustand einen rothen Farbstoff, welcher durch Alkohol

---

[1]) Eichler, Blüthendiagramme II, 81.

ausgezogen wird. Dieser Haarschopf ist bei den Euphorbiaceen überall an der Insertionsstelle des Ovulums, wo der Griffelcanal einmündet, bis zur Mikropyle hin mehr oder weniger entwickelt [1]).

Bei Euphorbia helioscopia sind die Papillen dicht mit plasmatischen Stoffen und transitorisch mit grossen Stärkekörnern erfüllt (Fig. 23). Der Nucellus wächst hier weit in die Mikropyle hinein, fast bis zu deren oberen Rande, so dass die Papillen direct auf denselben stossen (Fig. 22 u. 23).

Bei Euphorbia loricata sind die Wände der Papillen sehr gequollen. Der Nucellus wächst hier nicht in die Micropyle hinauf, dafür hängen aber die Papillen weit in dieselbe hinein (Fig. 24 u. 25).

Der Fruchtknoten von Mercurialis annua ist zweifächerig, und jedes Fach wird von einem einzigen Ovulum ganz ausgefüllt. Die obere Seite des Funikulus ist auch hier mit Papillen bedeckt, die sich bis in das Exostom, d. h. bis in den von dem äussern Integumente gebildeten Theil der Mikropyle erstrecken (Fig. 26 u. 27). Der Nucellus reicht weit in das Endostom hinein. Bei Mercurialis perennis hingegen reicht er, wie bei Euphorbia helioscopia bis an den obern Rand des Exostoms hinauf.

Der Fruchtknoten von Linum usitatissimum ist aus 5 Fächern zusammengesetzt. In jedem Fache sind zwei anatrope, epitrope Ovula nebeneinander entwickelt; über der Mündung eines jeden befindet sich ein obturatorartiges mit Papillen bedecktes Gebilde, ebenso wie bei den Euphorbiaceen (Fig. 28 u. 29).

Bei Citrus Aurantium sind gegen 8 anatrope, hängende Ovula in jedem Fruchtknotenfache vorhanden. Auch hier sind über der Mikropyle eines jeden Eichens ausserordentlich lange Papillen entwickelt, die in ihrem Innern Stärkekörner führen [2]) (Fig. 30).

Bei Phytolacca decandra ist, wie schon Schleiden beschrieben hat [3]), der Funikulus ringsum wie von einem Kranze von Papillen an seiner Insertionsstelle umgeben. Das kamptotrope Ovulum ist nämlich apotrop, d. h. so gekrümmt, dass seine Mikropyle

---

[1]) Die Anschwellung des Funikulus oder der Placenta über der Mikropyle, welche den meisten Euphorbiaceen eigenthümlich und bekanntlich Obturator genannt wird, soll nach Payer und Baillon aus einem zweiten oberen abortiven Ovulum hervorgehen. Indessen weiss ich nicht, worauf man diese Deutung stützen könnte.

[2]) Crüger erwähnt diese Papillen bereits und rechnet sie zum Leitgewebe. (Bot. Ztg. 1851 Sp. 62.)

[3]) Nova Acta XIX. 1839 über die Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen.

von der Stelle, wo das Leitgewebe in das Fruchtknotenfach einmündet, abgewendet ist (Fig. 31). Der Pollenschlauch muss also um den Funikulus herumgeleitet werden, um in die Mikropyle zu gelangen. Die Papillen reichen bis an die letztere heran (Fig. 32).

Wir sehen, dass in allen diesen Fällen die Mikropyle mit der Mündungsstelle des Leitgewebes in die Fruchtknotenhöhle in directer Verbindung steht, und zwar durch ein mehr oder weniger papillös entwickeltes Gewebe. Ueber die Art und Weise, wie dieses Gewebe die Funktion der Leitung und Ernährung der Pollenschläuche erfüllt, werden wir uns später an einer anderen Stelle eine Vorstellung zu bilden suchen.

IV.

Wir sind bereits im vorhergehenden Abschnitt zwei Mal auf den Fall gestossen, dass ein Fruchtknotenfach mehr als ein Ovulum umschloss (Linum, Citrus), sind aber über beide Beispiele schnell hinweggegangen. Dieser Fall ist jedoch ein bei den Angiospermen so verbreiteter, dass er eine eingehende Betrachtung verdient.

Als Ausgangspunkt derselben diene Mahonia Aquifolium. Der Fruchtknoten dieser Pflanze ist flaschenförmig und trägt einen kurzen Griffel mit einer schildförmigen Narbe (Fig. 33). Er ist einfächerig und umschliesst meist 4—5 am Grunde der suturalen Placenta befestigte Ovula (Fig. 36). Dieselben sind anatrop und apotrop und stehen aufrecht in der Fruchtknotenhöhle.

Auf der Narbe sind die Epidermiszellen zu einfachen Papillen entwickelt (Fig. 37) und ebenso auf der Wand, welche den kurzen Griffelcanal auskleidet. Wie schon Capus[1]) beschrieben, verfilzen sie sich hier derartig mit einander, dass sie ein lockeres Pseudoparenchym bilden.

Auf der Placenta, welche bei der Betrachtung von Querschnitten sofort in Folge ihrer Anschwellung nach der Fruchtknotenhöhle zu in die Augen fällt (Fig. 34, 35), sind die Epidermiszellen nur in dem obersten sich direct an den Griffelcanal anschliessenden Partieen zu ausgeprägten Papillen entwickelt (Fig. 34). Dieselben gehen weiter unten schnell in Zellen über, deren Wände nur ein klein wenig nach aussen hervorgewölbt sind. Dieselben unterscheiden sich jedoch deutlich von den übrigen Epidermiszellen der Innenseite des Carpellblattes durch ihre Kleinheit und ihren metaplasmatischen Inhalt (Fig. 38 u. 40).

[1]) l. c. p. 218.

Untersucht man diese Epidermiszellen der Placenta, wenn die Knospen ungefähr 3 bis 4 Millimeter hoch sind, so sind sie deutlich von einer Cuticula überzogen (Fig. 41), und die darunter liegenden Parenchymzellen sind zu gleicher Zeit dicht mit Stärke angefüllt. Auf späteren Zuständen verschwindet die letztere und die Cuticula wird wellenförmig von der Cellulosehaut abgehoben (Fig. 42). Bricht die Knospe schliesslich auf, so ist die Cuticula in einiger Entfernung von den Cellulosewänden noch deutlich nachzuweisen, zeigt unregelmässige Contouren und ist oft zerrissen. Die Placenta ist nun gerüstet zur Leitung und Ernährung des Pollenschlauches (Fig. 38).

Behandelt man die Präparate, welche den oben geschilderten Vorgang der Cuticulaabhebung zeigen, mit Chlorzinkjodlösung, so gewinnt man ganz die nämlichen Bilder, wie sie Hanstein in seiner grundlegenden Abhandlung „über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen" publicirt hat [1]). Die Cuticula färbt sich gelb, die Cellulosewände blau, während die zwischen beiden allmählich gebildete amorphe Masse farblos bleibt. Man vergleiche besonders die Abbildungen, welche Hanstein von den Colleteren bei Viola veröffentlicht hat (Tafel XII Fig. 109—114), und man wird die Uebereinstimmung beider Vorgänge sofort bemerken. Die farblose Masse ist mithin jedenfalls ein nach den gebräuchlichen Reactionen nicht farbig reagirender, gummiartiger Körper, welcher sich wahrscheinlich vermöge seiner physikalischen Constitution zur Leitung und vermöge seiner chemischen Zusammensetzung zur Ernährung der Pollenschläuche ganz besonders eignet.

Die eben geschilderte Art der Secretion, welche Hanstein Collagenbildung nennt, hat Behrens neuerdings auch bei Nectarien beobachtet, bei Nigella arvensis, Cestrum (vgl. Tafel II, Fig. 2—7 und Fig. 8—10) [2]). In dem von diesen gebildetem Secret, in dem Nectar, treiben die Pollenschläuche aber, wie schon mehrfach beobachtet, unter Anderen auch von Schleiden [3]), ebenso ihre Schläuche,

---

[1]) Botanische Zeitung 1868. Nr. 43.

[2]) Die Nectarien der Blüthen Flora 1879 S. A. p. 52 u. f. u. 56 u. f.

[3]) Grundzüge d. wiss. Bot. 2te Aufl. II, 362. „Man kann sich fast von jeder Pollenart ächte Schläuche zur Beobachtung verschaffen, wenn man sie in den von einigen Pflanzen abgesonderten süssen Saft, z. B. in den Nectarspiegel der Kaiserkrone, den reichlichen Nectar der Hoja carnosa, oder zuweilen auch nur in gehörig concentrirtes Zuckerwasser oder diluirten Honig legt." „Auch ohne menschliches Zuthun

wie in Zuckerlösung oder in der von der Narbe secernirten Flüssigkeit. Es ist daher anzunehmen, — und darauf weist auch das beobachtete transitorische Auftreten von Stärke hin — dass sich die mittleren Partieen der Aussenwände der Epidermiszellen auf der Placenta von Mahonia Aquifolium in ein flüssiges Amyloid zerlegen, welches dem Pollenschlauch die Stoffe zur Cellulosebildung liefert.

An Alkoholmaterial findet man leicht auf Querschnitten nach der Bestäubung in diesem Stoffe die Pollenschläuche eingebettet (Fig. 39), zuweilen ist dann die Cuticula nicht mehr zu beobachten, meist ist sie aber noch vorhanden, so dass dann die Pollenschläuche zwischen der Cuticula und den Cellulosewänden liegen. Die Pollenschläuche steigen gewöhnlich in sehr grosser Zahl nach den Eichen herab, in einem Falle zählte ich 32. Die Befruchtung der 4 bis 5 Ovula, zu welcher nur 4 bis 5 Pollenschläuche nothwendig sind, ist auf diese Weise gewiss gesichert.

Die Ovula sind, wie schon erwähnt, am Grunde der Placenta entwickelt, sie sitzen auf einem kurzen Funikulus und sind anatrop. Die Mikropyle ist demnach der Placenta zugekehrt, aber doch noch eine kleine Strecke von ihr entfernt. Die Leitung des Pollenschlauches auf dieser Strecke übernimmt der Funikulus, indem die Epidermiszellen desselben ganz dieselbe Form und denselben Inhalt, wie die der Placenta zeigen und in ganz derselben Weise secerniren. Schon bei schwacher Vergrösserung erkennt man auf Längsschnitten der Ovula an der abgehobenen Cuticula, dass besonders auf der ventralen Seite des Funikulus bis zur Mikropyle hinein eine starke Schleimbildung stattfindet, weniger auf der dorsalen Seite (Fig. 43).

Erwähnenswerth ist noch, dass bei Berberis vulgaris von den 3 bis 5 gewöhnlich anatropen Eichen, welche der Fruchtknoten meist birgt, öfters eins atrop ist, wohl in Folge des Druckes der übrigen. Schleiden bemerkt bei der Erwähnung dieser Thatsache: „Die Umkehrung der Ovula scheint mir aber in ganz bestimmter Beziehung zu dem vorgeschriebenen Lauf der Pollenschläuche zu stehen, denn stets beobachtete ich, dass diese regelwidrig atropen Eichen unbefruchtet blieben“ [1]).

---

treiben die zufällig mit dem Nectar in Berührung kommenden Pollenkörner leicht Schläuche, und man findet oft auf dem Grunde der Blume ganze Massen confervenartigen Geflechts, welches sich als so getriebene, durch einander gewirrte Pollenschläuche ausweist.“

[1]) Nova Acta XIX 1839. Die Entstehung des Embryo bei den Phanerogamen.

Durch Mahonia Aquifolium wurde ich zuerst auf die Schleimbildung der Epidermiszellen der Placenta und des Funikulus aufmerksam gemacht, und zwar zeigte eine Vergleichung frischen Materials mit solchem, welches längere Zeit in Alkohol gelegen hatte, dass der letztere in diesem Falle geeignet ist, die einzelnen Zustände zu fixiren. Bei einer genaueren Untersuchung der Secretion des Leitgewebes dürfte nach meinen Erfahrungen ausserdem noch doppeltchromsaures Kali und 1 % Chromsäure mit Vortheil zum Fixiren in Anwendung zu bringen sein.

Nachdem ich obige Beobachtungen an Mahonia gemacht, war es leicht die gleiche Erscheinung bei anderen Familien der Angiospermen nachzuweisen.

Ornithogalum nutans besitzt einen dreifächerigen Fruchtknoten, wie alle Liliaceen. In jedem Fache sind an der axilen Placenta 2 Reihen Ovula entwickelt, welche ihre dorsalen Seiten einander zu-, ihre ventralen Seiten, demnach auch ihre Mikropylen, von einander abkehren. Die Ovula sitzen auf einem kurzen Funikulus, der auf der ventralen Seite ein wenig angeschwollen ist [1]. Wie der weite Griffelkanal allmählich in die drei Fruchtknotenfächer übergeht, ist aus den Figuren 44 bis 48 leicht zu ersehen.

Das Leitgewebe wird von papillös entwickelten Epidermiszellen gebildet, welche den ganzen Griffelkanal auskleiden (Fig. 44) und die Placenta ebenso wie die ventrale Anschwellung des Funikulus überziehen (Fig. 46 bis 48). Diese Papillen besitzen überall die gleiche Form und den gleichen, feinkörnigen, an Material, welches in Alkohol gelegen, braungelb aussehenden Inhalt. Warum Capus zu der Ansicht gelangt, dass die Papillen auf dem Funikulus mit dem Leitgewebe nichts zu thun haben, ist mir nicht ersichtlich [2]. Dieselben sind vielmehr ebenso wie die übrigen Papillen zur Blüthenzeit mit einer Schleimschicht überzogen, welche an Alkoholmaterial leicht nachzuweisen ist. Dieselbe zeigt zuweilen eine feinkörnige Structur und bleibt mit Chlorzinkjodlösung behandelt farblos (Fig. 49).

Bei Anthericum Liliago kann man sehr schön beobachten, wie mächtig diese Masse über der ventralen Anschwellung des Funikulus entwickelt ist, und wie auf diese Weise die Mikropyle von ihr ganz umhüllt wird (Fig. 50). Ebenso wie bei Mahonia findet

[1]) Capus hat bereits erwähnt, dass diese Anschwellung des Funikulus den Liliaceen eigenthümlich sei. Er hat die gleiche Erscheinung auch noch bei anderen Familien beobachtet. l. c. p. 241.

[2]) l. c. p. 242.

man auch bei diesem Object nach der Bestäubung die Pollenschläuche in die homogene Masse eingebettet.

Von Ornithogalum pyramidale stand mir genügend junges Material zur Verfügung, um die Bildung des Secretes zu beobachten. Es wird ebenso wie bei Mahonia, indem wahrscheinlich die mittleren Wandpartieen verschleimen, eine dünne Cuticula abgehoben, welche zerreisst und auf späteren Zuständen meist nicht mehr nachzuweisen ist. Fig. 51 stellt den Zustand dar, wo die Cuticula abgehoben und zum Theil bereits zerrissen ist. Der ganze Process spielt sich hier ziemlich frühzeitig und rasch ab, in Knospen von ungefähr 3 bis 4 Millimeter Höhe.

Beiläufig sei noch bemerkt, dass wie bei Berberis vulgaris auch bei Liliaceen ein Fall beobachtet worden ist, wo ein Ovulum in Folge seiner unvollständigen Krümmung nicht befruchtet wurde. Agardh bildet dieses Eichen von Colchicum autumnale auf Taf. I, Fig. 15 in seiner „theoria systematis plantarum" ab und sagt in der Figurenerklärung: „gemmula hemianatropa sterilis a pistillo jamjam foecundato sumta."

Verbascum Thapsus ist wohl das günstigste Object, um sich über die Schleimbildung schnell zu orientiren. Der Fruchtknoten wird, wie bei allen Scrophulariaceen von 2 Carpiden gebildet, deren allmähliche Verschmelzung zu einer centralen Placenta auf Querschnitten leicht zu verfolgen ist (Fig. 55, 56, 57). Die Epidermiszellen der Placenta sind klein, mit feinkörnigem, an Alkoholmaterial gelblich aussehendem Inhalt versehen, und die Zellwände nach aussen nur wenig papillös hervorgewölbt. Die letzteren sind, wenn man Knospen untersucht, zuerst von einer Cuticula überzogen, die allmählich in derselben Weise, wie in den eben geschilderten Fällen, abgehoben wird, es bedarf bloss eines Hinweises auf die Figuren 52, 53, 54. Die Cuticula färbt sich mit Chlorzinkjodlösung gelb, die zur Blüthenzeit etwas angeschwollenen Zellwände blau und die dazwischen liegende Schleimschicht bleibt farblos. Der ganze Vorgang spielt sich auch hier im Knospenzustand ab[1]). Die Ovula sind sehr zahlreich entwickelt und anatrop (Fig. 58). Die Epidermiszellen des an der Basis etwas angeschwollenen Funikulus haben die gleiche Form und den gleichen Inhalt, wie die Papillen der Placenta und secerniren in derselben Weise.

---

[1]) Capus bemerkt l. c. p. 247, dass bei Verbascum vernale die Zellwände sehr angeschwollen seien.

Durch die genauere Untersuchung einiger concreter Beispiele haben wir festgestellt, dass die Placenta und der Funikulus secerniren und wie sie secerniren. Freilich verdient der letzte Punkt, die Art und Weise der Secretion, noch viel ausgedehnter und eingehender behandelt zu werden, besonders mit vergleichender Berücksichtigung der Secretion der Narbenpapillen, der Nectarien und anderer Drüsen, mit genauer Beachtung des chemischen Inhalts der secernirenden Zellen u. s. w. Es kam jedoch für die in der vorliegenden Arbeit zu lösenden Fragen nur auf die Thatsache an, dass die Epidermiszellen der Placenta und des Funikulus secerniren.

Darauf wiesen übrigens schon die besonders Secretionsorganen eigenthümliche Gestalt und der Inhalt derselben hin und sodann einzelne Beobachtungen von Behrens [1]), nach welchen die Wandungen des Griffelkanals, die meist von ganz den nämlichen Zellen bekleidet sind wie die Oberfläche der Placenta, secerniren. Er sagt z. B.: „Bei Helianthemum mutabile sind die Wandungen des Griffelkanals dicht mit kleinen höckerförmigen Zellen austapezirt, deren im höchsten Grade quellbaren Membranen so aufgeschwollen sind, dass ihr Durchmesser die Zelllumina an Grösse bei weitem übertrifft. Diese Zellschicht secernirt kleberige, schleimartige Substanzen.“

Bei den von mir näher untersuchten Beispielen betheiligen sich, wie es scheint, an der Bildung des Secrets direct nur die Epidermiszellen der Placenta und des Funikulus. Es ist jedoch möglich, dass ebenso wie bei den Nectarien [2]) auch unter diesen liegende Zellschichten gleiche Function besitzen. Capus gibt an [3]), dass bei Orchideen und Saxifrageen oft mehrere Zellschichten unter der Epidermis den das Leitgewebe charakterisirenden Inhalt besässen; aus seinen Figuren kann man sich jedoch kein Urtheil über diese Frage bilden.

Wie schon mehrfach erwähnt, spielt sich die Schleimbildung im Knospenzustand ab, also ohne einen Reiz von Seiten des Pollens. Interessant wäre es in dieser Beziehung die Orchideen zu untersuchen, ob die Placenten hier secerniren, ob sie dies bereits vor der Bestäubung thun, oder ob die Secretion ebenso wie die Entwickelung der Ovula erst durch den Pollen angeregt wird.

Bei Mahonia Aquifolium, bei den Liliaceen und Scrophularia-

---

[1]) Unters. über d. anat. Bau d. Griffels u. d. Narbe 1875 p. 21.
[2]) Vgl. die Arbeit von Behrens „über Nectarien“ Flora 1879.
[3]) l. c. p. 229 u. 30.

ceen sind es nur die Ränder der Carpiden, welche Ovula produciren; in Folge dessen bilden nur hier die Epidermiszellen das zur Leitung und Ernährung der Pollenschläuche nothwendige Secret. Es kommt jedoch auch vor, dass die Ovula auf der ganzen Innenfläche des Carpids zerstreut entwickelt sind, so bei den Butomeen, Hydrocharideen, Lardizabaleen und Nymphaeaceen.

Bei Nuphar luteum und Brasenia peltata hat Strasburger beobachtet [1]), dass sie sogar genau in der Mediane des Carpids stehen können. Daher lässt es sich erklären, dass bei Nuphar luteum z. B. auf der ganzen Innenfläche des Fruchtblattes eine mächtige Schicht körnigen Schleimes gebildet wird. Wie dieselbe entsteht, konnte ich nicht verfolgen, da es mir an Material fehlte. In ganz jungen Knospen, wo sich der Schleim noch nicht gebildet hatte, waren die Zellen gleich unter der Epidermis der Innenseite des Carpids dicht mit Stärke gefüllt, die jedenfalls bei der Secretion später verbraucht wird.

Auf vieleiigen Placenten ist bekanntermassen die Mikropyle der Ovula in der Regel denselben dadurch sehr genähert und für den Eintritt des Pollenschlauches günstig gelegen, dass sich die Eichen nach ihnen in anatroper, campylotroper oder ähnlichen Formen zurückkrümmen.

Uebrigens gibt es Beispiele, bei denen die Ovula auf vieleiigen Placenten nicht nach denselben zurückgekrümmt, sondern atrop geblieben sind. Wir werden im nächsten Abschnitt einige derartige Fälle erörtern.

Auf der kurzen Strecke, welche der Pollenschlauch von der Placenta bis zur Mikropyle auch bei den gekrümmten Eichen noch durchwachsen muss, übernimmt, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, der Funikulus die Leitung; und zwar ist derselbe entweder auf seinem ganzen frei ausgegliederten Theile den Pollenschlauch zu führen befähigt (Mahonia) oder nur auf seiner ventralen Seite (Liliaceen).

Letzteres ist auch in exquisiter Weise bei den Cacteen der Fall.

Hier sind auf der ventralen Seite des sehr lang gestreckten und merkwürdig gekrümmten Funikulus lange einzellige Papillen entwickelt. Fig. 59 und 60 zeigen dies bei Cereus speciosus Hort. Krüger berichtet in seinem Aufsatz „über die Befruchtung bei den Orangen“ das nämliche von Opuntia und bemerkt noch, dass sich

---

[1]) Die Angiospermen u. die Gymnospermen 1879 p. 57.

hier die Papillen selbst bis ins Innere des so eigenthümlich geformten äussern Integuments erstrecken [1]).

Was die Familie der Cruciferen anlangt, bei welcher der Funikulus des campylotropen Eichens bekanntlich ebenfalls oft sehr lang ist, so hat Krüger denselben bei Lepidium virginicum auch mit Papillen bekleidet gefunden und gesehen, wie der Pollenschlauch an ihnen entlang schleicht und mehr oder weniger fest mit ihnen verklebt. Sehr leicht lassen sich auch bei Lepidium sativum und Iberis amara die Pollenschläuche auf dem Funikulus finden, an welchem die Mikropyle in diesen Fällen dicht anliegt und den Pollenschlauch somit gleichsam auffängt.

V.

Bei den Aroideen ist in Folge der sehr variabeln Insertion der meist atropen Ovula die Lage der Mikropyle in der Fruchtknotenhöhle oft scheinbar sehr ungünstig für den Eintritt des Pollenschlauchs, und Hofmeister [2]) meinte, dass besonders aus diesem Grunde die Pollenschläuche bei den Aroideen so lange Zeit brauchten, um von der Narbe zur Mikropyle zu gelangen (5 Tage mindestens). Es war daher von besonderem Interesse den Bau des Fruchtknotens an einigen Arten dieser Familie zu studiren.

Atherurus ternatus zeigt zunächst sehr einfache Verhältnisse. Das einzige atrope Ovulum ist an der Basis des Ovariums inserirt, die Mikropyle also der Mündung des Griffelkanals zugekehrt und derselben sehr genähert (Fig. 61), ebenso wie bei Polygonum. Der obere Rand des Integuments reicht jedoch nicht wie bei letzterem bis an die Fruchtknotenwand hinauf, es ragt dafür aber ein Papillenschopf von der Mündung des Griffelkanals aus bis in die röhrenförmige langgestreckte Mikropyle hinein (Fig. 62).

Bei Arum maculatum tritt der Fall ein, dass die Ovula auf einer vieleiigen Placenta nicht auf dieselbe, wie gewöhnlich, zurückgekrümmt, sondern atrop sind, und zwar trägt hier die einzige parietale Placenta des Fruchtknotens 4 bis 6 derartig gerichtete Ovula. Von der Narbe, welche hier von mehrzelligen Papillen gebildet wird, führt ein kurzer Kanal in die Fruchtknotenhöhle. Rings um dessen Mündung sowie auf der ganzen Placenta sind Papillen von sehr verschiedener Länge entwickelt, die einen

---

[1]) Bot. Ztg. 1851. S. 62.

[2]) Abhandl. d. math. phys. Cl. d. k. sächs. Gesellschaft d. Wissensch. V 1861. S. 648.

sind einzellig, sehr viele mehrzellig, doch höchstens aus 4 Zellen bestehend, zuweilen sind sie auch verzweigt (Fig. 63 u. 64)[1]).

Sie beginnen sich aus den Epidermiszellen zu einer Zeit zu entwickeln, wo die Integumente den Nucellus noch nicht vollständig umschlossen haben. Die die Mündung des erwähnten Kanals umgebenden Papillen hängen meist schräg nach den Mikropylen der Ovula herab, während die Papillen der Placenta die gleiche Richtung wie die Ovula und viele auch ungefähr die gleiche Länge wie dieselben besitzen.

Von diesen Papillen scheint der Schleim herzurühren, welcher zur Blüthezeit von der Mündung des Kanals aus rings um die Ovula entwickelt ist und sogar die Mikropylen umgibt.

Aehnlich verhält es sich mit Philodendron pinnatifidum. Der Fruchtknoten ist hier fünffächerig, und jedes Fach ist mit der Narbe durch einen besonderen Kanal verbunden. Die Ovula sind zahlreich auf der axilen Placenta inserirt (Fig. 65), hinsichtlich ihrer Form atrop und insofern merkwürdig, als sie nicht, wie gewöhnlich, an ihrer Basis mit dem Funikulus zusammenhängen, sondern seitlich an demselben befestigt sind (Fig. 66). Die Placenta ist wie bei Arum mit Papillen bekleidet, jedoch nur mit einzelligen (Fig. 67). Diese scheinen die schleinige Masse zu erzeugen, welche auch hier die Ovula überzieht und ihre Mikropylen umgibt (Fig. 65).

In dem dreifächerigen Fruchtknoten von Acorus Calamus ist ebenfalls eine axile Placenta vorhanden, welche jedoch nur auf den obern Theil der Carpellsutur beschränkt ist. Nach jedem Fach führt direct auf dieselbe von der Narbe aus ein Kanal. Die atropen Ovula, an Zahl 3 bis 4, hängen von der Placenta in die Höhlung eines jeden Fruchtknotenfaches hinab. Die Placenta ist mit einzelligen Papillen bekleidet und ebenso ein kleiner Fortsatz, den sie unterhalb der Insertionsstelle der Ovula nach unten entsendet. Diese Papillen secerniren jedenfalls die schleimige Masse, welche zur Blüthezeit die Placenta überzieht und von dem Fortsatz aus längs der Ovula bis zur Mikropyle hinabreicht (Fig. 68). Die Lagerung dieses Schleimes ist am deutlichsten zu sehen, wenn man direct aus dem Alkohol genommenes Material in Glycerin beobachtet. Nach einiger Zeit fängt jedoch der Schleim an zu quellen und die Verhältnisse werden dann undeutlich.

---

[1]) Zur Beobachtung dieser Verhältnisse eignet sich am besten frisches Material, da Alkohol die Papillen nicht günstig fixirt.

Interessant ist, dass die Mikropyle hier von einem grossen Schleimtropfen umhüllt ist, welcher vielleicht von den Integumenten gebildet wird. Dieselben lösen sich nämlich an ihrem obern die Mikropyle bildenden Rande in lange einzelne Papillen auf (Fig. 69), welche in ihrem Aussehen denen der Placenta völlig gleichen, höchstens, soweit sie dem äussern Integument angehören, an ihrer Spitze sich zuweilen gabeln oder eine seitliche Anschwellung besitzen (Fig. 70). Das Letztere lässt sich nur an frischem Material beobachten, da die Structur der Papillen ebenso wie bei Arum leidet, wenn man sie mit Alkohol zu fixiren sucht.

Dieser papillöse Bau der Mikropyle dürfte vielleicht Acorus Calamus allein eigenthümlich sein, während die Bekleidung der Placenta mit langen Papillen eine ziemlich allgemeine Erscheinung bei den Aroiden zu sein scheint. So gibt Hofmeister [1]) derartige Papillen für Pothos pentaphylla, longifolia und Philodendron Imbe an, und Irmisch [2]) beschreibt sie für Ambrosinia Bassii. Bei der letzteren Pflanze scheinen sie verzweigt zu sein, wie Irmisch sagt „nicht unähnlich den Sprossverbänden mancher Opuntien, indem die zarten Zellen, in denen ich einzelne sehr kleine Körnchen sah, den einzelnen Sprossen der Opuntien entsprechen.“

Capus beschreibt mehrzellige, einfache oder verzweigte Papillen für Spathiphyllum cannaefolium [3]) und einzellige für Philodendron cordatum [4]).

Alle diese Bildungen scheinen die Aufgabe zu haben, Schleim zu secerniren. Dieser Schleim ist das verbindende Medium in der Fruchtknotenhöhle zwischen der Mündung des Kanals, der die Pollenschläuche von der Narbe in dieselbe leitet, und den Mikropylen der einzelnen Ovula, wie wir es bei allen besprochenen Beispielen gesehen.

Der eigenthümliche Bau des Leitapparates der Aroideen, wie wir ihn eben an mehreren Beispielen kennen gelernt haben, wird jedenfalls durch die ungewöhnliche Stellung der atropen Ovula mit bedingt.

Die Stellung des Eichens bei Atherurus ternatus schliesst sich noch an bekannte, bei den Angiospermen häufig zu beobachtende

---

[1]) Neue Beiträge z. Kenntniss d. Embryos. Abh. d. sächs. Akad. d. Wissensch. math. phys. Klasse V. Vgl. Tafel VIII u. IX.

[2]) Beiträge zur vgl. Morphologie d. Pflanzen. 5. Abth. über einige Aroideen 1874 p. 25.

[3]) l. c. p. 245.

[4]) l. c. p. 245.

Fälle an; bei Arum maculatum sind die Ovula schon an der Sutur hinauf gerückt und ragen frei in die Fruchtknotenhöhle hinein, ein Fall, der bei den Angiospermen nicht eben häufig ist [1]). Bei Acorus Calamus stehen sie noch seltsamer, indem sie vom obern Theil der Sutur frei in die Höhlung des Ovariums hinabhängen, und bei Helicodiceros crinitus kommt sogar der Fall vor, dass ein Theil der Ovula basal inserirt ist und die Mikropyle nach der Spitze des Fruchtknotens hin kehrt, während ein anderer Theil der Ovula umgekehrt an der Spitze inserirt ist und in den Fruchtknoten herabhängt. (Vgl. Fig. 71 eine nach Schott (Aroideae 1853 Tab. 27) copirte Abbildung.)

VI.

Zum Schluss noch einige Beispiele, bei denen die Ovula auf einer freien Centralplacenta inserirt sind! Es kommt hier natürlich vor Allem darauf an zu finden, wie der Pollenschlauch aus dem Griffel auf die Placenta gelangt.

Im Grunde des Ovars von Calla palustris stehen auf einer kreisförmigen, niedrigen, centralen Anschwellung gewöhnlich gegen 10 aufrechte anatrope Ovula im Kreis herum, derartig, dass sie ihre dorsalen Seiten alle der Mitte des Fruchtknotens zu, ihre ventralen nach aussen kehren. Die Mündung des Kanals, welcher die Narbe mit der Fruchtknotenhöhle verbindet, ist von einem Kranz kurzer Papillen umgeben, ebenso die Mikropyle eines jeden Ovulums (Fig. 72, 73). Die Verbindung zwischen beiden wird dadurch hergestellt, dass die Ovula von einer mächtigen Schleimmasse wie von einem Mantel umhüllt sind, welche sich vom Grunde des Fruchtknotens bis zur Mündung des erwähnten Kanals hinaufzieht. Dieser Schleim erhärtet in Alkohol zu einer festen weissen Masse, die in Glycerin bald bis zur Unkenntlichkeit aufquillt.

Im Grunde des Ovars von Luzula pilosa sind 3 anatrope aufrecht stehende Ovula entwickelt, deren dorsale Seite nach innen, die ventrale nach aussen gekehrt ist (Fig. 74).

In die Mikropyle ragt ein Schopf einzelliger Papillen hinein (Fig. 77) [2]).

---

[1]) Bei Akebia quinata tritt jener Fall ein, und zwar sind die Ovula auf der ganzen Innenseite des Carpids zerstreut. Nach einer Abbildung von Sachs sind auf der Placenta Papillen entwickelt, die vielleicht zur Schleimabsonderung dienen. (Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. Fig. 357.)

[2]) Agardh bildet ihn auch für Luzula campestris ab. (theoria systematis plantarum Taf. I, Fig. 2.)

Die Mündung des Griffelkanals wird mit den Mikropylen der Ovula hier durch drei Leisten verbunden, die von der Spitze bis zur Basis des Fruchtknotens zwischen den Eichen hinablaufen und von den verschmolzenen Rändern der drei Carpiden gebildet werden (Fig. 75). Die Epidermiszellen der drei Leisten sind klein und dicht mit plasmatischen Stoffen angefüllt, die charakteristischen Eigenschaften eines secernirenden Epithels (Fig. 76).

Caryophylleen.

Diese Familie bietet bekanntlich alle Uebergangsformen von einem vollständig gefächerten Fruchtknoten (z. B. Silene dichotoma) bis zu einem solchen mit freier centraler Placenta dar.

Der Fruchtknoten von Saponaria ocymoides z. B. enthält im ausgebildetem Zustande eine centrale Placenta. Ursprünglich ist er jedoch zweifächerig, indem die Ränder zweier Carpiden zu einem axilen Gewebekörper verschmolzen sind, und die Placenta, das ist dieser axile Gewebekörper, wird erst dadurch frei, dass die Scheidewände später schwinden (Fig. 78 u. 83).

Die Placenta trägt 4 Reihen campylotroper Ovula, von denen immer je zwei Reihen ihre Mikropylen einander zukehren (Fig. 78, 80). Zwischen je zwei Reihen läuft ein Streifen Leitgewebe an der Placenta herab, der Art, dass die Mikropylen der Ovula demselben zugekehrt sind [1]). An der Bildung desselben betheiligt sich nicht nur die Epidermis, sondern, wie es scheint, noch eine Gruppe unter derselben liegender Parenchymzellen. Die letzteren stellen ein Gewebe mit verschleimten Zellwänden dar, während die Epidermiszellen zu langen Papillen ausgewachsen sind, welche bis zur Mikropyle der einzelnen Ovula reichen und den Pollenschlauch jedenfalls nach derselben hinzuführen haben, da der Funikulus für diese Funktion nicht differenzirt ist (Fig. 79).

Die Papillen sind bei Lychnis vespertina länger, da hier die Ovula auf einem längeren Funikulus sitzen, und die Mikropyle daher weiter von der Placenta entfernt ist (Fig. 84). Zur Blüthezeit findet man von der Cellulosehaut derselben eine dünne Cuticula ein wenig abgehoben, jedenfalls zum Zwecke der Schleimbildung (Fig. 85). Nach der Befruchtung sterben diese Papillen ab.

Um auf Saponaria ocymoides zurückzukommen, so verschmä-

---

[1]) Ueber die Entwickelung dieses Leitgewebes vgl. Capus l. c. p. 230.

lert sich hier die centrale Placenta an ihrem Gipfel und geht schliesslich in 2 Bänder über, welche die Verbindung zwischen ihr und der Spitze des Fruchtknotens herstellen (Fig. 81). Diese Bänder sind einfach die Fortsätze der beiden an der Placenta herablaufenden Leitstreifen. Man sieht sie daher auf Längsschnitten nur, wenn man in der Richtung der Linie a schneidet. (Vgl. Fig. 78). Führt man dagegen die Schnitte in der auf der ersteren senkrecht stehenden Richtung b, so sieht man nur einen Streifen, da der andere entweder durch den Schnitt entfernt worden ist oder vom ersteren verdeckt wird (Fig. 80).

Diese beiden Leitbänder sind, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, die Ueberreste der im obern Theil des Fruchtknotens nicht mit einander zur Verschmelzung gelangenden Carpellcommissuren (Fig. 82).

Bei Drypis spinosa, wo zwei Ovula auf der Basis des Fruchtknotens inserirt sind, laufen ebenso zwei Bänder zu denselben von der Spitze herab [1]). Dieselben sind jedenfalls auch die Reste zweier Commissuren, wie bei Saponaria, und dienen zur Leitung der Pollenschläuche.

Primulaceae.

In dieser Familie gelangt die freie vieleiige Centralplacenta zur typischen Ausbildung. Dieselbe steht jedoch auch hier, worauf schon mehrfach aufmerksam gemacht worden ist [2]), mit dem Griffel in directer Verbindung, und zwar in folgender Weise.

Bei Anagallis arvensis verschmälert sich die, wie bei allen Primulaceen, am Grunde des Ovars vermittelst eines Stieles befestigte Placenta allmählich nach oben und läuft schliesslich in eine kurze Spitze aus, auf welche das Leitgewebe des Griffels direct aufstösst (Fig. 86).

Bei Primula sinensis ist diese Spitze noch deutlicher ausgebildet und ragt hier in die Oeffnung des Griffelkanals hinein (Fig. 89).

Am auffälligsten fand ich sie bei Primula elatior entwickelt; (Fig. 90) hier erreicht sie oft die Länge von 1 Millimeter, so dass man sie ohne Vergrösserung bereits ganz deutlich wahrneh-

---

[1]) Payer, Traité d'organogénie comparée de la fleur. pl. 71.

[2]) So bereits von A. d. St. Hilaire (Mémoire sur les plantes aux quelles on attribue un placenta central libre. Mémoires du mus. d'hist. nat. II. 41). Ferner von Duchartre in seinem bekannten Aufsatz „organogénie de la fleur des plantes à placenta central libre" (Annal. d. scienc. nat. 3. Sér. II.

men kann. Freilich ist hier die Präparation nicht ganz leicht, da die dünne Spitze sehr leicht abbricht und in dem Griffelkanal stecken bleibt, in den sie eine ziemliche Strecke weit hineinreicht. Relativ am leichtesten ist sie noch an Alkoholmaterial in ihrer ganzen Länge heraus zu präpariren.

Duchartre hat diesen Bau der Placenta bei den verschiedensten Gattungen der Primulaceen bereits in eingehender Weise beschrieben und immer auf die durch diesen Bau verursachte Verbindung der Placenta mit dem Griffel aufmerksam gemacht.

In neuerer Zeit hat Duncan [1]) gestützt auf Beobachtungen an Primula vulgaris behauptet, Duchartre habe bei seiner Untersuchung eine Monstrosität vor sich gehabt, die freie Placenta habe nur an ihrem Grunde Verbindung mit dem Ovarium, gar keine mit dem Griffel; die Pollenschläuche sollen nach demselben der Ovarialwand abwärts folgen, dann in der Placenta selbst aufwärts biegen, bis sie auf einen Fibrovasalstrang stossen, durch welchen sie nach aussen geleitet werden zur Mikropyle eines Ovulums.

Capus scheint aus dieser Angabe zu schliessen, dass bei den Primulaceen ganz allgemein die Pollenschläuche an der Fruchtknotenwand hinabstiegen und in der Placenta wieder hinauf [2]).

Vergleicht man jedoch bei Anagallis arvensis die Epidermiszellen, welche die Wand des Fruchtknotens im Innern auskleiden, mit denen, welche die Placenta überziehen, so findet man, dass die letzteren ein wenig papillös und protoplasmareich sind und zur Blüthezeit der Cuticula entbehren, Eigenschaften, die für das secernirende Leitgewebe charakteristisch sind, während die ersteren protoplasmaarm, fast gar nicht hervorgewölbt und zur Blüthezeit mit einer Cuticula überzogen sind, demnach sich zur Leitung des Pollenschlauches wohl wenig eignen (Fig. 87 u. 88).

Wie fernerhin der Pollenschlauch in die Placenta hineingelangen und in derselben zu den einzelnen Eichen wieder hinaufgeleitet werden kann, habe ich mir vergebens klar zu machen und zu beobachten gesucht; vielmehr gelingt es leicht, die Pollenschläuche an der Spitze der Placenta und auf deren Oberfläche zu finden.

Ich komme somit zu der Ansicht, dass die Placenta selbst auf ihrer Oberfläche die Pollenschläuche zu den Eichen führt, und

---

[1]) Just, Botanischer Jahresbericht von 1873. S. 219.
[2]) l. c. p. 235.

für diese Ansicht spricht sowohl die directe Beobachtung der Pollenschläuche auf derselben, als auch ihr gesammter eben erörterter Bau.

Die gleiche Verbindung der centralen Placenta mit dem Griffel, wie ich sie bei den Primulaceen ebenso wie Duchartre in allen untersuchten Fällen beobachtet habe, beschreibt übrigens St. Hilaire[1]) auch für die Lentibulariaceen, und die Spitze des centralen Samenträgers von Santalum album ragt gleichfalls in den Griffelkanal hinein, so dass sie, nach den Beobachtungen von Schacht[2]) und wie ich mich selber an Alkoholmaterial überzeugt habe, die herabwachsenden Pollenschläuche auffängt. Ausserdem wachsen bekanntlich bei dieser interessanten Pflanze die Embryosäcke aus dem Nucellus der integumentlosen Ovula heraus an der Placenta weit hinauf. Die letztere ist an der Stelle, wo die 3 Embryosäcke endigen und die Eizellen führen, sehr schmal, so dass die Chancen sehr gross sind, dass Pollenschläuche, welche Schacht oft in grosser Zahl (zu 12—20) im Staubweg der bestäubten Blüthen fand, wenn sie von der Spitze der Placenta aufgefangen worden sind und an derselben hinabwachsen, auf die Embryosackspitzen stossen und die Befruchtung vollziehen.

Die Spitze, in welche sich die Placenta der Primulaceen an den von uns untersuchten Objecten nach oben verschmälert und welche entweder mit dem Leitgewebe des Griffels in directer Berührung steht oder in den Griffelkanal hineinreicht, hat nach alledem jedenfalls die Aufgabe vermöge ihrer secernirenden Oberfläche die herabwachsenden Pollenschläuche aufzufangen und zu dem die Ovula tragenden Theil der Placenta hinabzuleiten.

Ergebnisse.

Wie wir bereits in dem historischen Theil der Einleitung hervorgehoben, war Amici[3]) der erste, welcher beobachtete, dass die Pollenkörner der Angiospermen auf der Narbe Schläuche treiben und bei Yucca gloriosa scheint er zum ersten Mal den Pollenschlauch von der Narbe bis hinab zur Mikropyle eines Ovulums verfolgt zu haben. Amici legte sich damals auch sogleich die

---

[1]) l. c. p. 53.
[2]) Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 4 u. p. 10.
[3]) Annal. d. scienc. nat. 1830.

Frage vor, woher denn die Pollenschläuche besonders bei solchen Pflanzen, die einen langen Griffel besässen, das Material zu ihrem Wachsthum bezögen? Der Inhalt der Pollenkörner allein genüge doch nicht, um einen so langen Schlauch zu bilden. Er kam zu der Ansicht, dass die Schläuche, einmal in das Leitgewebe eingetreten, aus eben diesem ihre Nährstoffe bezögen, die zur Cellulosebildung nothwendig.

„La circulation qui continue pendant beaucoup de temps dans le boyau et mes autres observations me confirment dans cette idée."

Und in der That, fasst man Beispiele ins Auge wie Cereus speciosus Hort., wo der Pollenschlauch einen Griffel von 11 Centimeter Länge durchwachsen muss oder Colchicum autumnale mit seinem oft dreizehnzölligen Griffel oder Digitalis purpurea, wo die Entfernung von der Narbe bis zur Mikropyle 1100 mal grösser ist als der Durchmesser eines Pollenkornes [1]), so drängt sich einem eo ipso die Vermuthung auf, dass der Pollenschlauch von aussen her seine Nahrung beziehen muss. Culturversuche haben nun ergeben, dass Pollenkörner zwar auch in reinem Wasser Schläuche treiben können, dass diese Schläuche dann aber nur so lange fortwachsen, bis alle Reservestoffe des Pollenkorns verbraucht sind [2]), dass es dagegen in Zuckerlösung, die man je nach den einzelnen Species in verschiedenen Concentrationsgraden anwenden muss, leicht gelingt, lange Schläuche zu cultiviren und die gleiche Intensität des Wachsthums derselben zu bewirken, wie sie im Griffel erreicht wird [3]).

Nährstoffe sind also von aussen her nothwendig. Wie steht es aber mit der Ansicht von Amici, dass sie das Leitgewebe dem Pollenschlauch liefere?

Von der Narbe ist schon seit langer Zeit bekannt, dass ihre Papillen eine klebrige Flüssigkeit secerniren, über deren chemische Zusammensetzung Behrens [4]), neuerdings folgendes angibt: „Die Anilinreaction zeigt stets Schleimsubstanzen an; es ist wahrscheinlich, dass amyloidartige Stoffe und dass Collagen in ihr vor-

---

[1]) Vgl. Tulasne, Etudes d'embryogénie végétale Annal. d. scienc. nat. Bot. 3. Sér. XII. 1849.

[2]) Vgl. van Tieghem, Annal. d. scienc. nat. Bot. 5. Sér. XII. p. 314. 1869.

[3]) Vgl. Strasburger, Ueber Befr. u. Zellth. p. 22 und Elfving, Jenaische Zeitsch. f. Naturw. XIII. 1879.

[4]) Anatomie d. Griffels u. d. Narbe. p. 28.

kommen, auch scheinen Gummi und Zucker und andere Kohlehydrate nicht zu fehlen."

Jedenfalls wird durch diese Nährlösung das Pollenkorn zum Austreiben seines Schlauches zunächst angeregt. Das weitere Wachsthum desselben im Griffel findet in einer schleimigen Masse statt, welche bei denjenigen Pflanzen, die keinen Griffelkanal besitzen, durch Verschleimung der äusseren Zellwandschichten des Leitgewebes entsteht, wie besonders Capus nachgewiesen, bei denjenigen, welche einen Griffelkanal besitzen, durch Sekretion der den Kanal auskleidenden Epidermiszellen.

Die Epidermiszellen der Placenta und eventuell des Funikulus secerniren, wie ich zuerst an einigen Beispielen näher erläutert habe (vgl. Abschnitt IV), ebenso eine schleimige Flüssigkeit, in welcher der Pollenschlauch bis zur Mikropyle hinwächst, und das Auftreten von Stärke in den secernirenden Zellen (bei Aristolochia Clematitis, Citrus Aurantium, Euphorbia helioscopia, Convolvulus althaeoides, Lychnis dioica, die letzteren nach Capus) oder transitorisch in dem darunter liegenden Parenchym (Mahonia Aquifolium, z. B.) weist darauf hin, dass in dem Secret amyloidartige Stoffe vorhanden sind, die sich besonders zur Cellulosebildung der Schläuche eignen.

Ich gelange nach alledem zu der Auffassung, dass die Pollenschläuche in einem von der Narbe bis zur Mikropyle gebildetem Secrete wachsen, aus dem sie ebenso wie aus einer Zuckerlösung ihre Nährstoffe beziehen. Das Secret wird von dem Leitgewebe gebildet, dessen Zellen sowohl hinsichtlich ihrer Form als hinsichtlich ihres Inhaltes diejenigen Eigenschaften besitzen, welche den zelligen Elementen bekannter Secretionsorgane z. B. der Nectarien eigenthümlich.

Was zunächst die Form anlangt, so sind die secernirenden Zellen auf der Narbe, im Griffel und im Fruchtknoten mehr oder weniger papillös, d. h. ihre Aussenwände sind hervorgewölbt, jedenfalls um die secernirende Oberfläche zu vergrössern.

Diese meist einzelligen Papillen treten uns auf der Narbe sowohl wie im Fruchtknoten in verschiedener Grösse entgegen. Klein und höckerförmig sind sie z. B. auf den Narben von Veronica grandis, Dictamnus Fraxinella, Thalictrum aquilegifolium (vgl. Behrens l. c. Tafel II), auf der Placenta von Mahonia Aquifolium (Fig. 38, 41, 42), von Luzula pilosa (Fig. 76), von Verbascum Thapsus (Fig. 52, 53, 54), sehr lang und haarförmig sind sie entwickelt auf den meisten Narben, im Fruchtknoten auf den Placen-

ten der Aroideen (Fig. 67) und Caryophylleen (Fig. 79 u. 84), über der Mikropyle der Euphorbiaceen u. s. w.

Bei Luzula pilosa finden sich in einem und demselben Fruchtknoten beide Formen vor, kleine höckerförmige und lange, haarförmige Papillen, die letzteren in der Nähe der Mikropyle entwickelt (vgl. Abschn. VI und Fig. 74—77).

Seltener sind die haarförmig entwickelten Papillen mehrzellig, so z. B. auf der Placenta von Arum maculatum (Fig. 64), nach Behrens auf der Narbenoberfläche von Myriophyllum verticillatum und Lopezia coronata (vgl. dessen citirte Arbeit Taf. II), und ebenso selten verzweigt, z. B. bei Arum maculatum im Fruchtknoten (Fig. 64) und bei Cereus grandiflorus auf der Narbe und im Griffelkanal (vgl. Behrens Taf. II Fig. 12—14). Mehrzellige Gebilde, welche flächen-, lappen- oder zungenartig ausgebreitet sind und an die Colleteren in Knospen erinnern, hat Behrens auf der Narbe von Sanguisorba officinalis und Helianthemum mutabile beobachtet.

Im Grossen und Ganzen sind die Papillen auf der Narbe mächtiger entwickelt als im Fruchtknoten, und zwar einfach deshalb, weil sie nicht nur als Secretionsorgane, sondern auch als Fangorgane functioniren.

Was schliesslich den Inhalt dieser Papillen anlangt, so ist er bei denjenigen des Fruchtknotens meist dicht, feinkörnig, an Alkoholmaterial braungelb aussehend und erinnert an das von Hanstein in Secretionsorganen von Knospen und von Behrens in Nectarien beobachtete „Metaplasma.“ Jedenfalls lässt sich das Leitgewebe meist schon durch diesen Inhalt von den übrigen ringsumliegenden Gewebeelementen leicht unterscheiden.

Ausser der Ernährung der Pollenschläuche hat das Leitgewebe, wie schon der Name sagt, die wichtige Aufgabe dieselben zu leiten, die Richtung ihres Wachsthums auf ihrem Wege von der Narbe bis zu der oft weit entfernten Mikropyle zu bestimmen.

Die Narbe steht daher zunächst mit der Fruchtknotenhöhle immer in directer Verbindung, entweder durch ein lockeres Gewebe, oder durch einen Kanal, dessen Wände secerniren. Ist der Fruchtknoten mehrfächerig, so theilt sich entweder der im Griffel einfache Kanal in ebenso viel einzelne Kanäle, als Fächer vorhanden, (Liliaceen, Ricinus etc.) oder es steht jedes Fach direct mit der Narbe durch einen eigenen Kanal in Verbindung. (Acorus Calamus etc.)

Die Vertheilung des Leitgewebes in der Fruchtknotenhöhle

hängt ganz von der Lage der Mikropyle ab. Bei Polygonum und Daphne (Fig. 1—4), wo dieselbe so dicht am Grunde des Griffels liegt, dass der Pollenschlauch direct aus demselben in sie hineinwachsen muss, ist natürlich im Fruchtknoten kein Leitgewebe entwickelt.

Meistens indessen liegt die Mikropyle nicht so günstig, und die Pollenschläuche müssen einen Theil der Fruchtknotenhöhle durchwachsen, ehe sie zur Mikropyle gelangen. Dann sind zunächst die Carpellblätter an bestimmten Stellen von der Insertionsstelle des Griffels bis zur Insertionsstelle der Ovula mit secernirenden papillösen Epithelien überzogen. Nothwendig ist auf jeden Fall, dass diese Epithelien secerniren, denn es wäre sonst nicht einzusehen, warum gerade an diesen Zellen die Pollenschläuche herabwachsen und nicht auch an den gewöhnlichen Epidermiszellen, welche die Wand des Fruchtknotens auskleiden. Durch den Schleim, den die Zellen des Leitgewebes bilden, werden die Pollenschläuche festgehalten und ihrem Wachsthum eine bestimmte Richtung angewiesen. Die Secretion ist es also, welche das Leitgewebe erst zum wirklichen Leitgewebe stempelt.

Gewöhnlich sind die Ränder der Carpiden mit secernirendem Epithel bedeckt, da an diesen meistens die Ovula entwickelt sind (Liliaceen, Scrophulariaceen etc.). Sind die Ovula über die ganze Innenfläche des Carpellblattes zerstreut, so betheiligt sich an der Secretion auch die ganze Epidermis derselben (Nuphar luteum).

In den Fällen ferner, wo die Mikropyle nicht direct der Placenta oder ihren lang entwickelten Papillen anliegt, nimmt auch der Funikulus entweder auf seiner ganzen Oberfläche (Mahonia Aquifolium, Verbascum Thapsus) oder auf seiner ventralen Seite (Cacteen etc.) Antheil an der Secretion und functionirt als Leitorgan.

Und bei Acorus Calamus scheinen rings um die Mikropyle die Ränder der Integumente selbst, indem sie secerniren, in die Leitung einzugreifen.

Carpellblatt, Funikulus und Integument können also in gleicher Weise derselben Aufgabe dienen, den Pollenschlauch zu leiten. Es gilt also auch hier der Satz, dass die gleiche physiologische Funktion oft von morphologisch sehr verschiedenen Gebilden erfüllt werden kann.

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass auch die Form des Ovulums, durch welche die Lage der Mikropyle bestimmt wird, vielfach zur Vervollkommnung des Leitapparates beiträgt; so fin-

den wir auf den vieleiigen Placenten die Ovula meistens nach denselben zurückgekrümmt in anatroper, campylotroper oder anderer Form, und auch in eineiigen Ovarien scheint zuweilen die Gestalt des Ovulums dem Eintritt des Pollenschlauches angepasst zu sein (Plumbagineen vgl. Abschn. II und Fig. 13—16).

Erwägt man nun vorurtheilslos alle die zuletzt hervorgehobenen Momente, berücksichtigt man, dass in den genauer untersuchten Fällen das Leitgewebe sich immer bis an die Mikropyle erstreckt, dass es sogar zuweilen in dieselbe hineindringt (Euphorbia loricata Fig. 25. Luzula pilosa Fig. 77) und bedenkt man, eine wie grosse Zahl von Pollenschläuchen gewöhnlich in den Fruchtknoten hinabsteigt, so kann man wohl nicht zu dem Resultate wie Capus gelangen, dass in den meisten Fällen besondere Einrichtungen fehlen, welche den Eintritt des Pollenschlauches in die Mikropyle erleichtern, dass dieser Eintritt ein wunderbarer physiologischer Vorgang sei [1]).

Treten etwa bei diesem Vorgange uns unbekannte Kräfte in Wirkung, welche die Pollenschläuche in die Mikropyle hineinzögen, so könnten diese jedenfalls nur in einer Wechselbeziehung zwischen der Eizelle des Embryosackes und dem Pollenschlauche bestehen, etwa in der Art, wie sie Falkenberg [2]) in letzter Zeit für das Ei und die Spermatozoiden von Cutleria, einer Alge des Mittelmeers, angibt. Zwischen diesen beiden soll hier nämlich eine Anziehungskraft bestehen, die sich auf verhältnissmässig bedeutende Distancen geltend macht. Ob diese Kraft in der männlichen oder in der weiblichen Geschlechtszelle oder in beiden ihren Sitz hat, lässt Falkenberg dahin gestellt sein.

Zwischen der Eizelle der Angiospermen und dem Pollenschlauche besteht aber höchst wahrscheinlich eine derartige Distancewirkung nicht. Die Versuche, welche Strasburger besonders an Torenia anstellte, einer Pflanze, bei welcher der Embryosack zur Mikropyle herauswächst und die Eizelle daher für eine unmittelbare Einwirkung besonders günstig liegt, sprechen durchaus gegen die Annahme einer solchen Wirkung. Strasburger berichtet Folgendes [3]): „Ich brachte zahlreiche isolirte Ovula in Flüssigkeitstropfen, in denen Pollenkörner besonders schöne Schläuche gebildet hatten. Die Tropfen waren auf der Innenseite eines Deck-

---

[1]) l. c. p. 240.

[2]) Mittheil. der zoolog. Station v. Neapel. Bd. I. Heft 3. 1879.

[3]) Befrucht. u. Zellth. p. 54.

glases in einer Kammer suspendirt. Ungeachtet sich die Ovula nun, auch stundenlang oft unversehrt hielten, sah ich Pollenschläuche in keinem Falle mit dem freien Embryosackende der Torenia sich verbinden und noch viel weniger in die Mikropyle anderer Eichen dringen. Wo die Schläuche auf die Ovula trafen, wuchsen sie, sich denselben anschmiegend, über sie hinweg und trennten sich wieder von ihnen; ebenso konnten sie dicht an der Embryosackspitze passiren, ohne irgend wie von derselben beeinflusst zu werden."

Die Versuche von Elfving ergaben das gleiche Resultat[1]).

Man ist daher gestützt auf diese Experimente und gestützt auf den Bau des ganzen Leitapparates bei den verschiedensten Pflanzen gewiss zu der Annahme berechtigt, dass dem Pollenschlauch das Wachsthum in die Mikropyle hinein von aussen aufgenöthigt wird.

Die Mechanik dieses Vorganges sich freilich in allen Einzelheiten und bei allen Beispielen deutlich zu machen, wird zur Zeit schwerlich gelingen. In vielen Fällen wird schliesslich nur eine physikalisch-experimentirende Methode alle Fragen entscheidend beantworten können. „Wo diese aber auch Platz greifen soll, setzt sie", wie Alexander Braun[2]), richtig bemerkt, „eine vollkommene morphologische, resp. anatomische Orientirung voraus."

Zu einer solchen Orientirung hoffe ich aber zu Gunsten einer künftigen vollkommneren Lösung des vorliegenden Problems durch diese Arbeit einen kleinen Beitrag geliefert zu haben.

---

[1]) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XIII. p. 6.
[2]) Monatsber. d. Berliner Akademie. 1875. p. 266.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

Fig. 1—2. Polygonum divaricatum.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 2. Längsschnitt durch die von dem innern Integument gebildete Mikropyle. K Kernwarze. Vergr. 400.

Fig. 3—4. Daphne Mezereum.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 4. Längsschnitt durch die vom innern Integument gebildete Mikropyle. Vergr. 300.

Fig. 5—12. Senecio Doria. (Das Leitgewebe ist in den Fig. 5—8 schematisch durch dunkle Linien angedeutet.

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 6. Querschnitt durch den Griffel bei a in Fig. 5.

Fig. 7. Querschnitt durch den Fruchtknoten bei b in Fig. 5. a gibt die Richtung des medianen Längsschnittes von Fig. 5 an.

Fig. 8. Querschnitt durch den Fruchtknoten bei c in Fig. 5,

Fig. 9. Querschnitt durch den Griffel. Vergr. 400.

Fig. 10. Leitendes Gewebe in der Fruchtknotenwand. o Stück vom Ovulum. Vergr. 400.

Fig. 11. Ein Stück des leitenden Gewebes. c. Cuticula. Vergr. 850.

Fig. 12. Querschnitt durch die Mikropyle. Vergr. 400.

Fig. 13—16. Statice Gmelini.

Fig. 13. Fruchtknoten mit seinen 5 Griffeln.

Fig. 14. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 15. Querschnitt durch den Fruchtknoten bei a in Fig. 14.

Fig. 16. Desgl. bei b in Fig. 14. l Leitgewebe.

Fig. 17—21. Ricinus communis.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein Fruchtknotenfach.

Fig. 18. Querschnitt durch den Griffel. c Griffelkanal.

Fig. 19. Querschnitt durch den Fruchtknoten gleich unter der Insertionsstelle des Griffels. Der Griffelkanal hat sich in 3 Kanäle gespalten.

Fig. 20. Querschnitt durch den Fruchtknoten etwas tiefer als der vorhergehende geführt, die Eintrittsstellen der 3 Kanäle in die 3 Fruchtknotenfächer zeigend.

Fig. 21. Papillen über der Mikropyle. Vergr. 240.

Fig. 22—23. Euphorbia helioscopia.

Fig. 22. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 23. Papillen über der Mikropyle. n Nucellus. Vergr. 300.

Fig. 24—25. Euphorbia loricata.

Fig. 24. Längsschnitt durch das Ovulum.

Fig. 25. Papillen in die Mikropyle hängend. Vergr. 300.

Tafel XXIV.

Fig. 26—27. Mercurialis annua.

Fig. 26. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 27. Papillen an der Mikropyle. Vergr. 300.

Fig. 28—29. Linum usitatissimum.

Fig. 28. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 29. Papillen über der Mikropyle. Vergr. 240.

Fig. 30. Citrus Aurantium. Papillen mit Stärkekörnern von der Placenta. Vergr. 550.

Fig. 31—32. Phytolacca decandra.

Fig. 31. Längsschnitt durch den Fruchtknoten. (Das Leitgewebe ist schematisch durch dunkle Linien angedeutet.

Fig. 32. Papillen an der Mikropyle. Vergr. 240.

Fig. 33—43. Mahonia Aquifolium.

Fig. 33. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 34, 35, 36. Querschnitte durch den Fruchtknoten in verschiedener Höhe. Das Leitgewebe ist schematisch angedeutet.

Fig. 37. Narbenpapillen. Vergr. 400.

Fig. 38. Stück von der Placenta. c Cuticula. Vergr. 300.

Fig. 39. Pollenschläuche an der Placenta. Vergr. 300.

Fig. 40. Epidermiszellen der Innenseite des Carpids. Vergr. 300.

Fig. 41 u. 42. Epidermiszellen der Placenta, die Abhebung der Cuticula bei der Schleimbildung zeigend. Vergr. 850.

Fig. 43. Ovulum im Längsschnitt. c Cuticula.

Fig. 44—49. Ornithogalum nutans.

Fig. 44, 45, 46, 47 u. 48. Querschnitte durch den Griffel und Fruchtknoten in verschiedener Höhe. Die Lage des Leitgewebes ist durch dunkle Linien angedeutet.

Fig. 49. Papillen der Placenta mit Schleim überzogen. Vergr. 300.

Fig. 50. Anthericum Liliago. Papillen des Funikulus vor der Mikropyle mit Schleim überzogen, in dem Pollenschläuche eingebettet sind. Vergr. 300.

Fig. 51. Ornithogalum pyramidale. Papillen der Placenta. Die Cuticula c wird bei der Schleimbildung abgehoben. Vergr. 550.

Fig. 52—58. Verbascum Thapsus.

Fig. 52, 53, 54. Papillen der Placenta, die Cuticularabhebung zum Zwecke der Schleimbildung zeigend. Vergr. 850.

Fig. 55, 56, 57. Querschnitte durch den Fruchtknoten in verschiedener Höhe.

Fig. 58. Ovulum.

Tafel XXV.

Fig. 59—60. Cereus speciosus Hort.

Fig. 59. Ovulum.

Fig. 60. Einzelne Papille vom Funikulus. Vergr. 400.

Fig. 61—62. Atherurus ternatus.

Fig. 61. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 62. Längsschnitt durch die Mikropyle. Vergr. 240.

Fig. 63—64. Arum maculatum.

Fig. 63. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 64. Papillen von der Placenta. Vergr. 90.

Fig. 65—67. Philodendron pinnatifidum.

Fig. 65. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 66. Ovulum.

Fig. 67. Papillen von der Placenta. Vergr. 300.

Fig. 68—70. Acorus Calamus.

Fig. 68. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 69. Ovulum.

Fig. 70. Papillen vom äussern Integument. Vergr. 240.

Fig. 71. Helicodiceros crinitus. Längsschnitt durch den Fruchtknoten nach Schott, Aroideae 1853 Tab. 27.

Fig. 72—73. Calla palustris.

Fig. 72. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 73. Längsschnitt durch das Ovulum.

Fig. 74—77. Luzula pilosa.

Fig. 74. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 75. Querschnitt durch denselben.

Fig. 76. Leitgewebe. Vergr. 240.

Fig. 77. Papillen in die Mikropyle ragend. Vergr. 400.

Fig. 78—83. Saponaria ocymoides.

Fig. 78. Querschnitt durch den Fruchtknoten zur Blüthezeit.

Fig. 79. Papillen des Leitstranges. Vergr. 300.

Fig. 80. Längsschnitt durch den Fruchtknoten in der Richtung b von Fig. 78.

Fig. 81. Desgl. in der Richtung a von Fig. 78.

Fig. 82. Querschnitt durch den oberen Theil des Fruchtknotens im Knospenzustande.

Fig. 83. Querschnitt durch den Fruchtknoten in mittlerer Höhe im Knospenzustande.

Fig. 84—85. Lychnis vespertina.

Fig. 84. Papillen des Leitbandes. Vergr. 240.

Fig. 85. Spitzen zweier Papillen, die abgehobene Cuticula ist mit c bezeichnet. Vergr. 550.

Fig. 86—88. Anagallis arvensis.

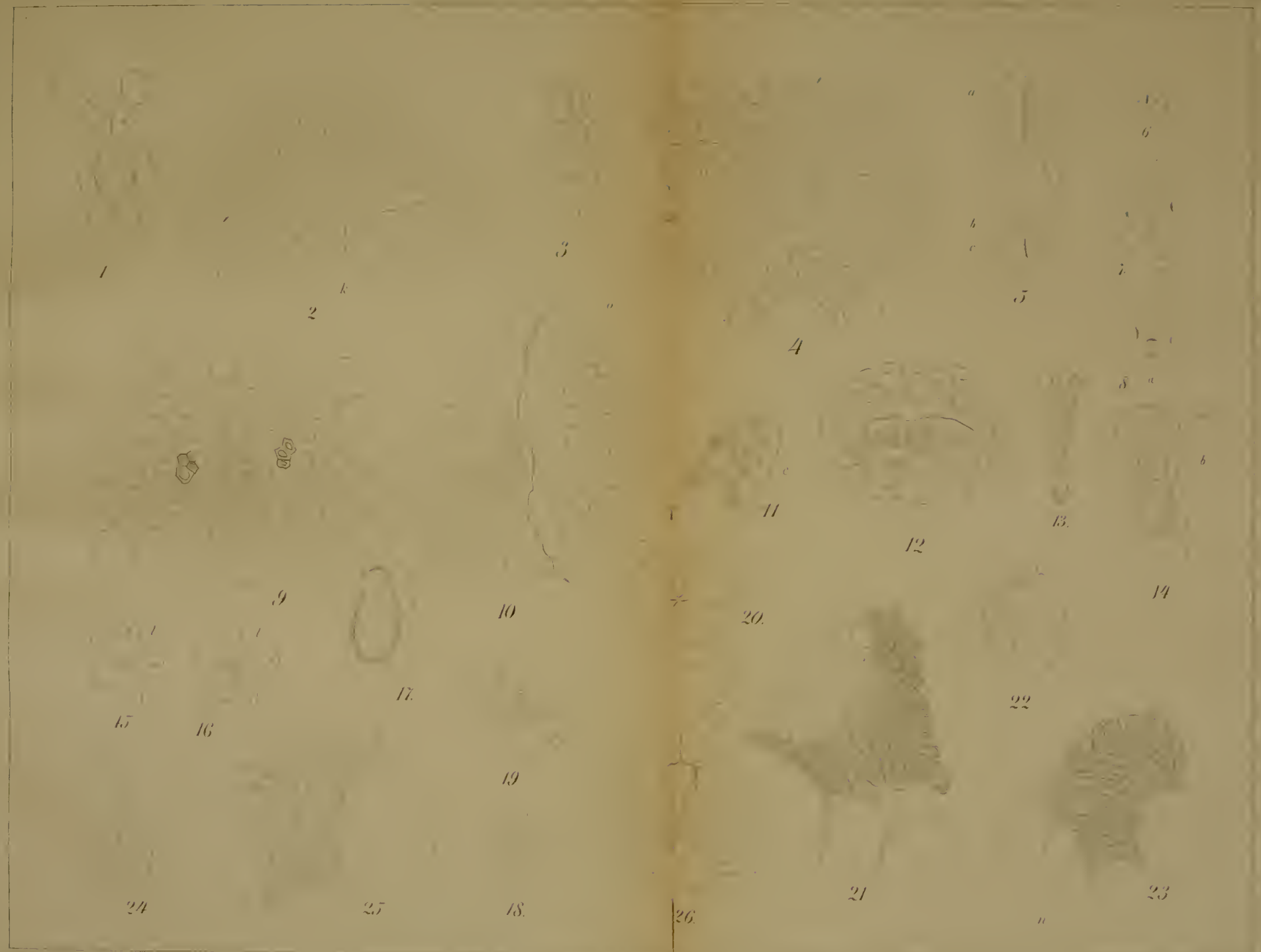
Fig. 86. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 87. Papillen der Placenta. Vergr. 550.

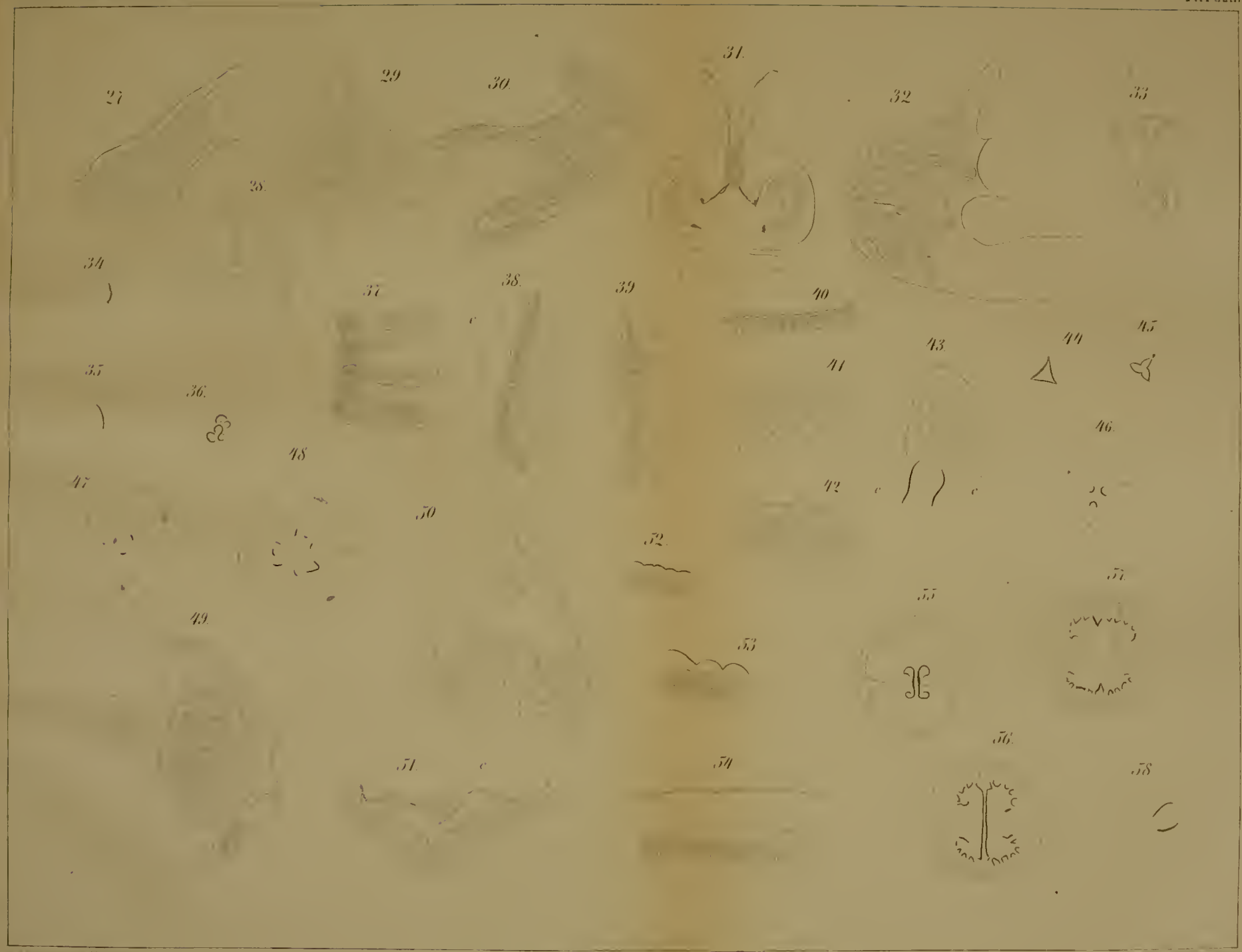
Fig. 88. Epidermiszellen der Innenseite der Fruchtknotenwand. Vergr. 550.

Fig. 89. Längsschnitt durch den Fruchtknoten von Primula sinensis.

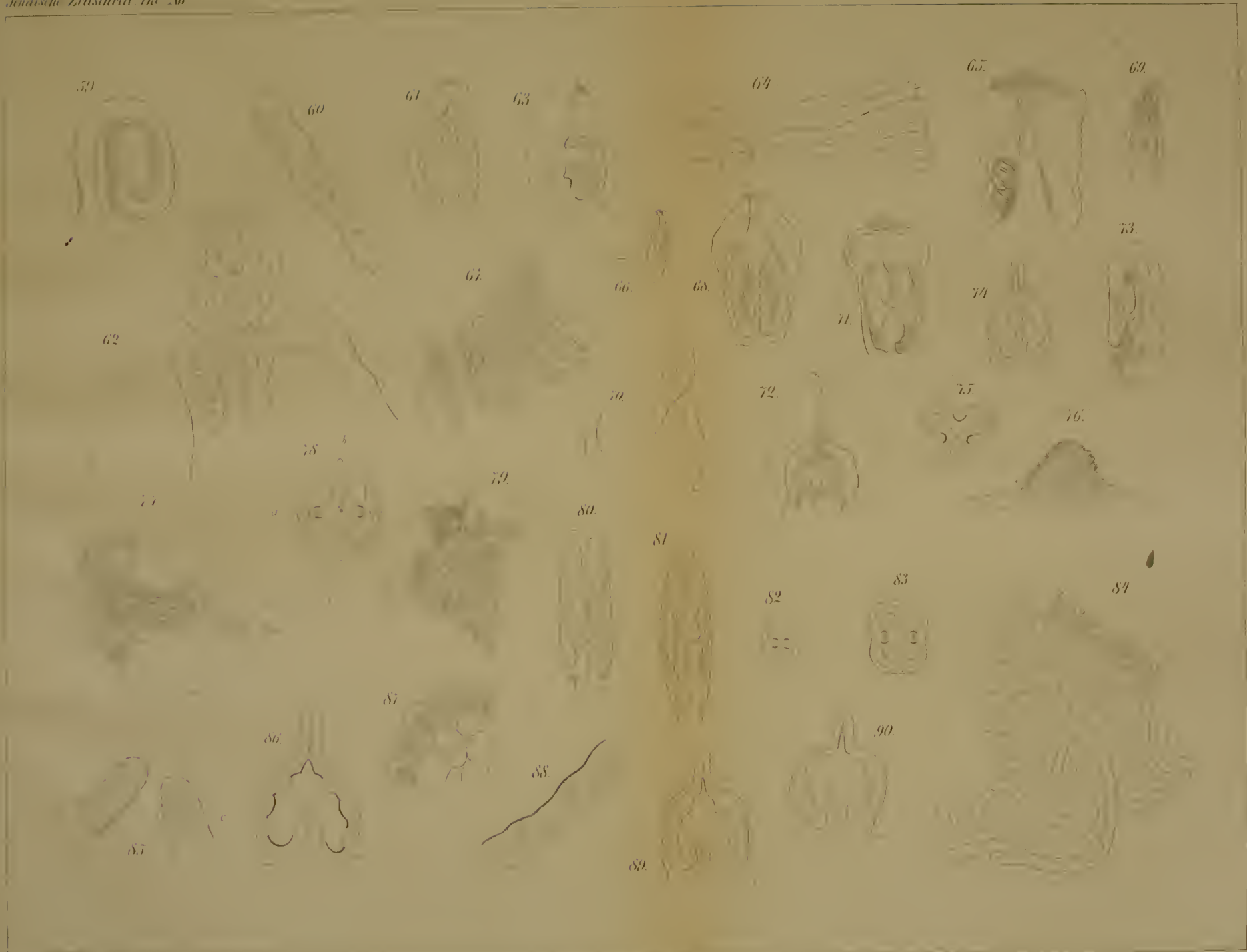
Fig. 90. Desgl. von Primula elatior.



G. von Fischer



Verlag Gustav Fischer


59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
68.
69.
70.
71.
72.
73.
74.
75.
76.
77.
78.
79.
80.
81.
82.
83.
84.
85.
86.
87.
88.
89.
90.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: NF_7

Autor(en)/Author(s): Dalmer Moritz

Artikel/Article: Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. 530-566