

Liebe für meine Schöpfung ist dieselbe geblieben, und mit derselben rückhaltlosen Hingebung und Opferwilligkeit wie bisher will ich auch ferners mein bestes Sein dem Weiterschreiten derselben widmen.

Indem ich allen Jenen, die mir bisnun als Mitarbeiter, oft viele Jahre hindurch treu zur Seite standen, meinen innigsten Dank darbringe und Jener vergessen will, die mir die ohnedem schwierige Bahn zu verleiden sich bestreben, erlaube ich mir zur Pränumeration auf den XXV. Jahrgang (1875) höflichst einzuladen.

Auf die „Oesterreichische botanische Zeitschrift,“ welche von dem hohen k. k. österreichischen und dem hohen k. ungarischen Ministerium für Kultus und Unterricht den Mittelschulen empfohlen wurde, pränumerirt man mit 8 fl. ö. W. (5 Rthlr. 10 Ngr.) auf den ganzen Jahrgang oder mit 4 fl. ö. W. (2 Thlr. 20 Ngr.) auf einen Semester und zwar auf Exemplare, die frei durch die Post bezogen werden sollen, nur bei der Redaktion: Wien, V. Schlossgasse Nr. 15.

Alle Buchhandlungen des In- und Auslandes nehmen ebenfalls Pränumerationen an. Die Versendung an die Buchhandlungen hat die Verlagshandlung C. Gerold's Sohn in Wien übernommen.

Von den bereits erschienenen Jahrgängen können noch vollständige Exemplare gegen nachfolgende Preise bezogen werden: 1. Jahrgang 4 fl. (2 Thlr. 20 Ngr.) — 2. und 3. Jahrgang zu 1 fl. (20 Ngr.) — 8. bis 22. Jahrgang zu 2 fl. (1 Thlr. 10 Ngr.) — 23. Jahrgang 5 fl. (3 Thlr. 10 Ngr.) — 24. Jahrgang 8 fl. (5 Thlr. 10 Ngr.) Bei Abnahme sämtlicher Jahrgänge von der Redaktion, 20 Procent Nachlass.

Skofitz.

(V. Schlossgasse 15.)

Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten.

Von Dr. Lad. Čelakovský.

Unter dem Cupularfruchtknoten verstehe ich den nach der Ansicht der neueren Morphologie grösstentheils von der hohl gewordenen Axe gebildeten, meistens unterständigen Fruchtknoten. Die Bezeichnung unterständig ist indessen ungenau und fällt auch nicht ganz mit dem Begriffe des Cupularfruchtknotens zusammen, weil einerseits auch reine Capellarfruchtknoten unterständig, d. h. unterhalb der von einer freien Cupula getragenen Blütenkreise situirt sein können, und weil es andererseits auch einen oberständigen Cupularfruchtknoten gibt, wofür nämlich der die Staubgefässe bis nahe zur Narbe tragende Fruchtknoten von *Nymphaea* erklärt werden muss.

Dass die von den Carpellen freie, nur die übrigen Blütenkreise tragende Blüthencupula (z. B. der Amygdaleen) dieselbe Bildung ist, wie jene, welche den Cupularfruchtknoten aufbauen hilft, ist allgemein anerkannt, so dass im Allgemeinen das, was von der einen

gilt, auch von der anderen gelten wird. Ueber ihre morphologische Natur waren und sind theilweise noch heute die Ansichten getheilt. Die herrschende Ansicht, von Schleiden aufgestellt, von Payer, Hofmeister, Sachs u. A. angenommen, betrachtet die ganze Cupula als ein reines Axengebilde, welches die Blütenkreise frei an seinem oberen Rande trägt. Demnach soll auch der „unterständige“ Fruchtknoten, mit Ausnahme der die Griffel oder Narben tragenden Decke, rein axil sein. Schleiden und Payer hielten auch die wandständigen Placenten und Scheidewände eines solchen Fruchtknotens für axil; nachdem diese Ansicht durch Vergrünungen gründlich widerlegt war, so stellte man sich vor, dass die Placenten an der hohlen Axe hinab, d. h. im morphologischen Sinne hinanlaufen.

Die ältere Ansicht von der Cupula, dass sie durch Verwachsung aller Blütenkreise vom Kelche bis zu den Staubgefäßen, beziehungsweise bis auf die Carpelle gebildet sei, ist gegenwärtig fast allgemein, angeblich auf Grund der Entwicklungsgeschichte, aufgegeben, doch wurde sie neuerdings wieder von Köhne*) ebenfalls auf Grund der Entwicklungsgeschichte aufgenommen, woraus zu sehen, dass die angeblich aus den entwicklungsgeschichtlichen Daten sich ergebenden Deutungen gar häufig durch anderweitige Analogien und Beobachtungen anderer Art bedingt zu sein pflegen. Vor Köhne hat auch van Tieghem**), von der anatomischen Struktur ausgehend, die appendiculäre Natur der Cupula behauptet. Wenn z. B. in der Cupula von *Spiraea* zwei aus der centralen Axe ausgehende Gefäßbündelkreise verlaufen, welche zum Kelche und zur Corolle abgehen, während die Staubgefäße ihre Bündel von diesen zwei Bündelkreisen abgezweigt erhalten, so schliesst van Tieghem hieraus, dass die Cupula durch Verwachsung von Kelch und Krone entstanden sei, und dass die Staubgefäße keine selbstständigen Blätter, sondern seitliche (Blatt-)Sprossungen aus den Kelch- und Corollenblättern seien. In der Compositenblüthe wäre nach dieser Argumentation nur ein selbstständiger Blattkreis vorhanden, weil die Cupula des Fruchtknotens nur einen Gefäßbündelkreis besitzt, der in die Corolle abgeht, und von dem sich die Bündel der Carpelle und der Staubgefäße abzweigen. Diese Vorstellung ist so wunderlich (wie auch manche andere auf den Gefäßbündelverlauf gestützte morphologische Anschauungen dieses Autors), dass sie kaum einer ausführlichen Widerlegung bedarf. Es genügt, zu konstatiren, dass van Tieghem's Grundirritum darin besteht, dass er überall die Gefäßbündel als das Primäre, Bestimmende, und die morphologischen Grundgebilde, Axe und Blatt, als von ihnen gänzlich bestimmt, ja durch sie allein existirend annimmt, während gerade umgekehrt diese das Frühere, Bestimmende sind, und die Gefäßbündel, welche keine morphologische, sondern rein physiologische Bedeutung als Leitbündel besitzen, in ihrem Ver-

*) E. Köhne: Ueber Blütenentwicklung bei den Compositen. 1869.

**) Recherches sur la structure du pistil. Annales des sc. natur. 5. Sér. tom. 9. 1868.

laufe und ihrer Ausbildung nach den Entstehungsverhältnissen von Axe und Blatt sich richten. Uebrigens hat der genannte Autor ganz übersehen, dass die Gefässbündel der Phanerogamen in der Regel gemeinsame oder blatteigene sind, indem der Stamm keine anderen Gefässbündel zu besitzen pflegt, als jene, die in die Blätter ausbiegen, so dass aus dem Gefässbündelverlaufe der Cupula für die Blatt- oder Axennatur derselben gar nichts gefolgert werden kann.

Köhne geht dagegen von der Analogie jener verwachsenblättrigen Blütenkreise aus, die gleich anfangs als ein ungetheiltes Ganzes in die Erscheinung treten (wie die Fruchtknotenanlage der Primulaceen u. s. w.). Nach dieser Analogie könne die Cupula (zunächst der Compositen) als das gemeinsame Basalstück jener Blütenkreise betrachtet werden, die sich von ihr später absondern. Hierbei vergleicht der Autor das gemeinsame Basalstück dem Unterblatte eines sich entwickelnden Laubblattes (nach Eichler's Terminologie), die freien Theile aber dem Oberblatte. Demnach würde auch der Cupularfruchtknoten zu innerst von den Carpellern und zwar von den mit den übrigen Blütenkreisen verwachsenen Unterblatttheilen derselben gebildet sein, wofür besonders die Thatsache der Antholysen in's Treffen geführt wird, dass in Antholysen zuletzt der Cupularfruchtknoten als freier reiner Carpellarfruchtknoten auftritt, und dass zwischen beiden verschiedene Mittelformen vorkommen, was sich natürlicher so erklären lasse, dass der stets carpelläre Fruchtknoten, welcher normal mit den äusseren Kreisen verwachsen ist, in den Antholysen von ihnen frei wird, als durch die Annahme, dass der axile Fruchtknoten durch einen Blattfruchtknoten ersetzt würde. Köhne gelangt so zu dem Resultate: „Es ist demnach die Ansicht gar nicht so verwerflich, dass wenigstens die Carpelle an der Bildung der unterständigen Fruchtknoten theilhaftig sind; wenn diess aber der Fall ist, so müssen nothwendig auch die vorausgehenden Blütenkreise eine Verwachsung mit der Fruchtknotenwand eingegangen sein.“

Das von den Antholysen hergenommene Argument ist allerdings treffend, und die Richtigkeit des Satzes, dass die Carpelle am unterständigen Fruchtknoten nicht nur mit Griffel und Narbe, sondern auch mit dem Ovartheile sich theilhaftigen, soll auch von mir noch genauer nachgewiesen werden; aber die Folgerung, dass auch die vorausgehenden Blütenkreise eine Verwachsung eingegangen sind, ergibt sich nicht nothwendig daraus, ja sie ist entschieden unrichtig.

Vorerst ist darauf aufmerksam zu machen, dass gerade die Compositen kein ganz günstiges Objekt zur Lösung der Cupulafrage darbieten, weil die Verwachsung der Corollenblätter untereinander und mit den Staubblättern stattfindet, wobei es schwierig ist, die verwachsenblättrige Anlage der Corolle, wenn eine solche da ist, von der möglicher Weise doch verschiedenen echten Cupula zu unterscheiden. Köhne hält, wie mir scheint mit Recht, den Ringwall, der bei der Bildung der Compositenblüthe (so wie auch bei Valerianeen und Dipsaceen) zuerst entsteht, für den Primordialring der Corolle,

welcher auch die Anlage der Staubgefäße in sich enthalten könnte. Dafür spricht die viel tiefere Insertion des später auftretenden Kelchrudiments und selbst die Stellung der Staubblattanlagen, besonders bei Valerianeen (*Centranthus* nach Payer), so wie ferner der Umstand, dass sonst immer wenigstens der Kelch, oft auch die Corolle früher angelegt werden, bevor die Aushöhlung der Cupula unter ihnen anfängt. Dass aber die Carpellaranlagen der Compositen in dem Primordialringe der Corolle bereits enthalten wären, ist wohl nicht zuzugestehen. Die Breite des Ringes wird nämlich durch die Blumenblattzipfel und vollends die Staubblattanlagen gänzlich absorbiert, so dass für die Carpelle nur durch basales intercalares Wachstum des Ringes unterhalb der Staubblattanlagen Platz wird, daher auch die Carpelle in fast senkrechter Richtung gegen die steil abfallende innere Wand der Büschung entstehen. Die Zone der Carpelle ist also erst nachträglich entstanden, und diese können nicht gleich in dem sich erhebenden Primordialringe enthalten gewesen sein, sondern sind als neue Sprossungen aus der Basis des Ringes zu betrachten. Würde diese Zone der Corollen- und Staubblattbasis angehören, so würden Blätter auf Blättern entstanden sein, was unmöglich ist. Diese Zone ist daher sicher axil, wenn auch die erste ringförmige Erhebung dem Corollenprimordium entsprechen mag. Noch deutlicher ist diess in jenen Fällen, wo zahlreichere Staubgefässkreise an der Cupula entstehen, wie bei Rosaceen, Cacteen und Verwandten. Wie künstlich und schwerfällig würde ferner die Vorstellung der Blattnatur der Cupula bei *Rosa* mit gesonderten, in verschiedenen Höhen am Cupularring und an der centralen Axe inserirten Carpellen. Auch würde die Cupula von *Ficus*, die doch unzweifelhaft die gleiche Bildung ist wie die von *Rosa*, konsequent ebenfalls für appendiculär erklärt werden müssen, was zu der Absurdität führen würde, dass die Blüten von *Ficus* auf Blattgebilden entspringen.

Einen sehr triftigen Einwurf gegen die Theorie der Verwachsung aller Blütenkreise untereinander gibt ferner die ungleiche Ausbildung der von der Cupula frei sich ablösenden Blatttheile. Wären alle Blütenkreise verwachsen, so müssten die am oberen Rande der Cupula frei werdenden Theile aller Kreise ungefähr gleichwerthig, d. h. es müssten die Blätter der aufeinander folgenden Kreise nur mit den Spitzen gesondert sein. Das ist aber nicht der Fall. Die Blumenblätter und Staubgefäße einer epigynen Blüthe sind ebenso vollständig frei entwickelt, wie die von nächstverwandten hypogynen Gattungen (man vergleiche z. B. Vaccinien und echte Ericaceen), während die freien Carpellartheile, auf die Griffel oder Narben beschränkt, viel unvollständiger sind, als die Carpelle der oberständigen Fruchtknoten. Köhne wendet zwar Eichler's entwicklungsgeschichtliche Unterscheidung von Oberblatt (Anlage der Blattspreite und des Blattstieles) und Unterblatt (Blattscheide nebst Nebenblättern) gleichmässig auf die Blumenblätter, Staubblätter und Fruchtblätter des unterständigen Fruchtknotens an, indem er die nach seiner Ansicht freien Theile der Blumenblätter und Staubblätter ebenso wie die freien Theile der Car-

pellartheile mit dem Oberblatte, die seiner Vorstellung nach verwachsen bleibenden Theile aller mit dem Unterblatte vergleicht. Diess ist jedoch nicht richtig. Einmal ist die Entwicklungsgeschichte vollständiger Laubblätter nicht ohne weiters auf die Blütenblätter anwendbar, welche je nach dem Gange der Metamorphose bald blossen Scheidenblättern (z. B. bei Ranunculaceen), bald Spreitenblättern entsprechen. Wenn nun die Blütenblätter Spreitenblätter sind, so entspricht der Staubfaden sammt Staubbeutel allerdings einem ganzen Oberblatte, aber keineswegs auch die Griffel, welche nur die Spitzen des Oberblattes sind, zu dem auch der Ovartheil gehört, wie Vergrünungen, z. B. sehr schön bei *Dictamnus*, lehren.

Endlich wären auch die Discusbildungen der epigynen Blüthe nach der obigen Auffassung der Cupula nicht gut zu begreifen. Wenn es auch richtig ist, dass der Discus meistens kein einfaches Axengebilde ist, sondern einer Anschwellung der Basis der Carpelle, bisweilen auch der Staubgefässe seinen Ursprung verdankt, so entsteht doch der Discus immer eben an der Basis dieser Blätter. Die Basis der Griffel würde aber, wenn die Carpelle mit den Staubblättern verwachsen wären, keineswegs der Basis, sondern einem hochgelegenen Theile des ganzen Carpells entsprechen, und für derartige Discusbildungen gibt es in hypogynen Blüten keine Analogien. Bei den Compositen insbesondere ist übrigens der Discus schwerlich ein Appendix der Carpelle, da er in manchen Gattungen (*Heliopsis* nach Payer) in Form von 5 mit den Staubblättern alternirenden Höckern auftritt.

Die Ansicht, dass die Cupula rein appendiculär, d. h. aus verwachsenen Blattkreisen hervorgegangen sei, kann vor der morphologischen Kritik nicht bestehen. Sehen wir nun zu, ob die ausschliesslich axile Natur dieses Gebildes besser begründet ist. Auch gegen diese Auffassung sprechen mehrere Gründe, und zwar:

1. Wenn die Cupula rein axil ist, so ist nicht zu begreifen, wie in Vergrünungen der Cupularfruchtknoten in einen Blattfruchtknoten übergehen könne, noch weniger, dass in demselben Grade, als der untere Axentheil abnimmt, der obere Blatttheil zunimmt. Einfach erklärt sich aber diese Erscheinung, wenn auch im Cupularfruchtknoten das Ovarium von Carpellen gebildet ist, welche mit dem übrigen Theile der Cupula verwachsen sind, aber in dem Maasse oberwärts mehr und mehr frei werden, als die Cupula niedriger und niedriger wird und endlich gänzlich unterbleibt, was eben in Vergrünungen stattfindet.

2. Auch gegen diese zweite Ansicht muss wieder die ungleiche Ausbildung der freien Carpellartheile und der übrigen Blütenkreise, zumal der Staubblätter und der Corolle geltend gemacht werden. Es wäre doch sehr sonderbar, wenn die Fruchtblätter eines Cupularfruchtknotens in ihrem Wachsthum so sehr zurückbleiben sollten, dass sie sich nur auf die Griffelbildung beschränkten, während die übrigen Blütenkreise wie in der hypogynen Blüthe ihre Blätter vollständig ausbilden. Wäre die Cupula rein axil, so sollte man nur halbunterständige Fruchtknoten erwarten, die dann im Verhältniss

zum oberständigen Fruchtknoten nächst verwandter Gattungen sehr gestreckt ausfallen müssten. Vergleicht man aber Vaccinien und echte Ericaceen, dann Pomaceen und Myrtaceen mit den Amygdaleen und echten Rosaceen oder *Nuphar* mit *Nymphaea* und mit *Euryale*, so findet man Cupular- und Carpellarfruchtknoten von entsprechender Grösse.

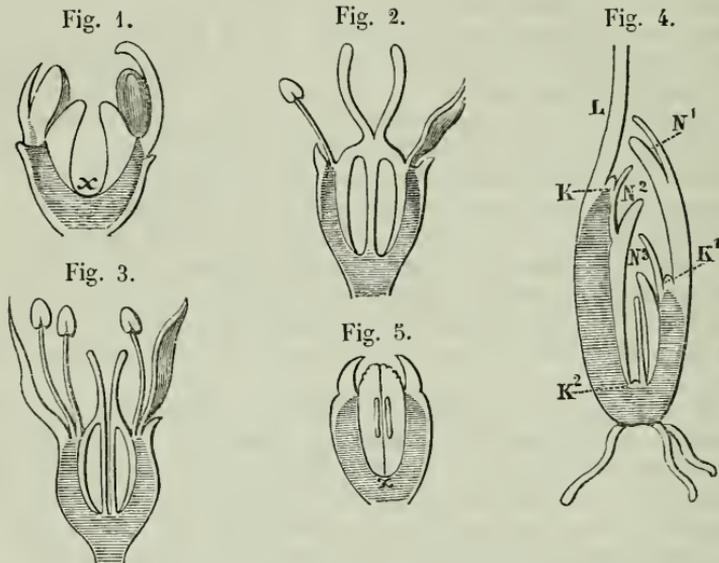
3. Köhne hat darauf hingewiesen, dass im Fruchtknoten der Compositen keine Wandplacenten, wohl aber zwei nicht erhabene Nähte, nur durch die Zellform vom benachbarten Parenchym verschieden, den Carpellarrändern entsprechend verlaufen, welche keine Erklärung finden, wenn nicht die innere Wand des Fruchtknotens als von den verwachsenen Carpellen selbst gebildet angenommen wird.

4. Da die Eichen, wie ich in einem in der „Flora“ heuer erschienenen Aufsätze über die morphologische Bedeutung derselben nachweise, in allen Fällen Sprossungen oder Ausgliederungen der Carpellarblätter sind und zwar entweder ihres Blattkörpers oder ihrer den Axenscheitel mehr weniger überziehenden Blattsohle, so genügt es in solchen Fällen, wo die Eichen terminal oder an einer centralen Placenta auftreten, nicht, herablaufende Blattränder anzunehmen, sondern es muss die eigentliche Basis der Carpelle wie beim Carpellarfruchtknoten an der centralen Blütenaxe selbst liegen. Dieses Argument setzt aber zur völligen Würdigung den vorerwähnten Aufsatz voraus.

Aus den gegen beide gegentheiligen Ansichten von der Cupula vorgebrachten Gründen folgt nunmehr schon die richtige Deutung, nach welcher die Cupula des Cupularfruchtknotens zwar ein axiles, aber innen mit den vollständig bis zur Fruchtknotenbasis ausgebildeten Carpellen verwachsenes Gebilde ist, welches die übrigen Blütenkreise, wenigstens die Corolle und Staubblätter frei entwickelt auf seinem Gipfel trägt.

Sehen wir nun zu, ob und wie diese Deutung mit der Entwicklungsgeschichte in Einklang zu bringen ist, und wie überhaupt das Verwachsen vorzustellen sei. Es versteht sich von selbst, dass hier kein nachträgliches Verwachsen fertiger Theile, sondern ein gemeinsames Wachsthum, ein Vereinwachsthum stattfindet. Die Carpelle eines Cupularfruchtknotens entstehen allgemein, wenn die Cupula noch sehr niedrig und flach ist, bisweilen sogar noch früher, bevor sie sich überhaupt zu vertiefen anfängt, so dass ihre obere Basis frühzeitig an der centralen Axe selbst liegt. Selbst in solchen seltenen Fällen, wo die Carpelle höher auf bereits mehrvertiefter Cupula entstehen, zeigen die bald bis zum Grunde derselben herablaufenden Placenten (z. B. bei Irideen), dass die Carpelle ihre Basis bald an der Cupula nach abwärts verbreitern, so dass auch dann die Carpelle sehr bald auf den Grund der Cupula reichen. Wenn dann diese noch bedeutend wachsend sich streckt, so muss diesem Wachthum folgend auch das Carpell mitwachsen, aber nur auf seiner vorderen der centralen Axe zugekehrten Seite, während das Wachsthum der rückwärtigen Seite durch das in entgegengesetzter Richtung vor sich gehende Wach-

thum der Cupula gehemmt wird, und während zwischenliegende Lamellen alle Uebergänge zwischen dem Minimum und Maximum des Wachstums beider Seiten aufweisen werden. Auf diese Weise wird, wie ein Blick auf die halbschematische Fig. 1. erläutert, die vordere Basis x wie beim Carpellarfruchtknoten am Ende der centralen Axe bleiben, während die rückwärtige Basis durch die Cupula hoch emporgehoben wird. Die Verwachsung kann also auch als Verschiebung und Hemmung der Rückseite der Carpelles durch die Cupula aufgefasst werden.



In solcher Weise lässt sich die Entwicklungsgeschichte mit der gegebenen Deutung wohl vereinigen, nach welcher sich jetzt alle übrigen Erscheinungen der Cupularbildungen sehr wohl erklären; nämlich die ungleiche Entwicklung der freien Carpellartheile und der übrigen Blüthentheile, die Bildung des Discus auf der Cupula, die Bildung nicht erhabener, sondern bloss durch die Zellform angedeuteter Nähte, die den Carpellarrändern entsprechen, die Bildung eines freien Carpellarfruchtknotens, wenn die Cupula in Vergrünungen wegfällt, sowie endlich der ununterbrochene Zusammenhang der Carpelles des unterständigen Fruchtknotens mit der centralen Placenta. Die unmittelbare Verfolgung dieser bisher nur erschlossenen Verwachsungsweise bleibt noch Aufgabe einer histologisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung.

Eine direkte Bestätigung dieser Auffassung wäre weiters gegeben, wenn die Blütenblätter Achselknospen bilden würden. Denn es müssten die Achselknospen, die stets am Blattgrunde stehen, wenn die Deutung richtig ist, theilweise auf der Cupula, theilweise, nämlich die den Carpellern angehörenden am Grunde derselben stehen. In der Blüthe selbst ist freilich ein solcher Nachweis unmöglich, da in Ver-

grünungen, in denen solche Achselknospen auftreten könnten, die bloss der metamorphosirten Blüthe eigene Cupularbildung immer bereits längst unterblieben ist. Es kann aber auf die vollständige Analogie, die zwischen den Cupularbildungen der Blüthe und manchen monokotylen Zwiebeln herrscht, hingewiesen werden. Besonders lehrreich ist die Zwiebel von *Erythronium dens canis*, deren Durchschnitt im nicht blühenden Zustande Fig. 4 zeigt.

Die nicht blühende Zwiebel besteht aus einem scheidigen Laubblatte L und zwei bis drei Niederblättern N, welche Blätter zwar nicht genau, aber doch ungefähr alterniren. Der Scheide des Laubblattes ist das nach innen zunächst folgende Niederblatt N_1 innen angewachsen, hoch hinauf mit seiner dickeren Rückseite, minder hoch auf der Ventralseite und ebenso ist dem ersten Niederblatte das zweite niedrigere Niederblatt N_2 und diesem bisweilen, wie in der Fig. 4, ein dickes N_3 eingewachsen; das letztere aber nur auf der Rückseite, auf der Ventralseite frei bis zum Grunde der Zwiebelhöhlung reichend. Indessen wird dieser eigenthümliche Zwiebelkörper nicht allein von den Zwiebelblättern gebildet, denn das Laubblatt hat eine Achselknospe K, welche hoch oben in der Bucht zwischen der Rückseite des Laubblattes und der anscheinend mit ihr verwachsenen Ventralseite des ersten Niederblattes steht. Diese Knospe beweist, dass hier eine peripherische Erhebung der Axe unterhalb der Knospe zwischen dem Laub- und Niederblatte stattgefunden hat. Auch die Achselknospe des ersten Niederblattes steht öfter noch hoch auf der Zwiebelcupula (wie man sagen könnte) inserirt, die Achselknospe des zweiten Niederblattes dagegen schon ganz tief im Grunde der Cupula, kaum mehr emporgehoben. Hier kann kein Zweifel sein, dass das Blatt N_2 einem die Knospe k tragenden Achsentheile angewachsen ist und mit der Basis seiner Innenseite bis auf den Grund des hohlen Zwiebelkörpers bis zur centralen Axe hinabreicht, weil hier diese Basis durch die Knospe k_2 bezeichnet ist.

Hiermit ist denn das wirkliche Vorkommen derartiger Verwachsungen zwischen Axe und Blatt in den Cupularbildungen, zu denen der Zwiebelkörper von *Erythronium* gerechnet werden muss, geradezu demonstrirt. Denke man sich statt einzelner alternirender Blätter alternirende Blattkreise oder Cyklen, z. B. nach $\frac{2}{5}$ gestellt, so würden hoch oben auf der Cupula 5 Laubblätter mit ihren Achselknospen stehen, dann würden 2 bis 3 Kreise von Niederblättern folgen, deren Achselknospen innen an der Cupula immer etwas tiefer stünden; der innerste Kreis würde die Höhlung der Cupula auskleiden: es wäre das ein der epigynen Blüthe sehr ähnlich gebautes Gebilde.

Ein solches Verwachsen des innersten Blattkreises (oder auch mehrerer alternirender Kreise, wenn die Blätter untereinander frei, schmal und von einander entfernt sind) findet auch auf der freien, vom Fruchtknoten getrennten Cupula statt. Dasselbst sind es die innersten Staubgefäße, die der Cupula anwachsen, was man in vielen Fällen an den deutlich vorspringenden Spuren unterhalb der freien

Staubfadentheile und aus der relativen Kürze dieser freien Theile abnehmen kann. So sind die innersten Staubgefäße bei Amygdaleen und bei *Spiraea* weit kürzer als die äusseren und auch viel kürzer als die innersten Staubgefäße jener Rosaceen, die eine niedrige Cupula haben, z. B. der Dryadeen.

Auch der oberständige Fruchtknoten von *Nymphaea* ist, was schon die Entwicklungsgeschichte lehrt, kein reiner Carpellarfruchtknoten, dem die Staubgefäße einfach angewachsen wären, aber ebensowenig sind seine Fächer in die die Staubgefäße tragende Axe einfach eingetieft, wie es den Anschein hat, sondern auch hier wächst die sich erhebende Cupula mit den Carpellen gemeinsam fort.

Schleiden selbst, der Begründer der Lehre von der reinen Axennatur der unterständigen Fruchtknoten, hat doch in einem Falle, nämlich bei den Pomaceen, die Verwachsung der Cupula mit den Carpellen angenommen, und zwar aus dem Grunde, weil die Carpellevon nach innen, also untereinander bis zur Basis der Cupula meistens frei bleiben. Es ist aber klar, dass das Verhältniss der Carpellevon zur Cupula dadurch nicht alterirt wird, mögen die Carpellevon untereinander frei oder verwachsen sein. Payer hat diese Inkonsequenz Schleiden's eingesehen und, da er an der reinen Axennatur des unterständigen Fruchtknotens festhielt, so hat er den Fruchtknoten der Pomaceen konsequent nicht durch Verwachsung, sondern durch Herablaufen der mit der Mediane hoch oben auf der Cupula inserirten Fruchtknoten erklärt. Wir müssen im Gegentheile nach dem Vorausgeschickten jene Inkonsequenz in der Weise verbessern, dass wir einen jeden „unterständigen“ Fruchtknoten als einen mit der Cupula verwachsenen Carpellarfruchtknoten ansehen.

Ich habe bisher, um die uns beschäftigende Frage nicht im Voraus zu sehr zu kompliziren, von dem äussersten Kreise, also im Allgemeinen vom Kelche der epigynen und perigynen Blüthe nicht gesprochen. Wird der Kelch wie die Corolle von der Cupula einfach emporgehoben, oder verwächst er mit der Cupula in derselben Weise äusserlich, wie die Carpellevon innerlich? Nach der Ausbildung der freien Kelchtheile und nach der Vergleichung dieser mit dem Kelche vergrünter Blüthen derselben Art lässt sich schliessen, dass Beides vorkommt. Bei den Rosaceen, namentlich deutlich bei *Rosa*, sind die Kelchblätter vollständig mit Scheiden- und Spreitentheil entwickelt, und in Vergrünungen, denen die Cupula gänzlich mangelt, zeigen sie sich auch kaum verändert. Irgend eine Verwachsung mit der Cupula ist hier nicht anzunehmen, die Kelchblätter werden zur Gänze emporgehoben. Zwar ist die Cupula, wie auch jedes centrale Stengelglied, ebenfalls von den Blattspuren der Kelchblätter berindet oder bemäntelt vorzustellen, allein diese Berindung ist doch sehr verschieden von der Verwachsung der Carpellevon an die Cupula; bei diesen liegt die organische Blattbasis einerseits am Grunde der Cupula, und was mit dieser gemeinsam wächst, ist das sonst frei ausgegliederte Blatt, bei jenen liegt die Basis beider Seiten am oberen Rande der

Cupula, und was mit der Cupula mitwächst, ist nur die zu unbestimmter Länge auswachsende äussere Blattspur. Fig. 3 veranschaulicht den Cupularfruchtknoten der Pomaceen, sie stimmt durchaus zu der von Schleiden gegebenen Deutung.

Anders verhält sich die Sache bei Umbelliferen, Vaccinien, wohl auch bei Compositen, Valerianeen und Verwandten, kurz bei Pflanzen mit sehr kurzem oder rudimentärem Kelchrande. Vergleicht man die Blüten der *Vaccinium*-Arten mit der Blüthe hypogynen Ericaceen, so muss die Kürze der den unterständigen Cupularfruchtknoten krönenden Kelchzähne gegenüber dem wohlausgebildeten Kelche der Ericaceen auffallen, und darf man wohl annehmen, dass die Kelchblätter bei jenen wie die Carpelle mit der Cupula vereint wachsen, daher die freien Theile wirklich nur die Spitzen oder freien Zähne der Kelchblätter vorstellen. Für Umbelliferen sind Vergrünungen bekannt, in denen die Kelchblätter so lange als unbedeutende Zähnchen mit breitester Basis zu sehen sind, als der Fruchtknoten cupular bleibt, sobald er aber frei carpellar geworden, erscheinen sie als gewöhnliche zur Basis verschmälerte Blätter. Für solche epigyne Blüten wird also das Schema der Fig. 2 Geltung haben. Auch die rudimentären, daher in der Entwicklung so verspäteten Kelchblätter der Compositen, Valerianeen und Dipsaceen wachsen wohl, Vergrünungen nach zu schliessen, gemeinsam mit der Cupula fort, nachdem sich ihre erste Spur erhoben hat, aus der die trichom- oder fiederblättchenartigen Pappustheile, welchen Köhne sehr mit Recht die Geltung selbstständiger Blätter gegen Hofmeister abspricht, hervorzunehmen.

Mit Hilfe der richtigen Auffassung des Cupularfruchtknotens lässt sich nunmehr auch die bisher mehrfach unrichtig begriffene weibliche Blüthe von *Viscum album* naturgemäss erklären. Schleiden betrachtete sie bekanntlich als ein nacktes Eichen, als die unbehüllte, obzwar ein Perigon (von Carpellen war damals noch nichts bekannt) tragende Spitze des Blütenstiels*). Auch Hanstein sieht das Auftreten der Embryosäcke im soliden Fruchtknoten als „Binnensonderung“ in der Blütenaxe an. Hofmeister dagegen gibt an, dass zwischen der Anlage der Carpelle eine kleine zellige Erhebung vorhanden ist, die er als terminales Eichen deutet, mit dem die Carpelle aber frühzeitig innigst verschmelzen. Sachs äussert sich über den Fruchtknoten der Loranthaceen nicht bestimmt genug, so dass mir nicht klar ist, ob er Hanstein's Ansicht beipflichtet, oder ob ihm die weiter zu besprechende Ansicht van Tieghem's vorschwebte. Er sagt: „Bei den Loranthaceen kommt es überhaupt nicht mehr zur Bildung einer äusserlich begrenzten, abgegliederten Samenknope: hier hört das Ende der Blütenaxe auf fortzuwachsen, sobald die Carpelle an-

*) Schleiden hat von seinem Standpunkte aus die Loranthaceen ganz korrekt als Gymnospermen aufgefasst, denn wenn der Keimsack im Blütenstiel selbst entsteht und das Eichen eine Knope ist, so ist hier allerdings eine Art nackten Eichens vorhanden, da weder Perigon noch Carpelle eine Hülle um dasselbe bilden.

gelegt sind, die untereinander so verwachsen, dass von einer Fruchtknotenhöhle kaum noch die Rede sein kann; nur die Entstehung der Embryosäcke in dem axilen Theil *) des Gewebes des unterständigen Fruchtknotens zeigt, dass diese Stelle der Samenknope entspricht.“ — Eine seiner Deutung der Cupula konforme Erklärung der weiblichen Mistelblüthe gab van Tieghem, seinem Principe gemäss, abermals vom Gefässbündelverlauf ausgehend. Das Gefässbündelsystem des Blütenstieles gibt nach ihm am Grunde der Blüthe 8 zum Theile sich noch theilende Bündel für die Perigonblätter ab; sechs übrigbleibende Bündel gruppieren sich in zwei den Carpellenn entsprechende Systeme, wobei ein gefässbündelloser, geometrisch axiler Gewebekern bleibt. Mit der Abgabe der Carpellarbündel erlischt nach van Tieghem's Deutung die Axe, und die grösste obere Partie des homogenen Fruchtknotengewebes besteht aus den verwachsenen Perigonblättern und Carpellenn. Ein eigentliches Eichen gibt es auch nach diesem Forscher nicht; die Keimsäcke entstehen unmittelbar im Gewebe der verwachsenen Carpelle.

Hofmeister's positive Angabe, dass zwischen den Carpellanlagen anfänglich eine zellige Erhebung vorhanden ist, lässt sich nicht in Zweifel ziehen, aber freilich kann es bezweifelt werden, ob seine Deutung jenes Höckers richtig ist. Wäre derselbe ein Rudiment des Eichens, so müsste eine nachträgliche Verwachsung stattfinden, wie zwischen den Narben der Asclepiadeen. Dagegen aber wendet van Tieghem ein, dass anatomisch keine Spur einer solchen Verwachsung zu sehen ist, indem das Zellgewebe in regelmässigen Zellreihen von der zweilappigen Narbe bis an die Basis der Blüthe sich erstreckt. Demnach könnte jener Höcker nur eine kleine Scheitelpartie der Axe gewesen sein, welche später bei der Verbreiterung der Carpelle von ihnen derart verbraucht wird, dass sie endlich zusammentreffen, um dann vereint weiter zu wachsen. Eine erneute genaue histologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hätte aber vor Allem sicher festzustellen, ob eine nachträgliche Verwachsung anfänglich freier Theile stattfindet oder nicht. Unter der vorläufigen Annahme, dass diess nicht geschieht, ergibt sich folgende Deutung des Fruchtknotens von *Viscum*. In Uebereinstimmung mit anderen unterständigen Cupularfruchtknoten hört das Centrum der Blütenaxe bald auf zu wachsen, die Peripherie derselben erhebt sich aber als Cupula, gleichzeitig mit den bereits angelegten Carpellenn vereint wachsend, wobei auch diese bald mit einander ebenso verwachsen, was Fig. 5 veranschaulichen soll. In dieser totalen Verwachsung beider Fruchtblätter **) bestünde denn

*) Der Ausdruck axil könnte auch nur im geometrischen Sinne, nicht im morphologischen, gemeint sein, was zu dem Vorausgeschickten besser passen würde.

**) Eine ähnliche totale Verwachsung oder Verschmelzung findet übrigens auch in der männlichen Blüthe von *Xanthium* statt, woselbst ein Fruchtknotenrudiment vorhanden ist. Nach Köhne erhebt sich in der Mitte der Blüthe „scheinbar ein einziger Höcker, welcher beim weiteren Wachsthum ganz die

auch der einzige Unterschied von jedem gewöhnlichen unterständigen Fruchtknoten. Durch diese Verwachsung wäre aber die Ausgliederung eines Eichens unmöglich gemacht, wesshalb die Keimsäcke in den Carpelln selbst entstehen müssten, welche dann auch auf eine Mehrzahl unterdrückter Eichen hindeuten könnten. Auf keinen Fall wäre aber eine unmittelbare Verwachsung der Carpelle mit dem Perigone, nach van Tieghem's Vorstellung, zulässig.

Sollte aber nachgewiesen werden, dass eine nachträgliche Verwachsung jenes Höckers mit den Carpellanlagen dennoch stattfindet, dann könnte allerdings dieser Höcker die erste Anlage eines nackten Eichens sein, und in diesem Falle würde der Fruchtknoten von *Viscum* demjenigen mancher Coniferen*) nahe kommen, bei denen der Nucleus mit dem Grunde der Fruchtknotenwandung mehr weniger hoch hinauf verwachsen ist, z. B. bei *Pinus*, *Podocarpus*. Die Analogie wäre besonders gross mit einem Coniferenfruchtknoten, der überdiess von einem Discus (integumentum externum der Gymnospermen) überzogen ist, wie z. B. der von *Podocarpus*, welcher sich nur durch die ein anatropes Eichen nachahmende Umkehrung, den Mangel eines oberständigen Perigons und den stets frei bleibenden Scheitel des Nucleus von dem Fruchtknoten von *Viscum* unterscheiden würde. Die Embryosäcke, sämmtlich einem Eichen angehörend, würden dann um so entschiedener auf eine nähere Verwandtschaft der Loranthaceen mit den Coniferen hindeuten.

Die Ansicht, dass im Cupularfruchtknoten, insbesondere dem unterständigen, die Carpelle mit der Cupula verwachsen sind, findet sich bereits von De Candolle in der Organographie végétale ausgesprochen, jedoch nahm De Candolle an, dass in allen Fällen auch der Kelch mit der Cupula verwachse, und glaubte, dass die Verwachsung der Cupula innen nur mit den Carpelln, nicht aber auch mit anderen Blättern, wie mit den Staubblättern der perigynen Blüthe stattfinde. Die betreffende Stelle in dem genannten Werke**) ist zu charakteristisch, als dass ich sie nicht wieder in Erinnerung bringen sollte: „Es ereignet sich allgemein, dass der Torus, wenn er mit dem Kelche und dem Fruchtknoten verwachsen ist, zwischen denselben in der ganzen Länge, in welcher sie einander berühren, Verwachsung zu bewirken strebt; man sagt alsdann, das Ovarium sei mit dem Kelche verwachsen. Diese Verwachsung der beiden am weitesten von einander entfernten Organe kann nur dadurch bewerk-

Form eines gewöhnlichen Griffels annimmt und sich an der Spitze mit Haaren bekleidet, nur dass er nicht in zwei Schenkel gespalten ist. — Der beschriebene Theil ist jedenfalls als aus zwei innig verwachsenen Fruchtblättern entstanden zu betrachten und nicht etwa als eine Verlängerung der Blütenaxe.“

*) Ich setze voraus, dass der Leser theils durch die prachtvolle Arbeit Strasburger's über die Coniferen und Gnetaceen, theils durch meinen in der „Flora“ d. J. enthaltenen Aufsatz über die „Samenknospe“ zur Ueberzeugung gelangt ist, dass die sog. „nackten Samen“ der Coniferen in Wahrheit narbenlose Fruchtknoten sind.

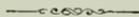
**) Organographie végétale (Deutsche Uebersetzung von Meissner, I. Band, pag. 431).

stellt werden, dass sich ein jedes derselben mit dem dazwischen liegenden Organe (dem Torus) verbindet. Der Torus, der in dem ganzen Theile, wo die Verwachsung stattfindet, auf eine dünne Lamelle reduziert ist, entwickelt sich oberhalb, da wo der Kelchrand frei wird, bald bildet er eine diesem Kelchrande angewachsene Lamelle, die sich alsdann etwas in eine Röhre verlängert, wie man es bei mehreren Rubiaceen, z. B. bei *Gardenia* sieht² -- u. s. w. De Candolle trug, wie zu sehen, seine Anschauung nach dem Standpunkte seiner Zeit nur dogmatisch vor, ohne genauere Begründung und noch ohne Kenntniss der Entwicklungsgeschichte, ohne sich auch darüber zu äussern, wie man sich die Verwachsung vorzustellen habe; daher es begreiflich wird, dass später, als durch die Entwicklungsgeschichte eine nachträgliche Verwachsung getrennter Theile widerlegt war, der Gedanke an eine Verwachsung überhaupt vor schnell aufgegeben wurde. Immerhin war aber De Candolle's Ansicht im Ganzen richtig und weit scharfsinniger als die frühere Annahme der Verwachsung aller konsekutiven Blütenkreise oder als die spätere Auffassung des unterständigen Fruchtknotens als eines blossen hohlen Axengebildes.

Erklärung der halbschematischen Figuren.

(Die axilen [caulomatischen] Theile sind schraffirt.)

- Figur 1. Durchschnitt einer jungen Compositenblüthe, x der erlöschende Gipfel der centralen Axe.
 „ 2. Durchschnitt einer Umbelliferenblüthe.
 „ 3. Durchschnitt einer Pomaceenblüthe.
 „ 4. Durchschnitt einer Zwiebel von *Erythronium dens canis*: L das Laubblatt, N₁, N₂, N₃ die konsekutiven, scheidigen Niederblätter, K die Achselknospe des Laubblattes, K₁, K₂ die Achselknospen der Niederblätter N₁ und N₂.
 „ 5. Durchschnitt der Blüthe von *Viscum*, x der erlöschende Gipfel der centralen Axe.



(*Salix Fenzliana* (*superretusa* × *glabra* A. Kerner)) in Fruchtblüthen.

Von J. Kerner.

Bei einer im August des Jahres 1871 vom Vorder-Stoder aus unternommenen Besteigung des Worscheneck in Oberösterreich (8722' hoch) sammelte ich oberhalb der Lagelsbergalpe etwa 5000' hoch) eine grössere Anzahl Exemplare der *Salix retusa* L. und der dort zwergig wachsenden *Salix glabra* Scop., ohne bei dem unter heftigem Regen und Hagel erfolgten Einsammeln die einzelnen Exemplare näher zu untersuchen.

Bei der später behufs des Einlegens und Trocknens vorgenommenen Durchsicht des Gesammelten fand ich unter der ziemlich grossen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [024](#)

Autor(en)/Author(s): Celakovsky Ladislav Josef

Artikel/Article: [Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten. 358-370](#)