

Mitteilungen.

43. Johannes Mattfeld: Zur Kenntnis der Phylogenie unterständiger Fruchtknoten bei den Caryophyllaceen.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 12. April 1921. Vorgetragen in der Junisitzung.)

Während man früher glaubte, daß die Einsenkung des Fruchtknotens in die Achse umfangreiche Gruppen des Pflanzenreiches einheitlich charakterisiere, stellte es sich später heraus, daß die beiden Extreme im Bau der Achse verbunden durch alle Übergänge in derselben Gattung zu finden sind (z. B. *Saxifraga*, vgl. ENGLER in Pflanzenreich IV, 117, H. 67 und 69, 1916 und 1919). Ferner wurden in manchen Familien mit durchgehend hypogynen Insertion einzelne Vertreter mit epigynen entdeckt — so noch kürzlich unter den Bombacaceen die Gattung *Quararibea* (W. VISCHER in Bull. Soc. Bot. Genève 2^{me} sér. XI, 1919, 199). Besonders auffällig werden diese Gegensätze, wenn sich in einer Familie — wie bei den Caryophyllaceen — neben der Mehrzahl der Sippen mit normal hypogynen Insertion einmal solche finden, bei denen die Blütenachse zwischen Staub- und Fruchtblättern erheblich gestreckt ist (manche Silenoideen) und andererseits solche mit stark perigynen Insertion (*Scleranthus*). In allen diesen Fällen — wie überhaupt m. W. in allen bisher bekannten — steht die Öffnungsweise der reifen Frucht im Einklang mit dem Bau der Achse. Im folgenden soll nun aus der Gattung *Minuartia* (Caryophyllaceae — Alsinoideae — Alsineae) ein Fall dargestellt werden, in dem die Korrelation zwischen der Morphologie der Frucht und der der Achse nicht erreicht worden ist.

Untersucht man junge Blüten von *Minuartia sclerantha* (Fisch. et Mey.) Thell., so wird man durch den Befund überrascht, daß bei ihr der junge Fruchtknoten abweichend von allen anderen Minuartien und fast allen Alsineen überhaupt völlig eingesenkt ist, so daß seine Spitze etwa in derselben Höhe liegt wie die Insertionsstelle der Staubblätter (Fig. 1) — ganz ähnlich wie bei *Scleranthus* (vgl. die Fig. von WARMING in ENGLER, Syllabus, 8. Aufl., S. 188). Verstärkt wird der Eindruck der Vertiefung

noch dadurch, daß an ihrem Rande Drüsen von der Gestalt eines gestielten Bechers stehen.

Ein ganz anderes Bild gibt jedoch die fruchtreife Blüte. Die Frucht ist eine dreiklappige Kapsel, die sich nach dem Abblühen durch basales Wachstum erheblich vergrößert, d. h. der Längen- und Breitendurchmesser nimmt zu. Natürlich muß die Höhlung der Achse diesem Wachstum folgen: sie verbreitert sich stark, ohne sich zu vertiefen. Die reife Kapsel liegt dann mit ihrer breiten Basis in der nunmehr halbkugelig vertieften Achse, diese

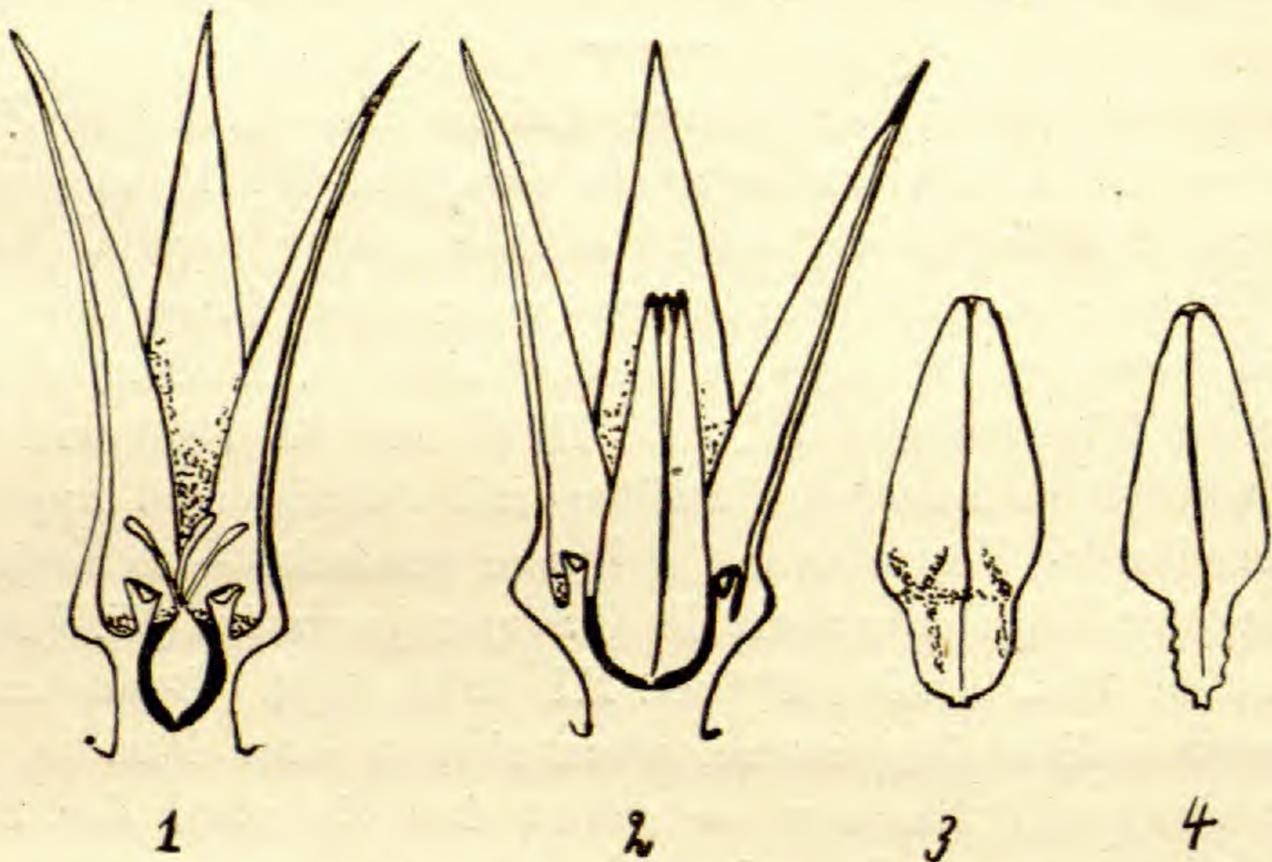


Abb. 1. *Minuartia sclerantha* (Fisch. et Mey.) Thell.
1 Blüte, 2 normale Frucht, 3 und 4 verbildete Kapseln.

ganz ausfüllend (Fig. 2). Den unteren Teil der Kapsel nimmt an verhältnismäßig kurzem Funikulus, mit breitem Rücken, Mikropyle und Hilum nach oben gekehrt — ganz ähnlich wie bei *Scleranthus* — ein Same ein, über dem an längeren Nabelsträngen neben- und übereinander noch 1–4 weitere liegen. Die Einsenkung in die Achse ist also nur für das junge Gynaecium von Bedeutung, später wird sie durch das schnellere Wachstum der Kapsel wieder rückgängig gemacht. Wäre dem nicht so, dann würde der Öffnungsmechanismus der Kapsel in seiner Funktion erheblich behindert sein. „Zweckmäßig“ wäre die endgültige Einsenkung nur dann, wenn sie mit einer Entwicklung der großen mehrsamigen Kapsel zu einer kleinen wenigsamigen Schließfrucht verbunden wäre, deren Wachstumsvermögen mit dem des hohlen Blüten-

bodens in Einklang stände, ein Stadium, das ja bei *Scleranthus* erreicht ist.

Soweit das normale Verhalten der *M. sclerantha*. Die geschilderten Verhältnisse sind nun aber durchaus nicht in allen Blüten verwirklicht. Zunächst läßt sich oft beobachten, daß die ebenmäßige Gestalt der eiförmigen, an der Spitze etwas dreiseitigen Kapsel, im unteren Drittel durch mehrere Falten erheblich gestört ist. Dies rührt daher, daß das Breitenwachstum des Blütenbodens mit dem der Kapsel nicht gleichen Schritt hält, so daß diese sich ihm nicht gleichmäßig anschmiegen konnte, sondern sich in Falten legen mußte, während im oberen Teile das Breitenwachstum durch nichts behindert war, so daß die Kapsel hier breiter als der Durchmesser der Höhlung werden mußte: sie quoll gewissermaßen über! Die Lage der Samen ist in diesem Falle noch nicht gestört, da die Breitenunterschiede im unteren und oberen Teil der Kapsel noch zu gering sind (Fig. 3). In Fig. 4 ist nun aber eine Kapsel dargestellt, die zeigt, daß diese Unterschiede erheblich größer werden können. Der untere Teil ist, soweit er in der Höhlung steckt, ganz verkrüppelt, so daß er fast den Eindruck eines Kapselstieles macht; der obere Teil ist hingegen normal entwickelt. Unten in der Kapsel liegen nur einige verkümmerte Samenanlagen, während die wenigen Samen sich an langen Funikeln im oberen Teil befinden.

Diese Tatsachen lassen klar erkennen, daß die Morphologie der Frucht, die in Übereinstimmung mit allen übrigen Arten der Gattung konservativen Charakters ist, mit der veränderten Morphologie der Achse nicht im Einklang steht, d. h. eine vollkommene Korrelation zwischen den beiden Gebilden ist nicht erreicht!

Worin hat diese Disharmonie ihre Ursache? Zunächst ist festzustellen, daß das neu erworbene Merkmal der hohlen Achse mit einem postfloralen Breitenwachstum ihrer Randpartien gepaart sein muß, wenn die erhaltene Funktion der Kapsel nicht gestört werden soll. Es fragt sich nun, ob dieses Wachstum möglich ist? Der Befund zeigt, daß es manchmal in der erforderlichen Größe vorhanden ist, oft aber auch in höherem oder geringerem Grade behindert ist. Diese Schwankungen müssen natürlich auch eine labile Ursache haben. Als wesentlicher Außenfaktor, dessen zeitliches Eintreten unbestimmt ist, kommt in erster Linie die Bestäubung und Befruchtung in Frage. Der Blütenstiel und die basalen Teile der Kelchblätter erhärten während der Anthese bei *M. sclerantha* — wie überhaupt in der ganzen Sektion *Euminuartia* — stark, indem der Sclerenchymring bzw. die Bastbelege der Kelch-

blattnerven erheblich vergrößert werden. Es ist wenig wahrscheinlich, daß dies erst nach der Befruchtung eintritt, da dasselbe auch bei den ähnlich gebauten Laubblättern vor sich geht. Wohl aber kann man annehmen, daß das Wachstum der Kapsel nach der Befruchtung beschleunigt ist. Tritt diese nun erst nach Erhärtung der Kelchbasen ein, so vermögen die Seitenwände der Höhlung dem Breitenwachstum der Frucht nicht mehr zu folgen, und die unteren Teile der letzteren müssen die abgebildeten verkrüppelten Formen (Fig. 3 und 4) annehmen. Freilich ist das nur eine Vermutung. Nur an lebendem Material, das zurzeit nicht zu erlangen ist, kann die Sache endgültig entschieden werden. Es wäre auch möglich, daß die Höhlung nur mechanisch von der Kapsel geweitet wird. Aber dann läßt sich die Erscheinung mit dem Befruchtungsfaktor noch leichter erklären.

Übrigens steht die Anatomie der Kapsel selbst etwas besser im Einklang mit den veränderten Verhältnissen. Bei den normalen Minuartien verholzt der größere obere Teil des Fruchtknotens schon frühzeitig, und nur die Basis bleibt, soweit sie vom drüsigen Diskusring bedeckt ist, zunächst unverholzt. Die reife Kapsel ist dagegen völlig verholzt. Bei *M. sclerantha* jedoch tritt das im unteren Teile auch im Reifestadium nicht ein. Allerdings verläuft die Trennungszone hier nicht ganz horizontal, sondern die Verholzung greift an den Klappenrändern tiefer herab als in ihrer Mitte.

Die nächstverwandte *M. hispanica* L. ist gleichfalls durch eine Einsenkung der Frucht ausgezeichnet, die aber offenbar so gering ist, daß sie dem wachsenden Gynaecium nicht hinderlich wird. Und bei der dritten Art der Gruppe der Hispanicae *M. hamata* (Hauskn.) Mattf. (= *Oueria hispanica* L.) ist von einer Einsenkung garnichts zu bemerken, dagegen birgt ihre Kapsel nur einen Samen. Noch ist zu erwähnen, daß die drei Arten der Hispanicae wie auch die fünf der nahe verwandten Montanae ein hohes Alter haben. Das geht aus ihrer speziellen Morphologie und noch evidenter aus ihrer geographischen Verbreitung hervor. *M. sclerantha* findet sich nur in Westpersien, Armenien und dem Pontus; *M. hispanica* ist auf das mittlere und östliche Spanien beschränkt, während *M. hamata* an beiden Orten vorkommt. Ihr Areal erstreckt sich von Turkestan durch Persien, Armenien, Kleinasien und Griechenland bis nach Serbien, dann setzt es aus; erst südlich der Pyrenäen tritt sie wieder auf, ist in der Osthälfte Spaniens verbreitet und wird auch aus Algerien angegeben. Deutlich läßt sich das ursprünglich zusammenhängende Areal im Mediterrangebiet erkennen, durch klimatische und geologische

Umstände in der Mitte z. T. nur in Italien, z. T. auch in Griechenland und Kleinasien unterbrochen, konnten im W. und O. eigene Entwicklungswege eingeschlagen werden.

Für zwei Fragen sind die gegebenen Befunde von Interesse, einmal für die Vorstellung der Entwicklungsweise unterständiger Fruchtknoten überhaupt und dann für die Klärung der Beziehungen der Sclerantheen zu den Alsineen. Beides soll kurz zusammen behandelt werden. Die letztgenannte Frage hat VIERHAPPER (Österr. Bot. Zeitschr., Bd. 57, 1907, 41) eingehend untersucht mit dem Ergebnis, daß *Scleranthus* sich aus *Minuartia* sect. *Euminuartia* durch Erwerb einer eingesenkten, einsamigen, zweikarpelligen Schließfrucht als Anpassung an xerophile Einflüsse entwickelt habe, wobei er sogar die diphyletische Abstammung unserer Scleranthen von verschiedenen Minuartien in Erwägung zieht. Zweifelsohne erhöhen die oben angeführten Tatsachen die morphologische Ähnlichkeit zwischen *Minuartia* und *Scleranthus* noch erheblich, zugleich sprechen sie aber m. E. auch gegen die Annahme einer direkten Abstammung! VIERHAPPER sucht vor allen Dingen zu erweisen, daß, nachdem die Kelchröhre einmal durch xerophile Einflüsse entstanden sei, dies ohne weiteres die Reduktion der Samen bis auf einen und das Entstehen einer Schließfrucht „bedingt“ habe. Wir haben jedoch gesehen, daß diese Merkmale durchaus nicht ursächlich verknüpft sind: *M. hamata* hat eine einsamige, dreiklappige, zartwandige, oberständige Kapsel; *M. hispanica* desgl., aber mehrsamige Kapsel und eine geringe Einsenkung; *M. sclerantha* desgl. mit in der Jugend völlig eingesenktem Gynaeceum; und nur *Scleranthus* vereinigt besagte drei Merkmale und reduziert zudem die Zahl der Karpelle auf zwei. Hieraus geht aber hervor, daß die drei Merkmale in ihrem Auftreten unabhängig voneinander sind. Auch ist es kaum vorstellbar, daß sich die einseitig entwickelten und durchaus fixierten Minuartien zu den Sclerantheen weitergebildet haben sollten, sie stellen vielmehr auch ihrerseits Endstufen — wenn auch unvollkommene — dar. Und gerade diese unzweckmäßigen Unvollkommenheiten verbieten es, sie als Anpassungen aufzufassen. Das Wesentliche für das Auftreten der größeren Fortschritte im Pflanzenreich, zu denen auch das eingesenkte Gynaeceum gehört, sind nicht die äußeren Einflüsse, sondern die strukturelle Befähigung der Sippe.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß die Minuartien und die Sclerantheen viele gemeinsame Züge haben, die wohl einen genetischen Zusammenhang vermuten lassen, daß sie aber auch wichtige Unterschiede aufzuweisen haben, die eine direkte

Ableitung unmöglich machen. Nun erweist wiederum die Verbreitung, daß die Sclerantheen womöglich noch älter sind als die Hispanicae, denn sie finden sich bis nach Australien verbreitet, dem die Alsineen bis auf eine für diese Deszendenz nicht in Frage kommende altozeanische Sippe (*Colobanthus*) ganz fehlen. Schon Ost- und Zentralasien westlich und südlich der Linie Westhimalaya—Altai—Korea hat keine *Minuartia* aufzuweisen, und die Hispanicae sind nur bis nach Westturkestan verbreitet. Der genetische Zusammenhang ist also sehr weit zurückzuverlegen in eine Zeit, wo die heutigen Genera nur erst in der Plastizität der damaligen undifferenzierten Sippen existierten. Frühzeitig gliederten sich die Sclerantheen durch die rasch nacheinander erfolgte Erwerbung ihrer bezeichnenden Merkmale ab, während sich das übrige zunächst in anderer Richtung weiter entwickelte und sich untereinander differenzierte: *Minuartia*, *Arenaria*, *Moehringia* etc. Erst als u. a. die Erhärtung der Kelchbasen weit vorgeschritten war, trat — nunmehr bei den Hispanicae — zum zweiten Male die Einsenkung des Fruchtknotens auf, wie sie ein drittes Mal noch von der verwandten Gattung *Thurya* (vgl. die Abb. in ENGLER, Pflanzenreich III, 1, b, 1889, 81) erworben wurde. Aber nun waren die Hispanicae bereits soweit spezialisiert, daß die Neuerwerbung nicht mehr harmonisch in das Gefüge des Ganzen eingegliedert werden konnte. Dagegen hatten sich die anderen Sippen der *Minuartia* weniger einseitig entwickelt, so daß ihre Plastizität ihnen die Entstehung einer größeren Formenfülle gestattete, in der es allerdings nirgends zu einer Eintiefung der Achse kam. Es dürfte wohl sicher sein, daß die Sclerantheen in den Alsineen unter den Alsinoideen ihre nächsten Verwandten haben. Da sich ihre Ursprungsstelle jedoch heute nicht mehr genau nachweisen läßt, ist auf Grund ihrer besonderen Merkmale eine Wertung als selbständige Tribus durchaus gerechtfertigt.

Berlin-Dahlem, Botanisches Museum, April 1921.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Mattfeld Johannes

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Phylogenie unterständiger Fruchtknoten bei den Caryophyllaceen. 275-280](#)