

Die Obdiplostemonie in den Blüten.

Von FERDINAND STROEBL (München).

Blüten sind Sprosse begrenzten Wachstums und zeigen gewöhnlich eine andere Stellung und häufig andere Entstehungsfolge ihrer Organ-Anlagen als die vegetativen Sprosse.

Beide Abweichungen gewahren wir in den sogenannten obdiplostemonen Blüten, einem Typus, der in zahlreichen Familien der Dikotylen seine Vertreter hat. Die Staubblätter des Androeceums sind in doppelter Anzahl als die Kronblätter vorhanden, auf 2 Wirtel verteilt, von denen aber der äussere mit den Kronblättern nicht alterniert, sondern in superponierter Stellung am Vegetationspunkt erscheint. Die episepalen Stamina bilden den inneren höher inserierten Staubblattkreis, eine Tatsache, welches das in Fig. 1 gegebene Schema für eine obdiplostemone Blüte zum Ausdruck bringt.

Die Stellungsverhältnisse der Carpelle sollen vorerst noch unberücksichtigt bleiben; denn ihre Lage ist, wie ich vorwegnehmen möchte, aufgrund ihres zeitlichen Auftretens eine bedingte; die Fruchtblätter gehören also in der schematischen Darstellung einer obdiplostemonen Blüte nicht zu den wesentlichen Form-Elementen. Auch CHATIN, welcher für die in diesem Thema behandelte Erscheinung den Ausdruck "Type obdiplostémone" zuerst vorgeschlagen hatte, lässt in seiner Definition die Carpelle unberücksichtigt. Er sagt, dass das Wort nur die Tatsache ausdrücken soll, dass zwei Androecealkreise, wie bei den Diplostemonen, vorhanden sind, die aber im Gegensatz zu diesen in zentrifugaler Richtung entstehen.

Obdiplostemone Blüten begegnen uns in zahlreichen Familien und Formenkreisen unter den Dikotylen, sowohl unter den Choripetalen, als auch unter den Sympetalen. Von den ersteren nenne ich die Geraniaceen, Linaceen, Oxalidaceen, Rutaceen, Saxifragaceen, Crassulaceen, Onagraceen; von den letzteren die Ericaceen, Pirolaceen, Rhodoraceen, Vacciniaceen, kurz die Mehrzahl der Formenkreise der Bicornes.

Da einerseits schon die ausgebildete Blüte bezüglich des Androeceums mannigfache Variationen vom Grundschema der Obdiplostemonen bekunden und Abstufungen im Bauplan der Blüte erkennen lassen, andererseits der Begriff Obdiplostemonie bei verschiedenen Autoren in verschiedenem Sinne gebraucht wird, je nachdem, ob sie mehr die Einfügung des basalen Endes der Stamina oder die Lage der Antheren ins Auge fassen, dürfte es wohl nicht unangebracht sein, die Frage nach dem Zustandekommen der Obdiplostemonie im Zusammenhang mit ihrer Deutung auf entwicklungsge-
schichtlichem, anatomischem und vergleichendem Wege einer Lösung zuzuführen.

Die Methode, das Hauptaugenmerk in dieser Arbeit auf die Entwicklungsgeschichte zu lenken, und die Anordnung der Leitbündel nur bei älteren Blüten zu Rate zu ziehen, beruht auf der Überzeugung, dass "die Organe für das Auftreten der Leitbündel bestimmend sind", wie GOEBEL es bewiesen hat. Deshalb geben über die genetische Zusammengehörigkeit von Organen die Leitbündel keinen sichern Aufschluss. Das Vergleichen verschiedener Pflanzenfamilien verschafft die Grundlage für die Deutung des Phänomens und für eine kausale Erklärung der zahlreichen Übergangsbildungen bis zur reinen Diplostemonie.

Der Widerspruch in der Organstellung, der in obdiplostemonen Blüten räumlich und zeitlich zum Ausdruck kommt, hat von jeher Aufsehen erregt. Räumlich die übliche Alternanz der Quirle in den Blüten gestört; denn die Glieder des über den Kronblättern folgenden nächsthöheren Wirtels alternieren nicht mit den Kronblättern, sondern stehen zu ihnen superponiert, während sonst die Alternanz in der Blüte gewahrt bleibt. Eine zeitliche Störung erblickten die Morphologen, welche die akropetale Succession der Blütenorgane als unumstössliches Dogma festhielten.

Die bisherigen Theorien zur Deutung der scheinbaren Missverhältnisse in obdi-

plostemonen Blüten will ich erst später mit meinen eigenen Ergebnissen zur Diskussion bringen, um Wiederholungen vorzubeugen.

Ich beginne deshalb mit der Gruppe, welche mir zur Aufklärung der Tatsachen am besten geeignet erscheint, den *Geraniaceen*, bei denen schon frühzeitig die Obdiplostemonie beschrieben wurde. Wenn man eine entfaltete *Geranium*-Blüte betrachtet, bemerkt man, wie die Filamente der Kelchstaubblätter von den basalen Teilen der Filamente der Kronstaubblätter deutlich umschlossen gehalten werden. Führt man nun einen Schnitt in geringer Höhe über dem Blütenboden durch die Organ-Anlagen, so sieht man die Schnittfläche der Kelch-Staubblätter in den meist grossen Ausbuchtungen der epipetalen Carpelle liegen, während jene der Kron-Staubblätter einen äusseren Wirtel bilden. Seine Glieder umgreifen die einzelnen Kelch-Staubblätter fast um die Hälfte ihrer peripheren Ausdehnung, wie das Fig. 2 an *Geranium rivulare* darstellen soll.

Die Dorsiventralität bei *Pelargonium* lässt diese Verhältnisse unberührt. Die Entwicklungsgeschichte kann uns darüber berichten, ob sie von Anbeginn an vorhanden ist, oder erst später in Erscheinung tritt, vor allem aber über die successive Anlage der Organe, welche uns in die Gestaltungsverhältnisse einer obdiplostemonen Blüte den besten Einblick gewährt. In der reichblütigen Infloreszenz von *Pelargonium zonale* fand ich ein günstiges Material für meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen.

Der Vegetationspunkt besitzt vor der ersten Blattanlage eine keulenförmige Gestalt, wie das Fig. 3, ein Mikrotomschnittsbild, bestätigt. Dann entstehen die Kelchblätter, wie PAYER es angibt. Sobald sie eine blattartige Gestalt annehmen, entstehen die damit alternierenden Petala, deren Primordien aber noch kaum aus der Oberfläche des Vegetationspunktes hervortreten, wenn schon die Höcker der Kelch-Staubblätter sich bemerkbar machen. Ihre Entstehung äussert sich nur in einer mehr polygonalen Gestalt des Vegetationspunktes. Die einzelnen entwicklungsgeschichtlichen Abschnitte sind zeitlich sehr zusammengedrängt und nur auf Mikrotomschnitten zu erkennen. Fig. 4 zeigt ein solches Stadium im Längsschnitt. Das Kronblatt innerhalb des weit übergreifenden Kelchblattes ist in der ersten Andeutung vorhanden; das Primordium des Kelchblattes, ein flächenhaft breites Gebilde, hat sich noch wenig vom Vegetationspunkt differenziert und erhebt sich nur unwesentlich über den Scheitel desselben. Es verstreicht relativ lange Zeit, bis es im Ansichtsbild deutlich wahrnehmbar ist. Ein sehr frühes Mittelstadium in der Entwicklung der Blüte ist in Fig. 5 zur Abbildung gelangt. Es ist das "kritische Stadium", wenn ich es so nennen darf. Innerhalb der bereits geschnittenen Kelchblätter befinden sich die mächtigen Hervorwölbungen der Kelchstaubblatt-Primordien, während zipfelartige Gebilde, die Kronblätter, mit ihnen alternieren. Über diesen beginnen sich jetzt die Kron-Staubblätter anzulegen. Auf einem etwas späteren Stadium hat sich das Kelch-Staubblatt bereits zu einem deutlichen Höcker vom Vegetationspunkt differenziert, überragt alle Organe, das Kelchblatt ausgenommen, beträchtlich an Grösse und steht in höchster Position am Vegetationspunkt. In Alternanz mit den Kelchstaubblättern erscheinen die Primordien der Kron-Staubblätter, von denen 2 kräftiger als die übrigen entwickelt sind. Es drückt sich also auf diesem Stadium bereits die Dorsiventralität der *Pelargonium*-Blüte aus; auch entsprechen sie, wie man wohl sicher folgern darf, den später fertilen Kron-Staubblättern, während die übrigen 3 im entfaltenen Zustand der Blüte zu spitzblättrigen Staminodien rückgebildet sind (Fig. 6). Ein instruktives Bild über die räumlichen Ausmasse der einzelnen Organe gibt Fig. 7, in welcher die Ansicht einer Blüte in etwas schräger Stellung festgehalten ist. Fig. 8 macht mit einem Mikrotom-Längsschnitt durch ein gleichaltriges Stadium vertraut.

Die höhere Stellung der Kelch-Stamina beweist ihre Insertion, die man an alten Blüten leicht beobachten kann. Denkt man sich die Schnittstellen der Leitbündel durch Kreise verbunden, so stellt sich der Kelchstaubblatt-Kreis als der innere von den beiden Kreisen des Andröceums dar, ähnlich wie es Fig. 2 angibt.

Nachdem ich so an einem typischen Vertreter obdiplostemoner Blüten den Entwicklungsgang, die Stellungs- und Insertionsverhältnisse schilderte, möchte ich gleich die früher entstandenen Theorien diskutieren, um mich später im vergleich-

enden Kapitel meiner Arbeit auf Hinweise beschränken zu können.

Übereinstimmend wurde von den meisten Morphologen der Wirtel der Kronstaubblätter um mit EICHLER zu sprechen "als unwesentlich, accessorisch im Plan der Blüte" angesehen; denn er ist durch häufige staminodiale Ausbildung charakterisiert, eine Tatsache, welche die Blüten von *Pelargonium* bezeugen. Welche Vorstellungen machte man sich nun über diesen unwesentlichen Wirtel, den Störenfried vom normalen Blütenaufbau?

Manche Forscher sprachen diesem Staubblattkreis die Gleichwertigkeit mit den übrigen ab, indem sie in ihm Dependenz anderer Blattkreise erblickten; sie meinen, dass er vielleicht durch Dédoublement entstanden ist. So nahm St. HILAIRE an, dass die epipetalen Staubblätter nur basale Abschnitte der Kronblätter seien, während DICKSON sie durch Verwachsung der Nebenblätter der episepalen Staubblätter hervorgehen lassen wollte. Die Entwicklungsgeschichte, wie ich sie beschrieben, widerlegt wohl mit genügender Beweiskraft die beiden Ansichten; denn nirgends ist eine Spur von Dédoublement zu sehen, sondern die Kronstaubblätter werden als Glieder eines selbständigen Blattkreises angelegt. Diese Auffassung vertraten schon CHATIN und PAYER, dann BRAUN und HOFMEISTER; letztere äusserten sich aber in der Deutung der Erscheinung verschieden. BRAUN, der hauptsächlich auf die Alternanz sein Augenmerk lenkt, glaubt die Störung derselben dadurch aus dem Wege geschafft zu wissen, wenn er theoretisch einen episepalen Schwindekreis annimmt, welcher die gestörte Alternanz zwischen den Kronblättern und den superponierten Staubblättern beseitigt. Diesen Schwindekreis habe ich aber bei meinen Untersuchungen nicht finden können.

Im Gegensatz meint HOFMEISTER in dem epipetalen Staubblattkreis einen scheinbar eingeschalteten Wirtel vor sich zu haben, der durch nachträgliches interkalares Wachstum der Axenzone kurz unterhalb des Vegetationspunktes ins Leben gerufen wird. Im Prinzip ist das nur ein verspätet zur Ausgestaltung kommender Kreis, dessen Entstehung gleichsam stets von der Blüte beabsichtigt war; während eine Einschaltung im strengen Sinne des Wortes eine plötzliche spätere Einfügung bedeuten würde.

Ebenso wie die genannten Autoren die nicht gewährte Alternanz störte, war für andere die Entstehungsfolge der Organe ein Hindernis für die Lösung des Problems. Vor allem nahm FRANK und CELAKOWSKY an der Entstehungsgeschichte Anstoss.

FRANK wollte den obdiplostemonen Blüten die akropetale Entstehungsfolge des Andröceums nicht absprechen. Bei seinen Untersuchungen über *Geranium sanguineum* und *Oxalis stricta* glaubte er die frühere Anlage der Kronstamina beobachtet zu haben. Er sprach davon, dass die älteren Autoren die Anlagen der Kronstaubblätter für diejenige der Kronblätter gehalten hätten, welche gemäss seiner Abbildung als winzige, zipfelartige Gebilde von den Kronstaubblättern nur verdeckt würden. Seine Darstellungen von Kronblatt und Kronstaubblatt in jungen Blüten stimmen mit meinen Befunden überein; aber die Anlage der Kelchstaubblätter auf diesem Stadium will FRANK nicht festgestellt haben, obwohl er in seiner Zeichnung vor den Kelchblättern Andeutungen von Hervorwölbungen am Vegetationspunkt gibt. Die Ursache dieser fälschlichen Auffassung mag darin ihren Grund haben, dass die Kelchstaubblätter zwar als flächenhafte Primordien auf dem diesbezüglichen "kritischen Stadium" schon angelegt sind, wegen ihrer Ausdehnung jedoch lange zur Sonderung vom übrigen Gewebekomplex brauchen, sodass sie bei einer präparierten Blüte als Höcker noch nicht sichtbar werden, wohl aber auf einem Mikrotomschnitt.

Wenn FRANK die akropetale Succession zum Dogma erheben will, so versucht CELAKOWSKY zu betonen, dass die Entstehung des Andröceums nicht immer in akropetaler, sondern auch in basipetaler Progression erfolgen könnte, wie das nach neueren Untersuchungen bei polyandrischen Blüten der Fall ist. Denkt man sich mit CELAKOWSKY das Andröceum basipetal angelegt, so steht gemäss der alternation mit den epipetalen Carpellen der oberste Staubblattwirtel episepal, der darunter liegende epipetal und da alle übrigen Staubblattkreise der Reduktion anheim gefallen sind, direkt superponiert über den Kronblättern. Lässt man die Differenzen in der Höhenstellung am Vegetationspunkt immer geringer werden, bis die beiden Kreise in einen zusammenfallen, so erhält man in den obdiplostemonen Blüten die Übergangsglieder

von den von GOEBEL und CELAKOWSKY als die ursprünglicheren betrachteten polyandrischen Blüten zu den rein diplostemonen Blüten.

Diese schöne stammesgeschichtliche Herleitung CELAKOWSKYS kann aber nicht durch Tatsachenbefunde gestützt werden; denn für eine absteigende Reihenfolge in der Entstehung legen meine Präparate kein Zeugnis ab. Im Widerstreit zweier ungleichaltriger Bildungstendenzen soll nach CELAKOWSKY die auf Verminderung der Gliederzahl hinstrebende den Sieg über die andere davontragen.

SACHS endlich ersieht in den epipetalen Staubblättern Glieder ein und desselben Wirtels, die aber erst später eingeschaltet werden; wie er diese Ansicht mit der Insertion der Leitbündel auf älteren Stadien in Einklang bringen will, bleibt mir unklar, denn es zeigt sich hier doch eine unumstößliche Höhendifferenz.

Aufgrund meiner Beobachtungen an Geraniaceen und anderen Familien betrachte ich die Obdiplostemonie durch Förderung der Kelchblattsektoren hervorgerufen.

Die genannten Autoren hatten meist die ganzen über einander am Vegetationspunkt der Blüte entstandenen Blattquirle vor ihrem geistigen Auge, obgleich die Grösse der Organe und ihre späte Ausbildung bei der Entfaltung ein deutliches Zeugnis für eine gewisse Zusammengehörigkeit innerhalb der Sektoren dieser Blüten ablegen. Infolge der Begrentheit der Blütenaxen verhalten sich, wie GOEBEL hervorhebt, diese Vegetationspunkte oft anders als vegetative. Es kommen Schwankungen bei ihnen zur Geltung, wie sich der genannte Autor in seiner Organographie ausdrückt. Auch besteht eine gewisse Paarung der Formelemente in den Blüten, auf welche GOEBEL ebenfalls hinweist. Ausserdem führt s. VAN TIEGHEM eine schwache Abhängigkeit der Stamina mit den darunter befindlichen Kronblättern aufgrund der Leitbündel-Verzweigung an. Ein Blick auf Mittelstadien von *Pelargonium* dürfte die Beziehungen innerhalb der Sektoren erkennen lassen (Fig. 6).

Grossen blattartig entfalteteten Kelchblättern entsprechen mächtige Kelchstaubblatt-Primordien, kleinen, fast verdeckten Kronblättern kleine Kronstaubblatt-Primordien. Es drückt sich also auf diesem Stadium die Förderung der Kelchblatt-Sektoren am deutlichsten aus.

Die Kelch-Staubblätter entstehen zuerst, wie PAYER es richtig angibt, infolge der Förderung ihrer Sektoren aber fast noch gleichzeitig mit den Kronblättern; ihnen steht also der ganze Raum am Vegetationspunkt zur Besitznahme zur Verfügung. Solche Verhältnisse vermutete schon SACHS, indem er sagt, dass die Staubblätter wohl daraus hervortreten, wo sie entsprechend den Formveränderungen des Blütenbodens am meisten Raum finden. Dass die Gestalt des Blütenbodens ebenfalls von Einfluss ist, halten viele andere Forscher für wahrscheinlich. Bei den Geraniaceen ist auf einem jungen Stadium der Blütenboden sehr flach, an den höchsten Stellen treten die Kelchstamina auf. Für die Stamina der andern Sektoren besteht also eine Entwicklungsmöglichkeit nur unterhalb der ersteren und in einem späteren Alter der Blüte, wenn durch das Wachstum des Vegetationspunktes wieder Platz frei geworden ist. Dann beginnt das Wachstum in den Blumenblatt-Sektoren mit der Ausbildung der Kronstaubblätter, welche bei *Geranium* die Kelchstaubblätter an Grösse fast einholen, während *Pelargonium* die Reduktion zu sterilen Stamina schon in der Höckerbildung ahnen lässt. Erst nachdem die Sexualorgane sämtlich angelegt sind, und kurz vor Öffnung der Blüte entfalten sich auch die Kronblätter zu ansehnlicher Grösse.

Die Staminodialbildungen, in welchen CELAKOWSKY eine weiterführende Reduktion der Minderungstendenz im Sinne eines in der Schwindung begriffenen Quirls des Androeceums argumentiert sieht, wirkt auch bei einer sektorenweise Betrachtung der Blüte nicht hemmend; denn stets stehen die Staminodien in den nicht geförderten Kronblatt-Sektoren und lassen die geförderten Kelchblatt-Sektoren nur noch stärker hervortreten. Gerade solche Fälle erhellen die Tatbefunde besonders schön. Man vergleiche einmal Fig. 7, ein Entwicklungsstadium von *Erodium moschatum* und *E. cheiranthifolium*. Innerhalb der Kelchblätter stehen 5 mächtige Primordialhöcker der Kelch-Staubblätter; in den Kronblattsektoren sind kaum die Kronblätter angedeutet.

Die Beobachtung PAYERs bei *Erodium serotinum*, dass die Kron-Staubblätter früher auftreten als die Kelch-Staubblätter steht somit nicht nur mit seinen eigenen Arbeiten über Geraniaceen, sondern auch mit meinen Beobachtungen im Widerspruch.

Ferner scheint mir bei früherer Anlage der Kron-Staubblätter nach FRANK ihr Zurückbleiben oder Staminodialwerden unverständlich. Auch *Erodium cicutarium* (Fig. 10) dürfte meine Behauptungen begründen. Es findet also eine Förderung der Kelchblatt-Sektoren auf einem Stadium statt, bevor die epipetalen Stamina sich zeigen, so wie es CELAKOWSKY vor der Aufstellung seiner stammesgeschichtlichen Theorie anzunehmen geneigt war.

Die Stellung der Carpelle, welche zuletzt auftreten, ist durch die vorher entstandenen Organe der Blüte sicher bedingt. Zwei Carpell-Kreise anzunehmen, von denen bald der eine, bald der andere schwinden soll, gemäss der Theorie von BRAUN, ist unhaltbar und gründet sich nur auf rein theoretische Überlegungen. Die beobachteten Tatsachen ergaben stets nur die Anlage eines einzigen Kreises von Fruchtblättern, welcher mit den Kelch-Staubblättern alterniert. Die Lage der Fruchtblätter ist durch die räumlichen Verhältnisse gegeben, auf welche ich bei meinen Untersuchungen über Caryophyllen zu sprechen Gelegenheit habe.

Andere Vertreter der Geraniaceen mögen jetzt noch das einheitliche Verhalten der Familie beweisen. *Geranium palustre*, *G. albanum*, *G. sanguineum*, *G. macrorrhizum*, *G. anemonifolium* lassen auf einem mittleren Entwicklungsstadium das Höherstehen der Kelch-Stamina erkennen. Die kleineren Kron-Staubblätter überdecken die zurückgebliebenen Kronblätter (Fig. 11). Diesem Bild ähnlich ist ein frühes Mittelstadium von *Pelargonium*, von dem schon PAYER sagt, dass es kaum von demjenigen von *Geranium* zu unterscheiden ist, während sich auf einem späteren Stadium die Dorsiventralität bereits geltend macht. In *Pelargonium fibricides* (Fig. 12) ist ein solches Stadium dargestellt. Erst 2 Kronstaubblatt-Primordien sind sichtbar. Ähnlich verhalten sich *Pelargonium triste*, *P. graveolens*, *P. tricolor*, *P. inquinans*. Ein etwas älteres Stadium von *Pelargonium quercifolium* (Fig. 13) lässt erkennen, dass die beiden fertilen Kron-Stamina die 5 Kelch-Stamina später an Grösse einholen; sodass das mit ihnen alternierende Kelch-Staubblatt besonders weit nach innen zu liegen kommt.

In der Länge der Filamente bleiben auch die fertilen Kron-Staubblätter gegenüber den Kelch-Staubblättern zurück. Eine letzte Andeutung einer rudimentären Anthere bei einem Kron-Staubblatt konnte ich bei einem *Pelargonium* beobachten. Zwei Kron-Stamina waren fertil, etwa $1/2$ mal so lang als die Kelch-Staubblätter, zwei nur zipfelförmige, weisse Gebilde, das fünfte besass noch einen pfriemenförmigen Anhang von derselben roten Farbe wie die fertilen Antheren (Fig. 14). Für die stets obdiplostemone Insertion im Blütenboden kann noch ein entsprechend geführter Schnitt an *Geranium subcaulescens* (Fig. 15) den Beweis erbringen.

Weit schwächer als bei den Geraniaceen trifft man die Obdiplostemonie bei den übrigen Familien der Grinales ausgebildet, weshalb viele derselben, besonders d. Oxalidaceen eine in dieser Hinsicht viel umstrittene Gruppe waren. Auch ist die Intensität bei einzelnen Familien eine verschiedene, sodass es leicht verständlich wird, wenn PAYER von Diplostemonie in dieser Familie spricht. Trotz der schwachen Ausbildung der Erscheinung aber kann sie schon in der Entwicklungsgeschichte wahrgenommen werden; für das zeitliche Auftreten der Kelch- und Kronstamina, sowie für das Zurückbleiben der Blumenblätter gilt das bei den Geraniaceen gesagte. Die diesbezügliche Ansicht FRANKs ist auch bei den Oxalidaceen nicht berechtigt; denn auf den frühesten Stadien sind schon grosse Ausbuchtungen in den Kelchblatt-Sektoren vorhanden, so wie es durch Fig. 16 von *Oxalis stricta* wiedergegeben wird. Die höhere Lage der Kelch-Staubblätter bekundet sich auf einem mittleren Entwicklungsstadium durch ein schwaches Übergreifen über die Kron-Staubblätter, wenn auch Grössenunterschiede wenig in Erscheinung treten. Fig. 17 von *Oxalis Ortgiesii*, das auch auf *Oxalis articulata* und *O. aculeata* Anwendung finden kann, soll die Tatsachen beleuchten. Auf einem Längsschnitt oder einer aufgehellten Längs-Ansicht einer jungen Blüte erweisen sich die Kelch-Stamina um etwa die Hälfte des Primordium-Durchmessers höher stehend als die Kron-Staubblätter. Fig. 18, *Oxalis Ortgiesii*. Meine Ansichten werden gestützt durch Fig. 19, welche einen Schnitt durch die Basis einer alten Blüte zeigt, in der die Insertion der Kelch-Stamina um einen geringen Betrag weiter innen erfolgt, als die der Kron-Staubblätter.

In einer geringen Weise, wie bei den Oxalidaceen, ist die Obdiplostemonie auch bei den Linaceen ausgeprägt, von denen *Linum flavum* als Untersuchungsobjekt diente. Die Entwicklungsgeschichte gibt hier über die Förderung der Kelchblatt-Sektoren ebenso deutlich Aufschluss wie der entfaltete Zustand einer Blüte, in welchem die Kron-Staubblätter staminodial, als "dentes interjecti" ausgebildet sind. Auf einem mittelalten Entwicklungs-Stadium ist ihre Anlage noch vorhanden (Fig. 20). In einer Längenansicht heben sich nur die Kelch-Staubblätter und die Kronblatt-Primordien aus dem Vegetationspunkt hervor (Fig. 21). *Linum maritimum*, *L. perenne*, *L. viscosum* stimmen als Verwandte gut überein. Das ähnliche Aussehen einer jungen Blüte von *Linum* und *Erodium* möge ausserdem nochmals betont werden.

Auch die Rutaceen sind nur in geringem Masse obdiplostemon. Über die Entwicklungsgeschichte bestand hier wenig Zweifel. Die Kelch-Stamina entstehen nach PAYER bei *Ruta graveolens* simultan, bei *R. macrophylla*, die meinen Untersuchungen zugänglich war, beobachtete ich jedoch ein succedanes Auftreten derselben (Fig. 22), ein Vorgang, der wahrscheinlich damit zusammenhängt, dass die Blüte über dem Weg der Dorsiventralität, welche sich schon in den jüngsten Stadien äussert (Fig. 23) zur Vierzähligkeit gelangt ist. In den grösseren Blüten unterscheiden sich Kelch- und Kronstamina nicht erheblich; auch ist ein Übergreifen der erstgenannten nicht festzustellen (Fig. 24). Obdiplostemonie ist bei der Gattung *Ruta* kaum vorhanden. Letzte Andeutungen zeigt noch *Dictamnus*, eine Pflanze, bei welcher auf einem mittelalten Stadium ein äusserst geringer Unterschied der Andröceum-Kreise bemerkbar ist (Fig. 25), der mit der Insertion alter Blüten im Einklang steht. Während bei Oxalidaceen die Nicht-Förderung der Kelchblatt-Sektoren meist nur im Kürzerbleiben der Kronstaubblatt-Filamente ihren Ausdruck findet, ist sie bei den Rutaceen wieder bis zur Staminodialbildung gesteigert, Vertreter der Kapflora, wie *Barosma*, *Agathosma* etc. sind Belege dafür.

Schliesslich sei noch aus diesem Formenkreis die schwache Obdiplostemonie der Malpighiaceen erwähnt, deren Insertionsverhältnisse ich auf einem Querschnitt durch eine alte Blüte prüfen konnte.

Ebenso wie unter den Grinales finden sich noch in zahlreichen andern Ordnungen des Systems Formen mit geringer Obdiplostemonie, welche den Übergang zur Diplostemonie vermitteln. Ich denke vor allem an die Saxifragaceen. Wenn schon bei den Geraniaceen der episepale Staubblatt-Kreis der zuerst angelegte ist, darf man es bei den sich der Diplostemonie nähernden Formen nicht anders erwarten. Auf einem Entwicklungsstadium, bei welchem sich der unterständige Fruchtknoten als grubenförmige Vertiefung anzulegen beginnt, kann man eine deutliche Überdeckung der Kron-Staubblätter beobachten. Die Kronblätter bleiben auch hier in der Entwicklung zurück. Diesem Stadium von *Saxifraga pedatifida* in der Oberansicht (Fig. 26) entspricht im Längsschnitt folgendes Bild (Fig. 27): Auf dem sehr flachen Blütenboden stehen die Kron-Staubblätter weiter vom Zentrum entfernt als die Kelch-Staubblätter, welche den ganzen Raum des Sektors in Anspruch nehmen. Ähnlich verhalten sich *Saxifraga cuneata* und *S. granulata*. Im Gegensatz zu diesen Formen ist bei *S. tricuspidata* (Fig. 28) im Längsschnitt und bei *S. umbrosa* (Fig. 29) in der Oberansicht eine Höhendifferenz im Andröceum-Kreis zu ermitteln.

An die Saxifragaceen schliessen sich die Francoaceen an, eine Familie, welche mit Recht als obdiplostemon angeführt wird. Die Kron-Staubblätter liegen auf einem etwas alten Stadium in den helmförmigen Ausbuchtungen der Kronblätter. Ihre Insertionsstellen im Gewebekomplex des Blütenbodens liegen weiter aussen vom Zentrum als diejenigen der Kelch-Staubblätter (Fig. 30). Auf einem etwas jüngeren Stadium nehmen die Kelch-Staubblätter den ganzen Innenraum der Blüte ein und fallen, wie dies Fig. 31 beglaubigen soll, durch ihre geförderte Grösse auf. Ein Längsschnitt durch eine junge Blüte ergibt ein ähnliches Bild wie bei den verwandten Saxifragaceen (Fig. 32).

Die den Saxifragaceen ähnlichen Crassulaceen werden ebenfalls von der Obdiplostemonie beherrscht. Ein Querschnitt durch ein relativ junges Entwicklungsstadium von *Sedum mite* (oder *S. hispanicum*) liegt der Fig. 33 zugrunde. Die Schnittflächen der Kelch-Staubblätter liegen der Blütenaxe genähert, während die Inser-

tionsstellen der kürzeren noch mit Antheren versehenen Kron-Staubblätter wiederum in U-förmigen Ausbuchtungen der Kronblätter angeordnet sind. Anschaulich erkennt man die Lageverhältnisse der Staminalkreise bei *Sedum album* (Fig. 34).

Im Gegensatz zu den bisher behandelten Familien, bei denen sich die Lage der Carpelle als konstant erwiesen hatte, waren die Caryophyllaceen wegen des Wechsels der Fruchtblatt-Stellung, in der manche Autoren einen wesentlichen Faktor für die Beurteilung der Obdiplostemonie erblickten, ein Objekt lebhafter Diskussion. Die Entwicklungsgeschichte könnte zugunsten der Anschauungen CELAKOWSKYS sprechen. Nach KRAFT entstehen die Kelch-Staubblätter vor den Kron-Staubblättern, das dem jüngsten Kelchblatt superponierte aber zuerst und dann, wie er vermutete, in basipetaler Succession die übrigen. Allein die geringen Differenzen in der Insertionshöhe der beiden Staminalkreise gestatten es meiner Ansicht nicht, von einer absteigenden Reihenfolge zu sprechen; selbst wenn die Stamina eines Kreises nicht simultan entstehen, wie ich es ja selbst bei *Ruta macrophylla* beobachtete.

Stellaria holostea ist sowohl der Entwicklungsgeschichte als auch der Insertion nach obdiplostemon. Die Blüten-Entwicklung lässt auf einem mittleren Stadium ein Übergreifen der Kelch-Staubblätter nicht verkennen (Fig. 35); ein Mikrotom-Längsschnitt durch die Basis einer entfalteten Blüte legt geringe Insertions-Differenzen an den Tag (Fig. 36). *Melandryum rubrum* (Fig. 37) muss die Obdiplostemonie aufgrund der Insertionsbefunde abgesprochen werden. Da nun bei den obdiplostemonen Blüten von *Stellaria* die Carpelle episepal stehen, dürfte SCHUMANN mit Recht auf einen gewissen Kontakt zwischen den bereits entstandenen und den noch entstehenden Organen hingewiesen haben. Mögen viele auch daran Zweifel hegen, dass die Kelchstaubblatt-Primordien Kontakthöcker bilden können, so scheint mir der Gedanke die Tatsachen nicht unbefriedigend zu erklären. Da die Kelch-Staubblätter nämlich zuerst entstehen (wohl succedan, vergleiche Fig. 38 von *Stellaria holostea*) und im Laufe der Entwicklung stets die übrigen an Ausdehnung übertreffen (vergl. Fig. 35), müssen die um kaum merkliche Beträge tiefer inserierten Kron-Staubblätter mit dem Raum in den Winkeln der Kronblatt-Sektoren sich begnügen, was ihnen auch durch das Zurückbleiben der Kronblätter nicht erschwert wird. Die später zur Ausbildung gelangenden Carpelle finden dann die besten Lageverhältnisse alternierend mit den Kelch-Staubblättern und werden somit epipetal angelegt. In der Grösse der zuerst entstandenen Kelch-Staubblätter liegt also die Möglichkeit begründet, dass sie als Kontakthöcker wirken können. Die mächtige Anlage der Kelch-Staubblätter bleibt selbst erhalten, wenn die epipetalen Organe ganz im Schwinden begriffen sind, wie bei *Scleranthus annuus* (Fig. 39).

Durch besonders mächtige Schwankungen in den Stellungs-Verhältnissen des Androeums zeichnen sich die Onagraceen aus. Fast nicht minder deutlich als bei den Geraniaceen liegen die Einfügungstellen der Stamina bei *Jussiaea repens* auf zwei Kreis-Peripherien, und zwar ist der episepale Kreis der innere (Fig. 40). Als entwicklungsgeschichtliche Befunde liegt meinen Ausführungen *Epilobium angustifolium* zugrunde, auf einem Schnitt durch eine junge Blüte, welcher die Kelchblätter getroffen hat, den übrigen Vegetationspunkt aber mit seinen Organen unversehrt liess (Fig. 41), decken die bereits mit der Ausbildung der Antheren beginnenden Kelch-Staubblätter beiderseits einen Teil der epipetalen Organe. Ein Längsschnitt durch eine gleichaltrige Blüte (Fig. 42) zeigt, dass das Kelch-Staubblatt zwar kaum höher steht, zur räumlichen Entfaltung aber genötigt ist, vom ganzen Zentrum der Blüte Besitz zu ergreifen und sich über die jüngeren Fruchtblätter zu beugen. Ähnliche Bilder ergäben *Epilobium alpestre* und *E. parviflorum*. Jedenfalls drückt sich hier die Förderung der Kelchblatt-Sektoren noch in der frühzeitigen Hervorbringung grösserer Anlagen aus, als das die epipetalen vermögen. Für die Zusammengehörigkeit von Kronstaubblatt und Blumenblatt sind noch die Untersuchungen BARCIANUs anzuführen, welche ergeben, dass die epipetalen Staubblätter sich aus der Basis der Blumenblatt-Anlagen absondern. Diese Erkenntnis stützt die Tatsache, dass, gleichgiltig ob die Staubblätter als selbständige Gebilde aufgefasst werden sollen oder nicht, beide die gleiche Minderentwicklung gegenüber den episepalen Blattorganen an den Tag legen.

Unter den Sympetalen wurden erst in neuerer Zeit die Ericaceen und die ihnen nahe stehenden Familien der meisten übrigen Bicornes beschrieben und mit Recht; denn bei den ausgebildeten Blüten sind die episepalen Staubblätter auf dem Innern der beiden Staubblatt-Kreise und in tiefen Ausbuchtungen des Fruchtknotens angeordnet. Fig. 43 zeigt die Tatsachen bei *Rhododendron*, ähnlich ist *Pirola* und *Calluna*. Auf jüngeren Stadien von *Erica vagans* ist kaum eine Überlagerung der einen Staubblatt-Primordien bemerkbar (Fig. 44), besser heben sich bei *Arctostaphylos uva-ursi* (Fig. 45) die Kelch-Staubblätter durch ihre räumliche Grösse und ihre höhere Lage von den Kron-Staubblättern ab. Auch hier ist die Stellung der Carpelle wohl nicht mit Unrecht im Zusammenhang mit den zuerst angelegten und anfangs räumlich grösseren Kelchstaubblättern zu bringen. Die nur schwache Ungleichwertigkeit der Kronblatt-Sektoren mit den Kelchblatt-Sektoren gelangt auch dadurch zum Ausdruck, dass die Kronblätter in der Entwicklung keine Hemmung erfahren.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Obdiplostemonie in den Blüten entsteht durch Förderung der Kelchblatt-Sektoren. Sie kann sich in zwei Etappen aussern, entweder nur in der Anlage räumlich grösserer Primordien auf frühen Entwicklungsstadien oder in einer solchen in Verbindung mit höherer Insertion. Den ersten Fall kann man als das Beginnen oder Verschwinden des Phänomens betrachten. In den nicht geförderten Sektoren besteht die Tendenz zur Reduktion. Den staminodialen Bildungen wird auch eine sektorenweise Analyse der Blüte gerecht; sie brauchen nicht als Glieder ganzer im Schwinden begriffener Blattwirtel aufgefasst werden; die den Übergang von den polyandrischen Blüten her vermitteln. Die Entstehungsfolge der Organanlagen ist akropetal; denn die geringen Insertions-Differenzen werden nur durch die Raumverhältnisse auf jungen Entwicklungsstadien hervorgebracht. CELAKOWSKY, der Urheber der Theorie von der basipetalen Entstehung des Andröceums in obdiplostemonen Blüten, sagt selbst, dass bei den Blüten der Oxalidaceen und Caryophyllaceen, bei denen die Staubblattkreise fast in einen zusammenfallen, seine Erklärungsversuche auf Hindernisse stossen, die aber meiner vergleichenden Betrachtung nicht im Wege stehen.

LITERATUR-VERZEICHNIS.

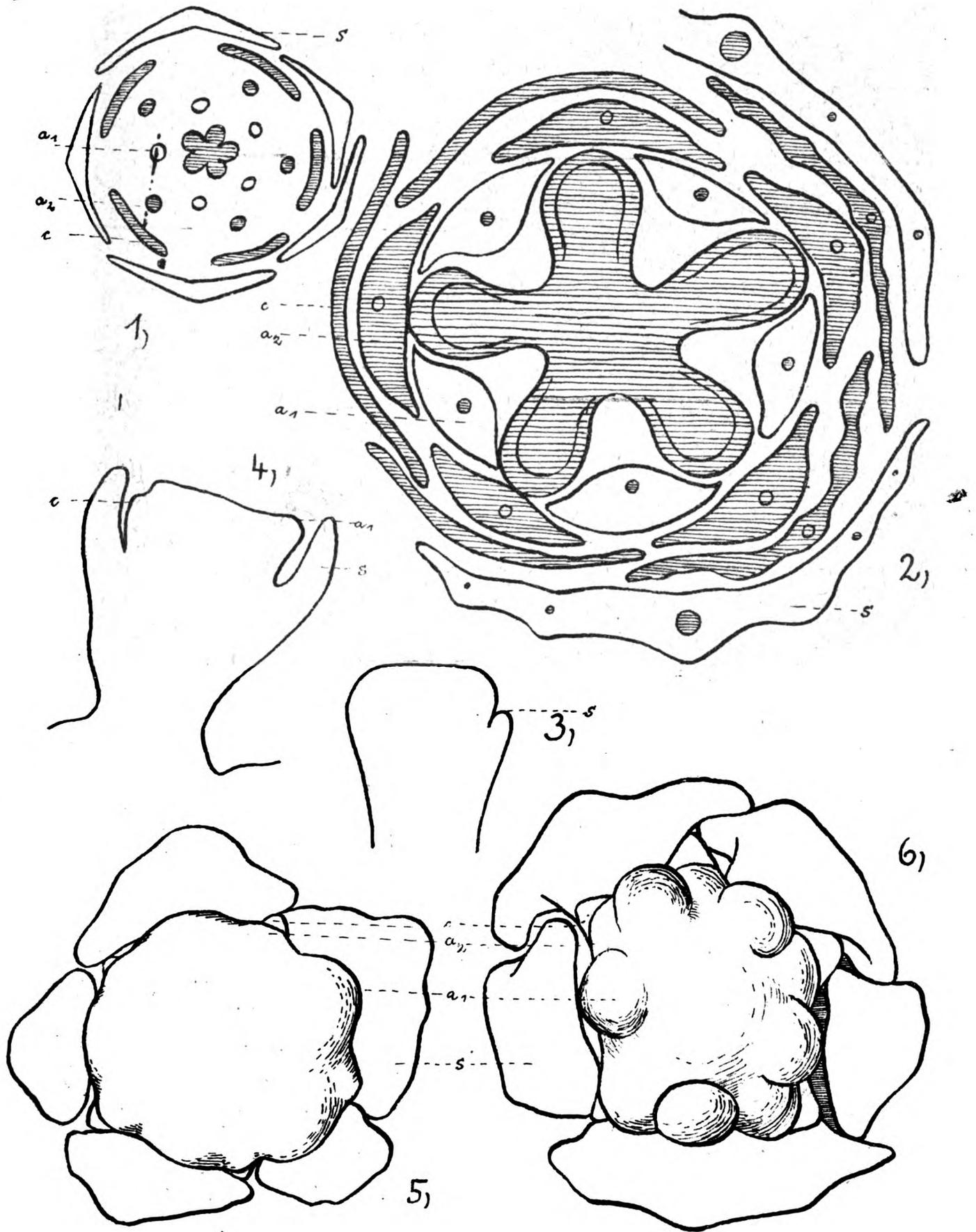
BARCIANU, Untersuchungen über d. Blütenentwicklung der Onagraceen 1894. - Bonner Sitzungsberichte 1873. - De CANDOLLE, Organographie végétale, 1827, - CHATIN, in Comptes rendus 1856. - CHATIN, in Bull. Soc. bot. Fr. - CELAKOWSKY, Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie, Parg 1894. - CELAKOWSKY, Über den eingeschalteten epipetalen Staubblattkreis, in Flora 1875. - EICHLER, Blütendiagramme. - ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien. - FRANK, über die Entwicklung einiger Blüten, in Pringsh. Jahrb. X. - GOEBEL, Organographie III.2. - HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie. - KRAFT, Experimentelle u. entwicklungsgesch. Unters. an Caryophyllaceen, in Flora 1917. - PAYER, Organogénie de la fleur. - SACHS, Lehrb. d. Bot. 4. ed. - SCHNEIDER, Botan. Wörterbuch. - SCHUMANN, in Ber. D, bot. Ges. XII (1894). - SCHUMANN, Über den Blütenanschluss. - Van TIEGHEM, Anatomie de la fleur.

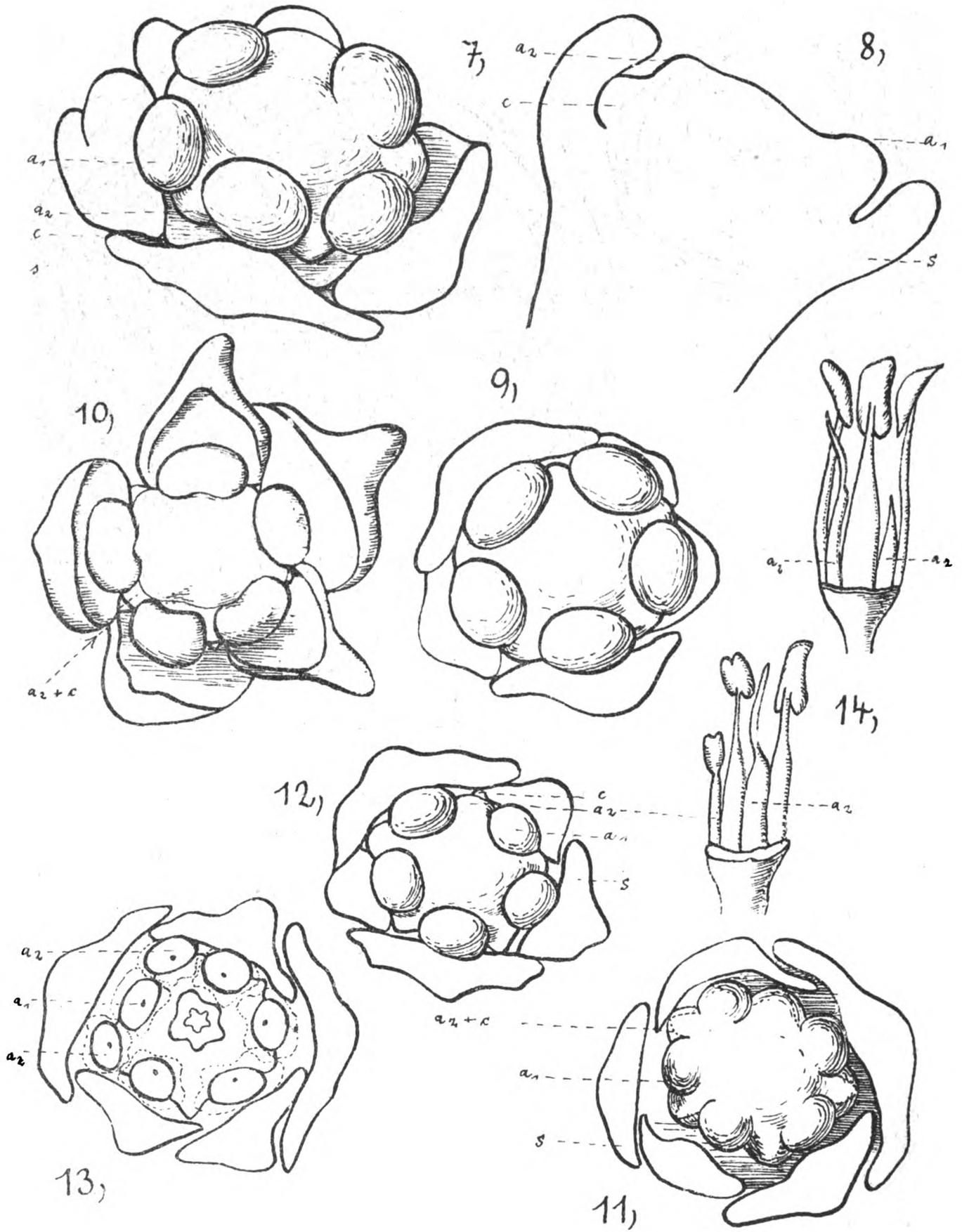
Die vorliegende Arbeit entstand in der Zeit vom Juli 1923 bis zum Juli 1924 im Botan. Institut der Universität München unter Leitung des Herrn Geh. Rat Prof. Dr. v. GOEBEL. Es möge mir gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer für seine ständige Anteilnahme an meiner Arbeit, für seine mannigfachen Anregungen und für die Vermittelung verstreuter Literatur ergebenst zu danken.

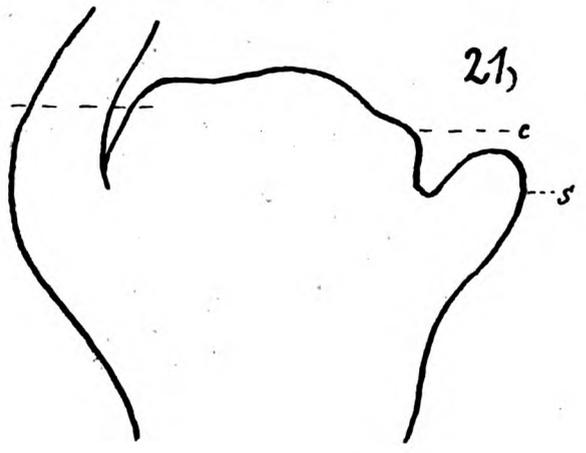
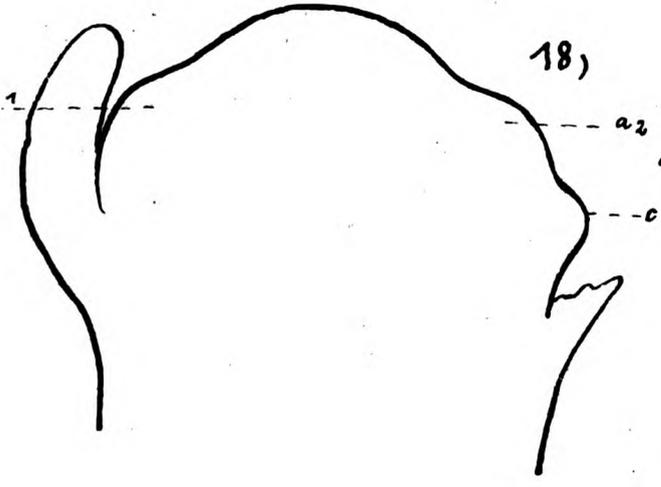
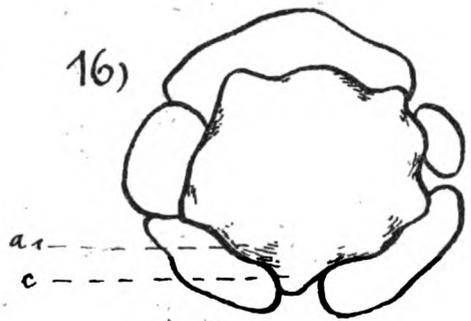
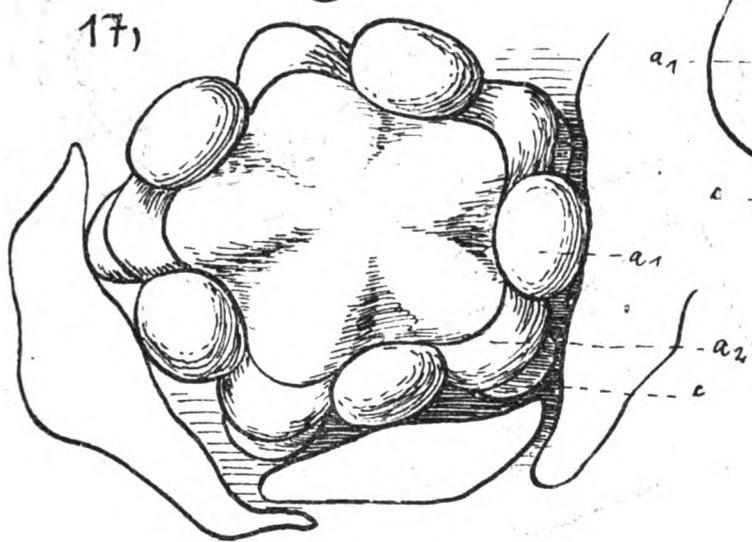
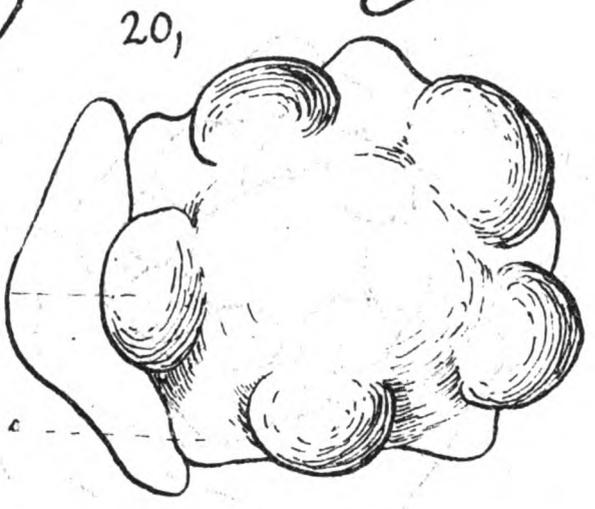
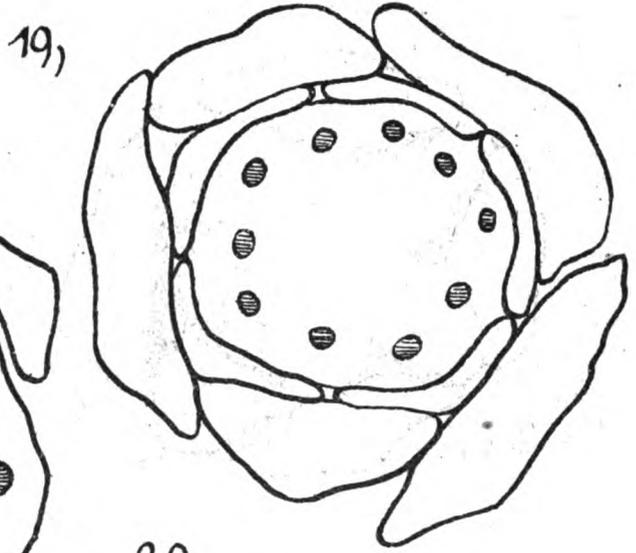
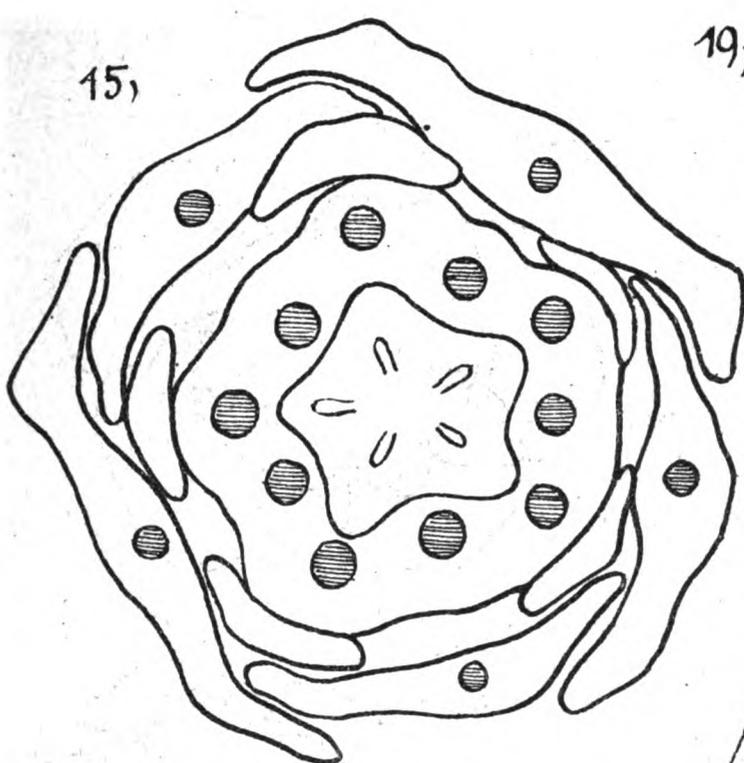
Verzeichnis der Abbildungen.

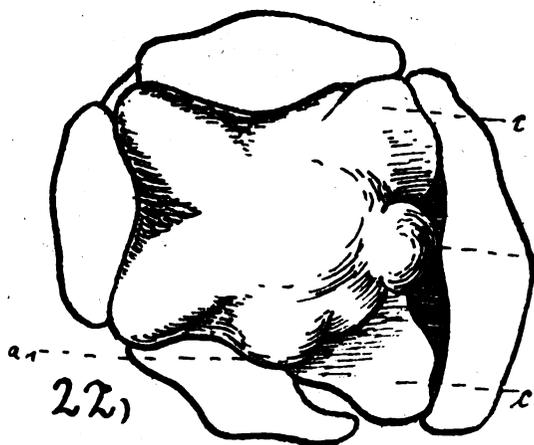
Fig. 1. Schema für eine obdiplostemone Blüte. - 2. *Geranium rivulare*, Lage der Staubblätter in einer alten Blüte (die epipetalen Blattorgane sind schraffiert). - Fig. 3. *Pelargonium zonale* - Längsschnitt durch eine sehr junge Blüte (1 Kelchblatt ist getroffen). - 4. *Pelargonium zonale*, "kritisches Stadium". - 5. *Pelargonium zonale*, Oberansicht eines frühen Mittelstadiums. - 6. *Pelargonium zonale*, Mittleres Entwicklungsstadium. - 7. Dasselbe, etwas schräg von oben gesehen. - 8. *Pelargonium zonale*, Mikrotom-Längsschnitt durch ein Mittelstadium. - 9. *Erodium cicutarium*, sehr junge Blüte. - 10. *Erodium cicutarium*, Mittelstadium. - 11. *Geranium sanguineum*, Mittelstadium. - 12. *Pelargonium ficibides*, frühes Mittelstadium. - 13. *Pelargonium quercifolium*. - 14. *Pelargonium zonale*, verschiedene Ausbildung der Staubblätter, je 2 Kron-Staubblätter und nur einige Kelch-Staubblätter gezeichnet. - 15. *Geranium subcaulescens*, Insertionsverhältnisse. - 16. *Oxalis stricta*, junge Blüte. - 17. *Oxalis Ortgiesii*, Mittelstadium in Oberansicht. - 18. *Oxalis Ortgiesii*, Mittelstadium auf dem Längsschnitt. - 19. *Oxalis Ortgiesii*, Insertionsstellen der Stamina bei einer alten Blüte. - 20. *Linum flavum*, junge Blüte (nur 1 Kelchblatt gezeichnet). - 21. *Linum flavum*, dieselbe längs geschnitten. - 22. *Ruta macrophylla*, succedanes Auftreten der Kelch-Staubblätter. - 23. *Ruta macrophylla*, sehr junge Blüte, Dorsiventralität. - 24. *Ruta macrophylla*, Querschnitt durch eine ältere Blüte. - 25. *Dictamnus*, Mittelstadium in Oberansicht. - 26. *Saxifraga pedatifida*, Mittelstadium in der Aufsicht. - 27. *Saxifraga pedatifida*, Längsschnitt der die Staubblatt-Anlagen des medianen Blütendurchmessers unversehrt liess. - 28. *Saxifraga tricuspidata*, dasselbe. Die Lage der benachbarten, rückwärts gelegenen episepalen Organe ist punktiert angegeben. - 29. *Saxifraga umbrosa*, Oberansicht eines Mittelstadiums. - 30. *Francoa sonchifolia*, Insertionsverhältnisse bei einer alten Blüte. - 31. *Francoa sonchifolia*, Mittelstadium von oben gesehen. - 32. *Francoa sonchifolia*, Schnitt, wie in Fig. 27. - 33. *Sedum mite*, Querschnitt durch ein mässig altes Stadium (Insertion). - 34. *Sedum album*, Oberansicht eines Mittelstadiums. - 35. *Stellaria holostea*, dasselbe. - 36. *Stellaria holostea*, Insertionsverhältnisse in einem Blütensektor. - 37. *Melandryum rubrum*, Querschnitt nahe der Basis einer alten Blüte. - 38. *Stellaria holostea*, sehr junge Blüte. Ein Kelch-Staubblatt ist angelegt. - 39. *Scleranthus annuus*, Oberansicht einer jungen Blüte. - 40. *Jussieua repens*, Lage der Staubblattbasis in einem Sektor. - 41. *Epilobium angustifolium*, Oberansicht eines Mittelstadiums. - 42. *Epilobium angustifolium*, Längsschnitt, wie in Fig. 27 geführt. - 43. *Rhododendron hirsutum*, Lage und Insertionsverhältnisse in einer alten Blüte (Kelchblätter sind in der Zeichnung weggelassen). - 44. *Erica vagans*, Mittelstadium einer jungen Blüte (Kelchblätter sind wegpräpariert). - 45. *Arctostaphylos uva-ursi*, Mittelstadium im Aufsichtsbild.

Zeichenerklärung: s = Kelchblatt; c = Kronblatt; a₁ = Kelchstaubblatt; a₂ = Kronstaubblatt.

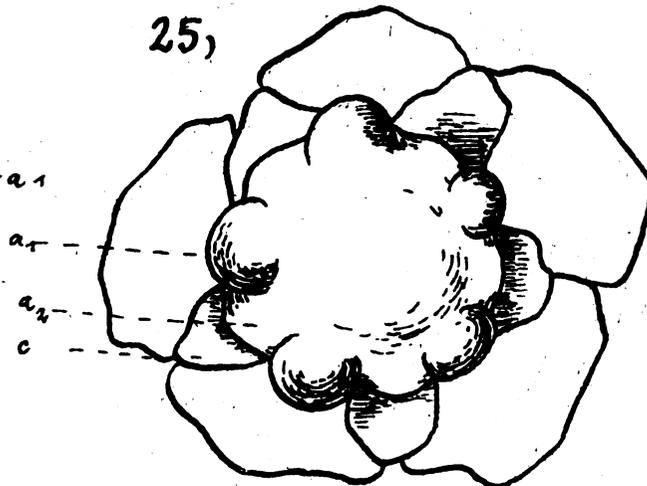




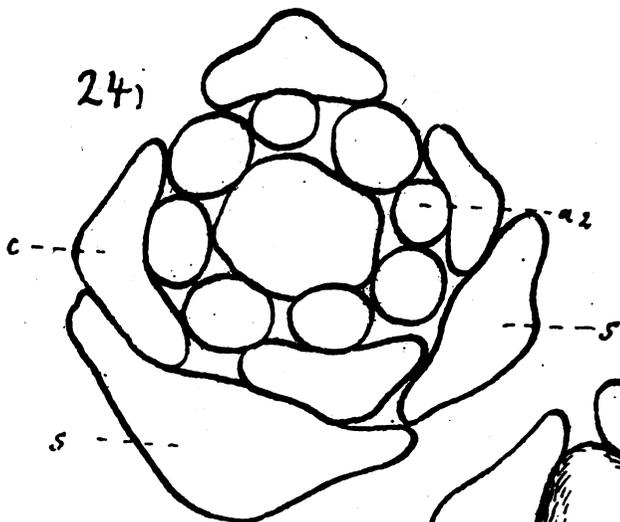




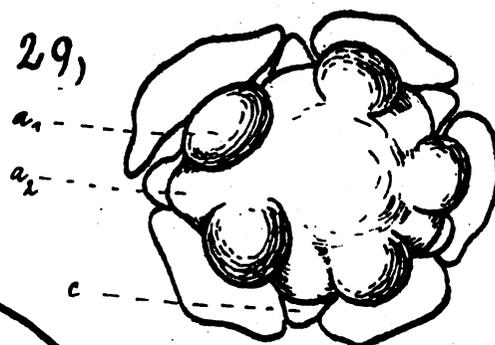
25,



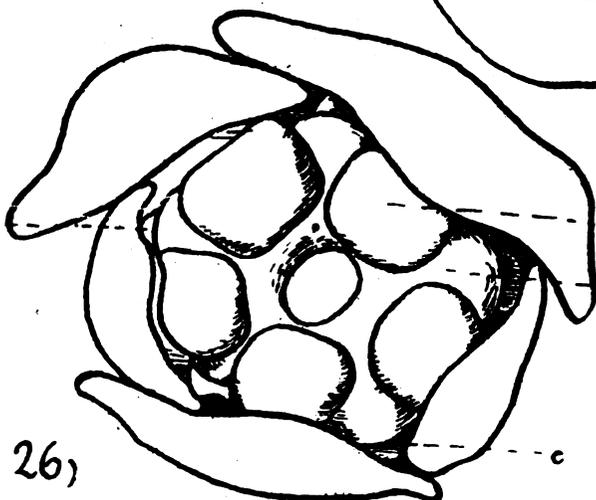
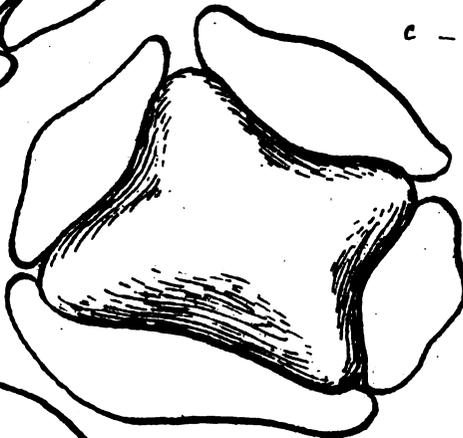
24,



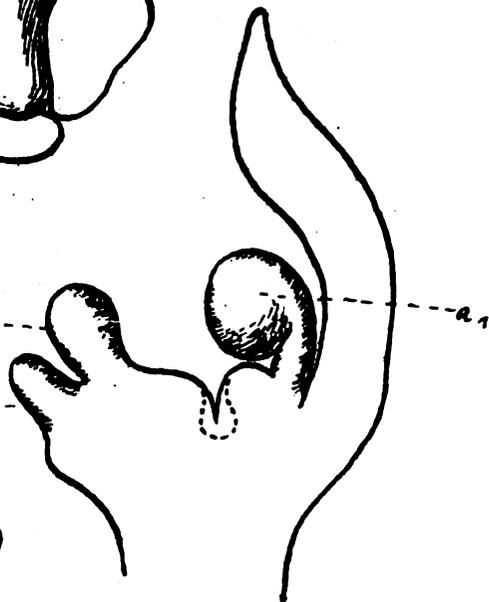
29,

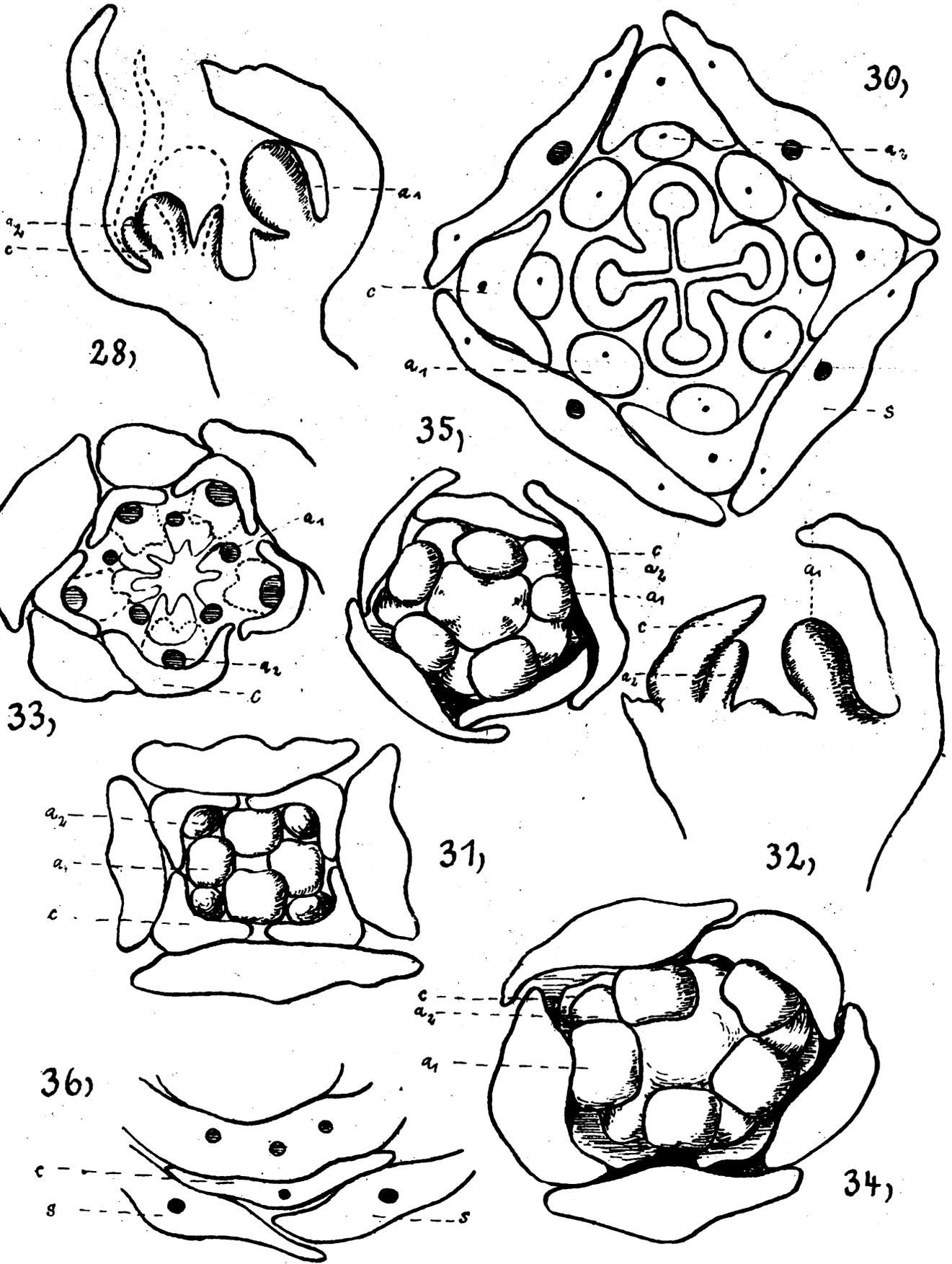


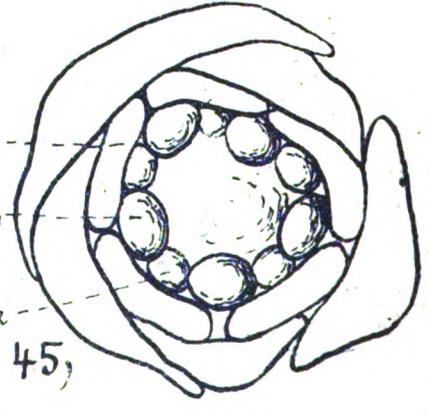
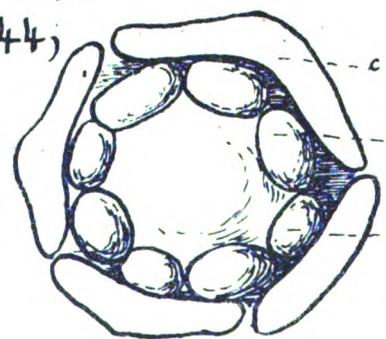
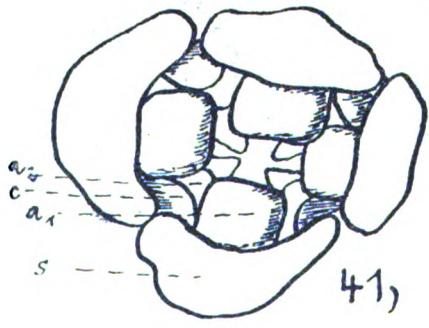
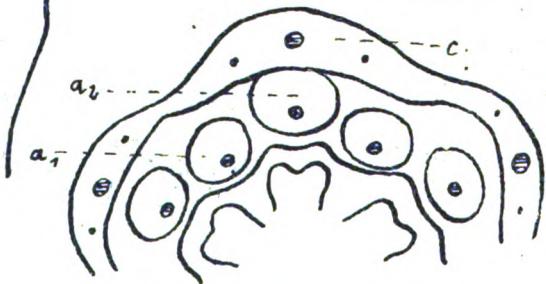
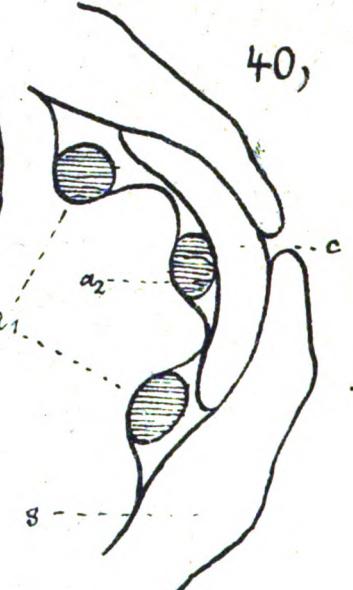
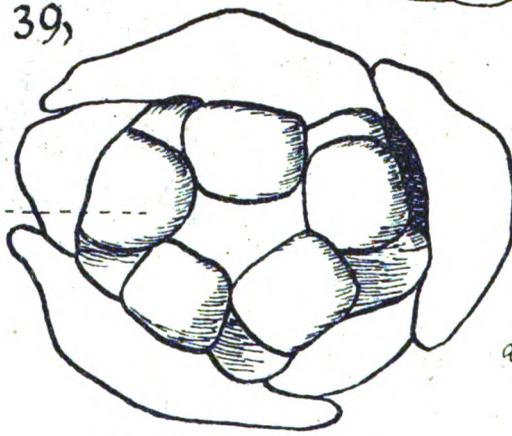
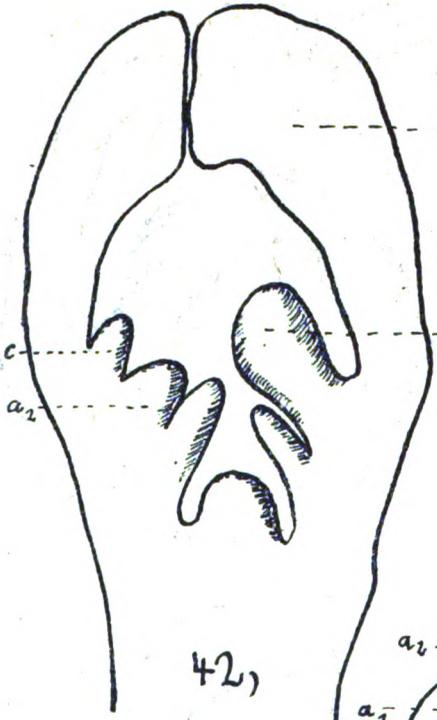
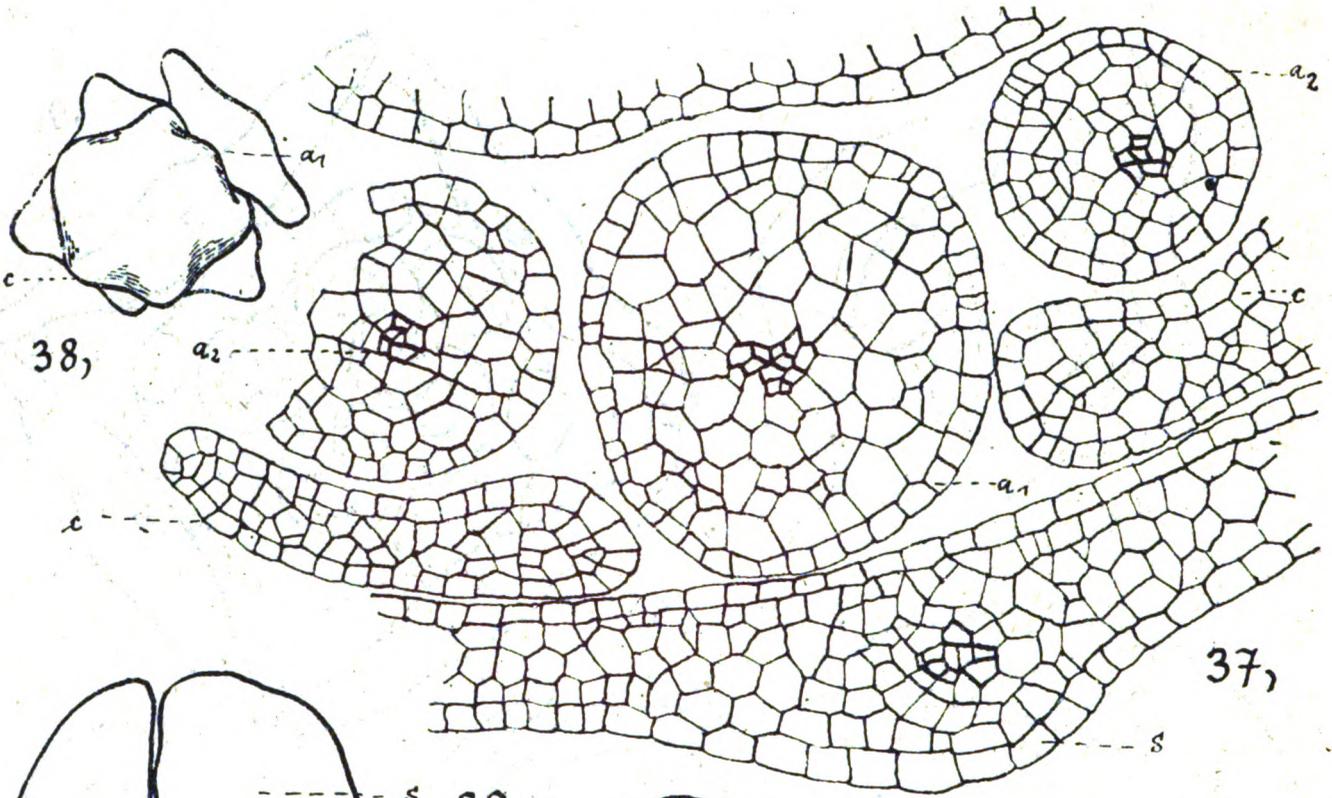
23,



27,







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Stroebel Ferdinand

Artikel/Article: [Die Obdiplostemonie in den Blüten 210-224](#)