Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

19. Über „gepaarte“ Blattanlagen.

(Mit 9 Abbildungen im Text.)

Wenn zwei Organanlagen nahe bei einander entstehen, so können sie entweder von einander ganz unabhängig bleiben oder es tritt zwischen ihnen eine Beziehung auf. Vielfach findet diese darin ihren Ausdruck, daß die beiden Anlagen mit einander „verwachsen“. Indes kann eine gegenseitige Beeinflussung darin auch schon hervortreten, daß zwei Anlagen verschiedener Bestimmung in konstante räumliche Beziehungen treten, derart, daß sie ihre Stellung zu einander festhalten, auch wenn sonst die Anordnungsverhältnisse sich in dem betreffenden Organkomplex ändern. So z. B. in der Weise, daß in Blüten eine Staubblattanlage stets vor einem Blatte der Blütenhülle auftritt. Zwei Organanlagen, welche solche konstante räumliche Beziehungen innehalten, bezeichne ich als „gepaarte“.

Das gegenseitige Verhältnis, welches die beiden Glieder eines Paares aufweisen, kann verschieden sein.

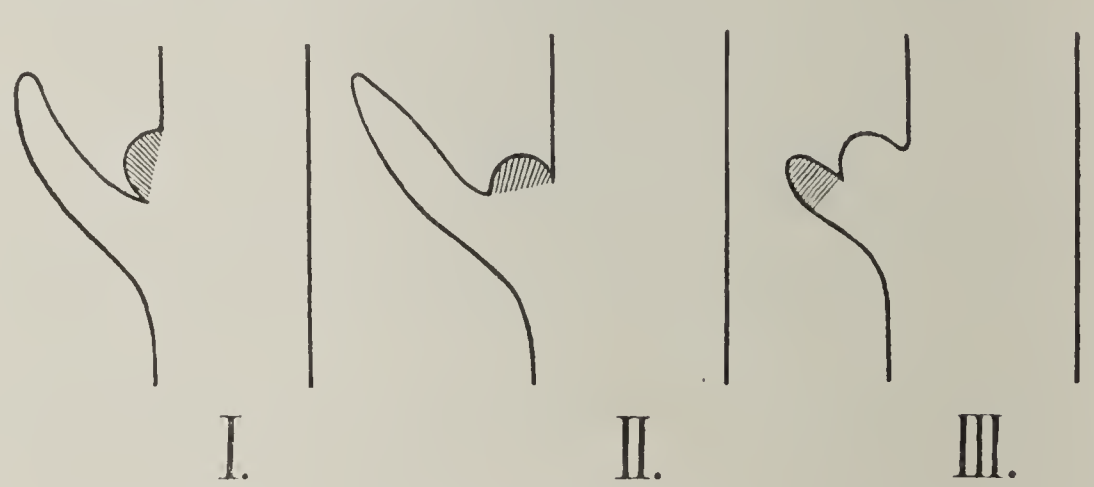

Fig. 1. Schema für die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen von Blatt und Achselsproß.

Als Beispiel dafür möge das Verhalten von Blatt und Achselsproß bei den Angiospermen angeführt werden. Beide entstehen normal als „gepaarte“ Anlagen. Das zeitliche und örtliche Verhalten zu einander aber ist ein schwankendes. Einige der möglichen Fälle seien in Fig. 1 schematisch dargestellt, wobei jeweils die später entstehende Anlage schraffiert ist. In Fig. 1, *I* entsteht der Achselsproß nach dem Deckblatt und unabhängig von ihm an der Sproßachse, in Fig. 1, *II* auf der Basis des Deckblattes und Fig. 1, *III* stellt einen der in der Blütenregion der Dikotylen nicht gerade seltenen Fälle dar, in welchem das

Deckblatt aus dem Achselsproß hervortritt, ein Verhalten, in welchem sich das Zurücktreten der Bildung der Deckblätter in der Blütenregion auch entwicklungsgeschichtlich ausspricht; dies endigt in nicht wenigen Fällen mit einem vollständigen Verkümmern der Deckblätter. Auf Einzelheiten einzugehen ist hier nicht der Ort, es sei auf die Darstellung in des Verfassers „Organographie" (pag. 617 und 618) hingewiesen, wo die Literatur angeführt ist.

Gepaarte Anlagen, und zwar Blattanlagen, finden sich nun namentlich auch in Blüten.

Die Erörterungen über den Aufbau der zyklischen Blüten, wie sie z. B. in Eichler's verdienstvollem Werke über „Blütendiagramme"[1]) finden, gehen aus von den Tatsachen, welche wir bei der Blattordnung vegetativer Sprosse antreffen, vor allem von der Regel, daß aufeinanderfolgende Quirle alternieren. Dies trifft bekanntlich in Blüten vielfach, aber durchaus nicht immer zu. Wo statt Alternieren Opposition der Wirtel eintritt, bestrebte man sich diese zu „erklären". Über diesem Bestreben, das an sich (wie alle Versuche allgemeine Regeln aufzufinden) gewiß berechtigt ist, hat man eine Tatsache zu wenig gewürdigt, nämlich die, daß zwischen den Blattanlagen zweier aufeinanderfolgender opponierter Wirtel eine konstante räumliche Beziehung bestehen kann. Sie äußert sich darin, daß ein Staubblatt stets vor einem Blatt der Blütenhülle steht. Es besteht zwischen beiden sozusagen eine Anziehung, während wir beim Alternieren der Wirtel bildlich von einer Abstoßung sprechen könnten. Darauf wird unten zurückzukommen sein. Hier seien zunächst die Tatsachen vorgeführt, welche zur Aufstellung des Begriffs „gepaarte Blätter" in den Blüten geführt haben.

1. Monokotylen.

In Fig. 2 ist ein Querschnitt durch eine der Entfaltung nahe Blütenknospe von Triglochin maritimum abgebildet. Man sieht deutlich, daß, wie zuerst Horn[2]) hervorgehoben hat, die Stellungsverhältnisse von der der „typischen" Monokotylenblüte abweichen. Die äußeren Staubblätter stehen nämlich tiefer als die inneren Perigonblätter. Letztere umfassen die inneren Staubblätter, mit denen zusammen sie abfallen, ebenso wie die äußeren sich mit den äußeren Perigonblättern zusammen ablösen und zwar vor den inneren. Staubblatt und Perigonblatt hängen also jeweils an ihrer Basis zusammen. Dies ist nach Horn auch schon

1) Eichler, Blütendiagramme, Bd. I, 1876, Bd. II, 1878.

2) P. Horn, Beiträge zur Kenntnis der Triglochinblüte. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgesch. Mecklenburgs 1876.

von vornherein der Fall. D. h. es werden die äußeren Staubblätter unmittelbar nach den äußeren Perigonblättern und ihnen gegenüber angelegt. Hill[1]) (welchem die Abhandlung Horn's nicht bekannt war) glaubte zwar in Übereinstimmung mit älteren Angaben Cordemoy's die normale Entstehungsfolge (äußeres Perigon, inneres Perigon, äußerer und innerer Staubblattkreis) gefunden zu haben. Aber er sagt selbst: „it seems very probable that the appearance of each stamen follows that of the perianth segment to which it is opposite, for it was observed that the stamen superposed to the first sepal was the first to originate". Das stimmt ganz mit den Angaben von Horn, der auch darauf hinweist, daß das vordere (zuerst entstehende) Staubblatt auch zuerst verstäubt. Auch die Fig. 20, Pl. VII bei Hill läßt vermuten, daß hier die äußeren Staubblattanlagen schon vorhanden waren. Sie entstehen nach Horn auf gleicher Höhe wie die Blätter des zweiten Perigonwirtels.

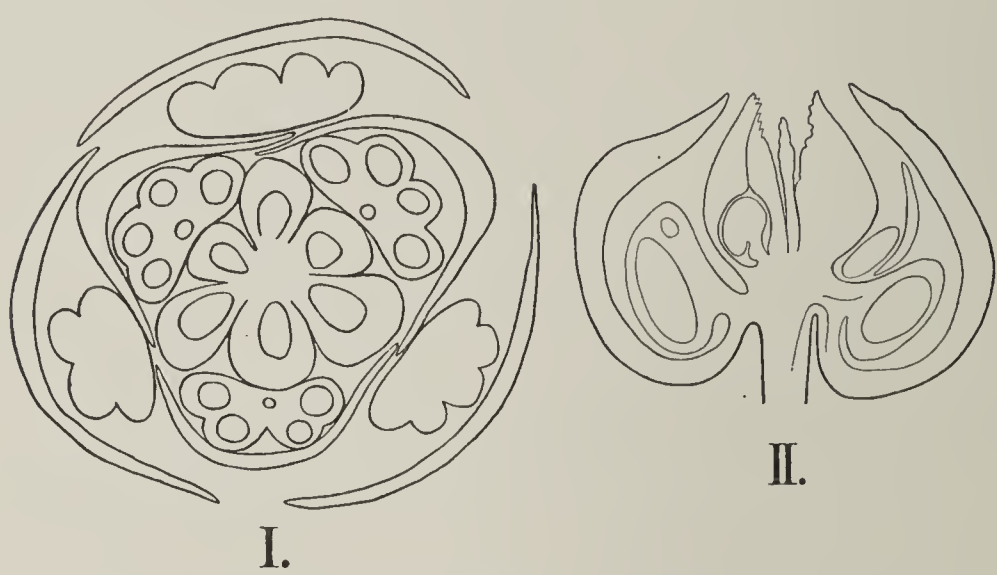

Fig. 2. Triglochin maritimum. I. Blütenquerschnitt; II. Blütenlängsschnitt.

Für die hier erörterte Frage ist übrigens die Entstehungsfolge nicht von ausschlaggebender Bedeutung. Es können auch ungleichzeitig entstehende Organanlagen mit einander „gepaart" sein, wie das schon oben angeführte Beispiel von Blatt und Achselsproß zeigt. Indes liegt für Triglochin nicht der mindeste Grund vor, Horn's Angaben zu bezweifeln. Ein Längsschnitt durch die Triglochinblüte (Fig. 2, *II*) zeigt, daß das Staubblatt mit dem vor ihm stehenden Perigonblatt durch ein gemeinsames Basalstück verbunden sind. In diesem verlaufen auch die Leitbündel für Staub- und Perigonblatt getrennt, erst in der Blütenachse findet eine Vereinigung statt. Für den Zusammenhang von Staub- und Perigonblättern ist es auch bezeichnend, daß bei Triglochin montevidense der innere Perigonblattkreis zusammen mit dem äußeren Staubblattkreis verkümmert. Bei Triglochin palustre fand Horn zuweilen nur ein Staublatt mit dem vor ihm stehenden Perigonblatt aus-

1) Hill, The structure and development of Triglochin maritimum L. Annals of Botany 1900, Vol. XIV.

gebildet; bei anderen Blüten waren einzelne Staubbläter des inneren Kreises verkümmert, aber noch als Rudimente nachweisbar. Auch zweigliederige Blüten von Triglochin maritimum sind nicht gerade selten. Sie haben dann meist das in Fig. 3 *A* gekennzeichnete Diagramm. Indes können die vier Fruchtblätter auch, wie Horn[1]) in einem Falle beobachtet hat, sich diagonal anordnen (vgl. Fig. 3 *B*). Diese Anordnung ist von besonderem Interesse, denn sie zeigt uns ein Verhalten als gelegentliche Variante auftreten, welches bei einer anderen Pflanze — dem oft erörterten Potamogeton — konstant vorhanden ist und gibt uns somit einen Fingerzeig für die Auffassung der Blüten dieser Gattung.

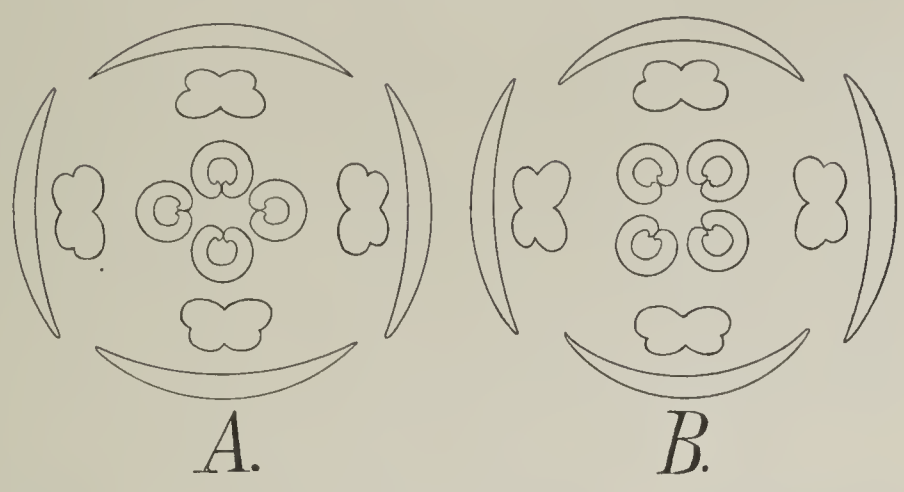

Fig. 3. Diagramme zweizähliger Blüten von Triglochin maritimum.

Ehe diese erörtert wird, sei aber noch das Verhalten von Scheuchzeria palustris erwähnt.

Von Scheuchzeria palustris wurden die Blütenknospen Ende April untersucht (Fig. 4 *I*). Zu dieser Zeit sind alle Teile der Blüten schon angelegt, die Fruchtblätter aber nur als Höcker, ohne jede Andeutung von Samenanlagen. Die zwei Staubblattkreise stehen auf derselben Höhe des Blütenbodens. Bei etwas weiter entwickelten Knospen sieht man die Insertion der inneren Staubblätter etwas höher als die der äußeren, indes ist dies vielfach nur mit einem Rande der Fall und offenbar nur durch Ineinanderschieben der Höcker bei ihrer Volumzunahme und gleichzeitigem Wachstum des Blütenbodens bedingt.

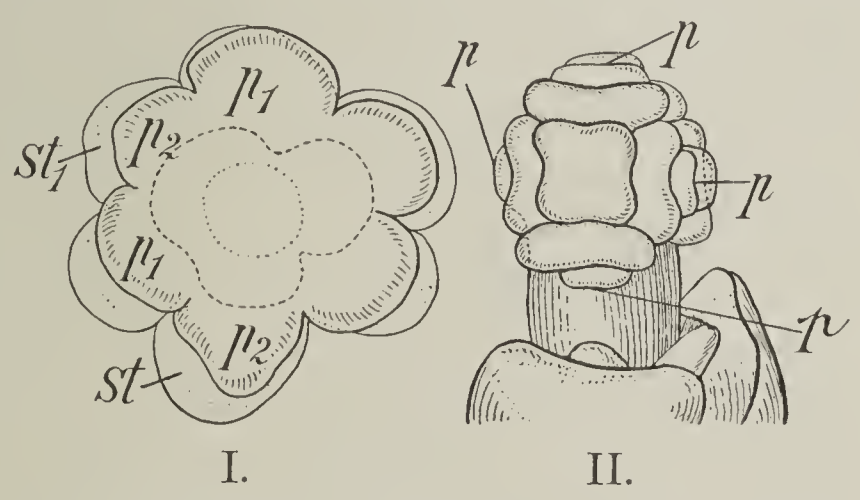

Fig. 4. I. Blütenknospen von Scheuchzeria palustris von unten gesehen. p_1, p_2 erster und zweiter Perigonkreis, *st* Staubblattanlagen. II. Infloreszenz von Potamogeton densus. *p* Perigonschüppchen.

1) Horn, Beiträge zur Kenntnis des Blütenbaues von Scheuchzeria palustris. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgesch. Mecklenburgs 1875.

Die Perigonblätter[1]) sind mit schmaler Basis der Blütenachse eingefügt. Es ist für die „Paarung" der Perigon- und der Staubblätter offenbar eine Bedingung, daß die Breite der beiden Höcker auf dem entscheidenden Entwicklungsstadium übereinstimmt. Ein Vereintwachsen kann dann leichter eintreten, als wenn die Perigonblätter mit viel breiterer Basis als die Staubblätter eingefügt wären. Ebenso ist die geringe Insertionsbreite der äußeren Perigonblätter auch die Voraussetzung dafür, daß die inneren mit ihnen annähernd auf gleicher Höhe auftreten; in späteren Stadien der Blütenentwicklung greifen die Ränder der äußeren Blütenhalbblätter unter die der inneren. Das Perigonblatt mit dem vor ihm stehenden Staubblatt bietet einen ganz ähnlichen Anblick dar, wie ihn vielfach ein Deckblatt mit seinem Achselsproß zeigt (Fig. 4 *I*).

Sind diese Bedingungen gegeben, so kann eine Paarung beider Organanlagen eintreten, die aber bei Scheuchzeria, wie erwähnt, nur in ganz untergeordneter Weise auftritt.

In ausgesprochendster Weise ist dies dagegen bei Potamogeton der Fall.

Bekanntlich stehen sich hier zwei Deutungen gegenüber: die eine faßt die vier schuppenförmigen Blätter der Blütenhülle als dem Perigon der übrigen Monokotylen homolog auf, die anderen als Auswüchse der Staubblätter. Die erste Auffassung ist vertreten z. B. durch Hegelmaier[2]). Er fand, daß in der Blüte erst die vier Perigonblätter auftreten (in zwei zweizähligen Wirteln), dann die vor ihnen stehenden und mit ihnen in Zusammenhang tretenden Staubblätter. Dabei ist bemerkenswert, daß das in das Staubblatt eintretende Leitbündel sich an das in das Perigonblatt gehende und dort mehr oder minder reichverzweigte ansetzt.

Die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte bei P. natans und P. densus (Fig. 4 *II*) führte mich zu einem mit den Angaben Hegelmaier's übereinstimmenden Ergebnis. Es ließ sich ein Grund für die Auffassung der Perigonblätter als Auswüchse der Staubblätter nicht auffinden, sie erscheinen als selbständige Bildungen, welche aber später in ihrem Wachstum gegenüber den Staubblättern eine Zeitlang stark

1) Nicht selten fand ich ein Perigonblatt des äußeren Kreises mit einem solchen des inneren verwachsen. Die Zahl der Fruchtblätter betrug in den untersuchten Blüten immer nur drei, bekanntlich ist der innere Fruchtblattkreis aber auch bei Scheuchzeria öfters wenigstens zum Teil vorhanden. Horn fand häufig vier bis fünf Fruchtblätter, später auch alle sechs und sogar noch einen dritten Kreis.

2) Hegelmaier, Über die Entwicklung der Blütenteile von Potamogeton. Bot. Zeitg. 1870, pag. 282 ff.

zurückbleiben. Bei P. densus sind die Blüten auf zwei reduziert, es kommt so eine Infloreszenz zustande, welche ganz der von Ruppia entspricht[1]).

Die zweite Deutung ist von Eichler vertreten. Sie ist seither wohl die herrschende geblieben[2]). Auch ich habe mich ihr früher angeschlossen. Indes bin ich längst zu der Überzeugung gelangt, daß Eichler's Gründe keine überzeugenden sind. Er sagt[3]): „Ich möchte aber namentlich deshalb die alte Deutung jener Schuppen retten, einesteils wegen der evidenten Analogie mit Ruppia, anderteils weil nach mir gütigst mitgeteilten Beobachtungen des Herrn Dr. Magnus bei gelegentlich anftretenden drei- und zweizähligen Potamogetonblüten die Staubgefäße immer vor die Schuppen fallen; bei der Hegelmaier'schen Deutung müßte hier Alteration stattfinden."

Sehen wir zunächst den letztangeführten Grund an, so ist er offenbar nicht zutreffend. Denn die Staub- und Perigonblätter von Potamogeton sind eben stets gepaart, d. h mit einander in Verbindung. Das beweist aber gegen ihre Selbständigkeit nicht das Mindeste. Wir werden das noch bei anderen Pflanzen finden und haben es bei Triglochin gesehen. Hier bezeichnet man die Perigonblätter nicht als „Konnektivschuppen", bei Potamogeton ist die Verbindung der paarigen Blätter nur eine etwas innigere als bei Triglochin.

Der Vergleich mit Ruppia aber würde nur dann für die Eichler'sche Deutung sprechen, wenn erwiesen werden könnte, daß die Blüten primitiver gebaut seien, als die von Potamogeton. Meiner Ansicht nach ist das Gegenteil der Fall[4]).

Wir sehen, daß Potamogeton gegenüber nicht nur die Zahl der Blüten reduziert ist (auf zwei)[5]) (Fig. 5 *I*), sondern auch die Zahl der Staubblätter (gleichfalls auf zwei), was bei Potamogeton gelegentlich

1) Es ist hier auch ebensowenig wie bei Ruppia ein freies Achsende der Infloreszenz vorhanden.

2) Vgl. dagegen Schumann, Morphologische Studien I.

3) Blütendiagramme, 1875, Bd. I, pag. 90 u. 91.

4) Auch Čelakovsky, Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone (Sitzungsber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wissensch., mathem.-naturw. Klasse, 1896, Bd. XI, pag. 49), hat sich in diesem Sinne ausgesprochen. Vgl. auch A. H. Graves, The morphology of Ruppia maritima. (Transactions of the Connecticut academy of arts and sciences, Vol. XIV, Dez. 1908.)

5) Dabei ist die oberste zwar aus vergleichenden Gründen ebenso als eine seitliche zu bezeichnen wie die untere, aber ein deutliches freies Achsenende der Infloreszenz ist nicht nachweisbar, was gleichfalls mit der Reduktion der ganzen Infloreszenz zusammenhängt.

als Variante vorkommt. Auch die Embryobildung entfernt sich bei Ruppia durch das eigentümliche Verhalten des Hypokotyls von dem gewöhnlichen Verhalten und leitet zu dem besonderen Gestaltungsverhältnis von Zostera u. a. über.

Wenn nun auch das Perigon an der Reduktion teilnimmt, so ist es nicht verwunderlich, wenn die mit den Antheren gepaarten Perianthblätter später sichtbar werden[1]) und als „Auswüchse" unterhalb des Konnektivscheitels erscheinen. Ich fand sie aber bei Ruppia maritima scharf umschrieben (Fig. 5 *III*) und anfangs näher dem Staubblattgrunde. Offenbar wachsen die Staubblätter interkalar und heben dadurch die

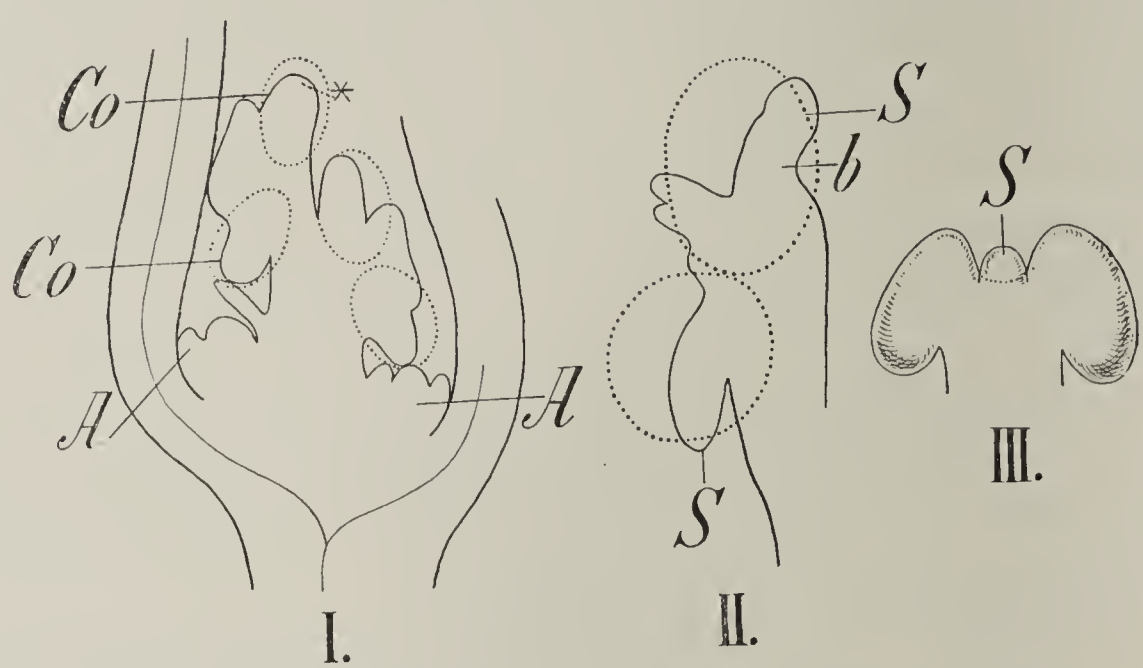

Fig. 5. Ruppia maritima. I. Längsschnitt einer jungen Infloreszenz; *Co* Konnektiv; × Stelle, an der die Konnektivschuppe des oberen Staubblattes auftreten wird; *A* Achselsprosse an der Basis der Infloreszenz. II. Längsschnitt einer älteren Blüte; *S* Konnektivschuppen. III. Staubblatt mit Konnektivschuppe *S* von hinten.

Perigonblätter empor. Ein Leitbündel tritt in die reduzierten Perigonblätter nicht mehr ein, als letzten Rest könnte man allenfalls einige länger gestreckte Zellen im Innern betrachten.

Bei anderen Formen wird bekanntlich die Bildung des Perigons ganz unterdrückt. Es liegt also eine Reihe vor, die von dem gewöhnlichen Verhalten der Monokotylen über Scheuchzeria-Triglochin zu Potamogeton und Ruppia führt. In dieser Reihe wird die Paarung von Perigon- und Staubblatt eine immer festere. Bei Scheuchzeria fallen die Perigonblätter nicht mit den Staubblättern ab, obwohl eine „leichte Verwachsung" beider hier vorhanden ist, bei Triglochin ist das der Fall. Scheuchzeria schließt

1) Wie ich für Ruppia rostellata schon 1883 angegeben habe (vgl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, in Schenk, Handbuch d. Botanik, Bd. II, pag. 292). Es war diese Beobachtung für mich damals ein Grund, Eichler's Auffassung beizutreten.

sich den übrigen Monokotylen noch an. Der hier vertretenen Anschauung zufolge ist diese Reihe eine absteigende. Will man sie umdrehen, so müßte man auch bei Triglochin die Blütenhülle für „Konnektivschuppen" halten, was gegenüber dem Verhalten der anderen Monokotylen offenbar gezwungen wäre. Bei der anderen Auffassung aber erhalten wir ein einheitliches Bild. Sie wird außerdem dadurch gestützt, daß wir, wie schon oben bemerkt, bei den Gattungen, welche die Paarung in extremer Weise zeigen, auch andere Reduktionserscheinungen antreffen. Es sei erinnert daran, daß zwar die Blüten von Scheuchzeria noch Deckblätter haben, die der anderen Formen nicht[1]), ferner an die Reduktion der Zahl der Samenanlagen (auf eine, Scheuchzeria hat zwei) und den Mangel des Endosperms. Die „Paarung" der Staub- und Perigonblätter tritt also hier deutlich als eine aus dem gewöhnlichen Verhalten dreizähliger Monokotylenblüten abgeleitete hervor. Gegen die Annahme einer Paarung kann, wie hinzugefügt werden mag, nicht eingewendet werden, daß in den weiblichen Blüten von Tetroncium (einer Juncaginee mit zweigliedrigen Blütenblattkreisen) nur die Perigonblätter vorhanden sind. Nach dem von Triglochin oben Angeführten können wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß hier die Staubblattanlagen noch als Rudimente vorhanden sind. Auch bei Paarung kann ein Paarling übrigens allmählich verschwinden, wie z. B. die deckblattlosen Blüten der Cruciferen zeigen. Das ist nicht berücksichtigt worden in den Ausführungen von Schumann.

Dieser[2]) meinte, daß, wenigstens der Entstehung nach, zwischen dem Konnektivschüppchen von Ruppia und den Hüllblättern vom Potamogeton „ein himmelweiter Unterschied" sei. Auch seien „solche Anhänge von drüsiger, zuweilen blattartiger Natur, welche die Staubbeutel überragen, bei Mono- und Dikotylen überaus häufig", schon eine oberflächliche Betrachtung genüge, um sie bei Potamogeton natans und vielen der übrigen Arten nachzuweisen.

Eine Nachuntersuchung der Schumann'schen Angaben ergab aber, daß sie offenbar auf einem Irrtum beruhen. Konnektivanhängsel konnte ich bei Potamogeton natans nicht auffinden. Schumann's Abbildung (Taf. IV, Fig. 13) zeigt meiner Ansicht nach die Antheren durch die Präparation abgerissen und um 180° gedreht. Was Schumann für einen „Konnektivanhang" gehalten hat, halte ich für die Anheftungsstelle der Staubblätter an die Blütenachse. Bei P. pusillus springt am

1) Bei Potamogeton treten sie in seltenen Fällen auf, als Rudimente sind sie z. B. bei P. natans stets vorhanden.

2) Schumann, Morphologische Studien, Heft 1, pag. 151, 1892.

Ende des Konnektivs jede Antherenhälfte in Form einer stumpfen Spitze vor, aber mit der Konnektivschuppe von Ruppia hat dieser „Fortsatz“ keine Ähnlichkeit. Darnach ist Schumann's Einspruch gegen die Deutung der Ruppia-Konnektivschuppen also nicht haltbar. Auf seine Meinung, daß sich durch die Betrachtung der Entwicklungsgeschichte „eine ganze Reihe von Verhältnissen“ ursächlich begründen lasse, möchte ich nicht eingehen. Leider sind wir noch nicht so weit, sondern müssen uns mit viel bescheideneren Darlegungen begnügen.

Von anderen Monokotylen, welche eine „Paarung“ aufweisen, seien hier noch die Eriocaulaceen genannt. Ronte[1]) hat von einigen seinerzeit an von mir in den Tropen gesammelten Formen die Blütenentwicklung untersucht und gezeigt, daß nach den äußeren Perigonblättern die ihnen gegenüberstehenden Staubblätter angelegt werden, fast gleichzeitig damit treten die inneren Perigonblätter mit den ihnen gegenüberstehenden Staubblättern als ein „einheitliches Primordium“ auf. Das letztgenannte Verhalten ist, wie schon Poulsen hervorhob, wohl so zu verstehen, daß das Perigonblatt in seiner Entwicklung sich verspätet[2]). Die Paarung zwischen den inneren Perigonblättern und den Staubblättern ist hier eine festere als die zwischen den äußeren und den ihnen anteponierten Staubblättern. Letztere können z. B. bei Paepalanthus-Arten verkümmern. Wenn Ronte den inneren Perigon- und Staubblattkreis als einen einfachen, die Perigonblätter als „Anhängsel an den Filamenten“ auffassen zu sollen glaubte, so entspricht dies zwar dem äußeren Anschein, aber in Wirklichkeit dürften hier keine anderen Erscheinungen vorliegen, als sie oben bei anderen Monokotylen besprochen wurden.

2. Dikotylen.

Alnus. Das gewöhnliche Verhalten ist, daß die männlichen Blüten vier Perigonblätter und vier Staubblätter haben. Eichler[3]) faßte das auf „nach Monokotylenart“, d. h. also P $2+2$, A $2+2$. Nun kommen aber bei Alnus viridis (Alnobetula), wie Wolpert[4]) gezeigt hat, auch andere Zahlenverhältnisse vor, welche in den Diagrammen

1) H. Ronte, Beiträge zur Kenntnis der Blütengestaltung einiger Tropenpflanzen. Flora 1891, Bd. LXXIV, pag. 492—529.

2) Poulsen faßte die beiden Blattanlagen auf als selbständige, verschiedenen Blattkreisen angehörige Phyllome. Vgl. A. Poulsen, Bemaerkuinger om Tonina fluviatilis Aubl. Botanisk Tideskrift, 18. Bind, Kjøbenhavn 1893.

3) a. a. O.

4) J. Wolpert, Vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus Alnobetula usw. Flora 1909, Bd. C.

Fig. 5, *I—V* dargestellt sind. Ein Blick darauf zeigt, daß die Blüten auch vierzählig, fünfzählig und sechszählig sein können, daß dabei aber stets die opponierte Stellung der Staub- und Perigonblätter gewahrt bleibt; bei den fünfzähligen Blüten können die beiden äußeren Staubblätter durch eines ersetzt sein[1]). Wollte man diese Anordnungsverhältnisse „nach Monokotylenart" mit Eichler „erklären", so müßte man bei den dreizähligen Blüten die inneren Perigonblätter als verkümmert annehmen oder Anordnung in $^1/_3$ Spirale, bei den fünfzähligen aber andere Hilfshypothesen (etwa spiralige Anordnung nach $^2/_5$) ersinnen. Der einfache Ausdruck der Tatsachen ist aber auch hier offenbar der, daß die Paarung von Staubblättern und Perigonblättern stets festgehalten wird.

Dasselbe wiederholt sich in anderen Familien. Bei den Urticaceen z. B. sind die Staubblätter sowohl in den vier- als den fünfzähligen Blüten den Perigonblättern apponiert. Eichler „erklärt" erstere wieder „nach Art zweizähliger Monokotylenblüten", letztere „durch Annahme einer kontinuierlichen $^2/_5$ Spirale oder, was dasselbe sagt, einer zwei- und dreizähligen Quirlbildung, welche als Mittelform zwischen doppelt dimerem und doppelt trimerem Bau zu betrachten ist[2])".

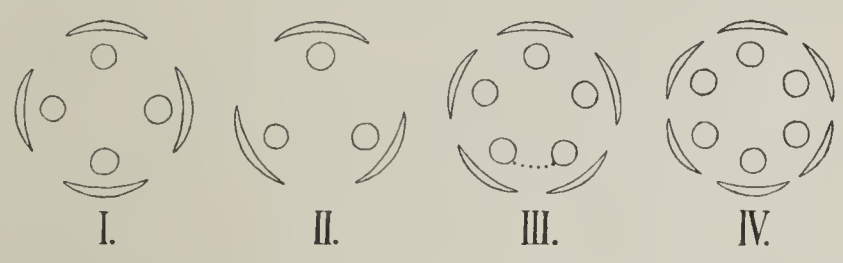

Fig. 6. Diagramme verschiedener Blüten von Alnus viridis. Bei III. ist durch die punktierte Linie angedeutet, daß zwei Staubblätter unter Zusammenrücken nach der Lücke zwischen zwei Perigonblättern durch ein einziges ersetzt werden können.

Nach der hier vertretenen Anschauung liegt ein Grund zu einer solchen künstlichen Konstruktion[3]) nicht vor, sondern ist der „Bauplan" der männlichen Urticaceenblüten ein einheitlicher wie bei Alnus, teils vier, teils drei- und fünfzählig mit Paarung von Perigon- und Staubblättern. Wenn bei einer und derselben Urticacee, wie z. B. bei Pilea, Boehmeria, Phenax teils vier-, teils dreizählige Blüten vorkommen,

---

1) Oder, was auf dasselbe hinauskommt, es ist ein Ersatz eines Perigonblattes durch zwei eingetreten, während das Staubblatt einfach blieb.

2) a. a. O. Bd. II, pag. 51.

3) Sie ist eine bloße Konstruktion auf dem Papier. Niemand hat bis jetzt nachgewiesen, daß sie der Wirklichkeit entsprechen. Das ist ja für manche idealistische Morphologen bekanntlich auch nicht nötig. Es genügt ihnen, daß sie sich die Sache so denken. Stimmt das Verhalten in der Natur nicht damit überein — um so schlimmer für die Natur!

so scheint es mir doch sehr wenig befriedigend, wenn man im ersteren Fall eine zyklische, im zweiten eine azyklische Entstehung (mit einer kontinuierlichen $^1/_3$ Spirale) annimmt, nur um das Stellungsverhältnis zu „erklären", das in beiden Fällen doch in Wirklichkeit dasselbe ist! Ferner kommen bei den verwandten Formen, z. B. bei Dorstenia auch zweizählige Blüten vor, bei welchen die zwei Staubblätter den Perigonblättern opponiert sind — wieder ein Zeichen dafür, daß die Paarung auch bei Reduktion festgehalten wird [1]).

Fig. 7 mag das Verhalten von Dorstenia erläutern. Bekanntlich kommen hier weibliche und männliche Blüten in einer Infloreszenz zusammen vor, die männlichen aber bei weitem in überwiegender Anzahl, wobei zwischen den schon vorhandenen neue eingeschaltet werden. Die Fig. 7 *A* zeigt ein Stück eines Flächenschnittes durch eine junge Infloreszenz von D. arifolia. Man sieht, wie in den männlichen Blüten die zwei Perigonblätter die zwei Staubblätter umfassen; in den weiblichen Blüten ist die Blütenhülle verwachsen [2]). In der Seitenansicht (Fig. 7 *B*) tritt besonders deutlich hervor, daß die Staubblattanlagen in der Achsel der Perigonblätter entstehen, wie ein Achselsproß in der Achsel seines Deckblattes. Reste der verkümmerten anderen Teile der Blüte wurden nicht wahrgenommen.

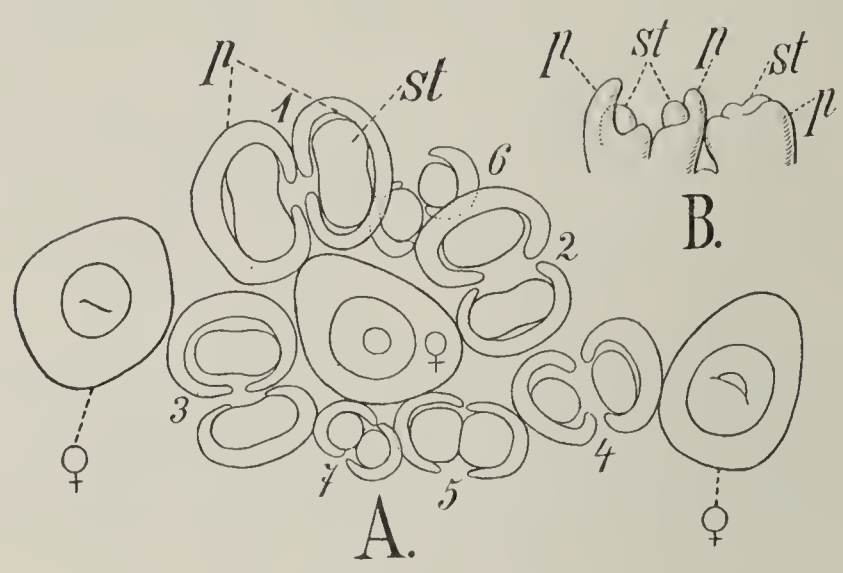

Fig. 7. Dorstenia arifolia. A. Teil eines Flächenschnitts durch eine junge Infloreszenz. *1—7* männliche Blüten; *p* Perigonblätter; *st* Staubblätter; ♀ weibliche Blüten. B. Zwei männliche Blüten verschiedenen Alters in Seitenansicht.

Die Paarung von Perianth- und Staubblättern bei Urticaceen kann sich in abnormen Fällen so aussprechen, daß die Staubblätter einzeln in den Achseln von Perianthblättern stehen. Solche Fälle hat

---

1) Wie es sich bei Pharmacosycea (vgl. Eichler, Bd. II, Fig. 23 *F*), muß dahingestellt bleiben. Es sollen dort vier Perigon- und zwei Staubblätter vorkommen, vielleicht sind die zwei anderen noch als Rudimente vorhanden.

2) Die weiblichen Blüten sind später dem Infloreszenzboden eingesenkt. Es dürfte dies daher rühren, daß sie früher entstehen als die männlichen und daß nach Bildung der weiblichen noch eine Dickenzunahme des Infloreszenzbodens eintritt.

Prain[1]) vom „Moriahanf" aus Indien beschrieben und abgebildet. Auf Taf. V, Fig. 4 seiner Abhandlung ist z. B. der Mittelsproß zwischen zwei weiblichen Hanfblüten, der für gewöhnlich unterdrückt wird, entwickelt. Er bildet unten zunächst zwei Brakteen, von denen nur eine weibliche Blüten produziert, dann kommen durch Internodien getrennt zwei Brakteen (= Perianthblätter) mit je einem Staubblatt in der Achsel, dann zwei Staubblätter ohne Brakteen, endlich ein verkümmertes Gynaeceum ohne Perianth. Offenbar handelt es sich beim Sproßende sozusagen um den Versuch einer Zwitterblüte zu bilden, deren Teile aber auseinanderrücken.

Es ließen sich noch zahlreiche andere Beispiele anführen, welche dasselbe zeigen wie Alnus und die Urticaceen. So z. B. Sanguisorba officinalis, wo die Paarung ebenfalls bei drei- bis fünfzähligen Blüten festgehalten wird, u. a. Indes soll hier nur auf eine Familie noch hingewiesen werden, weil sie einen, im Vergleich mit Ruppia interessanten Fall zeigt.

Bei den Loranthaceen sind bekanntlich Staubblätter und Perigonblätter gleichfalls opponiert. Als Beispiel sei eine im Orgelgebirge Brasiliens gesammelte dem Struthanthus calobotrys[2]) nahestehende Struthanthusart angeführt, von welcher Alkoholmaterial vorlag.

Die Blüten waren teils sechs-, teils fünfzählig, das erstgenannte Anordnungsverhältnis war bei weitem das häufigere. Die Entwicklungsgeschichte konnte ich nicht untersuchen. Nach Karsten und Hofmeister entstehen zunächst die zwei dreizähligen miteinander alternierenden Perigonblätter, darauf die zwei Staubblattwirtel, von denen im fertigen Zustand der eine den anderen überragt. Jedenfalls bilden im fertigen Zustand die sechs Perigonblätter einen einfachen Wirtel, welchem die sechs Staubblätter[3]) opponiert sind, ebenso ist es in fünfzähligen Blüten (Fig. 8).

---

1) D. Prain, On the morphology, teratology and diclinism of the flowers of Cannabis (scientific memoirs by officers of the medical and sanitary departments of the Government of India. New Series No. 12, Calcutta 1904.

2) So bestimmt von Herrn Assistent Boas, welcher auch die Schnittserien herstellte.

3) Diese zeigen im Querschnitt scheinbar ein „Exothecium", was sonst unter Angiospermen nicht bekannt ist (von den abweichenden Verhältnissen bei Ericaceen kann hier abgesehen werden). Genauere Betrachtung zeigt, daß an einzelnen Stellen des Querschnittes (vgl. Fig. 8, *6*) kleine Epidermiszellen vorhanden sind, während an anderen die Endotheciumzellen an die Oberfläche grenzen. Mir scheint, daß hier ein von dem gewöhnlichen Verhalten der Angiospermen abgeleitetes vorliegt, nicht ein primitives, an die Gymnospermen (welche mit Ausnahme von Ginkgo ein Exothecium besitzen) erinnerndes. Da indes keine jungen Blütenanlagen vorhanden

Schnitte durch die untere Region der Blüten zeigen, daß die beiden gepaarten Blätter miteinander verschmelzen, wobei das Vorhandensein des Staubblattes sich zunächst noch äußerlich durch eine Verwölbung geltend macht (Fig. 8, *3*), später ist scheinbar nur ein einfaches Blatt vorhanden (Fig. 8, *4*). Man kann in ihm zunächst noch zwei getrennte Leitbündel unterscheiden; bei beiden ist der Gefäßteil dem Blütenzentrum zugekehrt. Die beiden Bündel nähern sich weiter unten, und verschmelzen schließlich zu einem einzigen (Fig. 8, *4*, *5*). Wer nur nach anatomischen Verhältnissen morphologische Fragen beurteilt, wie dies trotz aller Mißerfolge dieser einseitigen Methode auch

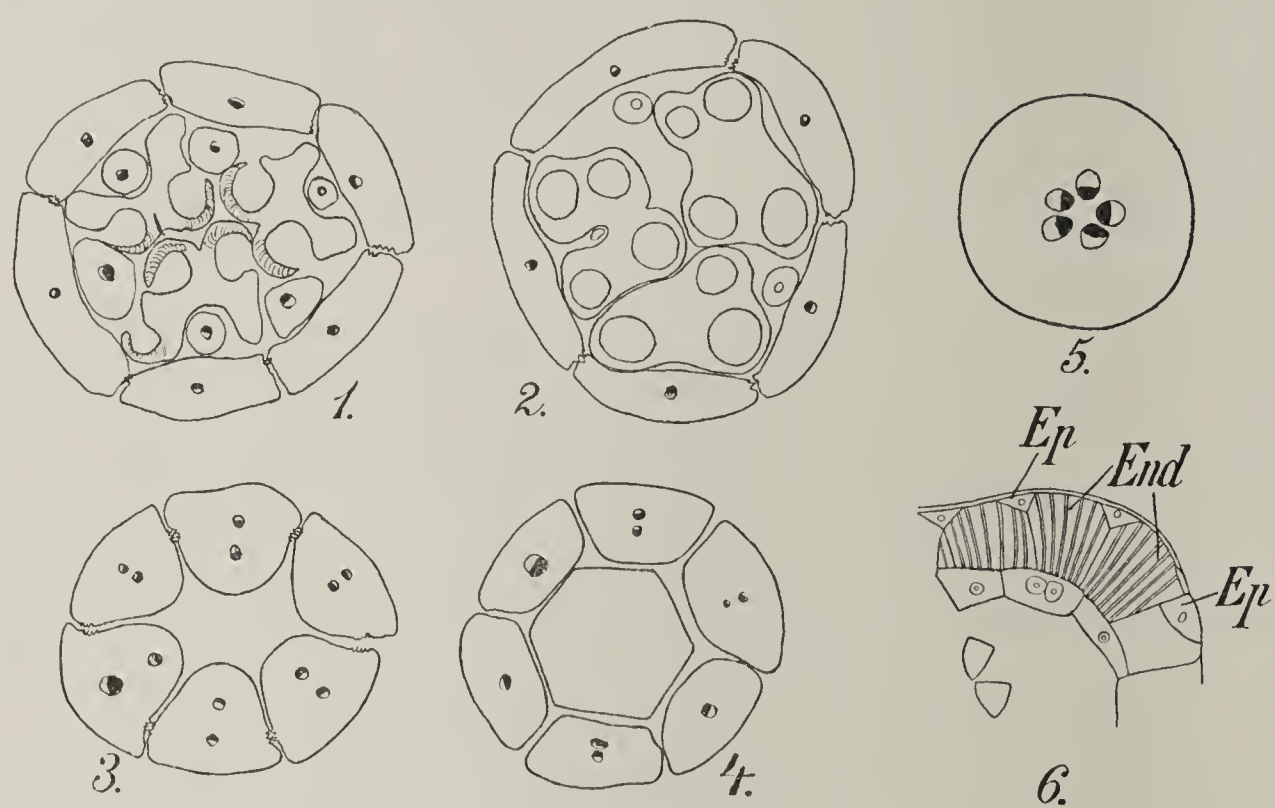

Fig. 8. Struthanthus (calobotrys). *1* Querschnitt durch eine sechszählige, *2* durch eine fünfzählige Blüte, beide Schnitte hochgeführt; *3*, *4*, *5* tiefere Schnitte; die Gefäßteile der Leitbündel sind stets dunkel gehalten; *6* Stück eines Querschnittes einer Antherenwand.

heute noch geschieht, wird vielleicht aus dem Verhalten der Leitbündelversorgung den Schluß ziehen, daß hier eine Spaltung einer einheitlichen Anlage in zwei vorliege, eine Auffassung, der auch ich — aus anderen Gründen — früher Ausdruck gegeben habe [1]). Indes weist schon die oben erwähnte Entwicklungsgeschichte darauf hin, daß hier doch nur eine weitgehende Paarung von Perianth- und Staubblättern vorliegt.

---

waren, so vermag ich über das Zustandekommen des eigentümlichen Antherenbaues nichts auszusagen.

1) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte, 1883.

Noch weiter geht diese bei Viscum, wo die Staubblätter nicht mehr als gesonderte Blattorgane, sondern als Verdickungen der Perigonblätter auftreten (Fig. 9).

Es kann nach den Untersuchungen von Jost[1]) keinem Zweifel unterliegen, daß die Antheren von Viscum tatsächlich auf dem Perigon entstehen. Das ist wohl auf ein ähnliches Zurücktreten des einen Paarlings (Perigon + Staubblatt) zurückzuführen, wie wir es bei Ruppia — nur in umgekehrter Weise — sahen. Das Staubblatt hat seine Selbständigkeit ganz verloren und erscheint als Auswuchs des Perigonblattes[2]).

Man könnte den oben gemachten Darlegungen vorwerfen, daß sie nichts anderes seien, als ein neuer Ausdruck für bekannte Tatsachen. Mehr wollen sie aber in der Tat nicht sein. Gerade die Tatsache der Paarung ist ja von der „vergleichenden Morphologie" nicht anerkannt sondern die opponierte Stellung als das Resultat verschiedener Vorgänge (die aber trotzdem bei einer und derselben Pflanze vorkommen sollen) betrachtet worden. Diesen lediglich gedachten Konstruktionen gegenüber wurde oben betont, daß eine solche Paarung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen vorkommt und verschieden weit gehen kann. Worauf sie beruht, wissen wir ebensowenig als wodurch das Alternieren kausal bedingt ist. Denn, daß die letztere Anordnung für die Laubblätter eine bessere Lichtausnützung gewährt, ist zwar richtig, aber keine kausale Erklärung. Man könnte das Alternieren und die Hofmeister'sche Regel, daß (bei lauter gleichartigen Organen, z. B. Laubblättern) neue Anlagen in der größten Lücke zwischen schon vorhandenen Organen aufzutreten pflegen, auf stoffliche Verhältnisse am Vegetationspunkt zurückzuführen suchen. Jede Neuanlage wird mit einem Aufwand an Baumaterialien verknüpft sein; zu einer Neubildung werden also, falls die Zuleitung geradlinig von unten erfolgt, in den Zwischenräumen zwischen den Blättern eines Wirtels mehr Baustoffe zur Verfügung stehen, als über den letzten Wirtelblättern. In der

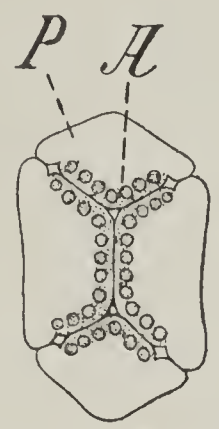

Fig. 9. Viscum album (nach Jost). Querschnitt einer männlichen Blüte. *P* Perigon, *A* Anthere.

1) Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Zeitg. 1888, pag. 46.

2) Auch die Chenopodiaceen haben wahrscheinlich gepaarte Perigon- und Staubblätter. Dagegen spricht indes das Verhalten einiger diandrischer Formen, falls es wirklich so ist, wie Eichler (a. a. O. Bd. II, pag. 79) es in Fig. 33, A_2 und *B*, darstellt.

Blüte aber haben wir einen Sproß begrenzten Wachstums vor uns, in welchem offenbar vor dem Auftreten der einzelnen Anlagen die Baumaterialen, aus denen die letzteren hervorgehen, wenigsten zum Teil schon vorhanden sind. Dies geht z. B. mit großer Deutlichkeit aus dem früher beschriebenen Verhalten der männlichen und der Zwitterblüten von Filago hervor[1]). Man kann sie schon an ihrer Größe unterscheiden: Die Blütenhöcker, aus denen die Zwitterblüten hervorgehen, sind viel kleiner, es fehlt ihnen das Baumaterial für die Staubblätter.

An einem solchen Vegetationspunkte kann also, wenn die obengemachte Annahme zutrifft, ebensogut alternierende wie opponierte Stellung auftreten, und ebenso können „Verschiebungen" der Anordnung auftreten. Die Blüte ist ein geschlossenes System, nicht ein offenes, wie ein vegetativer Sproß. Außerdem ist die Annahme zulässig, daß es sich bei der Entstehung von Staub- und Perigonblättern um Baumaterial verschiedener Beschaffenheit handelt, also die Verhältnisse anders liegen, als wenn nur einerlei Anlagen gebildet werden. Sind die Anlagen aber einmal opponiert, so ist leicht begreiflich, daß zwischen ihnen die oben geschilderten Beziehungen auftreten können. Teleologische Betrachtungen wie die, daß Alternieren für Laubblätter nützlich sei (wegen des Lichtgenusses), für Blütenorgane dagegen gleichgültig, können hier außer Betracht bleiben.

Daß die Paarung der Blätter in der Blüte vieler Pflanzen etwas Nachträgliches nicht etwas Ursprüngliches ist, ist wahrscheinlich; wir sahen ja oben für einige Monokotylen deutlich, wie die Paarung eintritt. Indes sollen auch phylogenetische Erwägungen hier keinen Platz finden. Es sei nur erwähnt, daß, wenn man die Delpino-Wettstein'sche[2]) Theorie akzeptieren würde — der zufolge eine Alnusblüte z. B. eigentlich eine Infloreszenz wäre, in welcher die Achselsprosse der Periogonblätter auf ein Staubblatt reduziert sind — die „Paarung" von Perigon- und Staubblättern eine verhältnismäßig primitive Erscheinung sein und mit der Paarung vom Deckblatt und Achselsproß zusammenfallen würde. Dieser Hypothese stehen aber sehr gewichtige Bedenken gegenüber, auf welche einzugehen ich aus den bei anderer Gelegenheit[3]) angeführten Gründen unterlassen möchte.

---

1) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralblatt 1910, Bd. XXX, pag. 732.

2) Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, Bd. II, pag. 203, 1903—1908.

3) Goebel, Archegoniatenstudien XIII. Flora 1910, Bd. CI.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 103

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen 248-262