©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Über den morphologischen Wert der Blumenblätter

Von

Hans WEBER

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Mainz.)

Mit 3 Abbildungen.

Seitdem GRÉGOIRE 1935, 1938 und einige andere Autoren den Blütenorganen die Blattnatur abgesprochen haben, ist eine ganze Reihe von Arbeiten erschienen, in denen diese Frage von verschiedenen Blickpunkten her erneut geprüft wird. Das Ergebnis dieser Untersuchungen kann dahingehend zusammengefaßt werden: Die klassische, in ihren Grundzügen schon auf GOETHE zurückgehende Blütentheorie, nach der die Blüte einen in bestimmter Weise modifizierten, beblätterten Sproß darstellt, besteht zu recht und erscheint in jeder Weise begründet. Die einzelnen Blütenorgane sind also Blättern homolog. Während THOMPSON 1929 und THOMAS 1931 diese Auffassung allein für die Karpelle bestreiten, ist GRÉGOIRE so weit gegangen, daß er schon in den Blüten- und Infloreszenzvegetationspunkten Neubildungen sehen möchte, die mit den Vegetationspunkten der Laubsprosse keine Gemeinsamkeiten aufweisen. Nachdem aber in neuerer Zeit schon SCHÜEPP 1942: 314 auf die kontinuierliche Umbildung des Vegetationspunktes einer Pflanze („kongenitale Metamorphose") beim Übergang von der vegetativen Phase zur Blütenbildung hingewiesen hat, geht namentlich aus den jüngst erschienenen Arbeiten von PHILIPSON 1946—1947 der enge Zusammenhang beider Phasen klar hervor. Was die Blattnatur der einzelnen Blütenorgane anlangt, so haben TROLL 1939, SPROTTE 1940 und UNRUH 1941 sie erneut für die Karpelle betont, während KAUSSMANN 1941 die Kelch-, Blumen- und Staubblätter daraufhin untersucht hat. Dabei ergab sich, daß die Histogenese dieser Organe in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen der Laubblätter übereinstimmt und daß darüber hinaus auch hinsichtlich der Nervatur gemeinsame Züge bei den verschiedenen Organen festzustellen sind.

Im folgenden seien noch einige Beobachtungen mitgeteilt, die von einem anderen Gesichtspunkt aus Licht auf diese Frage werfen, wenigstens soweit es sich dabei um Blumenblätter handelt. Eine erschöpfende Anführung der einschlägigen Literatur ist in dieser Studie nicht beabsichtigt.

So gewinnt in diesem Zusammenhang eine Abnormität Bedeutung, die ich im Frühjahr 1946 bei *Caltha palustris* fand. Aus der Achsel des vorletzten Laubblattes (Stengelblattes) eines Haupttriebes war ein

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

mit einer Blüte abschließender Seitenast hervorgegangen, der eine merkwürdige Vorblattbildung zeigte. Das Vorblatt war nämlich, obwohl von der Blüte durch ein etwa 2 cm langes Internodium getrennt, durchaus perigonblattartig ausgebildet und wie ein Blütenblatt leuchtend gelb gefärbt. Von einem solchen unterschied es sich aber dadurch, daß der Blattgrund die für Laubblätter typische Ausbildung hatte insofern, als deutlich eine kurze Ochrea vorhanden war (Abb. 1). An ein Laubblatt erinnerten ferner eine schwache Verbreiterung der Spreitenbasis sowie ein deutlich hervortretender Mittelnerv, an dessen Grunde noch eine leichte Grünfärbung auftrat. Der Stielabschnitt war schwach angedeutet. Die Anlage einer Achselknospe konnte nicht erkannt werden.

Während Verlaubungen bzw. Vergrünungen von Blütenblättern verhältnismäßig häufig beobachtet werden können (Zusammenstellungen hierüber findet man bei PENZIG 1921), gehören Erscheinungen wie die obige zu den Seltenheiten. Was daran besonders interessant erscheint, ist die Tatsache, daß ein blütenblattartiges Organ einen Blattgrund besitzt, der in seiner Ausbildung völlig demjenigen der Laubblätter entspricht. In der Literatur finden sich bis heute noch keine derartigen Angaben. Auch BRANDT 1914: 39, der ein Exemplar von *Caltha palustris* beschrieben hat, das sich durch eine andere ähnliche Hoch- bzw. Vorblattbildung auszeichnete, geht leider mit keinem Wort auf den Blattgrund ein. Es handelte sich bei der von ihm vorgeführten Pflanze um ein in der Blütenregion befindliches Blatt, dessen eine Hälfte wie ein normales Laubblatt gestaltet war, während die andere Hälfte hinsichtlich Farbe und Nervatur petaloides Aussehen hatte.

Um die Bedeutung solcher Erscheinungen für die Frage nach der Blattnatur der Blütenorgane zu verstehen, müssen wir etwas weiter ausgreifen und uns zunächst mit der Blattbildung bei *Caltha palustris* überhaupt und mit deren entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen befassen. Dabei können wir an die Untersuchungen von SCHRÖDINGER 1914 anknüpfen.

Die grundständigen Blätter (Rosettenblätter) von *Caltha* sind sämtlich dadurch ausgezeichnet, daß sie eine Ochrea besitzen. Man versteht darunter ein aus dem Blattgrund hervorgegangenes, röhrig gestaltetes Stipulargebilde, das anfänglich den gesamten Achsenscheitel samt den nächstfolgenden Blattanlagen umgibt (Abb. 2, III) und das erst dann gesprengt wird, wenn die eingeschlossenen Blätter im Verlauf des Sproßwachstums sich entfalten. Damit hängt es auch zusammen, daß an ausgebildeten Blattorganen die Ochrea ihre ursprüngliche Hüllfunktion vielfach nur noch an der Basis zeigt, während ihre durch das Aufreißen entstandenen Ränder zumeist beschädigt oder abgestorben sind und sich nur noch als trockenhäutige Reste zu erkennen geben (vergl. Abb. 1). Die ersten Stadien der Blattentwicklung und damit auch der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Ochreabildung schildert SCHRÖDINGER 1914: 12 folgendermaßen: „Solange die junge Blattanlage noch primordial aus der Achse herausgewölbt wird, stellt sie einen im Grundriß halbmondförmigen Wulst vor, der um den Sproßgipfel immer mehr und mehr herumgreift. Vollständig herausgewölbt, bildet sie einen ringförmig geschlossenen Wulst, welcher dort seine höchste Erhebung hat, wo später das Oberblatt differenziert wird. Damit endet die Primordialphase." Den weiteren Wachstumsverlauf mag man den Figuren I—III der Abb. 2 entnehmen. Besonders beachtenswert ist hierbei die Tatsache, daß die Anlage der Ochrea nicht

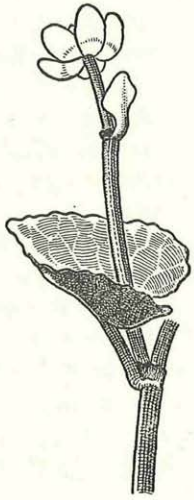

Abb. 1.

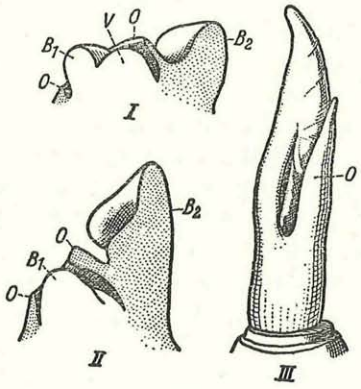

Abb. 2.

Abb. 1. *Caltha palustris*: Seitentrieb mit abnorm gestaltetem Vorblatt. Näheres im Text.

Abb. 2. *Caltha palustris*: I—III verschiedene Stadien der Blattentwicklung. V Vegetationspunkt; B_1, B_2 jüngste Blattanlagen. Die Anlage B_2 zeigt schon die Bildung der Ochrea (O), die anfänglich die Sproß-Spitze kragenartig umfaßt, dann aber rasch heranwächst und sie bald samt den folgenden Blattanlagen umhüllt (III), bis sie schließlich durch deren Entfaltungswachstum gesprengt wird. (Nach SCHRÖDINGER aus TROLL.)

simultan als geschlossener Kragen auftritt, sondern daß ein anfangs halbmondförmiger Wulst am Vegetationskegel sich erst nach und nach zu einer ringförmigen Zone verbreitert. Wenn man die Stengelblätter mit den grundständigen Blättern vergleicht, so erkennt man, daß bei ihnen der Blattgrund stark zurücktritt, wenn er auch in den meisten Fällen noch deutlich als Stipulartute der geschilderten Art nachzuweisen ist. Ein Unterschied besteht freilich insofern, als das Längenwachstum der Ochrea um so mehr gehemmt wird, je höher die betreffenden Blätter

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

am Stengel stehen. Im gleichen Maße wird die Bildung des Blattstieles mehr und mehr unterdrückt. Bei sorgfältiger Untersuchung kann aber nun an einzelnen Pflanzen beobachtet werden, daß bei den obersten Stengelblättern auch die Insertionsbreite des Blattgrundes eine deutliche Reduktion erfährt; d. h. die Ansatzstelle der Blätter, die bei den grundständigen Laubblättern und basalen Stengelblättern in jedem Fall eine ringartige Zone darstellt, kann dahingehend verändert werden, daß es nicht mehr zu einer stengelumfassenden Anlage des Blattgrundes kommt, sondern daß dieser nur noch einen Teil des Achsenumfanges besetzt (Abb. 3, I—VII). Diese Reduktion wird aber wieder aus der Entwicklungsgeschichte verständlich, wie sie oben dargelegt ist. Dort wurde ja darauf hingewiesen, daß die geschlossene Anlage erst allmählich zustande kommt. In diesen ersten Bildungsstadien muß also die Hemmung schon einsetzen. Je früher sie sich auswirkt, d.h. je weniger es zur Bildung eines geschlossenen Wulstes kommt, desto kleiner wird die Insertionsbreite am fertigen Blatt sein. Auf jeden Fall werden einem allgemeinen Wachstumsgesetz entsprechend die zuletzt gebildeten Teile als erste in Fortfall geraten (TROLL 1937: 32). Natürlich kann es dann auch nicht mehr zur Entstehung einer tutenförmigen Ochrea kommen. Und je mehr sich der Sproß in seinem Wachstumsverlauf von der vegetativen Phase entfernt und zur reproduktiven Phase übergeht, desto stärker machen sich all diese Hemmungserscheinungen bemerkbar, bis sie schließlich im Blütenbereich ihr extremes Maß erlangen.

Die Frage, inwieweit die Blumenblätter durch Umbildung von Sporophyllen entstehen oder aus Hochblättern hervorgehen, kann in diesem Zusammenhang außer acht gelassen werden. GOEBEL 1933: 1862 und TROLL 1928: 71 haben gezeigt, daß beide Möglichkeiten verwirklicht sind. Der letztere Weg ist u. a. von vielen Ranunculaceen eingeschlagen worden, die eine ungegliederte Blütenhülle besitzen. Zu dieser Gruppe müssen wir auch *Caltha palustris* zählen, wie aus den mitgeteilten Befunden hervorgeht. Die Honigblätter von *Caltha* gehören dagegen dem Androeceum an. Grundsätzlich ist diese Frage hier aber unwesentlich, weil es darum geht, die Blattnatur der Blumenblätter als solche zu erkennen.

Die geschilderte abnorme Gestaltung des in Abb. 1 dargestellten Vorblattes stellt nun insofern eine bedeutungsvolle Bildung dar, weil sie den Zusammenhang zwischen Laub- und Blumenblättern unmittelbar veranschaulicht. Der Blattgrund weist noch die volle Insertionsbreite auf, wenn auch die Längenentwicklung der Ochrea bereits gehemmt ist. Es sind also Blatteile zur Ausbildung gelangt, die in der Primordialphase der Laubblattentwicklung ganz allgemein angelegt werden. Daß es nun aber nicht zur Weiterbildung des angelegten Laubblattes gekommen ist, sondern das Oberblatt perigonartig ausgebildet wurde, kann nur mit einer inzwischen erfolgten „Umstimmung" des Sprosses gedeutet werden. Der Sproß, in dem bis dahin die Tendenz, Laubblätter

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zu bilden, herrschend war, wurde beim Übergang zur reproduktiven Phase derart umgestimmt, daß sich die neue Tendenz, nämlich Blütenblätter zu bilden, bereits an den zuletzt gebildeten Teilen des betreffenden, schon angelegten Blattprimordiums auswirken konnte. Diese Teile gehören aber dem Oberblatt an, von dem SCHRÖDINGER 1914: 12 sagt, daß seine Differenzierung erst etwas später eingeleitet wird, d. h. nachdem die Entwicklung der Ochrea bereits in Gang gekommen ist. Der Blattgrund eilt also in den ersten Stadien der Blattentwicklung dem Oberblatt voraus.

So dürfte hiermit ein zwingender Beweis für die Blattnatur der Blumenblätter gegeben sein. Was die Tatsache einer solchen Umstimmung in der Sproßentwicklung anlangt, so bleibt sie freilich als entwicklungsphysiologisches Problem noch zu klären. Ausgelöst wird sie zweifellos durch stoffliche Agenzien. Daß diese Prozesse aber einen charakteristischen Ablauf nehmen, geht auf die Eigenart der betreffenden Pflanzen zurück, d. h. sie sind deren Bauplan zu- und untergeordnet.

Ein derartiger Übergang im Sproßwachstum von der vegetativen zur reproduktiven Phase läßt sich vielfach schon in einer Gestaltänderung des Vegetationskegels nachweisen, die auch eine kontinuierliche anatomische Umbildung im Gefolge hat, wie sie in den eingangs zitierten Arbeiten von SCHÜEPP und PHILIPSON beschrieben ist. Besonders eindrucksvoll gestaltet sich der Übergang von der Blattphase zur Infloreszenzphase bei vielen Gräsern (WEBER 1938). Dabei erfährt der Vegetationspunkt häufig eine beträchtliche Streckung, so daß aus einem anfangs kurzen stumpfen Kegel meist innerhalb ganz kurzer Zeit ein vielfach längeres walzenförmiges Gebilde wird, aus dem schließlich die einzelnen Infloreszenzäste rasch nacheinander ausgegliedert werden. Zweifellos ist auch diese Umbildung mit einer inneren Umstimmung verknüpft, die das Anlegen von Blattorganen hemmt, dafür aber die Anlegung der Infloreszenzäste bedingt. Und zwar scheint es, daß deren Bildung so lange verzögert wird, bis diese Umstimmung völlig durchgeführt ist, was sich äußerlich in der walzenförmigen Verlängerung des Vegetationskegels kund tut. Die Trennung beider Phasen ist bei den Gräsern also scharf durchgeführt. Wo sie weniger schroff in Erscheinung tritt, kann es deshalb zu gelegentlichen Übergangsbildungen kommen. Umfassendere Vegetationspunktstudien würden hier sicherlich noch manche Aufklärung bringen.

Nicht unerwähnt soll bleiben, daß entsprechende, höchst interessante Zwischenformen bei einzelnen Pflanzen auch beim Übergang von der Laubblatt- zur Hochblattregion erkennbar sind. TROLL 1939: 1357 hat hier von „Mischblättern" gesprochen. Es handelt sich dabei vor allem um Fiederblätter, deren zuerst angelegte Segmente Laub- bzw. Grundblattcharakter tragen, während die später ausgeformten Spreitenteile bereits unter dem Einfluß eines einsetzenden „Hochblattimpulses" Hochblattnatur aufweisen. Besonders die Umbelliferen-Familie liefert eindrucksvolle Beispiele dafür.

Einen anderen Fall, der derartige Zusammenhänge zeigt, hat in jüngster Zeit VALENTA 1947: 146 mitgeteilt, freilich ohne auf seine

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Bedeutung aufmerksam geworden zu sein. Er hat nämlich eine Abnormität von *Cyclamen persicum* beschrieben, die darin bestand, daß an einem (abnorm) verlängerten Sproß in Blütennähe mehrere Laubblätter auftraten, deren Spreitenbasis nahe dem Blattstiel in ihrem Randbereich kelchblattartige Ausbildung aufwies (Abb. 3, VIII). Auch hier muß diese Erscheinung so erklärt werden, daß unter dem Einfluß einer während der Sproßentwicklung erfolgten Umstimmung von der vegetativen zur reproduktiven Phase die zuletzt ausgebildeten Teile einer vorhandenen Blattanlage die Natur der nächstfolgenden Blütenorgane, in diesem Falle also der Kelchblätter, angenommen haben. Die Teile

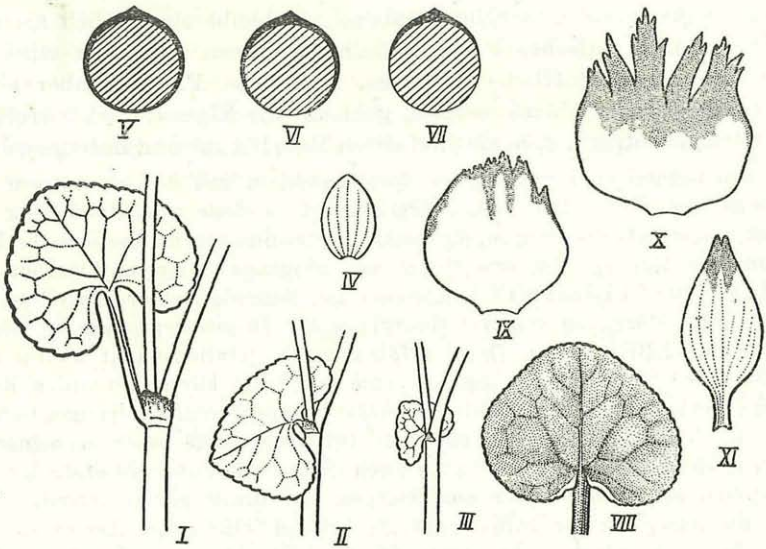

Abb. 3. I—VII. *Caltha palustris*: I—III Folge von Stengelblättern mit zunehmender Reduktion der Insertionsbreite; IV Perianthblatt; V—VII Schema für die Reduktion der Insertionsbreite. Erläuterung im Text. — VIII. *Cyclamen persicum*: Abnorm gestaltetes Laubblatt aus der Blütenregion mit kelchblattartig ausgebildetem basalen Spreitenrand (weiß ausgespart). (Nach VALENTA, umgezeichnet.) — IX—X. *Trollius europaeus*: Zwischenbildungen zwischen Hochblättern und Perianthblättern. Die punktierten Teile sind in Natur grün, die ausgesparten gelb gefärbt. (Nach TROLL.) — XI. *Aquilegia vulgaris*. Abnorm gefärbtes äußeres Perianthblatt. Die punktierte Spitzenregion ist grün, der ausgesparte basale Teil violett gefärbt.

aber, die am Cyclamenblatt zuletzt ihr Wachstum einstellen und die überhaupt zuletzt differenziert werden, gehören der Spreitenbasis an.

Den geschilderten Beispielen lassen sich noch andere an die Seite stellen, die ähnliche Übergänge zwischen Laub- bzw. Hochblättern und Perianthblättern zeigen. Namentlich die Familie der Ranunculaceen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bietet weitere solche Fälle. So haben GOEBEL 1933: 1863 und TROLL 1928: 83 auf *Trollius europaeus* hingewiesen, wo die Grenze zwischen Hochblattregion und Perianth nur unscharf ausgeprägt ist. Hier finden sich vielfach Übergangsformen, deren basaler Teil nach Gestalt und Färbung blumenblattartig ausgebildet ist, deren Spitze aber noch Farbe und Gliederung eines Hochblattes zeigt (Abb. 3, IX—X). Etwas Ähnliches konnte an den Blüten einer *Aquilegia vulgaris* beobachtet werden, deren äußere Perianthblätter eine deutlich grün gefärbte Spitzenregion zeigten (Abb. 3, XI). Auch diese Erscheinungen werden ohne Schwierigkeit aus dem Entwicklungsverlauf heraus verständlich. Denn wir wissen, daß das Längenwachstum der Blattprimordien anfangs stets an der Spitze erfolgt, daß dieses Spitzenwachstum aber frühzeitig, wenigstens bei der überwiegenden Mehrzahl der Spermatophyten, durch interkalares Wachstum abgelöst wird. Diese für Laubblätter allgemein gültige Regel (man vergl. die zusammenfassende Darstellung bei TROLL 1939: 976) trifft auch für das Wachstum der Blumenblätter zu, wie es neuerdings KAUSSMANN 1941: 513 u. a. für *Cleome gigantea* nachgewiesen hat. Wir müssen die geschilderten Übergangsformen also so verstehen, daß zu Beginn ihrer Entwicklung die Tendenz, Hochblätter zu bilden, noch wirksam war, daß aber bald darauf der Umstimmungsprozeß seinen Abschluß fand und nunmehr an denselben Organen, noch während des interkalaren Wachstums, die neue Tendenz, Blütenorgane zu bilden, beherrschend hervortrat.

So zeigen diese Betrachtungen, zumindest für die geschilderten Fälle, daß ein qualitativer Unterschied zwischen Laub- bzw. Hochblättern und Blumenblättern nicht besteht. Die Foliar- bzw. Umbildungstheorie der Blütenorgane, von der einleitend die Rede war, gewinnt somit auch von diesen Gesichtspunkten her eine Stütze.

Zusammenfassung

An Hand einer bemerkenswerten abnormen Vorblattbildung bei *Caltha palustris* sowie an anderen Beispielen wird gezeigt, daß vom vegetativen Sproßabschnitt einer Pflanze ein kontinuierlicher Übergang zur Blütenregion erfolgt, in dessen Bereich die Entstehung interessanter Zwischenformen von Laub- und Blumenblättern möglich ist. Während nämlich die zuerst gebildeten Teile derartiger Organe noch Laubblattcharakter tragen, weisen ihre später entstandenen Abschnitte bereits deutlich die Merkmale von Blumenblättern auf. Damit wird die sog. klassische Blütentheorie, nach der die Blütenorgane Blattnatur besitzen, erneut bestätigt.

Schrifttum.

BRANDT M. 1914. Demonstration einer Abnormität von *Caltha palustris*. Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg 56: 39.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

GOEBEL K. 1933. Organographie der Pflanzen, 3; 3. Aufl. Jena.

GRÉGOIRE V. 1935. Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. Rec. trav. bot. néerl. 32: 453.

— 1938. La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. 1. Le carpelle. La Cellule 47: 287.

KAUSSMANN B. 1941. Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. Bot. Arch. 42: 503.

PENZIG O. 1921. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl. Berlin.

PHILIPSON W. R. 1946. Studies in the development of inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. Ann. Bot. N.S. 10: 257.

— 1947 a. Studies in the development of inflorescence. II. The capitula of *Succisa pratensis* Moench and *Dipsacus fullonum* L. Ann. Bot. N.S. 11: 285.

— 1947 b. Studies in the development of inflorescence. III. The thyrse of *Valeriana officinalis* L. Ann. Bot. N.S. 11: 409.

SCHRÖDINGER R. 1914. Das Laubblatt der Ranunculaceen. Abh. zool. bot. Ges. Wien 8 (2).

SCHÜEPP O. 1942. Beschreibung von Blütenständen auf Grund des zeitlichen Verlaufes der Anlage, des Wachstums und des Aufblühens. Ber. schweiz. bot. Ges. 52: 273.

SPROTTE K. 1940. Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Arch. 40: 463.

THOMAS H. H. 1931. The early evolution of the Angiosperms. Ann. Bot. 45: 647.

THOMPSON J. M. 1929. Studies in advancing sterility. IV. The legume. Publ. Hartley bot. Lab. 6.

— 1934. The state of flowering known as angiospermy. Publ. Hartley bot. Lab. 12 (VIII).

TROLL W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.

— 1937—1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I (1—2). Berlin.

— 1939. Die morphologische Natur der Karpelle. Chron. bot. 5: 38.

— 1944. Morphologie einschließlich Anatomie. Fortschr. Bot. 11: 14.

UNRUH M. 1939. Die morphologische Bedeutung des Karpells. Beitr. Biol. Pflanz. 26: 90.

— 1941. Blattnervatur und Karpellnervatur. Beitr. Biol. Pflanz. 27: 232.

VALENTA V. 1947. A monograph of abnormities in *Cyclamen persicum* Mill. Studia bot. Čechoslov. 8: 125.

WEBER H. 1938. Gramineen-Studien. I. Über das Verhalten des Gramineen-Vegetationskegels beim Übergang zur Infloreszenzbildung. Planta 28: 275.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: 2_4

Autor(en)/Author(s): Weber Hans

Artikel/Article: Über den morphologischen Wert der Blumenblätter. 291-298