

Die Peltation der Staubblätter und die Phylogenie der Angiospermen

Von

Hermine LEINFELLNER-BAUM (Wien)

Eingelangt am 26. November 1952

In zwei Beiträgen hat JANCHEN 1950 b, 1952 auseinandergesetzt, warum er die peltate Natur der Staubblätter für unrichtig hält. Worin bestehen nun eigentlich im einzelnen seine Beweise für seine Auffassung und die Einwände gegen meine?

1. JANCHEN 1952: 227 erscheint „jeder Versuch, das Angiospermen-Staubgefäß von einem Angiospermen-Schlauchblatt, Angiospermen-Schildblatt oder sonstigem Angiospermen-Organ abzuleiten, grundsätzlich verfehlt. Denn ein Organ, welches Pollen produziert, muß schon bei den ältesten Angiospermen, unabhängig von allen ihren vegetativen Organen, und muß auch schon bei den Vorläufern der Angiospermen vorhanden gewesen sein“. — JANCHEN mißversteht meine Darstellung, wenn er meint, daß ich das Angiospermen-Staubblatt vom Angiospermen-Laubblatt ableite. Die Peltation tritt bei den Angiospermen sowohl an Keimblättern und Laubblättern als auch an Hochblättern, Kelchblättern, Kronblättern, Staubblättern und Karpellen auf und ist überall mit einer charakteristischen unifazialen Stielbildung verbunden. Da die Peltation durch den unifazialen Stiel, der häufig einem bifazialen Unterblatt aufsitzt, in allen Blattkategorien als eine Eigenschaft der Blattspreite erwiesen wird, kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß — im Gegensatz zu JANCHENS Auffassung (vgl. besonders 1949 a und 1952: 226) — alle peltaten Blattorgane der rezenten Angiospermen einander gleichwertig und deshalb auch miteinander vergleichbar sind. Daraus ergibt sich die Berechtigung, auch die rezenten Staubblätter der Angiospermen mit den rezenten Karpellen und im weiteren mit den rezenten Laubblättern der Angiospermen zu vergleichen, ohne sie deshalb von diesen „ableiten“ zu wollen. Daß sich die Angiospermen-Staubblätter phylogenetisch nicht von den Angiospermen-Laubblättern, sondern von den pollenproduzierenden Organen der Angiospermen-Vorläufer ableiten, ist wohl selbstverständlich. Zur Diskussion steht aber der Weg der morphologischen Ableitung, der eben durch den Vergleich mit den Laubblättern geklärt werden kann.

2. Zur Stützung seiner Behauptung, daß die Peltation des Staubblattes nicht homolog ist mit der Peltation des Laubblattes, weist JANCHEN 1952: 226 und 1949 a darauf hin, „daß die sogenannten peltaten oder besser gesagt utrikulaten (schlauchigen) Fruchtblätter morphologisch etwas anderes sind als die peltaten Laubblätter (Schildblätter und Schlauchblätter), da es sich bei den schlauchigen Fruchtblättern um den umgebildeten Scheidenteil, dagegen bei den vegetativen Schlauch- und Schildblättern um den umgebildeten Spreitenteil des Blattes handelt“. Diese Behauptung basiert auf der Meinung, daß das Karpell aus einer Braktee, also einem Unterblatt, hervorgegangen ist. Da aber auch bei den Karpellen die für das Laubblatt charakteristische Gliederung in Unterblatt, Blattstiel und Blattspreite (TROLL 1934, BAUM 1950 a) nachzuweisen ist, wobei hier wie dort die charakteristische Verkettung zwischen diesen einzelnen Abschnitten zu beobachten ist, kann das Karpell nicht nur einem Unterblatt entsprechen. Damit fehlt also jeder Grund, es als aus einer Braktee hervorgegangen anzusehen; auch wenn es aber aus einer Braktee entstanden wäre, so ergäbe sich daraus kein Beweis gegen seine Spreitenpeltation, weil es keineswegs nur vaginale, sondern auch laminale Hochblätter und sogar solche gibt, die einem ganzen, verkleinerten Blatt entsprechen.

3. JANCHEN 1950 b: 267—268 erklärt die Vierkantigkeit der Staubblätter damit, daß die beiden miteinander verwachsenen Pollenblätter „an ihren transversal nach außen, d. h. nach rechts und links, gewendeten Unterseiten je zwei Pollensäcke tragen“ und schreibt: „Gerade der Umstand, daß die Pollensäcke in manchen Fällen alle mehr nach innen (intrors), in anderen Fällen alle mehr nach außen (extrors) gerichtet sind, beweist, daß ihre typische und ursprüngliche Stellung eine dazwischen liegende ist“. — Dies ist unrichtig. Denn sowohl bei introrsen als auch bei extrorsen Staubblättern ist stets am Anfang der Ontogenese der dorsale Spreitenteil gefördert. Während aber diese Förderung bei den introrsen Staubblättern zeitlebens beibehalten wird, geht sie bei den extrorsen Staubblättern auf dem Weg über die Äquifazialität im Lauf der Ontogenese auf den ventralen Spreitenteil über. Nicht die äquifazialen, sondern die introrsen Staubblätter sind daher die typischen und ursprünglichen und die von JANCHEN 1950 b: 268 angenommene Beeinflussung der Staubblattgestalt durch „verschiedene äußere Bedingungen“, etwa durch die Raumverhältnisse in der Blüte, erweist sich somit als unzutreffend. Da bekanntlich auch alle übrigen Blätter abaxial gefördert und dementsprechend quer orientiert sind, spricht die gleiche Förderung und Orientierung der Staubblätter nicht für deren komplexe, wohl aber für ihre einheitliche Blattnatur (vgl. BAUM & LEINFELLNER 1953). Daß im übrigen die Gestalt der Anthere keineswegs durch die Gestalt und An-

ordnung ihrer Pollensäcke, sondern durch die Eigengestalt der diplophyllen Spreite bewirkt wird, zeigt schon allein die Tatsache, daß die Pollensäcke erst dann als randliche Differenzierungen des Spreitenrandes entstehen, wenn die diplophyllie Gestalt der Spreite schon deutlich erkennbar ist (BAUM 1949 und 1953, BAUM & LEINFELLNER 1953).

4. JANCHEN 1952: 228 führt das enge Zusammenstehen der beiden Pollensäcke einer Theka als einen Beweis für seine Auffassung an, da nach der „Schildblatt-Theorie“ doch die beiden äußeren und die beiden inneren Pollensäcke „enger zusammengehören“ müßten. — Er übersieht dabei, daß auch nach der Schildblatt-Auffassung je ein äußerer und ein innerer Pollensack näher beieinander stehen müssen, da die Breite der beiden Spreitenabschnitte in der Regel größer ist als ihre Dicke. Zudem gibt es auch Staubblätter (vgl. z. B. BAUM 1949), bei denen die beiden äußeren und die beiden inneren Pollensäcke zu je einem einheitlichen fertilen Pollenwulst zusammengefließen sind, der dem bogigen Verlauf des hinteren, bzw. des vorderen Spreitenrandes folgt. Der mitunter auftretende tiefe Spalt zwischen den beiden Theken oder aber die flächige Ausdehnung des Konnektivs kommt als sekundäre Abänderung der ursprünglich schildförmigen Anlage durchwegs erst im Lauf der späteren Ontogenese zustande (vgl. BAUM 1950 b und BAUM & LEINFELLNER) und stellt daher keineswegs eine Reminiszenz an ursprüngliche Verhältnisse dar, wie JANCHEN 1952: 228 meint.

5. Die Tatsache, daß das peltate Staubblatt keinen Hohlraum zwischen der Dorsal- und Ventral spreite aufweist wie ein peltates Laubblatt, deutet nach JANCHEN 1950 b: 268 darauf hin, „daß es sich bei den Staubgefäßen wohl doch um etwas anderes als um schildförmige Blattbildung handelt. Bei einem echt-schildförmigen Staubgefäß müßte die Querzone entgegengesetzt der Spreite nach abwärts wachsen; sie dürfte nicht parallel zur Spreite nach aufwärts gerichtet sein, noch dazu unter kongenitaler Verschmelzung mit dieser“. — Ganz abgesehen davon, daß Laubblätter ebenfalls unter Umständen tief trichterförmig sein können, gibt es auch diplophyllie Laubblätter (TROLL 1932). Diese entwickeln sich aus einer peltaten Anlage dadurch, daß die Querzone nicht wie gewöhnlich frei, sondern gemeinsam mit der Mediane der Dorsalspreite emporwächst, sodaß das Blatt letzten Endes vierflügelig wird. Die Hochblätter von — z. B. — *Bergenia* (vgl. TROLL 1939) demonstrieren den Übergang zwischen trichterförmigen und doppelspreitigen Laubblättern in allen Phasen.

6. JANCHEN 1952: 225—226 ist der Meinung, daß das „axile Gewebe“ des Konnektivs die „Homologisierung des Staubgefäßes mit einem Schlauchblatt sehr wesentlich stört“, da „bei echten Schlauchblättern nicht eine Verwachsung längs der Mittellinie, sondern eine solche an den Rändern der Spreite“ zu erwarten wäre. — Wie schon

unter 5. angeführt, werden die Staubblätter mit diplophyllen Blättern verglichen, die das „axile Gewebe“ des Staubblattes wohl erklären. Im übrigen zeigen die Übergangsblätter zwischen Kron- und Staubblättern deutlich das allmähliche Zustandekommen des „axilen Gewebes“ bei zunehmender Diplophyllie.

7. Der Vorhalt JANCHENS 1950 b: 268, daß „anscheinend nur basifixe Staubgefäße untersucht“ und als Grundlage für die Aufstellung der Schildblatt-Theorie verwendet wurden, stimmt keineswegs. — In einer ausführlichen Mitteilung (BAUM & LEINFELLNER 1953) wurde gezeigt, daß sowohl dorsifixe als auch ventrifixe, zentrifixe und pfeilförmige Staubblätter ebenso diplophyll wie die basifixen Staubblätter gebaut sind. Sie unterscheiden sich von diesen nur dadurch, daß sie nach der ontogenetisch stets sehr frühzeitig erfolgenden Peltation, die zu der charakteristischen Anordnung der Pollensäcke führt, noch einen zusätzlichen Wachstumsprozeß an der Antherenbasis durchmachen und dadurch die Insertionsstelle des Filaments im Verhältnis zur übrigen Anthere in charakteristischer Weise verschieben. Besonders bei den ventrifixen Staubblättern kann die ventrale Querzone und der dorsale basale Antherenauswuchs infolge ihrer räumlichen Trennung klar auseinandergehalten werden. Die Gleichwertigkeit aller dieser basalen Wachstumsprozesse wird noch dadurch unterstrichen, daß sie durch alle möglichen Übergänge miteinander in Verbindung stehen. Die Vermutung JANCHENS 1950 b: 268, daß die dorsifixen Staubblätter im Gegensatz zu den basifixen peltat gebaut sind, weil ihre Anthere über die Ansatzstelle des Filaments hinunterwächst, trifft daher nicht zu.

8. Nach JANCHEN 1950 b: 269 läßt es „die rein formale Auffassung des Staubgefäßes als umgebildetes Blatt“ „völlig unerklärt, warum sich das junge Staubgefäß überhaupt schildförmig entwickelt“. — Die Erklärung des Warum der peltaten Gestalt von der Schildblatt-Theorie zu erwarten, erscheint wohl zuviel verlangt. Ob JANCHEN erklären kann, warum die beiden *Ephedra*-Pollenblätter miteinander verwachsen sind?

9. Wenn JANCHEN 1949 b: 150 über die Beweiskraft der zahlreichen Übergangsreihen zwischen peltaten Kronblättern und diplophyllen Staubblättern (BAUM 1952 a und b) dadurch hinwegzukommen versucht, daß er sagt: „Die ehemalige Herkunft der Staubgefäße von einem gymnospermischen Synandrium liegt stammesgeschichtlich so weit zurück, daß sie für die Entstehung der Kronblätter kein Hindernis mehr bildet. Das Staubgefäß ist eben längst etwas anderes geworden. Es verhält sich jetzt ontogenetisch ähnlicher einem Blatt als einem Seitensproß“, so hat er damit wohl seine eigene Beweisführung widerlegt.

Die sachlichen Einwände JANCHENS an sich sind damit wohl gegenstandslos geworden. Es scheint aber, als ob noch — und vielleicht hauptsächlich — als Gegenargument die Unvereinbarkeit der peltaten Natur der Staubblätter mit der phylogenetischen Theorie WETTSTEINS bestünde: weil diese annimmt, daß jedes „Angiospermen-Staubgefäß das Verwachsungsprodukt zweier zweisporangischer Pollenblätter“ vom „*Ephedra*-Typus“ ist, kann seine effektive, ontogenetisch sichtbare peltate Gestalt nicht ein Ausdruck für seine einfache Blattnatur sein (vgl. JANCHEN 1950 a, 1950 b: 268, 269).

Dieser Standpunkt ist aber heutzutage unhaltbar geworden. Daß sich die Angiospermen und damit auch ihre Organe phylogenetisch entwickelt haben, ist zwar selbstverständlich. Ebenso selbstverständlich aber ist es auch, daß jede Vorstellung vom Ablauf der Phylogenese mit den morphologischen Tatsachen der rezenten Angiospermen harmonieren muß.

Dem Einwand, daß es sich bei den rezenten Angiospermenorganen ja auch um Organe höherer Ordnung handeln könnte, die eine eigene Homologisierung erfordern, muß entgegengehalten werden, daß die durch die Kormophyten von den Pteridophyten aufwärts laufende einheitliche Entwicklungslinie in allen Organen, besonders bei den Sporangien und ihren Trägern, so deutlich zu Tage tritt, daß an ihr trotz der Eigenart der Angiospermenorgane nicht zu zweifeln ist. Ebenso wie etwa der Embryosack spezifisch angiosperm ist, trotzdem aber unzweifelhaft auf den weiblichen Gametophyten der Pteridophyten zurückgeht, so ist auch — in Hinblick auf unseren Fall — das Staubblatt spezifisch angiosperm, nichtsdestoweniger aber mit dem Mikrosporophyll homolog.

Wenn also durch die Klarlegung der Peltation ein Beweis dafür gefunden wurde, daß das Staubblatt ein einfaches Blatt ist, so ist eine Theorie, die seine einfache Blattnatur leugnet, auch wenn sie „folgerichtig“ (JANCHEN 1950 b: 269) und „einleuchtend“ (JANCHEN 1949 b: 198) ist, unrichtig und man wird trachten, sie durch eine andere zu ersetzen, die nicht zur Annahme einer präangiospermischen Verwachsung von zwei Blättern zwingt.

Über den besonderen Fall hinaus ergibt sich daraus, daß auch Ergebnisse der sogenannten „formalen idealistischen Morphologie, welche von stammesgeschichtlichen Erwägungen unbeschwert ist oder solche sogar geflissentlich ablehnt“ (JANCHEN 1950 b: 267), sehr wohl für den Phylogenetiker beachtenswert sind.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Phylogenetische Einwände gegen die Auffassung vom diplophyllen Bau der Angiospermen-Staubblätter geben den Anlaß, nochmals die sachliche Unanfechtbarkeit dieser Auffassung klarzulegen

und darüber hinaus mit Nachdruck darauf hinzuweisen, daß es nicht zugänglich ist, morphologische Tatsachen auf Grund phylogenetischer Überlegungen zu negieren, sondern daß vielmehr jede Vorstellung vom Ablauf der Phylogenese mit den morphologischen Tatsachen der rezenten Angiospermen harmonieren muß.

Literatur

- BAUM H. 1949. Beiträge zur Kenntnis der Schildform bei den Staubblättern. Österr. bot. Z. 96.
- 1950 a. Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle und ihre Verwendbarkeit für die Homologisierung der Kelch- und Kronblätter. Österr. bot. Z. 97.
 - 1950 b. Lassen sich in der Ontogenese der Karpelle und Staubblätter noch Anklänge an ihre phylogenetische Entwicklung aus Telomen feststellen? Österr. bot. Z. 97.
 - 1952 a. Die doppelspreitigen Petalen von *Ranunculus auricomus* und *neapolitanus*. Österr. bot. Z. 99.
 - 1952 b. Die Bedeutung der diplophyllen Übergangsblätter für den Bau der Staubblätter. Österr. bot. Z. 99.
 - 1953. Die Unabhängigkeit der diplophyllen Gestalt der Staubblattspreite von ihrer Funktion als Träger der Pollensäcke. Österr. bot. Z. 100.
 - & LEINFELLNER W. 1953 Die ontogenetischen Abänderungen des diplophyllen Grundbaues der Staubblätter. Österr. bot. Z. 100.
- JANCHEN E. 1949 a. Vorschläge zur Vereinheitlichung einiger Fachausdrücke über Blüten und Früchte. Österr. bot. Z. 96.
- 1949 b. Das System der Koniferen. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl. I, 158.
 - 1950 a. Die Herkunft der Angiospermen-Blüte und die systematische Stellung der Apetalen. Österr. bot. Z. 97.
 - 1950 b. Die sogenannte Schildform der jungen Staubgefäße. Phytion 2.
 - 1952. Die sogenannte Schildblatt-Natur der Staubgefäße. Phytion 4.
- TROLL W. 1932. Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen in der Blattbildung. Planta 15.
- 1934. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. III. Über das Gynaeceum von *Nigella* und einiger anderer Helleboreen. Planta 21.
 - 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I (2), Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1953

Band/Volume: [5_1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Leinfellner-Baum Hermine

Artikel/Article: [Die Peltation der Staubblätter und die Phylogenie der Angiospermen. 16-21](#)