

# Missbildungen und Phylogenie der Angiospermen-Staubblätter

Autor(en): **Senn, G.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **89 (1906)**

PDF erstellt am: **10.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90144>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Missbildungen und Phylogenie der Angiospermen-Staubblätter.

Von *G. Senn*, Basel.

---

Während gestern von berufenster Seite der Wert der Missbildungen in phylogenetischer Beziehung behandelt und nicht gerade hoch angeschlagen wurde, möchte ich kurz die Fragen besprechen, welche die Missbildungen der *Angiospermen*-Staubblätter veranlassen.

Dass sich dieselben wie die Fruchtblätter aus Sporophyllen *heterosporer Pteridophyten* entwickelt haben, wird allgemein angenommen, besonders auf Grund der Ausbildung dieser Organe bei den *Cycadeen*, bei denen auffallenderweise männliche und weibliche Sporophylle noch dieselbe Grundform erkennen lassen (*Ceratozamia mexicana*).

Während es aber bei den *weiblichen Sporophyllen*, den *Fruchtblättern* gelungen ist, durch Vergleichung der zahlreichen Formen ihre Stammesgeschichte durch die *Gymnospermen* hindurch bis zu den *Angiospermen* lückenlos zu verfolgen, können wir dies von den Staubblättern nur inbezug auf die *Gymnospermen*, also die *Cycadeen*, *Ginkgoaceen* und *Coniferen* sagen, während sich das Staubblatt der *Angiospermen* mit seinem Staubfaden und dem vierfächerigen Beutel davon scharf unter-

scheidet. Verschiedene Autoren versichern zwar, dass das Staubblatt der *Angiospermen* dem der *Gymnospermen* homolog sei (*Goebel*, Organographie, pag. 155); bei der grossen Verschiedenheit der *Gymnospermen*-Staubblätter untereinander — ich erinnere an das von *Ceratozamia* mit unzähligen zu Sori vereinigten Sporangien, an dasjenige von *Ginkgo* mit zwei herabhängenden Pollensäcken, und an das der *Coniferen* mit vielen bis zwei dem Staubblatt angewachsenen Pollensäcken — müsste auch angegeben werden, von welchem dieser drei Typen das *Angiospermen*-Staubblatt abgeleitet werden kann.

Denn von demjenigen der *Coniferen*, das noch am meisten äussere Ähnlichkeit hat, unterscheidet sich das *Angiospermen*-Staubblatt durch die Zweifächerigkeit der beiden Pollensäcke und durch die Mehrschichtigkeit ihrer Wandung, deren verdickte, beim Aufspringen wirksamen Wandzellen nie in der äusseren Schicht liegen wie bei den *Gymnospermen*.

Das Staubblatt der *Angiospermen* dokumentiert sich also in jeder Beziehung als ein viel komplizierteres Gebilde, als dasjenige der *Gymnospermen*.

Wie ist es nun zustande gekommen? Aus der *Entwicklungsgeschichte* geht nur so viel hervor, dass das Staubgefäss als ein vierkantiges Organ angelegt wird, in welchem aus vier Archespor-Zellreihen die Pollenkörner der vier Fächer hervorgehen.

Abgesehen davon, dass das Vorhandensein eines vierkantigen Gebildes zwischen den dichtgedrängten Blättern einer Blütenknospe an und für sich etwas Auffallendes ist, findet sich bei den *Gymnospermen* nichts, das sich auch nur von weitem damit vergleichen liesse.

Man hat deshalb die *Missbildungen* der Staubblätter zu Rate gezogen, um über das Zustandekommen dieser

vierkantigen Organe Aufschluss zu erhalten. Auch ich möchte dieses Hilfsmittel nicht von vorneherein als unzureichend von der Hand weisen, erstens einmal, weil wir zur Zeit kein besseres zur Verfügung haben, und zweitens, weil sich uns möglicherweise Perspektiven auftun, welche die vorliegenden mannigfaltigen Formen der Staubblätter unter einheitlichem Gesichtspunkt betrachten lassen. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass mir ebenso wenig wie *Hallier*<sup>1)</sup>, über dessen Ausführungen ich im wesentlichen berichte, neues Beobachtungsmaterial zur Verfügung steht. Es sind dieselben Stücke des Mosaikspieles, mit denen sich schon *Celakowsky* abgemüht hat. Trotzdem ist es nicht ausgeschlossen, dass sich aus diesen Stücken schliesslich doch noch ein harmonisches Bild zusammensetzen lässt.

Es handelt sich jetzt nicht darum, festzustellen, ob das Staubblatt aus einem Laubblatt entstanden sei, oder ob sich die Entwicklung in der umgekehrten Richtung vollzogen habe, sondern lediglich darum, die *ursprüngliche Staubblattform der Angiospermen* zu rekonstruieren, aus welcher alle ihre vielen Formen abgeleitet werden können, und welche auch bei den *gymnospermen* Vorfahren der *Angiospermen* vorhanden gewesen sein müssen.

Die *Staubblatt-Missbildungen* bestehen im wesentlichen in der *Annahme der Blattgestalt* mit allmählichem Schwund der Pollensäcke (Fig. 1 und 2), oder in einer ganzen oder teilweisen *Vertretung der Pollensäcke durch Samenanlagen* (Fig. 3).

---

<sup>1)</sup> *Hallier*, Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. 3. Beiheft zum Jahrbuch der Hamburger wissenschaftlichen Anstalten. XIX, 1901, pag. 30 ff.

Wandeln sich die Staubgefäße in flache Blumenblätter um, wie bei den *Rosen* (Fig. 1) oder bei den *Nymphaeaceen*, so zeigen sie, dass sie ursprünglich auch Blattgebilde und keine Sprosse sind, wie dies ja auch schon angenommen worden ist.

Sehr oft schwinden die Pollensäcke bei der Vergrünung nicht, sondern bleiben, anfangs wenigstens, noch in mehr oder weniger typischer Ausbildung als vier auf der Blattfläche getrennt verlaufende Pollenfächer erhalten (*Rosa viridiflora*, Fig. 1).

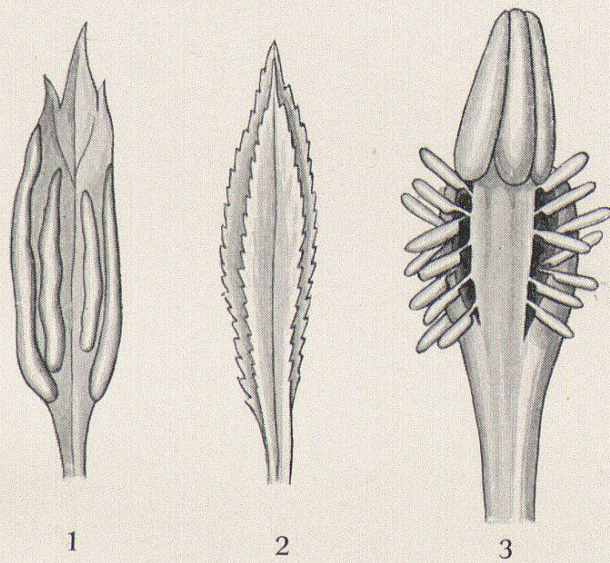
Bei fortschreitender Vergrünung gehen die Pollensäcke verloren und es tritt ein merkwürdig vierflügeliges Blatt auf, wie z. B. bei *Dictamnus* (Fig. 2).

In dieselbe Kategorie gehört die an *Sempervivum* wiederholt beobachtete Umbildung der Staubblattanlagen in Fruchtblätter. Dieselbe besteht darin, dass an Stelle der vier Pollenfächer je eine Reihe von Samenanlagen auftritt, die unbedeckt am Staubblatt herabläuft. Besonders instruktiv sind diejenigen Stadien, in welchen diese Stellvertretung nur eine teilweise ist, wo z. B. die obere Partie der vier Pollensäcke normal entwickelt und nur ihr unterer Teil durch vier Reihen von Samenanlagen ersetzt ist (Fig. 3).

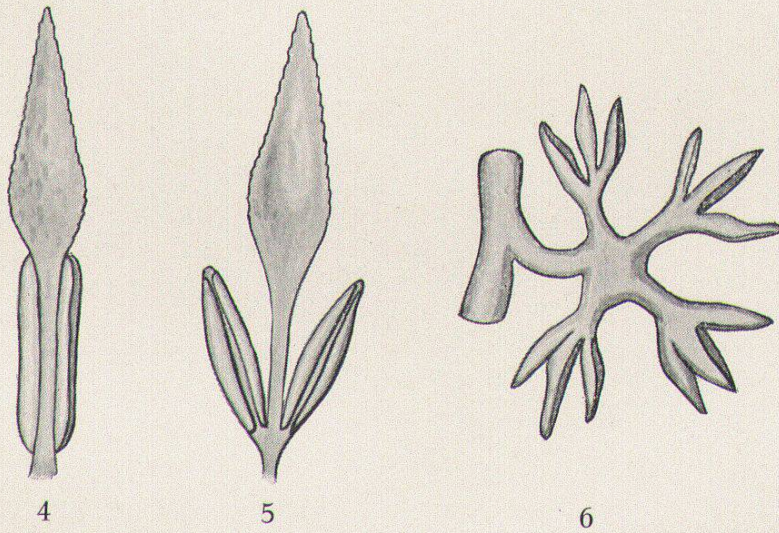
Was dürfen wir nun aus allen diesen, mit *auffallender Konstanz* bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise wiederkehrenden Missbildungen schliessen?

Die *Entwicklungsgeschichte* erklärt das Zustandekommen der vierflügeligen Antherenvergrünungen leicht durch intensives vegetatives Wachstum des Gewebes jeder der vier Antherenpartien.

Damit ist aber für *die fundamentale Frage* nichts gewonnen, warum bei den Angiospermen die Antheren



- Fig. 1. *Rosa viridiflora*, halbvergrüntes Staubblatt (nach Celakowski 1878).  
 Fig. 2. *Dictamnus albus*, völlig vergrüntes Staubblatt (n. Celakowski 1878).  
 Fig. 3. *Sempervivum tectorum*, anormales Staubblatt, in der oberen Partie mit Pollensäcken, in der untern mit Samenanlagen (nach Natürl. Pflanzenfam. II, 1, pag. 147).



- Fig. 4. *Unona odorata*, normales Staubblatt (nach Baillon, Histoire des Plantes I, pag. 209).  
 Fig. 5. Hypothetische Urform des Angiospermenstaubblattes (schematisch).  
 Fig. 6. *Baiera furcata*, geteiltes (Gymnospermen)-Staubblatt (nach Leuthardt, Abhandlungen der schweiz. paläontologischen Gesellschaft. B. 30).

als vierteilige Organe *angelegt* werden, aus denen dann bei der Vergrünung *naturgemäss* vierflügelige Gebilde hervorgehen müssen.

In erster Linie ist aus denselben unzweifelhaft zu entnehmen, dass das Staubblatt der *Angiospermen* kein *einfaches Blattgebilde* ist wie dasjenige der *Gymnospermen*, bei dem solche Missbildungen nicht vorkommen, sondern ein *Verwachsungsprodukt eines mehrgliedrigen Organs* darstellt.

Denn da die Samenanlagen meistens, auch bei *Sempervivum*, an den Rändern der weiblichen Sporophylle stehen, und an den weiblich gewordenen Antheren vier Reihen von Samenanlagen auftreten, müssen wir auf das Vorhandensein von mindestens zwei Sporophyllen oder deren Abschnitten schliessen.

Nach der Ansicht von *Celakowsky*<sup>1)</sup> (pag. 151 ff.) wäre es durch tangentielle Verwachsung zweier Blattflächen entstanden, die einander ursprünglich wie diejenigen von *Ophioglossum* gegenübergestanden hätten. Demnach gehören ursprünglich je zwei durch das Connektiv getrennte Pollenfächer zu einem Blatt. Dem widerspricht die oft beobachtete radiale Spaltung der Staubgefässe, z. B. bei der *Hagebuche*, durch welche, was höchst unwahrscheinlich wäre, jedes einzelne der beiden Blätter in zwei Hälften gespalten würde.

*Hallier* dagegen glaubt, dass das *Angiospermen*-Staubblatt aus einem einzigen dreiteiligen Blatt zusammengesetzt sei, dessen sterile Endfieder das Connektiv, dessen fertile Seitenfiedern um 90° gedreht und mit ihrem Rücken den Rändern der Mittelfieder angewachsen wären (Fig. 5).

<sup>1)</sup> *Celakowsky*, Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes. Pringsh. Jahrb. Bd. XI, 1878.

Jedes Pollenfach entspräche demnach einer Reihe von männlichen Sporangien, die vom umgebogenen Staubblattrand bedeckt sind, so dass die ursprüngliche Pollensackwandung vom Blattrand überwachsen und dadurch zu einem mehrschichtigen Gewebe umgebildet wäre, wodurch sich eben das Angiospermen- vom Gymnospermen-Staubblatt unterscheidet.

Nach *Hallier* gehören also die beiden nebeneinander liegenden Pollenfächer einer Theke zu dem gleichen Blattabschnitt, womit die häufigen sekundären Spaltungen der Staubgefäße leicht in Einklang gebracht werden können.

Dabei kommt die von *Hallier* auf Grund der blattartigen *Anonaceen*-Anthere (Fig. 4) postulierte, sterile Endfieder des hypothetischen Staubblattes in den Missbildungen nur dann zum Vorschein, wenn das Staubblatt zu einem einfachen Blumenblatt wird, wobei die Pollenfächer frühe verkümmern (*Nymphaea*, *Rosa* etc.). Bleiben jedoch letztere lange erhalten (*Dictamnus*), so findet man an den aus den beiden Seitenfiedern gebildeten vierflügeligen Gebilden von der Endfieder keine Spur mehr.

Man kann sich diese Tatsache leicht damit erklären, dass im ersten Falle die ursprüngliche Natur des Staubgefäßes als teilweise steriles Blattgebilde noch besonders stark ausgeprägt ist, was damit stimmt, dass diese einfachen Verblattungen besonders bei den *Polycarpicæ* und verwandten Familien auftreten, also bei Formen, die ich mit *Hallier* als ursprünglichste *Angiospermen* auffasse. Die vierflügeligen Missbildungen finden sich vorwiegend bei Antheren, an denen nur noch geringe Spuren ihrer teilweise vegetativen Blattnatur zu erkennen sind.



Soweit die *Hallier'sche Hypothese* bisher entwickelt ist, steht sie gewissermassen noch in der Luft, weil *Hallier* wie *Celakowsky* auf das *Ophioglossum*-Sporophyll als einziges Analogon zu dem hypothetischen, unverwachsenen Phanerogamen-Staubblatt zurückgreifen mussten.

Da aber die Angiospermen nicht direkt von den *Farnen*, sondern von *Gymnospermen* abstammen, wie besonders die Ausbildung der Samenanlage und ihre Befruchtung beweist, müsste, wenn diese Spekulationen über die Phylogenie des Angiospermen-Staubblattes richtig sind, auch bei den *Gymnospermen* ein *mindestens zweiteiliges Staubblatt* vorhanden sein, auf welches das verwachsene der *Angiospermen* zurückgeführt werden könnte.

Dies scheint in der Tat der Fall zu sein. Ein so schönes, dem postulierten Urbild genau entsprechendes, gefiedertes Sporophyll, wie es für die Fruchtblätter der *Coniferen* in demjenigen von *Voltzia Libeana* vorliegt, ist meines Wissens unter den Staubblättern noch nicht bekannt geworden. Jedoch beweist das Staubblatt der triassischen *Baiera furcata* (*Leuthardt*, Die Keuperflora von Neue Welt bei Basel, Abh. schweiz. paläont. Ges., Bd. 30, 1903), einer Verwandten der heute noch lebenden *Ginkgo biloba*, mit seiner handförmig eingeschnittenen Fläche (Fig. 6), dass bei den *Gymnospermen* tatsächlich einmal mehrlappige Staubblätter vorgekommen sind.

Es ist allerdings noch nicht möglich, festzustellen, wie weit die Homologie dieses *Baiera*-Staubblattes mit dem Vorfahr des Angiospermen-Staubblattes reicht, da wir nicht wissen, ob die drei Zipfel, welche jeden Blattabschnitt krönen, nur einen Pollensack vorstellen, wie solche in ähnlicher Form auch bei *Cordaites* und

*Ginkgo* vorkommen, oder ob das Sporophyllgewebe selbst in drei Zipfel geteilt ist, deren Flächen die Sporangien tragen, wie dies bei den *Coniferen* der Fall ist. Ebenso wenig ist bekannt, ob die Pollensäcke von *Baiera* schon zweifächerig oder, was wahrscheinlicher, wie diejenigen der übrigen *Gymnospermen*, einfächerig waren.

Je nachdem diese Fragen an besser erhaltenem Material von *Baiera* oder anderen *Gymnospermen* mit mehrzipfligen Staubblättern in positivem oder negativem Sinne beantwortet werden, geht die Homologie derselben mit dem Angiospermen-Staubblatt mehr oder weniger weit. Aber auch im schlimmsten Falle bleibt eine Homologie bestehen.

Ich hoffe, mich vorsichtig genug ausgedrückt zu haben, dass niemand glaubt, ich halte *Baiera furcata* wegen ihres eingeschnittenen Staubblattes für den Vorfahr der *Angiospermen*. Wenn solche überhaupt unter den uns erhaltenen fossilen Pflanzen vorliegen, so sind sie eher bei den *Cordaitaceen* zu suchen, deren sterile Sporophylle, welche entweder mit den fertilen gemischt sind, oder dieselben schützend umgeben, den ersten Anspruch darauf haben, als Vorläufer der *Angiospermen* angesehen zu werden.

Ich bin mir wohl bewusst, dass diese Ausführungen hypothetisch sind und deshalb von dem ersten besten tatsächlichen Befund umgestossen werden können. Aber sie sind vorläufig wenigstens die einzigen, welche erlauben, die vielen vorkommenden Staubblattformen von einem Gesichtspunkt aus zu betrachten und dadurch, wenigstens für unser Denken, die Einheit in den Erscheinungen herzustellen, die sicherlich auch hier zugrunde liegt.

---