**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft =

Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della

Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 89 (1906)

Artikel: Missbildungen und Phylogenie der Angiospermen-Staubblätter

Autor: Senn, G.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-90144

## Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

## **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

## Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 14.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

## Missbildungen und Phylogenie

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 Hallier¹), 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 allmäligem Schwund der Pollensäcke (Fig. 1 und 2), oder in einer ganzen oder teilweisen Vertretung der Pollensäcke durch Samenanlagen (Fig. 3).

<sup>&</sup>lt;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 Nymphæaceen, 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 beobachteteUmbildung 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

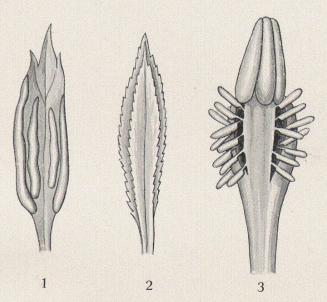


Fig. 1. Rosa viridiflora, halbvergrüntes Staubblatt (nach Celakowski 1878).

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).

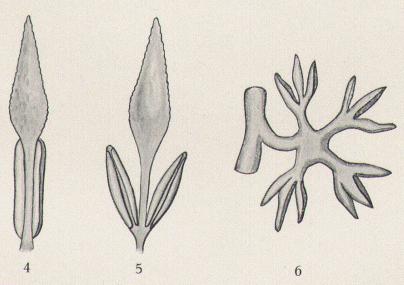


Fig. 4. Unona odorata, normales Staubblatt (nach Baillon, Histoire des Plantes I, pag. 209).

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 tangentiale 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>&</sup>lt;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 (Nymphæa, 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. palæont. 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 Cordaïtaceen 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.