BOTANISCHE STUDIEN

HERAUSGEGEBEN VON

Prof. Dr. W. TROLL
DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTS
UND BOTANISCHEN GARTENS DER
UNIVERSITÄT MAINZ

Prof. Dr. H. VON GUTTENBERG
EHEM. DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTS
UND BOTANISCHEN GARTENS DER
UNIVERSITÄT ROSTOCK

HEFT 13

HISTOGENETISCHE STUDIEN AN DEN BLÜTEN EINIGER PHANEROGAMEN

VON

DR. HELMUT PANKOW
DOZENT AM BOTANISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ROSTOCK

MIT 187 ABBILDUNGEN IM TEXT

VEB GUSTAV FISCHER VERLAG JENA
1962

BOTANISCHE STUDIEN

HERAUSGEGEBEN VON

Prof. Dr. W. TROLL
DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTS
UND BOTANISCHEN GARTENS DER
UNIVERSITÄT MAINZ

Prof. Dr. H. VON GUTTENBERG
EHEM. DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTS
UND BOTANISCHEN GARTENS DER
UNIVERSITÄT ROSTOCK

HEFT 13

HISTOGENETISCHE STUDIEN AN DEN BLÜTEN EINIGER PHANEROGAMEN

VON

DR. HELMUT PANKOW
DOZENT AM BOTANISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ROSTOCK

MIT 187 ABBILDUNGEN IM TEXT

VEB GUSTAV FISCHER VERLAG JENA
1962

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung und Problemstellung 1

II. Bemerkungen zur Nomenklatur 7

III. Literaturstudien 8

1. Selaginellaceen 8
2. Casuarinaceen 9
3. Salicaceen 9
4. Moraceen 10
5. Piperaceen 11
6. Euphorbiaceen 11
7. Solanaceen 12
8. Scrophulariaceen und Plantaginaceen 13
9. Juncaceen 13
10. Cyperaceen 14

IV. Eigene Ergebnisse 15

1. Taxaceen 15
2. Ephedraceen 21
3. Myricaceen 26
4. Juglandaceen 28
5. Cannabinaceen 33
6. Urticaceen 36
7. Saururaceen 39
8. Polygonaceen 41
9. Chenopodiaceen 45
10. Amaranthaceen 48
11. Phytolaccaceen 50
12. Nyctaginaceen 52
13. Cactaceen 54
14. Portulacaceen 56
15. Basellaceen 57
16. Caryophyllaceen 59
17. Ranunculaceen 66
18. Papilionaceen 68

19. Geraniaceen 70
20. Plumbaginaceen 72
21. Primulaceen 74
22. Myrsinaceen 77
23. Labiaten 79
24. Alismataceen 81
25. Gramineen 83

V. Diskussion 86

VI. Zusammenfassung 98

VII. Literaturverzeichnis 100

VIII. Verzeichnis der Pflanzennamen 105

I. Einleitung und Problemstellung*)

Seit etwa 15 Jahren wird der Frage nach der stammesgeschichtlichen Entstehung der Angiospermen-Blüte wieder größere Aufmerksamkeit entgegengebracht. Sie schließt eine weitere speziellere Frage ein: Welches ist die ursprünglichste Familie der Angiospermen? In den letzten Jahrzehnten sprachen sich immer mehr Botaniker für eine Primitivität der Polycarpicae aus, aber auch die Stimmen derer verstummten nicht ganz, die die Apetalae an den Beginn des Angiospermen-Systems gestellt sehen möchten. Nachdem erst FAGERLIND (1947) und HJELMQUIST (1948) die letztgenannte Ansicht durch ihre Arbeiten gestützt hatten, sucht auch JANCHEN (1950), ein konsequenter WETTSTEIN-Anhänger, diese Auffassung neu zu beleben. Noch mehr Bewegung brachten die Arbeiten von LAM (1948 a und b, 1950, 1954, 1955) in diese Forschungsrichtung der Botanik. Er vertritt die Auffassung eines diphyletischen Ursprungs der Angiospermen und teilt diese auf Grund des Vorkommens verschiedener Plazentationstypen in „Phyllosporae" und „Stachyosporae" ein. Nur wenige Forscher hatten vor ihm einen ähnlichen Standpunkt bezogen, ihre Auffassungen überzeugten wenig. LAM (1950) versucht nun, das bislang wichtigste Hindernis, welches der Annahme eines diphyletischen Ursprungs der Angiospermen entgegenstand, nämlich die völlig gleiche Embryosackentwicklung und die doppelte Befruchtung, dadurch zu beseitigen, daß er mit THOMAS (1931) u. a. eine sehr frühzeitige Entstehung der Angiospermen annimmt. Er sucht ihre Vorfahren unter den frühesten Pteridospermen. Hier könnten sich nach seiner Vorstellung die „Phyllosporie" und die „Stachyosporie" aus einer Grundform entwickelt haben. Dieser Meinung schließen sich auch SUESSENGUTH und MERXMÜLLER (1952) an. Wir sehen also, daß die Frage nach dem Ursprung der Angiospermen bis heute noch nicht zufriedenstellend gelöst ist.

Gegen LAMS Anschauung wurden von verschiedenen Seiten Einwände erhoben. Er weist sie 1954 mit dem Hinweis zurück, seine Theorie sei eine phylogenetische und könne deshalb nicht durch morphologische und ontogenetische Befunde entkräftet werden. Dies könnte den Eindruck erwecken, als müßte man nun erst neue Ergebnisse der Palaeobotanik abwarten. Nach meiner Meinung sollte jedoch mit allen verfügbaren Methoden versucht werden, einer Klärung des Problems näherzukommen. ROTH (1957), die sich diesem Fragenkomplex

*) Die vorliegende Arbeit wurde im Jahre 1960 abgeschlossen und im März 1961 als Habilitationsschrift von der Math.-Nat.-Fakultät der Universität Rostock angenommen.

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com

von einer anderen Seite nähert, fordert im Anschluß an ihre kritischen Betrachtungen das gleiche. Ich möchte deshalb den Worten WILSONS (1950) zustimmen: „It may well be that our ideas of the phylogeny of Angiosperms have even now not attained mature form; we are apparently just at the beginning of an understanding of the complexity of structure of the Angiosperm flower. If further progress is to be made . . . no line of evidence is to be omitted."

Es soll nicht der Sinn der vorliegenden Studie sein, nochmals das Für und Wider der genannten Theorien abzuwägen. Das haben JANCHEN (1950), SUESSENGUTH und MERXMÜLLER (1952) u. a. in ausführlicher Weise getan. Meine Arbeit stellt sich vielmehr die Aufgabe, das Problem mit Hilfe vergleichend-histogenetischer Untersuchungen, vor allem am Gynaeceum angiospermer Pflanzen, klären zu helfen. Es galt also, in einer breit angelegten Untersuchung zu prüfen, ob wir auf Grund histogenetischer Befunde in der Lage sind, Aussagen über den morphologischen Wert der Gynaeceum-Teile zu machen. Während BAUM und LEINFELLNER (1953) fragen, ob „übrigens die entwicklungsgeschichtlich-histologische Untersuchungsmethode überhaupt eine grundlegende Entscheidungskraft in morphologischen Streitfällen" besäße, haben erst wieder Arbeiten von BARNARD gezeigt, daß die histogenetische Methode wohl imstande ist, in die Auseinandersetzung um die morphologische Bewertung einzelner Organe oder Organteile entscheidend einzugreifen. KAUSSMANN (1955) sagt über die Bedeutung histogenetischer Untersuchungen: „Ihr methodischer Wert steigt vor allem dann, wenn es gilt, stark abgewandelte Organe, wie z. B. die Flachsprosse, Fruchtblätter, Staubblätter, Dornen u. a. zu analysieren. Derartige Organe zeigen meist im Anfang ihrer Entwicklung einen durchsichtigen Bau." In verschiedenen Arbeiten der letzten Zeit wurden leider, was die Verhältnisse im Fruchtknoten anbetrifft, morphologische Vorstellungen zuweilen sehr viel stärker gewertet als entwicklungsgeschichtliche Tatsachen. Dadurch wurde eine mögliche phylogenetische Entwicklungstendenz, die uns die Ontogenese in vielen Fällen veranschaulicht, vollkommen vernachlässigt und in ihr Gegenteil verkehrt. Die folgenden Worte ZIMMERMANNS (1949) hatten bei einigen Autoren wenig Beachtung gefunden: „In 80% der gesicherten Fälle von Phylogenie rekapituliert nach meinen Untersuchungen das ontogenetische Jugendstadium die phylogenetische Ahnenform. Also können wir auch in unbekannten Phylogenien damit rechnen, daß abweichende Jugendstadien uns mit einer 80 proz. Wahrscheinlichkeit das Bild der phylogenetischen Ahnenform repräsentieren." Da sich manche entwicklungsgeschichtlichen Befunde nicht in die Vorstellungen einiger Morphologen einfügten, wurde den Anfangsstadien der Blütenentwicklung ein sog. „Larvencharakter" (ZIMMERMANN, 1959) zugeschrieben. Wie weit diese ontogenetischen Frühstadien im Bereich der Blüte aber wirklich abgewandelt sind, mögen uns vielleicht zukünftige Untersuchungen zeigen. Ich selbst neige dazu, mich der Auffassung SCHAEFERS (1890) anzuschließen: „Man darf nicht vergessen, daß die auf Grund bloßer komparativer Methode gefundenen Resultate nur hypo-

thetischen Wert haben, solange diese nicht entwicklungsgeschichtlich unwiderleglich erhärtet sind."

Bei der Überlegung, wo vergleichend-histogenetische Studien anzusetzen hätten, wird man sogleich auf die Frage nach den Plazentationsverhältnissen bei den Spermatophyten geführt*). Ihre Bewertung steht ja in unmittelbarem Zusammenhang mit der Einstufung der einzelnen Pflanzengruppen im Gesamtsystem. Für viele Botaniker ist die Plazentation, so wie sie bei den Polycarpicae auftritt, der ursprünglichste Typ, alle anderen Typen werden von diesem einen abgeleitet. Eine Reihe anderer Forscher hält hingegen die grundständige Plazentation für ein primitives Merkmal, zumal dieses bei sehr vielen Apetalae und bei einigen Gymnospermen vorkommt. Für LAM und seine Anhänger schließlich sind beide hier genannten Plazentationstypen ursprünglich. Man sieht daraus, daß die Art der Plazentation bei der Entscheidung für einen der heute noch diskutierten Ableitungsversuche der Angiospermen im allgemeinen sehr bedeutsam ist. Die vorliegende Arbeit befaßt sich deshalb in erster Linie mit der Plazentation, jedoch soll darüber hinaus, soweit nötig, das gesamte Gynaeceum in die Untersuchungen einbezogen werden.

Ferner wird klar, daß die Frage nach der Existenz achsenbürtiger Samenanlagen einen besonderen Platz in dem Streit um die genannten Anschauungen einnimmt. Sie muß an erster Stelle beantwortet werden; ihr wollen wir uns daher zuerst zuwenden. Die Vorstellungen einiger Morphologen, sowie die aus dem Gefäßbündelverlauf abgeleiteten Deutungen haben nämlich nicht vermocht, den Glauben an die Stachyosporie ganz zu beseitigen. Hinsichtlich der Methoden kann festgestellt werden, daß man sich bei der erneuten Bemühung um dieses Problem wieder alter, oft zu Unrecht kritisierter Arbeitsmethoden zu bedienen beginnt. Auch solche Autoren, die den histogenetischen und ontogenetischen Befunden anfangs wenig Evidenz zutrauten, führen heute histogenetische Untersuchungen durch bzw. halten solche für berechtigt.

Wie gering unsere Kenntnisse über den Bau und die Entwicklung des Fruchtknotens noch sind, machen die Arbeiten von LAM (1948 a und b, 1950, 1954) deutlich. Er stieß bei seinem Bemühen, die Angiospermen in Phyllosporae und Stachyosporae aufzuteilen, auf gewisse Schwierigkeiten. Einige Pflanzengruppen ließen sich bisher weder in die eine noch in die andere Kategorie mit Sicherheit einordnen. Er schreibt darüber (1954): „It is true that certain groups can, entirely or for the greater part, be confidently described as stachyosporous, others as phyllosporous, but still others seem to offer a greater resistance against a discrimination in this respect. I may repeat here that in spite of numerous investigations in the fields of morphology, anatomy, embryology and ontogeny, the Angiosperms are one of the poorest known groups as far as the interpretation

*) Über die Arten der Plazentation bei den Angiospermen und über die Rolle der Blütenanatomie bei der Erklärung morphologischer Probleme hat PURI (1951, 1952) zwei Sammelreferate vorgelegt.

of their organs is concerned." Aus diesem Grunde muß auch LAM einsehen, daß eine eingehende Untersuchung der fraglichen Gruppen mit verschiedenen Methoden dringend erforderlich ist.

Hier bot sich ein konkreter Ansatzpunkt für Untersuchungen und dabei versprachen nicht zuletzt gerade histogenetische Studien an den ersten Entwicklungsstadien des Fruchtknotens Klarheit zu schaffen. Bislang hat wohl auch LAM in manchen Fällen die Einstufung der einzelnen Familien nach der definitiven Stellung der Samenanlagen im Fruchtknoten vorgenommen. Aber schon ORTH (1938/39) kommt auf Grund seiner kritischen Betrachtungen zu der Folgerung: „Das allzu stark betonte Beobachten der fertigen Organe kann zu großen Irrtümern führen, wenn man die Ontogenese nicht gebührend berücksichtigt." Definitive Aussagen über den Plazentationstyp gewisser Gruppen können eben oft nicht gemacht werden, solange man nicht die Histogenese der Karpelle, der Plazenten und Samenanlagen der weniger schwer zu beurteilenden Fälle genauer kennt. Und besonders notwendig erschien mir in diesem Zusammenhang die Kenntnis der Entwicklung einiger „achsenbürtiger" Samenanlagen.

Schließlich zeigt auch ein Blick in die Literatur, daß es für die genaue Aufklärung der Histogenese der Gynaeceum-Teile noch an eingehenden Untersuchungen fehlt. Man betrachte nur das 1960 erschienene Werk v. GUTTENBERGS „Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen". Berücksichtigt man auch, daß einige speziell auf die Histogenese des Fruchtknotens zugeschnittene Arbeiten nicht zitiert werden, so wird doch sogleich deutlich, wie sehr in den letzten Jahrzehnten das Studium der floralen Organe vernachlässigt wurde, und zwar von allen Blütenteilen besonders das Gynaeceum. In der älteren Literatur befassen sich nur vereinzelte Arbeiten mit diesem Gegenstand. Die bedeutendsten sind wohl die von STRASBURGER (1872 und 1879) und von WARMING (1872 und 1878). In anderen Studien bleibt die Darstellung sehr oft lückenhaft. Über sie wird an gegebenem Orte berichtet werden. Erst GRÉGOIRE (1931, 1938) behandelt die Karpellentwicklung vieler Pflanzen eingehender. Nach seiner Auffassung sind alle Blütenteile Organe „sui generis". HAGERUP (1938, 1939, 1942) kann in einigen bemerkenswerten Arbeiten durch eingehendes histogenetisches Studium der Ontogenese verschiedener Gynaeceen den axialen Ursprung der Plazenten wahrscheinlich machen (*Salix cinerea, Corylus avellana* u. a.). Seiner wichtigen Untersuchung der Centrospermen (1936) fehlen allerdings histogenetische Befunde ganz. Bei SPROTTE (1940) erfahren wir u. a. etwas über die ersten Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Potamogeton alpinus* und *Echinodorus macrophyllus*. Über solche ersten Entwicklungsstadien liegt sonst nur wenig Material vor, aus dem sich über die Beteiligung der einzelnen Zellschalen der Plazenta am Aufbau der Samenanlagen und über ihren Wachstumsmodus nur schwer etwas erfahren läßt*).

*) Auch HAGERUP gibt zuweilen anatomische Bilder stark schematisiert wieder. So überzeugt z. B. seine Fig. 150 (1936) von *Hisekia pharnaceoides*, nach der bei dieser Pflanze die dritte Zellschale an der Fruchtblattentwicklung teilnehmen soll, gar nicht. Eine Nach-

Fortsetzung Seite 5

SCHNARF (1929) äußerte sich darüber zu allgemein, wenn er sagt: „Das Makrosporangium der Angiospermen entsteht als kleiner Höcker auf der Plazenta, und an seiner Bildung nehmen das Dermatogen und die darunterliegende Schichte oder die darunterliegenden Schichten teil." FOSTER und GIFFORD (1959) schreiben: „The primordium of an ovule arises by the localized periclinal divisions of the hypodermal cell layer and rapidly differentiates into the young nucellus." Dabei verdient auch die Frage nach der weiteren Entwicklung der Samenanlagen besondere Aufmerksamkeit, worauf erst ECKARDT (1957) und ROTH (1957) erneut hingewiesen haben. Letztere hält es für nicht ausgeschlossen, daß das Studium der jüngsten Entwicklungsstadien der Samenanlagen auch für die morphologische Bewertung der Integumente, und somit der gesamten Samenanlage, von gewisser Bedeutung sein kann.

Weitere Beiträge liefern SATINA und BLAKESLEE (Solanaceen, 1941 und 1943) sowie BARNARD (Gramineen, 1955 und 1957 a; Cyperaceen, 1957 b; Juncaceen, 1958). Sie versuchen aus der Zahl der Zellschalen des Vegetationskegels, die am Aufbau der einzelnen Organe teilnehmen, über den morphologischen Wert der gebildeten Organe zu entscheiden. Mit einer speziellen Untersuchung der zentralen Plazentation hat ECKARDT (1954, 1955, 1957) begonnen. Er kommt zu dem Schluß, daß die zentrale Plazentation aus dem phyllosporen Typ abzuleiten sei. Seine Hauptargumente sind u. a. der Nachweis einer „Querzone" bei bisher als epeltat bezeichneten Karpellen, z. B. bei *Phytolacca esculenta* und bei *Alisma plantago-aquatica*, sowie einer Fächerung des Fruchtknotenbodens, z. B. bei den Basellaceen und den Chenopodiaceen. Schon SCHAEPPI (1937/38) fand die Fruchtknotenbasis von *Anagallis linifolia* gefächert und LEINFELLNER (1953) bemerkte das gleiche bei *Plumbago capensis*. Eine histogenetische Studie über die Entwicklung der Zentralplazenta der Primulaceen (PANKOW, 1959) hatte aber ergeben, daß die Plazenta dieser Familie kein Verwachsungsprodukt der adaxialen Karpellwände, sondern ein Achsenorgan ist. Aus diesem Grunde hegte ich Zweifel an der Richtigkeit der Auffassung ECKARDTS, die er sich aus histogenetischen Untersuchungen anderer Familien bildete und richtete mein besonderes Augenmerk auf das Studium der Histogenese der grundständigen Plazentation. In diesem Zusammenhang wurden auch einige Untersuchungen an Gymnospermen unternommen.

Der Mangel an genauen histogenetischen Untersuchungen der Gynaeceum-Teile wurde in allerjüngster Zeit in zunehmendem Maße auch von anderer Seite erkannt, was zum Erscheinen verschiedener Arbeiten führte: MOELIONO (1959), ROTH (1959), SCHULTZE-MOTEL (1959), TUCKER (1959), VERZÁR-PETRI und BARANYAI-SZENTPÉTERY (1960) sowie SHARMAN (1960).

Fortsetzung von Seite 4

untersuchung würde sicher ergeben, daß der aus einer Zellreihe bestehende punktierte Keil irgendwie durch Aufspaltung der zweiten Schicht entstanden ist.

Bei der histogenetischen Bearbeitung der Plazenta der Primulaceen hatte sich vor allem der Vergleich der Histogenese der Plazenta mit der anderer Organe derselben Pflanze bewährt, was mich dazu veranlaßte, diese Methode nach Möglichkeit auch weiterhin anzuwenden. Dabei behalte ich in der vorliegenden Untersuchung die klassischen Organkategorien, Sproß und Blatt, bei. Nicht alle Forscher, die die gleichen Probleme diskutieren, vertreten diese klassische Auffassung. Für FAGERLIND (1947) und LAM (1948, 1950) ist die Telomtheorie ZIMMERMANNS zur Arbeitsgrundlage geworden. Wie aber schon SUESSENGUTH und MERXMÜLLER (1952) mit Recht äußern, würde es „am Kern der LAMschen Ideen wenig ändern, wenn an den klassischen Begriffen von Sproß und Blatt festgehalten würde".

In der vorliegenden Arbeit ist bewußt darauf verzichtet worden, einige wenige Familien besonders ausführlich zu untersuchen. Solche Arbeiten wurden schon von SATINA und BLAKESLEE für *Datura stramonium* und von BARNARD für die Gramineen, Cyperaceen und Juncacee durchgeführt. Gerade der Umstand, daß es sich hier um Einzeldarstellungen handelt, mag dazu beigetragen haben, daß die Ergebnisse dieser Studien viel zu wenig beachtet worden sind. Mir kam es darauf an, möglichst viele Familien daraufhin zu untersuchen, ob bei ihnen Stachyosporie vorliegt. Andererseits sind die wiedergegebenen Abbildungen nur eine Auswahl aus umfangreichen Schnittserien.

Zum besseren Verständnis des Problems sind schließlich einige Ausführungen über die Gestalt und die Entwicklung der Karpelle angebracht. Die Fruchtblätter entstehen seitlich an der Blütenachse, zunächst in Form kleiner Höcker. Zuweilen bildet sich ein stielförmiger Abschnitt aus, dem ein utriculater Teil aufsitzt. Der adaxiale Teil der Schlauchwand oder die „Querzone" (ČELAKOVSKY nennt diesen Teil des Schlauches den „ventralen" Bezirk der Blattspreite) erscheint aber erst, nachdem sich die Karpellanlage schon merklich gestreckt hat, die Stielzone also schon sichtbar geworden ist. Der adaxiale Teil bleibt hinter dem Wachstum der abaxialen Wand deutlich und zuweilen beträchtlich zurück. Ebenso bei jenen Karpellen, die keine Stielzone besitzen. Aus dem Primordialhöcker entwickelt sich hier eine hufeisenförmige Anlage, die sich zuletzt ganz schließen kann. In solchen Fällen wird, falls es sich nicht um ein epeltates Karpell handelt, im medianen Längsschnitt die „Querzone" sichtbar. Infolge dieser Gestalt der Karpelle und des Längenwachstums der Blütenachse liegen die jüngeren Teile der Karpelle merklich höher an der Blütenachse als die älteren. Bei synkarpen Fruchtknoten können mehrere Karpelle mit diesen jüngeren Teilen auf der Spitze der Blütenachse zusammenstoßen und sie so in die Entwicklung der Karpelle mit einbeziehen.

II. Bemerkung zur Nomenklatur

Bezüglich der verwendeten Nomenklatur folgte ich den von v. GUTTENBERG (1960) gemachten Vorschlägen. Auf die Begriffe „Tunica" und „Corpus" wird verzichtet, weil BUDERS Scheiteltopographie entwicklungsgeschichtlich nicht auswertbar ist. Nach v. GUTTENBERGS Darstellungen können, wie aus dem histogenetischen Verhalten der Seitenorgane hervorgeht, am Vegetationspunkt in vielen Fällen zwei echte Außenschichten, d. h. Zellschalen, die nicht periklin aufspalten, vorkommen: das Dermatogen und das Subdermatogen. Tiefer liegende Zellen können ebenfalls schalenartig angeordnet sein und so echte Schichten vortäuschen. Solche Zellschalen werden als Binnenzellenlagen (Lagen) bezeichnet und schon zum Zentralmeristem gerechnet. In anderen Fällen ist nur eine Schicht vorhanden, das Dermatogen, die zweite Zellschale zeigt bereits perikline Teilungen. An der vegetativen Achse erkennt man jedoch auch jetzt, wie in den Flanken eine zweite, nicht periklin gespaltene Zellschale, das Subdermatogen, durch Teilungstätigkeit der obersten Abkömmlinge der Zentralpartie gebildet wird. Obwohl diese Zellschale am Scheitel des Vegetationskegels nicht geschlossen ist, möchte ich sie in dieser Arbeit aus Darstellungsgründen als Schicht bezeichnen. An der Blüte entstehen die Organe so gedrängt und der Spitze genähert, daß die Ausbildung eines Subdermatogens nur unter bestimmten Bedingungen erfolgen kann. Das ist für meine Betrachtungen insofern wichtig, als wir uns häufig mit der Histogenese solcher Blütenorgane zu befassen haben, die entweder direkt aus der Blütenspitze entstehen (terminale Samenanlagen) oder doch wenigstens in unmittelbarer Nähe derselben (die Karpelle). Hier am Blütenscheitel muß der Unterschied zwischen beiden Arten des Scheitelbaues also mehr ins Gewicht fallen, als am Sproß, an dem sich die Seitenorgane meistens erst in mehr rückwärtigen Abschnitten bilden, wo in der Regel schon zwei Schichten vorhanden sind.

Um es nochmals zu betonen: ich werde im folgenden also die beiden nicht periklin gespaltenen Außenschichten als Schichten (1. Schicht = Dermatogen, 2. Schicht = Subdermatogen) bezeichnen, die darauffolgenden mehr oder minder geordneten Zellschalen als Lagen (1. oder 2. Lage usw.). In vielen unübersichtlichen Fällen unterstreiche ich diesen Unterschied noch, indem ich die Begriffe Außenschicht und Binnenlage anwende. Wenn ich zum Ausdruck bringen möchte, wieviel Schichten und Lagen am Aufbau eines Organs teilnehmen, spreche ich nur ganz allgemein von Zellschalen.

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com

III. Literaturstudien

Hinsichtlich der Entwicklung der Gynaeceum-Teile ist eine Reihe von Familien histogenetisch verhältnismäßig gut durchgearbeitet, so daß ich auf eine Nachuntersuchung derselben verzichtet habe. Es sind dies die Casuarinaceen, Salicaceen, Moraceen, Piperaceen, Euphorbiaceen, Solanaceen, Scrophulariaceen, Plantaginaceen, Juncaceen und Cyperaceen. In einigen Fällen wurden auch vegetative Stadien studiert. Um in den Besitz eines breiten Vergleichsmaterials zu gelangen, seien die Resultate dieser Untersuchungen kurz besprochen. Da die Stachyosporie auch bei den niederen Kormophyten verbreitet ist, möchte ich die Selaginellaceen in die Betrachtungen aufnehmen.

1. Selaginellaceen

LAM (1950) zählt die Lycopsida zu den Pflanzen mit achsenbürtigen Sporangien. Ich greife zu einem Vergleich die Gattung *Selaginella* heraus und beschränke mich hier auf die Analyse der Makrosporangienentwicklung. Über sie liegen eine Reihe entwicklungsgeschichtlicher und histogenetischer Studien vor: HOFMEISTER (1851), STRASBURGER (1873), GLÜCK (1895), LYON (1901), DENKE (1902), GOEBEL (1930), BOWER (1935), FOSTER und GIFFORD (1959) u. a.

Das Makrosporangium von *Selaginella* entsteht in der Achsel eines Sporophylls. In einigen Fällen finden die Initialteilungen der Sporangienentwicklung in peripheren Zellen des Stammes (vgl. z. B. GLÜCK, 1895) an der Basis des Sporophylls statt (z. B. bei *S. helvetica* und *S. spinulosa*), in anderen (z. B. bei *S. denticulata, S. apus* und *S. Martensii*) sind Sporophyll- und Sporangienprimordien von vornherein getrennt. Diesen Umständen ist es zuzuschreiben, daß etwas später die erstarkte Sporangienanlage entweder mehr auf das Blatt verschoben wird oder an der Achse „emporrückt". Keinesfalls aber rückt das Sporangium vom „Blattgrund auf die Achse", wie dies STRASBURGER (1879, S. 59) annimmt. Es liegt hier kein Grund vor, von einer Berindung des Stengels durch Blattgewebe zu sprechen.

Die Befunde über die weitere Entwicklung der Sporangien sind nicht einheitlich. Nach HOFMEISTERS (1851) und LYONS (1901) Abbildungen und nach den Angaben von STRASBURGER (1873) entwickeln sich die Sporangien aus einigen Epidermiszellen. Nach DENKE (1902) nimmt auch die hypodermale Lage an ihrem Aufbau teil. Vielleicht sind auch GOEBELS (1930, Fig. 1468) Abbildungen sowie die von BOWER (1935) und FOSTER und GIFFORD (1959, S. 159) in gleicher

Weise zu deuten. Letztere schreiben jedoch: „The site of sporangial initiation is in surface cells of the axis, directly above the sporophyll, or in cells near the base of the sporophyll on the adaxial side." Ich halte die Achsenbürtigkeit der Sporangien bei den Selaginellaceen auf Grund der zitierten Arbeiten für erwiesen und glaube zudem, auf eine noch eingehendere Untersuchung verzichten zu dürfen, da die histogenetischen Befunde bei Vertretern der Pteridophyta nicht mit denen aus angiospermen Gruppen direkt vergleichbar sind.

2. Casuarinaceen

Über die Histogenese des Fruchtknotens von *Casuarina suberosa* hat uns Treub (1891) einiges Material vorgelegt. Nach seinen Abbildungen schließt der Vegetationspunkt der Blütenachse mit zwei Schichten ab. Wie wir aber aus der Untersuchung des Achsenvegetationspunktes von *C. distyla* durch v. Guttenberg (1955) wissen, bleibt die zweite Zellschale nicht einheitlich, sondern sie gibt durch Querteilung Elemente nach innen ab. An der Bildung der Blütenprimordien nehmen nach Treub nur die beiden äußersten Zellschalen teil. Am Blütenvegetationspunkt entstehen die Karpelle*) wie die Blätter an der vegetativen Achse ebenfalls aus zwei Zellschalen (vgl. die Abb. 5, Pl. XII bei Treub, 1891). Es entstehen Bilder, die denen von *Salix cinerea* (Hagerup, 1938) sehr ähnlich sind. Die Fruchtblätter strecken sich mehr und mehr, bis an ihrer Basis durch perikline Teilung der ersten Zellenlage Auswüchse entstehen, die zu Samenanlagen werden. Neumayer (1924), der alle Samenanlagen für Seitensprosse der Blütenachse hält, sagt: „Die weiblichen Gynokladien sind nirgends mehr deutlich als Achselprodukte von Gynophyllen und mithin also nirgends mehr als Seitenachsen des Anthokormus zu erkennen, mit Ausnahme von *Casuarina*." Ich meine aber, daß die Plazenten bei *Salix*, deren Verwachsung mit den Karpellen von Hagerup nachgewiesen worden ist, viel eher den Charakter einer Achselbildung zeigen als die Samenanlagen von *C. suberosa*. Vielleicht ließe sich dieses aber bei anderen *Casuarina*-Arten besser sichtbar machen, denn nach Engler (1894) gibt es solche, deren Samenanlagen „vom Grunde des Faches" aufsteigen, während im geschilderten Falle die Samenanlagen etwas oberhalb des Grundes inseriert sind.

3. Salicaceen

Die ontogenetische Entwicklung des Salicaceen-Gynaeceums hat Hagerup (1938) am Beispiel von *Salix cinerea* (und *Populus canescens*) genauer verfolgt. Ein Vergleich der histogenetischen Verhältnisse mit denen am vegetativen Sproß dieser Pflanzen wurde angestrebt, blieb aber wenig aufschlußreich, weil die vegetative Achse einen ganz anderen Bau als der Blütenkegel besitzt. Der vegetative

*) Da auch in den Fällen, wo die Samenanlagen nicht auf den Fruchtblättern entspringen, aus den Fruchtblättern schließlich ein Fruchtknoten wird, halte ich es für unbedenklich, die Fruchtblätter immer als solche, und nicht etwa als Pseudokarpelle, zu bezeichnen.

Sproßscheitel ist mit drei „Tunicaschichten" bekleidet, eine vierte bleibt im Scheitelbezirk nur kurze Zeit unaufgespalten. Sie liefert seitlich durch fortgesetzte perikline und antikline Teilung den Hauptanteil der Rinde. Die Blattentwicklung beginnt mit periklinen Teilungen im Subdermatogen, aber auch die dritte Schale nimmt, wenn auch geringen Anteil am Aufbau der Blätter.

Der Scheitel der Infloreszenzachse zeigt wesentliche Veränderungen. Unregelmäßige Teilungen in den tieferen Zellschalen haben dazu geführt, daß nur noch das Dermatogen als wohlabgegrenzte Schicht ohne perikline Wände geblieben ist. Diese Verhältnisse finden wir auch am Vegetationskegel der jungen Einzelblüte. An ihm entstehen die Karpellhöcker durch perikline Teilung von Zellen der ersten Binnenlage. Zwischen den Karpellen bleibt nach HAGERUP aber noch ein zentraler Zellbezirk, der Achsennatur behält. In den Achseln der Karpelle teilen sich Randzellen dieses Bezirkes periklin und stellen so die Plazentainitialen dar. Die Plazenten machen den Eindruck von Achselsprossen der Karpelle. Sie wachsen gewöhnlich über ein Stück mit den Karpellen gemeinsam empor. HAGERUP konnte aber auch zeigen, daß eine solche Verwachsung unterbleiben kann und dann eine zentrale Plazenta gebildet wird. Diese Untersuchungen machen den stachyosporen Charakter der Samenanlagen der Salicaceen sehr wahrscheinlich.

4. Moraceen

Über die Entwicklung der Karpelle und Samenanlagen von *Ficus Carica* hat uns WARMING (1878) unterrichtet. Seine Abbildung 1, Tafel IX zeigt uns den Blütenvegetationskegel nach Anlage des Perianthes. Er ist von nur einer Außenschicht bekleidet. Die Initialteilungen bei der Anlage der Karpellhöcker finden in der ersten Binnenlage statt, ohne daß der Vegetationspunkt ganz aufgebraucht wird. Unter Beteiligung dieser restlichen Achsenzellen entsteht die Samenanlage in der Achsel eines Fruchtblattes aus den zwei äußeren Zellschalen. Durch ein vereinigtes Wachstum dieses Fruchtblattes und der Samenanlage rückt letztere allmählich aus der Achsel des Karpells heraus weiter nach oben auf die Fruchtknotenwandung.

Bei *Dorstenia contrajerva* wird die Blütenachse vor Anlage der Gynaeceum-Teile von zwei Zellschichten abgeschlossen (ECKARDT, 1938). Die beiden Karpelle entwickeln sich nacheinander aus diesen beiden Schichten. Zwischen ihnen ragt in einem gewissen Stadium ein von ECKARDT als „Scheidewand" bezeichneter Höcker auf (vgl. seine Tafel VI, Fig. 3). Diese Bildung kann aber aus verschiedenen Gründen keine aus Blattgewebe bestehende Scheidewand sein. Einmal sprechen die beiden nicht periklin geteilten Zellschichten, die den Scheitel abschließen, gegen die Blattnatur des Gebildes. Ein solcher Aufbau kommt sonst nur bei Achsenorganen vor. Wird nur eine Samenanlage ausgebildet, wie dies gewöhnlich im Fruchtknoten von *Dorstenia* der Fall ist, dann kann es sich hier auch um eine junge Samenanlage handeln. Perikline Teilungen in der ersten

Binnenlage haben die beiden Außenschichten vorgewölbt. Später spaltet sich auch das Subdermatogen periklin auf. Hätte dieser zentrale Höcker Blattnatur, so wäre er aus der Verwachsung der adaxialen Partien beider Karpelle entstanden. Die adaxialen Teile der Karpelle können aber den abaxialen Teilen im Wachstum nicht vorauseilen. Wenigstens im vegetativen Bereich hat sich niemals eine andersartige Entwicklung von Ringwällen beobachten lassen. So ist die Dorsalseite der Ringwälle bei den Gramineen im Wachstum stets gefördert. Außerdem entwickeln sich, soweit mir bekannt, die Scheidewände in synkarpen Gynaeceen aus der gleichen Zahl von Zellschalen wie die äußere Fruchtknotenwandung (vgl. die Solanaceen). Es ist daher auch in diesem Falle wenig wahrscheinlich, daß sich ein utriculates Blatt an verschiedenen Stellen aus einer unterschiedlichen Zahl von Zellschalen entwickelt. Aus diesen Gründen kann ich dem im Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten von *Dorstenia* sichtbaren Höcker keine Blattnatur zuschreiben.

5. Piperaceen

Besonders eingehende histogenetische Studien liegen über die Gynaeceum-Teile der Piperaceen vor, so z. B. von Schmitz (1872), Warming (1878), Johnson (1914) und Abele (1923). Die drei oder vier Karpelle entwickeln sich bei allen untersuchten Pflanzen in gleicher Weise, so bei verschiedenen *Peperomia*-Arten, *Enckea Amalago*, *Pothomorphe sidifolia* und *Ottonia laeta*. Durch perikline Teilung subdermatogener Zellen wird das Dermatogen mehr und mehr vorgewölbt. Am Aufbau der grundständigen Samenanlage nehmen aber immer drei Zellenschalen teil (Schmitz nennt diese drei Schalen noch Dermatogen, Periblem und Plerom). Im allgemeinen ist es wieder die erste Binnenlage, die sich besonders stark periklin teilt und die dadurch zur Vorwölbung der beiden äußeren Schichten Veranlassung gibt (Abb. 17, Taf. II; Abb. 6, Taf. IV und Abb. 8, Taf. V bei Schmitz, 1872; Abb. 56 bei Johnson, 1914). Den Beginn dieses Vorganges stellt die Abbildung 2, Tafel II bei Schmitz dar. Bald, zuweilen sehr früh, teilen sich auch eine oder mehrere zentrale Zellen der zweiten Außenschicht periklin. Durch diesen Wachstumsmodus ist die Grenze zwischen den „Plerom-" und „Periblem-Abkömmlingen" sehr bald nicht mehr genau festzustellen. Eine aus der zweiten Schicht hervorgegangene Zelle wird zur Embryosackmutterzelle (vgl. auch Abele, 1923). Der terminale Anlageort und die Histogenese sprechen deutlich für den stachyosporen Charakter der Samenanlagen dieser Pflanzen.

6. Euphorbiaceen

Die histogenetische Entwicklung des Cyathiums von *Euphorbia cyparissias* hat Warming (1872) studiert. Seine Abbildungen demonstrieren den Unterschied im histogenetischen Verhalten der einzelnen Teile des Pseudanthiums auf deutlichste Weise.

Die Cyathiumprimordie ist mit zwei Schichten bekleidet. Die Hochblätter gehen aus diesen beiden Schichten hervor. Bei der Staubgefäßanlage bleibt das Subdermatogen lange Zeit hindurch unaufgespalten. Dermatogen und Subdermatogen werden durch einen Gewebekeil vorgewölbt, der durch perikline Teilung der ersten Binnenlage entstanden ist. Im Zentrum der Cyathiumanlage befindet sich ein breiter, von zwei Schichten bekleideter Kegel, die weibliche Blütenanlage. An ihren Kanten, etwas unterhalb des Scheitels, wölben sich die Karpellprimordien durch perikline Spaltung des Subdermatogens vor. Das dazwischen liegende, noch sehr breite Achsenende bietet Raum für die Entwicklung dreier Samenanlagen. Im Längsschnitt können ja nur zwei sichtbar sein. Ihre Ausbildung beginnt mit perikliner Teilung einiger Zellen der ersten Binnenlage. Die so entstehenden genetischen Reihen drängen das Dermatogen und das Subdermatogen nach außen. Erst viel später teilen sich auch die apikalen Zellen des Subdermatogens periklin. Zwischen den Samenanlagen behält ein kleines Stück des Blütenscheitels Achsennatur, wie das aus der histologischen Struktur des äußeren Gewebes leicht zu erkennen ist. Die Samenanlagen entstehen also nach Art von Achsenorganen dieser Pflanze aus dem Scheitel der Blütenachse und nicht etwa aus der „Querzone" der Karpelle. Eine solche ist an diesen jungen Stadien überhaupt nicht nachweisbar. Die Samenanlagen von *Euphorbia cyparissias* sind demnach wirklich achsenbürtig. Die weitere Entwicklung des Fruchtknotens ist nicht untersucht worden.

7. Solanaceen

Mit der Histogenese der Gynaeceum-Teile verschiedener *Solanum*-Arten befaßte sich schon Krüger (1932), während sich Satina und Blakeslee (1941, 1943), Satina (1945) und Verzár-Petri und Baranyai-Szentpétery (1960) mit der Entwicklung der Fruchtknotenteile von *Datura stramonium* beschäftigten. Nach Satina und Blakeslee (1941, 1943) ist sowohl der vegetative Scheitel als auch die Blütenanlage von *Datura stramonium* mit zwei Zellschichten bekleidet. Die Kelch- und Blumenkronblätter entwickeln sich aus diesen beiden Außenschichten, während an der Bildung der Staubgefäße und Fruchtblätter, der echten und falschen Scheidewände im Fruchtknoten sowie der Plazenta auch die erste Binnenlage beteiligt ist. Bei den Fruchtblättern und den Scheidewänden werden die höheren Abschnitte aber nur von Abkömmlingen der beiden Außenschichten aufgebaut. Trotzdem sollen diese Bildungen nach beiden Autoren einen „axialen" Ursprung besitzen. Diese Annahme ist aber wohl für die Fruchtblätter durch die Untersuchungen von Verzár-Petri und Baranyai-Szentpétery (1960) widerlegt. Nach diesen ist die Blattnatur der Karpelle nicht mehr zu bezweifeln. Hinsichtlich der Plazentation ist meines Erachtens der axiale Ursprung der Samenanlagen erwiesen. Schon Krüger (1932) kann zeigen, daß sich die Plazenta histogenetisch ganz anders verhält als die Karpelle. So teilt sich bei Anlage der Plazenta zunächst nur die erste (*Datura stramonium, Solanum proteus* u. a.), manch-

mal sogar auch noch die zweite Binnenlage (*Solanum nigrum*) periklin. Die beiden Außenschichten bleiben bis zur Samenanlagenbildung unaufgespalten an der Plazenta erhalten. Die Samenanlagen der genannten Pflanzen entstehen aus drei Zellschalen und wachsen nach Art der Seitenknospen. Demgegenüber spaltet das Subdermatogen bei Anlage der Karpelle immer frühzeitig auf, in einigen Fällen entstehen die Karpelle vielleicht sogar nur aus zwei Schichten. Meines Erachtens spricht das bei KRÜGER (1932, Abb. 2) für *Solanum nigrum* abgebildete Stadium eindeutig dafür, obwohl in dieser Arbeit eine andere Auffassung vertreten wird. Später wächst das Karpell stets vornehmlich durch Teilung subapikaler Zellen. Der aus dem Subdermatogen entstandene Anteil wird demnach bald sehr groß.

8. Scrophulariaceen und Plantaginaceen

Eine besondere Studie widmet HAGERUP (1939) den Personatae (Scrophulariaceen, Plantaginaceen*)), Lentibulariaceen, Gesneriaceen und Orobanchaceen). Ich beschränke mich auf die Wiedergabe der Verhältnisse bei den beiden ersten Familien (*Veronica spicata* und *Plantago major*), weil mir die Darstellung der Gynaeceum-Entwicklung der Lentibulariaceen, Gesneriaceen und Orobanchaceen zu lückenhaft erscheint. Die Histogenese der Gynaeceen der Scrophulariaceen und Plantaginaceen verläuft so einheitlich, daß die Beschreibung eines Falles (*Plantago major*) genügt.

Die junge Blütenanlage zeigt vor der Ausgestaltung der Perianthblätter nur eine Schicht. Die Karpelle entstehen aus zwei Zellschalen. Zwischen ihnen entsteht ein neuer Höcker durch perikline Spaltung der restlichen Zellen der ersten Binnenlage. Dieser Höcker wird zur Plazenta. Beide Teile des Gynaeceums, Karpelle und Plazenta, entwickeln sich histogenetisch also gleichartig. Das macht die Beurteilung des morphologischen Wertes der Plazenta schwierig. Die zentrale Erhebung, die ja einen Teil der Scheidewand im Fruchtknoten dieser Familie darstellt, wurde oft als Verwachsungsprodukt der adaxialen Karpellteile gewertet. Eine solche Verwachsung zweier Organanlagen konnte histogenetisch aber nicht nachgewiesen werden.

9. Juncaceen

Über die Juncaceen veröffentlichte BARNARD (1958) eine vorzügliche Arbeit. Durch ein eingehendes Studium der Histogenese der Organe am vegetativen und am Blütenscheitel konnte er zeigen, daß die Samenanlagen z. B. von *Luzula campestris* als „cauline structures" direkt auf dem Blütenvegetationspunkt entstehen und keine Verbindung mit Karpellgewebe besitzen. Sowohl die Infloreszenzachse als auch das junge Blütenprimordium zeigen zwei Außenschichten. Während alle anderen Blütenorgane aus zwei Schichten entstehen, finden die Initialteilungen bei der Staubgefäß- und Samenanlagenbildung in der ersten Binnen-

*) In einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung am Gynaeceum von *Plantago major* schreibt BUCHENAU (1851) der Plazenta Achsennatur zu.

此为试读,需要完整PDF请访问: www.ertongbook.com