

Kelch und Aussenkelch von *Rhodotypus kerrioides*

Kleiner Beitrag zur morphologischen Wertigkeit
der Blütenblätter

Von

HANSJAKOB SCHAEPPI (Winterthur)

(Mit 2 Abbildungen im Text)

Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik
an der Universität Zürich

Serie A Nr. 6

I.

Die Natur der Blüte und ihrer Organe wird immer und immer wieder diskutiert. Nach der einen Auffassung ist die Blüte ein einfacher Spross, dessen Blätter den Laubblättern homolog sind. Dieser *Euanthien*-theorie steht die *Pseudanthien*-theorie gegenüber, nach der die Blüte der Angiospermen von einem Blütenstand der Gymnospermen abzuleiten ist. Dieser Ansicht zufolge sind vor allem die Fortpflanzungsblätter keine eigentlichen Blätter. Man spricht indessen besser von Theoriengruppen, da sie in recht verschiedenen Abwandlungen vertreten werden. Gemeinsam ist ihnen aber die Überzeugung, dass die Blüte ableitbar ist.

In neuerer Zeit ist nun mehrfach die These aufgestellt worden, dass die Blütenblätter gar keine Blätter, sondern Organe *sui generis* seien. Diese Auffassung ist zunächst für die Karpelle verfochten worden. Andere Forscher gingen weiter und billigen z. B. nur noch dem Kelch Blattnatur zu. Die extremste Auffassung hat wohl V. GRÉGOIRE (1938) vertreten, dass nämlich weder die Blütenblätter den Laubblättern, noch die Blütenachse einer vegetativen Achse homolog seien. Die Blüte ist nach dieser Ansicht nicht ableitbar.

V. GRÉGOIRE stützt sich für seine Hypothese auf histogenetische Studien. Andere Forscher untersuchten vor allem den Leitbündelverlauf und zogen daraus ihre Schlüsse. — Es unterliegt nun gar keinem Zweifel, dass Entwicklungsgeschichte, Histogenese, Leitbündel u. a. m. an und für sich von Interesse sind und darüber hinaus wertvolle Argumente für die morphologische Interpretation liefern können. Derartige Untersuchungen sind aus der Morphologie nicht mehr wegzudenken. Dagegen geht es u. E. nicht an, auf Grund einer Erscheinung und unter Vernachlässigung aller anderen, morphologische Deutungen vorzunehmen. Ein solches Vorgehen muss zu einseitigen Schlüssen führen. Im Hinblick auf solche Interpretationen ist es am Platz, mit besonderem Nachdruck auf jene Blüten hinzuweisen, deren Organe auch in ihrer fertigen Gestalt ihre Natur erkennen lassen. Wir denken hier an den Kelch von *Rhodotypus kerrioides*, dessen Aussenkelch darüber hinaus einige besondere Fragen aufwirft.

II.

Rhodotypus kerrioides Sieb. et Zucc. ist ein bekannter Zierstrauch, der seiner weissen Blüten wegen vielfach in Gärten kultiviert wird. Er stammt aus Japan. Zusammen mit einigen wenigen, ebenfalls monotypischen Gattungen bildet *Rhodotypus* die Tribus *Kerrieae*, die zur Unterfamilie *Rosoideae* der *Rosaceae* gestellt wurde (W. O. FOCKE 1894).

Die Blüten von *Rhodotypus* stehen einzeln am Ende der diesjährigen Zweige. Ihre Achse hat die Gestalt einer Schale. An ihrem Grund sitzen meist vier freie Karpelle, deren Fruchtknoten von einem eigenartigen Auswuchs der Achse überdacht werden. Darüber sind die zahlreichen Stamina inseriert. Am Schalenrand stehen 4 Kelch- und 4 Kronblätter; dazu kommt der Aussenkelch.

III.

Unter Aussenkelch versteht man ein zweites kelchartiges Gebilde ausserhalb des eigentlichen Calyx. Solche Organe treten in mehreren Verwandtschaftskreisen auf, wobei aber ihre morphologische Natur ganz verschieden sein kann. So können die Aussenkelche aus Vorblättern, aus Hochblättern oder aus Nebenblättern der Sepalen hervorgehen. Das Letztgenannte gilt nun offensichtlich auch für *Rhodotypus*. Die Pflanze steht damit keineswegs isoliert da. In der nächsten Verwandtschaft kommen ähnliche Gebilde vor. So haben die Erdbeer- und Fingerkrautarten und andere *Potentilleae* einen Aussenkelch, der aus 5 Blättern besteht, welche mit den Kelchblättern abwechseln. Meist wird er folgendermassen interpretiert: Die Nebenblätter benachbarter Sepalen sind miteinander zu einem Aussenkelchblatt verwachsen. Solche stipularen Aussenkelche kommen nur bei Pflanzen vor, bei denen auch die Laubblätter *Stipulae* besitzen.

Diese Auffassung des *Rosoideen*-Aussenkelches geht auf J. ROEPER zurück und ist von K. DOMIN (1914) eingehend diskutiert und begründet worden, vor allem auch im Zusammenhang mit dem Studium vergrünter Blüten von *Potentilla* und anderen *Rosaceen*. Von *Rhodotypus* bemerkt K. DOMIN, dass die Aussenkelchblätter wie die *Stipulae* der Laubblätter gebaut sind, und dass sich die Blüten in Bezug auf die Zahl der Aussenkelchblätter verschieden verhalten, indem entweder nur die äusseren Sepalen oder auch die inneren *Stipulae* besitzen. Über die Frage, ob auch bei *Rhodotypus*, wenigstens in einem Teil der Blüten, eine Verwachsung benachbarter Nebenblätter vorkommt, äussert sich K. DOMIN nicht. J. VELENOVSKY (1910, S. 936) schreibt über den Aussenkelch unserer Pflanze: «Auch bei *Rhodotypus* kommen sie vor, aber hier pflegen sie tatsächlich in zwei Zähne geteilt zu sein».

Eine andere Ansicht über die Natur des Aussenkelches bei *Potentilleae* geht dahin, dass er aus Hochblättern besteht. In diesem Sinne hat sich P. BUGNON (1929) geäussert. In Bezug auf *Rhodotypus* schliesst sich dieser Forscher aber K. DOMIN an.

In die Diskussion der morphologischen Natur des Aussenkelches bei *Rosoideen* hat F. BOLLE (1935) einen neuen Gesichtspunkt gebracht. Untersuchungen

an Missbildungen bei *Geum* führten ihn zur Feststellung, dass bei dieser Gattung der Aussenkelch durch Stipulae gebildet wird. Aber nur die unteren $2\frac{1}{2}$ Kelchblätter besitzen solche, die oberen nicht. Entsprechend der $\frac{2}{5}$ -Spirale kommt es zu einem regelmässigen Wechsel von Kelch- und Aussenkelchblatt. Die Letztgenannten sind also hier nicht durch Verwachsung von zwei benachbarten Stipeln entstanden, sondern jedes Aussenkelchblatt entspricht einem Nebenblatt. So ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass der Aussenkelch selbst innerhalb der *Rosoideen* auf verschiedenen Wegen zustande kommt.

Wir haben daher den Aussenkelch von *Rhodotypus* erneut geprüft. Die Untersuchungen wurden im Institut für allgemeine Botanik an der Universität Zürich durchgeführt. Wir danken Herrn Prof. Dr. H. WANNER bestens für die Überlassung der Hilfsmittel.

IV.

Wir beginnen mit der Untersuchung der L a u b b l ä t t e r. Die Blattstellung ist opponiert und dekussiert, eine Ausnahmerecheinung innerhalb der *Rosaceen*. Die Blattspreite ist länglich-oval und oben zugespitzt. Der Spreitenrand zeigt eine scharfe Zähnung. Der Blattstiel ist nur kurz und durch die herablaufenden Spreitenränder ganz schwach geflügelt. Daran beobachtet man vereinzelt Zähne. Der Blattgrund stellt eine kurze Scheide dar. Die beiden Blattscheiden eines Laubblattpaares verwachsen etwas miteinander, doch ist die Gamophyllie hier nur wenig ausgeprägt. Die beiden Nebenblätter stehen links und rechts des Blattstieles. Sie sind bis 10 mm lang, schmal und stark behaart. Zunächst sind sie grün, verdorren aber bald (vgl. hierzu Abb. 1 a).

Rhodotypus besitzt keine Hochblätter. Wohl ist das unmittelbar unter der Blüte gelegene Blattpaar etwas kleiner als das vorausgehende. Doch ist die Vereinfachung nicht derart, dass man von Hochblättern sprechen könnte. Vereinfachte Blattorgane findet man indessen an der Basis des Jahrestriebes in den K n o s p e n s c h u p p e n. Wie aus den Abb. 1 b—d hervorgeht, handelt es sich um v a g i n a l e T e g m e n t e, d. h. sie bestehen im wesentlichen aus der Blattscheide. Diese ist relativ lang und breit. An ihrer Basis sind die Scheiden eines Paares wie bei den Laubblättern in einer kurzen Zone verwachsen. Die Leitbündel zeigen einen für solche Blattorgane charakteristischen, längsgerichteten Verlauf (W. TROLL, 1939). An der Blattscheide sind die Nebenblätter angewachsen, und an ihrer Spitze beobachtet man ein Rudiment des Oberblattes. Wie viele andere Holzgewächse hat auch *Rhodotypus* oft Übergangsformen zwischen den Knospenschuppen und den Laubblättern. Eine solche ist in der Abb. 1 e dargestellt. Die typischen Teile des Laubblattes sind entwickelt, doch ist das Oberblatt viel schwächer als bei jenen.

Wir wenden uns nun dem K e l c h zu (Abb. 2 a—c). In den Blüten von *Rhodotypus kerrioides* — wir konnten nur solche ein und desselben Individuums untersuchen — fanden wir durchwegs 4 Sepalen. Deutlich kann man zwei äussere, untere und zwei innere, obere unterscheiden. Die Erstgenannten sind etwas grösser und stehen bemerkenswerterweise gekreuzt zum obersten

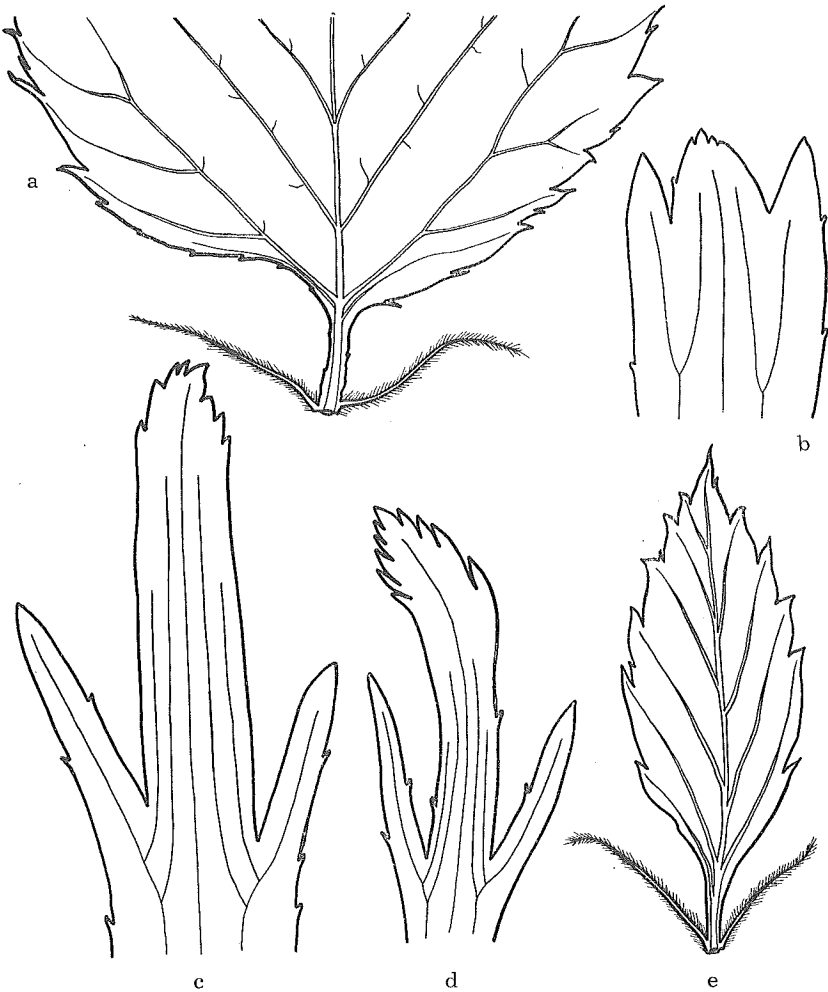


Abb. 1 *Rhodotypus kerrioides*, a unterer Teil eines Laubblattes, b—d Knospenschuppen, e Übergangsblatt. Vergrößerung a und e 2,5-, b und c 11-, d 7fach.

Laubblattpaar. Die inneren, oberen Sepalen liegen in der gleichen Ebene wie das der Blüte vorausgehende Blattpaar.

Die Kelchblätter sind dreieckig und gegen unten etwas verschmälert. Der Rand ist scharf gezähnt, vor allem oben. Sie wachsen während der Blütezeit noch ein wenig weiter. Während die Stamina und Kronblätter nach der Bestäubung verdorren und abfallen, bleiben die Sepalen längere Zeit im grünen Zustand erhalten.

Über den Aussenkelch haben wir folgende Beobachtungen machen können: Die Mehrzahl der Blüten besitzt vier solche Organe. Sie sind lineal-

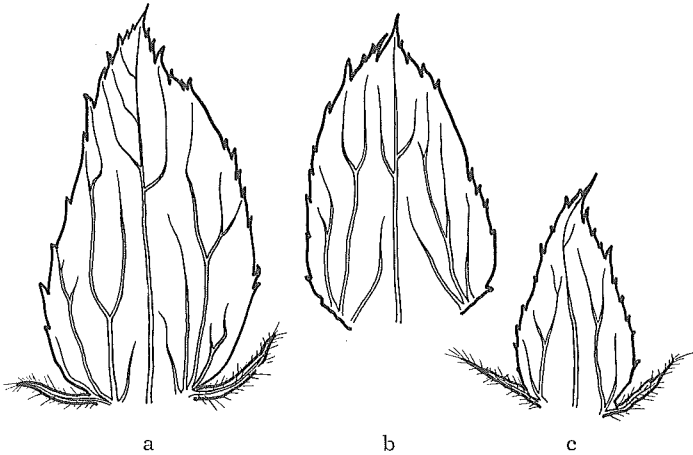


Abb. 2 *Rhodotypus kerrioides*, a äusseres, b inneres Kelchblatt der gleichen Blüte, c inneres Kelchblatt einer anderen Blüte. Vergrösserung 2,5fach.

lanzettlich und ziemlich stark behaart. An besonders stark entwickelten Aussenkelchblättern sieht man auch einzelne Zähne. Sie gleichen somit sehr stark den Stipulae der Laubblätter. Auf den ersten Blick scheint es, dass die Aussenkelchblätter zwischen den Sepalen stehen. Die genauere Untersuchung ergibt aber, dass sie an der Basis der äusseren, grösseren Kelchblätter angewachsen sind (Abb. 2 a).

Daraus geht hervor, dass die Aussenkelchblätter die Stipulae der unteren Kelchblätter darstellen. Die inneren, kleineren Sepalen (Abb. 2 b) besitzen oft keine solchen. Ein Aussenkelchblatt von *Rhodotypus* ist also einem Nebenblatt homolog.

Bei einer Minderzahl von Blüten beobachteten wir, dass auch die inneren Sepalen Nebenblätter tragen. Ein solches Kelchblatt ist in der Abb. 2 c dargestellt. Dabei treten nun verschiedene Abstufungen auf, indem ein oder beide inneren Kelchblätter Stipulae besitzen können. Manchmal verhalten sich auch die beiden Flanken eines Blattes verschieden. So findet man neben dem häufigsten Verhalten von 4 Aussenkelchblättern auch andere Zahlen bis zu acht, d. h. 1 oder 2 Blätter «zwischen» 2 Sepalen. Verwachsungen benachbarter Nebenblätter haben wir nie feststellen können. Ein Aussenkelchblatt entspricht also stets einem Nebenblatt.

V.

Mit diesen Feststellungen kommen wir teils zu einer Bestätigung, teils zu einer Präzisierung der Ansicht von K. DOMIN (1914). Nun muss aber ergänzend betont werden, dass damit bei *Rhodotypus* etwas anderes als bei *Potentilla* und den nächst verwandten Gattungen vorliegt, wo nach der meistvertretenen, aber nicht unbestrittenen Auffassung ein Aussenkelchblatt dem Ver-

wachstumsprodukt von 2 Stipulae benachbarter Kelchblätter entspricht. Dagegen stimmt *Rhodotypus* mit *Geum* überein, wie schon F. BOLLE (1935) vermutet hat. Nach den Untersuchungen dieses Forschers stellt auch bei dieser Gattung ein Aussenkelchblatt ein Nebenblatt dar. Bei *Geum* besitzen aber nur die beiden untersten Kelchblätter und das dritte einseitig solche Bildungen. Dass nur die äusseren Sepalen Nebenblätter tragen und die inneren nicht mehr, gilt wenigstens für die Mehrzahl der *Rhodotypus*-Blüten. Allerdings ist die Anzahl und Stellung der Kelchblätter verschieden. Bei *Geum* stehen die 5 Sepalen in einer Spirale, während die 4 Kelchblätter von *Rhodotypus* opponiert und dekussiert sind. Der spiraligen Stellung entsprechend steht bei *Geum* ein Aussenkelchblatt «zwischen» 2 Sepalen; das gleiche gilt für jene *Rhodotypus*-Blüten, bei denen nur die unteren Kelchblätter Nebenblätter zeigen.

VI.

Nach diesen Erörterungen über den Aussenkelch von *Rhodotypus* kommen wir auf die eingangs aufgeworfene Frage nach der Natur der Blütenblätter — hier des Kelches — zurück.

Zunächst haben wir festzuhalten: Im Kelch von *Rhodotypus* bleibt die im vegetativen Bereich herrschende Blattstellung noch erhalten. Das untere Kelchblattpaar steht gekreuzt zu den obersten zwei Laubblättern, und die inneren Sepalen alternieren mit den äusseren.

Die Laubblätter besitzen einen kleinen, aber deutlich entwickelten Blattgrund. Auch in den Kelchblättern ist die Blattscheide entwickelt (vgl. unten). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass ein weiterer Teil des Kelchblattgrundes den Achsenbecher berindet, doch kann hier darauf nicht näher eingegangen werden. Im Gegensatz zu diesen Angaben nahm K. DOMIN (1914) an, dass weder die Laubblätter noch die Kelchblätter eine Blattscheide besitzen. — Die Laubblätter und die äusseren Sepalen besitzen stets Stipulae, die inneren teilweise nicht mehr, wobei verschiedene Abstufungen auftreten. — Den Kelchblättern fehlt stets der Blattstiel. Ihre Fläche entspricht teils dem Blattgrund, teils dem Oberblatt. Dies geht deutlich aus einem Vergleich mit den obersten Knospenschuppen (Abb. 1 d) hervor. An diesen ist das Oberblatt bereits etwas stärker entwickelt als an den vorausgehenden Tegmenten. Es fällt durch die deutliche Zähnung auf. Denkt man sich ein solches Blatt sehr stark verbreitert, so erhält man die Gestalt der Kelchblätter. Auch an diesen ist nur der obere, der Blattspreite entsprechende Teil mit grösseren Zähnen versehen. Im übrigen findet man kleinere Zähne, die auch an den Tegmenten, wenn auch in geringerer Zahl, auftreten. Aufschlussreich ist auch ein Vergleich der Nervatur. Wie in den Knospenschuppen verlaufen auch im unteren Teil der Kelchblätter die grösseren Leitbündel längs. Nur im obersten Abschnitt der Sepalen findet man die gleiche Anordnung der grossen Stränge wie in der Laubblattspreite. — Alle diese Beobachtungen lassen eindeutig die Beziehungen zwischen den Blättern der vegetativen Region und den Sepalen erkennen.

Bei den meisten Blütenpflanzen sind die Kelchblätter stärker abgewandelt als bei *Rhodotypus*. Doch haben auch hier Untersuchungen über die Gestalt, Entwicklungsgeschichte, Histogenese und Leitbündelverlauf ihre Blattnatur erkennen lassen. In diesem Zusammenhang sei auf die neuesten Studien von H. BAUM (1950) und W. LEINFELLNER (1952) über die unifazialen und subunifazialen Strukturen bei Perianthblättern hingewiesen, die erneut die grundsätzliche Übereinstimmung von Laub- und Blütenblättern dartun und zugleich einen weiteren Weg aufzeigen, die Perianthblätter mit bestimmten Teilen eines Laubblattes zu homologisieren.

VII.

Zusammenfassend ergibt sich:

1. Die Mehrzahl der Blüten von *Rhodotypus kerrioides* besitzt 4 Aussenkelchblätter. Sie entsprechen den Nebenblättern der äusseren Sepalen. Seltenere haben auch die inneren Kelchblätter Stipulae; in solchen Blüten können bis 8 Aussenkelchblätter auftreten.
2. Der Vergleich der Kelchblätter mit den Laubblättern und Knospenschuppen lässt die Blattnatur der Sepalen von *Rhodotypus kerrioides* besonders deutlich erkennen.

Literaturverzeichnis

- BAUM, H.: Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle und ihre Verwendbarkeit für die Homologisierung der Kelch- und Kronblätter. Österr. bot. Ztschr. 97, 1, 1950.
- BOLLE, F.: Über eine bemerkenswerte Missbildung bei Geum. Notizblatt des Bot. Gartens und Museums Berlin, Nr. 113, 349, 1935.
- BUGNON, P.: Calicule des Rosacées et concrescence congénitale. Bull. Soc. Scient. Bretagne, Scienc. math., phys. et natur. 6, 9, 1929.
- DOMIN, K.: Morphologische Studie über den Aussenkelch und den Blütenboden der Rosaceen nach Beobachtungen an vergrüntem Blüten von *Potentilla aurea*. Bull. intern. Acad. des Scienc. Prague 19, 1, 1914.
- FOCKE, W. O.: Rosaceae, in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 3. Abt., 1894.
- GRÉGOIRE, V.: La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral I. Cellule 47, 287, 1938.
- LEINFELLNER, W.: Die Homologen zwischen Kelch- und Laubblättern der Mesembryanthemen. Österr. bot. Ztschr. 99, 295, 1952.
- TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Band, 2. Teil, Berlin 1939.
- VELENOVSKY, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III. Teil. Prag 1910.