

# BEITRÄGE ZUR MORPHOLOGIE DES GYNAECEUMS.

Von

WILHELM TROLL  
(München).

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. Februar 1931.)

## Vorbemerkung.

In meiner in Bd. 6 dieser Zeitschrift erschienenen Abhandlung „Zur Auffassung des parakarpn Gynaeceums und des coenokarpn Gynaeceums überhaupt“ habe ich die Grundlagen der vergleichenden Morphologie des Fruchtknotens der Angiospermen entwickelt. Es fand darin hauptsächlich das coenokarpe Gynaeceum Berücksichtigung, und es wurde die typische Übereinstimmung seiner verschiedenen Formen nachgewiesen. Nicht eingegangen dagegen wurde auf das apokarpe Gynaeceum. Der Vervollständigung unserer Kenntnis desselben sollen die ersten Abhandlungen dieser Beiträge dienen, welchen sich zu gegebener Zeit weitere anschließen werden.

## I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen.

### Einleitung.

Das apokarpe Gynaeceum ist dem coenokarpn gegenüber dadurch charakterisiert, daß die Karpelle in ihm nicht zu einem Fruchtknoten vereinigt, sondern selbständig sind. Das apokarpe Gynaeceum besteht also aus einer Anzahl *freier* Fruchtblätter, deren jedes für sich einen Fruchtknoten mit eigenem Griffel und eigener Narbe bildet. Vielfach ist die Gliederzahl reduziert; es bleibt dann in extremen Fällen, z. B. bei *Consolida*, den Prunoideen und Leguminosen, nur ein einziges Karpell übrig.

Diese Definition vermag jedoch nicht allen Fällen gerecht zu werden. Es gibt nämlich *Gynaeceen*, deren Karpelle zwar *miteinander vereinigt sind*, die aber dennoch als *apokarp* bezeichnet werden müssen. Beispiele dafür liefern sowohl die Ranunculaceen und Pomoideen wie auch die Hydrocharitaceen, welche letztere wir hier besonders ins Auge fassen wollen. Über die scheinbar coenokarpn Ranunculaceen und über die Pomoideen wird in den nächsten Beiträgen zu handeln sein.

### I.

Der unterständige Fruchtknoten der Hydrocharitaceen wird im Anschluß an die Diagnosen älterer Schriftsteller von ASCHERSON und

GÜRKE<sup>1</sup> beschrieben als „einfächerig, mit wandständigen Plazenten, die bei *Halophila*, den *Vallisnerioideae* und *Hydromystria* nur wenig, bei den übrigen Gattungen bis zur Mitte vorspringen“. Nach CUNNINGTON<sup>2</sup> hat die Gattung *Enhalus* „a syncarpous unilocular inferior ovary with from 6 to 8 carpels“. Und auch nach WETTSTEIN<sup>3</sup> ist der Fruchtknoten in dieser Familie „synkarp“ und einfächerig. Die Autoren sind sich also wohl darüber einig, daß hier ein coenokarpes Gynaeceum vorliegt, und zwar könnte es sich, da parietale Plazentation angegeben wird, nur um einen parakarpes Fruchtknoten handeln. Stutzig hätte indes schon machen können, daß, wie ROHRBACH<sup>4</sup>, ASCHERSON und GÜRKE<sup>5</sup> u. a. anführen, bei den *Stratioteae*, *Ottelieae* und *Thalassioideae* die „Plazenten“ sich in zwei Lamellen „spalten“. „Split placenta“ werden auch von SVEDELIUS<sup>6</sup> für *Enhalus* eigens erwähnt. Diese „Spaltung“ der Plazenten ist ein Fingerzeig, daß die geschilderte Deutung des Fruchtknotenbaues der Hydrocharitaceen nicht zutrifft und GRIESEBACH<sup>7</sup> dem wahren Sachverhalt näher kam, wenn er den Hydrocharideen „*carpidia hemiapocarpa*“ zuschrieb. Aber auch er hat den Fruchtknoten hier letzten Endes für coenokarp gehalten; denn in seiner Definition des *Pistillum hemiapocarpum* heißt es, es liege darin ein Übergang zwischen einem coenokarpen und apokarpen Gynaeceum vor derart, daß zwar die Karpellblätter untereinander verwachsen, die Griffel aber gesondert sind<sup>8</sup>. Das trifft jedoch für die Hydrocharitaceen nicht zu.

Wir müssen hier, bevor wir auf das spezielle Thema eingehen können, zuerst die Frage beantworten: Wodurch ist das coenokarpe Gynaeceum von dem apokarpen genau unterschieden? Es bedarf also einer exakten Analyse der beiderlei Ausbildungsformen des Gynaeceums, bei der es vor allem auf den Begriff der *Vereinigung* der Fruchtblätter ankommt. Das wesentliche Merkmal des coenokarpen Gynaeceums ist dies: daß in ihm *die Karpelle unter sich vereinigt*, d. h. von vornherein miteinander verwachsen auftreten. Die *Blütenachse* kann an der Bildung des Frucht-

<sup>1</sup> Vgl. ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien 2, 1, 244. Übereinstimmend damit lautet die Beschreibung bei EICHLER (Blütendiagramme 1, 97 [Leipzig 1875]) und in LE MAOUT, E. u. DECAISNE, J.: *Traité général de Botanique*, S. 653 (Paris 1876): „Ovaire infère, 1-loculaire, à placentation pariétale“.

<sup>2</sup> *Anatomy of Enhalus acoroides* (LINN. f.) ZOLL. *Trans. Linnean Soc. Lond.*, 2. Ser., Bot., 7, 355 (1912).

<sup>3</sup> WETTSTEIN, R.: *Handbuch der systematischen Botanik*, S. 856. Leipzig u. Wien 1924.

<sup>4</sup> *Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen*. *Abh. naturforsch. Ges. zu Halle* 12, 51 (1871).

<sup>5</sup> A. a. O., S. 244.

<sup>6</sup> *On the life-history of Enalus acoroides*. *Ann. roy. Bot. Gardens Peradeniya* 2, part II, 277 (1904).

<sup>7</sup> *Grundriß der systematischen Botanik*, S. 156. Göttingen 1854.

<sup>8</sup> A. a. O., S. 46.

knotens beteiligt sein, sie ist aber für die Coenokarpie nirgends entscheidend, so daß man GOEBEL zustimmen kann, wenn er sagt: es sei „die Frage, wieweit die Blütenachse in die Fruchtknotenbildung mit hineingezogen wird, eigentlich von recht untergeordneter Bedeutung“<sup>1</sup>. Die Beteiligung der Achse besteht lediglich darin, daß sie zwischen und

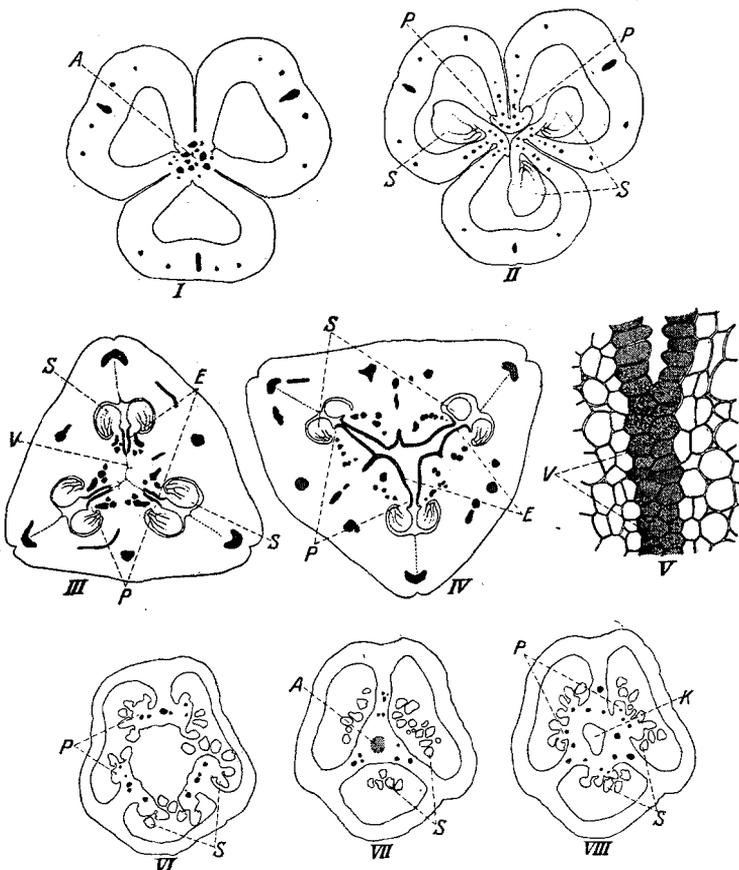


Abb. 1. Querschnitt durch den Fruchtknoten von *Gloriosa superba* (I, II), *Tulipa* spec. (III–V) und *Parnassia palustris* (VI–VIII). Nähere Erklärung im Text. P Plazenta, S Samenanlagen, E schleimabsonderndes Epithel der Plazenten und Karpellränder, V Verwachsungslinien, K axillärer Kanal und A (in VII schraffiert) Achsengewebe der synkarpen Basis des Fruchtknotens. Leitbündel schwarz getönt, in III und IV doppelt schraffiert. Vergr. bei I und II 7fach, bei III und IV 6fach, bei V 125fach, bei VI–VIII 12fach.

im Verband mit den Karpellen emporwächst und zwar nur so weit, als das Gynaeceum synkarp entwickelt ist. An Hand der in Abb. 1 dargestellten Skizzen sei dies erläutert.

Zunächst sei ein Beispiel für Coenokarpie ohne Beteiligung der Achse angeführt. Abb. 1 III und IV stellen Querschnitte durch das Gynaeceum einer *Tulipa*

<sup>1</sup> Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., III, S. 1622. Jena 1923.

spec. dar, von denen *III* in der Mitte und *IV* unter der Narbe geführt ist. Der Vergleich der beiden Figuren zeigt, daß an dem zentralen Gewebekomplex in *III* die Achse unbeteiligt ist. Er kommt zustande durch Verschmelzung der in den oberen Teilen des Fruchtknotens (Abb. 1 *IV*) freien Karpellränder. Diese sind dort von einem schleimabsondernden Epithel überkleidet, das bis an die Samenanlagen heran zu verfolgen ist (*E*). In Abb. 1 *III* ist es nur an den Plazenten wahrzunehmen. Die ihm entsprechenden Zellenlagen setzen sich aber als Verwachsungslinien in die zentrale Gewebemasse hinein fort (*V* in Abb. 1 *III*), wie man besonders deutlich aus Abb. 1 *V* ersieht, in der eine Übergangsstelle vergrößert wiedergegeben ist.

Aber auch dort, wo die Achse am Bau des Fruchtknotens sich beteiligt, ist sie nirgends für die Coenokarpie maßgebend. Das geht aus zwei weiteren Beispielen klar hervor.

Abb. 1 *I* und *II* sind Querschnitte durch den Fruchtknoten von *Gloriosa superba*, *I* durch den sterilen basalen Abschnitt, *II* durch den fertilen Teil. An der Basis (*I*) haben wir das Querschnittsbild eines mit zentralwinkelständigen (hier nur sterilen) Plazenten ausgestatteten, also synkarpen Gynaeceums. Die Fruchtblätter sind untereinander und im Zentrum durch das von zahlreichen Leitbündeln durchzogene Gewebe der Blütenachse vereinigt. Im fertilen Abschnitt (*II*) ist die Blütenachse nicht mehr nachweisbar, nur zwischen den einander benachbarten Rändern der Karpelle sind Gewebebrücken vorhanden. Im Grunde ist dieses Querschnittsbild identisch mit dem eines parakarpigen Gynaeceums; nur springen die Spreitenflügel der Fruchtblätter sehr weit in die Fruchtknotenhöhlung vor und lassen diese gefächert erscheinen. Obwohl also hier kein Achsengewebe zwischen den Karpellen vorhanden ist, ist das Gynaeceum dennoch coenokarp.

Als zweites Beispiel sei *Parnassia palustris* herangezogen (Abb. 1 *VI—VIII*). Das Gynaeceum dieser Pflanze hat in seinem fertilen Teil (Abb. 1 *VI*) einen parakarpigen Querschnitt mit deutlich von der Fruchtknotenwand vorspringenden Plazentarleisten<sup>1</sup>. Die Basis ist synkarp und steril, im Zentrum sind die Karpelle durch Achsengewebe (*A*) verbunden (Abb. 1 *VII*). Zwischen beiden Abschnitten befindet sich eine schmale Zone (Abb. 1 *VIII*), in der zwar die Plazenten miteinander verwachsen sind, aber einen zentralen Kanal umschließen, da die Blütenachse nicht bis in diese Zone hereinreicht<sup>2</sup>. Freilich ist es wahrscheinlich, daß die Vereinigung der Plazenten auch hier durch die Achse, und zwar durch *seitliches* Emporwuchern des axilen Gewebekörpers bewerkstelligt wird, also die synkarpe Ausbildung des Gynaeceums überhaupt nur so weit zu verfolgen ist, als die Blütenachse sich an der Fruchtknotenbildung beteiligt. Die Verwachsung der Karpelle unter sich, d. h. die Coenokarpie, ist davon aber unabhängig.

Demgegenüber können wir einen Fruchtknoten, in dem die Vereinigung der Karpelle allein auf dem Auswachsen der Blütenachse beruht, ein „*falsches coenokarpes Gynaeceum*“ nennen. Es sieht zwar so aus, als seien die Karpelle verwachsen; denkt man sich das aus der Achse stammende Gewebe aber weg, so ist die Verbindung zwischen den Fruchtblättern aufgehoben, das Gynaeceum also apokarp. Diese

<sup>1</sup> Vgl. TROLL, W.: Zur Auffassung des parakarpigen Gynaeceums und des coenokarpigen Gynaeceums überhaupt. *Planta* 6, 255 (1928).

<sup>2</sup> Dieser Kanal ist nicht etwa identisch mit einem Griffelkanal. Letzterer entspricht stets der Höhlung des parakarpigen Abschnittes des Gynaeceums, sei dieser nun fertil oder steril.

Formen des apokarpen Gynaeceums wurden bisher durchweg als coenokarpe bzw. synkarpe Fruchtknoten beschrieben, z. B. bei *Nigella*. Konsequenterweise hätte man aber auch das Gynaeceum von *Helleborus* oder *Aquilegia* als „synkarp“ bezeichnen müssen. Denn auch in ihm sind die Fruchtblätter an der Basis miteinander durch Achsengewebe verbunden, und es besteht gegenüber *Nigella* nur ein gradweiser Unterschied.

Bei den Hydrocharitaceen geht diese Bildung eines falschen coenokarpen Fruchtknotens Hand in Hand mit den Wachstumsvorgängen, welche dazu führen, daß das Gynaeceum in der fertigen Blüte unterständig ist. Bevor wir aber darauf eingehen, ist es notwendig, durch die Analyse des Fruchtknotenbaues der Butomaceen das Verständnis des Gynaeceums der Hydrocharitaceen vorzubereiten. Die beiden Familien verhalten sich darin zueinander ähnlich wie *Helleborus* und *Nigella*, d. h. wir haben bei den Butomaceen ein apokarpes Gynaeceum mit freien Fruchtblättern, bei den Hydrocharitaceen dagegen sind die Karpelle durch die Wucherung der Blütenachse zu einem falschen coenokarpen Gynaeceum vereinigt. Als Beispiel wählen wir *Butomus umbellatus*.

## II.

Das Gynaeceum von *Butomus* ist apokarp und dadurch merkwürdig, daß die Samenanlagen nicht an randständigen Plazenten auftreten, sondern laminal entstehen. Sie entspringen auf der inneren Fläche der Karpelle, jedoch so, daß Rückenlinie und Ränder frei bleiben<sup>1</sup>. Plazenten im eigentlichen Sinn sind hier also überhaupt nicht vorhanden, so wenig wie bei manchen Farnen, z. B. *Acrostichum aureum*, wo die Sporangien ebenfalls ohne Vermittlung eines plazentaren Gewebes auf der Spreite des Sporophylls sich bilden. Über die Beziehungen zwischen laminaler und marginaler Stellung der Samenanlagen ist bis jetzt nichts bekannt und ist ohne besondere Untersuchungen auch schwer etwas auszusagen. Vielleicht aber wird es, ähnlich wie bei den Farnen, möglich sein, den laminalen Modus auf die marginale Plazentation zurückzuführen<sup>2</sup>.

Die Fruchtblätter sind in Sechszahl vertreten und gehören, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, zwei trimeren Kreisen an, von denen der innere etwas später entsteht als der äußere. Die drei dem äußeren Viertel angehörenden Karpelle eilen auch in der weiteren Ausbildung stets den

<sup>1</sup> Die Angabe älterer Forscher, daß die ganze innere Fläche der Karpelle mit Samenanlagen bedeckt sei, hat schon BUCHENAU (Über die Blütenentwicklung von *Alisma* und *Butomus*. Flora 1857, 241 ff.) berichtigt. Die Abbildung in PAX, F.: Allgemeine Morphologie der Pflanzen, S. 265 (Stuttgart 1890) und ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 14 a, S. 38, Fig. 37 A, B ist also unrichtig. Eine gute Abbildung des Gynaeceums von *Butomus* hat bereits SACHS in der 1. Auflage seines Lehrbuchs der Botanik, S. 452 (Leipzig 1868) gegeben.

<sup>2</sup> Vgl. dazu auch GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 3, 1617. Jena 1923.

inneren voraus, so daß sie sich durch die Größe auf den ersten Blick von ihnen unterscheiden<sup>1</sup>. Zwischen den jungen Fruchtblättern befindet sich das stumpfe Achsenende, das indes keine Weiterentwicklung erfährt, sondern aufgebraucht wird zur Bildung der Basis des Gynaeceums, in der die Karpelle durch das zwischen ihnen befindliche Achsengewebe verwachsen erscheinen. Diese Verwachsung ist aber auf eine sehr kurze Zone beschränkt und reicht, entgegen den Angaben BUCHENAU'S, keinesfalls bis zur halben Höhe der Karpelle. Das Gynaeceum ist also apokarp.

Den Bau des ausgewachsenen Gynaeceums wollen wir an einer Reihe von Querschnitten studieren. Wir können vier Zonen unterscheiden, für die in Abb. 2 charakteristische Querschnittsbilder dargestellt sind. In der *Narbenregion* sind die Fruchtblätter, wie man aus Abb. 2 I ersieht, gespalten, d. h. ihre beiden Spreitenflügel wachsen weiter vor als die Spitze. Im ganzen sind deshalb zwölf Narbenlappen vorhanden, die im Knospenzustand paarweise aneinanderliegen und auf ihrer Oberseite zahlreiche Papillen (*P*) tragen. Erst bei der Entfaltung der Blüte biegen sie sich nach außen und nach den Seiten zurück und bieten die belegungsfähige Oberfläche den bestäubenden Insekten dar.

Querschnitte durch die *Griffelzone* der Karpelle zeigen die Abb. 2 II und III. Die Fruchtblätter sind hier steril, sonst aber, vom Umfang abgesehen, ebenso beschaffen wie in der *fertilen Zone* (Abb. 2 IV). In dieser fällt vor allem die laminale Stellung der Samenanlagen auf. Die Ränder der Karpelle sind weder unter sich noch mit denen der benachbarten Fruchtblätter verwachsen, das Gynaeceum ist also streng apokarp. Dieses Bild ändert sich erst an der *Basis*, und zwar zunächst in der Peripherie des Gynaeceums (Abb. 2 V). Die Karpelle sind hier nicht mehr selbständig, sondern an den Umbiegungsstellen der Spreitenflügel durch Gewebebrücken verbunden, die von der Achse herrühren dürften. Das Gynaeceum wäre hier also sozusagen von der Achse berindet, womit es wohl zusammenhängt, daß die Karpellspreiten hier etwas dicker sind als weiter oben. Zu tiefst an der Basis beteiligt sich die Blütenachse auch im Zentrum am Aufbau des Gynaeceums (Abb. 2 VI). Die Karpellränder verschmelzen hier mit dem Achsengewebe (*A*), so daß das Bild eines synkarpen, gefächerten Frucht-knotens entsteht. Nichtsdestoweniger ist das Gynaeceum als apokarp zu bezeichnen, denn vom Achsengewebe abgesehen besteht keine Verbindung zwischen den Fruchtblättern, und außerdem trägt ihr in die Achse einbezogener basaler Abschnitt kaum ein Siebentel ihrer Gesamtlänge, ist also verhältnismäßig außerordentlich kurz.

Stellen wir uns vor, daß nicht nur die Basis des Gynaeceums, sondern auch die fertilen Abschnitte und die Griffelzonen der Karpelle, die

<sup>1</sup> Vgl. BUCHENAU, F.: a. a. O., S. 247.

Narben allein ausgenommen, in der Peripherie durch die Achse vereinigt sind, daß also das Verhältnis der Abb. 2V auf die ganze Länge der Karpelle bis an die Narben heran ausgedehnt ist: so erhalten wir das Gynaeceum der Hydrocharitaceen.

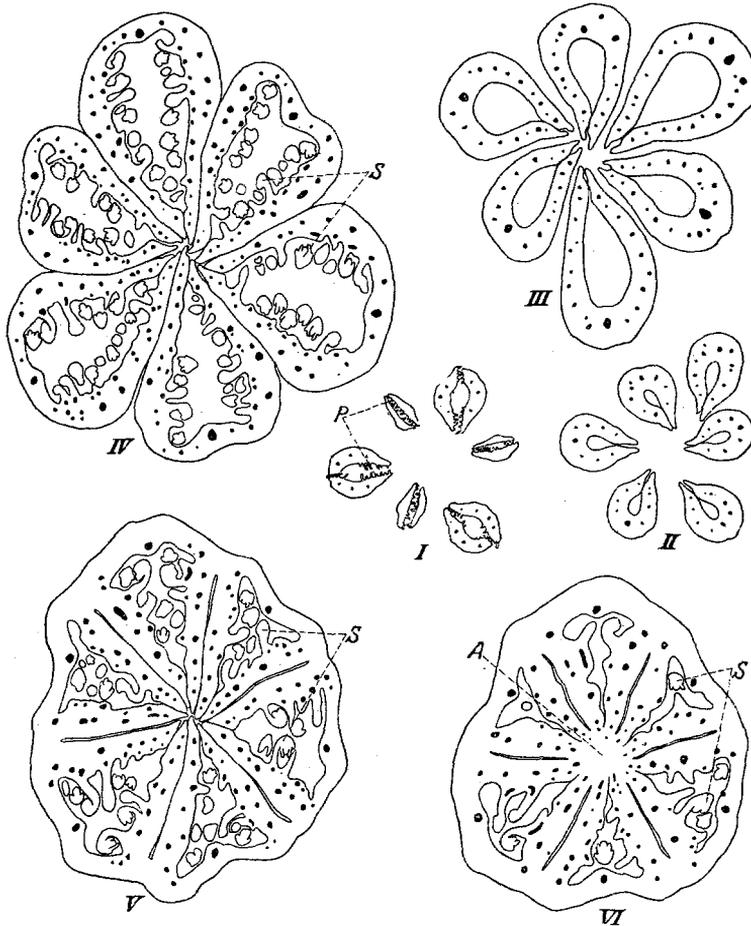


Abb. 2. *Butomus umbellatus*, Querschnitte durch das Gynaeceum: I durch die Narbenregion, II durch die obere und III durch die untere Griffelregion, IV–VI durch den fertilen Abschnitt der Karpelle. In IV sind die Karpelle frei, in V in der Peripherie und in VI in Peripherie und Zentrum des Gynaeceums miteinander vereinigt. P Narbenpapillen, S Samenanlagen, A Achsen- gewebe. Leitbündel schwarz getönt. Vergr. 16fach.

### III.

Die Ähnlichkeit im Aufbau des Gynaeceums der Hydrocharitaceen und der Butomaceen kommt schon in der Entwicklungsgeschichte zum Ausdruck. Diese ist für eine Reihe von Arten gut bekannt. CHATIN<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Mémoire sur le *Vallisneria spiralis* L., S. 15. Paris 1855.

und MÜLLER<sup>1</sup> haben sie für *Vallisneria* geschildert, WYLIE<sup>2</sup> für *Helodea*, ROHRBACH<sup>3</sup> für *Hydrocharis*, *Stratiotes*, *Limnobium* und *Hydromystria*. *Enhalus* stimmt nach meinen eigenen Untersuchungen durchaus mit *Hydrocharis* und *Stratiotes* überein, was auch aus Abb. 3 hervorgeht, in der junge Entwicklungsstadien der weiblichen Blüten dieser drei Formen in Oberansicht dargestellt sind.

Wie bei *Butomus*, so sind auch hier die Karpelle in zwei trimeren Kreisen angeordnet und entstehen die Anlagen des äußeren Kreises deutlich vor denen des inneren. Während aber bei den Butomaceen die Karpelle, von einer schmalen basalen Zone abgesehen, sich vollkommen frei entwickeln, also die ursprünglichen Verhältnisse auch im ausgewachsenen Gynaeceum beibehalten werden, beginnt sich bei den

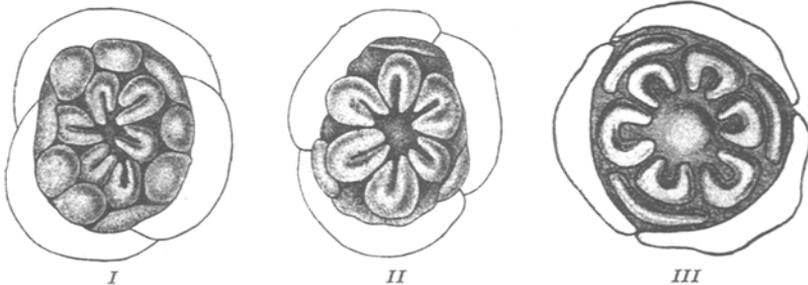


Abb. 3. Oberansichten fertiger Blütenanlagen I von *Hydrocharis morsus ranae*, II von *Stratiotes aloides*, III von *Enhalus acoroides*. I und II nach ROHRBACH, III Original. Man sieht in allen drei Figuren zu äußerst die beiden Kreise der Perianthblätter. Auf sie folgen die beiden Kreise der Fruchtblattanlagen, nur in I befinden sich zwischen Perianth und Fruchtblättern noch die Anlagen der Staminodien. Im Zentrum von III gewahrt man das stumpfe Ende des Blütenvegetationspunktes.

Hydrocharideen weiterhin die Achse zu vertiefen, d. h. es werden die Anlagen der Kelch- und Kronblätter auf einem gemeinsamen, ringförmigen, von der Achse gebildeten Podium emporgehoben, indem gleichzeitig das Wachstum des Achsenendes erlischt. Die Fruchtblätter gehören nun einerseits der wachsenden Zone an, andererseits reichen sie nahe an das Achsenende heran. Sie werden also *nicht frei emporwachsen*, sondern *gemeinsam mit dem Achsenbecher*, ein Vorgang, wie er auch sonst bei der Bildung eines unterständigen Fruchtknotens sich abspielt. Das Ergebnis ist, daß im entwickelten Zustand die Karpelle nicht (wie bei *Butomus*) auf einem mehr oder minder abgeflachten Achsenende inseriert, sondern zum größten Teil dem Achsenbecher eingesenkt sind, dessen Innenwand sie ansitzen. Frei entwickelt sind nur die Narben, die überall bedeutende Länge erreichen, weil der Griffelabschnitt der Kar-

<sup>1</sup> Die Entwicklung von *Vallisneria spiralis*. Hansteins Bot. Abh. 3. Bonn 1878.

<sup>2</sup> The morphology of *Elodea canadensis*. Bot. Gaz. 37, 1 (1904).

<sup>3</sup> Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen. Abh. naturforsch. Ges. zu Halle 12, 51 (1871).

pelle in den Achsenbecher einbezogen ist und die Funktion, die der Griffel sonst hat — nämlich die Narben in eine für die Bestäubung günstige Lage zu bringen — nicht erfüllen kann.

Betrachten wir zunächst den *äußeren Aufbau des Gynaeceums* der Hydrocharideen, um anschließend daran seine innere Organisation an Querschnitten zu studieren.

In Abb. 4 sind als charakteristische Beispiele die weiblichen Blüten von *Enhalus acoroides* (I) und *Lagarosiphon muscoides* (III) nebeneinandergestellt. In beiden Fällen besteht das Gynaeceum aus zwei schon äußerlich deutlich hervortretenden Abschnitten, einer verdickten Basis (F), welche die Samenanlagen birgt, und einem verschmälerten sterilen Teil, dem sogenannten Hals (H), an dessen oberem Ende die Perianthblätter (in den zwittrigen Blüten von *Ottelia* auch die Staubblätter) inseriert sind. An der noch sehr jungen Blüte von *Enhalus* in Abb. 4 II ist der Hals eben erst als Einschnürung zu erkennen.

Der Unterschied zwischen den weiblichen Blüten von *Enhalus* und *Lagarosiphon* beruht nun vor allem darauf, daß der Halsteil des Gynaeceums an beiden ungleich mächtig entwickelt ist. Während er bei *Enhalus* ziemlich kurz bleibt, erreicht er bei *Lagarosiphon* eine im Verhältnis zum fertilen Abschnitt des Fruchtknotens ganz beträchtliche Länge und stellt ein zartes röhrenartiges Organ dar<sup>1</sup>, das von HARVEY<sup>2</sup> als „tubus perigonii“ beschrieben, also mit einer Perigonröhre, wie sie z. B. bei vielen Irideen (etwa *Crocus*) vorhanden ist, verwechselt wurde. Dem Hals kommt hier die Funktion zu, die weiblichen Blüten über den Wasserspiegel emporzuheben, was bei den anderen Angehörigen der Familie,

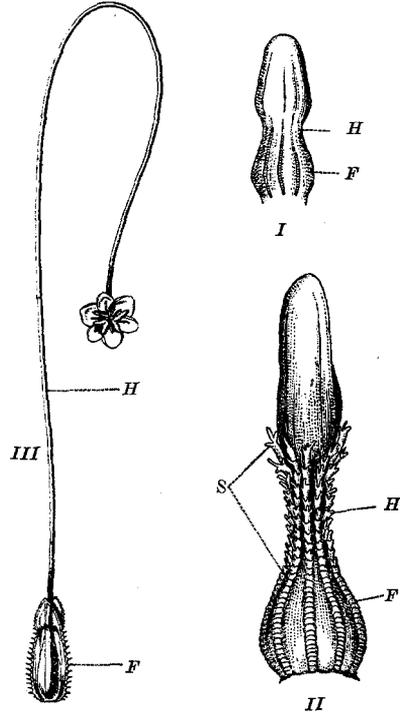


Abb. 4. I, II *Enhalus acoroides*: I junge, II blühreife Knospe einer weiblichen Blüte. III Weibliche Blüte von *Lagarosiphon muscoides*. I und II Original, III nach HARVEY. H Halsteil des Gynaeceums; F dessen fertiler Abschnitt (bei III in der Spatha verborgen); S schleimabsondernde Emergenzen, bei I und an der Basis des Fruchtknotens in II noch unentwickelt. Vergr. bei I 7fach, bei II 2,5fach, bei III 3fach.

<sup>1</sup> Darauf nimmt der Name der Gattung Bezug!

<sup>2</sup> Account of a New Genus of the Natural Order of Hydrocharideae. Hookers Journ. of Bot. 4, 230. London 1842.

die sich blütenbiologisch ähnlich wie *Lagarosiphon* verhalten, nämlich bei *Vallisneria* und *Enhalus*, der lange Stiel besorgt, an dem die Blüten sitzen.

Der innere Bau des Gynaeceums geht aus den Abb. 5, 6 und 7 hervor, in denen Querschnitte durch das Gynaeceum von *Enhalus acoroides* bzw.

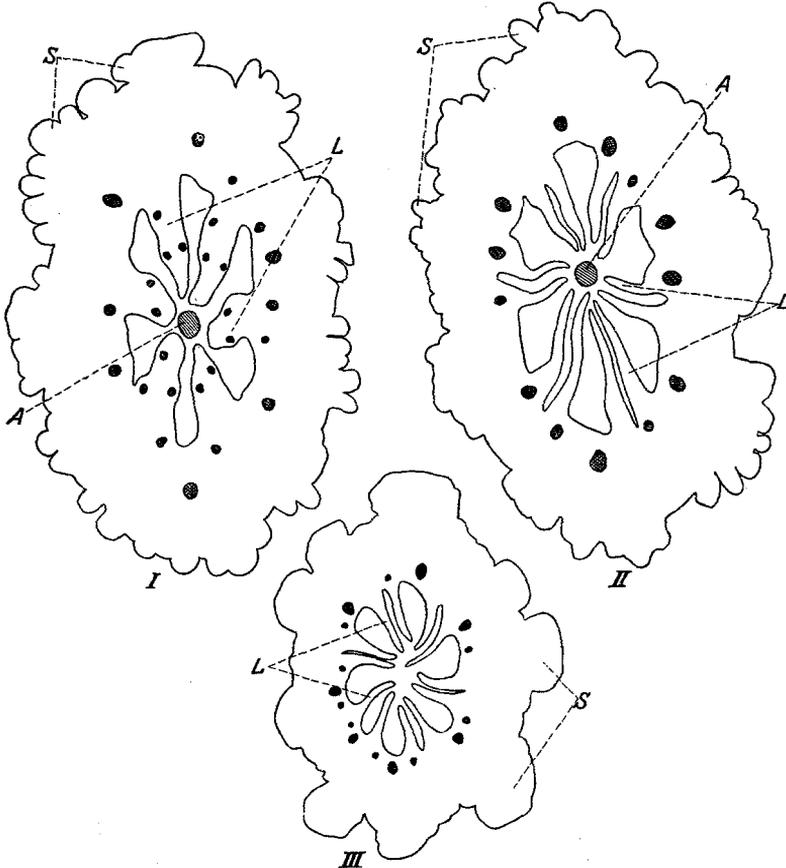


Abb. 5. *Enhalus acoroides*, Querschnitte durch das ausgewachsene Gynaeceum: I und II an der Basis, III im Halsteil. In Querschnitt I, der etwas tiefer als II geführt ist, sind die in II gespaltenen Lamellen (L) einfach. A Achse; S die schleimabsondernden Emergenzen, welche auch in Abb. 4 I zu sehen sind. Leitbündel doppelt schraffiert. Vergr. 16fach.

von *Ottelia spec.* gezeichnet sind. Abb. 5 II zeigt ein Querschnittsbild von der Basis des ausgewachsenen Gynaeceums von *Enhalus*. Im Zentrum der Fruchtknotenöhrlung erkennt man den stehengebliebenen Blütenvegetationspunkt (A), von der Wand ragen die „zweischenkeligen Plazenten“ ins Lumen vor. Im Grunde bietet dieser Schnitt also ähnliche Verhältnisse dar wie die Aufsicht auf das junge Stadium der Blütenentwicklung in Abb. 3 III. Nur sind auf dem Querschnitt durch

das ausgewachsene Gynaeceum die Rückenseiten der Karpelle mit dem Achsenbecher vereinigt.

Über der sterilen Basis folgt der fertile Abschnitt des Gynaeceums, der die Samenanlagen hervorbringt. Man vergleiche dazu Abb. 6, in der Querschnitte durch eine noch nicht voll entwickelte weibliche Blüte von *Enhalus* zusammengestellt sind. Abb. 6 I ist ein Schnitt durch die fertile Zone, Abb. 6 II ein Schnitt durch den Halsteil des Gynaeceums, in dem die Karpelle steril sind. Die Lamellen sind dicht zusammen-

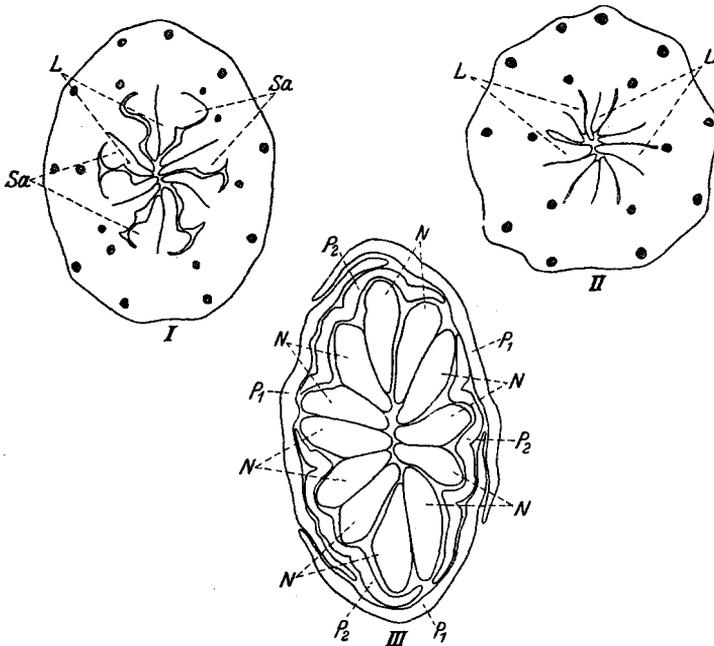


Abb. 6. *Enhalus acoroides*, Querschnitte durch das Gynaeceum einer noch nicht voll entwickelten weiblichen Blüte: I durch den fertilen Abschnitt, II durch den Halsteil, III durch die Narbenregion.  $P_1$  äußere,  $P_2$  innere Perianthblätter,  $L$  Fruchtknotenlamellen,  $Sa$  Samenanlagen an diesen,  $N$  Narbenlappen (die jeweils in einen Buchstaben zusammengefaßten gehören zusammen zu einem Karpell). Vergr. 33 fach.

gedrängt, man kann sich aber an Hand des Leitbündelverlaufes gut orientieren: es gehören jeweils die beiden, vor einem der inneren Leitbündel liegenden Lamellen einem und demselben Karpell an. Übersichtlicher ist ein Querschnitt durch den Hals eines ausgewachsenen Gynaeceums (Abb. 5 III), auf dem zwar neben den größeren, ursprünglich allein vorhandenen Leitbündeln noch schwächere Seitenäste derselben zu erkennen, aber auch die Karpelhöhlen deutlich ausgeprägt sind.

Abb. 6 III endlich zeigt einen Querschnitt durch die Narbenregion, in der die Karpelle frei, d. h. nicht mit der Achse verwachsen sind und, ähnlich wie bei *Butomus* (Abb. 2 I), durch starkes Emporwachsen ihrer

seitlichen Ränder gespalten erscheinen. Die Narbenäste (*N*) sind somit in der doppelten Anzahl der Fruchtblätter vorhanden. Papillen sind an ihren Rändern noch nicht ausgebildet, da der Querschnitt von einer noch nicht voll entwickelten Blüte stammt. Später ist sowohl der

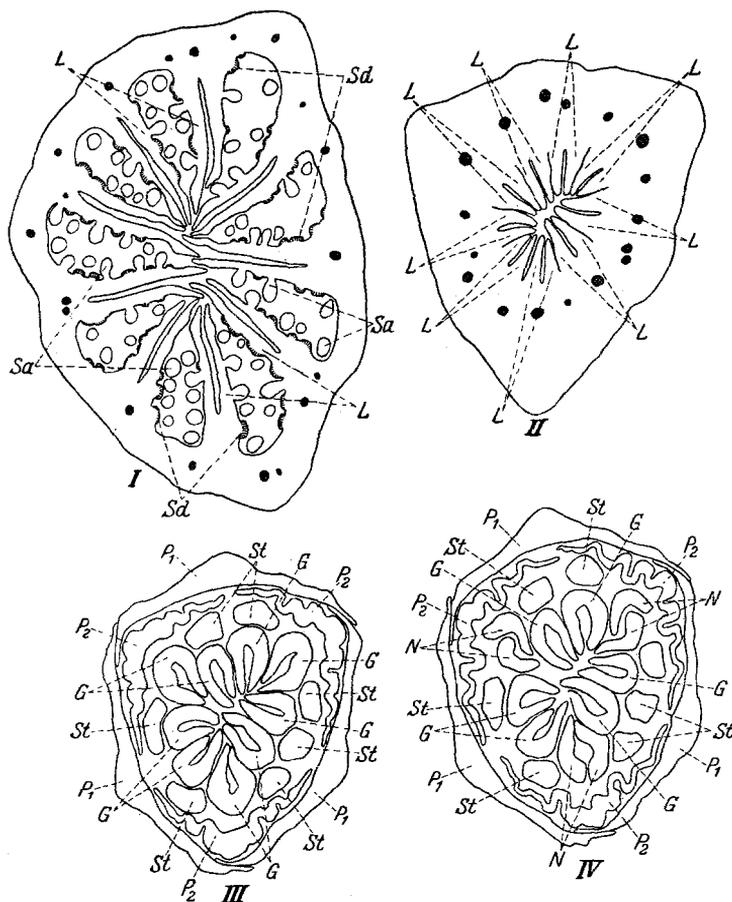


Abb. 7. *Ottelia spec.*, Querschnitte durch das Gynaeceum einer vor der Entfaltung stehenden weiblichen Blüte: *I* durch den fertilen Abschnitt, *II* durch den Halsteil, *III* und *IV* unmittelbar über dem Hals. In *IV* beginnen sich die Griffel (*G'*) der Karpelle in die Narbenäste (*N*) zu spalten. *P*<sub>1</sub> äußere, *P*<sub>2</sub> innere Perianthblätter, *St* Staubblätter, *L* jeweils einem Karpell angehörende Fruchtknotenlamellen, *Sa* Samenanlagen, *Sd* Schleimdrüsen (schraffiert). Leitbündel doppelt schraffiert. Vergr. 14fach.

innere wie der äußere Rand der Narbenäste reichlich mit Papillen besetzt (*P* in Abb. 8 *I*).

Ganz ähnliche Querschnittsbilder liefert das Gynaeceum von *Ottelia* (Abb. 7), mit dem Unterschied, daß hier die Samenanlagen in größerer Zahl als bei *Enhalus* (Abb. 6 *I*) vorhanden sind und wie bei *Butomus* die ganze Innenseite der Karpelle mit Ausnahme der Rückenfläche und

der Ränder einnehmen (Abb. 7 I). Schon ENGLER<sup>1</sup> hat die Übereinstimmung in den Plazentationsverhältnissen der Stratioideen, zu denen auch *Ottelia* zählt, und der Butomaceen (*Butomus*) hervorgehoben, freilich nichtsdestoweniger die Lamellen für Plazenten gehalten. Die Stellung der Samenanlagen bei *Enhalus* ist im Grunde dieselbe, nur ist ihre Zahl zugunsten der Größe jeder einzelnen reduziert. Sie sind auf die Stellen beschränkt, wo die Fruchtknotenlamellen in die gemeinsame Wandung übergehen (Abb. 6 I).

Der Querschnitt durch die Halsregion des Gynaeceums (Abb. 7 II) bietet *Enhalus* gegenüber nichts Bemerkenswertes. Von Interesse ist jedoch, daß die Griffelabschnitte der Karpelle sich hier ein Stück weit über den oberen Rand des Halses hinaus fortsetzen. Ein Querschnitt durch diese Zone (Abb. 7 III) zeigt, von der höheren Zahl der Fruchtblätter bei *Ottelia* abgesehen, die größte Ähnlichkeit mit einem Schnitt durch die Griffelzone des Gynaeceums von *Butomus* (Abb. 2 II u. III). Darüber (Abb. 7 IV) beginnen sich die Fruchtblätter in die Narbenäste zu spalten, die im wesentlichen mit denen von *Enhalus* übereinstimmen (Abb. 8 II).

Die Höhlung des reifen Fruchtknotens der Hydrocharitaceen ist von einer schleimigen, die Samenanlagen einschließenden Masse erfüllt. Entgegen den Angaben von ASCHERSON u. GÜRKE<sup>2</sup>, die schon SVEDELUS<sup>3</sup> berichtete, ist festzustellen, daß diese Gallertmasse nicht von der verschleimten Außenzellschicht der Samenschale ihren Ursprung nimmt, sondern zum größten Teil ein Sekret der

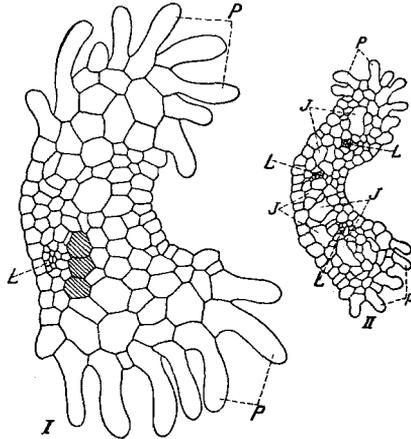


Abb. 8. Querschnitte durch die Narbenäste I von *Enhalus acoroides*, II von *Ottelia spec.* P Narbenpapillen, J Interzellularen, Tanninzellen in I schraffiert. Vergr. 70 fach.

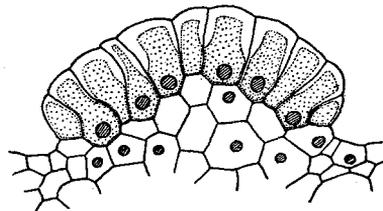
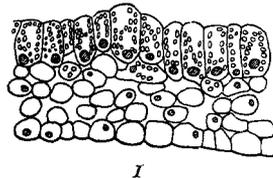


Abb. 9. I *Enhalus acoroides*: schleimbildendes Epithel von der Innenseite der Karpelle, nach SVEDELUS. In den Drüsenzellen selbst und z. T. auch in den an sie angrenzenden Zellen zahlreiche Stärkekörner. II *Ottelia spec.*: Schleimdrüsen von der Innenseite der Karpelle. Kerne schraffiert. Stark vergr.

<sup>1</sup> Die systematische Anordnung der monokotyledonen Angiospermen. Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. Berlin 1892.

<sup>2</sup> A. a. O., S. 245.

<sup>3</sup> A. a. O., S. 279.

Innenwand der Karpelle darstellt. Bei *Helodea*<sup>1</sup>, *Hydrocharis*<sup>2</sup>, *Halophila*, *Vallisneria*, *Enhalus* u. a. fungiert die ganze, die Innenseite der Karpelle auskleidende Lage von Oberflächenzellen als Schleimdrüse. Bei *Enhalus* z. B. sind diese Zellen in antiklinaler Richtung gestreckt und epithelienartig angeordnet. Zum Unterschied von den übrigen Gewebszellen der Fruchtknotenwand und der ins Innere vorspringenden Lamellen führen sie nicht nur größere Kerne, sondern auch reichlich Stärkekörner (Abb. 9 I).

Etwas anders verhält sich *Ottelia*. Auch bei ihr ist die Höhlung des Fruchtknotens von Schleim ausgefüllt. Dieser wird aber von einzelnen, zwischen den Samenanlagen sitzenden, scheibenförmigen Schleimdrüsen und nicht von der ganzen Innenwandung der Karpelle ausgeschieden (Abb. 7 I und Abb. 9 II). Jedoch sind die Schleimdrüsen nichts anderes als ein örtlich beschränktes Epithelgewebe, in dessen Umgebung die Oberflächenzellen keine Drüsenfunktion haben und dementsprechend niedriger sind. Bei *Enhalus* dagegen ist das Schleimepithel sozusagen diffus vorhanden.

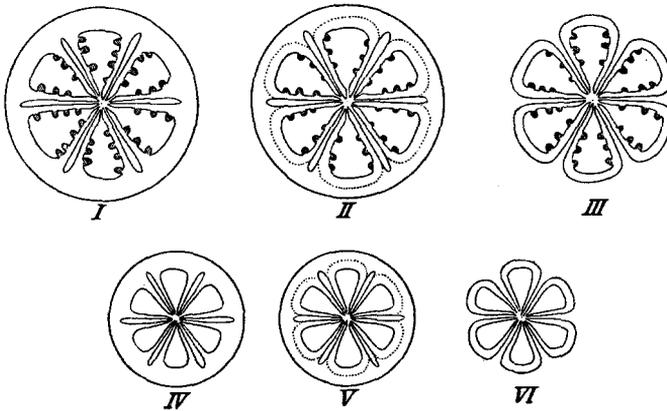


Abb. 10. Schemata zur Erläuterung der morphologischen Beziehungen zwischen dem Gynaeceum der Butomaceen und der Hydrocharitaceen. Samenanlagen schraffiert. Sonstige Erklärung im Text.

Wir haben schon verschiedentlich auf die grundsätzliche Übereinstimmung des Gynaeceums der Hydrocharitaceen mit dem von *Butomus* hingewiesen. Sie tritt nun besonders klar hervor, wenn wir die empirischen Querschnitte der Abb. 5, 6 und 7 auf ein Schema bringen. Das ist in der Abb. 10 geschehen. In Abb. 10 I ist der Querschnitt durch den fertilen Abschnitt des Gynaeceums schematisiert dargestellt. Die einander paarweise genäherten Lamellen, die „gespaltenen Plazenten“ der Autoren, tragen auf ihrer freien Oberseite die Samenanlagen. In Abb. 10 III sind sodann die Karpelle, aus denen sich das Gynaeceum zusammensetzt, theoretisch ergänzt und in Abb. 10 III die Achsenbekleidung des Fruchtknotens entfernt gedacht, mithin das Gynaeceum so gezeichnet, als wenn es sich frei, d. h. unabhängig von dem interkalaren Wachstum der Achse entwickelt hätte. Dieselbe Operation ist in Abb. 10 IV—VI an dem

<sup>1</sup> RAUNKIAER, C.: De danske blomsterplanters naturhistorie 1, 137. Kopenhagen 1895—1899.

<sup>2</sup> ROHRBACH, P.: a. a. O., S. 86.

Querschnitt durch den sterilen Halsteil des Gynaeceums vorgenommen. Abb. 10V ist zugleich das empirische Querschnittsbild durch die Basis der Narbenregion von *Ottelia*, bei welcher, wie bereits oben bemerkt, die sterilen Griffelabschnitte der Fruchtblätter nicht nur bis zum Rande des Achsenbechers reichen (wie bei *Enhalus*), sondern noch etwas über ihn hervorragen.

Andererseits haben wir gesehen, daß auch bei *Butomus* an der Basis des Gynaeceums die Karpelle peripher durch Achsengewebe verbunden sind, somit Verhältnisse bestehen, welche bei den Hydrocharitaceen sich über das ganze Gynaeceum erstrecken. Die Übereinstimmung mit dem apokarpen Gynaeceum der Butomaceen ist also eine vollkommene, es ist folglich die in den Schemata der Abb. 10 gegebene Deutung des Gynaeceums der Hydrocharitaceen auf empirisch nachweisbare Beziehungen gegründet und nicht nur eine gedankliche Konstruktion.

Zusammenfassend können wir sagen: das Gynaeceum der Hydrocharitaceen ist nur scheinbar coenokarp, in Wirklichkeit apokarp wie bei den Butomaceen und nur modifiziert durch das interkalare Wachstum der Achse, in das die Karpelle mit einbezogen werden. Die ins Innere der scheinbaren Fruchtknotenhöhlung vorspringenden Leisten sind nicht gespaltene parietale Plazenten, sondern die Spreitenflügel benachbarter Fruchtblätter, auf deren Oberseite die Samenanlagen sitzen. Die Plazentation folgt also, ebenfalls in Übereinstimmung mit *Butomus*, dem laminalen Typ.

#### IV.

Eine Ausnahme von dem geschilderten Verhalten scheinen nach ASCHERSON und GÜRKE<sup>1</sup> die Halophiloideen und Vallisnerioideen zu machen. Sie werden von diesen beiden Autoren zu einer Gruppe zusammengefaßt, für die unter anderem als charakteristisches Merkmal angegeben wird: „Plazenten wenig in das Innere des Fruchtknotens vorspringend, ungeteilt.“ Für einzelne Vertreter dieser Verwandtschaftskreise scheint dies tatsächlich zuzutreffen, z. B. für *Helodea*<sup>2</sup>. ROHRBACH<sup>3</sup> erwähnt aber auch für die zu den Stratiotoideen gehörende Gattung *Hydrocharis* ausdrücklich, daß die Plazenten „ungespalten“ seien, woran zu zweifeln kein Grund besteht, da seine Beschreibung der Fruchtknotenformen anderer Hydrocharitaceen, z. B. von *Stratiotes*, durchaus richtig ist. Leider steht mir derzeit kein Material zur Nachprüfung zu Gebote. Vor allem wäre von Wichtigkeit zu erfahren, ob das Gynaeceum in seiner ganzen Ausdehnung den von ROHRBACH an-

<sup>1</sup> A. a. O., S. 247. Vgl. ferner ENGLER-GILG: Syllabus der Pflanzenfamilien, 9. u. 10. Aufl., S. 134. Berlin 1924.

<sup>2</sup> Vgl. HORN, P.: Zur Entwicklungsgeschichte der Blüte von *Elodea canadensis* CASP. Arch. der Pharmacie 201, 426 (1872).

<sup>3</sup> A. a. O., S. 86.

geführten Bau zeigt. Ursprünglich, am Beginn ihrer Entwicklung, sind die Karpelle jedenfalls frei (Abb. 3 I). Es erscheint mir deshalb wahrscheinlich, daß die Fruchtknotenlamellen im oberen oder obersten Abschnitt des Gynaeceums auch im fertigen Zustand „gespalten“ sind und die „Verwachsung“ erst weiter unten nachweisbar wird. Ganz an der Basis des Fruchtknotens sind die Lamellen auch bei *Enhalus* vereinigt

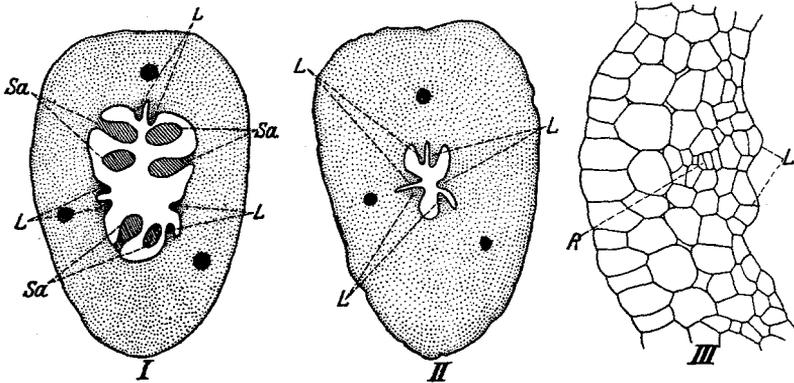


Abb. 11. I, II *Vallisneria gigantea*: I Querschnitt durch den fertilen Abschnitt, II durch den sterilen Halsteil des Gynaeceums. L Fruchtknotenlamellen, Sa Samenanlagen (schraffiert). Leitbündel doppelt schraffiert. III *Halophila ovata*, Ausschnitt aus der Fruchtknotenwand. L die kaum hervortretenden Lamellen. Vergr. bei I und II 16fach, bei III 170fach.

(Abb. 5 I). Es ist das diejenige Region, in der die Karpelle von vornherein etwas in das Achsengewebe eingesenkt sind, wo also auch ihre Ränder nicht frei sein können. Gesetzt es erführe gerade diese Zone

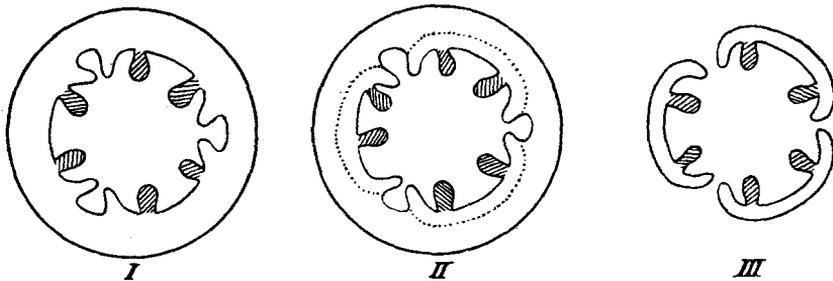


Abb. 12. Schemata zur Erläuterung der empirischen Querschnitte in Abb. 11. Samenanlagen schraffiert. Sonstige Erklärung vgl. Abb. 10!

bei *Hydrocharis* eine außergewöhnliche Förderung, indes die freien Teile der Fruchtblätter ihr gegenüber im Wachstum zurückblieben: so müßten sich Verhältnisse der geschilderten Art ergeben. Ohne besondere Untersuchungen ist aber darüber nichts auszumachen.

Für *Vallisneria* und *Halophila* muß ich feststellen, daß die Angaben bei ASCHERSON und GÜRKE unzutreffend sind. Zwar springen die Lamellen bei ihnen nur wenig ins Lumen des Fruchtknotens vor, sie

sind aber, wenigstens bei *Vallisneria*, deutlich „gespalten“. Abb. 11 I und II zeigen empirische Querschnitte des Gynaeceums von *Vallisneria gigantea*, zu deren Deutung man die Schemata der Abb. 12 heranziehen möge. Die „Spaltung“ der „Plazenten“ erklärt sich hier ebenso wie bei anderen Hydrocharitaceen einfach dadurch, daß das Gynaeceum an sich apokarp gebaut und nur durch das Wachstum der Achse scheinbar coenokarp geworden ist. Dementsprechend sitzen auch die Samenanlagen nicht an den Rändern der Karpelle, sondern sind laminal inseriert (Abb. 11 I).

Daß die freien lamellenartigen Ränder der Fruchtblätter hier nur wenig in die Höhlung des Gynaeceums hineinragen, dürfte mit der geringen Zahl der Karpelle zusammenhängen. Während nämlich bei *Hydrocharis*, *Stratiotes*, *Enhalus* und anderen deren 6, bei wieder anderen Formen sogar bis zu 15 vorhanden sind, werden bei *Vallisneria* und *Halophila* nur die drei Karpelle des äußeren Kreises gebildet. Das Gynaeceum ist, durch Ausfall des inneren Wirtels, monozyklisch geworden. Es teilen sich hier also drei Karpellanlagen in den Umfang des Vegetationsscheitels, wo bei *Enhalus* und anderen sechs und mehr Anlagen Platz finden müssen. Die Folge ist, daß sich die Karpellspreiten nicht so sehr in radialer als in tangentialer Richtung entwickeln. Es sind somit die Karpelle fast vollständig mit der Innenwand des Achsenbechers verwachsen, bei *Halophila* so weit, daß von den vorspringenden Rändern kaum mehr etwas zu bemerken ist (Abb. 11 III). Damit hängt es auch zusammen, daß bei dieser Gruppe der Hydrocharitaceen die Samenanlagen, die sonst an den vorspringenden Lamellen sitzen, aus der Wand des Fruchtknotens hervorzugehen scheinen.

### Zusammenfassung.

1. Die bisherige Definition des apokarpen Gynaeceums genügt nicht exakt-morphologischen Ansprüchen. Es gibt Gynaeceen, deren Karpelle zwar miteinander vereinigt sind, die aber dennoch als apokarp bezeichnet werden müssen („falsches coenokarpes Gynaeceum“). Beispiele dafür finden sich bei den Pomoideen, Helleboreen (*Nigella*) und bei den Hydrocharitaceen.

2. Das Gynaeceum der Hydrocharitaceen wurde bisher als coenokarper Fruchtknoten mit wandständigen Plazenten aufgefaßt. Es läßt sich aber zeigen, daß hier ein apokarpes Gynaeceum vorliegt. Sowohl die Entwicklungsgeschichte wie der Vergleich mit den Butomaceen bestätigt, daß die Fruchtblätter unter sich frei sind und allein durch die becherförmig vertiefte Blütenachse miteinander in Verbindung stehen. Es handelt sich also um ein unterständiges Gynaeceum vom apokarpen Typus.

3. Die Plazentation erfolgt wie bei den Butomaceen laminal, nicht marginal. Eine Plazenta im eigentlichen Sinne ist deshalb so wenig wie

bei den Butomaceen vorhanden. Die Samenanlagen entspringen einzeln auf der Oberseite der Fruchtblätter.

4. Was man als „zweischenkelige“ oder „gespaltene“ Plazenten beschrieben hat, sind die ins Lumen des Fruchtknotens vorspringenden Spreitenflügel benachbarter Fruchtblätter.

5. In einigen Gattungen der Hydrocharitaceen kommen „ungeteilte Plazenten“ vor. Bei diesen Formen geht das Gynaeceum wahrscheinlich aus einer Zone der Karpellanlagen hervor, die auch an der Basis von Fruchtknoten mit „gespaltenen Plazenten“ nachweisbar ist.

6. Bei den Vallisnerioideen und Halophiloideen kommen neben „ungeteilten“ auch „gespaltene Plazenten“ vor. Der Besitz von „ungeteilten Plazenten“ ist also keine allgemeine Eigenschaft dieser beiden Formenkreise. Er kann zu ihrer systematischen Abgrenzung von den Stratioteen und Thalassioideen schon deshalb nicht verwendet werden, weil „ungeteilte Plazenten“ auch für *Hydrocharis* beschrieben sind.

7. Wenn die Karpellränder bei *Vallisneria*, *Halophila* und anderen nur wenig ins Lumen des Fruchtknotens vorspringen, so dürfte das damit zusammenhängen, daß bei diesen Formen nur *ein* Wirtel von Fruchtblättern gebildet wird. Diese entwickeln sich bei den gegebenen Platzverhältnissen am Vegetationspunkt hauptsächlich in tangentialer Richtung und verwachsen deshalb fast vollständig mit dem Achsenbecher. Die Samenanlagen sitzen nicht an vorspringenden Lamellen, sondern an der von den Karpellen überkleideten Wand des Fruchtknotens. Sie sind also laminal inseriert.

---