

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 60 (1950)

**Artikel:** Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoecium der Rosoideen

**Autor:** Schaeppi, H. / Steindl, F.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-42125>

#### Nutzungsbedingungen

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

#### Conditions d'utilisation

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

#### Terms of use

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

**Download PDF:** 30.12.2025

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

# Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoecium der Rosoideen

Von H. Schaeppi und F. Steindl

Eingegangen am 10. Februar 1950

Inhaltsübersicht	Seite
Einleitung . . . . .	16
Vorbemerkungen zu den Abbildungen . . . . .	17
A. <i>Potentilleae</i> . . . . .	17
1. <i>Rubus</i> . . . . .	17
2. <i>Potentilla</i> . . . . .	19
3. <i>Fragaria</i> . . . . .	22
4. <i>Geum</i> . . . . .	24
5. <i>Dryas</i> . . . . .	26
B. <i>Kerrieae</i> . . . . .	27
<i>Kerria</i> . . . . .	27
C. <i>Filipenduleae</i> . . . . .	29
<i>Filipendula</i> . . . . .	29
D. <i>Sanguisorbeae</i> . . . . .	30
1. <i>Agrimonia</i> . . . . .	31
2. <i>Alchemilla</i> . . . . .	32
3. <i>Sanguisorba</i> . . . . .	33
E. <i>Roseae</i> . . . . .	35
<i>Rosa</i> . . . . .	35
F. Zusammenfassung und Vergleich . . . . .	37
1. Blütenachse . . . . .	37
2. Zahl und Stellung der Karpelle . . . . .	40
3. Gestaltung der Karpelle . . . . .	41
Allgemeine Karpellform . . . . .	41
Abwandlungen . . . . .	42
a) Karpellstiel . . . . .	42
b) Fruchtknoten . . . . .	42
c) Griffel . . . . .	44
d) Narbe . . . . .	44
e) Leitbündelverlauf . . . . .	45
Impeltate Karpelle? . . . . .	46
4. Samenanlagen . . . . .	47
G. Schlußbetrachtungen . . . . .	48
Literaturverzeichnis . . . . .	50

## Einleitung

Wohl keine Familie der Angiospermen zeigt eine derartige Mannigfaltigkeit im Aufbau des *Gynoeciums* wie die *Rosaceen*. Die Anzahl der Karpelle schwankt zwischen einem, wenigen und vielen. Sind mehrere vorhanden, so können sie frei oder miteinander verwachsen sein, und zwar in ganz verschiedenem Grade. Recht vielgestaltig ist auch die Form der Fruchtblätter. So besitzen sie bei einigen Arten eigentliche Stiele. Manche Spezies sind durch eine besondere Narbengestaltung und vieles andere mehr ausgezeichnet. Hinsichtlich der Zahl der Samenanlagen sind alle Übergänge von vielen bis zu einer festzustellen.

Ebenso mannigfaltig wie die weiblichen Fortpflanzungsorgane ist auch die *Blütenachse*. Bei den meisten *Rosaceen* hat sie die Form einer flachen Schale. Sie kann aber auch becher- oder krugförmig entwickelt sein. Hinzu kommt häufig eine zentrale Achsen spitze oder ein kopfartiges Gebilde. Von besonderem Interesse sind jene Fälle, in denen es zu einer Verwachsung von Gynoecium und Blütenachse kommt. Auch hierin lassen sich allerlei Abstufungen erkennen. Alle diese Formen und Verwachsungen sind um so bedeutungsvoller, als die Blütenachse bei vielen *Rosaceen* maßgebend an der Fruchtbildung beteiligt ist.

Wir hatten ursprünglich die Absicht, alle diese Verhältnisse in einer umfassenden Arbeit darzustellen. Leider verhinderten verschiedene Umstände die rasche Verwirklichung dieses Planes, und so möchten wir zunächst unsere Untersuchungsergebnisse an *Rosoideen* vorlegen, denen später weitere Arbeiten folgen sollen.

Innerhalb der *Rosoideen* erheben sich folgende Probleme: Zunächst wird die Gestaltung der Blütenachse und die Stellung der Fruchtblätter zu untersuchen sein. Dann stellt sich die wichtige Frage nach der allgemeinen Karpellform. Sind sie schlauchförmig oder impeltat? Damit hängt auch die Plazentation eng zusammen. Darüber hinaus werden wir auch die speziellen Formen der Stempel zu untersuchen haben.

Über die Morphologie des *Rosaceen-Gynoeciums* liegen mehrere Angaben vor, nicht aber eine zusammenfassende Darstellung. Wir werden darauf bei der Behandlung der einzelnen Arten und vor allem in der vergleichenden Betrachtung zu sprechen kommen, wo auch die allgemeinen morphologischen Probleme von Grund auf erörtert werden sollen.

Das in der vorliegenden Arbeit untersuchte Pflanzenmaterial haben wir größtenteils an den natürlichen Standorten gesammelt. Blüten einiger weiterer Arten haben wir im Botanischen Garten Zürich fixiert. Für die Erlaubnis, das Material sammeln zu dürfen, sprechen wir Herrn Prof. Dr. A. U. Däniker unseren verbindlichsten Dank aus. Den Herren Professoren A. Ernst und H. Wanner danken wir bestens für die Überlassung der Hilfsmittel des Institutes.

### Vorbemerkungen zu den Abbildungen

Um die Figurenerklärungen zu vereinfachen, seien folgende Angaben vorausgeschickt. Sie gelten überall dort, wo nichts Besonderes vermerkt ist. Die Querschnitte durch die Karpelle usw. sind stets in der Reihenfolge von oben nach unten bezeichnet. Sie wurden wenn möglich so orientiert, daß die morphologische Oberseite nach oben zu liegen kommt. — In Längsschnittzeichnungen sind die Leitbündel gestrichelt, in Querschnitten wurde ihr Umriß skizziert. Wo wir Hadrom und Leptom deutlich unterscheiden konnten, ist das Erstgenannte schwarz gezeichnet. Schief getroffene Leitbündel sind durch zwei parallele Striche angedeutet. — Das Leitgewebe für die Pollenschläuche wurde punktiert umrissen. — Alles weitere ist in den Figurenerklärungen und im Text enthalten.

## A. Potentilleae

### 1. Rubus

Aus dieser formenreichen Gattung haben wir *Rubus idaeus* L. untersucht. Die *Blütenachse* besteht aus einer Schale mit aufgewölbtem Rand und einem breiten Kegel, dessen Spitze oben abgerundet ist. Am Scha-

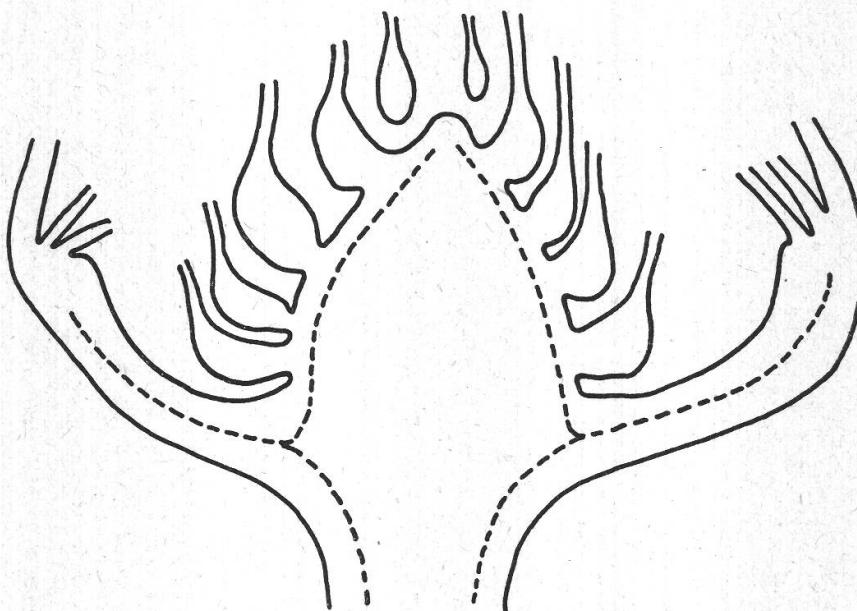


Abbildung 1

*Rubus idaeus*, schem. Längsschnitt durch die Blüte  
Vergr. 15fach

lenrand sind Kelch-, Kron- und Staubblätter inseriert. Auf der Innenseite der Achsenschale, vor allem gegen die Stamina zu, beobachtet man eine breite Zone plasmareicher Zellen, welche Nektar ausscheiden. Der konische Teil der Blütenachse trägt die sehr zahlreichen freien Karpelle (Abbildung 1).

Der Bau der *Karpelle* sei an Hand von Schnitten (Abbildung 2) erläutert. Die *Narbe* hat im Querschnitt (Abbildung 2 b) Hufeisenform. Noch höher geführte Schnitte (Abbildung 2 a) zeigen, daß die Seiten-

wände des Fruchtblattes etwas weiter hinaufreichen als die Rückwand. Die Narbe ist somit schwach zweilappig. Die Innenseite des Karpelles ist von stark plasmahaltigen Zellen ausgekleidet, zwischen denen die Pollenschläuche nach unten wachsen. Während in der Narbenregion Ober- und Unterseite annähernd gleich stark entwickelt sind, beobachtet man im *Griffel* eine Einschränkung der morphologischen Oberseite. Sie ist nur noch als seichte Rinne ausgebildet. Dazu kommt noch der Griffelkanal, der vom Leitgewebe für die Pollenschläuche erfüllt ist (Abbildung 2 c). Der Griffel wird von drei Leitbündeln durchzogen, einem medianen und zwei lateralen. Die Abbildung 2 d stellt einen Schnitt durch die oberste Region des *Fruchtknotens* dar. Die Karpellränder liegen hier dicht aneinander und bilden in dieser Zone eine Bauchnaht. Der nächste Schnitt (Abbildung 2 e) zeigt die Ansatzstelle der beiden Samenanlagen. Sie ent-

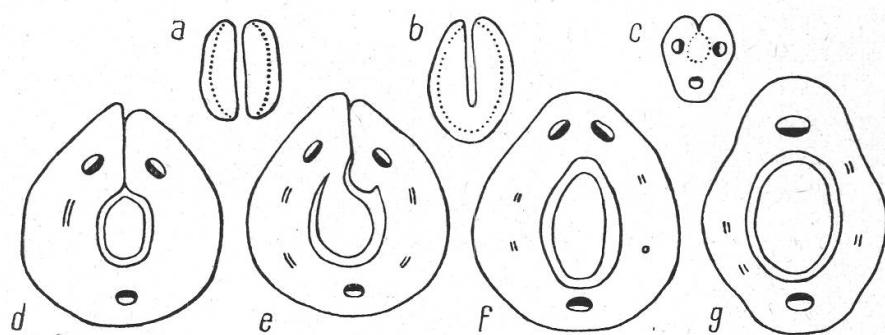


Abbildung 2  
*Rubus idaeus*, Querschnitte durch ein Fruchtblatt. Erklärungen im Text. Vergr. 60fach

springen an den Rändern des Fruchtblattes. Die Plazentation ist also *marginal*. In diesen beiden Querschnitten sind die bereits erwähnten Leitbündel sichtbar. Dazu kommen noch weitere Stränge, das sind Verzweigungen, welche die Fruchtknotenwand versorgen. Tiefer geführte Querschnitte zeigen eine wesentlich andere Gestaltung. Unmittelbar unterhalb der Insertionsstelle der Samenanlagen verschwindet die Bauchnaht. Das Karpell ist in seinem untern Teil ein vollständig geschlossener Schlauch. Die beiden lateralen Leitbündel, die oben in den Karpellrändern verlaufen, nähern sich im untern Teil des Fruchtblattes immer mehr und verschmelzen schließlich zu einem einzigen Strang. Bemerkenswerterweise zeigen darin Hadrom und Leptom umgekehrte Lagerung (Abbildung 2 f und g). Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Karpelle von *Rubus peltat* sind. Allerdings geht die ventrale Schlauchwand nicht sehr weit hinauf. Die beiden in das Fruchtblatt eintretenden Leitbündel hat man als *Dorsalmedianus* und *Ventralmedianus* aufzufassen. Während der erstgenannte Strang in der Mittellinie des Karpelles bis in

den Griffel hinaufführt, gabelt sich der zweite im Fruchtknoten in die beiden lateralen Stränge. (Über die Versorgung der Samenanlagen mit Leitbündeln vgl. S. 45.)

Die *Entwicklungs geschichte* der Blüten von *Rubus tomentosus* hat P a y e r (1857) in sehr schönen Figuren dargestellt. Hier interessiert vor allem die Entwicklung der einzelnen Karpelle. Die Untersuchung von ganz jungen Fruchtblättern bestätigt die bereits geäußerte Ansicht, daß die Karpelle peltat sind. Man findet nämlich auf der oberen Seite eine deutlich ausgebildete *Querzone* (Abbildung 3 a und b), die später zur ventralen Schlauchwand des Fruchtknotens auswächst. Die folgende

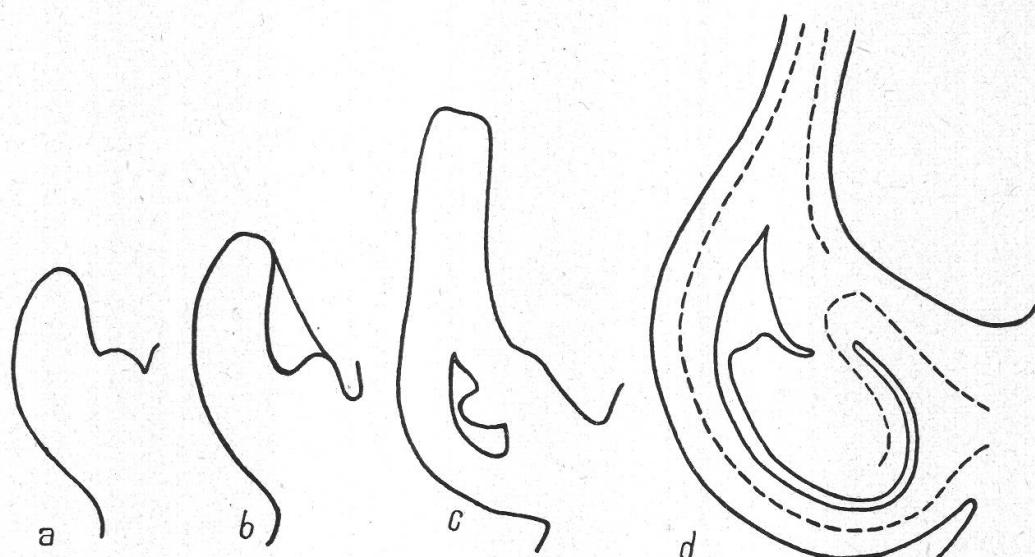


Abbildung 3

*Rubus idaeus*, a bis c Längsschnitte durch junge Karpelle, d Längsschnitt durch den Fruchtknoten. Vergr. a und b 150fach, c 80fach, d 60fach

Figur (Abbildung 3 c) zeigt die Entstehung der Samenanlage. Später tritt eine Krümmung ein, so daß eine anatrope Samenanlage mit ventraler Raphe entsteht (Abbildung 3 d).

## 2. Potentilla

Um Wiederholungen zu vermeiden, stellen wir von jenen Gattungen, die uns mit mehreren Arten zur Verfügung stehen, nur eine Spezies eingehend dar und erwähnen bei den weiteren nur noch die Besonderheiten.

Wir gehen von *Potentilla recta* L. aus. Die *Blütenachse* besteht aus einer flachen Schale und einem kugeligen Kopf. Am Schalenrand sind die Blätter des Außenkelches, des Kelches und der Krone inseriert; etwas tiefer stehen die Stamina. Auf der Innenseite der Achsenschale, etwa in der Mitte zwischen Rand und Kopf, beobachtet man ein nur schwach ausgebildetes Nektarium. Der stark entwickelte Achsenkopf ist durch

einen nur wenig verjüngten Halsteil mit dem Schalengrund verbunden (Abbildung 4). Die Fruchtblätter sind sehr zahlreich und bedecken den ganzen Achsenkopf. Sie stehen deutlich spiralig, kann man doch auf Querschnitten oft das System der Parastichen wahrnehmen.

Querschnitte durch ein einzelnes *Fruchtblatt* zeigen folgende Verhältnisse (vgl. dazu auch Abbildung 5 f): In der Narbenregion hat das Karpell einen hufeisenförmigen Querschnitt. Die morphologische Oberseite wird von papillösem Gewebe gebildet, das der Aufnahme der Pollenkörner und der Leitung der Pollenschläuche dient (Abbildung 5 a).

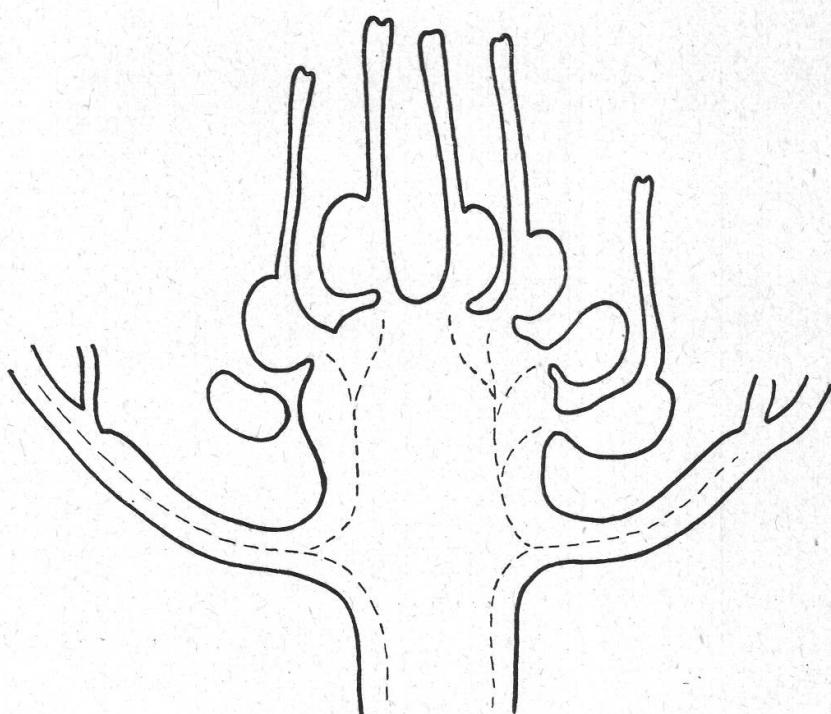


Abbildung 4  
*Potentilla recta*, schem. Längsschnitt durch die Blüte.  
Vergr. 20fach

Der etwas seitlich am Fruchtknoten ansetzende *Griffel* ist relativ dick. Dies röhrt vor allem daher, daß seine Epidermiszellen sich stark vergrößern. Links und rechts des Leitgewebes für die Pollenschläuche beobachtet man je ein Leitbündel (Abbildung 5 b). Das sind die lateralen Stränge des Karpells, während der mediane nur bis in den Fruchtknoten oder höchstens bis an die Basis des Griffels reicht. Bei andern Arten dieser Gattung konnten wir ähnliche Beobachtungen machen. Die Leitbündelversorgung der Karpelle von *Potentilla* ist somit etwas vereinfacht. Wie wir später zu zeigen haben werden, ist diese Feststellung wesentlich für das Verständnis des Leitbündelverlaufes in den Fruchtblättern anderer *Rosoideen*.

Die Abbildung 5 c zeigt einen Schnitt durch den *Fruchtknoten*. Die einzige Samenanlage sitzt am Karpellrand, ist also marginal inseriert. Die beiden Ränder des Fruchtblattes liegen hier dicht aneinander. In einem tiefer geführten Schnitt (Abbildung 5 d) erkennt man aber, daß sie unten miteinander verwachsen sind. Die beiden lateralen Leitbündel sind zu einem Strang verschmolzen, dessen Hadrom nach innen orientiert ist.

Wie bei *Rubus* sind somit auch die Karpelle von *Potentilla recta* peltat. Ebenfalls in Übereinstimmung mit der vorhin beschriebenen

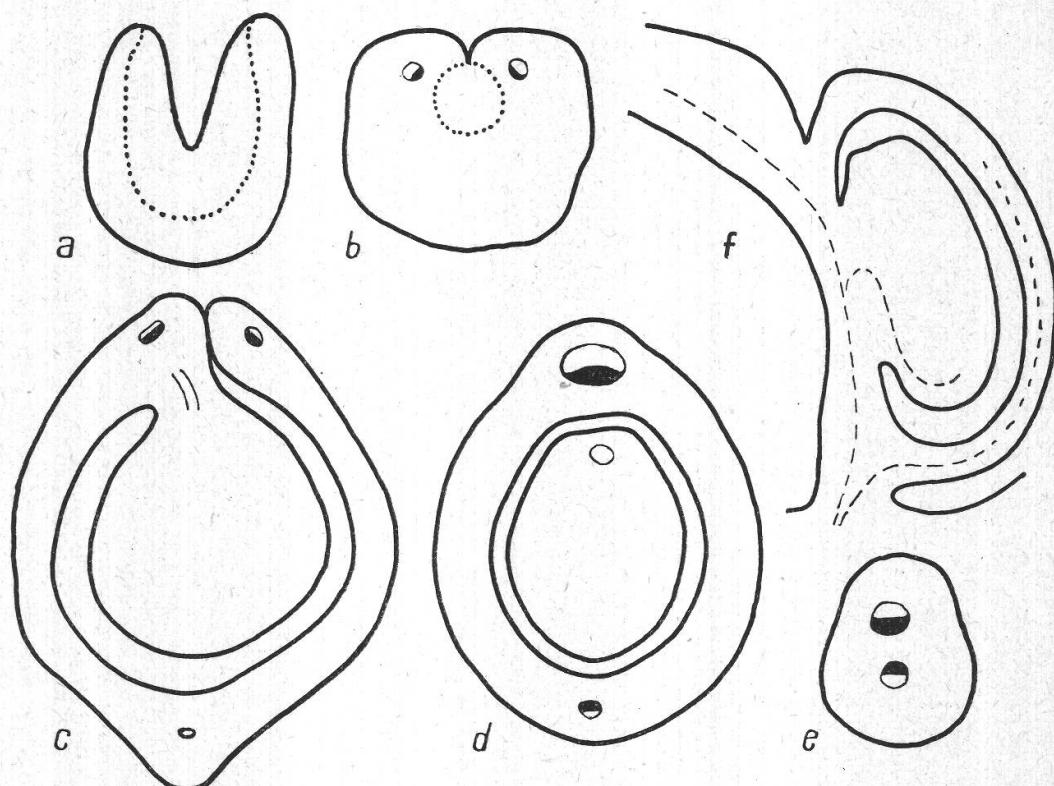


Abbildung 5

*Potentilla recta*, a bis e Querschnitte durch ein Fruchtblatt, f Längsschnitt  
durch einen Fruchtknoten. Vergr. a bis e 120fach, f 80fach

Pflanze treten auch hier zwei Leitbündel in das Karpell ein, ein dorsales und ein ventrales. Während das erstgenannte nur schwach entwickelt ist, ist der Ventralmedianus kräftiger. Er teilt sich oben in die beiden lateralen Stränge, die bis in die Narbe hinaufreichen. Einer derselben gibt im Fruchtknoten das Leitbündel der Samenanlage ab.

An der Basis des Fruchtblattes stellt man einen kurzen *Stiel* fest. Darin verlaufen Dorsal- und Ventralmedianus mit ihren Hadromteilen gegeneinander gerichtet. Sie verschmelzen beim Übergang in den Achsenkopf (Abbildung 5 e).

Die Untersuchung einiger weiterer *Potentilla*-Spezies ergab, daß sie in bezug auf die Gestaltung der Blütenachse und der Karpelle im wesentlichen übereinstimmen. Dagegen zeigten sich einige kleinere Unterschiede, die aber für den Vergleich wichtig sind. So fällt bei *Potentilla sterilis* auf, daß der zentrale Teil der Blütenachse viel schwächer entwickelt ist. Er hat die Form einer flachen Kuppe und trägt weniger Fruchtblätter als bei *Potentilla recta* (Abbildung 6 a). Noch extremer sind die nämlichen Verhältnisse bei *Potentilla erecta*, wo die Blütenachse in der Mitte kaum aufgewölbt ist und nur einige Fruchtblätter trägt. *Potentilla sterilis* weist ferner einen relativ langen Karpellstiel auf. Wie bei der ausführlich dargestellten Art verlaufen darin Dorsal- und Ventralmedianus, die aber hier bereits im Stiel miteinander in Verbindung treten. Auch in

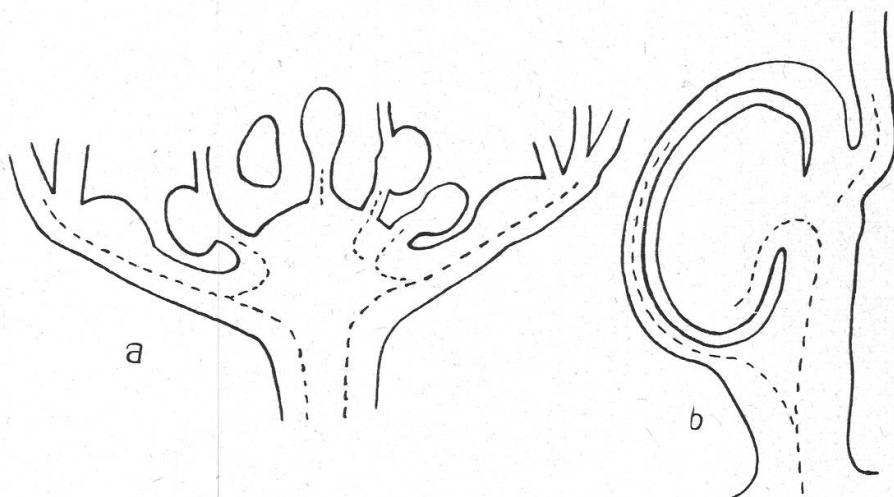


Abbildung 6  
*Potentilla sterilis*, Längsschnitte *a* durch eine Blüte, *b* durch ein Karpell. Vergr. *a* 15fach, *b* 60fach

der Stellung des Griffels zeigt sich ein Unterschied. Er ist hier noch tiefer seitlich inseriert (Abbildung 6 b). Das Karpell ist damit stärker kapuzenförmig (vgl. dazu S. 43, ferner die Untersuchungen von Th. Wolf [1908], der u. a. auf Grund der Griffelgestaltung und -stellung eine Gliederung der Gattung *Potentilla* vorgenommen hat).

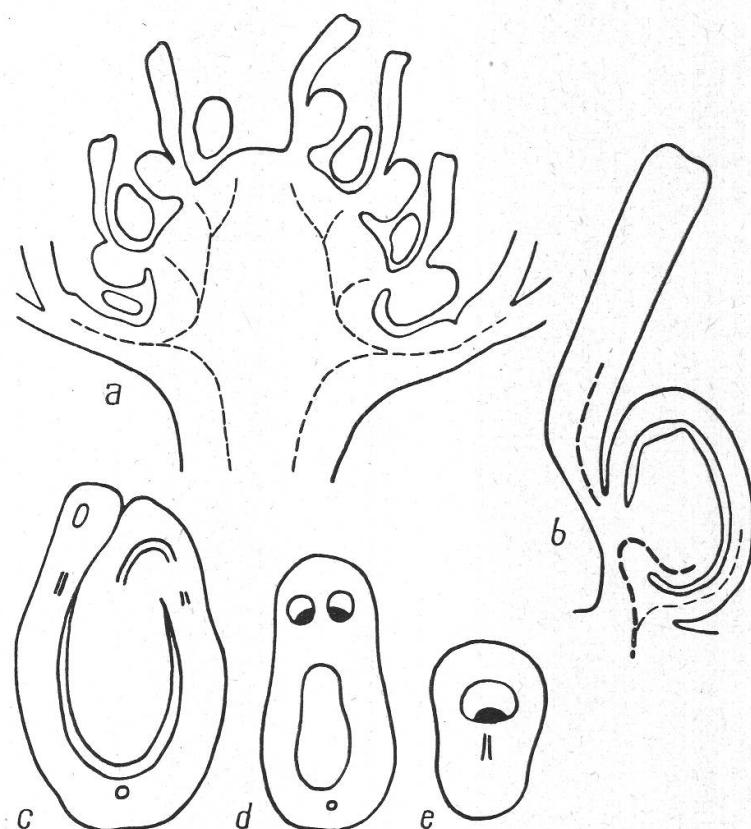
### 3. *Fragaria*

Diese Gattung, von der wir die Spezies *Fragaria vesca* L. untersucht haben, steht *Potentilla* sehr nahe. Dies zeigt sich u. a. auch in der Gestaltung der Blütenachse. Bei *Fragaria* ist der Schalenteil verhältnismäßig schwach ausgebildet, sehr stark dagegen der die zahlreichen Karpelle tragende Achsenkopf, durch dessen Auswachsen später die «Beere» entsteht (Abbildung 7 a).

Die Abbildung 7 b stellt einen Längsschnitt durch ein Karpell dar. Zunächst fällt daran die außerordentliche Dicke des Griffels auf. Dies ist wie bei *Potentilla* auf das Wachstum seiner Epidermiszellen zurückzuführen. Der Griffel trägt eine schwach zweilappige Narbe, die von kleinen Papillen bedeckt ist. Bemerkenswert ist ferner, daß der Griffel sehr tief am Fruchtknoten inseriert ist. Dies bedeutet, daß ein großer Teil der Karpellspreite kapuzenartig über die Samenanlage gewölbt ist. Unterhalb der Ansatzstelle des Griffels beobachtet man am Fruchtknoten eine deutlich ausgebildete Bauchnaht. Am einen der dicht aufeinander-

Abbildung 7

*Fragaria vesca*, a Längsschnitt durch die Blüte, b Längsschnitt durch ein Fruchtblatt, c bis e Querschnitte durch den unteren Teil eines Karpells. Vergr. a 15fach, b 48fach, c bis e 90fach



liegenden Karpellränder ist die einzige Samenanlage inseriert. Die Plazentation ist somit wiederum marginal (Abbildung 7 c). Nur sehr selten kann man zwei Samenanlagen pro Fruchtblatt beobachten. Tiefer unten verschwindet die Bauchnaht. Das Karpell ist in dieser Region schlauchförmig (Abbildung 7 d). Die beiden Leitbündel, die oben in den Fruchtblatträndern verlaufen, nähern sich nach unten immer mehr, verschmelzen aber erst beim Übergang in die Blütenachse (Abbildung 7 e). Dieser Strang, in dem Hadrom und Leptom umgekehrt gelagert sind, ist als Ventralmedianus zu bezeichnen. Das dorsale Leitbündel des Karpelles ist nur sehr schwach entwickelt. Es endigt bereits im Fruchtknoten, während die beiden lateralen Leitbündel bis gegen die Narbe hinauf-

reichen. Von einem dieser Stränge aus wird auch die Samenanlage versorgt (Abbildung 7 c).

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß auch *Fragaria* peltate Karpelle besitzt. Allerdings reicht die ventrale Schlauchwand nicht weit hinauf.

#### 4. Geum

Von den bei uns vorkommenden Arten dieser Gattung sei *Geum rivale* L. eingehend dargestellt. Am Aufbau ihrer Blüten ist die Achse in

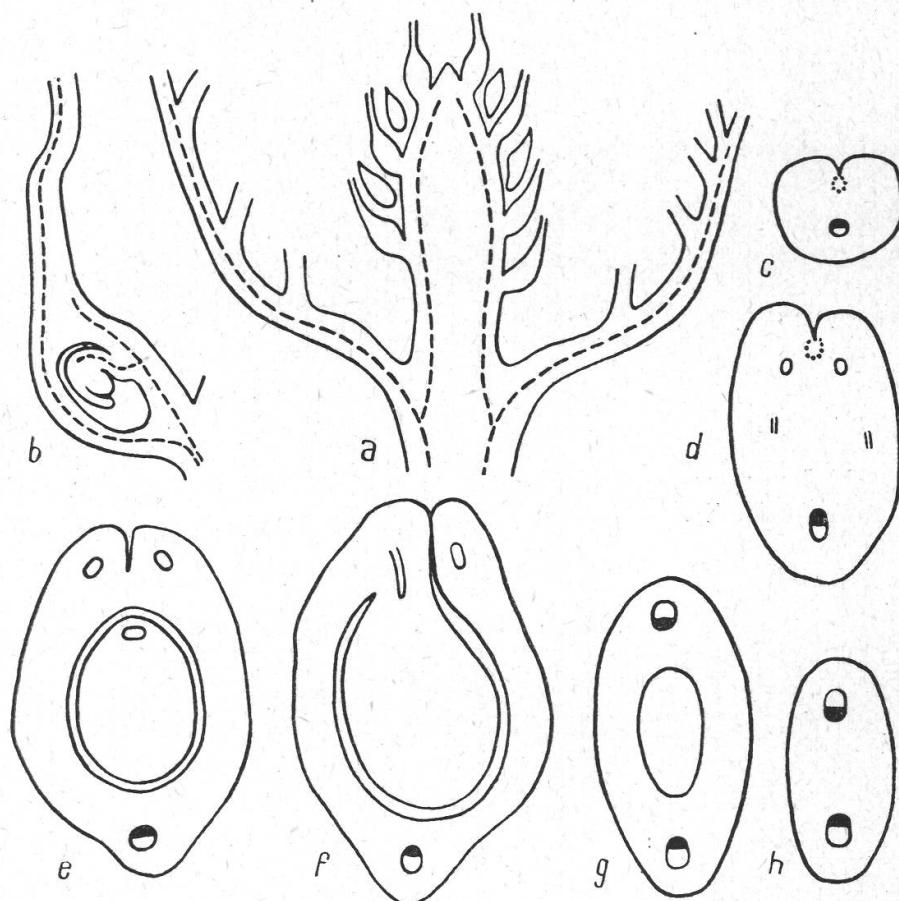


Abbildung 8

*Geum rivale*, schem. Längsschnitte *a* durch die Blüte, *b* durch ein junges Karpell, *c* bis *h* Querschnitte durch ein Fruchtblatt.

Vergr. *a* 8fach, *b* 30fach, *c* bis *h* 90fach

starkem Maße beteiligt. Sie bildet einen breiten Becher, in dessen Mitte sich ein kolbenartiger Fortsatz erhebt. Die Kelch- und Kronblätter sind am Rande des Achsenbechers inseriert, dazu kommen noch die als kleine Spitzen entwickelten Blätter des Außenkelches. Die Stamina sind auf der Innenseite des Bechers angewachsen. Zwischen ihren Ansatzstellen beobachtet man Zonen von plasmareichen Zellen, die Nektarien. Der

Achsenkolben läuft am Ende in eine kurze Spitze aus. Er ist oben vollständig von den sehr zahlreichen Karpellen bedeckt, während seine etwas verschmälerte Basis frei ist (Abbildung 8 a). Dieses Achsenstück ist zum erstenmal von H. Iltis (1913) als *Gynophor* beschrieben worden. Er stellte fest, daß seine Länge stark schwankt und im Mittel 1,5 cm mißt, wobei es aber seine volle Ausdehnung erst bei der Fruchtreife erreicht.

Die *Narbe* von *Geum rivale* ist schwach trichterförmig ausgebildet. Sie wird von einem sehr langen Griffel getragen, der im untersten Drittel eine eigenartige S-förmige Krümmung aufweist. (An dem in Abbildung 8 b gezeichneten, noch sehr jungen Karpell ist die Krümmung bereits angelegt, aber noch nicht voll entwickelt.) An der reifen Frucht bricht der obere Teil ab, während der untere zu einem Griffelhaken wird (vgl. H. Iltis, 1913, und K. W e g e n e r , 1914).

Im Querschnitt ist der *Griffel* mehr oder weniger rundlich. Auf der Oberseite sieht man eine seichte Rinne, unter der ein Kanal mit plasma-reichen Zellen liegt, das Leitgewebe für die Pollenschläuche (Abbildung 8 c). Der ganze Griffel wird nur von einem dorsalen Leitbündel durchzogen. Erst beim Übergang in den Fruchtknoten treten zwei laterale Stränge auf, von denen schwache Seitenäste weggehen (Abbildung 8 d).

Querschnitte durch den oberen Teil des *Fruchtknotens* lassen die Bauchnaht des Karpells erkennen. Links und rechts davon verlaufen die lateralen Leitbündel, ihnen gegenüber der Dorsalmedianus (Abbildung 8 e). Ein etwas tiefer geführter Schnitt zeigt die Insertion der einzigen Samenanlage. Die Plazentation ist wiederum marginal. Unmittelbar darunter verschwindet die Bauchnaht, und die lateralen Leitbündel verschmelzen zum Ventralmedianus (Abbildung 8 f). In der kurzen Stielzone liegen Dorsal- und Ventralmedianus einander gegenüber (Abbildung 8 g).

Die eben mitgeteilten Beobachtungen über den Leitbündelverlauf stimmen weitgehend mit den Untersuchungen von K. S p r o t t e (1940) an *Geum urbanum* überein. Nach unseren Feststellungen zweigt indessen der Funikularnerv viel höher von einem der lateralen Stränge ab.

Während wir den Verlauf der Leitbündel überall deutlich verfolgen konnten, war es uns nicht mit derselben Sicherheit möglich, Hadrom und Leptom zu unterscheiden. Die Verholzung der Xylelemente in den Karpellen alter Blütenknospen ist noch sehr schwach. Zur Auffindung der noch wenig verholzten Membranen leistete uns die Fluoreszenzmikroskopie gute Dienste, auch mit Hilfe des polarisierten Lichtes wurde das Erkennen erleichtert.

Gestaltung und Leitbündelverlauf zeigen, daß die Fruchtblätter unten schlauchförmig sind. Dieser Befund wird durch die Entwicklung bestätigt, die von P a y e r (1857) untersucht worden ist. Seine Bilder junger

Karpelle von *Geum urbanum* lassen die Querzone erkennen, die zur ventralen Schlauchwand auswächst.

### 5. Dryas

Die einzige bei uns vorkommende Spezies *Dryas octopetala* L. besitzt eine schüsselförmige Blütenachse. An ihrem Rand sind Kelch-, Kron-

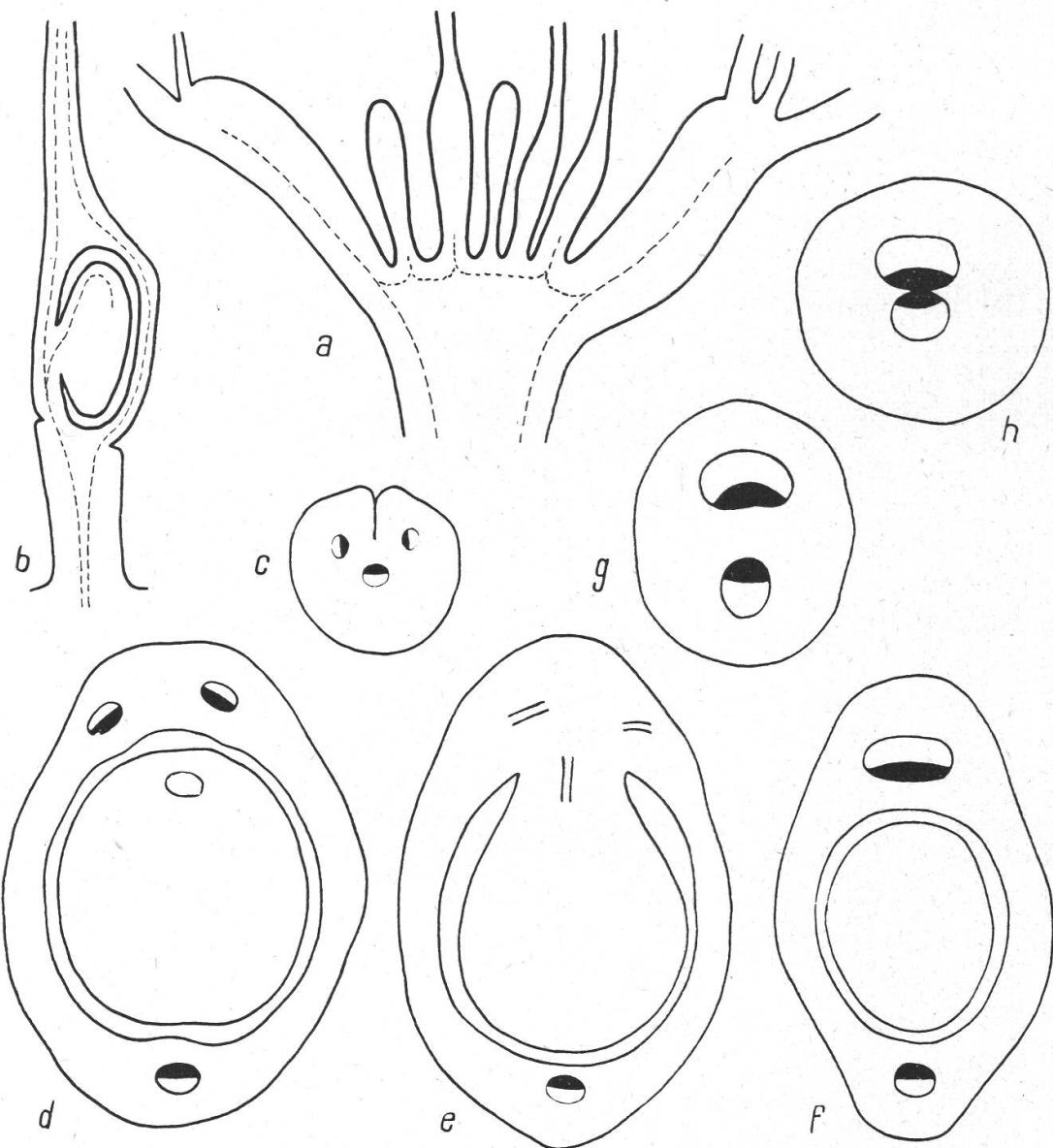


Abbildung 9

*Dryas octopetala*, schem. Längsschnitte *a* durch die Blüte, *b* durch ein Fruchtblatt, *c* bis *h* Querschnitte durch ein Karpell.

Vergr. *a* 14fach, *b* 30fach, *c* bis *h* 115fach

und Staubblätter angewachsen. Die zahlreichen Karpelle stehen am Grunde der Achsenschale, der im Gegensatz zu allen bis anhin unter-

suchten Gattungen nur schwach aufgewölbt ist. Die Blütenachse ist innen, vor allem gegen die Stamina zu, polsterförmig verdickt. Die Zellen dieser Zone sind sehr plasmareich und scheiden den Nektar aus (Abbildung 9 a).

Die *Narbe* von *Dryas* ist nur schwach entwickelt und geht ohne scharfe Grenze in den Griffel über. Dieser sowie der Fruchtknoten und der Grund der Achsenschale tragen lange Haare. Die Griffelhaare dienen zur Verbreitung der Früchte, die zu den Federschweiffliegern gehören. Im Querschnitt zeigt der *Griffel* eine tiefe Rinne, die der morphologischen Oberseite des Karpells entspricht. Es wird von drei Leitbündeln, einem medianen und zwei lateralen, durchzogen (Abbildung 9 c).

Querschnitte durch den *Fruchtknoten* zeigen, daß die Karpellspreite hier einen fast vollkommen geschlossenen Schlauch bildet. Eine Bauchnaht ist nur ganz oben feststellbar. In der obren Region des Fruchtknotens beobachtet man die gleichen Leitbündel wie im Griffel. Die beiden lateralen Stränge nähern sich unten immer mehr und verschmelzen samt dem Strang der Samenanlagen zu einem großen Leitbündel, das dem dorsalen gegenüberliegt und umgekehrte Lagerung von Hadrom und Leptom zeigt. Es ist dies der bereits mehrfach erwähnte Ventralmedianus (Abbildung 9 d—f).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Karpelle von *Dryas* ausgesprochen peltat sind, und zwar reicht die ventrale Schlauchwand weit hinauf. Sie trägt auch die einzige Samenanlage (vgl. S. 48). Diese ist aufsteigend-anatrop und besitzt eine ventrale Raphe (Abbildung 9 b).

Von allen bis anhin untersuchten Arten zeigt *Dryas* die längsten *Karpellstiele*. Sie erreichen beinahe die Länge des Fruchtknotens und sind durch einen scharfen Einschnitt von der Karpellspreite getrennt (Abbildung 9 b). In dem im Querschnitt runden Karpellstiel verlaufen Dorsal- und Ventralmedianus. Er ist somit unifazial. Die beiden Leitbündel nähern sich nach unten immer mehr bis zur Berührung (Abbildung 9 g und h), so daß beinahe ein bikollateraler Strang entsteht, wie ihn W. Troll (1932) von *Thalictrum aquilegiifolium* festgestellt hat.

## B. Kerrieae

### Kerria

Aus dieser nur wenige Genera umfassenden Gruppe der Rosoideen haben wir *Kerria japonica* (L.) DC. untersucht. Die Blütenachse bildet eine trichterförmige Schale, an deren Rand die Kelch- und Kronblätter inseriert sind. Die zahlreichen Stamina sind an der Innenfläche der Achsenschale angewachsen. Nektarien werden nicht entwickelt. Am Grunde der Achse stehen die fünf vollkommen freien Karpelle in einem Kreis. Zwischen den Fruchtblättern beobachtet man lange, unverzweigte

Haare. Im Gegensatz zu den meisten *Potentilleae* ist hier die Blütenachse im Zentrum ganz flach und zeigt nicht die geringste Aufwölbung (Abbildung 10 a). Die *Narbe* ist schwach entwickelt und gegenüber dem *Griffel* nur wenig verdickt. Dieser ist im Querschnitt mehr oder weniger rundlich und zeigt eine deutliche Rinne auf der morphologischen Oberseite (Abbildung 10 b). Er wird von drei Leitbündeln durchzogen, die bis unter die Narbe reichen.

Die Abbildung 10 c zeigt einen Querschnitt durch die *Fruchtknotenregion*. Die Karpellränder liegen hier dicht aufeinander und bilden die Bauchnaht. Am einen Karpellrand ist die einzige Samenanlage ange-

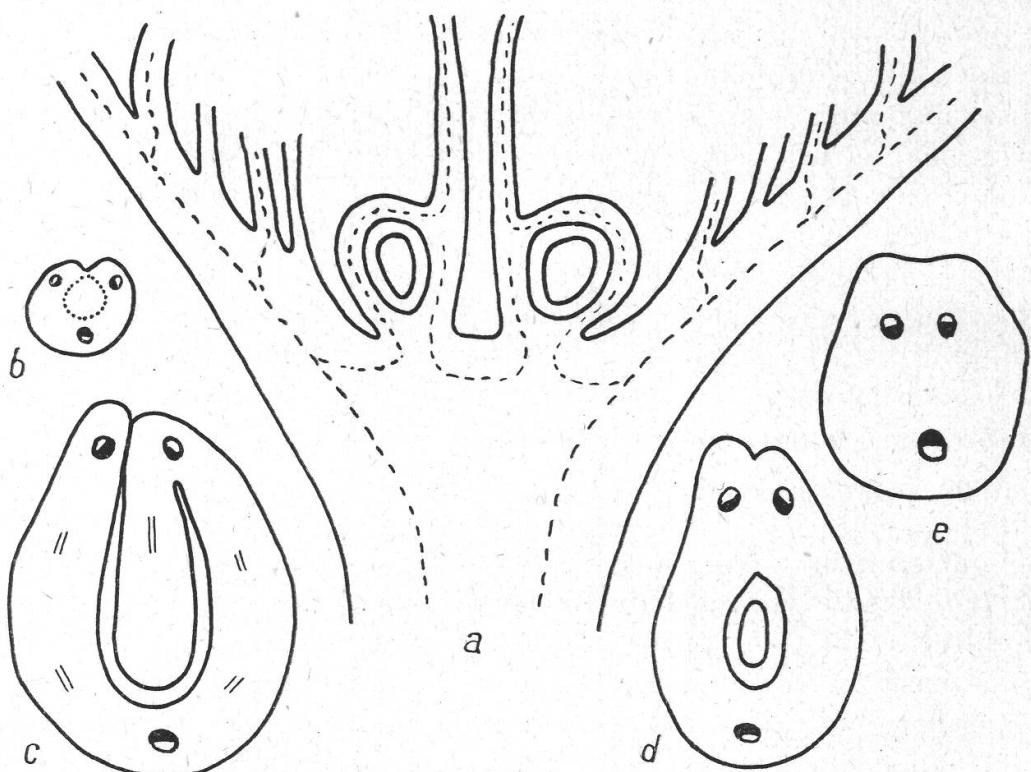


Abbildung 10

*Kerria japonica*, a Längsschnitt durch die Blüte, b bis e Querschnitte durch ein Karpell. Vergr. a 26fach, b bis e 60fach

wachsen. Sie ist, wie aus Längsschnitten ersehen werden kann, anatrop hängend mit ventraler Raphe. Auch in dieser Region beobachtet man drei Leitbündel, ein medianes und zwei laterale; dazu kommen noch Verzweigungen dieser Stränge.

In tiefer geführten Querschnitten verschwindet die Bauchnaht allmählich. Die beiden lateralen Leitbündel verschmelzen aber nicht miteinander, sondern führen getrennt bis in die Blütenachse (Abbildung 10 d und e). Bei *Kerria* kommt es somit nicht zur Bildung eines Ventralmedianus, die Fruchtblätter scheinen dementsprechend *impeltat* zu sein (vgl. S. 47).

## C. Filipenduleae

### Filipendula

Diese Tribus umfaßt nur die Gattung *Filipendula*. Sie wurde früher mit dem Genus *Spiraea* (1. Unterfamilie *Spiraeoideae*) vereinigt und erst später zu den *Rosoideen* gestellt. Wir haben *Filipendula Ulmaria* (L.)

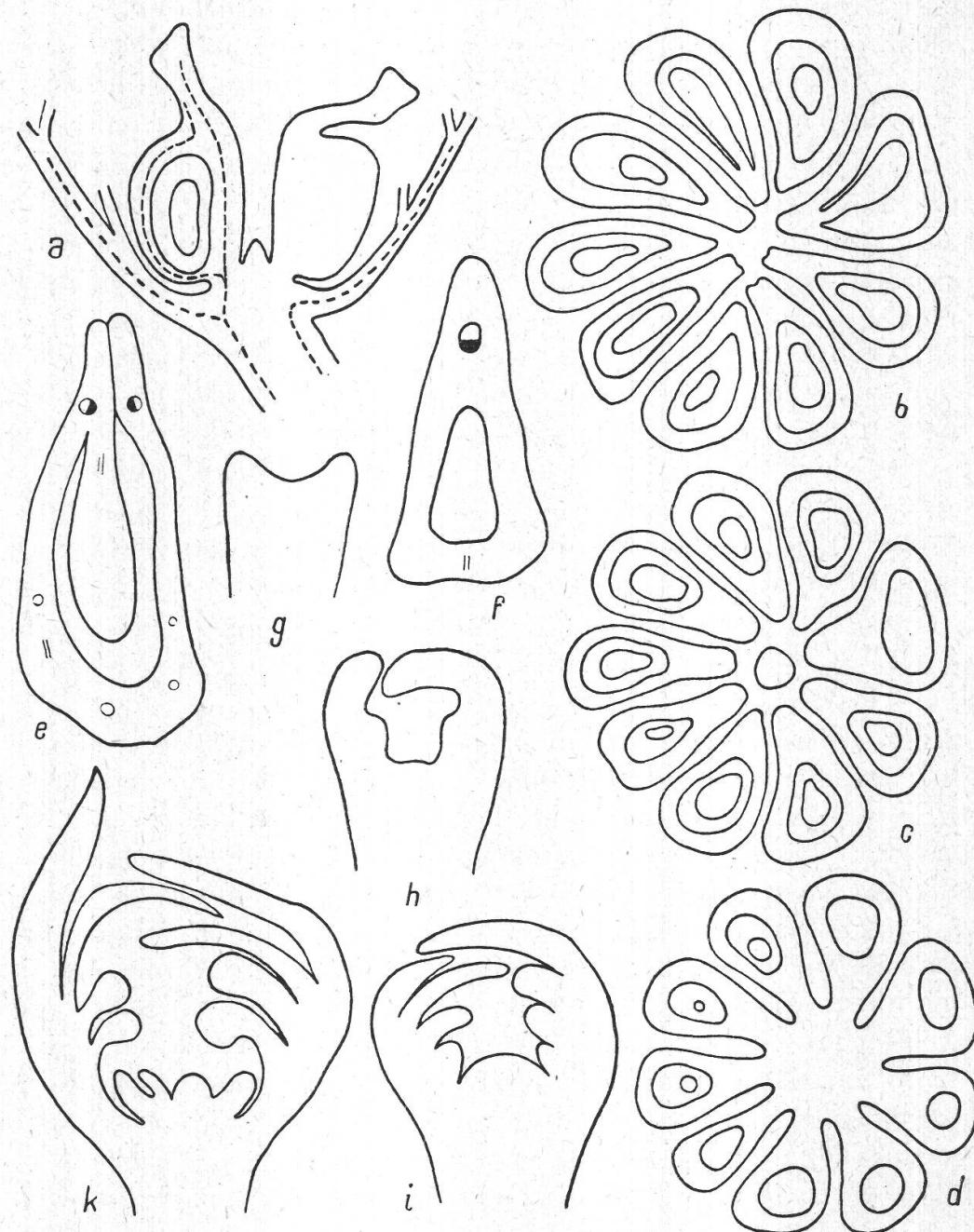


Abbildung 11

*Filipendula Ulmaria*, a Längsschnitt durch die Blüte, b bis d Querschnitte durch das Gynoecium, e und f Querschnitte durch ein Karpell, g bis k Längsschnitte durch Blütenknospen.

Vergr. a 30fach, b bis d 45fach, e, f und i 90fach, g und h 115fach, k 60fach

Maxim. untersucht. Die *Blütenachse* ist schalenförmig gebaut. An ihrem Rande stehen die Kelch- und Kronblätter, während die Stamina an der Innenseite des Bechers inseriert sind. Am Grunde der Schale bildet die Blütenachse eine kleine kegelförmige Spitze. Seitlich daran sind die Karpelle angewachsen. Die Spitze dieses Achsenfortsatzes ragt noch etwas in den von den Fruchtblättern gebildeten Kanal hinein (Abbildung 11 *a, c* und *d*, vgl. dazu auch S. 40). Die Zahl der Karpelle schwankt zwischen 5 und 10. Der kurze *Griffel* ist stark nach außen gekrümmmt. Er trägt eine verdickte *Narbe*, die von sehr zahlreichen Papillen bedeckt ist.

Schnitte durch den oberen Teil der *Fruchtknotenregion* (Abbildung 11 *e*) lassen deutlich die Bauchnaht des Karpelles erkennen. Beide Karpellränder tragen je eine Samenanlage. Die Plazentation ist also marginal. Die Samenanlagen sind anatrop hängend und besitzen eine ventrale Raphe. Das mediane Leitbündel des Fruchtblattes reicht bis in den Griffel hinauf, ist aber nur schwach ausgebildet. Viel stärker sind die beiden lateralen Stränge, die in den Karpellrändern verlaufen und von denen aus die Samenanlagen versorgt werden (Näheres vgl. S. 45). Die weiteren Stränge sind Abzweigungen der lateralen Leitbündel. Die Bauchnaht verschwindet tiefer unten, und die beiden seitlichen Leitbündel verschmelzen zum Ventralmedianus (Abbildung 11 *f*). Die Karpelle von *Filipendula* sind somit peltat. Beim Übergang in die Blütenachse vereinigen sich Dorsal- und Ventralmedianus (Abbildung 11 *a*).

Die reifen Früchte sind spiraling zusammengewunden. Diese Drehung ist bereits in den Querschnitten durch Blütenknospen angedeutet (Abbildung 11 *b—d*).

Ergänzend haben wir die *Entwicklungsgeschichte* untersucht. Schnitte durch ganz junge Blütenknospen (Abbildung 11 *g* und *h*) lassen deutlich die besondere Gestaltung der Blütenachse erkennen. Der Vegetationspunkt wächst vor allem außen und bildet so die Achsenschale. An ihrem Rand entstehen die Blütenhüllblätter. Die Abbildung 11 *i* zeigt die Anlage der Stamina von außen-oben nach innen-unten fortschreitend. Im Zentrum beobachtet man eine schwach aufgewölbte Kuppe. An dieser werden die Karpelle angelegt, während der Rest zu der bereits erwähnten Achsen spitze wird (Abbildung 11 *k*). Das in dieser Figur links gezeichnete Karpellprimordium ist median getroffen. Man erkennt die Karpellspreite mit ihrer Spitze. Ihr gegenüber liegt die zur ventralen Schlauchwand auswachsende Querzone. Somit bestätigt auch die Entwicklungsgeschichte, daß die Karpelle peltat sind.

#### D. *Sanguisorbeae*

In dieser Tribus sind Gattungen vereint, die eine krugförmige Blütenachse besitzen.

## 1. *Agrimonia*

Wir untersuchten die bei uns weit verbreitete Spezies *Agrimonia Eupatoria L.* Der Rand des Achsenkruges ist nach innen und oben stark verdickt und läßt nur eine kleine Öffnung frei, durch die die beiden Griffel herausragen. Im Gegensatz zu andern *Sanguisorbeae* enthält die Achsenverdickung keine Nektar ausscheidenden Zellen. Unterhalb derselben sind die Kelch-, Kron- und Staubblätter angewachsen. Darunter setzen zahlreiche Stacheln an, deren Spitzen hakenartig gekrümmmt sind. Sie dienen der epizoischen Verbreitung der Früchte. Diese Stacheln wer-

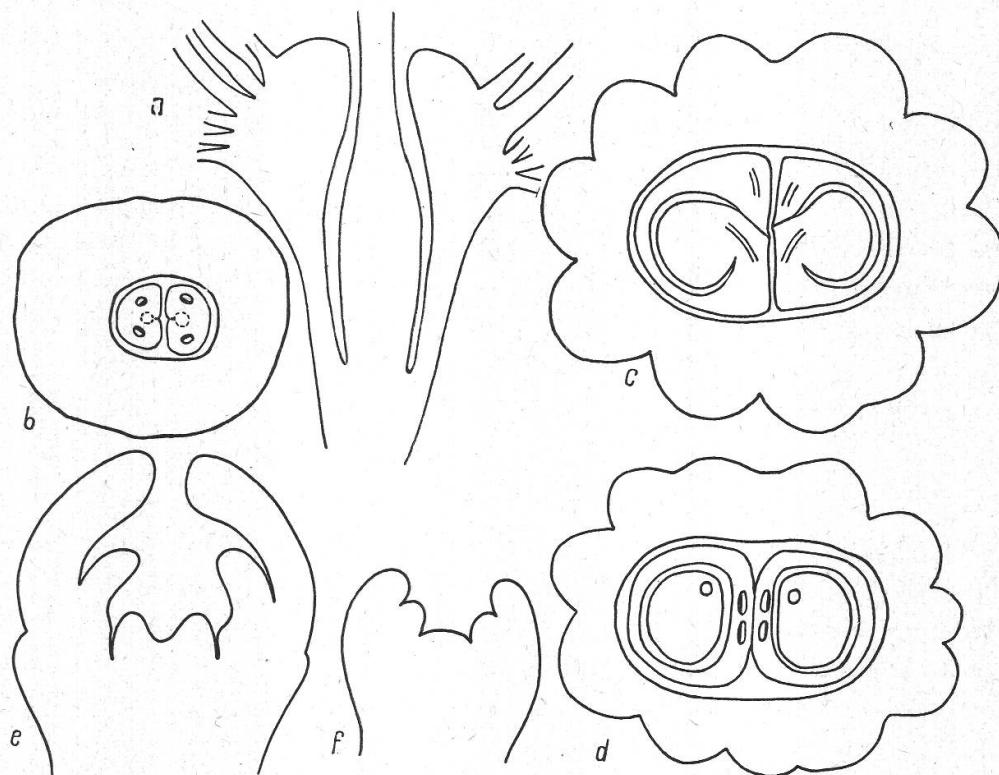


Abbildung 12

*Agrimonia Eupatoria*, a Längs-, b bis d Querschnitte durch die Blüte, e und f Längsschnitte durch junge Blütenknospen.  
Vergr. a 18fach, b bis d 30fach, e und f 72fach

den vielfach als umgewandelter Außenkelch aufgefaßt, demgegenüber bezeichnen andere Forscher sie als Trichome. Nach unten verjüngt sich der Achsenkrug und zeigt an seiner Oberfläche längs verlaufende Rippen. *Agrimonia* bildet zwei Karpelle aus, die am Grunde der Achse angewachsen sind (Abbildung 12 a—d).

Die Karpellspreite ist in der Narbenregion etwas ausgebreitet und vor allem nach den Seiten zu schwach verlängert, so daß die Narbe zweilappig wird. Die Oberfläche zeigt zahlreiche Papillen.

Die langen Griffel sind im Querschnitt halbkreisförmig mit einer seichten Rinne an der Oberseite. Darunter liegt das Leitgewebe für die

Pollenschläuche. Im Griffel konnten wir nur zwei seitliche Leitbündel feststellen (Abbildung 12 b). An der Stelle, wo normalerweise der Dorsalmedianus verläuft, beobachteten wir lediglich eine Gruppe von kleinen Zellen ohne besondere Differenzierung.

Die *Fruchtknoten* sind vollkommen im Achsenkrug eingeschlossen. Sie zeigen im oberen Teil eine deutliche Bauchnaht. Jedes Karpell bildet nur eine Samenanlage, die am einen der dicht aufeinanderliegenden Fruchtblattränder entspringt (Abbildung 12 c). Die Plazentation ist somit wiederum marginal. Die Samenanlagen sind anatrop hängend mit ventraler Raphe. Unterhalb ihrer Ansatzstelle hört die Bauchnaht auf. Die beiden lateralen Leitbündel des Karpells nähern sich bis zur Berührung, ohne aber vollkommen zu verschmelzen (Abbildung 12 d). Es kommt somit bei *Agrimonia* nicht zur Bildung eines Ventralmedianus (vgl. S. 46).

Die Abbildung 12 e und f stellt Längsschnitte durch zwei junge Blütenknospen dar. Ähnlich wie bei *Filipendula* zeigt sich auch hier das starke Wachstum des Vegetationspunktes an der Peripherie, wodurch die Achsenschale zustande kommt, sowie die Anlage der Blütenblätter von außen oben nach innen unten.

## 2. *Alchemilla*

Aus dieser viele Arten und Formen umfassenden Gattung haben wir *Alchemilla vulgaris* L. untersucht. Die *Blütenachse* hat die Gestalt eines tiefen Bechers. Sein Rand ist nach innen stark verdickt und bildet das Nektarium. Außerhalb desselben sind die Stamina und die Kelchblätter inseriert. Dazu kommt noch der Außenkelch, während die Krone fehlt. Am Grunde des Achsenbechers steht das einzige Karpell (Abbildung 13 a).

Die *Narbe* von *Alchemilla* ist kugelig und vollkommen von sehr dichtstehenden Papillen bedeckt. In den offenen Blüten ragen Narbe und Griffel etwas aus dem Achsenbecher heraus.

Der *Griffel* ist im Querschnitt vollständig rund (Abbildung 13 b). Im Innern sieht man das Leitgewebe für die Pollenschläuche. Dagegen ist die morphologische Oberseite des Karpells äußerlich nicht oder höchstens als ganz schwache Rinne wahrnehmbar. Leitbündel konnten wir keine beobachten.

Der Griffel setzt tief seitlich am *Fruchtknoten* an (Abbildung 13 a). Das Karpell ist somit ausgesprochen kapuzenförmig. Unmittelbar unterhalb der Ansatzstelle des Griffels erkennt man die Bauchnaht des Fruchtblattes (Abbildung 13 c). Am einen Karpellrand steht die einzige, aufsteigende Samenanlage. In dieser Zone zeigt das Fruchtblatt zwei Leitbündel, die in den Karpellrändern verlaufen. Von einem derselben aus wird die Samenanlage versorgt. Ein dorsales, in der Mittellinie des Fruchtblattes verlaufendes Leitbündel haben wir nicht nachweisen kön-

nen. Tiefer unten verschwindet die Bauchnaht. Die lateralen Bündel nähern sich (Abbildung 13 d) und verschmelzen miteinander beim Übergang in den *Karpellstiel*. Dieses sehr ausgeprägte Organ ist im Querschnitt rund (Abbildung 13 e). Sein einziges Leitbündel entspricht dem Ventralmedianus eines peltaten Blattes. Die Karpelle von *Alchemilla* besitzen somit unifaziale Stiele, ähnlich wie *Dryas* und andere Gattungen, nur daß bei diesen auch der Dorsalmedianus entwickelt ist. Leider war es uns nicht möglich, die Struktur der Leitbündel zu untersuchen, da in dem von uns untersuchten Material (alte Blütenknospen) nur wenige Hadromelemente erkennbar waren.

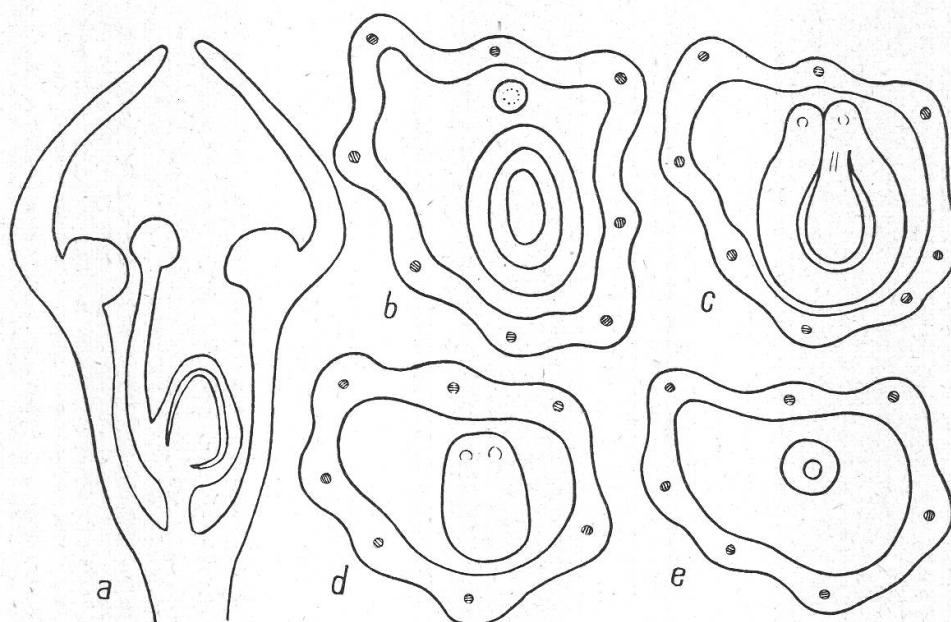


Abbildung 13  
*Alchemilla vulgaris*, a Längsschnitt, b bis e Querschnitte durch eine Blüte. Die Leitbündel des Achsenbechers sind schraffiert.  
 Vergr. a 30fach, b bis e 48fach

Die peltate Struktur der *Alchemilla*-Karpelle geht auch aus der Entwicklungsgeschichte hervor, die von P a y e r (1857) untersucht worden ist. In mehreren seiner Figuren ist die Querzone des Fruchtblattes zu erkennen, die allerdings bei *Alchemilla* nur wenig auswächst.

### 3. Sanguisorba

Von dieser Gattung haben wir die beiden bei uns häufig vorkommenden Spezies untersuchen können. Wir beginnen mit *Sanguisorba minor* Scop.

Die kugeligen Infloreszenzen tragen meistens unten männliche, in der Mitte zwittrige und oben weibliche Blüten. Die *Blütenachse* hat die Form eines Bechers, der sich nach unten etwas verschmälert. Im Quer-

schnitt ist er vierkantig. Der obere Rand ist stark verdickt, so daß der Becher nur eine enge Öffnung hat. Außerhalb der Verdickung setzen die Stamina und Kelchblätter an. Krone und Außenkelch fehlen. Die Karpelle sind am Grunde des Achsenbechers angewachsen, wobei ihr Fruchtknotenabschnitt vollkommen von der Achse umschlossen wird (Abbildung 14). Die Zahl der Karpelle beträgt 2 oder 1. Im letzteren Fall steht das einzige Karpell oft nicht genau in der Mitte, sondern etwas seitlich. Daneben erhebt sich ein kleiner Höcker, der als rudimentäres Karpell zu betrachten ist.

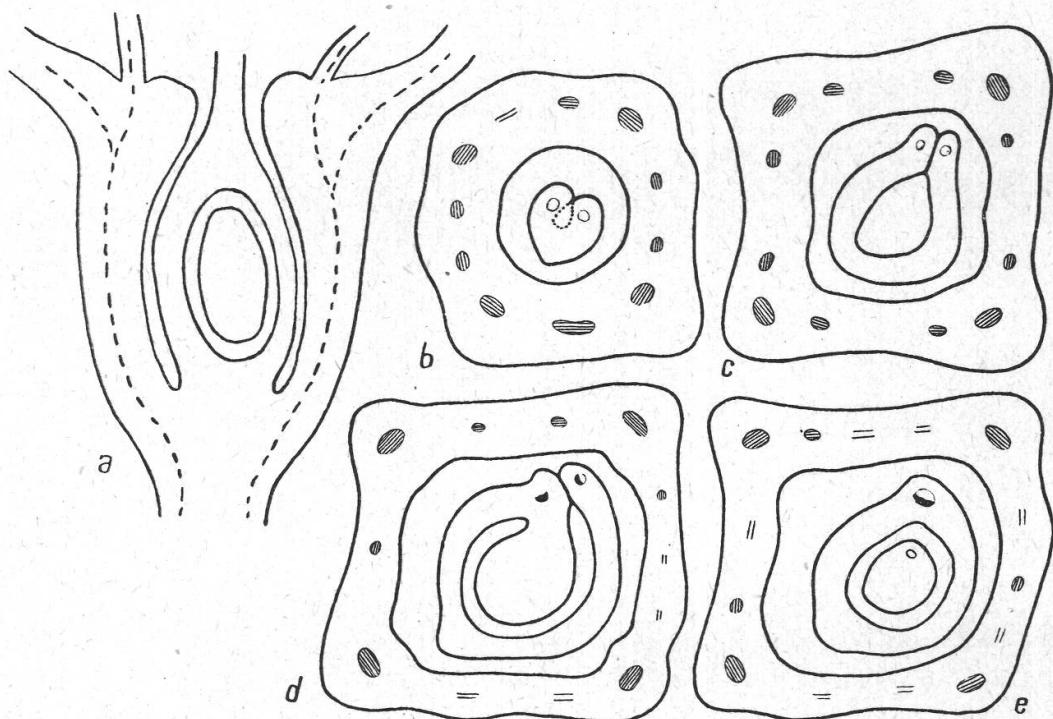


Abbildung 14

*Sanguisorba minor*, a Längsschnitt, b bis e Querschnitte durch eine Blüte.  
Leitbündel des Achsenbechers schraffiert. Vergr. a 48fach, b bis e 60fach

Die *Narbe* ist federartig in zahlreiche Lappen aufgeteilt. Diese sind ausgebreitet und tragen viele Papillen.

Der *Griffel* ist im Querschnitt rundlich und zeigt eine deutliche Rinne auf der morphologischen Oberseite. Darunter liegt das Leitgewebe für die Pollenschläuche. Links und rechts davon verläuft je ein Leitbündel (Abbildung 14 b). Einen dorsalen Strang konnten wir weder im Griffel noch im Fruchtknoten nachweisen.

In der *Fruchtknotenregion* fällt einem zunächst die sehr deutlich sichtbare Bauchnaht des Karpells auf (Abbildung 14 c). Jedes Fruchtblatt bildet eine marginal stehende Samenanlage (Abbildung 14 d). Sie ist anatrop hängend und besitzt eine ventrale Raphe. Die Samenanlage

wird von einem der lateralen Leitbündel aus versorgt. Unterhalb der Insertionsstelle verschwindet die Bauchnaht, und die beiden in den Karpellrändern verlaufenden Stränge verschmelzen zu einem Ventralmedianus (Abbildung 14 e). Dieser führt durch eine ganz kurze Stielzone in die Blütenachse. Auch *Sanguisorba* hat somit peltate Karpelle.

*Sanguisorba officinalis* L. unterscheidet sich in folgenden Punkten von der eben dargestellten Art: Die Blüten sind durchwegs zwittrig und enthalten stets nur ein Karpell. Darin konnten wir ein allerdings nur schwach entwickeltes dorsales Leitbündel beobachten. Der Rand der Blütenachse ist bei *Sanguisorba officinalis* noch etwas stärker verdickt und enthält nektarausscheidende Zellen. Auch der große Wiesenkopf hat stark entwickelte Narben, aber doch nicht so extrem wie die andern Spezies. Diese Erscheinungen, wozu noch die größere Staubblattzahl bei *Sanguisorba minor* kommt, stehen im engsten Zusammenhang mit der Blütenbiologie. Die Infloreszenzen von *Sanguisorba officinalis* werden von Insekten besucht, während bei *Sanguisorba minor* vorwiegend Windbestäubung eintritt.

P a y e r (1857) hat die Entwicklungsgeschichte der Blüten beider Arten untersucht und in sehr schönen Figuren dargestellt. Seine Bilder zeigen in seltener Klarheit das Auswachsen der Karpellquerzone zur ventralen Schlauchwand.

#### E. Roseae

##### Rosa

Aus dieser äußerst formenreichen Gattung haben wir *Rosa pendulina* L. untersucht. Die Blütenachse ist krug- bis urnenförmig. Ihr freier Rand ist nach innen schwach verdickt und bildet einen diskusartigen Ringwall, der aber keinen Nektar ausscheidet. Außerhalb des Diskus stehen die Staub-, Kron- und Kelchblätter. Die zahlreichen Karpelle sind in der unteren Hälfte des Achsenkruges basal und seitlich angewachsen (Abbildung 15 a—c).

Über die Gestaltung der Karpelle orientieren die Längs- und Querschnitte der Abbildungen 15 d und 16.

Die Narbe ist gegenüber dem Griffel ziemlich stark verdickt. Das Fruchtblatt ist in dieser Region etwas ausgebreitet und trägt sehr zahlreiche Papillen. Der lange Griffel hebt die Narbe etwas aus dem Achsenkrug heraus. Im Querschnitt ist er rundlich. Die morphologische Oberseite ist als schwach entwickelte Rinne sichtbar. Darunter liegt das Leitgewebe für die Pollenschläuche. Der Griffel wird von einem medianen und zwei lateralen Leitbündeln durchzogen (Abbildung 16 a).

Beim Übergang in den Fruchtknoten treten zu diesen Leitbündeln noch Verzweigungen (Abbildung 16 b). Diese Figur und die folgende (Abbildung 16 c) lassen die Bauchnaht des Fruchtblattes erkennen. Am

einen der dicht aufeinanderliegenden Karpellränder ist die meist einzige Samenanlage inseriert. Die Plazentation ist somit wiederum marginal. Wie die Abbildung 15 *d* zeigt, ist die Samenanlage anatrop und besitzt eine ventrale Raphe. In tiefer geführten Querschnitten verschwindet die Bauchnaht. Die lateralen Leitbündel nähern sich immer mehr und verschmelzen schließlich zu einem Ventralmedianus (Abbildung 16 *d—f*).

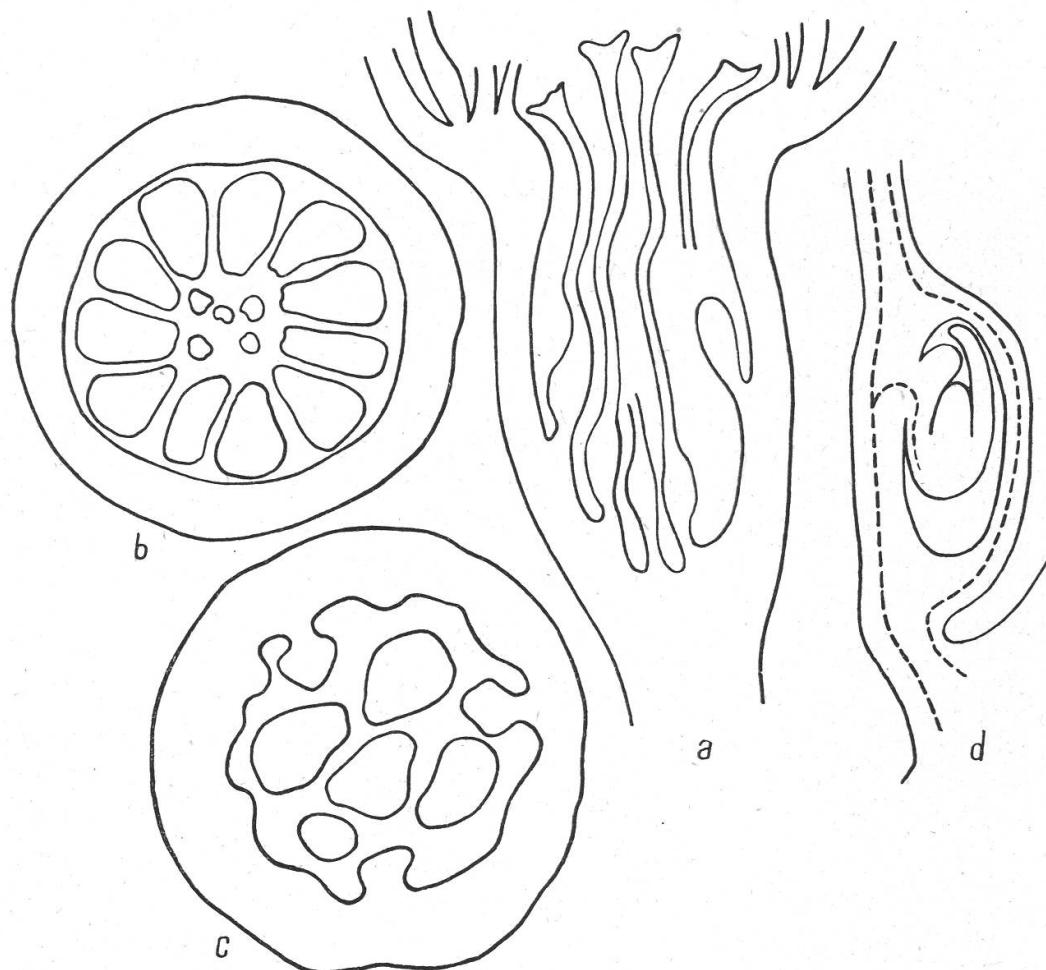


Abbildung 15  
*Rosa pendulina*, *a* Längs-, *b* und *c* Querschnitte durch eine Blüte,  
*d* Längsschnitt durch den Fruchtknoten.  
 Vergr. *a* 8fach, *b* und *c* 13fach, *d* 30fach

Das Karpell wird von einem ziemlich langen *Stiel* getragen. Dieser zeigt einen ovalen Querschnitt. Darin verlaufen Dorsal- und Ventralmedianus. In den Karpellstiel treten aber noch weitere Stränge ein, die vor dem Übergang in die Spreite mit den beiden Hauptsträngen verschmelzen (Abbildung 16 *g*).

Wie aus dem obenstehenden hervorgeht, hat *Rosa pendulina* peltate Karpelle. Dies zeigt sich auch bei der Untersuchung von Karpellprimordien (vgl. P a y e r , 1857).

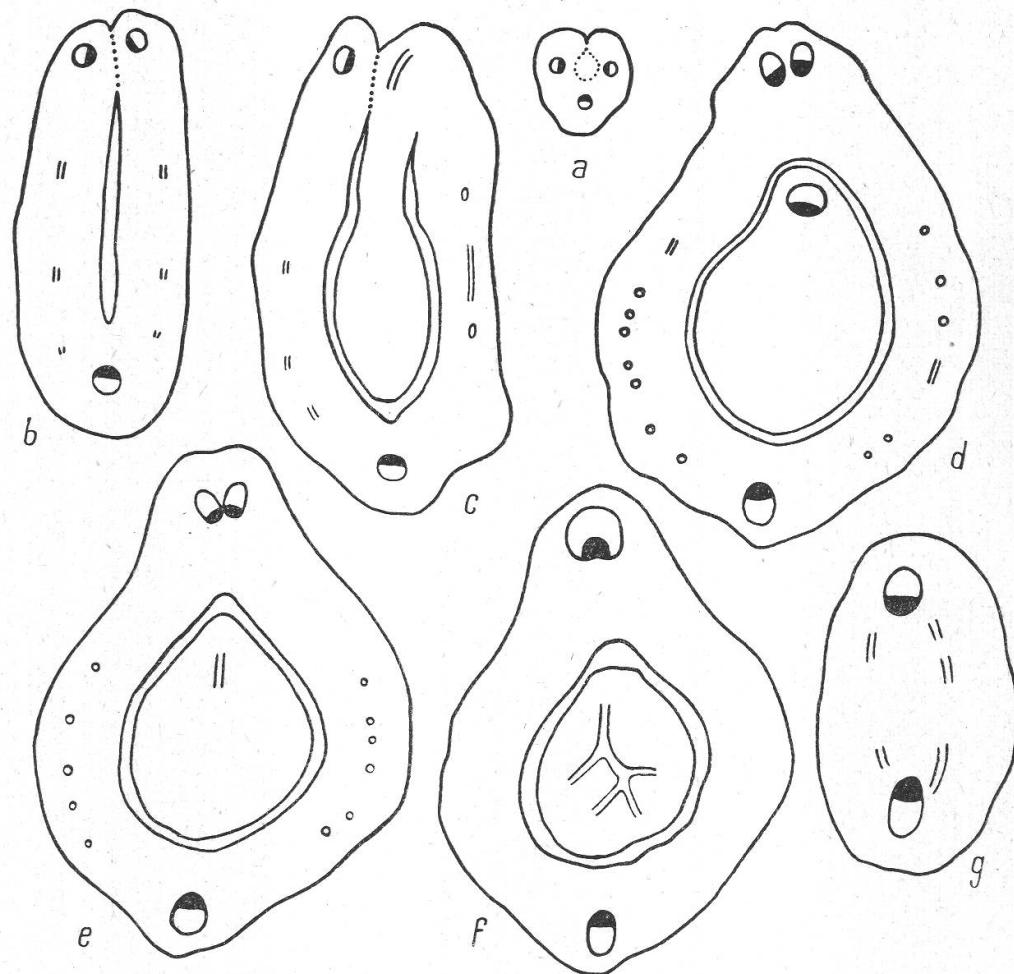


Abbildung 16  
*Rosa pendulina*, schem. Querschnitte durch ein Karpell. Vergr. 58fach

## F. Zusammenfassung und Vergleich

### 1. Blütenachse

Am Aufbau der Rosoideen-Blüten nimmt die Achse entscheidenden Anteil, wobei freilich verschiedene Abstufungen zu beobachten sind. Darüber hinaus wirkt die Blütenachse maßgebend an der *Fruchtbildung* mit, finden wir doch gerade bei Rosoideen zahlreiche *Sammelfrüchte*, bei denen die aus den einzelnen Karpellen hervorgehenden Früchte durch die Achse zusammengehalten werden.

Bei allen Rosoideen bildet die Blütenachse einen *Becher*, dessen Gestaltung bei den einzelnen Gattungen recht verschieden sein kann. Bei einem Teil der Genera kommt dazu ein *zentraler Achsenfortsatz*, der wiederum sehr unterschiedlich geformt ist. Die Kelch- und Kronblätter sind stets am Rand des Achsenbechers inseriert. Dasselbe gilt oftmals für die Stamina, doch können sie auch auf der Innenfläche der Achsen-

schale stehen, so bei *Kerria*, *Geum* usw. (über die Stellung der Karpelle vgl. S. 40).

Über die *morphologische Natur des Achsenbechers* sind sehr verschiedene Ansichten geäußert worden. Ohne auf diese Theorien näher einzutreten zu können, sei kurz folgendes erwähnt: A. Hillmann (1910) vertritt die Ansicht, daß der Becher von *Rosa* (und auch der *Pomoideen*) als Achsenorgan zu betrachten sei, während er bei allen anderen *Rosaceen* ein kongenital verwachsene Blattgebilde darstelle. A. Hillmann gelangt zu dieser Auffassung vor allem auf Grund von Untersuchungen des Leitbündelverlaufes im Becher, wobei er das Verhalten der Stamina-bündel als besonders wesentlich betrachtet. So wichtig der Leitbündel-verlauf für die Deutung morphologischer Fragen sein kann, so muß doch immer wieder darauf hingewiesen werden, daß er nie als einziges Kriterium verwendet werden darf. Darüber hinaus ist es wenig wahrscheinlich, daß ein Gebilde, dessen Formbeziehungen selten schön zutage treten, bald Achsen-, bald Blattnatur besitzt. Sehr erwünscht wären histogenetische Untersuchungen, wie sie W. Leinfellner (1941) an unterständigen Fruchtknoten durchgeführt hat. Durch das Studium des zellenmäßigen Aufbaues der Blütenanlage von *Eryngium planum* konnte er zeigen, daß der unterständige Fruchtknoten durch kongenitale Verwachsung der Karpelle mit der becherartigen Blütenachse zustande kommt. Die gleichen Vorbehalte sind auch gegenüber den neueren Untersuchungen von G. Jackson (1934) zu machen.

Als Ausgangspunkt der *vergleichenden Betrachtung* wählen wir Gestalten, wie sie bei *Fragaria* und manchen *Potentilla*-Arten vorkommen (Abbildung 17 a). Bei *Fragaria* ist die Schale schwach entwickelt. Der zentrale Teil der Blütenachse hat die Form eines runden Kopfes. Er wird zur «Beere». Ähnliche Formen findet man bei manchen Spezies der Gattung *Potentilla*. Nur ist die Schale meist etwas größer, und der Achsenkopf wird manchmal durch einen kurzen Hals getragen. Von hier aus läßt sich die Entwicklung nach zwei Richtungen hin verfolgen:

1. Unmittelbar schließt sich *Rubus* an. Die Blütenachse dieser Gattung unterscheidet sich nur darin von den eben dargestellten Verhältnissen, daß der zentrale Teil kegelförmig wird und in einer kleinen Spitze endigt (Abbildung 17 b). Bei *Geum* ist die Achsenschale zu einem Becher vergrößert und vertieft, während der zentrale Fortsatz wesentlich verlängert ist. Daran beobachtet man eine Differenzierung in einen etwas verschmälerten Stiel. H. Iltis (1913) spricht mit Recht von einem *Gynophor*. Dieses trägt den schwach verdickten Kolben mit den zahlreichen Karpellen (Abbildung 17 c).

2. Wie bereits mitgeteilt (vgl. S. 22), fanden wir innerhalb der Gattung *Potentilla* einige Arten mit reduziertem Achsenkopf. Er ist schließlich nur noch als schwach aufgewölbte Kuppe sichtbar (Abbil-

dung 17 d). Hier ist nun *Dryas* anzuschließen. Die Blütenachse besteht nur noch aus einer breiten Schale, an deren Grund die Karpelle inseriert sind (Abbildung 17 e).

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Blütenachsen der *Potentilleae* sehr enge Formbeziehungen zeigen.

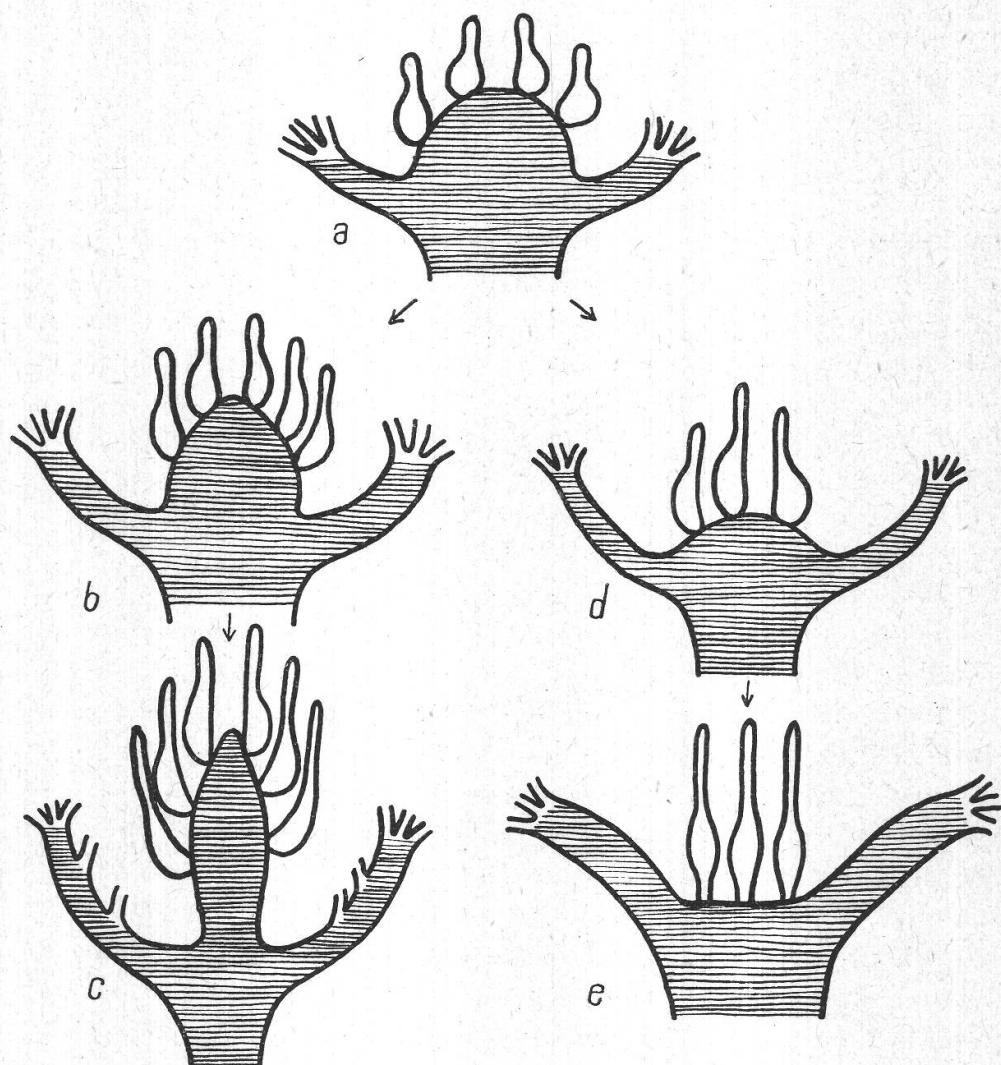


Abbildung 17  
Schematische Längsschnitte durch die Blüten einiger *Potentilleae*.  
Achsengewebe schraffiert. Weitere Erklärungen im Text

*Kerria japonica* (Tribus *Kerrieae*) besitzt eine trichterartige Blütenachse ohne Erhebung in der Mitte. Bei *Filipendula Ulmaria* (Tribus *Filipenduleae*) ist die Achse schalenartig mit einer kleinen Spitze im Zentrum (vgl. S. 40). Ganz ähnliche Verhältnisse findet man in der ersten Unterfamilie der *Rosaceae*, den *Spiraeoideen*.

Die *Sanguisorbeae* (*Sanguisorba*, *Agrimonia* und *Alchemilla*) haben krugförmige Blütenachsen, welche die Fruchtknoten vollkommen einhüllen. Die Krugform kommt einerseits durch eine Vertiefung des Ach-

senbechers zustande, und anderseits ist der freie Rand der Achse nach innen verdickt, wodurch der Krug einen mehr oder weniger engen Verschluß bekommt, durch den der oder die Griffel nach außen ragen. Die Oberfläche des Achsenbeckers ist bei *Agrimonia* gerippt, bei *Sanguisorba* hingegen vierkantig.

Die Blütenachse der Gattung *Rosa* ist ebenfalls krug- bis urnenförmig, aber wesentlich größer als bei den *Sanguisorbeae*. Sie wird zur Hagebutte.

Die Blüten mancher, wenn auch nicht aller *Rosoideen* enthalten Nektarien. Stets sind es bestimmte Teile der Achsenschüssel, welche Nektar ausscheiden. Bei *Rubus*, noch ausgeprägter bei *Dryas*, ist die Innenseite der Achsenschale unter den Stamina polsterartig verdickt. Etwas tiefer unten liegt das allerdings nur schwach entwickelte Nektarium von *Potentilla*. Auch bei *Geum* scheidet die Innenseite der Achsenschüssel Nektar aus, und zwar die Zonen zwischen den Ansatzstellen der Staubblätter. Schließlich funktioniert bei *Alchemilla* und *Sanguisorba officinalis* die bereits erwähnte Randverdickung des Achsenkruges als Nektarium.

## 2. Zahl und Stellung der Karpelle

Die Anzahl der Fruchtblätter schwankt innerhalb der *Rosoideen* stark. Die *Potentilleae* sind durch viele Karpelle ausgezeichnet; immerhin kommen in der Gattung *Potentilla* auch Arten mit geringerer Fruchtblattzahl vor. Die Karpelle sind auf der mehr oder weniger stark aufgewölbten Blütenachse in spiraliger Stellung inseriert.

Ebenfalls zahlreiche Karpelle besitzt *Rosa*. Hier stehen sie indessen basal und seitlich in der krugartigen Blütenachse. Ihre Stellung stimmt mit der Insertion der Stamina zum Beispiel bei *Kerria* und *Geum rivale* überein, die auf der Innenfläche der Achsenschale stehen.

Die Gattung *Kerria* hat fünf Karpelle, die in einem Kreis am Grunde der schalenartigen Blütenachse stehen.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse bei *Filipendula*. Hier schwankt die Zahl der Fruchtblätter zwischen 5 und 10. Sie stehen an den Flanken einer kleinen Achsen spitze und sind ganz wenig mit dieser verwachsen. Denkt man sich diesen Achsenfortsatz etwas stärker entwickelt und die Verwachsung etwas ausgeprägter, so erhält man eine Gestaltung, wie sie bei *Exochorda* (Unterfamilie *Spiraeoideen*) verwirklicht ist, nämlich ein pseudocoenocarpes Gynoecium. Die Verbindung zwischen den Fruchtblättern, wodurch scheinbar ein einheitliches Gynoecium zustande kommt, wird durch einen Achsenkern hergestellt. Es liegt somit bei *Filipendula* ein erstes Vorstadium zur Pseudocoenocarpie auf der Grundlage eines Achsenkernes vor (vgl. hierzu unsere Untersuchungen an *Exochorda*, 1944).

Bei den *Sanguisorbeae* stehen die Karpelle am Grund der krugför-

migen Blütenachse. Ihre Zahl beträgt bei *Agrimonia* 2, *Sanguisorba* 1 oder 2 und bei *Alchemilla* 1.

### 3. Gestaltung der Karpelle

Im Anschluß an Vorstellungen von C e l a k o v s k y hat W. T r o l l (1932, zusammenfassende Darstellung 1935) eine Theorie der Karpellform entwickelt. Er unterscheidet *peltate* oder schlauchförmige und *impeltate* oder nichtschlauchförmige Karpelle. Mit dieser Gliederung ist nun aber nicht nur die äußere Gestaltung gekennzeichnet, sondern es zeigte sich, daß der Bau der Fruchtblattstiele, der Leitbündelverlauf und die Entwicklungsgeschichte aufs engste damit zusammenhängen. Darüber hinaus ist diese Unterscheidung auch für das Verständnis der Plazentationsverhältnisse wesentlich.

Innerhalb der *Rosoideen* fanden wir nun fast durchwegs *peltate* Karpelle. Von den Ausnahmen sei am Schlusse dieses Abschnittes die Rede. Wenn wir zunächst von den speziellen Verhältnissen absehen, so kommen wir zu folgender

#### *allgemeinen Karpellform.*

Das Fruchtblatt besitzt einen kurzen *Stiel*, der die *Karpellspreite* trägt. Diese stellt im unteren Teil einen vollkommen geschlossenen Schlauch dar. Die ventrale Wand reicht aber nur bis zur Mitte des Fruchtknotenabschnittes. Darüber wird die *Bauchnaht* sichtbar, d. h. hier wird die Höhlung durch die dicht aufeinanderliegenden Karpellränder verschlossen. In der Zone des Griffels bildet die Karpellspreite eine Rinne, die sich in der Narbenregion etwas öffnet. Sie ist hier schwach ausgebreitet (vgl. hierzu und zum folgenden stets die Abbildung 18).

Die *Samenanlagen* stehen über der Schlauchzone an den Karpellrändern. Die Plazentation ist somit *marginal* (vgl. auch S. 47).

Im Fruchtblatt beobachtet man ein *dorsales Leitbündel*, das bis zur Karpellspitze führt. In den Stiel dringt ein zweiter Strang ein. Er liegt dem Dorsalmedianus gegenüber und zeigt umgekehrte Lagerung von Hadrom und Leptom. Das ist der *Ventralmedianus*. Der Stiel ist somit *unifazial*. Der Ventralmedianus führt durch die ventrale Schlauchwand hinauf und gabelt sich in die beiden *lateralen* Stränge, die nun in den Karpellrändern bis in den Griffel hinauf leiten. Von den seitlichen Strängen aus werden die Samenanlagen versorgt. Ferner gehen von ihnen *Transversalbündel* weg, die quer in die Karpellspreite leiten.

Und schließlich noch zur *Entwicklungsgeschichte*: Soweit wir aus den Untersuchungen von P a y e r (1857) und aus eigenen ersehen konnten, wird die ventrale Schlauchwand sehr frühzeitig angelegt. Sie geht aus der sog. *Querzone* des Primordiums hervor, die nur bei Unifazialität des Stieles angelegt wird.

Soweit das Grundsätzliche. Nun zeigen sich aber zahlreiche  
*Abwandlungen*

über die zusammenfassend folgendes zu berichten ist :

### a) Karpellstiel

Wie bei den *Ranunculaceen* (vgl. besonders die Untersuchungen von W. Troll, 1932, und K. Sprotte, 1940) ist auch bei den *Rosoideen* die Stielbildung sehr verschieden. Bei den meisten Arten ist er nur schwach angedeutet oder kurz. Innerhalb der Gattung *Potentilla*

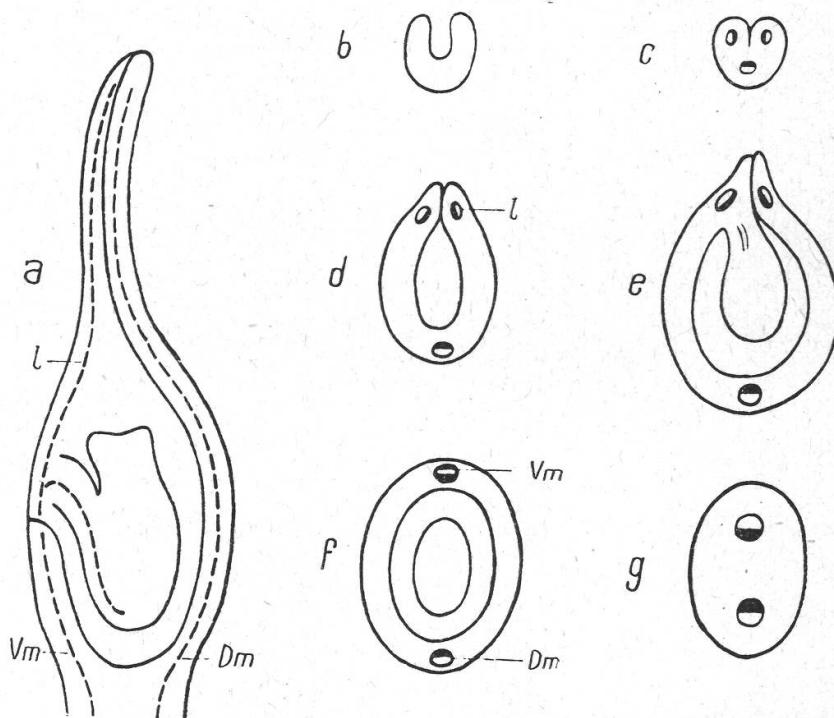


Abbildung 18

a Längs-, b bis g Querschnitte durch ein typisches *Rosoideen*-Karpell. *Dm* = Dorsalmedianus, *Vm* = Ventralmedianus, *l* = laterales Leitbündel. Näheres im Text

findet man verschiedene Längen. Verhältnismäßig lange Stiele haben die Karpelle von *Rosa* und *Alchemilla*, vor allem aber von *Dryas*, wo sie zudem durch einen Einschnitt von der Fruchtblattspreite getrennt sind.

Wie man aus dem Leitbündelverlauf schließen muß, sind alle diese Karpellstiele *unifazial*, d. h. an ihnen ist nur die morphologische Unterseite des Fruchtblattes entwickelt.

### b) Fruchtknoten

Unterschiede im Bau des Fruchtknotens ergeben sich zunächst einmal dadurch, daß die ventrale Schlauchwand verschieden weit hinauf reicht. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Formen geht sie ungefähr

bis zur Mitte (Abbildungen 18 und 19 a). Darüber wird die Bauchnaht sichtbar. Diese kommt durch die postgenitale Verwachsung der beiden Ränder eines Karpelles zustande. Man vergleiche hierzu die Untersuchungen von H. Baum (1948), aus denen hervorgeht, daß diese Vorgänge verschieden weit führen können.

Stärker ausgebildet ist die ventrale Schlauchwand bei *Dryas* und *Rosa*, so daß der Fruchtknotenabschnitt zu einem großen Teil einen geschlossenen Schlauch darstellt (Abbildung 19 b). Indessen muß noch auf folgendes aufmerksam gemacht werden: Bei *Dryas* sitzt die Samenanlage ungefähr in der Mitte des Fruchtknotens. Auch darüber ist zunächst noch keine Bauchnaht sichtbar, diese tritt erst im obersten Teil auf, aber der Ventralmedianus spaltet sich auf der Höhe der Samenanlage in die beiden lateralen Bündel (hinsichtlich Plazentation siehe

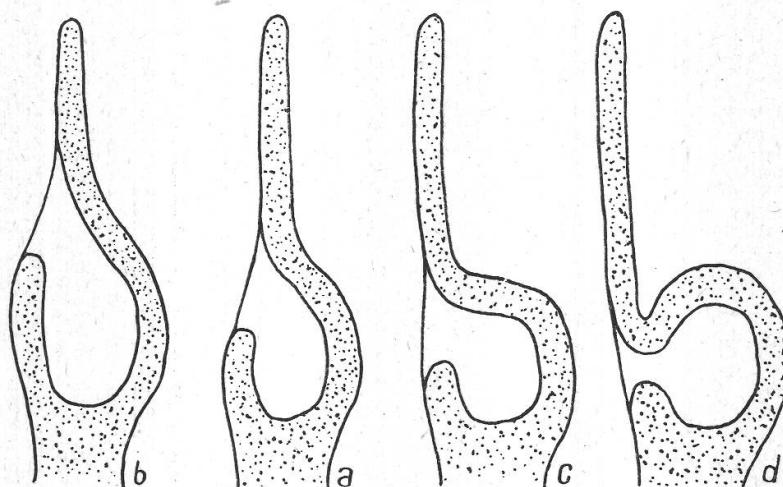


Abbildung 19  
Schemata zur Erläuterung der Karpellgestaltung bei  
*Rosoideen*. Näheres im Text

S. 47). Die Samenanlagen von *Rosa pendulina* sind höher und deutlich marginal inseriert. Darunter nähern sich die lateralen Leitbündel erst allmählich und verschmelzen etwas tiefer zum Ventralmedianus. Bei beiden Gattungen geht also das ventrale Leitbündel nicht über die Mitte des Fruchtknotens hinauf. Nur auf Grund genauerer entwicklungs geschichtlicher und histogenetischer Untersuchungen wäre es möglich, die Höhe der ventralen Schlauchwand sicher festzustellen.

Dem steht nun eine schwächere Entwicklung der Querzone bei *Fragaria* und *Alchemilla* gegenüber. Immerhin ist sie auch bei diesen Pflanzen deutlich nachweisbar. Man könnte nun annehmen: je kürzer die ventrale Schlauchwand, desto länger die Bauchnaht! Dies kann so sein. Daß daneben noch eine zweite Gestaltungsmöglichkeit besteht, zeigen die genannten Gattungen und auch *Potentilla*. Hier entwickeln sich der dorsale und die seitlichen Teile der Karpellspreite sehr stark. Diese

wölbt sich gewissermaßen *kapuzenförmig* über die Samenanlage. Oder anders ausgedrückt: Das Karpell erhält eine sackartige Erweiterung. Dabei bleibt die Bauchnaht kurz. Damit steht eine weitere auffällige Erscheinung im Zusammenhang, nämlich die mehr oder weniger tiefe Insertion des Griffels, die man bei diesen Genera beobachten kann. Je stärker die genannten Wachstumsvorgänge sind, desto tiefer ist der Griffel angewachsen (Abbildung 19 c und d). Kapuzenförmige Karpelle mit mehr oder weniger tiefer Insertion des Griffels treten auch in anderen Verwandtschaftskreisen auf, so zum Beispiel bei *Ranunculaceae* (Hahnenfuß, W. Troll, 1932) und *Phytolacaceen* (H. Schaeppi, 1936).

Selbstverständlich ist mit diesen wenigen Hinweisen das Problem der kapuzenförmigen Karpelle nicht gelöst. Diese eigenartigen Wachstumsvorgänge bedürfen noch eines genauen Studiums. Doch dürfte klar sein, daß solche Fruchtblätter nichts grundsätzlich Neues darstellen. Die Ausdehnung der Bauchnaht bei *Rosaceen*-Karpellen ist auch von H. O. Juell (1918) untersucht worden. Mit Recht stellt er fest, daß diese von unten und von oben verkürzt sein kann. Dies beruht, wie wir im Vorstehenden zeigen konnten, einerseits auf dem Auswachsen der Querzone und anderseits auf den Wachstumsvorgängen, die zur Bildung der kapuzenförmigen Karpelle führen. Die Fruchtblattgestaltung bei *Spiraeoideen*, die durch eine lange Bauchnaht ausgezeichnet sind, wird noch eingehend zu prüfen sein.

### c) Griffel

Im Querschnitt sind die Griffel mehr oder weniger rundlich. Die morphologische Oberseite des Karpells ist als seichte Rinne erkennbar. Unmittelbar darunter liegt das Leitgewebe für die Pollenschläuche. Die Länge des Griffels ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden. *Fragaria* zum Beispiel hat kurze, *Rosa* hingegen sehr lange Griffel. Bei zwei Gattungen sind die Griffel in den Dienst der Fruchtverbreitung gestellt: *Geum* entwickelt Griffelhaken, während die Früchte von *Dryas* zu den Federschweiffliegern gehören.

### d) Narbe

Die Narbenentwicklung ist bei den *Rosoideen*, von wenigen Ausnahmen abgesehen, schwach. Meist geht der Griffel ohne scharfe Grenze in die Narbe über, wobei sich die Karpellspreite schwach ausbreitet. Im Querschnitt sind daher die Narben vieler Arten hufeisenförmig. Bei *Rubus*, *Fragaria* und *Agrimonia* sind ihre Seitenwände etwas verlängert, so daß die Narbe schwach zweilappig wird.

Besondere Narbenbildungen beobachtet man bei folgenden Gattungen: *Alchemilla* hat kugelige Narben, die vollkommen von dicht stehenden Papillen bedeckt sind. Bei *Sanguisorba*, speziell *S. minor*, ist die

Narbe federartig in zahlreiche Lappen aufgeteilt, die viele Papillen tragen. Diese starke Oberflächenvergrößerung hängt mit der Windbestäubung zusammen (vgl. S. 35). Auf einen anderen abweichenden Narbentypus hat H. O. Juel (1918) aufmerksam gemacht. Bei *Cercocarpus* und einigen anderen Gattungen tritt das Leitgewebe für die Pollenschläuche aus den Griffelrinnen heraus und bildet lange, kammartige Narben. H. O. Juel vermutet, daß auch diese Gestaltung eine Anpassung an die Windbestäubung darstellt.

#### e) Leitbündelverlauf

Auf Seite 41 und in der Abbildung 18 haben wir Verlauf und Ausbildung der Karpellbündel dargestellt. Von diesen Verhältnissen konnten wir mehrere Abweichungen feststellen. Es sei hervorgehoben, daß wir unsere Beobachtungen durchwegs an fertig entwickelten Fruchtblättern alter Blütenknospen machten.

Im Karpellstiel von *Dryas* nähern sich Dorsal- und Ventralmedianus bis zur Berühring, so daß beinahe ein *bikollateraler* Strang entsteht. Bei manchen anderen *Rosoideen* verschmelzen die beiden Leitbündel beim Übergang in die Blütenachse. Eigentliche bikollaterale Stränge konnte W. Troll (1932) in den Fruchtblattstielen einiger *Ranunculaceen* beobachten. Ob auch bei *Potentilla sterilis* solche vorliegen, konnten wir leider nicht mit Sicherheit feststellen.

In der Leitbündelversorgung vieler *Rosoideen*-Karpelle treten *Reduktionen* auf (vgl. hierzu die schematische Darstellung in der Abbildung 20). Relativ selten sind die lateralen Stränge verkürzt. Dies gilt für *Geum rivale*, wo sie nur bis zur Griffelbasis hinaufführen (Abbildung 20 b). Häufiger sind die Dorsalmediani reduziert. Dies erscheint insofern verständlich, als die Fruchtblätter fast durchwegs ziemlich klein sind und die Samenanlagen stets von den lateralen Leitbündeln aus versorgt werden. Bei sehr vielen Arten ist das dorsale Leitbündel nur sehr schwach ausgebildet. Nur bis in den Fruchtknoten oder höchstens bis zur Griffelbasis reicht es bei *Potentilla recta* und *Fragaria vesca* (Abbildung 20 c). Ganz unterdrückt oder höchstens schwach angedeutet fanden wir den Dorsalmedianus in den Fruchtblättern von *Sanguisorba minor* und *Agromonia Eupatoria* (Abbildung 20 d); ebenso auch bei *Alchemilla*, wo zudem die lateralen Stränge nur noch den Fruchtknoten versorgen. Der Griffel besitzt keine Leitbündel (Abbildung 20 e). Ähnliche Reduktionen der Leitbündelversorgung hat A. Eames (1931) in den Fruchtblättern mancher *Rosaceen* und *Ranunculaceen* beobachtet.

In diesem Zusammenhang ist noch auf eine weitere Besonderheit hinzuweisen, die bis jetzt übergangen wurde. Bei der überwiegenden Mehrzahl der *Rosoideen* wird, wie mitgeteilt, die Samenanlage durch einen Ast des einen lateralen Leitbündels versorgt. *Rubus* und *Filipendula* hingegen zeigen in dieser Hinsicht besondere Verhältnisse. Die

Stränge der Samenanlagen gehen zuerst in den Karpellrändern ein kleines Stück nach unten, verlaufen also zunächst parallel den lateralen Strängen. Nur wenig tiefer verschmelzen dann alle vier Leitbündel, aber oft nicht auf derselben Höhe, zum Ventralmedianus. Eigenartig ist nun, daß diese Erscheinung bei jenen Gattungen auftritt, die durch den Besitz von zwei Samenanlagen pro Karpell charakterisiert sind. Sind diese Stränge letzte Reste von besonderen Plazentarbündeln, wie sie bei manchen *Spiraeoideen* vorkommen?

Schließlich sei noch erwähnt, daß die *Transversalbündel* häufig nur schwach oder gar nicht entwickelt sind, wie dies K. S p r o t t e (1940) allgemein für die nußfrüchtigen Karpelle im Gegensatz zu den hülsen- und balgfrüchtigen festgestellt hat.

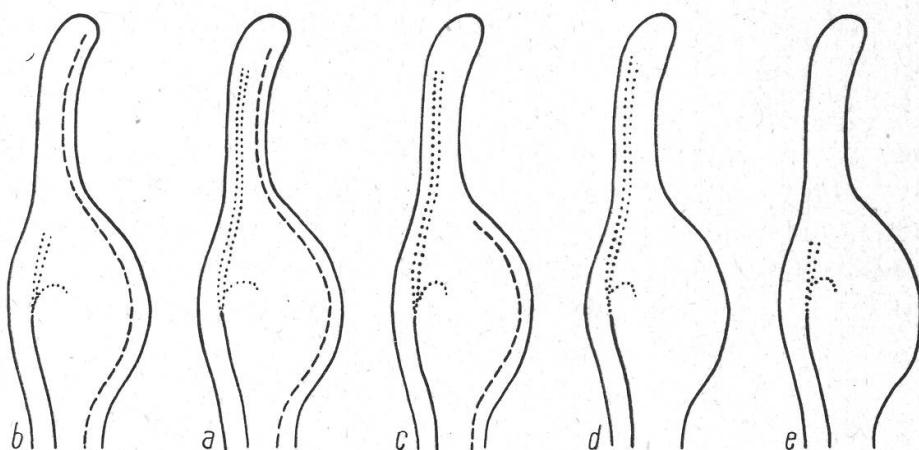


Abbildung 20

Schemata zur Erklärung der Reduktionen im Leitbündelverlauf der *Rosoideen*-Karpelle. Dorsalmedianus gestrichelt, Ventralmedianus ausgezogen, laterale und Samenanlagebündel punktiert.

Weiteres im Text

Zusammenfassend ergibt sich, daß in der Leitbündelversorgung der *Rosoideen*-Karpelle Vereinfachungen verschiedener Art auftreten.

Die vorstehenden Erörterungen zeigen, daß die Karpelle der *Rosoideen* bei aller Verschiedenheit in Gestalt und Nervatur einheitlich gebaut sind. Die extremen Formen sind durch Übergänge mit dem Typus verbunden. Sehr bemerkenswert ist, daß ähnliche Besonderheiten, wie wir sie hier feststellten, auch bei manchen *Ranunculaceen* zu beobachten sind.

Unter den untersuchten Arten fallen indessen zwei Pflanzen in einem wichtigen Punkt aus diesem Rahmen heraus. Bei *Agrimonia Eupatoria* und *Kerria japonica* fanden wir keine Ventralmedianen, und damit erhebt sich die Frage: Besitzen diese Spezies nichtschlauchförmige,

*impeltate Karpelle*?

Zunächst zu *Agrimonia Eupatoria*. Bei dieser Gattung nähern sich die lateralen Leitbündel im Fruchtknoten bis zur Berührung, ohne aber

vollkommen zu verschmelzen. Es zeigte sich, daß nicht alle Karpelle sich in dieser Hinsicht genau gleich verhalten. Bei den einen ist die Be- rühring dieser Stränge so stark, daß man beinahe von einem Ventral- medianus sprechen kann, in anderen ist sie weniger ausgeprägt. In allen Fruchtblättern aber verschwindet die Bauchnaht unter der Ansatzstelle der Samenanlage vollständig. Wir glauben daher zur Annahme berechtigt zu sein, daß bei *Agrimonia* lediglich eine geringfügige Abwandlung nor- maler, peltater Karpelle vorliegt.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei *Kerria japonica*. Hier findet man keine Annäherung der lateralen Leitbündel, und die Bauch- naht ist fast bis zum Grunde des Karpells sichtbar. Daraus wäre der Schluß zu ziehen, daß diese Fruchtblätter impeltat sind. Möglicherweise sind aber die Verhältnisse komplizierter. Bei den *Spiraeoideen*, die wir erst provisorisch untersucht haben, liegen ähnliche Erscheinungen vor. Doch fanden wir dort außerhalb der lateralen Bündel je noch einen aller- dings nur schwach entwickelten Strang, der an der Versorgung der Samenanlagen beteiligt ist. Die genaue Untersuchung wird zu zeigen haben, ob eventuell diese einen Ventralmedianus bilden. Im Zusammen- hang damit werden wir *Kerria* erneut prüfen, um wenn möglich zu ent- scheiden, ob vielleicht doch latente Peltation vorliegt. Die Frage ist auch insofern von Interesse, als auf Grund hiervon entschieden werden kann, ob innerhalb der gesamten Familie der *Rosaceen* alles gleiche oder ver- schiedene Karpellformen vorkommen.

#### 4. Samenanlagen

Die Zahl der Samenanlagen schwankt bei den *Rosoideen* nur inner- halb sehr enger Grenzen. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Gattungen bildet jedes Karpell nur eine *einige*, doch beobachtet man ab und zu, daß eine zweite zur Anlage gelangt. In der Regel *zwei* Samenanlagen werden bei *Rubus* und *Filipendula* entwickelt, wobei allerdings meist nur eine zur Reife kommt.

Hinsichtlich der *Stellung* der Samenanlagen sind die *Rosoideen* ebenfalls sehr einheitlich. Die Samenanlagen entspringen fast durchwegs an den Karpellrändern, und zwar wenig über der ventralen Schlauch- wand (Abbildung 18 a und e). Die Plazentation ist somit *marginal*. Ge- nau genommen dürfte es sich allerdings um eine *submarginale* Stellung handeln. Durch histogenetische Untersuchungen an freien Karpellen ver- schiedener Gattungen konnte K. S p r o t t e (1940) die genaue Lage des Fruchtblattrandes feststellen, wobei die Samenanlagen etwas davon ent- fernt auf der Karpelloberseite entstehen. Nach der fertigen Form zu schließen, gilt diese *submarginale* Stellung der Samenanlagen auch für die *Rosoideen*.

Von den eben dargestellten Verhältnissen weicht einzig *Dryas* ab. Bereits wurde darauf hingewiesen, daß die ventrale Schlauchwand rela-

tiv weit hinauf reicht. Die Bauchnaht ist nur ganz oben sichtbar. Der Ventralmedianus geht ungefähr bis zur Mitte des Fruchtknotens, und hier ist auch die einzige Samenanlage inseriert. Während nun bei allen anderen untersuchten *Rosoideen* der Ursprung der Samenanlage aus dem Karpellrand deutlich sichtbar ist, geht diese bei *Dryas* aus der ventralen Schlauchwand hervor. Sie steht fast oder ganz genau *median*. Soweit wir feststellen konnten, wird sie durch ein Leitbündel direkt aus dem Ventralmedianus versorgt, der sich auf dieser Höhe in die beiden lateralen Stränge spaltet. Auch in dieser Hinsicht zeigen sich bei den *Ranunculaceen* parallele Erscheinungen (vgl. G. H. Smith, 1926, und W. Troll, 1932).

Die meisten *Rosoideen* haben *anatrop-hängende* Samenanlagen, *anatrop-aufsteigende* dagegen die Gattungen *Geum* und *Dryas*. *Alchemilla vulgaris* besitzt fast orthotrope Samenanlagen, doch ist der Funiculus deutlich etwas seitlich inseriert und zudem nur sehr kurz. Die Rhaphe ist in allen Fällen der Plazenta zugewendet, also ventral. Näheres über den Bau der Samenanlagen enthalten die Untersuchungen von H. O. Juel (1918).

### G. Schlußbetrachtungen

Auf Grund der älteren systematischen Literatur — speziell der Untersuchungen von C. J. Maximowicz — hat W. O. Focke (1894) eine Übersicht über die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der *Rosaceen* gegeben. Seine Auffassung sei wie folgt zusammengefaßt:

Am Anfang stehen die *Spiraeoideen*, die sich unmittelbar an die *Saxifragaceen* anschließen. Von den *Spiraeoideen* leiten sich einerseits die *Pomoideen* und anderseits die *Prunoideen* ab, denen die *Chrysobalanoideen* nahestehen. Auch die *Rosoideen* sind von der 1. Unterfamilie abzuzweigen, und zwar durch die Vermittlung der *Kerrieae* zunächst die *Potentilleae*. Von diesen leiten sich die weiteren Gruppen der hier untersuchten Unterfamilie ab, im besonderen die *Sanguisorbeae* mit *Filipendula* als Übergangsglied.

Einen Versuch, die Ergebnisse der Embryologie für die Phylogenie der *Rosaceen* auszuwerten, hat E. Jacobsson-Stiasny (1914) gemacht. Auf wesentlich breiterer Basis (morphologische und anatomische Untersuchungen an den Blüten und embryologische Studien) gab H. O. Juel (1918) neue Beiträge zur Systematik der Rosengewächse. Seine Ergebnisse brachten teils Präzisierungen der älteren Auffassungen, teils neue Ansichten. So wertvoll derartige Arbeiten auch sein können, so muß doch immer wieder darauf hingewiesen werden, daß für phylogenetische Betrachtungen stets die ganze Pflanze, bzw. alle ihre wesentlichen Merkmale berücksichtigt werden müssen. So können Untersuchungen, die sich nur auf einzelne Organe beziehen, immer nur Beiträge zur

Stammesgeschichte liefern. In diesem Sinne möchten wir auch die nachstehenden Bemerkungen verstanden wissen, eben als Beiträge für eine spätere Synthese.

Überblickt man — wir sehen zunächst von *Filipendula* und *Kerria* ab — die hier mitgeteilten Untersuchungen, so ergibt sich eine klare *Einheitlichkeit* der *Rosoideen*. Die studierten Merkmale sind entweder gleich oder ähnlich. Daneben treten aber auch Abweichungen auf, doch sind sie durch Zwischenstufen mit der Grundform verbunden. All dies zeigt sich im folgenden :

1. Die *Blütenachse* der *Rosoideen* ist sehr mannigfach gestaltet, doch zeigen sich innerhalb der *Potentilleae* sehr enge Formbeziehungen. Aber auch die tief becherartige Blütenachse der *Sanguisorbeae* und *Roseae* ist nicht so abweichend, wenn man berücksichtigt, daß bei manchen Rosenarten am Grund des Achsenbechers sich ein halbkugeliger Höcker erhebt, ähnlich wie bei vielen *Potentilleae*.
2. Die *Karpelle* besitzen bei vielen Arten einen Stiel und sind im unteren Teil stets schlauchförmig. Die ventrale Schlauchwand kann aber verschieden stark entwickelt sein. Bei schwacher Ausbildung können die Fruchtblätter kapuzenförmig werden, wobei dann der Griffel mehr oder weniger tief inseriert ist.
3. In jedes Karpell treten zwei *Leitbündel* ein, der Dorsal- und der Ventralmedianus. Letzterer spaltet sich in die beiden lateralen Stränge. Dazu kommen noch meist nur schwach entwickelte Transversalbündel. Diese verhältnismäßig geringe Leitbündelversorgung hängt wohl mit der Kleinheit der Fruchtblätter, der kleinen Zahl der Samenanlagen und mit der Ausbildung von Nüssen bei vielen Arten zusammen. Von diesen Verhältnissen konnten wir aber noch weitergehende Reduktionen feststellen.
4. Die Zahl der *Samenanlagen* beträgt eine, seltener zwei. Sie stehen, von einer Ausnahme abgesehen, submarginal am Karpellrand.

Im Hinblick auf diese Merkmale stellen die *Rosoideen* also eine einheitliche Gruppe dar. Noch einmal sei darauf hingewiesen, daß mehrere an diesen Pflanzen beobachtete Baueigentümlichkeiten auch bei *Ranunculaceen* vorkommen. Offenbar haben wir es mit parallelen Entwicklungen zu tun.

Nun noch zu *Filipendula* und *Kerria*. Die erstgenannte Gattung schließt sich in bezug auf die Karpellform an die übrigen *Rosoideen* an. Dagegen erinnert die schalenartige Blütenachse mit der kleinen Spitze im Zentrum stark an manche *Spiraeoideen*, um so mehr als bei *Filipendula* eine Vorstufe zur Pseudocoenocarpie vorliegt. Dies ist eine Erscheinung, die sonst bei *Rosoideen* nicht vorkommt. Auch H. O. Juell (1918) vermutet auf Grund seiner Untersuchungen eine Beziehung von *Filipendula* zu den *Spiraeoideen*. *Kerria japonica* besitzt fünf, möglicherweise nichtschlauchförmige Karpelle, die am Grund einer trichterartigen

Blütenachse stehen. Diese Gattung weicht damit in bezug auf die Fruchtblattgestaltung deutlich von den übrigen Rosoideen ab. Ob bei *Kerria* ähnliche Verhältnisse wie bei den Spiraeoideen vorliegen, werden erst weitere Untersuchungen ergeben. H. O. Juel (1918) vertritt die Ansicht, daß *Kerria* und die nächst verwandten Gattungen nicht zu den Rosoideen gehören und auch zu den übrigen Gruppen der Familie keine näheren Beziehungen haben. Er vermutet (S. 79), « daß die Kerrioideen einen früh abgesonderten und jetzt von der übrigen Familie isolierten Zweig darstellen ». Von den hier untersuchten Merkmalen aus gesehen erscheint also die Mittelstellung von *Kerria* zwischen Spiraeoideen und Potentilleae einerseits und von *Filipendula* zwischen Potentilleae und Sanguisorbeae anderseits unsicher. Wir hoffen, durch Untersuchungen am Gynoecium der Spiraeoideen und anderer Rosaceen Beiträge zur Lösung dieser Probleme liefern zu können.

#### Literaturverzeichnis

- B a u m , H.: Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen. Österr. bot. Ztschr. **95**, 86, 1948.
- E a m e s , A. J.: The vascular anatomy of the Flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Americ. Journ. of Botany **18**, 147, 1931.
- F o c k e , W. O.: Rosaceae, in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 3. Abt., 1894.
- H i l l m a n n , A.: Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Rosaceen-hypanth. Beih. zum Bot. Centralb. 1. Abt. **26**, 377, 1910.
- I l t i s , H.: Über das Gynophor und die Fruchtausbildung bei der Gattung *Geum*. Sitz.ber. K. Akad. d. Wissenschaften, math.-naturw. Klasse, 1. Abt. **122**, 1177, 1913.
- J a c k s o n , G.: The morphology of the flowers of *Rosa* and some certain closely related genera. Americ. Journ. of Botany **21**, 458, 1934.
- J a k o b s s o n - S t i a s n y , E.: Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceae. Sitz.ber. d. K. Akad. der Wissenschaften, math.-naturw. Kl., 1. Abt., **123**, 763, 1914.
- J u e l , H. O.: Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceae. Kungl. Svenska Vetenskapsakademie Handlingar **58**, 1918.
- L e i n f e l l n e r , W.: Über den unsterändigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblätterigen Gynoeciums an sich. Bot. Archiv **42**, 1, 1941.
- P a y e r , J. B.: Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris, 1857.
- S c h a e p p i , H.: Zur Morphologie des Gynoeciums der Phytolaccaceae. Flora N. F. **31**, 41, 1936.
- Über die Verwachsung der Fruchtblätter. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich **89**, 109, 1944.
- S m i t h , G. H.: Vascular anatomy of Ranalian flowers I. Ranunculaceae. Bot. Gaz. **82**, 1, 1926.
- S p r o t t e , K.: Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Archiv **40**, 463, 1940.
- T r o l l , W.: Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17**, 153, 1932.
- Morphologie, in « Fortschritte der Botanik », 4, 11, 1935.
- W e g e n e r , K.: Untersuchungen über den Bau der Haftorgane einiger Pflanzen. Beih. zum bot. Centralbl. 1. Abt. **31**, 1914.
- W o l f , Th.: Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibl. botanica, Band 16, Heft 71, 1908.