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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 77 (1967)

Artikel: Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen

Autor: Rohweder, Otto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-54332

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 14.12.2025

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

Mitteilungen aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich
Nr. 233

Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen

Von *Otto Rohweder*

Gedruckt mit Unterstützung der Georges-und-Antoine-Claraz-Schenkung

Manuskript eingegangen am 16. Juni 1967

Das Karpell der Ranales spielt für die morphologische Interpretation des Angiospermengynöciums vielfach eine besondere Rolle als Typus oder Ahnenform. Es wird dabei allerdings oft übersehen, dass verschiedene sehr bedeutsame Fragen nicht eindeutig entschieden sind. Wie schon so oft, ist neuerdings der morphologische Wert des Karpells als Makrosporophyll wieder mehrfach in Frage gestellt worden (Melville, 1962, 1963; Croizat, 1964; Meeuse, 1965). Noch immer hält auch, im Rahmen der herkömmlichen vergleichenden Morphologie, die Diskussion um das peltate Karpell an (Eckardt, 1957; Eames, 1961; Schäppi und Frank, 1962; Boke, 1964; Leinfellner, 1965, 1966a; Guédès, 1966a–d; Tucker und Gifford, 1966, u.a.). Meinungsverschiedenheiten bestehen ferner darüber, ob die Samenanlagen als marginal am involuten Karpell oder als laminal am konduplikaten Karpell zu interpretieren sind. Während in letzter Zeit die meisten Autoren für die zweite Möglichkeit eintreten (Bailey und Swamy, 1951; Tepfer, 1953; Tucker, 1959; Eames, 1961; Moseley, 1961; Schäppi und Frank, 1962; Swamy und Periasamy, 1964; Leinfellner, 1965; Tucker und Gifford, 1966), bleiben doch Zweifel an der Richtigkeit dieser Anschauung (Puri, 1961; Guédès, 1965, 1966a, b), die durch die hier mitzuteilenden Ergebnisse noch verstärkt werden. Schliesslich besteht über das Vorkommen echter Synkarpie bei den Ranales keine Einigkeit. Troll (1928, 1933a, b), der der Unterscheidung von apokarpen und synkarpen Gynöcien grosse Bedeutung beimisst, hält es für unwahrscheinlich, dass innerhalb einer Ordnung oder gar Familie sowohl Apokarpie als Synkarpie auftreten könnten. Er ist daher bemüht, den Nachweis zu erbringen, dass es sich bei Ranunculaceen und Nymphaeaceen nur um Pseudosynkarpie handle. Diese Ansicht ist zum Teil in neueren systematischen Werken übernommen worden, so bei Emberger (1960) und, wenigstens für die Nymphaeaceen, auch bei Buchheim (1964) und Meusel und Mühlberg (1965). In anderen wird gewöhnlich von einem synkarpen Gynöcium gesprochen, ohne dass die Frage der echten Syn-

karpie oder Pseudosynkarpie im Sinne Trolls erörtert würde (Lawrence, 1951; Hutchinson, 1959; Porter, 1959; Takhtajan, 1959; Zimmermann, 1965a, b). Dagegen wird die Vorstellung der Pseudosynkarpie von Baum (1949); Eames (1961) und Guédès (1966c) für *Nigella* und von Moseley (1961) für *Nymphaea* ausdrücklich abgelehnt. Nach Tepfer (1953) schliesslich sollen die anfangs freien Karpelle von *Aquilegia* in einem kurzen basalen Abschnitt postgenital verwachsen.

Die eigenen Untersuchungen erstrecken sich nur auf die Ranunculaceen. Für diese haben sich im Hinblick auf die Frage des Karpellrandes und der Synkarpie einige neue Gesichtspunkte ergeben, die es gerechtfertigt erscheinen lassen, den Karpellbau bei den Ranunculaceen im Zusammenhang zu erörtern, zumal sehr wahrscheinlich auch andere Familien der Ranales s. lat. davon berührt werden dürften.

Es wird hier die Voraussetzung gemacht, dass das synkarpe Gynöcium grundsätzlich, im Sinne von Juhnke und Winkler (1938); Baum (1949); Leinfellner (1950) und Eames (1961), als aus einzelnen Karpellen zusammengesetzt vorgestellt werden muss und dass seine Baueigentümlichkeiten demgemäss aus denen der Einzelkarpelle zu erklären sind. Zweckmässigerweise wird man daher von solchen Formen ausgehen, die eindeutig apokarp sind. Das ist, entgegen Trolls (1933a) Ansicht, bei *Aquilegia* und *Helleborus* nicht der Fall. Völlig freie Karpelle scheinen vor allem bei verschiedenen einsamigen Gattungen vorzukommen, die daher zuerst erörtert werden sollen.

Folgende Arten wurden untersucht:

Ranunculus sceleratus L.
Thalictrum minus L.
Anemone × *hybrida* Paxt. (normalblütige Gartenformen)
Aquilegia vulgaris L. (normalblütige Gartenformen)
Caltha palustris L.
Helleborus foetidus L.
Actaea spicata L.
Nigella damascena L.

Für Mikrotomschnitte wurden Blüten und junge Knospen in Nawaschin II (Sass, 1958) fixiert und in der üblichen Weise weiterbehandelt. Für Übersichtspräparate wurden ausserdem Blüten und Blütenteile in Milchsäure aufgehellt.

Gattungen mit einsamigen Karpellen

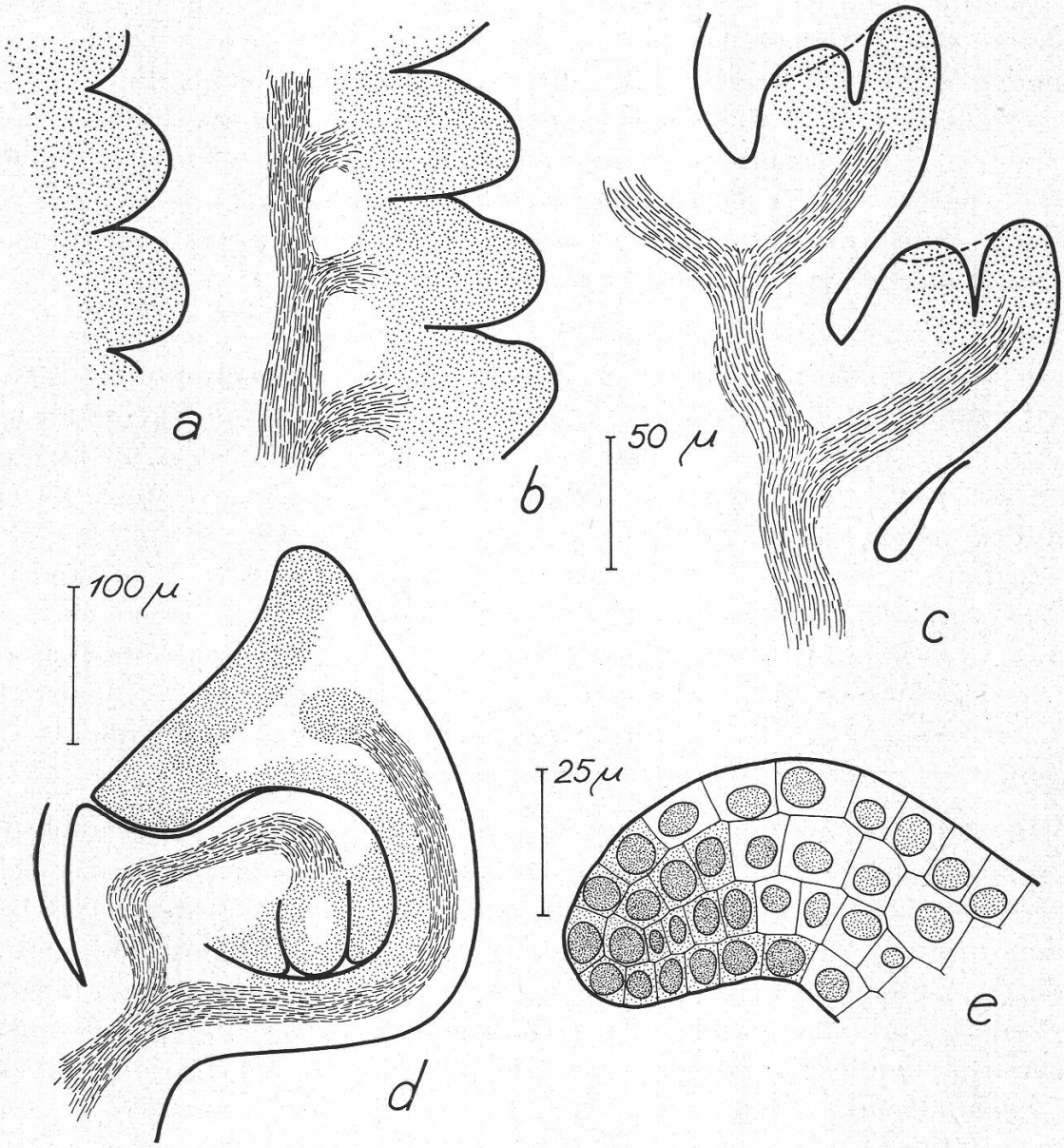
Neuere Untersuchungen an Vertretern der Gattungen *Ranunculus*, *Anemone*, *Clematis*, *Thalictrum*, *Adonis* und *Calliantheum* (Sprotte,

1940; Tepfer, 1953; Eckardt, 1957; Schäppi und Frank, 1957, 1962) vermitteln uns ein ziemlich vollständiges und zutreffendes Bild vom Bau und von der Entwicklungsgeschichte der Karpelle. Die wichtigsten Ergebnisse seien hier kurz zusammengefasst.

«Mit der Vorwölbung des rundlichen Karpellhöckers ist das Grundfeld des Karpells abgesteckt, und auf dieser Basis wird das latent-peltate Organ ausgeformt» (Eckardt, 1957). Allgemein sind die Karpelle durch einen mehr oder weniger entwickelten schlauchförmigen Abschnitt an der Basis des Ovars ausgezeichnet. Mit Ausnahme von *Adonis* ist ein invers orientierter Ventralmedianus vorhanden, ferner gewöhnlich ein unifazialer Karpellstiel, in dem sich Dorsal- und Ventralmedianus zu einem konzentrischen oder bikollateralen Leitbündel vereinigen, das als einzelner Spurstrang in die Stele der Blütenachse eintritt. Die Samenanlage steht, wieder mit Ausnahme von *Adonis* sowie auch von *Callianthemum*, median unmittelbar unterhalb des Ventralspaltes, und ihr Spurstrang geht, oft unter Vereinigung mit den aus dem sterilen Karpellteil kommenden Lateralbündeln, direkt in den Ventralmedianus über. Daneben sind oftmals noch einige verkümmerte Samenanlagen vorhanden, die in der für die Ranales charakteristischen Weise an der Innenseite des Karpells beiderseits des Ventralspaltes angeordnet sind. An der Aussenseite des Karpells erkennt man dann an dieser Stelle meistens zwei hervortretende Kanten, die meistens als Karpellränder gedeutet werden. Hier sollen sie als «ventrale Aussenkanten» bezeichnet werden, da es sich sehr wahrscheinlich, wie später dargelegt werden soll, nicht um die primären Karpellränder handelt. Oberhalb der Samenanlage verengt sich die Karpellhöhle und verschwindet schliesslich ganz, so dass nur ein dem Ventralspalt entsprechender Einschnitt zurückbleibt. Dieser Teil, obwohl nicht scharf begrenzt, kann als Griffel bezeichnet werden, der nach oben meist allmählich in die Narbenregion übergeht.

Die Karpelle der einsamigen Ranunculaceen stellen demnach «Bälge» im Sinne von Juhnke und Winkler (1938), d.h. peltate Gebilde dar, wie sie von Troll (1932), Leinfellner (1950) u.a. aufgefasst werden. Über den Begriff des peltaten Karpells wird in der Diskussion noch einiges zu sagen sein. Hier sollen zunächst solche Karpelle darunter verstanden werden, deren Ovar einen kongenital geschlossenen, schlauchförmigen oder aszidiaten Abschnitt aufweist und deren Karpellstiel, soweit vorhanden, unifazial ausgebildet ist. Dabei ist es gleichgültig, ob der aszidiate Teil als sehr kurzer basaler Abschnitt nur eben angedeutet ist («latent peltates» Karpell) oder sich auf das ganze Ovar und eventuell auch bis in die Griffel- und Narbenregion erstreckt. Dieser letzte Fall kommt bei den hier behandelten Arten wie wohl überhaupt bei den Ranunculaceen im fertig entwickelten Karpell nicht vor.

Im folgenden sollen einige im Zusammenhang wichtige Einzelheiten nochmals hervorgehoben und verschiedene ergänzende Beobachtungen mitgeteilt werden.



Figur 1

Ranunculus sceleratus. a–d: Längsschnitte durch Karpelle in verschiedenen Entwicklungsstadien. a: Sehr junge, halbkugelige Primordien (vgl. Abb. 1). b: Beginnende Abflachung und Eindellung. Ringförmige Wachstumszone bildet sich auf dem halbkugeligen Primordium. c: Aszidiate Karpelle. Beginnende Gliederung in aszidiaten und plikaten Abschnitt durch abaxial gefördertes Wachstum (vgl. Abb. 2). d: Späteres Stadium mit entwickelter Samenanlage, deutlichem plikatem Abschnitt und transversal erweiterter Karpellhöhle. e: Querschnitt durch Randpartie eines jungen Karpells während der Ausgliederung der Samenanlage. Typisches Randwachstum mit subepidermaler Randinitiale und vollmeristematischem Randmeristem

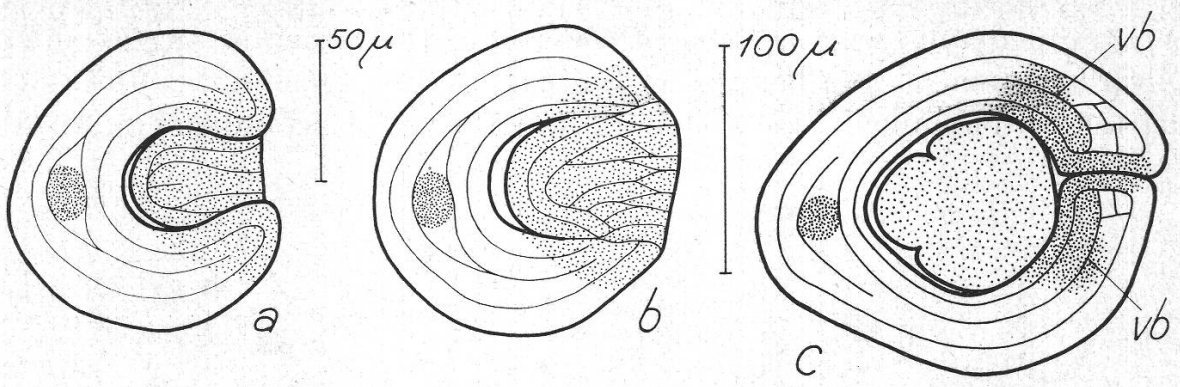
Die Karpellprimordien erheben sich aus einem kreisrunden «Grundfeld» oder Bildungsherd als rundliche, massive Höcker (Fig. 1a; Abb. 1, Taf. I). Eine anfangs hufeisenförmige Anlage im Sinne von Eames (1961) ist nicht festzustellen. Dabei stehen die Karpelle dichtgedrängt und lassen zwischen sich keinen Raum für die Achsenoberfläche (Fig. 1a, b). Sie verhalten sich in dieser Hinsicht also ähnlich wie Laubblätter am vegetativen Sprossscheitel, und es ergibt sich daraus das gleiche Problem, ob die später bei der Internodienstreckung hervortretende Oberfläche zwischen den Ansatzstellen der Seitenorgane eindeutig der Achse zugerechnet werden kann (vgl. Troll, 1937/39, S. 263 ff.).

Während sich die Karpellhöcker etwas verlängern, flachen sie sich schräg ab, indem etwa auf einer Kreislinie, deren Mittelpunkt adaxial neben dem Scheitelpunkt des Primordiums liegt, stärkeres Wachstum als im Zentrum des Kreises einsetzt (Fig. 1b). Bald bildet sich ein kleiner Ringwall, der zur Wand des aszidiaten Ovarteiles wird und dessen Mündung annähernd nach oben gerichtet ist (Fig. 1c; Abb. 2, Taf. I). Von Anfang an ist aber das Wachstum an der abaxialen Seite stärker als an der adaxialen, und besonders in der eigentlichen Querzone wird es bald stark gehemmt. Dadurch gerät die apikale Mündung schliesslich an die adaxiale Seite des Primordiums und wird so zum Ventralspalt (Fig. 1d). Der plikate Abschnitt des Karpells ist also nichts anderes als der geförderte abaxiale Teil der Schlauchwand.

Während sich die Höhlung im aszidiaten Teil erweitert, findet auch im plikaten Abschnitt ausser dem Längenwachstum ein quer zur Längsachse gerichtetes Rand- und Flächenwachstum statt, das im untern Teil besonders intensiv ist und zur Bildung der plikaten Ovarregion und später zu deren Verschluss führt. Zu der Zeit, in der sich die Samenanlagen ausgliedern und entwickeln, erkennt man ein typisches, aus embryonalen Zellen bestehendes Randmeristem mit subepidermalen Initialen sowie das anschliessende, schon von Lonay (1901, Fig. 231) beschriebene, sehr regelmässige zweischichtige und bereits mehr oder weniger vakuolisierte Plattenmeristem (Fig. 1e; Tepfer, 1953, pl. 79a).

Die junge Samenanlage setzt anfangs genau am oberen Rand des aszidiaten Abschnittes an (Fig. 1c; Abb. 2, Taf. I). In der Querschnittserie entsteht der Eindruck, dass sie sich in den noch verhältnismässig weit klaffenden Ventralspalt schiebt und diesen verschliesst (Fig. 2a, b; Tepfer, pl. 79a). Die Plazentation muss daher als ausgesprochen marginal bezeichnet werden, wie schon von Bessey (1898) ausdrücklich hervorgehoben wurde.

Später verändert sich das Bild etwas. Im Bereich des Ventralspaltes werden die Zellen der Karpellaussenseite vakuolisiert und vergrössern



Figur 2

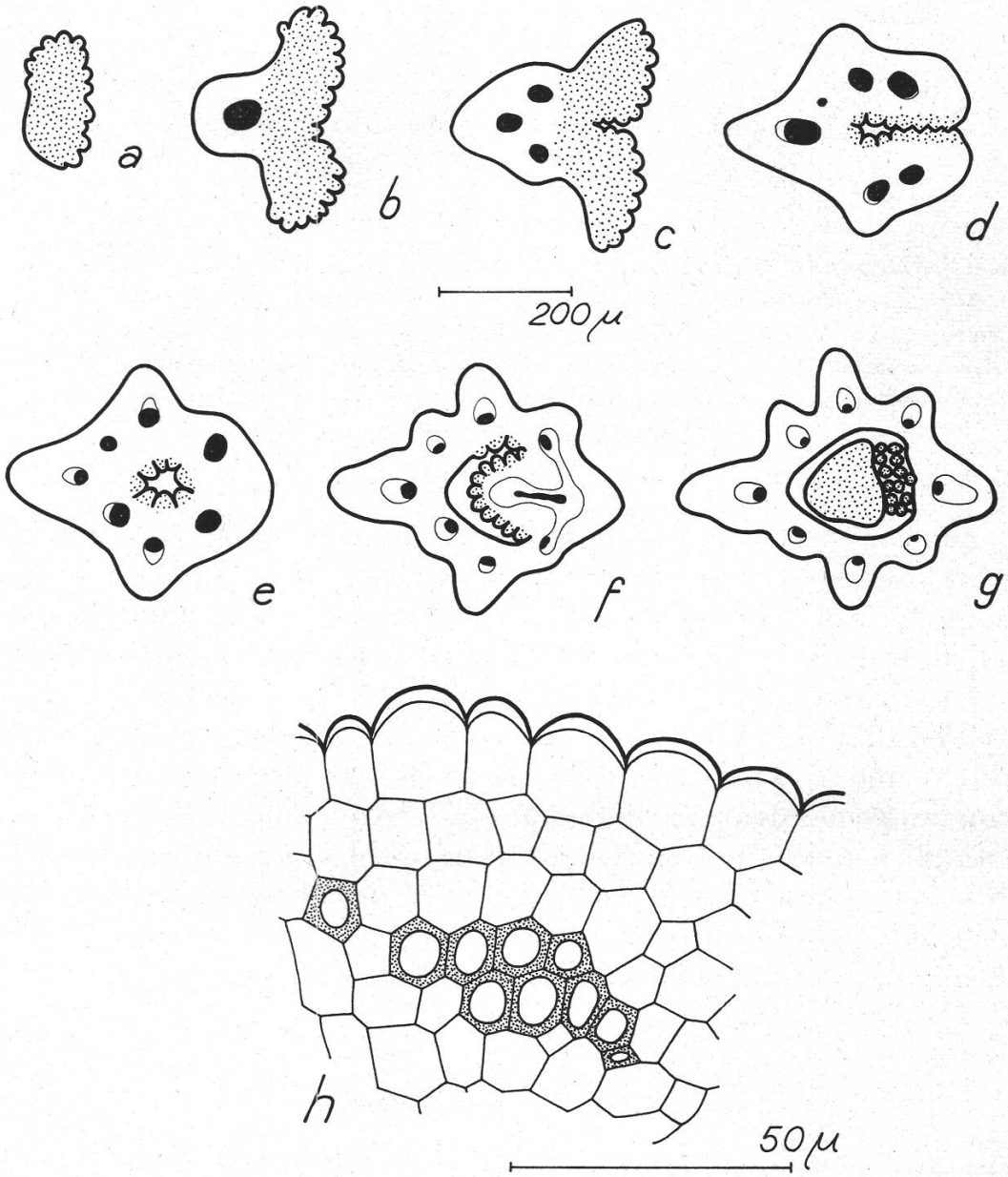
Ranunculus sceleratus. Querschnitte im Bereich der Querzone. a–b: Jüngeres Stadium, 2 Schnitte in verschiedener Höhe, die Insertion der Samenanlage zwischen den Karpellrändern zeigend. c: Älteres Stadium (entsprechend Fig. 1d). Plikater Abschnitt unmittelbar über der Querzone. Perikline Teilungen in der äusseren Mesophyllschicht, angedeutete ventrale Aussenkanten. Hauptzellzüge durch entsprechende Linien angedeutet. vb = Entstehende Ventralbündel

sich. Zugleich treten einige perikline Teilungen in der subepidermalen Schicht auf, die zur Ausbildung undeutlicher ventraler Aussenkanten führen (Fig. 2c). Entsprechende Vorwölbungen werden auch neben und vor allem unterhalb der Ansatzstelle der Samenanlage sichtbar (Fig. 1d; s. auch Eckardt, 1957, Abb. 18c und Taf. VIII, Fig. 4). Eckardt hat diesen markanten Vorsprung als Querzone gedeutet (ähnlich auch Schäppi und Frank [1962] bei *Anemone narcissiflora*). Dass eine Beziehung zwischen dem die Medianebene überquerenden Karpellrand und dem fraglichen Vorsprung besteht, darf wohl angenommen werden. Es scheint aber, dass es sich nicht um den primären Karpellrand selbst handelt, der ja durch die Samenanlage besetzt ist, sondern um die unter der Querzone zusammenlaufenden ventralen Aussenkanten.

Thalictrum minus

Wie Schäppi und Frank (1962) hervorgehoben haben, stimmen Karpellbau und Leitbündelverlauf von *Th. flavum* weitgehend mit dem hier untersuchten *Th. minus* überein. Die einzige Samenanlage sitzt, wie bei *Ranunculus sceleratus*, ventral am Rande des aszidiaten Karpellabschnittes, doch ist der kongenital geschlossene Teil sehr lang und bildet das eigentliche Ovar, das die hängende Samenanlage enthält (vgl. Schäppi und Frank, Abb. 6m). Von *Th. aquilegiifolium* (Schäppi und Frank, Abb. 7; Melville, 1962, Fig. 2) unterscheidet sich der Leitbündelverlauf vor allem dadurch, dass mehrere Seitennerven vorhanden sind (Fig. 3 f–g; vgl. Sprotte, 1940, Fig. 26, III; Schäppi und Frank, Abb. 6 e–i), die parallel zum Dorsalmedianus abwärts verlaufen. Der

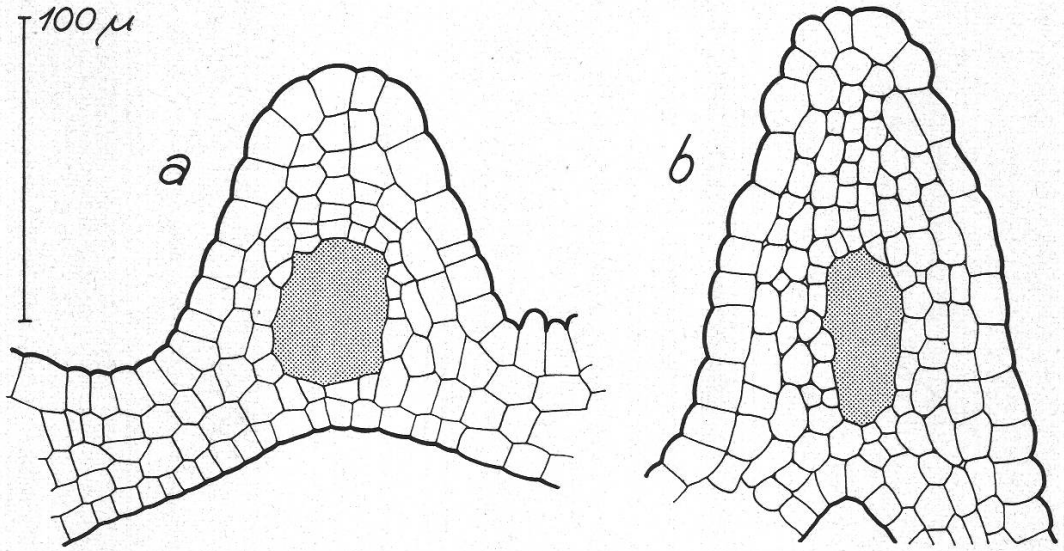
Ventralmedianus wird im wesentlichen vom Ovularspurstrang gebildet. Zwar anastomosiert er bei seinem Eintritt in das Karpell mit den benachbarten Seitenbündeln, doch bleiben alle 3 Bündel selbständig (Fig. 3 e–g).



Figur 3

Thalictrum minus. a–g: Querschnittserie durch den oberen Teil eines Karpells bei der Anthese. a–c: Narben-Griffel-Region. Leitgewebe ausschliesslich aus Xylemelementen (schwarz) bestehend. d: Oberster Ovarteil mit postgenital verschlossenem Ventralspalt. Karpellhöhle mit Transmissionsgewebe ausgekleidet. e: Oberster Teil des aszidiaten Ovarabschnittes. f: Ansatz der Samenanlage. Ovularspurstrang anastomosiert mit benachbarten Seitenbündeln. Transmissionsgewebe auf den Funiculus verlagert. g: Aszidiater Ovarabschnitt mit hängender Samenanlage. Papillen des Transmissionsgewebes an der Unterseite des Funiculus angeschnitten. Normal entwickelte Leitbündel. h: Querschnitt durch seitlichen Leitgewebestrang in der Narben-Griffel-Region, nur aus Tracheiden bestehend, die in Parenchym eingebettet sind

Das Mesophyll der Ovarwand ist zur Blütezeit grundsätzlich wohl als zweischichtig anzusehen (Fig. 4a), doch findet über jedem der Leitbündel vor allem an der Karpellaussenseite eine Vermehrung der Zellschichten statt, so dass markante, oft fast flügelartige Rippen entstehen (Fig. 3f–g). Der Ventralmedianus verhält sich in dieser Hinsicht wie alle übrigen Leitbündel. Im Querschnitt sind in diesen Rippen oftmals ausgesprochene Zellängsreihen zu beobachten, und in den spitzen Winkeln der Rippen finden sich vielfach einzelne Zellen, die man als subepidermale Randinitialen ansehen könnte (Fig. 4b). Das ist insofern bemerkenswert, als es sich beim Dorsalmedianus und den Seitennerven mit Bestimmtheit nicht um den primären Karpellrand handeln kann. In dem beobachteten blühreifen Stadium sind die Rippen allerdings stark vakuolisiert, und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen wurden an dieser Art nicht ausgeführt.

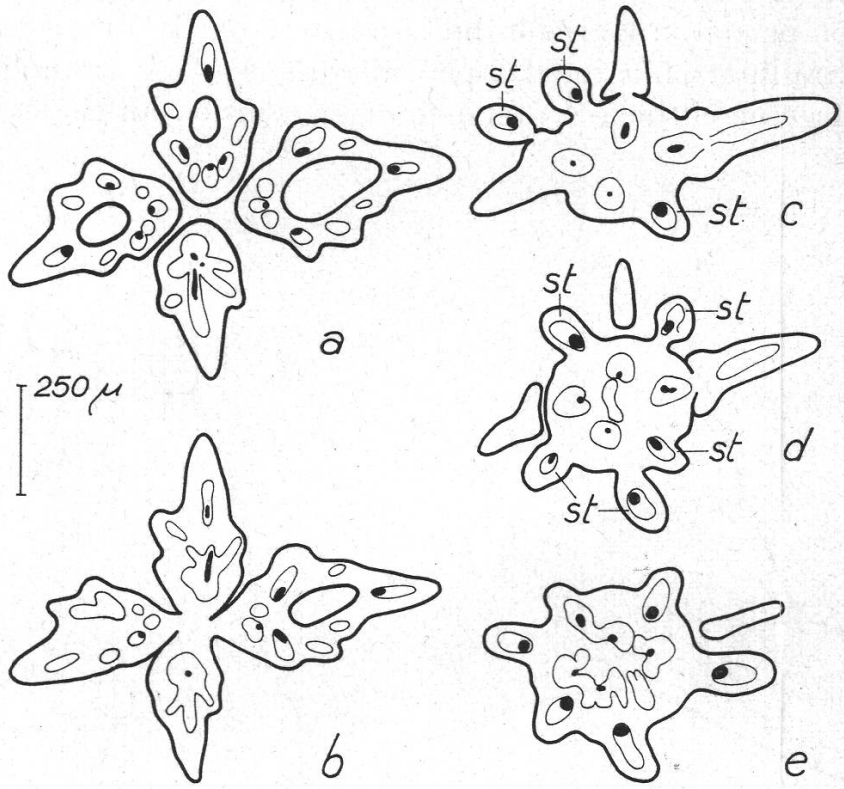


Figur 4

Thalictrum minus. Ausschnitte aus der Ovarwand bei der Anthese. Querschnitte. a: Seitenrippe und Interkostalfelder, diese mit zweischichtigem Mesophyll. In der Rippe über dem Leitgewebe Dickenwachstum in Randwachstum übergehend. b: Mittelrippe, sekundäres Randwachstum mit subepidermaler Randinitiale

Bemerkenswert ist die weit ausgebreitete Narbenfläche (Fig. 3a–c; Abb. 3, Taf. I), die wohl damit in Zusammenhang gebracht werden kann, dass bei *Thalictrum* die Windbestäubung eine grössere Rolle spielt als bei den meisten anderen Ranunculaceen. Sie kommt weniger durch Zellvermehrung als durch ausserordentliche Vergrösserung, vor allem durch Streckung der Zellen in den Randpartien des Karpells zustande. Durch Ausstülpung der Epidermiszellen entsteht eine papillöse Oberfläche.

In der Karpellspitze enden die Seitenbündel meist blind. Der Dorsalmedianus und die beiden benachbarten Seitenbündel reichen bis in die Narbenregion hinein und bestehen zur Blütezeit vor allem aus einer relativ grossen Zahl von Gefässen, während das Phloem sehr schwach entwickelt ist oder auch ganz fehlt (Fig. 3b, c, h). Im unteren Teil des Karpells, besonders an der Basis des Ovars, enthalten die Leitbündel dagegen vorwiegend prokambiumartige, plasmareiche Zellen und nur wenige in den Seitenbündeln zum Teil auch noch gar keine ausdifferenzierten Gefässe und Siebröhren (Fig. 3g, 5a).



Figur 5

Thalictrum minus. Querschnittserie durch Gynöciumbasis und Achsenende. a–b: Vereinigung der Karpelle. Leitgewebe arm an differenziertem Xylem. c: Karpelleitgewebe zu je einem konzentrischen Leitbündel verschmolzen. Ansatz der obersten Staubblätter (st). d: Phloem der Karpellspurstränge wandert nach aussen. Bildung der Achsenstele, im Zentrum Restgewebe der Stele. e: Stele der Blütenachse, Staubblatt-Spurstränge in Blattlücken eintretend

Der plikate Ovarabschnitt ist nur kurz, wird aber in der bekannten Weise durch Verzahnung der sich berührenden Epidermen verschlossen (Fig. 3d). Die noch sehr kleine Ovarhöhle ist mit einer papillösen Epidermis ausgekleidet, die offenbar als Transmissionsgewebe fungiert. Im aszidiaten Teil zieht sich dieses von der Ovarwand auf den Funiculus zurück (Fig. 3e–g), unter dem sich die Mikropyle der hängenden anatropen Samenanlage befindet.

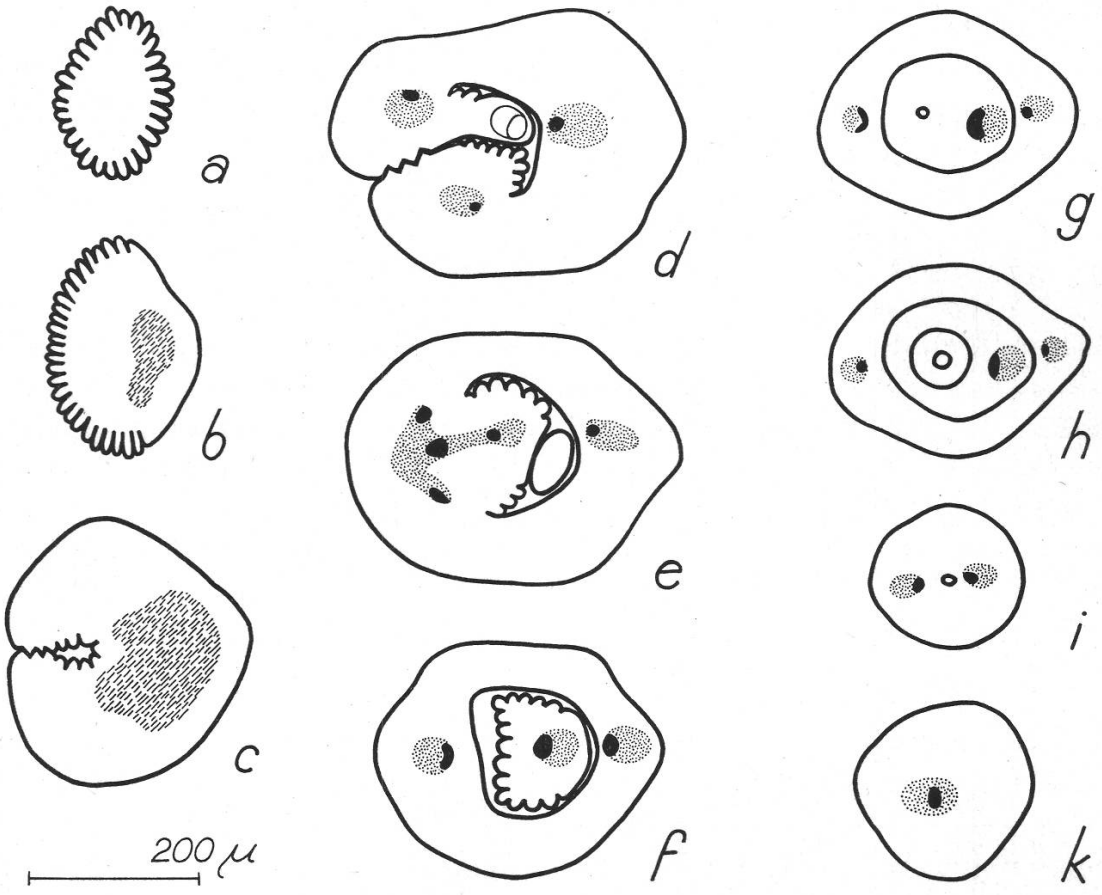
Ein ausgesprochen stielartiger Karpellabschnitt ist bei dieser Art nicht vorhanden, vielmehr sind die Karpelle unmittelbar unterhalb der Ovarhöhle bereits ventral miteinander verwachsen (Fig. 5a, b). Erst im Grenzbereich, dessen Zuordnung zur Achse oder zu den Karpellen (in diesem Fall den miteinander verwachsenen Karpellstielen) wie gewöhnlich dem subjektiven Ermessen überlassen bleibt, vereinigen sich die Bündel der einzelnen Karpelle rasch hintereinander, meist mehrere oder alle an einem Punkt, zu je einem konzentrischen Strang (Fig. 5a–c). Man kann theoretisch diese Verhältnisse selbstverständlich auf eine mehrfache Gabelung des Leitgewebes zurückführen, wie Melville (1962) will, aber tatsächlich trifft das hier nicht zu.

Der Übergang der konzentrischen Karpellspurstränge in die Achsenstele erfolgt erst weiter unten, während bereits die ersten Staubblätter ansetzen (Fig. 5d–e), indem einmal Restleitgewebe im Zentrum sichtbar wird, zum andern das Phloem auf die Aussenseite der Karpellstränge zurückweicht.

Anemone × *hybrida*

Die Gattung *Anemone* leitet bereits zu den mehrsamigen Ranunculaceen über, da neben der fertilen gewöhnlich mehrere rudimentäre, sterile Samenanlagen ausgebildet werden, doch stimmt sie im Bau des Gynöciums noch weitgehend mit den einsamigen Gattungen überein. Bei *A.* × *hybrida* sind ein deutlicher Karpellstiel wie bei *Ranunculus sceleratus* und ein wohlentwickelter aszidiater Ovarteil mit herabhängender Samenanlage entsprechend *Thalictrum minus* vorhanden (Fig. 6e–k, 7a). Ein narbenartiger, in Richtung auf die Blütenmitte abgewinkelter Teil sitzt dem Ovar unmittelbar auf. Die Spitze ist im Querschnitt fast stielrund und ringsum mit einer papillösen Epidermis besetzt (Fig. 6a, 7a). Weiter abwärts flacht sie sich adaxial ab, und schliesslich findet sich der übliche ventrale Einschnitt (Fig. 6b–c). Gleichzeitig ziehen sich die Papillen von der Dorsalseite und zuletzt von der ganzen Aussenseite des Karpells in den Spalt zurück. Aus dem dorsalen Prokambiumstrang, der bis in die Karpellspitze reicht, gehen langgestreckte Zellen mit verdickten, stark färbbaren Wänden hervor, die aber keine Spiralverdickungen, sondern gleichmässig dicke Wände mit zerstreuten Tüpfeln nach Art der Parenchymzellen ausbilden (Fig. 6b, c, 7a, b). Es handelt sich offenbar um die von Brouland (1935) für verschiedene einsamige Ranunculaceenkarpelle beschriebenen «sklerenchymatischen» Zellen, die das Leitbündel in seinem oberen Ende umhüllen sollen. Es scheint jedoch, dass sie eher den vermehrten Xylemelementen bei *Thalictrum* entsprechen. Nach unten zum Ovar hin nimmt die Zahl dieser Zellen ab und geht schliesslich in ein oder

zwei normale Gefässe über, während sich an der abaxialen Seite Phloemelemente entwickeln (Fig. 6d).



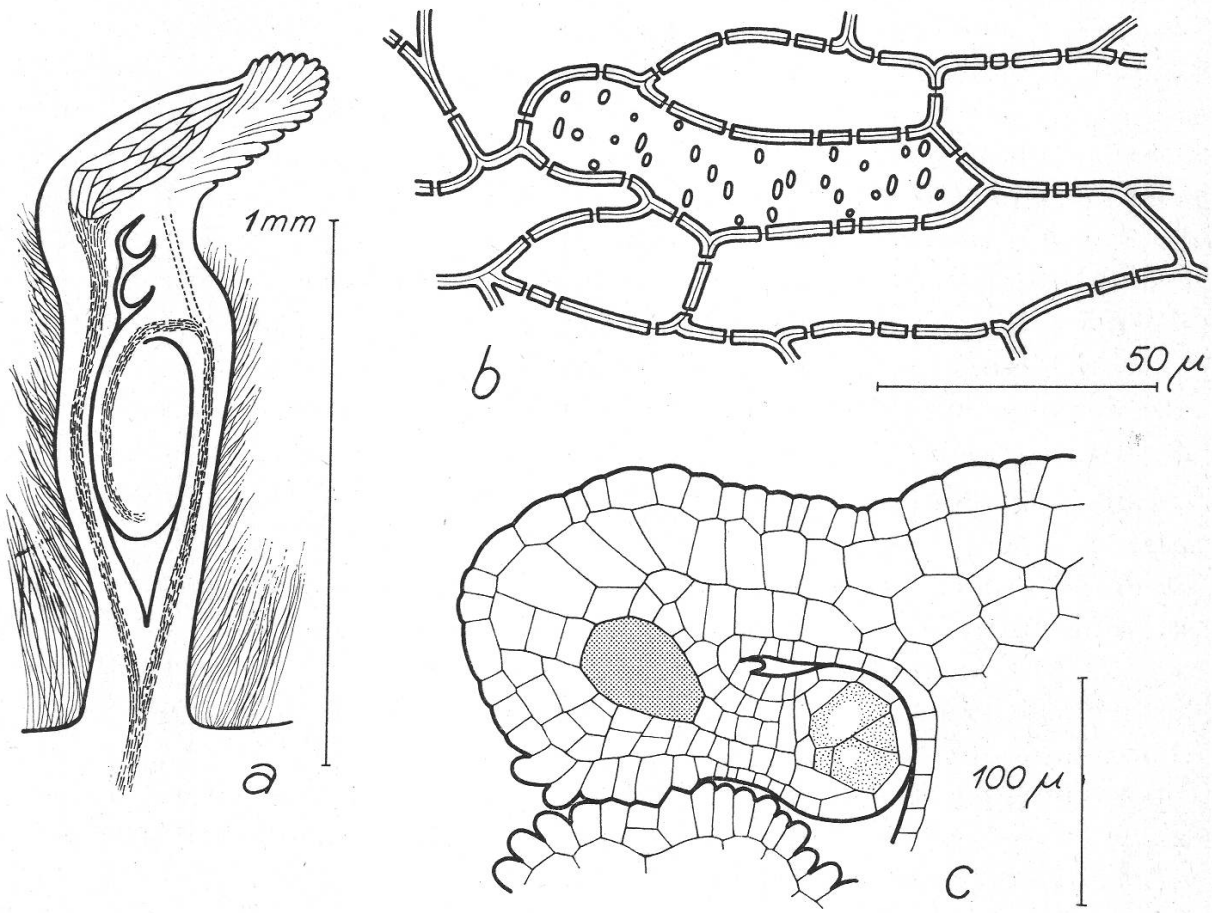
Figur 6

Anemone × hybrida. Querschnittserie durch ein Karpell bei der Anthese. a–b: Narben-Griffel-Region mit Narbenpapillen (in b auf die adaxiale Seite beschränkt) und oberem Ende des Dorsalmedianus (aus sklerenchymatischen Elementen bestehend, schraffiert). c: Oberster Teil des Ovars mit postgenital verschlossenem Ventralspalt. Karpellhöhle mit Transmissionsgewebe ausgekleidet. Stark erweiterter Sklerenchymstrang. d: Plikater Ovarabschnitt mit rudimentärer Samenanlage. Transmissionsgewebe am eingeschlagenen Karpellrand und am Funiculus. Xylem der Ventralbündel mehr als 180° gedreht. e: Oberster Teil des aszidiaten Abschnittes mit ansetzender fertiler Samenanlage. Ventralbündel und Ovularspurstrang vereinigen sich zum Ventralmedianus. f–h: Aszidiater Abschnitt mit Funiculus und hängender, anatroper Samenanlage. i–k: Karpellstiel, Vereinigung des Leitgewebes in einem konzentrischen Bündel

Der mit rudimentären Samenanlagen besetzte plikate Ovarteil ist noch ziemlich englumig, der Ventralspalt wird aber wieder, wie bei *Thalictrum minus*, durch die sich verzahnenden Epidermen verschlossen (Fig. 6d, 7c). Das Transmissionsgewebe ist als papillös ausgebildete Epidermis auf den Innenkanten und den Funiculi der rudimentären Samenanlagen erkennbar.

In der Höhe der obersten sterilen Samenanlage treten 2 Ventralbündel auf, die auch zur Blütezeit meist noch recht unentwickelt sind, zuweilen aber doch 1 oder 2 Gefässe enthalten, durch die die Orientierung erkennbar wird. Gegenüber dem Dorsalmedianus sind sie um mindestens 180° gedreht, meistens sogar darüber, und manchmal ist das Xylem ausgesprochen vom Ventralspalt abgewandt, das Leitbündel also um etwa 270° verdreht (Fig. 6d). Beim Übergang in den aszidiaten Abschnitt vereinigen sich die beiden Ventralbündel zu einem Ventralmedianus, indem sie zugleich den Ovularspurstrang der fertilen Samenanlage aufnehmen (Fig. 6e, f). Dabei drehen sie sich gegebenenfalls so weit zurück, dass das Xylem zur Mitte der Karpellhöhle weist.

Die beschriebene Orientierung der Ventralbündel legt die Vermutung nahe, dass die Karpellränder in die Karpellhöhle hinein eingeschlagen sind, dass also die ventralen Aussenkanten nicht den primären Karpell-



Figur 7

Anemone × *hybrida*. a: Längsschnitt durch ein Karpell bei der Anthese. b: Sklerenchymatisches Gewebe am oberen Ende des Dorsalmedianus. c: Randpartie und Ventralspalt eines Karpells mit rudimentärer Samenanlage (entsprechend etwa Fig. 6d). Innere Mesophyllschicht zur Samenanlage einbiegend, äussere aufgespalten, aber über das Leitbündel hinweg bis zur Samenanlage zu verfolgen

rändern entsprechen. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen wurden hier nicht gemacht, doch steht das Zellbild in den Aussenkanten durchaus im Einklang mit der Annahme des involuten Karpells (Fig. 7c). Wie bei *Thalictrum minus* sind 2 Mesophyllschichten vorhanden, die aber über den Leitbündeln an der Karpellaussenseite durch perikline Teilungen aufspalten. Die Derivate der äusseren Mesophyllschicht lassen sich dabei über die Aussenkanten hinweg ganz gut bis in den Ventralspalt hinein verfolgen, wo sie auf die sterile Samenanlage zustreben. Entsprechend biegt die innere Mesophyllschicht an der Innenseite des Ventralbündels direkt zur Samenanlage ein.

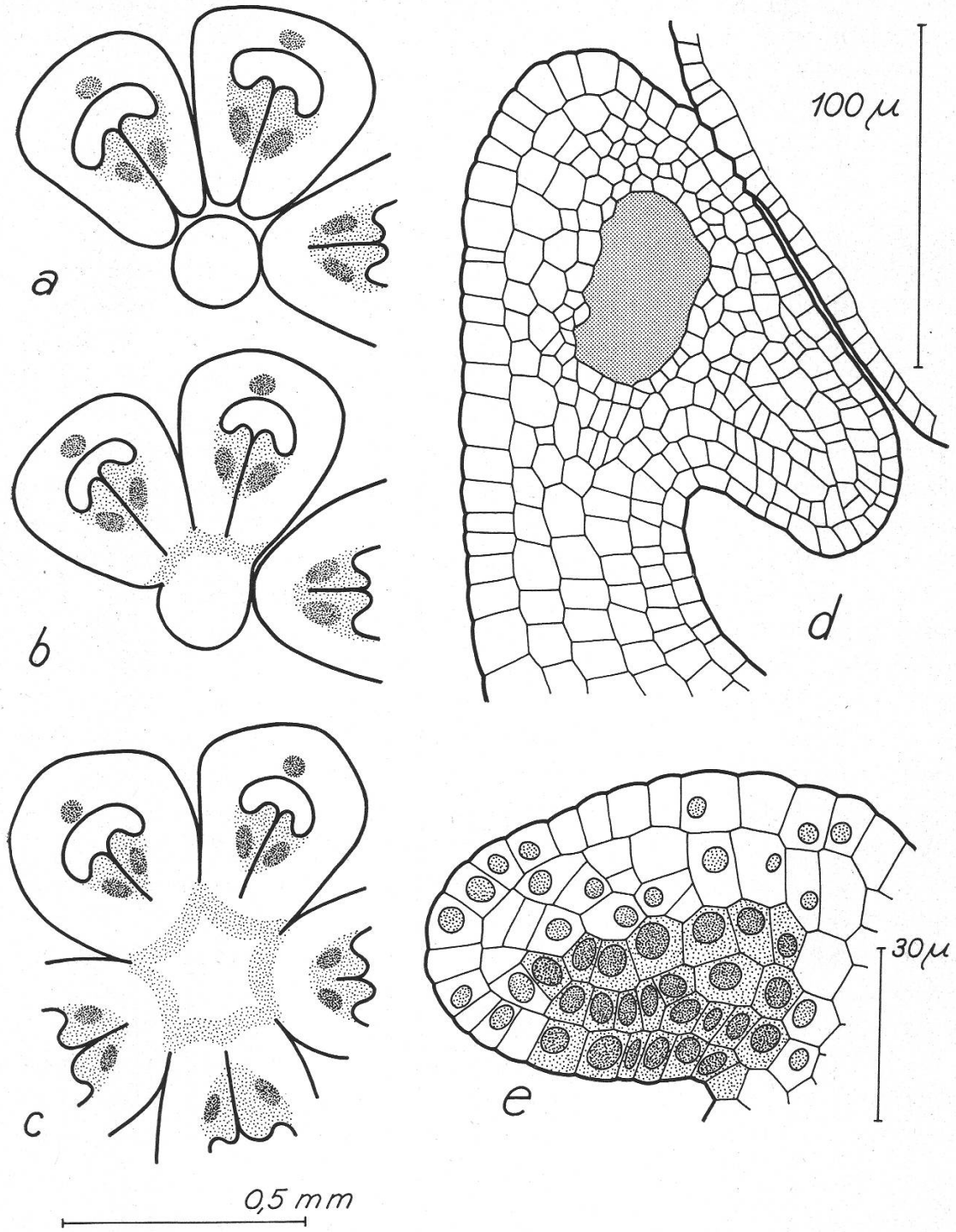
An der Basis des Karpellstieles vereinigen sich Dorsal- und Ventralmedianus zu einem konzentrischen Leitbündel (Fig. 6k, 7a). Auch bei *Anemone × hybrida* gibt es jedoch einen Grenzbereich, der sich nicht eindeutig dem Karpell oder der Achse zuordnen lässt. Im Längsschnitt entsteht der Eindruck, als ob zwischen den Einzelkarpellen deutliche Zwischenräume vorhanden wären (Abb. 5, Taf. I), in denen die Achsenoberfläche sichtbar wird. Zweierlei ist dabei auffällig: die starke Neigung zu periklinen Teilungen in der, wie es scheint, äussersten Zellschicht sowie die zahlreichen Haare und Papillen, die dicht gedrängt, aber offensichtlich ohne genetischen Zusammenhang, diesen Zellen aufsitzen. Es zeigt sich nun, dass die Haare und Papillen der Epidermis entsprechen, die mit der des Karpellstiels kontinuierlich ist. Darin ist ebenfalls ein Teil der Zellen zu extrem langen Haaren umgebildet, die dazwischen liegenden Zellen sind aber nicht papillös, sondern normal ausgebildet. Auch die Kontinuität der subepidermalen, grossen Zellen mit der entsprechenden Schicht im Karpellstiel ist erkennbar, und an dessen Basis ist vielfach noch eine Neigung zu periklinen Teilungen zu bemerken.

Ein Querschnitt, in dem der Blütenboden gerade angeschnitten ist, lässt darüber hinaus in der Zellanordnung erkennen, dass die grossen, subepidermalen Zellen des Blütenbodens die gleiche konzentrische Anordnung aufweisen wie in den Karpellstielen (Abb. 4, Taf. I). Man kann sich daher fragen, ob man es hier nicht mit den sockelartig erweiterten Karpellbasen zu tun hat, die in Kontakt miteinander stehen – mit anderen Worten, ob nicht die gesamte Blütenachse mit Karpellgewebe überzogen («berindet») ist. Möglicherweise wären die ursprünglich sich berührenden Karpellbasen gedehnt und dadurch die darüber liegenden Karpellteile auseinandergerückt.

Gattungen mit mehrsamigen Karpellen

Aquilegia vulgaris

Von Tepfer (1953) liegt eine umfangreiche Untersuchung von *Aquilegia formosa* vor, die ihren besonderen Wert durch zahlreiche ausge-



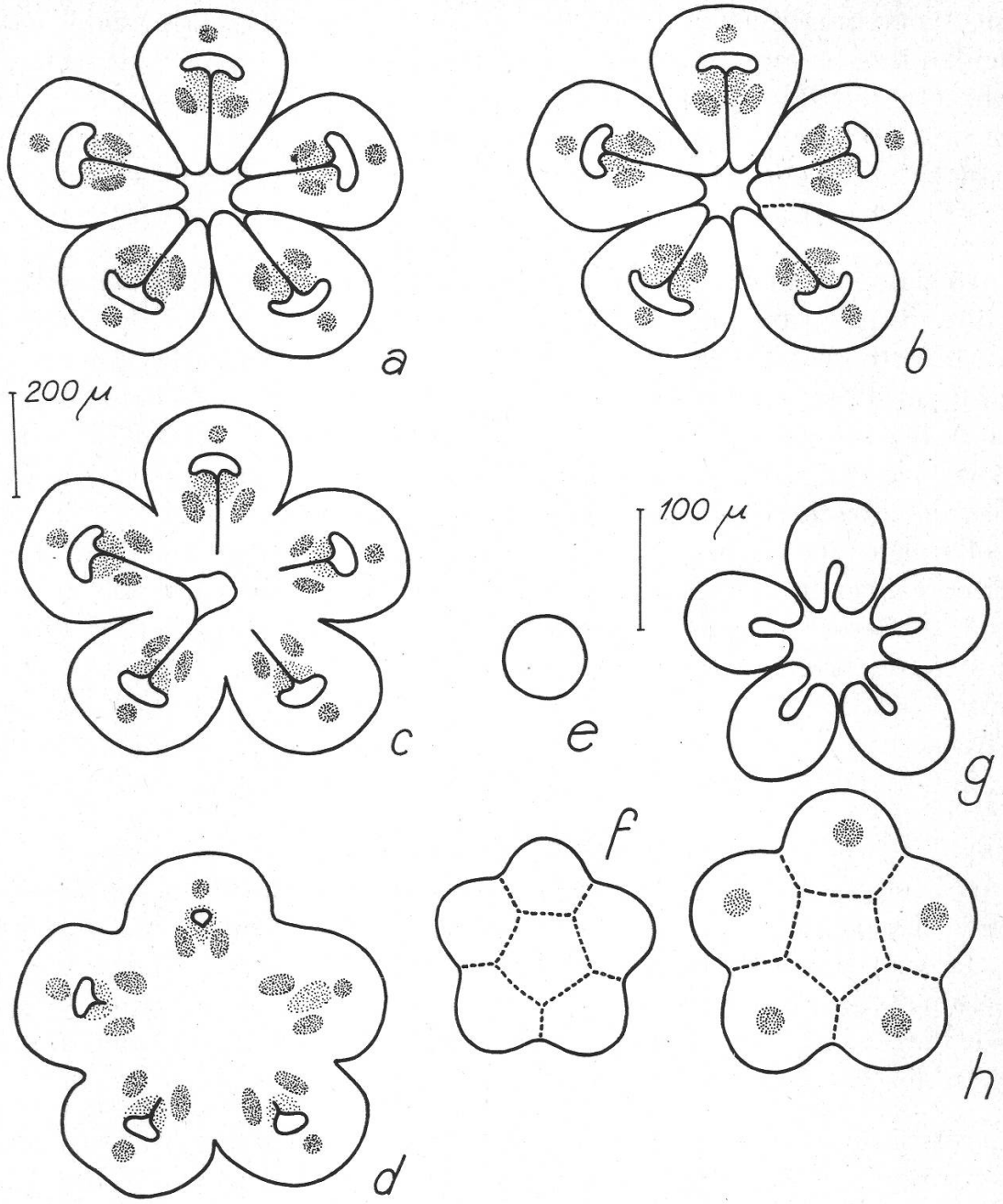
Figur 8

Aquilegia vulgaris. a–c: Unterer Teil eines Gynöciums mit freiem sterilem Achsenende. Querschnitte in verschiedener Höhe. a: Unterster apokarper Teil, 3 von 5 Karpellen gezeichnet, eines ventral bereits geschlossen. b–c: Ansatz der Karpelle an die Achse. Ventralspalte ziehen sich von der Grenzzone zwischen Karpellen und Achse (punktiert) zurück. d–e: Karpellrandpartien in verschiedenen Entwicklungsstadien. Querschnitte. d: Späteres Stadium während der Ausgliederung der Samenanlagen. Äussere Mesophyllschichten am Ventralbündel unterbrochen, innere biegen zu Samenanlage ein. e: Sehr frühes Stadium, Übergipfelung des primären Karpellrandes durch perikline Aufspaltung der äusseren Mesophyllschicht

zeichnete photographische Abbildungen erhält. Diese lassen weitgehende Übereinstimmung mit den eigenen Beobachtungen erkennen. Geringe Abweichungen, die bei *A. vulgaris* festgestellt wurden, mögen artbedingt sein. Grössere Differenzen ergeben sich jedoch in der morphologischen Deutung des Gynöciums und der Einzelkarpelle, so dass eine vollständige Darstellung der eigenen Ergebnisse angebracht erscheint.

Im Bau des meist fünfzähligen Gynöciums zeigen sich im einzelnen manche Verschiedenheiten. Der untere Teil des Ovars ist ventral mit der Achse verbunden, die Sohlen der Karpellhöhlen liegen also unterhalb des Scheitelpunktes der Blütenachse (Fig. 8a–c, 9a–d; Tepfer, pl. 60b, 64, 65a, 67, 68), und auch unterhalb der Ovarhöhle setzen sich die Karpelle noch als sockelartige Erhebungen fort (Fig. 9d, h; Tepfer, pl. 60b, 63b). Der allmählich seichter werdende Ventralspalt erstreckt sich im angewachsenen Teil des Karpells zumindest in den von mir beobachteten jüngeren Stadien bis fast zum Grund der Ovarhöhle. Auf den ersten Blick könnte es daher vielfach so scheinen, als seien die Karpelle epeltat und als würde der Ventralspalt durch die Achse verschlossen. Nicht selten finden sich aber auch Karpelle, bei denen der Ventralspalt bereits kurz oberhalb des Ansatzes an die Achse kongenital geschlossen ist (Fig. 8a, b). Der Ventralspalt, der sich auch in diesem Fall noch an der Innenseite des Karpells fortsetzt, wird in der Verwachsungszone ganz zweifellos durch Karpellgewebe verschlossen. Aber auch dort, wo kein freier schlauchförmiger Abschnitt erkennbar ist, muss Entsprechendes angenommen werden, da an der Insertionsstelle der Karpelle die Grenzzone zwischen diesen und der Achse deutlich erkennbar ist, der Ventralspalt sich aber mehr oder weniger weit von dem Grenzbereich zurückzieht (Fig. 8b–c). Weiter unten kann, wie üblich, keine genaue Grenze zwischen Karpellen und Achse angegeben werden, sicher ist es aber nicht zulässig, den zentralen Gewebekörper zwischen den Karpellhöhlen im ganzen der Achse zuzuschreiben. Die Karpelle von *Aquilegia vulgaris* müssen also als peltat im üblichen Sinne angesehen werden, wobei aber die ventrale Schlauchwand vielfach vollständig mit der Achse verwachsen ist.

Unterschiede im Gynöcium bestehen auch darin, dass manchmal der Vegetationspunkt bei der Karpellbildung fast vollständig aufgebraucht wird, die Karpelle also über dem Achsenende dicht zusammenschliessen (Fig. 9a–d; Tepfer, pl. 65a), in anderen Fällen aber die Karpelle weiter auseinandergerückt sind und zwischen ihnen ein kegelförmiger Fortsatz von manchmal 100 μ Länge und mehr emporragt, bei dem es naheliegt, ihn als freies Achsenende anzusprechen (Fig. 8a–b). In diesem zweiten Fall sind die Karpelle oft erst unterhalb ihres Ansatzes an die Achse untereinander verwachsen, und manchmal mag es zweifelhaft sein, ob sie überhaupt direkt miteinander verbunden sind (Fig. 8c). Im ersten



Figur 9

Aquilegia vulgaris. a–d: Unterer Teil eines Gynöciums ohne freies Achsenende, Querschnitte in verschiedener Höhe. a: Apokarper Abschnitt. b: Übergang in den symplikaten Abschnitt unter Vereinigung der ventralen Aussenkanten (Karpellgrenzen z.T. noch erkennbar, gestrichelte Linie). c–d: Übergangszone und synaszidiater Abschnitt, seitliche Verwachsung der Karpelle, Ventralspalt noch erkennbar. e–f: Blütenvegetationspunkt mit Initialstadien der Karpelle, 2 aufeinanderfolgende Querschnitte. g–h: Späteres Stadium mit etwa 30 μ hohen apokarpen Karpellabschnitten, 2 Querschnitte im Abstand von 20 μ. Die hypothetischen Grenzen zwischen den Karpellen und der Blütenachse in f und h durch gestrichelte Linien angedeutet

Fall dagegen verwachsen gewöhnlich die randnahen Teile der benachbarten Karpelle noch oberhalb des Achsenendes zu einem kurzen sympli-

katen Gynöciumabschnitt (Fig. 9a–c; Tepfer, pl. 60a). Die dabei entstehenden kurzen Septen erscheinen durchaus als die seitlich miteinander verschmolzenen Randpartien der Karpelle. Das wird besonders deutlich, wenn die ventralen Aussenkanten nicht genau nebeneinander liegen und sich auch in der Verwachsungszone noch ein Stück abwärts verfolgen lassen (Fig. 9a–b).

Im Initialstadium erscheinen die Karpelle als rundliche Höcker seitlich am Blütenvegetationspunkt (Fig. 9f), aus denen sich später der adaxial offene plikate Abschnitt erhebt (Fig. 9g; Tepfer, pl. 58b). Dieser ist zwar hufeisenförmig eingekrümmt, doch ist die Karpellbasis beim Ansatz an die Achse massiv und weist einen rundlichen Querschnitt auf (Fig. 9h; Tepfer, pl. 58a). Auf diesem kreisförmigen Grundfeld bildet sich eine ringförmige Wachstumszone, und es ist diese Wachstumszone – nicht die Karpellanlage als Ganzes –, die sich von der abaxialen Seite her fortschreitend ausdehnt, hufeisenförmige Gestalt annimmt und sich zuletzt adaxial schliesst. Daraus entsteht dann der schlauchförmige Karpellabschnitt, der ventral mit der Achse verbunden bleibt und mit dieser emporwächst. Es ist zwar nicht möglich, die Grenze zwischen Karpell und Achse exakt anzugeben, aber es wurde an älteren Stadien gezeigt, dass die Ovarhöhle ventral durch Karpellgewebe verschlossen wird.

Das Randwachstum ist danach auch hier anfangs im wesentlichen aufwärts gerichtet. Durch ungleiches Wachstum kommt der schräg verlaufende Karpellrand später in eine zur Längsachse annähernd parallele Lage. Das ist bei einer Karpellhöhe von etwa 80–90 μ der Fall, und erst zu diesem Zeitpunkt geben die Zellbilder in Querschnitten eine einigermassen verlässliche Vorstellung von den Zellteilungsfolgen in den Randbezirken der Karpelle.

Interessanterweise zeigt sich bereits in diesem frühen Stadium, dass die ventralen Aussenkanten, wie der Mittelteil des Karpells und die Aussenseite der Flanken, mehr oder weniger vakuolisiert sind. Vollmeristematisch ist nur noch ein begrenzter Bezirk an der Innenseite in einiger Entfernung von den Aussenkanten (Fig. 8e). Auch haben in den vakuolisierten Zellen der Aussenkanten bereits perikline und schräge Zellteilungen in einem ausgedehnten Bereich eingesetzt. Um normales Randwachstum handelt es sich demnach offensichtlich nicht, vielmehr deutet das ganze Zellbild darauf hin, dass die wirklichen Initialen des Mesophylls im vollmeristematischen Zellkomplex zu suchen sind und dass sie bereits zu diesem Zeitpunkt durch Aufspaltung der äusseren Zellschichten scheinbar an die Innenseite des Karpells gerückt sind (vgl. Tepfer, pl. 95b). Die ventralen Aussenkanten stellten demnach eine Art sekundärer Randbildung dar. Diese Vermutung liegt um so näher, als am Karpell von *Ranunculus sceleratus* demonstriert werden kann, dass

typisches Randwachstum ganz entsprechend dem der Laubblätter vor sich geht (Fig. 1e).

In der weiteren Entwicklung nehmen die periklinen Teilungen in den ventralen Aussenkanten noch zu, doch ist der Teilungsmodus offensichtlich sehr wechselnd. Manchmal finden sich regelmässige, parallel oder fächerförmig in die Aussenkanten verlaufende Zellreihen, oft ist das Zellbild aber auch sehr unregelmässig. Es können auch die Aussenkanten lang zugespitzt oder breit und stumpf sein mit allen Zwischenformen. Immer aber sind die äusseren Mesophyllschichten, die im mittleren Karpellteil ein regelmässiges Plattenmeristem bilden, im Bereich der Ventralbündel gestört (Fig. 8d). Während die Zellen in der Aussenkante plasmaarm sind und sich vergrössert haben, sind die Karpellteile innerhalb des Ventralbündels nach wie vor vollmeristematisch. Es ist hier eine vorspringende Innenkante entstanden, an der sich die Samenanlagen auszugliedern beginnen. Bemerkenswerterweise biegen die inneren Mesophyllschichten weit zu den Innenkanten ein und lassen sich, bei günstiger Schnittlage, bis zu den Samenanlagen-Primordien verfolgen. Auch hier finden unter dem Ventralbündel perikline Zellteilungen in gewissem Umfang statt, meist jedoch erst in der zweiten Mesophyllschicht, und auch dann lassen ihre Derivate die ursprüngliche Kontinuität noch deutlich erkennen.

Wie schon bei *Anemone* × *hybrida* lässt auch hier das Zellbild vermuten, dass nicht die ventralen Aussenkanten, sondern die Innenkanten, an denen die Samenanlagen sitzen, die primären Karpellränder darstellen. Diese Deutung wird durch die Entwicklungsgeschichte vollauf bestätigt. Die ventralen Aussenkanten wären danach als rippenartige Bildungen über den Ventralbündeln anzusehen. Im ganzen ist das transversale Randwachstum also sehr gering, und zwar noch wesentlich geringer, als Tepfer angenommen hatte. Die Erweiterung der Ovarwand kommt ganz überwiegend durch interkalares Flächenwachstum zwischen Dorsalmedianus und Ventralbündeln zustande.

Wenn sich die aszidiaten Karpellabschnitte herausdifferenzieren, sind vielfach die Seitenwände nahe der Ansatzstelle an die Achse mit denen der Nachbarkarpelle zu einem synaszidiaten Teil verwachsen, und zwar handelt es sich um eine kongenitale Verwachsung, die ihren Ursprung im Kontaktbereich der ringförmigen Wachstumszonen auf den massiven Karpellsockeln hat (Fig. 9g, h; Tepfer, pl. 58b, hinten). Eine postgenitale Verwachsung, wie Tepfer vermutet, findet nicht statt, auch nicht im symplikaten Abschnitt. Dieser geht vielmehr aus dem synaszidiaten Abschnitt hervor, indem weiterhin das Längenwachstum an der abaxialen Seite stärker ist als an der adaxialen. Dadurch werden die Verwachsungszonen etwas über den Ansatzpunkt an die Achse empor-

gehoben, und im Querschnitt entsteht der Eindruck von im Zentrum freien Septen. Es entspricht dies durchaus den Vorgängen, die im Einzelkarpell aus dem aszidiaten Abschnitt den plikaten und aus der Schlauchmündung den Ventralspalt entstehen lassen.

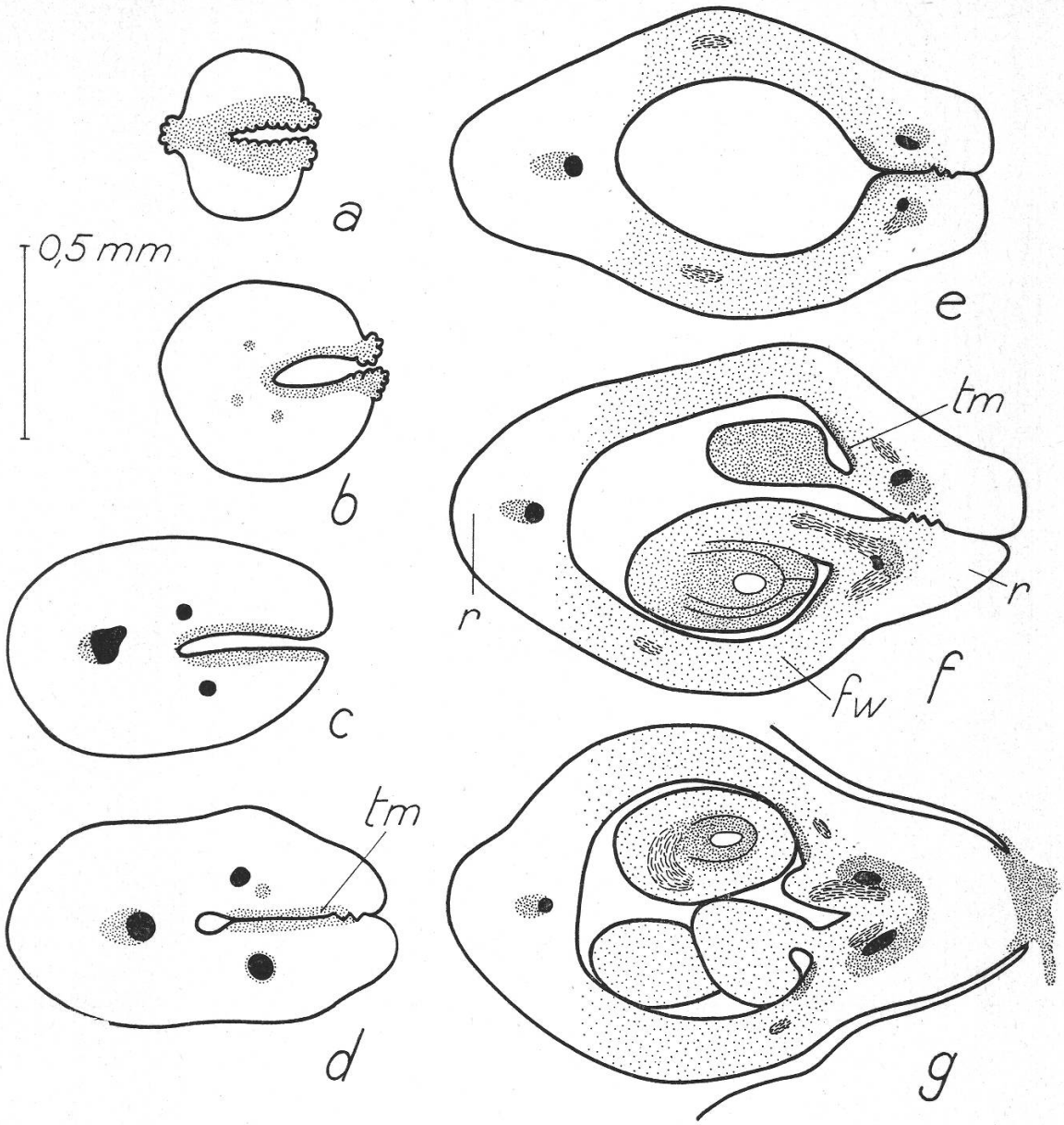
Der Leitbündelverlauf beim Ansatz der Karpelle an die Achse ist von Tepfer eingehend dargestellt worden. Die sehr eigenartigen Verhältnisse scheinen in mancher Hinsicht denen bei *Nigella* zu entsprechen, wie einige Abbildungen von Brouland (1935) vermuten lassen. Es wäre wünschenswert, noch Näheres über das Leitgewebe in der fertilen Zone wie auch noch weitere Einzelheiten über den Übergang in die Stele der Blütenachse zu erfahren. Eigene Untersuchungen darüber konnten nicht durchgeführt werden.

Caltha palustris

Als Beispiel soll ein aus 8 Karpellen bestehendes Gynöcium im Blühstadium beschrieben werden. Die Karpellspitze erscheint im Querschnitt annnähernd kreisrund, weist aber an der adaxialen Seite einen tiefen Einschnitt auf (Fig. 10b). Dieser Einschnitt ist mit einer kleinzelligen, plasmareichen Epidermis ausgekleidet, die scharf mit dem sonst stark vakuolisierten und interzellularenreichen Gewebe kontrastiert. An der Mündung des Spaltes und in einem begrenzten Bereich auch an der äusseren Oberfläche ist die Epidermis papillös ausgebildet. Meist ist die äusserste Karpellspitze nach aussen umgebogen oder gar etwas zurückgekrümmt, und der ventrale Einschnitt kann scheinbar auf die abaxiale Seite übergreifen, wodurch der Eindruck entsteht, als sei die Karpellspitze gespalten (Fig. 10a; Sprotte, 1940, Fig. 22, III; vgl. Fraser, 1937, Diagr. XVIII).

Weiter unten nehmen die Karpelle einen mehr elliptischen Gesamtquerschnitt an, während sich der ventrale Einschnitt vertieft (Fig. 10c). Die grossen Papillen an der Mündung des Spaltes sind nicht mehr vorhanden, und die plasmareichen Zellen bleiben mehr oder weniger auf die Epidermis beschränkt. Es darf vermutet werden, dass es sich hier um das Transmissionsgewebe handelt. Nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Papillen könnte man vielleicht eine nicht scharf begrenzte obere Narben- und eine untere Griffelregion unterscheiden.

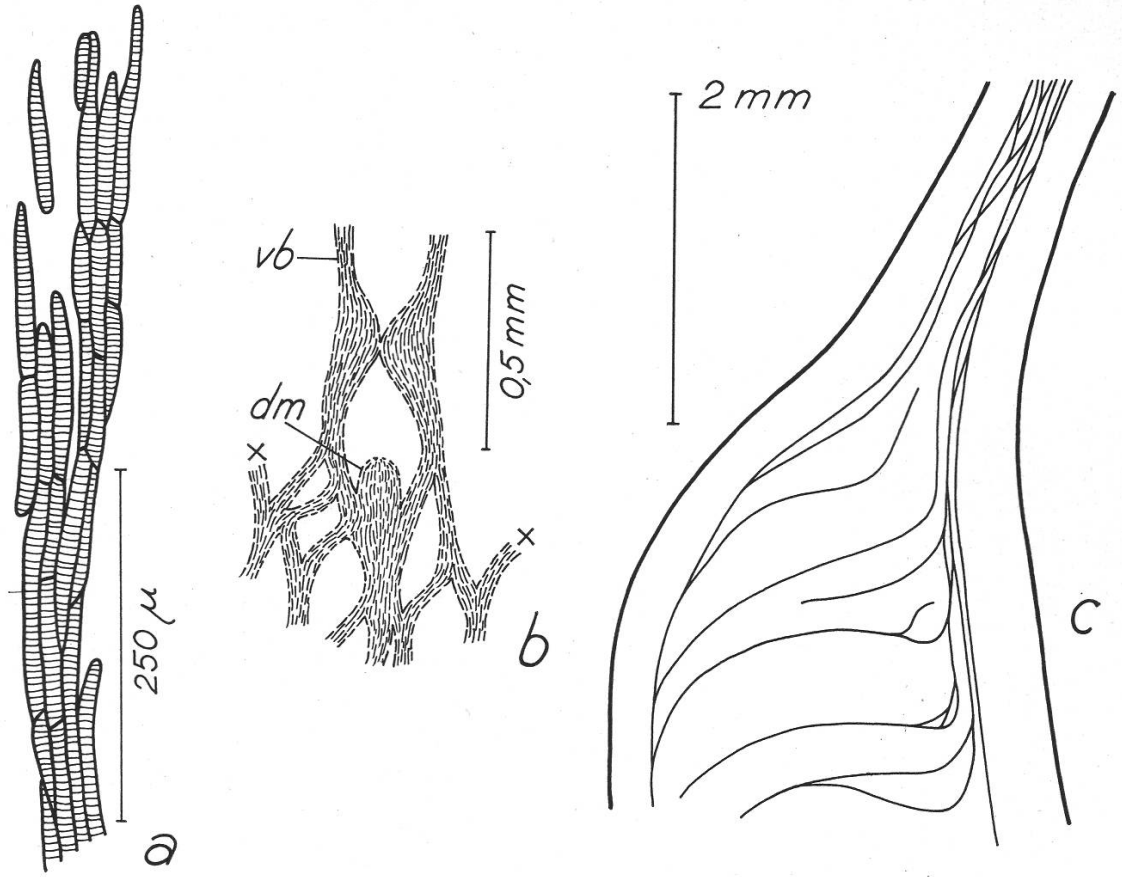
Der Dorsalmedianus reicht bis in die Narbenregion hinein wo er sich meist mehr oder weniger verbreitert und sich allmählich auflöst, weil schliesslich die Ausdifferenzierung der prosenchymatischen Zellen zu Gefässen nur noch unregelmässig erfolgt. Dabei kommt es besonders in Aufhellungspräparaten leicht zu dem Eindruck, als ob der Dorsalmedianus gabelig verzweigt sei (Fig. 11a). Tatsächlich werden jedoch die Zwischen-



Figur 10

Caltha palustris. Querschnittserie durch ein Karpell zur Blütezeit. a–c: Narben-Griffel-Region mit Narbenpapillen und Transmissionsgewebe, das die Karpellinnenseite auskleidet. d–e: Steriler, plikater Ovarabschnitt mit postgenital geschlossenem Ventralspalt. Transmissionsgewebe in der Ovarhöhle nur in der Umgebung des Ventralspaltes. f: Fertiler, plikater Abschnitt mit stark entwickelten, ventralen Aussenkanten. g: Aszidiater Abschnitt, an der Ventralseite angewachsen, innen auslaufender Ventralspalt. Unterste Ovularspurstränge zwischen den Ventralbündeln hindurchlaufend, diese miteinander im Kontakt (vgl. Abb. 6). tm = Transmissionsgewebe; r = rippenartige Erhebungen über den Leitbündeln mit stark ausdifferenziertem, interzellularenreichem Parenchym; fw = halbmeristematische Flächenwachstumszonen in den Seitenwänden der Karpelle

räume von dünnwandig gebliebenen Prosenchymzellen ausgefüllt. Die Ventralbündel enden gewöhnlich etwas weiter unten blind, können aber gelegentlich auch direkt oder durch einen Seitenast mit dem Dorsalmedianus verbunden sein. Eine so regelmässige Gabelung, wie sie Mel-



Figur 11

a–b: *Caltha palustris*. a: Tracheiden am oberen Ende des Dorsalmedianus (nach Aufhellungspräparat). b: Karpellspurstränge von der Achsenmitte aus gesehen (nach Aufhellungspräparat). c: *Helleborus foetidus*. Leitbündelverlauf im oberen Ovar- und unteren Griffelteil (nach Aufhellungspräparat). dm = Dorsalmedianus, vb = Ventralbündel, x = Spurstränge der benachbarten Karpelle

ville (1962, Fig. 4) darstellt, habe ich nicht gefunden, wie überhaupt die Abzweigungen in der Griffel- und Narbenregion nicht anders zu bewerten sind als die Transversalbündel in der Ovarwand (Sprotte, 1940, Fig. 22, III). Irgendwelche weiterreichenden Schlussfolgerungen lassen sich daher aus den Verzweigungen der Karpellbündel wohl kaum ziehen.

Bei den Ventralbündeln fällt wieder auf, dass sie im Griffel- und Narbenbereich fast ausschliesslich aus Xylemelementen bestehen (Fig. 10c), während beim Dorsalmedianus kein wesentlicher Unterschied gegenüber dem Ovar festzustellen ist.

Geht man weiter hinab, so erkennt man im Innenwinkel des Einschnittes eine kleine Erweiterung, die sich dadurch deutlich abhebt, dass sie mit grossen, plasmaarmen Zellen ausgekleidet ist, wie sie auch durch die Innenkanten scharf gegen den Ventralspalt abgegrenzt ist (Fig. 10d). Es ist dies das obere Ende der Ovarhöhle. Zugleich ist hier der Ventral-

spalt durch teilweise Verzahnung der plasmareichen Epidermiszellen verschlossen. Diese sind von den ventralen Aussenkanten etwas zurückgetreten, die daher nun ganz aus ausdifferenziertem Gewebe bestehen.

Nach unten zu erweitert sich die Ovarhöhle rasch, während sich die papillösen, plasmareichen Zellen über die Innenkanten hinaus etwas auf die Innenwand der Höhle ausdehnen (Fig. 10e). Offenbar setzt sich hier das Transmissionsgewebe fort. Die Ventralbündel liegen jetzt neben der Verwachsungszone des Ventralspaltes. In den Seitenwänden des Ovars erkennt man ein 4- bis 5schichtiges Plattenmeristem, das aus relativ kleinen und plasmareichen Zellen mit noch geringer Interzellularenbildung besteht und sich anscheinend noch in stärkerem Wachstum befindet (Abb. 9, Taf. II). Die Erweiterung der Ovarwand erfolgt also auch hier durch starkes interkalares Flächenwachstum zwischen Dorsalmedianus und Ventralbündeln. Im Bereich der Hauptleitbündel, also an der Mittelrippe und an den ventralen Aussenkanten des Karpells, ist dagegen eine Verdickung infolge Vermehrung der Zellschichten wie auch durch Vergrösserung der stark vakuolisierten Zellen und durch Interzellularenbildung eingetreten (Fig. 10e–g). Auf die unregelmässige und wechselnde Gestalt der ventralen Aussenkanten, die schon bei *Aquilegia vulgaris* erwähnt wurde, sei auch hier nochmals hingewiesen.

Ein Stück weiter unten erst trifft man in der ausgedehnten Ovarhöhle auf die Samenanlagen. Die Funiculi setzen stets zwischen dem Transmissionsgewebe und der jetzt stark verkürzten, weit von den ventralen Aussenkanten zurückgezogenen postgenitalen Verwachsungszone des Ventralspaltes an (Fig. 10f). Die anatropen Samenanlagen wenden den Nucellus vom Ventralspalt fort, so dass die Mikropyle unmittelbar über dem Transmissionsgewebe zu liegen kommt (Abb. 9, Taf. II).

Die Ventralbündel sind um etwa 180° gegen den Dorsalmedianus verdreht, haben also die charakteristische inverse Lage. Besonders hervorgehoben werden muss, dass die Ovularspurstränge stets an der randwärtigen Seite an das Ventralbündel herantreten, die Transversalbündel der Ovarwand dagegen an der gegenüberliegenden Seite, die zur Karpellmitte weist (Fig. 10f). Hinsichtlich der Orientierung der Ventralbündel ist zu beachten, dass sie durch den Anschluss der Transversalbündel und Ovularspurstränge vorübergehend beeinflusst wird. Durch die Ovularspurstränge wird eine Drehung über 180° hinaus bewirkt, durch die Transversalbündel entsteht der entgegengesetzte Effekt. Da nun die Spurstränge sehr rasch, das heisst fast rechtwinklig auf das Ventralbündel zustreben, während die Transversalbündel einbiegen und, schräg abwärts verlaufend, nur allmählich vollständig mit dem Ventralbündel verschmelzen, kann leicht der falsche Eindruck einer Drehung der Ventralbündel von weniger als 180° entstehen.

Etwa 200 μ über der Ansatzstelle sind die Karpelle kongenital geschlossen, es ist also so etwas wie ein schlauchförmiger Abschnitt vorhanden (Abb. 8a, Taf. II). Wie bei *Aquilegia* ist aber der Ventralspalt an der Innenwand des Karpells noch sichtbar, und es setzen hier auch noch Samenanlagen an, doch verkürzt er sich nach unten zu und verschwindet schliesslich ganz. In dieser Region rücken die Ventralbündel näher zusammen und wenden einander das Xylem zu, drehen sich also gewissermassen um etwa 90° zurück. Auch jetzt noch sind die Ovularspurstränge bestrebt, an der gleichen Stelle an die Ventralbündel heranzutreten, sie müssen daher zwischen den beiden in der Medianebene des Karpells etwas gestreckten Ventralbündeln hindurchlaufen (Fig. 10g). Ein eigentlicher Ventralmedianus bildet sich nicht, doch kommen die beiden Ventralbündel meist auf einer kurzen Strecke miteinander in Kontakt (Fig. 10g, 11b; Abb. 6, Taf. I).

Unmittelbar darunter sind die Karpelle untereinander verbunden, und zwar treffen zuerst die 5 obersten mit den ventralen Kanten aufeinander, während die übrigen sich in die Zwischenräume schieben (Abb. 8a, b; Taf. II). Ob die Karpelle im Zentrum durch Achsengewebe zusammengehalten werden, ist, wie üblich, nicht sicher zu entscheiden. Es macht allerdings keine Schwierigkeiten, sich den massigen Gewebekörper im Zentrum aus den ventralen Teilen der Karpelle, die etwa den in der Querzone vereinigten beiden ventralen Aussenkanten entsprechen, zusammengesetzt zu denken. Es scheint zudem, dass die Grenzen der einzelnen Karpelle unmittelbar nach ihrem Zusammenschluss noch erkennbar seien (Abb. 8b, Taf. II). Sicher aber kann wohl von den unteren Karpellen gesagt werden, dass sie seitlich direkt an die oberen Karpelle, also nicht an die Achse ansetzen. Im übrigen spielt sich dies in der Region ab, in der die Ventralbündel sich mit zugekehrtem Xylem gegenüberliegen oder miteinander in Kontakt stehen, während noch keinerlei steläres Leitgewebe zu erkennen ist.

Der Verlauf der Karpellbündel beim Eintritt in die Achse ist, wie Melville (1962) schon hervorhebt, etwas wechselnd. Das Durchschnittsbild, das ich aus zahlreichen teils mit dem Mikrotom geschnittenen, teils in Milchsäure aufgehellten Karpellen erhalten habe, unterscheidet sich jedoch wesentlich von dem bei Melville. Als Normalfall können etwa die Verhältnisse gelten, die in Figur 11b wiedergegeben sind. Die Ventralbündel laufen danach unterhalb der Kontaktstelle noch etwa 150–200 μ weiter abwärts, wobei sie weiterhin das Xylem einander zuwenden. Dabei zweigen einige Seitenäste nach aussen ab, die sich eventuell weiter verzweigen oder sich mit dem Ventralbündel wieder vereinigen können. Es entsteht also ein mehr oder weniger diffuses Netzwerk, wobei die am weitesten aussen verlaufenden Stränge sich gewöhnlich auch mit denen der Nachbarkarpelle vereinigen. Der Dorsalmedianus verschmilzt jedoch

stets mit den am weitesten innen verlaufenden Ästen, die eindeutig den Ventralbündeln des gleichen Karpells zugeordnet werden können. Allerdings rücken die betreffenden Ventralbündeläste dabei wieder etwas nach aussen, dem hereinkommenden Dorsalmedianus entgegen, was Melville entgangen zu sein scheint. Im übrigen stellt sich das etwas verwirrende Bild des Leitbündelverlaufs, das Melville allein aus Aufhellungspräparaten gewonnen hat (1962, Fig. 4), in den Mikrotomschnittserien als ganz normale Stele dar, in der sich zwar die Ventralbündel seitlich verzweigen, die gesamte Blattspur eines Karpells jedoch gemeinsam in eine Blattlücke eintritt (Abb. 7a–c, Taf. II). Eben die Blattlückenbildung macht es auch verständlich, warum nicht erst ein typischer Ventralmedianus entsteht (Fig. 11b).

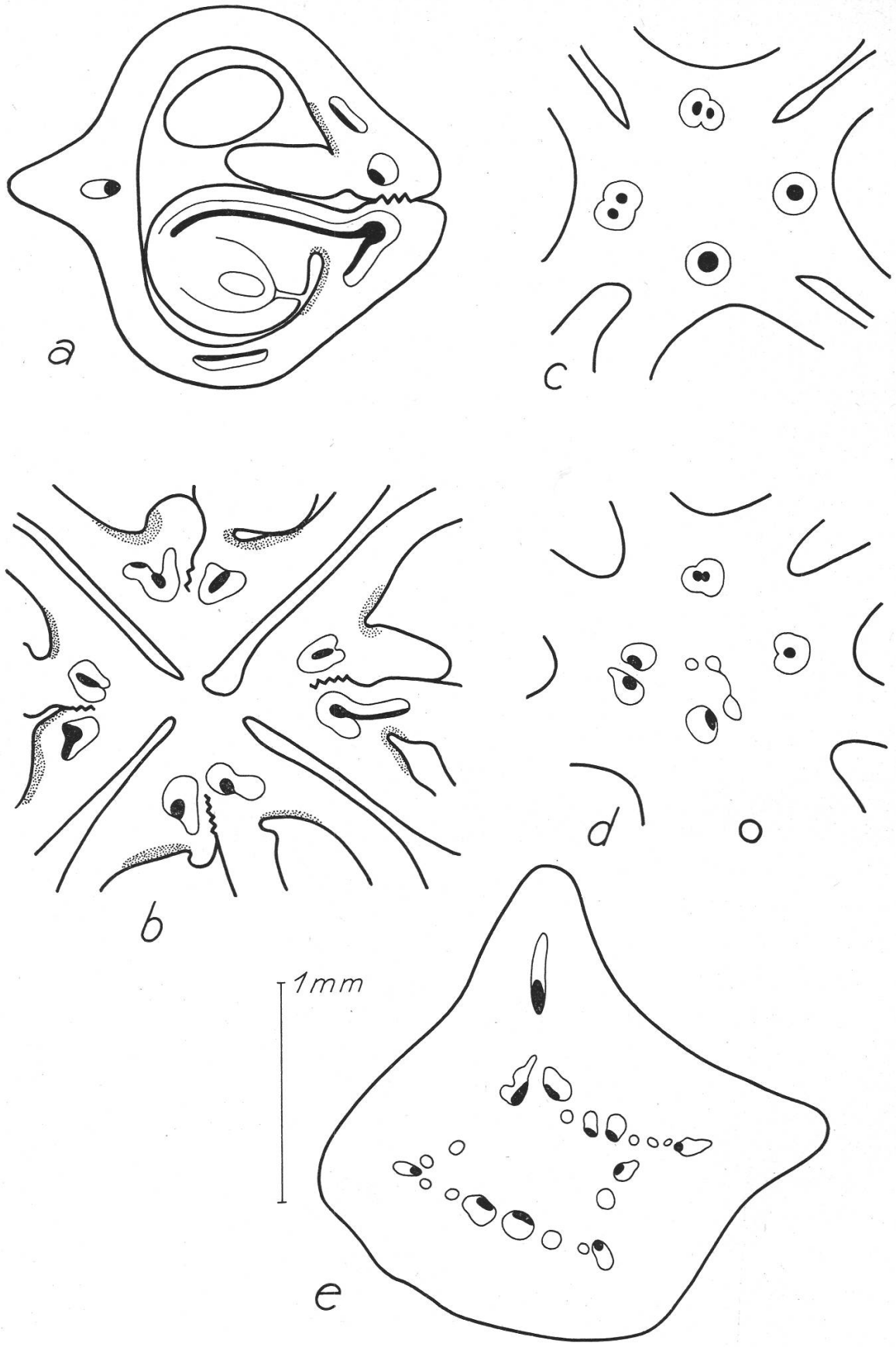
Helleborus foetidus

Gegenüber *Caltha* ergeben sich einige bemerkenswerte Unterschiede im Karpellbau. Die Narbe ist zur Blütezeit deutlich gegen den Griffel abgesetzt, da die Epidermiszellen der gesamten Oberfläche eine sehr charakteristische Papillengestalt angenommen haben (Abb. 10, Taf. II). Im Griffel sind dagegen die Aussenwände der Epidermiszellen nur noch mehr oder weniger stark gewölbt.

Im Ovar ist das Dickenwachstum über der Mittelrippe beträchtlich (Fig. 12a), und es ergeben sich ganz ähnliche Zellbilder wie in den Rippen von *Thalictrum minus*. Die Samenanlagen scheinen hier ganz auf die Innenfläche der Karpellwand gerückt zu sein. In frühen Entwicklungsstadien entstehen die Samenanlagen jedoch in der üblichen Weise an den ventralen Innenkanten (Abb. 11, Taf. III) und geraten erst durch spätere Wachstumsvorgänge in den Aussenkanten in ihre endgültige Lage.

Die Ventralbündel verlaufen bis in die Spitze des langen Griffels. Zwischen ihnen und dem Dorsalmedianus ist besonders im oberen Griffelteil ein Netzwerk anastomosierender Leitelemente ausgebildet, in denen einzelne Leitbündel nicht gegeneinander abgegrenzt werden können (Fig. 11c, Abb. 12, Taf. III). Es handelt sich hier um einen zusammenhängenden Prosenchymstrang, der sich noch viel auffälliger als bei *Caltha* in unregelmässiger Weise zu Xylemelementen differenziert, und häufig findet man einzelne oder ganze Reihen von Gefässen, die keine Verbindung mit anderen ausdifferenzierten Leitelementen haben.

Im unteren Griffelteil und beim Übergang in die Ovarregion rücken Dorsal- und Ventralbündel infolge des interkalaren Flächenwachstums weiter auseinander, und in den Zwischenräumen entwickeln sich diskrete Transversalbündel (Fig. 11c). Diese verlaufen eine mehr oder weniger lange Strecke parallel zum Dorsalmedianus abwärts, biegen dann in



Figur 12

Helleborus foetidus. a: Querschnitt durch den fertilen, plikaten Abschnitt eines Karpells. Unten gleichzeitige Vereinigung eines Ovularspurstranges und eines Transversalbündels

einem scharfen, oft fast rechtwinkligen Knick ab, um einem der Ventralbündel zuzustreben. In dessen Nähe biegen sie wieder nach unten ab und vereinigen sich mit ihnen nur ganz allmählich.

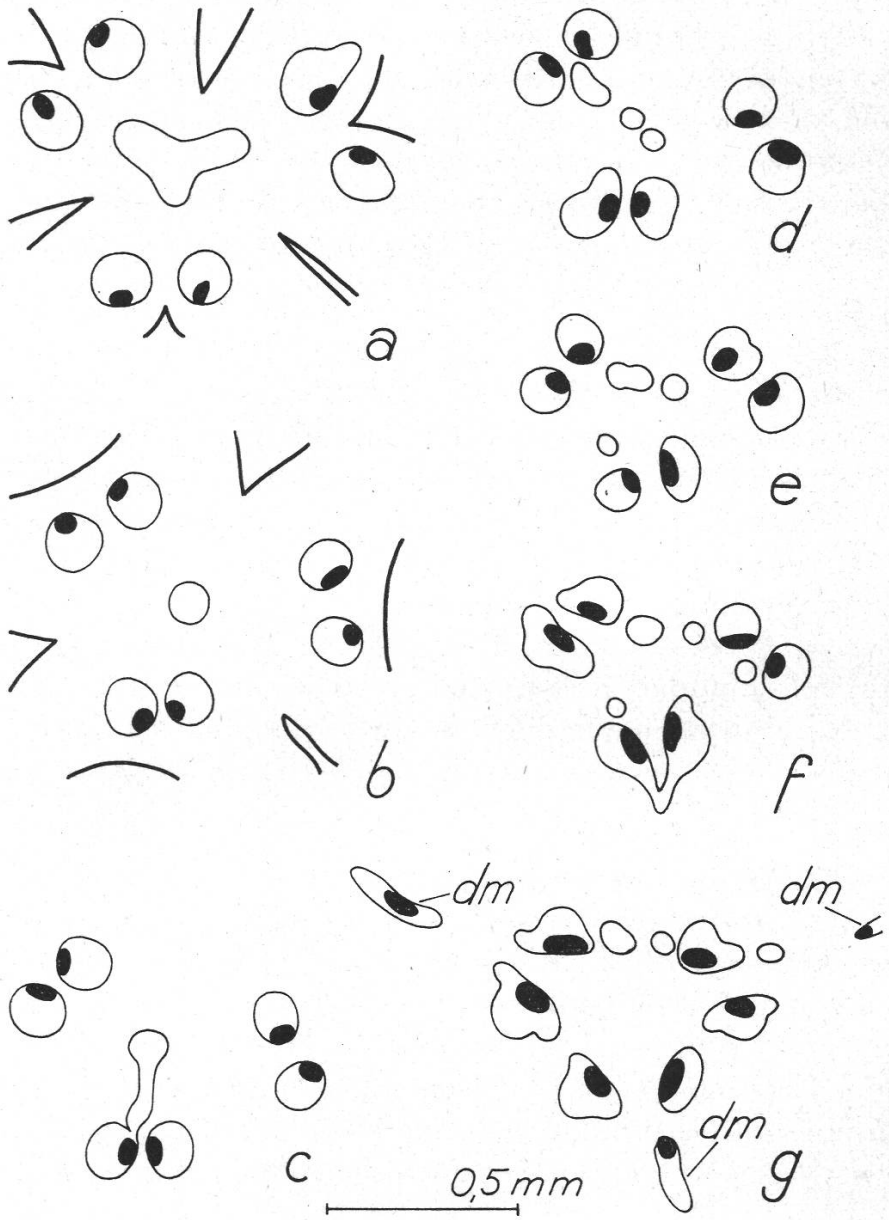
Die Orientierung der Ventralbündel ist daher, wie bei *Caltha* erörtert, nicht ohne weiteres feststellbar. Wo sich aber ein Transversalbündel und ein Ovularspurstrang gleichzeitig an das Ventralbündel anschliessen, hat man den Eindruck, dass diese nicht nur, wie Lonay (1901) angibt, um 180° gegen den Dorsalmedianus verdreht sind, sondern noch um einiges darüber (Fig. 12a). Bemerkenswert ist, dass die Spurstränge der scheinbar zwischen Ventralbündeln und Dorsalmedianus ansetzenden Samenanlagen einen mehr oder weniger deutlichen Bogen beschreiben, um stets randwärts an die Ventralbündel anzusetzen. Wie schon von Capus (1878) beschrieben, stimmt *Helleborus foetidus* in der Lage des einschichtigen Transmissionsgewebes und der Mikropyle mit *Caltha palustris* überein.

An der Basis der Karpelle treten die Aussenkanten etwas stärker hervor, bis sie im Zentrum mit denen der anderen Karpelle zusammentreffen. Hier beginnt auch der schlauchförmige Abschnitt, der an den von mir untersuchten Gynöcien stets deutlich entwickelt war (vgl. Baum, 1952). Das Karpell ist wieder zuerst an den äussersten Kanten kongenital geschlossen, während der Ventralspalt innen nur allmählich ausläuft und gewöhnlich beiderseits noch je eine Samenanlage ansetzt (Fig. 12b). Die Vereinigung der Karpelle untereinander erfolgt auch hier so, dass die Annahme berechtigt erscheint, es seien einfach die ventralen Aussenkanten kongenital miteinander verschmolzen. Dabei greifen die Verwachsungszonen nach unten zu mehr oder weniger weit auf die Seitenflächen der Karpelle über und reichen zuletzt bis über die Ventralbündel hinaus (Fig. 12c).

Die Ventralbündel wenden im schlauchförmigen Teil zunächst das Xylem der Ovarhöhle zu, drehen sich dann aber, indem sie näher zusammenrücken, um etwa 90°, so dass die beiden Xylemteile einander gegenüberliegen. Häufig bleiben beide getrennt, oftmals verschmelzen sie aber auch mehr oder weniger innig miteinander (Fig. 12c). Im letzten Falle bilden sie eine Art konzentrisches Leitbündel, ein typischer Ventralmedianus entsteht also nicht. Auf der Höhe der Karpellsohlen oder auch noch etwas weiter unten, wo nur noch die soliden Karpellsockel zu sehen

mit dem Ventralbündel, dessen Xylem etwas vom Ventralspalt abgewendet. b–e: Querschnittserie durch die Basis des Gynöciums. b: Übergang vom apokarpen in den synkarpen Abschnitt durch Verwachsung der ventralen Aussenkanten. Auslaufender Ventralspalt. c: Seitliche Verwachsung der Karpelle über die Ventralbündel hinaus, diese paarweise vereinigt. d: Leitgewebe im zentralen Gewebekörper (Restgewebe der Achsenstele ?). e: Bildung der Achsenstele. Eintritt der Dorsalmediani in Blattlücken zwischen sich aufteilenden Ventralbündeln. Transmissionsgewebe in a und b durch Punktierung angedeutet

sind, beginnen die Ventralbündel, gegebenenfalls unter Aufspaltung, das Xylem zum Achsenzentrum zu wenden und, indem sie den Dorsalmedianus zwischen sich aufnehmen, den stelären Leitgewebering der Blütenachse zu bilden (Fig. 12e). Meist finden sich wenig oberhalb dieser Stelle auch das Zentrum durchquerende Verbindungen zwischen den Karpellspursträngen, die gewöhnlich als Restgewebe der auslaufenden Achsenstele



Figur 13

Helleborus foetidus. Querschnittserie durch die Basis eines Gynöciums, die Verwachsungszone mit zentral verlaufendem Leitgewebe zeigend. a–b: Oberer Teil des synaszidiaten Abschnittes, 3 von den Ventralteilen der Karpelle kommende schwache Stränge vereinigen sich im Zentrum. c–e: Anastomosen des zentralen Stranges mit den Ventralbündeln und Aufspaltung etwa in der Höhe der Karpellsohlen. f–g: Einordnung der zentralen Bündel in die Achsenstele. dm = Dorsalmedianus

angesehen werden (Fig. 12d). Es würde danach scheinen, als sei hier das obere Ende der Achse anzunehmen und als seien die Karpelle oberhalb dieses Punktes direkt miteinander verwachsen.

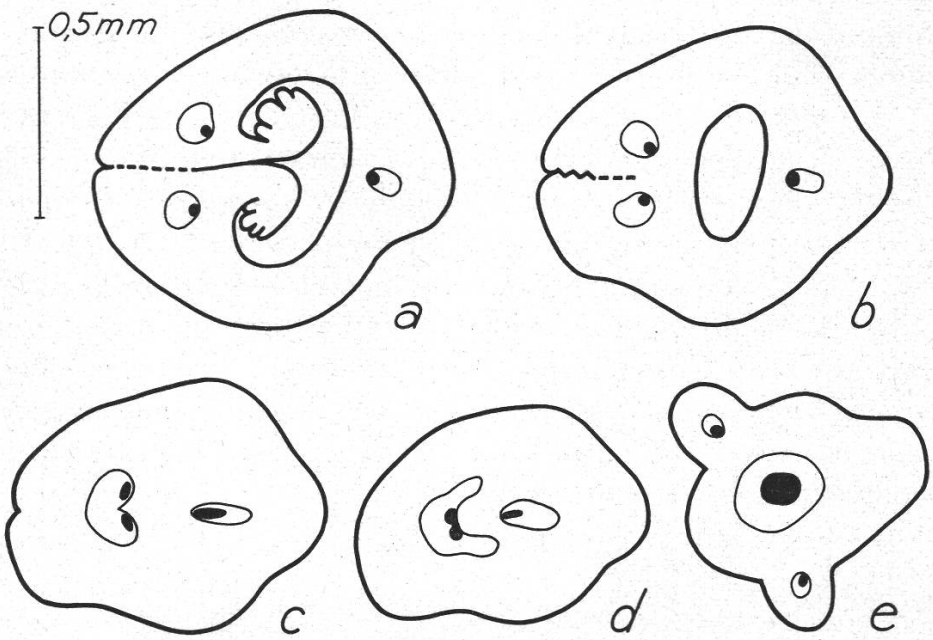
Es darf jedoch nicht übergangen werden, dass im Zentrum häufig ein Prokambiumstrang anzutreffen ist, der vom obersten Punkt der Verwachsungszone abwärts verläuft und ähnlich wie oben beschrieben etwa in der Höhe der Karpellsohlen mit einigen der Ventralbündel anastomosiert (Fig. 13). Dabei entstehen meist zwei mehr oder weniger zentrale Stränge, die sich schliesslich zwischen den Ventralbündelpaaren in die sich bildende Stele als zusätzliche Bündel einfügen. Am oberen Ende der Verwachsungszone teilt sich das zentrale Bündel in eine den Karpellen entsprechende Zahl von Ästen auf, die eine schwache Verbindung zum ventralen Leitgewebe der einzelnen Karpelle herstellen (Fig. 13a). Eine Ausdifferenzierung dieser zentral verlaufenden Stränge habe ich auch in älteren postfloralen Stadien nicht beobachten können. Wie diese merkwürdigen Verhältnisse zu deuten sind, ist nicht sicher zu sagen. Es würde naheliegen, in dem zentralen Strang die zusammengezogene Achsenstele zu sehen. Die Verbindung mit dem Karpelleitgewebe am oberen Ende und die regelmässige Einordnung als überzählige Bündel in den Stelenring scheinen jedoch nicht gut zu einer solchen Annahme zu passen. Im übrigen wächst auch der zentrale Gewebekörper nicht wie ein Vegetationspunkt empor, sondern erscheint schon sehr früh konkav oder eingekerbt und lässt starke perikline Aufspaltung der subepidermalen Zellschichten erkennen.

Actaea spicata

Die Verwachsung der Epidermen im Ventralspalt ist hier sehr viel inniger als sonst üblich, und schon lange vor der Blütezeit ist die Naht besonders im oberen Ovarteil kaum noch erkennbar (Fig. 14a). Es dürfte dies mit der fleischigen Beschaffenheit des Karpells zusammenhängen, das sich bei der Reife nicht wieder öffnet.

Der Ventralspalt schliesst sich von innen her (Fig. 14b), läuft also nicht, wie bei den übrigen beschriebenen Ranunculaceen, allmählich an der Innenseite der Karpellwand aus. Dementsprechend finden sich im aszidiaten Abschnitt auch keine Samenanlagen mehr. Statt dessen setzt sich der Ventralspalt als rasch seichter werdende Rinne noch ein Stück an der Aussenseite der Schlauchwand fort. Auch am Karpellstiel ist noch eine Rinne erkennbar (Fig. 14b, c). Jüngere Stadien legen allerdings die Vermutung nahe, dass es sich bei der beschriebenen Rinne nicht wirklich um den Ventralspalt handelt, sondern um die sich auf dem geschlossenen Abschnitt fortsetzenden ventralen Aussenkanten, die erst im Verlaufe der Entwicklung hervortreten.

Die Ventralbündel sind im plikaten Karpellabschnitt um 180° gewendet und rücken im aszidiaten Teil und im Karpellstiel, in dem sie ihre Orientierung annähernd beibehalten, nahe zusammen oder verschmelzen auch zu einem mehr oder weniger einheitlichen Ventralmedianus. Der Dorsalmedianus bleibt dagegen bis kurz vor dem Eintritt der Staubblatt-Spurstränge selbständig (Fig. 14c, d) und vereinigt sich dann mit den Ventralbündeln zu einem konzentrischen Leitbündel, das praktisch nicht gegen das obere Ende der Achsenstele abgegrenzt werden kann (Fig. 14e).



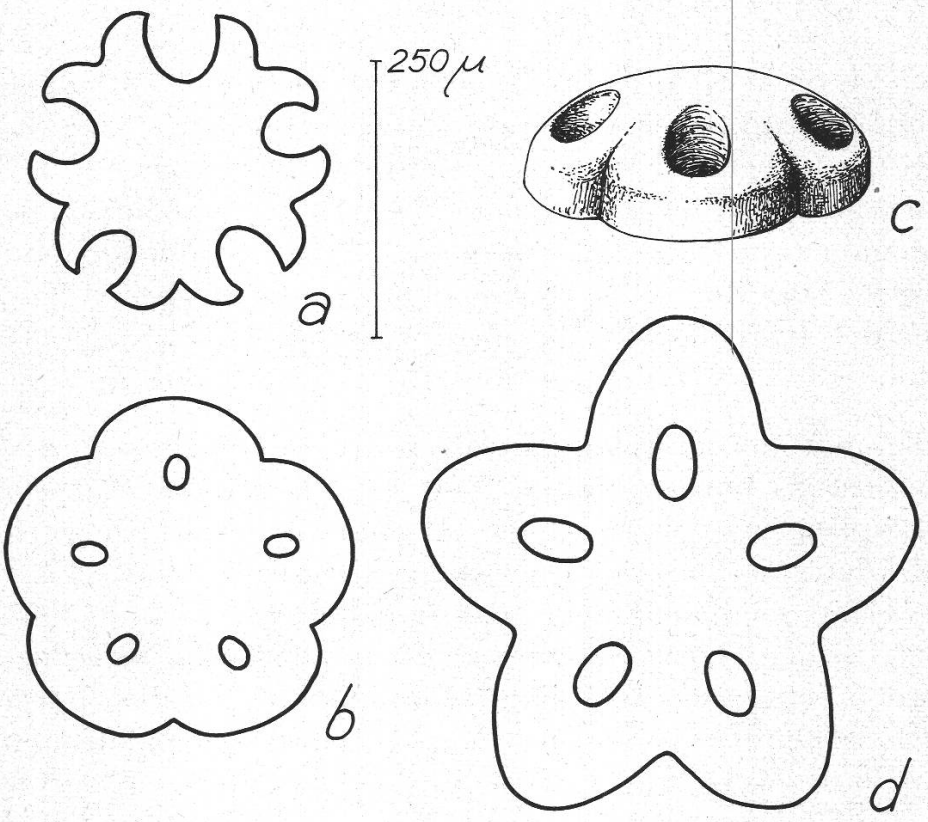
Figur 14

Actaea spicata. Querschnittserie durch den unteren Teil des Gynöciums. a: Fertiler, plikater Abschnitt, innige Verwachsung des Ventralspaltes. b: Aszidiater Abschnitt, Ventralspalt läuft an der Aussenseite aus. c: Karpellstiel. Vereinigung der Ventralbündel. Ventralspalt setzt sich in einer seichten Rinne fort. d–e: Übergang des Karpellstiels in die Blütenachse: Bildung eines zentralen, konzentrischen Leitbündels und Ansatz der obersten Staubblätter

Nigella damascena

Die frühe Entwicklung des Gynöciums ist der von *Aquilegia vulgaris* sehr ähnlich. Ein Unterschied besteht darin, dass die Karpellprimordien ziemlich schräg am Vegetationspunkt ansetzen, so dass man in den Querschnittserien zuerst die ventralen Karpellteile und die Septen trifft (Fig. 15a). Es ergeben sich dabei Schnittbilder, die mit den von Merxmüller und Leins für das Cruciferengynöcium mitgeteilten verglichen werden können (1967, Taf. 7, Fig. 19a–b). Daraus darf aber nicht geschlossen werden, dass diese Teile zuerst angelegt werden, denn die

dorsalen Teile entstehen mindestens gleichzeitig etwas tiefer am Vegetationspunkt (Fig. 15b, c). Ein Blick auf die Entwicklung des *Ranunculus*-Karpells macht dies sofort verständlich. Wie dort überholen die dorsalen Karpellteile die ventralen und den Vegetationspunkt sehr bald infolge des stärkeren abaxialen Wachstums.



Figur 15

Nigella damascena. a–c: Blütenvegetationspunkt mit jungen Karpellprimordien. a–b: 2 aufeinanderfolgende Querschnitte. c: Räumliche Darstellung. d: Etwas älteres Stadium, oberster Querschnitt durch den Blütenscheitel. Die Mündungen der Karpellhöhlen liegen waagrecht und in Höhe des Scheitels

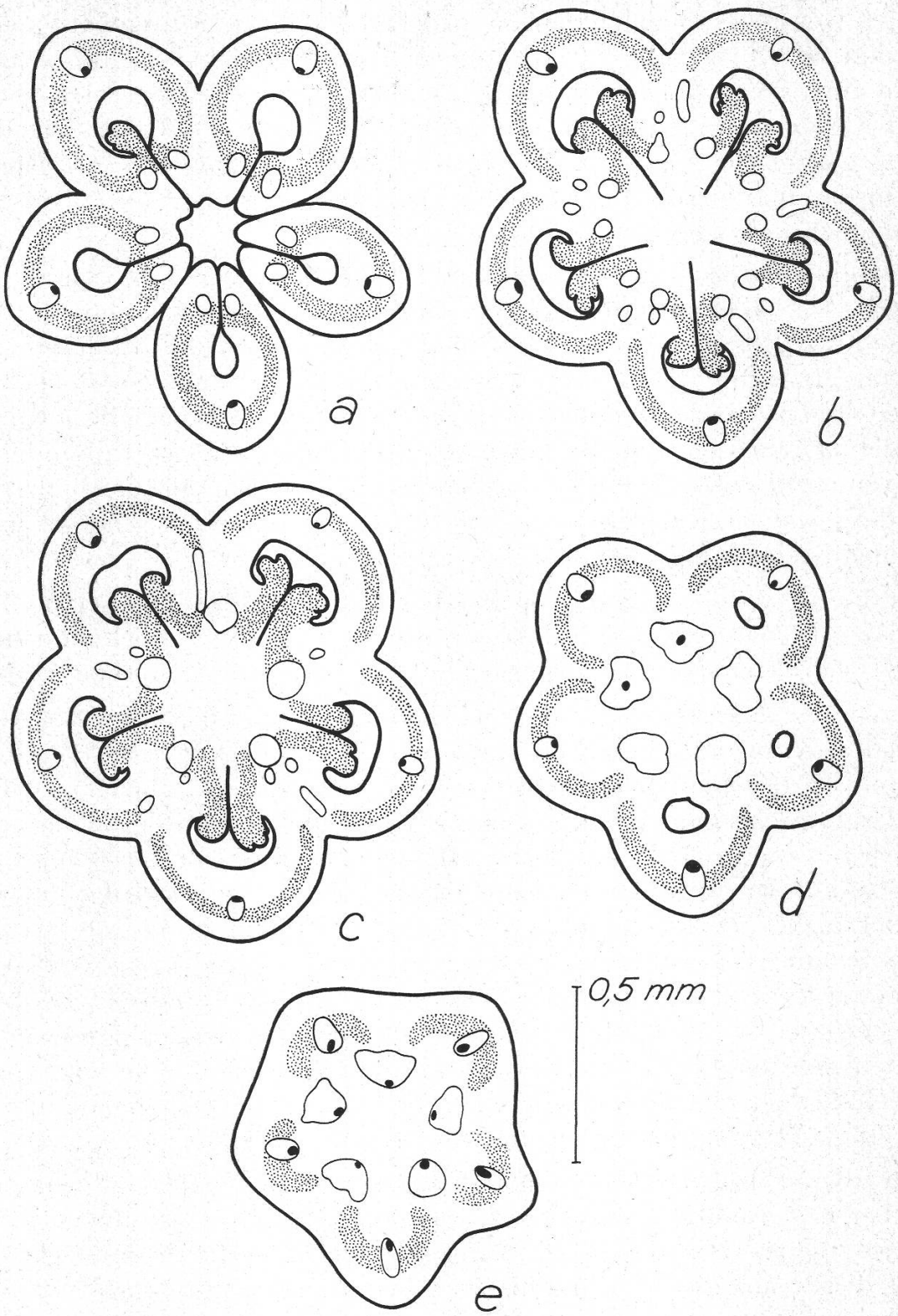
Bemerkenswert hierbei ist, dass das Gynöcium anfangs nur aus dem synaszidiaten Abschnitt zu bestehen scheint (Fig. 15). Man könnte vielleicht einen symplikaten und apokarpen Abschnitt konstruieren, indem man eine schräge Lage der einzelnen Karpellängsachsen annimmt, aber die Begrenzung bliebe gleichwohl unsicher. Noch unklarer wäre es, ob die so begrenzten Abschnitte wirklich den späteren symplikaten und apokarpen Teilen entsprechen oder ob diese nicht wenigstens zum Teil durch ungleiches Wachstum aus dem synaszidiaten Abschnitt hervorgehen.

Es ist in diesen frühen Stadien auch nicht möglich, eine Grenze zwischen Karpell- und Achsengewebe zu ziehen. Hinsichtlich der Querzone gilt das gleiche wie für *Aquilegia:* es ist möglich, dass sie mit der Achse zusammen hochwächst, ja es könnte sogar sein, dass der zentrale Gewebekörper zwischen den Karpellhöhlen allein von den vereinigten Querzonen gebildet wird. Histogenetisch ist das aber nicht nachweisbar, und ebensowenig gibt es eine Möglichkeit, festzustellen, ob die Karpelle direkt oder durch Vermittlung sternförmiger Achsenauswüchse verwachsen sind (Troll, 1933a).

In der weiteren Entwicklung bildet sich nicht nur ein langgestreckter apokarper Abschnitt heraus, sondern auch die verwachsenen Karpellteile erfahren eine erhebliche Streckung und differenzieren sich in einen ausgeprägten symplikaten und einen synaszidiaten Abschnitt. Dass es sich hier gegenüber *Aquilegia* nur um quantitative Verschiedenheiten handelt (wenigstens was die Fälle mit nennenswerter seitlicher Verwachsung zwischen den Karpellen bei *Aquilegia* betrifft), hat Troll (1933a) bereits festgestellt.

Parallel mit der morphologischen läuft eine markante histologische Differenzierung. Von der Innen- und Aussenseite der Karpelle her tritt eine Vakuolisierung des Gewebes ein, während dazwischen eine bogenförmige kontinuierliche Restmeristemzone zurückbleibt (Fig. 16; Abb. 3, Taf. III). Zwischen dem Restmeristembogen und der äusseren Epidermis liegen durchweg zwei der vakuolisierten Zellschichten, und auch in den Septen des symplikaten und des synaszidiaten Teiles setzen sie sich zwischen den beiden Restmeristemen der benachbarten Karpelle fort, auf diese Weise augenfällig die Zusammensetzung der Septen au den Karpellflanken demonstrierend (Fig. 16a; Abb. 13b, Taf. III).

Während nun das Restmeristem gleich den inneren vakuolisierten Zellschichten in die entstehenden Plazentarwülste hinein verläuft, ist in den ventralen Aussenkanten des apokarpen Teils wieder eine Vermehrung der äusseren Mesophyllschichten durch perikline Aufspaltungen zu erkennen, wie sie schon bei den oben behandelten Arten beschrieben wurden. Auch im symplikaten Abschnitt vereinigen sich die beiden Dickenwachstumszonen der Aussenkanten nicht sogleich vollständig, sondern behalten eine gewisse Selbständigkeit, so dass sich die anfangs einheitlichen Septumkanten nachträglich zu spalten scheinen (Fig. 16a, 17b) und den Eindruck eines hemisymplikaten Abschnittes im Sinne Leinfellners (1950) hervorrufen. Erst weiter unten tritt eine vollständige Vereinigung der Aussenkanten ein (Fig. 17c; Abb. 13b, Taf. III, 15a, Taf. IV), die zu verstärktem Dickenwachstum führt, so dass die Septumränder schliesslich in Kontakt miteinander kommen und verschmelzen. Die vereinigten, stark vakuolisierten Septumkanten bilden einen zentralen, mark-



Figur 16

Nigella damascena. Querschnittserie durch das Ovar nach Ausgliederung der Samenanlagen. a: Übergang vom apokarpen in den symplikaten Abschnitt. Restmeristembogen verbinden die Dorsalmediani mit den Ventralbündeln. b: Synaszidiater Abschnitt. Restmeristem in den Septen in Transversalbündel und Parenchym differenziert. c: Vereinigung der Ventralbündel zu Zwischenbündeln. d–e: Bildung der Achsenstele, Xylem in den Zwischenbündeln zum Zentrum gekehrt

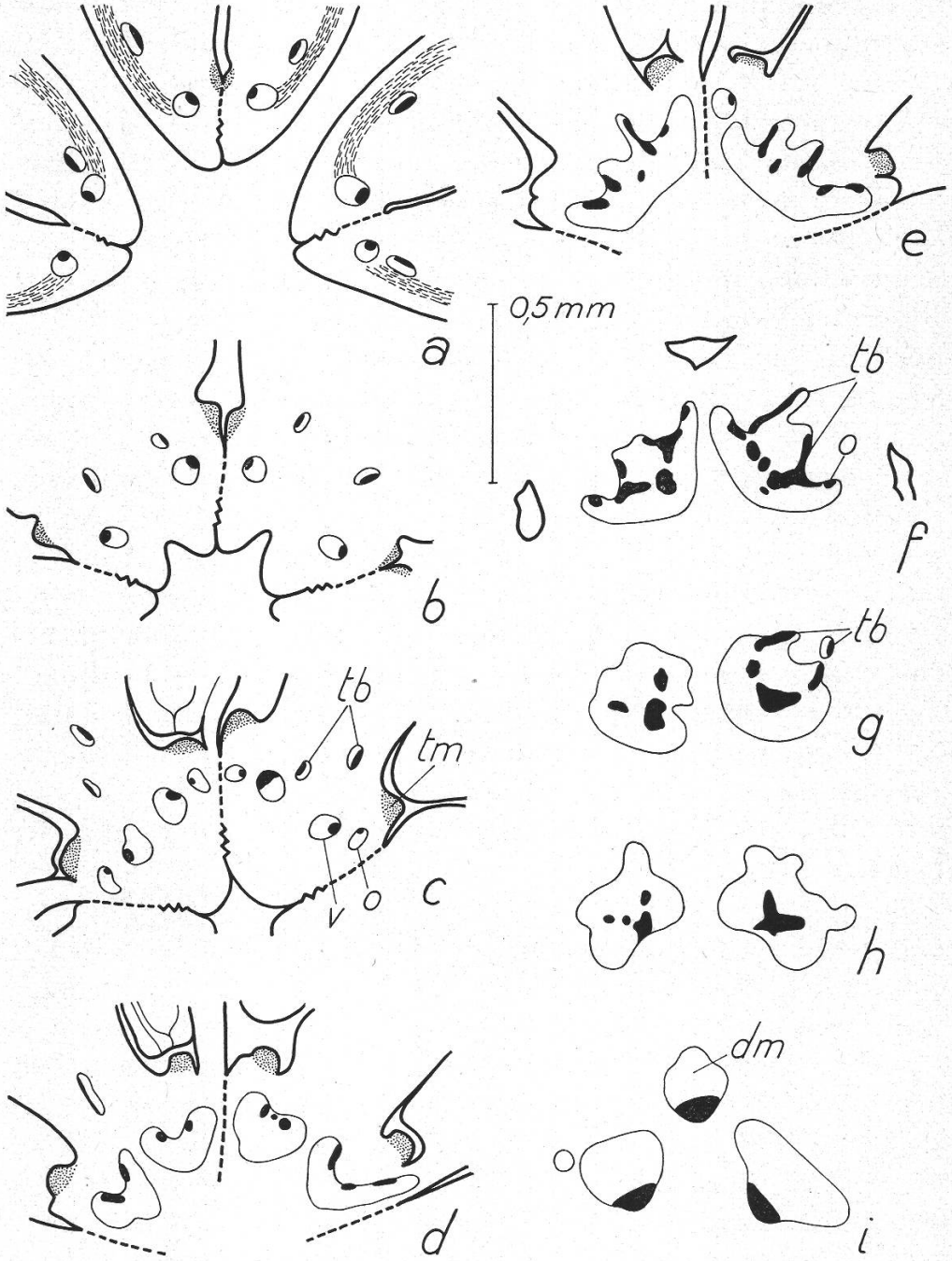
artigen Gewebekörper, bei dem es unsicher ist, ob die Blütenachse daran beteiligt ist. Notwendig ist eine solche Annahme nicht, da die zentrale Säule auch hier wieder aus den Septumkanten zusammengesetzt vorgestellt werden kann (Fig. 16b, 17d; Abb. 15a–c, Taf. IV). Keinesfalls darf sie im ganzen als Achsengebilde angesehen werden, da die Ventralspalte tief in das markartige Gewebe eindringen und sich nach unten nur allmählich zurückziehen.

Dorsalmedianus und Ventralbündel sind zu dieser Zeit schon entwickelt. Sie haben sich anscheinend direkt aus dem noch vollmeristematischen Karpellprimordium zu einem sehr frühen Zeitpunkt differenziert. Obwohl sie zum Teil im Restmeristembogen liegen, ragen sie doch über diesen hinaus, und zwar der Dorsalmedianus nach innen, die Ventralbündel nach aussen. Mit zunehmender Erstarkung der Ventralbündel im unteren, synkarpen Teil des Gynöciums nähern sich die benachbarten Bündel je zweier Karpelle immer mehr und verschmelzen schliesslich zu einem Zwischenbündel (Fig. 17c–e).

In den wesentlichen Zügen bleibt das Gesamtbild des Gynöciums, wie es bisher beschrieben wurde, bis zur Blütezeit erhalten, doch sind noch einige charakteristische histologische Differenzierungen hervorzuheben.

Aus dem Restmeristem entwickelt sich das Leitgewebe zwischen Dorsalmedianus und Ventralbündeln. Ähnlich wie bei *Helleborus foetidus* entsteht in der Griffelspitze ein fast kontinuierlicher Halbbogen, der in der Hauptsache aus Xylemelementen besteht. Nach unten zu löst sich der Bogen in ein diffuses Netzwerk vielfach anastomosierenden Leitgewebes auf. In der ganzen Griffelregion sind Dorsalmedianus und Ventralbündel nicht deutlich abgrenzbar. Beim Übergang in die Ovarregion rücken dann die randnächsten Leitgewebsteile weit ab und werden zu diskreten Ventralbündeln. Nach und nach folgen weitere Teile des Leitgewebenetzes, die so zu meist fast rechtwinklig abbiegenden Transversalbündeln werden und sich schliesslich mit den Ventralbündeln vereinigen. Am Ende bleibt dann ein einheitlicher, diskreter Dorsalmedianus zurück (vgl. *Helleborus*, Fig. 11c; Abb. 12, Taf. III).

Im oberen Teil des Ovars sind die Ventralbündel etwa um 90° oder darüber gegen den Dorsalmedianus gedreht (Fig. 17c). Die Ovularspurstränge, die zuerst rasch auf die Ventralbündel zustreben, vereinigen sich nicht direkt mit diesen, sondern biegen vorher nach unten um und verlaufen parallel mit den Ventralbündeln abwärts. Es entstehen so mehr oder weniger selbständige, gegen den Dorsalmedianus um etwa 270° gedrehte Plazentarbündel, die die nachfolgenden Ovularspurstränge aufnehmen. Von Zeit zu Zeit zweigen Teile davon ab, die, schräg nach unten verlaufend, zum Ventralbündel hinüberwandern, und zwar indem das Xylem auf geradem Wege verläuft, das Phloem dagegen einen Bogen um 180° beschreibt, der zum Zentrum des Gynöciums gekrümmt ist (Fig.



Figur 17

Nigella damascena. Querschnittserie, den Verlauf der Leitbündel in den ventralen Karpellteilen zeigend. a: Apokarper Abschnitt. b–c: Symplikater Abschnitt. d–f: Synaszidiater Abschnitt, Vereinigung der benachbarten Ventralbündel zu Zwischenbündeln. g–i: Übergang in die Achsenstele; v = Ventralbündel; tb = Transversalbündel; o = Ovularspurstränge; dm = Dorsalmedianus; tm = Transmissionsgewebe

17d–e; Abb. 15b–c, Taf. IV). Demgegenüber schliessen sich die kleinen Transversalbündel der Ovarwand, die ebenso wie die Ventralbündel orientiert sind, direkt an diese an.

Allmählich nähern sich jedoch die benachbarten Ventralbündel der angrenzenden Karpelle einander, und zwar bezeichnenderweise indem die Xylemteile unter Durchbrechung des Phloems zuerst aufeinander zustreben, während die entsprechenden Phloemhälften sich beiderseits, aussen und innen vom Xylem, wieder vereinigen (Fig. 17e, f). Von diesem Punkt an können die Transversalnerven nicht mehr direkt an das Ventralbündel herantreten, sondern müssen sich seitlich unter einer entsprechenden Schwenkung des Xylems mit ihm vereinigen (Fig. 17f, g). Die von den Plazenten kommenden Anastomosenbündel brauchen sich dagegen nur noch um 90° zu wenden. Es entstehen so bikollaterale Zwischenbündel, die denen der Rhoeadales ähneln. Anscheinend infolge des im unteren Teil des Gynöciums steiler werdenden Verlaufs der Anastomosen zwischen den Plazentar- und Zwischenbündeln entstehen schliesslich bogenförmige Leitbündelketten, die denen im Silenoideengynöcium vergleichbar sind (Fig. 17f). Diese charakteristische Anordnung der ventralen Leitbündel kann noch bis unter die Karpellsohlen verfolgt werden. Erst dann teilt sich das zum Zentrum des Gynöciums gerichtete Phloem und wandert beiderseits der ventralen Zwischenbündel nach aussen. Indem gleichzeitig die Dorsalmediani heranrücken und in die Lücken zwischen den Ventralbündeln treten, bildet sich die Stele der Blütenachse heraus (Fig. 17h, i). Es kann danach wohl kaum ein Zweifel bestehen, dass die Zwischenbündel bis zu diesem Punkt den Karpellen angehören.

Die starke Erweiterung des Ovars, die bis zur Blütezeit eintritt, wird wie gewöhnlich durch interkalares Flächenwachstum zwischen Dorsalmedianus und Ventralbündeln bewirkt. Das geschieht in der Ovarwand lange Zeit hauptsächlich durch Zellvermehrung, so dass die Zellen hier ziemlich klein bleiben. Die entsprechenden Schichten in der Mitte der Septen nehmen jedoch eine radial sehr langgestreckte Gestalt an und werden bei der Fruchtreife schliesslich zu Fasern (Abb. 14, Taf. III). Die benachbarten Restmeristemschichten sind hier schon frühzeitig verschwunden. Nach der Ausdifferenzierung der Transversalbündel haben sie sich in den Zwischenräumen in Parenchym umgewandelt (Fig. 16b, c). In der Ovarwand bleiben dagegen die äusseren Schichten des Restmeristems erhalten, strecken sich aber in tangentialer Richtung und liefern bei der Reife ebenfalls Fasern. Sie scheinen mit denen der Septen kontinuierlich zu sein, doch liegen sie innerhalb der frühzeitig vakuolisierten subepidermalen Zellschichten (Abb. 14, Taf. III). Die Innenepidermis im Ovar und die inneren Mesophyllschichten folgen dem Wachstum bald nur noch durch Zellvergrösserung. Bei der Fruchtreife stellen sie das Wachstum ganz ein. Während die inneren Mesophyllschichten degenerieren, bleibt die Epidermis erhalten, die sich auf diese Weise von den Scheidewänden und der Ovarwand ablöst. Wie schon Lonay (1901) richtig erkannt hat, ent-

stehen zwischen der Innenepidermis und den Faserschichten die bekannten grossen Hohlräume der in der Reife aufgeblasenen Frucht.

Im Gegensatz zu den Flächenwachstumszonen der Karpelle bilden sich in der Umgebung des Dorsalmedianus und der Ventralbündel in der Längsrichtung gestreckte Zellen, die entsprechend später zu Längsfasern werden.

Die Narbenregion ist zur Blütezeit nur durch etwas papillenartig hervortretende Epidermiszellen gekennzeichnet. Das Transmissionsgewebe im Ovar besteht hier nicht wie bei *Caltha* und *Helleborus* einfach aus einem plasmareichen Abschnitt der Innenepidermis, sondern aus einem deutlich hervortretenden Wulst, in dem die Epidermis relativ schwach gefärbt, die inneren Schichten dagegen plasmareich und stark färbbar erscheinen (Fig. 17c–e; Abb. 14, Taf. III). Die Lage ist jedoch die gewöhnliche an der Innenfläche der Karpelle innerhalb der Ansatzstelle der Samenanlagen. Die von Guédès (1966c) beobachtete papillöse Epidermis an der Aussenseite metamorphosierter Karpelle kann danach nicht dem Transmissionsgewebe entsprechen, das an dieser Stelle auch seine Funktion nicht erfüllen könnte. Möglicherweise handelt es sich um die Verwachsungsstelle, die im normalen Karpell den Ventralspalt verschliesst. Es müsste dann angenommen werden, dass die Nahtstelle vorgebildet ist und sich nicht erst auf den Berührungsreiz hin ausbildet.

Diskussion

Zum morphologischen Wert des Karpells

Da die verschiedenen neuen Varianten der «new morphology» (Melville, 1962, 1963; Croizat, 1964; Meeuse, 1965) eine von den herkömmlichen Anschauungen abweichende Interpretation auch des Ranunculaceen- bzw. Ranaleskarpells fordern, muss hier kurz darauf eingegangen werden. Übereinstimmend wird von den genannten Autoren angenommen, dass das Karpell ein komplexes Gebilde sei, das sich aus einer blattartigen Komponente und einem achselständigen bzw. von der Mittelrippe entspringenden fertilen Zweigsystem zusammensetzt. Man sollte daher eigentlich erwarten, dass die Plazenta ihre normale Lage in der Mitte des Karpells über dem Dorsalmedianus hat oder dass sie sich doch von hier aus über die Fläche des Karpells ausbreitet. Tatsächlich ist aber bei den Ranales die Beziehung der Plazenten zum Karpellrand unverkennbar, und zumindest bei den Ranunculaceen sprechen gewichtige Gründe für eine streng marginale Stellung der Samenanlagen.

Meeuse ist hierauf nicht eingegangen. Er macht auch die Gründe nicht klar, die bei den Ranales gegen die Existenz von Makrosporo-

phyllen sprechen könnten. Er setzt seine Anthokormushypothese bereits voraus, die, wie er behauptet, mit phylogenetischen Methoden gewonnen wurde und nach der es bei den Angiospermen eben keine echten fertilen Karpelle geben kann. Meeuse muss jedoch andererseits zugeben, dass er die Vorfahren der Ranales nicht kennt. Er ist demnach auch nicht in der Lage, anhand von Fossilien zu zeigen, wie die besonderen Merkmale des Ranaleskarpells (Peltation, eingeschlagene Karpellränder, aus dem Randmeristem entstehende Samenanlagen, spezielle Verhältnisse der Innervation usw.) tatsächlich zustande gekommen sind. Es gibt daher keinen plausiblen Grund, zumindest soweit die Ranales betroffen sind, die vielfach bewährte und wohlbegründete wie auch einfachere Vorstellung vom Makrosporophyll zugunsten völlig ungesicherter, nicht eben wahrscheinlicher und komplizierterer Spekulationen aufzugeben.

Melvilles Gonophyllhypothese ist, wie er selbst betont, nicht phylogenetisch begründet, sondern beruht im wesentlichen auf der Grundannahme, dass der Leitbündelverlauf, insbesondere der Anschluss an andere Leitbündel, von überragender Bedeutung sei und dass demgegenüber alle anderen morphologischen, anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Daten vernachlässigt werden können. Diese Voraussetzung ist nicht nur unbewiesen, sie ist wahrscheinlich falsch. Wenn Melville beispielsweise behauptet, dass Organbildung und Differenzierung des Leitgewebes zwei verschiedene und voneinander unabhängige Vorgänge seien und dass ein deutlicher zeitlicher Abstand zwischen beiden bestehe, so ist demgegenüber vielfach und übereinstimmend gezeigt worden, dass Anlegung der Organe und Ausbildung des Leitgewebes komplementäre Aspekte eines Prozesses sind (Helm, 1931; Louis, 1935; Kaplan, 1936, 1937; Esau, 1943, 1954; Hegedüs, 1955; Philipson, 1949; Rohweder, 1963; Schüepp, 1966, u.a.). Es ist daher nicht angängig, ohne nähere Begründung das Gegenteil für richtig zu erklären.

Ebenso unberechtigt ist Melvilles Voraussetzung, dass Leitgewebe konservativer sei als die zugehörigen Organe. Ich bekenne gern, dass ich diese merkwürdig verbreitete Ansicht, die offenbar auf einer unreflektierten Übertragung der Erfahrungen am Wirbeltierskelett auf den Pflanzenkörper beruht, anfänglich selbst ungeprüft übernommen habe (Rohweder, 1956, S. 120/121). Indessen kann sich jeder durch Literaturstudien und eigene Beobachtungen bald davon überzeugen, dass Leitbündel den Abort von Organen nicht zu überleben pflegen. Einen konkreten Fall, in dem seine Ansicht eindeutig zutreffen würde, hat Melville denn auch nicht genannt. Verzweigungen in den Narben oder das Vorhandensein von Leitbündeln und deren Verästelungen an den Nektarien (extrem ausgebildet z.B. an den Septaldrüsen der Bromeliaceen) lassen sich durch sekretorische Funktion oder dergleichen ohne weiteres erklären. Oftmals dürfte es sich dabei übrigens mehr um eine Auflösung

diskreter Bündel in ein diffuses Netzwerk oder um unregelmässige Ausdifferenzierung zusammenhängenden prosenchymatischen Gewebes (so bei *Caltha*, *Helleborus*, *Nigella*) als um eigentliche Verzweigungen handeln.

Im Gegensatz zu Meeuse versucht Melville immerhin, einige Eigenschaften des Ranunculaceenkarpells im Sinne seiner Hypothese zu deuten. Das Ergebnis ist freilich, dass das Karpell bei *Thalictrum*, *Anemone* und *Ranunculus* etwas grundsätzlich anderes darstellt als bei *Caltha:* jenes ein einfaches Gynophyll, dieses zusammengesetzt aus einem sterilen Gynophyll (nur die blattartige Komponente vorhanden) und den Hälften zweier fertiler Gynophylle (nur der fertile verzweigte Ast vorhanden), die mit den sterilen Gynophyllen alternieren. Diese Interpretation, die Melville für einfacher hält als die herkömmliche Deutung als Makrosporophyll (1962, S. 47), erinnert merkwürdig an die $\frac{1}{2}+1+\frac{1}{2}$-Karpelle bei Saunders (1937). Eine derart unwahrscheinliche Behauptung kann aber mit dem Leitbündelverlauf allein wohl kaum glaubhaft gemacht werden (ganz abgesehen davon, dass dieser bei *Caltha* ungenau beobachtet wurde), vielmehr muss sich geradezu die Überzeugung aufdrängen, dass eben umgekehrt Melvilles Voraussetzungen unzutreffend sind. Melville selbst liefert die Bestätigung dafür, indem er sich beispielsweise bei den Cruciferen zu einer bemerkenswerten Inkonsequenz genötigt sieht. Dort nämlich wird den Sepalen-Androphyllen bzw. -Androgynophyllen zugestanden, was bei den Makrosporophyllen von *Caltha* nicht möglich sein soll: zwei seitliche Leitbündel, deren Spurstränge sich unabhängig vom Mittelnerv mit den Spursträngen anderer Organe (der Nachbarsepalen und der Petalen) vereinigen und mit diesen in die Stele eintreten.

Croizat (1964) beruft sich bei der Deutung des Ranaleskarpells im wesentlichen auf Melville. Seine generelle Feststellung, dass der komplizierte anatomisch-histologische Bau der Karpelle nicht erlaube, sie als einfache Phyllome zu deuten, gilt wohl kaum für die Ranales, und besonders von den Karpellen der Ranunculaceen lässt sich sicher nicht behaupten, dass sie komplizierter gestaltet seien als die Laubblätter. Croizats *Magnolia*-Blüte als Blütenstand (1964, Fig. 6–8) muss einstweilen als reines Phantasiegebilde angesehen werden.

Ein allgemeiner Gesichtspunkt scheint mir bei den vielfachen Varianten der «new morphology» nicht genügend beachtet zu werden: die Autoren glauben meist, dass die Richtigkeit ihres Konzepts dadurch erweisbar sei, dass es mit allen bekannten Tatsachen mehr oder weniger mühelos in Einklang gebracht werden kann. Der Umstand, dass wir jetzt bereits eine ganze Reihe verschiedener solcher alleserklärenden Hypothesen haben, sollte indessen schon zur Vorsicht mahnen. In Wahrheit passen sie deswegen immer und unter allen Umständen, weil sie völlig unspezi-

fisch sind. Sie nehmen eine Art Baukastenelement als Grundeinheit an, aus der sich nicht nur die *tatsächlich existierenden* Organe zusammenbasteln lassen, sondern auch jede beliebige andere *denkbare* Struktur. Die Fähigkeit solcher Hypothesen, alle bekannten Fakten in ihrem Sinne zu deuten, ist daher selbstverständlich und für ihre Bewertung ohne Belang. Ihre Schwäche liegt vielmehr eben darin, dass sie nicht erklären, warum von den fast unbegrenzten Möglichkeiten, die postulierten Elemente zu kombinieren, immer nur ganz bestimmte und oft nur eine einzige verwirklicht sind. Das gilt für die Telomtheorie, insofern sie auf die Angiospermenmorphologie angewandt wird, ebenso wie für alle späteren ähnlichen Konstruktionen.

Demgegenüber hat die Sporophylltheorie in der Form, wie sie etwa von Baum (1949, 1952), Leinfellner (1950) und Guédès (1966a, d) vertreten wird, den Vorzug, dass sie nicht nur eine elegante einheitliche Deutung der Morphologie, Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Teratologie sowohl der Mikro- als auch der Makrosporophylle bei den Angiospermen erlaubt, sondern auch vollständig an die tatsächlich gegebenen Verhältnisse gebunden ist. Der Nachweis, dass es eine bessere Erklärung als auf dieser Basis gibt, ist bisher nicht erbracht worden. Denn wenn man für die allesvermögenden neuen Hypothesen in Kauf nehmen soll, dass das *Anemone*-Karpell dem *Caltha*-Karpell nicht gleichwertig sei oder dass die Rosales und Fagales, deren verwandtschaftliche Beziehungen kaum mehr zu bezweifeln sind (Endress, 1967), als fundamental verschieden anzusehen seien – dann sind sie nicht besser, sondern weitaus unbefriedigender als die moderne Sporophylltheorie.

Zum Begriff des peltaten Karpells

Die «peltate theory» wird von Eames (1961) sehr scharf als «unsound basically and in details» abgelehnt, und es gibt eine ganze Reihe von Autoren, die sein negatives Urteil unbesehen übernehmen. Bei näherer Betrachtung ist indessen schwer zu verstehen, worauf diese Gegnerschaft eigentlich beruht. Dass es Karpelle gibt, deren Basis primär (kongenital) geschlossen, also schlauchförmig oder aszidiat ist, wird von Eames nicht bestritten. Dass es andererseits Karpelle gibt, bei denen das nicht der Fall ist, und dass Zwischenformen existieren, wird von der Gegenseite zugegeben (Troll, 1932; Eber, 1934) oder sogar ausdrücklich als wesentlich hervorgehoben (Baum, 1952, 1953).

Der Hauptgrund für die Meinungsverschiedenheiten scheint in einer Reihe von Missverständnissen zu liegen, die Eames unterlaufen sind. Wenn er zum Beispiel unterstellt, dass in der «peltate theory» die Querzone mit der Plazenta gleichgesetzt würde (S. 214), so ist das unzutreffend. Dementsprechend ist auch die U-förmige Plazenta Leinfellners (1951)

nicht als eine in zwei seitliche Arme ausgezogene Querzone zu verstehen. Eine solche Ansicht wird nur von Buxbaum (1961) vertreten, der damit seine These von *Phytolacca* als Bindeglied zwischen Ranales und Centrospermen zu stützen sucht. Sie ist aber kein notwendiger Bestandteil der Theorie und hat auch bisher kaum Anerkennung gefunden. Mit dem Begriff der U-förmigen Plazenta, der die Eamesschen «Follikel» mit langen parallelen Plazenten einschliesst, will Leinfellner lediglich die Beziehungen der Plazenta zum Randverlauf im Karpell zum Ausdruck bringen.

Es haben weiterhin «Follikel» und «Achänen», wie Eames sie versteht – nämlich als Karpelltypen mit zahlreichen Samenanlagen und 3 Spursträngen bzw. mit einer Samenanlage und einem Spurstrang –, keine Beziehung zu den Begriffen manifest und latent peltat oder epeltat (Eames, S. 223 ff.). Sowohl «Follikel» als auch «Achänen» können peltat oder epeltat sein. Ferner ist die Querzone nicht «a new meristem», das etwa gar den unifazialen Karpellstiel (!) hervorbringt (Eames, S. 226), sondern sie wird gebildet von den *Randmeristemen*, die, «anstatt am Stiel herabzulaufen, auf einer transversalen Linie ineinander übergehen» (Troll, 1932), oder sie besteht aus den «das Wachstum der Seitenränder besorgenden submarginalen Randzellreihen», die «quer über den Stiel hinweg miteinander in Verbindung stehen» (Troll, 1939, S. 1772).

Die Beispiele für solche falsch verstandenen Begriffe und Definitionen liessen sich noch weiter vermehren. Es ist aber wahrscheinlich ergiebiger, zu fragen, welches denn nun Eames' eigene Vorstellungen vom Angiospermenkarpell sind. Wenn ich ihn recht verstehe, lassen sie sich in kurzen Worten etwa so charakterisieren: Das Karpell entsteht zunächst als wallartige Erhebung seitlich am Vegetationspunkt und wird bald hufeisenförmig. Daraus geht das offene Karpell hervor. Wenn sich aber das basale Meristem des Primordiums an der Achse weiter ausdehnt, wird es ringförmig, und der untere Karpellteil, der danach aus diesem entsteht, ist schlauchförmig.

Das ist ein klares Konzept – nur wird nicht recht ersichtlich, worin die schwerwiegenden Unterschiede gegenüber der bekämpften «peltate theory» bestehen sollen. Bei Troll (1932) kann man nämlich über die epeltaten Karpelle lesen, sie würden «als hufeisenförmige Primordie angelegt» und wüchsen «in dieser Form auch zum fertilen Fruchtknoten heran, ohne dass ihre beiden Ränder miteinander verschmelzen». Und über die peltaten Karpelle sagt Eber (1934), zweifellos im Sinne und mit Billigung Trolls: «Die Oberaufsicht einer peltaten Karpellanlage stellt ... einen durch die Querzone rings geschlossenen Wall dar», wobei, das sei nochmals betont, die Querzone nichts anderes ist als «das Verschmelzungsprodukt der basalen Spreitenränder» (Troll, 1932).

Allerdings fehlt der ausdrückliche Hinweis, dass auch die ringförmigen Karpellanlagen am Anfang noch nicht geschlossen sind und dass der offene Teil eines peltaten Karpells aus einer hufeisenförmigen Anlage hervorgeht. Man könnte hier auf Trolls Erklärung bei den vegetativen Schildblättern (1932, S. 179) hinweisen: «Auch die Anlagen der Schildblätter sind anfänglich bifazial. Es handelt sich um Primordien mit zwei getrennt voneinander verlaufenden Rändern.» Indessen ist es auch möglich, dass Troll diese Frage bei den Karpellen absichtlich offengelassen hat, denn es ist keineswegs sicher, dass der offene (plikate) Karpellabschnitt wirklich und vor allem dass er immer aus einer hufeisenförmigen Anlage hervorgeht.

Es wurde hier schon auf die Untersuchungen von Bessey (1898), Sprotte (1940), Tepfer (1953) und Eckardt (1957) hingewiesen, die bei *Ranunculus* und anderen Ranunculaceen eine von Anfang an ringförmige bzw. kreisflächenförmige Anlage fanden. Die eigenen Beobachtungen bestätigen diese Ansicht und nötigen zu der Folgerung, dass sich aus einer solchen Anlage zunächst ein schlauchförmiges Primordium erhebt, dessen apikale Mündung in der weiteren Entwicklung durch überwiegendes abaxiales Wachstum in eine adaxiale Lage gebracht und so zum Ventralspalt wird. Grundsätzlich ähnlich dürften die Verhältnisse bei denjenigen Ranunculaceenkarpellen liegen, bei denen der Nachweis wegen der mit der Achse verwachsenen Querzone erschwert ist. Bemerkenswert ist, dass Tucker (1959) auch für *Drimys* die schlauchförmige Anlage des Karpells ausdrücklich betont und dass Swamys (1949) Abbildungen von *Degeneria* ebenfalls darauf hindeuten. Eames' Einwände gegen diese Vorstellung (1961, S. 226) sind mir nicht verständlich geworden.

Baum (1952) und Guédès (1966) vertreten die Ansicht, dass die Bildung «manifest» und «latent» peltater sowie epeltater Karpelle von dem Zeitpunkt abhängt, in dem die Querzone angelegt wird. Diese Betrachtungsweise braucht nicht unbedingt im Widerspruch zu der Annahme eines kreisflächenförmigen Grundfeldes zu stehen. Es wäre denkbar, dass dieses bei epeltaten Karpellen äusserlich nicht erkennbar wird. Worum es hier aber eigentlich geht, ist, dass der plikate Karpellabschnitt nicht durch seine Entstehung aus einer offenen Anlage festgelegt und gegen den aszidiaten Abschnitt von vornherein begrenzt ist, sondern ganz oder mindestens teilweise durch ungleich starkes longitudinales Wachstum der Schlauchwand hervorgebracht wird. Dementsprechend besteht auch kein eindeutiger Unterschied zwischen der apikalen Öffnung und dem Ventralspalt.

Nicht recht begreiflich ist es auch, warum Eames, wenn er doch die Karpelle als Phyllome ansieht, die Vergleichbarkeit der «schlauchförmigen» (peltaten) Karpelle mit entsprechend gestalteten Laubblättern

nicht zugeben will. Man kann sich peltate oder aszidiate Laubblätter, phylogenetisch gesehen, in der gleichen Weise durch «Faltung» und «Einrollung» zustande gekommen denken, wie Eames das bei den Karpellen tut. Ganz offensichtlich ist aber die Einkrümmung des Blattstieles eben mit einer Reduktion und, im Extremfall, mit dem vollständigen Verschwinden der morphologischen Oberseite verbunden. Da die Blattränder die Grenze zwischen Ober- und Unterseite markieren, können sie auf einem solchen «unifazialen» Blattstiel ebenfalls nicht mehr vorhanden sein. Es liegt aber auf der Hand, dass zwischen einem randlosen unifazialen Stiel und dem oberen bifazialen Blatteil, an dem die Ränder normal ausgebildet sind, eine Grenzzone entstehen muss, in der die beiden Ränder des bifazialen Teils miteinander in Kontakt kommen. Diese Grenzzone ist nichts anderes als die «obscure cross zone» (Eames, S. 230), bei Laubblättern sowohl als bei Karpellen oder irgendwelchen anderen schlauchförmigen (peltaten) Phyllomen.

Wenn man berücksichtigt, dass die meisten Ranaleskarpelle offenbar einen basalen schlauchförmigen Abschnitt haben, auch dort, wo er bisher nicht beachtet worden ist (Leinfellner, 1965, 1966a–d), und dass bei der grossen Mehrzahl die Samenanlagen marginal stehen oder doch wenigstens deutliche Beziehungen zum Karpellrand erkennen lassen, dann sollte eigentlich nichts im Wege stehen, das «typische» Ranaleskarpell als peltat mit potentiell U-förmiger oder, im ganz schlauchförmigen Karpell, O-förmiger (Leinfellner, 1966a) Plazenta zu beschreiben. Wenn manchen der Begriff «peltat» nicht sehr glücklich gewählt erscheint, so ist das ein zweitrangiges terminologisches Problem, das an der Sache selbst nichts ändert.

Eine andere Frage ist es, ob die Ansicht von Baum (1952, 1953) und Leinfellner (1965) zutrifft, dass die peltaten Karpelle primitiv und die epeltaten von diesen abzuleiten seien. Immerhin sind die Karpelle vor allem gerade auch von *Degeneria* (Swamy, 1949) und den Winteraceen (Tucker, 1959; Leinfellner, 1965, 1966a, b) zweifellos peltat gebaut. Offen bleibt, welche Schlussfolgerung daraus zu ziehen ist: dass die peltaten Karpelle aus diesem Grunde als ursprünglich angesehen werden müssen – oder dass sie bei *Degeneria* und anderen holzigen und krautigen Ranales eben doch nicht in jeder Hinsicht primitiv sind (vgl. Guédès, 1966d).

Weiterhin muss damit gerechnet werden, dass in der Praxis peltate und epeltate Karpelle nicht immer sicher unterschieden werden können. Schwierigkeiten werden einesteils durch die möglichen Zwischenformen verursacht. Wenn die Querzone weit auf den stielartigen Abschnitt verschoben ist, wie etwa bei *Ranunculus arvensis* (Troll, 1934), mag es zweifelhaft erscheinen, ob ein solches Karpell noch mit Recht als peltat

bezeichnet werden kann. In anderen Fällen kann ein wohlentwickelter aszidiater Abschnitt fest mit der Achse oder mit den entsprechenden Teilen der übrigen Karpelle verbunden und die Querzone daher nicht direkt nachweisbar sein. Es lassen sich Gründe dafür anführen, dass dies für *Aquilegia*, *Helleborus* und *Nigella* zutrifft.

Ferner ist auch ein ausgesprochen «schlauchförmiger» Karpellabschnitt denkbar, der nicht durch typische Peltation zustande kommt. Es könnte sehr wohl sein, dass es sich beispielsweise bei gewissen Rosaceenkarpellen um eine basale Aussackung des Ovars handelt, wie sie dort ähnlich auch im apikalen Bereich vorkommt, dass also die ventral geschlossene Ovarwand nicht der Querzone entspricht. Tatsächlich lässt sich der Ventralspalt vielfach bis zur Basis des Karpellstieles verfolgen, und mit Recht hat Schäppi (1951) Bedenken, das *Prunus*-Karpell als peltat zu bezeichnen.

Ähnliche Probleme können bei involuten Karpellrändern entstehen, die eventuell submarginal mit den Aussenseiten verwachsen sind. Es wurde schon bei den Caryophyllaceen (Rohweder, 1967) die Frage aufgeworfen, ob man einen solchen Karpellabschnitt als aszidiat bezeichnen dürfe, und sie stellt sich auch bei den Ranunculaceen wieder, wo ein tiefer Spalt in die kongenital geschlossene Ventralwand des Karpells eindringen kann, der oft nur sehr allmählich basalwärts ausläuft. Bei *Nigella damascena* ist diese Zone sogar stark verlängert und hat einen erheblichen Anteil an der fertilen Ovarregion. Aber auch das Umgekehrte ist möglich: dass in einer aszidiaten Karpellbasis die Fortsetzung des Ventralspaltes an der Aussenseite nur vorgetäuscht wird dadurch, dass das Dickenwachstum auf den pseudomarginalen ventralen Aussenkanten des Karpells auch noch im aszidiaten Abschnitt oder sogar auf dem Karpellstiel stattfindet. Etwas Derartiges könnte zum Beispiel bei *Actaea spicata* vermutet werden, und vielleicht müssen auch die «epeltaten» Karpelle von *Eranthis* und *Cimicifuga* (Baum, 1953) in diesem Sinne gedeutet werden. Ebenso können wahrscheinlich die am aszidiaten Abschnitt von *Drimys*-Arten herablaufenden Narbenkämme auf diese Weise verständlich gemacht werden (vgl. Leinfellner 1965).

Solche nicht zu leugnenden praktischen Schwierigkeiten ändern aber nichts daran, dass die peltate Struktur eine den Angiospermenphyllomen immanente Gestaltungsmöglichkeit ist, die offenbar im Gynöcium besonders häufig verwirklicht ist, und dass eine ganze Reihe von Erscheinungen hierin ihre einfache und einheitliche Erklärung finden. In diesem Sinne kann auch das Ranunculaceen-(und wohl allgemein das Ranales-)Karpell als «typisch» peltat angenommen werden, ohne dass deswegen die Möglichkeit ausgeschlossen werden soll, dass in einzelnen Fällen auch epeltate Formen vorkommen.

Es wurde schon eingangs darauf hingewiesen, dass die grosse Mehrzahl der Autoren heute für den konduplikaten Bau des Angiospermenkarpells wenigstens im plikaten Abschnitt eintritt und dementsprechend eine submarginale bis ausgesprochen laminale Stellung der Samenanlagen annimmt. Als Begründung wird vor allem immer wieder eine entsprechende Gestaltung des Karpells bei den Ranales angeführt, doch ist mehrfach auch versucht worden, sie anatomisch und entwicklungsgeschichtlich nachzuweisen (Sprotte, 1940; Tepfer, 1953; Periasamy und Swamy, 1965; Tucker, 1959; Tucker und Gifford, 1966; Swamy und Periasamy, 1964).

Demgegenüber hat sich Puris (1961) Verteidigung des involuten Karpells mit marginalen Samenanlagen nicht durchsetzen können. Obschon er sicher mit Recht in der Orientierung der Ventralbündel ein Argument gegen das konduplikate Karpell sieht, kann doch seine Annahme des flächigen «Karpellrandes» nicht ganz befriedigen. Einleuchtender scheint die aufgrund von teratologischen Erscheinungen gemachte Annahme, dass die ventralen Aussenkanten als sekundäre Randbildungen zu werten seien, während der primäre Rand nach innen eingekrümmt sei und die Samenanlagen trage. Diese Erscheinung der exakt marginalen Stellung der Samenanlagen an umgebildeten Karpellen ist so regelmässig in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen festzustellen (Rohweder, 1959; Guédès, 1965, 1966a, d), dass sie nicht als bedeutungslos abgetan werden kann. Zudem deuten bei den Ranales nach den eigenen Beobachtungen eine Reihe von morphologisch-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ebenfalls auf eine marginale Plazentation, die folgendermassen zusammengefasst werden können:

1. Die den Ansatzpunkt der Samenanlagen weit überragenden ventralen Aussenkanten, wie sie bei den Ranunculaceen vor allem im fertilen Bereich vorkommen, sind schon sehr früh und noch vor Anlegung der Samenanlagen vakuolisiert, während die scheinbar randferneren Plazentarregionen vollmeristematisch bleiben. Dies steht in auffälligem Gegensatz zum Karpellrand im sterilen symplikaten Abschnitt von *Ranunculus sceleratus*, der selbst noch während der Entwicklung der Samenanlagen vollmeristematisch bleibt.

2. Bei *Ranunculus sceleratus* sind im plikaten Teil typische subepidermale Randinitialen erkennbar, aus denen unmittelbar ein regelmässiges Plattenmeristem hervorgeht. In den Aussenkanten der übrigen Arten lassen sich dagegen solche Randinitialen nicht ausmachen, vielmehr erscheint das Plattenmeristem im Bereich der Ventralbündel infolge von periklinen und zum Teil auch schrägen Zellteilungen unterbrochen. Durch gehäufte und mehr oder weniger regelmässige perikline Teilungen können in den Aussen-

kanten auch parallele oder sich fächerförmig ausbreitende Zellreihen entstehen, die jedoch ebenfalls nicht mit den Schichten des Plattenmeristems kontinuierlich sind.

3. Gleichartige Erscheinungen wie in den ventralen Aussenkanten (frühe Vakuolisierung, Unterbrechung des Plattenmeristems, evtl. Ausbildung von parallelen, in die Kante hineinlaufenden Zellreihen) sind vielfach auch über dem Dorsalmedianus oder den Seitennerven zu beobachten. Bei *Helleborus*, *Caltha* und *Thalictrum* führen sie zur Bildung von Rippen oder Flügeln, mit denen die Aussenkanten verglichen werden können. In extremen Fällen kann es dabei auch zur Entstehung von ausgesprochenen Randmeristemen kommen, die also, wie auch Leinfellner (1952, 1959) und Roth (1957) gezeigt haben, keineswegs auf den primären Phyllomrand beschränkt sein müssen.

4. In hinreichend frühen Entwicklungsstadien lässt sich erkennen, dass die unregelmässig oder reihenförmig angeordneten Zellen der Aussenkanten aus einer oder mehreren äusseren Mesophyllschichten hervorgegangen sind, die auf Initialen im scheinbar randfernen, vollmeristematischen Bereich hinweisen. In bestimmten Fällen lässt sich das auch zur Blütezeit noch aus dem Zellbild erschliessen.

5. Die inneren Schichten des Plattenmeristems biegen auch in älteren Stadien noch deutlich unter dem Ventralbündel nach innen ein, und bei günstiger Schnittlage können sie oder ihre durch einige perikline Teilungen entstandenen Derivate noch deutlich bis in die Samenanlage hinein verfolgt werden.

6. Die Ventralbündel können bis zu 270° gegen den Dorsalmedianus gedreht werden.

7. Die Ovularspurstränge treten stets an derjenigen Seite an das Ventralbündel heran, die im morphologischen Sinne von der Karpellmitte abgewendet ist, auch wenn sie dabei zu einem Umweg gezwungen sind. Bei grundsätzlich laminaler Stellung der Samenanlagen sollte erwartet werden, dass die Spurstränge sich auch an der zur Karpellmitte gewendeten Seite mit den Ventralbündeln vereinigen könnten.

Der Annahme des involuten Karpells mit marginalen Samenanlagen stehen die Ergebnisse von Sprotte (1940), Tepfer (1953), Tucker (1959) und Tucker und Gifford (1966) nicht entgegen. Es muss hierzu noch einmal gesagt werden, dass die Zellbilder, die sich bei Querschnitten durch sehr junge Karpellanlagen ergeben, keine sicheren Schlüsse auf die Zelldeszendenzen zulassen. Das eigentliche Randwachstum erfolgt in der Längsrichtung, und erst später geht es in ein mehr oder weniger transversal gerichtetes Randwachstum über. Eine entsprechende Anordnung zeigen naturgemäss auch die Abkömmlinge der Randinitialen: sie bilden

zunächst Längsreihen, die unter Aufspaltung (infolge Vermehrung der Randinitialen) in die transversale Richtung einbiegen. Man wird daher die Markierung der Randinitialen bei Sprotte etwa in den Abbildungen 13, I–V mit einiger Skepsis aufnehmen müssen. Das transversal gerichtete Randwachstum ist im übrigen gewöhnlich minimal, und die Erweiterung der Ovarwand erfolgt fast ausschliesslich durch interkalares Flächenwachstum zwischen dem Dorsalmedianus und den beiden Ventralbündeln. Sprotte hebt daher auch hervor, dass die angenommenen Initialen in seinen Abbildungen 13, VI und VII bereits ihre Tätigkeit eingestellt hätten. Bemerkenswert ist auch, dass diese Zellen auffällig weit nach innen gegen den Ventralspalt gerückt sind. Dabei lässt sich aus dem Zellbild noch nicht einmal mit Sicherheit ablesen, ob die markierten Zellen wirklich die Initialen sind oder waren oder ob es sich um vakuolisierte Derivate der noch weiter von den ventralen Aussenkanten entfernt liegenden Initialen handelt.

Das von Tepfer abgebildete Initialstadium der Samenanlagen bei *Aquilegia* (1953, Fig. 26) entspricht sicher den Tatsachen, doch handelt es sich bei den der Achse zugewandten Karpellkanten eben nicht um den primären Karpellrand. Seine photographische Abbildung (pl. 95b) zeigt fast noch deutlicher als die eigenen Präparate, dass der wirkliche Rand eben dort zu suchen ist, wo später die Samenanlagen angelegt werden.

Tucker und Tucker und Gifford haben bei *Drimys*-Arten richtig erkannt, dass die ventralen Aussenkanten der Karpelle nicht einfach durch Randwachstum, sondern durch perikline Teilungen in den Derivaten der Randinitialen zustande kommen. Sie sind aber von der Voraussetzung ausgegangen, dass die Randinitialen selbst mitbeteiligt sind, etwa in der Weise, dass sie inmitten ihrer benachbarten subepidermalen Derivate zu vorwiegend oder ausschliesslich periklinen Teilungen übergehen. Die Möglichkeit, dass die wirklichen Initialen etwa in pl. 33b (Tucker, 1959) und Figur 10 (Tucker und Gifford, 1966) längst durch submarginales Dickenwachstum an der Aussenseite des Karpells übergipfelt sein könnten, haben sie nicht erwogen. Es fällt jedoch auf, dass die Autoren, ähnlich wie Sprotte, sich genötigt sehen, schon in sehr frühen Stadien eine stark seitliche Lage der Randinitialen in den Karpellschenkeln anzunehmen (Tucker und Gifford, Fig. 7 und 8). Bereits in Figur 7 bemerkt man besonders auf der rechten Seite die überzähligen periklinen Teilungen rechts neben der angenommenen Initiale, die sehr wohl zu einer solchen Übergipfelung führen könnten. Auf der linken Seite könnte es sogar in noch stärkerem Masse der Fall sein, doch ist das Zellbild in der Wiedergabe leider etwas undeutlich, vielleicht ist der Teil auch etwas schräg angeschnitten. Ob die markierten Zellen wirklich die Initialen sind, ist eine Frage, die sich nur schwer mit genügender Sicherheit beantworten lässt. Es wäre jedenfalls nicht ausgeschlossen, dass sie bereits in diesem

Stadium noch weiter rückwärts und mehr von den Karpellkanten entfernt liegen. In Figur 8 ist es vollends unmöglich, die Randinitialen aufgrund des Zellbildes zu identifizieren. Die sehr unregelmässige Zellanordnung in den Kanten lässt zumindest darauf schliessen, dass es sich bereits hier nicht mehr um normales Randwachstum handelt. Wenn man zudem die in Figur 7 sich anbahnenden Entwicklungsvorgänge berücksichtigt, bleibt kaum eine andere Möglichkeit, als dass die Initialen des primären Karpellrandes bereits übergipfelt und weiter rückwärts anzunehmen sind. Das in Figur 10 abgebildete ältere Stadium lässt die entscheidenden Einzelheiten des Zellbildes nicht sehr gut erkennen. Dagegen zeigt Tuckers pl. 33b mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, wie mindestens zwei innere Mesophyllschichten ungestört zu den Samenanlagen einbiegen, während die langen, in die sehr schlanken Aussenkanten ziehenden Zellreihen nicht mit dem Plattenmeristem der mittleren Karpellstiele kontinuierlich sind.

Auch die Beobachtungen von Bailey und Swamy (1951), dass sterile Karpelle der Lardizabalaceen u.a. konduplikat gebaut sein können, steht nicht im Widerspruch zu der hier vertretenen Ansicht. Es ist sehr wohl möglich, was noch näher zu prüfen wäre, dass nur die fertilen Karpelle involute Ränder haben. Die nach aussen gerichteten primären Ränder im sterilen plikaten Ovarabschnitt von *Ranunculus sceleratus* könnten in diese Richtung weisen.

Swamy und Periasamy (1964) behaupten, dass die Ventralbündel der Karpelle das Xylem normalerweise dem Ventralspalt zuwenden, wie man das bei konduplikatem Bau erwarten müsse, und dass sie jedenfalls niemals bis 180° gegen den Dorsalmedianus gedreht würden. Das entspricht sicher nicht den Tatsachen, wie zum Beispiel schon Lonay (1901) an einer ganzen Reihe von Arten gezeigt hat und wie auch hier wiederholt dargelegt wurde. Ebenso weist Melville (1962) auf die «overtwisted» Ventralbündel hin. Allerdings steht dies nicht, wie er meint, im Widerspruch zu der klassischen Morphologie, sondern eben nur zu der speziellen Vorstellung vom konduplikaten Karpell mit laminalen Plazenten. Swamy und Periasamy glauben weiter, dass eine Drehung um mehr als 90° erst während der Ontogenese im Zusammenhang mit der Entwicklung der Plazenta zustande komme. Aus ihren sehr schematischen Zeichnungen ist allerdings nicht ersichtlich, wie sie das festgestellt haben. Tatsächlich findet ja die Ausdifferenzierung der Leitbündel im Karpell ziemlich spät, nämlich erst während oder gar nach Ausgliederung der Samenanlagen statt. Wie man aber an einem undifferenzierten Prokambiumstrang bereits die Orientierung des Leitbündels erkennen kann, haben die Autoren nicht näher erläutert.

Im ganzen kann gesagt werden, dass die für das konduplikate Karpell mit laminaler Plazenta vorgebrachten Argumente nicht überzeugen, dass

dagegen verschiedene gewichtige Gründe für das involute Karpell mit marginaler Plazenta angeführt werden können.

Zur Frage der Synkarpie

Nach Troll (1933a) sind bei allen «coenokarpen» (synkarpen) Gynöcien 3 Abschnitte zu unterscheiden: eine «synkarpe» (synaszidiate), eine «parakarpe» (symplikate) und eine apokarpe Region. Das ist jedoch nicht, wie Troll meint, eine Tatsache, sondern eine mehr oder weniger willkürliche Definition. Es leuchtet nun aber nicht recht ein, warum der Begriff der Synkarpie in dieser Weise eingeschränkt werden sollte. Sinnvoller ist es jedenfalls, ein Gynöcium stets dann als synkarp zu bezeichnen, wenn die Karpelle miteinander verwachsen sind. Trolls Definition hat sich denn auch im deutschen Sprachbereich nur teilweise, ausserhalb aber gar nicht durchsetzen können. Man wird daher besser den Begriff der Synkarpie im herkömmlichen Sinne beibehalten.

In einem Punkt steht dem auch Leinfellners (1950) Ansicht entgegen. Er zitiert eine ganze Reihe von Zeugen dafür, dass von Synkarpie nur dann gesprochen werden dürfe, wenn die Karpelle auch seitlich verwachsen seien. Das ist eine mögliche Definition, die aber ebensowenig einleuchtet wie die Forderung Trolls nach einer bestimmten vertikalen Gliederung. Es spielt hier wahrscheinlich ein praktisches Problem mit, da bei einer ausschliesslich zentralen Verwachsung die Frage nach einer eventuellen Beteiligung der Achse sich gewöhnlich nicht eindeutig beantworten lässt, während die Synkarpie bei seitlicher Verwachsung meist als gesichert angesehen werden kann. Das sollte aber an der grundsätzlichen Auffassung nichts ändern, dass synkarp ganz einfach solche Karpelle sind, die in irgendeiner Weise miteinander verwachsen sind, zumal sich oftmals gar nicht eindeutig entscheiden lässt, ob sie nur zentral oder auch mehr oder weniger seitlich verschmolzen sind.

Nach Troll (1933a) ist nun das Gynöcium der Ranunculaceen, auch das von *Nigella*, grundsätzlich als apokarp anzusehen, Synkarpie wird nur vorgetäuscht. Dafür werden vor allem drei Argumente angeführt:

1. Die geforderten 3 Gynöciumabschnitte seien nicht vorhanden. Nun sind aber bei *Nigella* und teilweise bei *Aquilegia* deutlich ein apokarper, ein symplikater und ein synaszidiater Abschnitt zu unterscheiden. Troll bestreitet das, weil er annimmt, dass die Karpelle nicht direkt, sondern nur durch Vermittlung der Achse miteinander verwachsen seien. Mit anderen Worten: die vertikale Gliederung des Gynöciums steht in Wahrheit nicht zur Debatte, sondern nur die Art und Weise, in der die Karpelle untereinander verbunden sind.

2. Troll hebt die «typologische» Übereinstimmung des *Nigella*-Gynöciums mit dem der eindeutig apokarpen Helleboreen hervor. Die grosse

Ähnlichkeit im Bauplan kann nicht bestritten werden, aber es geht hier um die Frage, ob und wo eindeutig Apokarpie vorkommt. Als zweifellos apokarp im üblichen Sinne kann wohl *Cimicifuga foetida* gelten. Ob dann *Caltha*, *Helleborus*, *Aquilegia* und besonders *Nigella* zur direkten Verwachsung der Karpelle fortgeschritten sind oder zur indirekten mit Hilfe besonderer Achsenbildungen – eine Änderung des Bauplans, sollte man meinen, sei das eine so gut wie das andere. Welche der beiden Möglichkeiten verwirklicht ist, kann nicht «typologisch» entschieden werden, sondern nur durch sorgfältige Abwägung aller Argumente, die für oder gegen eine Beteiligung der Achse sprechen. Es geht also einzig und allein um Trolls drittes Argument:

3. Die Karpelle bei *Aquilegia*, *Nigella* usw. seien nicht direkt, sondern durch Vermittlung der Achse verbunden. Hierfür gibt Troll indessen keine wirkliche Begründung. Die Heranziehung der Entwicklungsgeschichte ändert daran nichts, denn auch sie beweist nur, dass die im ausgebildeten Zustand verwachsenen Teile es auch schon bei ihrer Entstehung sind, das heisst, dass es sich um kongenitale Verwachsungen handelt. Über die morphologische Natur der verwachsenen Teile, ob Achse oder Karpell, lässt sich daraus nichts folgern, und die Vorstellung, dass der Vegetationspunkt sternförmig auswachse, ist kein Beweis, sondern eine neue Hilfsannahme, die nicht weiter begründet wird. Wenn zwischen den freien Abschnitten der Karpelle unmittelbar über der Verwachsungsstelle ein kleiner Zwischenraum vorhanden ist, so bedeutet das nicht, dass dieser weiter unten durch die Achse ausgefüllt würde (Troll, 1933a, Abb. 15, III), sondern es handelt sich um eine auch anderweitig oft zu beobachtende Erscheinung, die darauf beruht, dass der zu erwartende spitzwinklige Einschnitt zwischen den kongenital verschmolzenen und daher gemeinsam emporwachsenden Organen etwas abgerundet wird. Im übrigen habe ich bei den untersuchten Ranunculaceen in der Regel gefunden, dass die Organe sich unmittelbar über der Verwachsungszone berühren.

Es scheint demnach keine positiven Argumente für die Auffassung Trolls zu geben. Dagegen weist eine Reihe von Tatsachen auf eine direkte Verwachsung der Karpelle hin:

1. Zumindest der obere Teil der verwachsenen Region lässt sich seiner Gestalt nach meist zwanglos aus den unmittelbar darüber befindlichen noch freien Karpellteilen zusammengesetzt denken (besonders eindrucksvoll bei den verschieden langen ventralen Aussenkanten von *Aquilegia* und den in der Übergangsregion gespaltenen Septen von *Nigella*).

2. Die Kontaktzonen der Karpelle sind im obersten Teil des verwachsenen Abschnittes oftmals noch histologisch nachweisbar.

3. Die seitliche Verwachsung der Karpelle geht im basalen Teil des Ovars vielfach bis über die Ventralbündel hinaus und erfasst bei *Nigella* grosse Teile der Seitenwände.

4. Trotz der sehr weitgehenden Verwachsungen bei *Nigella* ist der Bereich, dem möglicherweise Achsennatur zugeschrieben werden könnte, sehr beschränkt. Er wird im Zentrum begrenzt durch die Ventralspalte, die im oberen Teil des Gynöciums tief in das markartige Gewebe eindringen, in den Septen durch die Ventral- und Transversalbündel. Im basalen Abschnitt des Ovars vereinigen sich die Ventralbündel gar zu Zwischenbündeln, die den Umständen nach zweifellos den Karpellen zuzurechnen sind.

5. Während bei *Nigella* durch abaxiale und adaxiale Vakuolisierung die Restmeristemstreifen hervortreten, bilden die mittleren Zellschichten der Septen die direkte Fortsetzung der abaxialen vakuolisierten Schichten der Ovarwand wie auch der Karpellflanken des apokarpen Abschnittes.

6. Die scheinbare Spaltung der Septen bei *Nigella* kommt erst während der Entwicklung zustande und ist offensichtlich auf das Dickenwachstum in den ventralen Aussenkanten zurückzuführen, das heisst, die nach innen gerichteten Septumkanten bestehen aus Teilen der Karpelle und nicht aus Achsengewebe.

Während die Einheitlichkeit im Bau des Gynöciums bei den Ranunculaceen und speziell den mehrsamigen Gattungen unbestritten ist, muss gegenüber Troll (1933) doch als wahrscheinlich angenommen werden, dass sie nicht auf einer generellen Apokarpie beruht, sondern darauf, dass die weit fortgeschrittene Synkarpie bei *Nigella* durch Vorstufen etwa bei *Caltha*, *Helleborus* und *Aquilegia* mit der ausgesprochenen Apokarpie bei *Cimicifuga* und anderen verbunden ist. Überhaupt scheint es mir richtiger, Apokarpie und Synkarpie nicht als zwei isolierte Phänomene anzusehen, sondern als die beiden Extreme einer kontinuierlichen Reihe. Es kommt das darin zum Ausdruck, dass die Karpelle im Initialstadium stets miteinander Kontakt haben, so dass ein gewisser Zusammenhang der Karpellbasen selbst bei völlig apokarp erscheinenden Formen nicht ausgeschlossen werden kann (vgl. *Anemone* × *hybrida*). Weiterhin ist zu bedenken, dass in synkarpen Gynöcien keine eindeutige und von vornherein festgelegte Grenze zwischen dem synkarpen und dem apokarpen Abschnitt besteht.

Zusammenfassung

Das Gynöcium einiger Vertreter von Ranunculaceengattungen mit ein- und mehrsamigen Karpellen wurde morphologisch-anatomisch und entwicklungsgeschichtlich untersucht.

Die neuen, von Melville, Croizat und Meeuse vorgebrachten Varianten der «new morphology» werden diskutiert. Im Gegensatz zur modernen Fassung der Sporophylltheorie (Baum, Leinfellner, Guédès) bieten sie keine befriedigende Lösung der morphologischen und taxonomischen Probleme bei den Ranales und den Angiospermen im allgemeinen.

Im Rahmen der herkömmlichen Morphologie kann das peltate Karpell als Grundtyp für die Ranunculaceen (Ranales) angesehen werden. Einwände, die hiergegen vorgebracht worden sind, beruhen auf Missverständnissen oder sind von nur terminologischer Art.

Es wird angenommen, dass das Karpell der Ranunculaceen (Ranales) als ein grundsätzlich aszidiates Gebilde gedeutet werden kann, das sich aus einem kreisflächenförmigen Initialfeld erhebt. Der plikate Abschnitt mit dem Ventralspalt kommt durch ungleiches Wachstum der Schlauchwand zustande. Seine Begrenzung gegen den aszidiaten Abschnitt ist nicht einfach aufgrund der Entstehung aus einer anfangs hufeisenförmigen und später sich ringförmig schliessenden Anlage festgelegt.

Praktische Schwierigkeiten in der Unterscheidung peltater und epeltater Karpelle werden diskutiert.

Die Samenanlagen stehen streng marginal am, wenigstens in der fertilen Region, involuten Karpell. Die scheinbaren äusseren Ränder stellen Rippen oder Flügel über den Ventralbündeln dar und entsprechen gleichartigen Bildungen, die oft über dorsalen und lateralen Leitsträngen beobachtet werden.

Das Randwachstum erfolgt in frühen Entwicklungsstadien hauptsächlich in longitudinaler Richtung. Transversales Randwachstum tritt in nennenswertem Ausmass höchstens in sterilen Ovarabschnitten auf (*Ranunculus*).

Echte Synkarpie, die auf direkter kongenitaler Verwachsung der Karpelle beruht, kommt bei mehreren Gattungen vor, unter denen *Nigella* einen Extremfall darstellt. Die Einheitlichkeit des Gynöciumbaues bei den Ranunculaceen (Ranales) beruht auf einem allmählichen Übergang von der Apokarpie zur Synkarpie, nicht auf allgemeiner Apokarpie.

Summary

Morphology, anatomy, and ontogeny of the gynoecium are studied in various members of the Ranunculaceae representing genera with one- and several-seeded carpels.

The new variants of "new morphology" proposed by Melville, Croizat and Meeuse are discussed. In contrast to the modern frame of sporophyll theory (Baum, Leinfellner, Guédès), they offer no satisfactory solutions of morphological and taxonomic problems in the Ranales nor in the angiosperms in general.

The principles of conventional morphology accepted, the peltate carpel can be regarded as a basic type in Ranunculaceae (Ranales). Objections that have been raised against this concept are based on misinterpretation of the "peltate theory" or are merely a matter of terminology.

It is suggested that the carpel of Ranunculaceae (Ranales) may be interpreted as a principally ascidiate structure arising from a circular initiation area. The plicate portion with the ventral slit is the result of unequal growth of the tubular wall. Its delimitation against the ascidiate portion is not determined by its origin from a horse-shoe-shaped initiation zone extending later to a closed ring.

Practical difficulties in distinguishing peltate from epeltate carpels are discussed.

At least the fertile part of the carpel in Ranunculaceae is of the involute type with the ovules attached marginally in a strict morphological sense. The apparent outer margins are considered ribs or wings over the ventral bundles comparable to those frequently observed over dorsal or lateral vascular strands.

Marginal growth in early stages is mainly longitudinal. The amount of transversal marginal growth is negligible except in sterile ovary portions *(Ranunculus)*.

There is true syncarpy by direct congenital fusion of carpels in several genera among which *Nigella* represents an extreme case. The homogeneity of gynoecium structure in Ranunculaceae (Ranales) rests on apocarpy merging gradually into syncarpy, not on general apocarpy.

Literaturverzeichnis

Bailey I.W. und B.G.L.Swamy. 1951. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization. Amer. J. Bot. **38**, 373–379.

Baum Hermine. 1949. Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynöceen. Österr. bot. Z. **96**, 64–82.

— 1952. Die Querzonenverhältnisse der Karpelle von *Helleborus foetidus* und ihre Bedeutung für die Beurteilung der epeltaten Karpelle. Österr. bot. Z. **99**, 402–404.

— 1953. Die Karpelle von *Eranthis hiemalis* und *Cimicifuga americana* als weitere Verbindungsglieder zwischen peltaten und epeltaten Karpellen. Österr. bot. Z. **100**, 353–357.

Bessey E.A. 1898. The comparative morphology of the pistils of the Ranunculaceae, Alismaceae and Rosaceae. Bot. Gaz. **26**, 297–313.

Boke N.H. 1964. The cactus gynoecium: a new interpretation. Amer. J. Bot. **51**, 598–610.

Brouland M. 1935. Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. Le Botaniste **27**, 1–276.

Buchheim G. 1964. Ranunculales. Engl. Syllabus Pfl.Fam., 12.Aufl., **2**, 131–147.

Buxbaum F. 1961. Vorläufige Untersuchungen über Umfang, systematische Stellung und Gliederung der Caryophyllales (Centrospermae). Beitr. Biol. Pfl. **36**, 1–56.

Canright J.E. 1960. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. III. Carpels. Amer. J. Bot. **47**, 145–155.

Capus G. 1878. Anatomie du tissu conducteur. Ann. Sci. Nat. Bot. **6**, sér. 7, 209–291.

Croizat L. 1964. Thoughts on high systematics, phylogeny and floral morphogeny, with a note on the origin of the Angiospermae. Candollea **19**, 17–96.

Eames A.J. 1931. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. J. Bot. **18**, 147–188.

— 1961. Morphology of the Angiosperms. New York, London, Toronto.

Eber Erna. 1934. Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae. Flora **127**, 273–330.

Eckardt Th. 1957. Vergleichende Studie über die morphologischen Beziehungen zwischen Fruchtblatt, Samenanlage und Blütenachse bei einigen Angiospermen. Zugleich als kritische Beleuchtung der «new morphology». Neue Hefte z. Morph. **3**.

Emberger L. 1960. Les végétaux vasculaires. Traité de Botanique (Systématique) II. Paris.

Endress P. 1967. Systematische Studie über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Hamamelidaceen und Betulaceen. Bot. Jb. **87** (im Druck).

Esau Katherine. 1943. Origin and development of primary vascular tissue in seed plants. Bot. Rev. **9**, 125–206.

— 1954. Primary vascular differentiation in plants. Biol. Rev. **29**, 46–86.

Fraser Mabel S. 1937. A study of the vascular supply to the carpels in the follicle-bearing Ranunculaceae. Transact. Roy. Soc. Edinb. **59**, 1–56.

Guédès M. 1965. Remarque sur la notion de carpelle condupliqué. Bull. Soc. Bot. France **112**, 54–68.

— 1966a. Stamen, carpel, and ovule. The teratological approach to their interpretation. Adv. Front. Plant Sci. **14**, 43–108.

— 1966b. Le carpelle de *Prunus paniculata* (*P. serrulata*). Ses modifications morphologiques dans les fleurs doubles et sa signification. Flora Abt. B. **156**, 464–499.

Guédès M. 1966c. The location of the transmitting and receptive tissues in teratological carpels of *Nigella damascena* and its bearing on the interpretation of the so-called conduplicate carpel. Flora **156**, 395–407.

— 1966d. Réflexions sur la notion de carpelle pelté. Beitr. Biol. Pfl. **42**, 393–423, 1966.

Hegedüs A. 1955. Die Differenzierung der Meristeme im Sprossvegetationskegel. Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae **1**, 47–59.

Helm J. 1931. Untersuchungen über die Differenzierung der Sprossscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. Planta **15**, 105–191.

Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants. London. 2nd ed.

Juhnke Gerda und H. Winkler. 1938. Der Balg als Grundelement des Angiospermengynöciums. Beitr. Biol. Pfl. **25**, 290–324.

Kaplan R. 1937. Über die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. Planta **27**, 224–268.

Lawrence G.M.H. 1951. Taxonomy of vascular plants. New York.

Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. Österr. bot. Z. **97**, 404–436.

— 1951. Die U-förmige Plazenta als der Plazentationstyp der Angiospermen. Österr. bot. Z. **98**. 338–358.

— 1952. Transversale Abflachungen im Spitzenbereich der Karpelle. Österr. bot. Z. **99**, 455–468.

— 1959. Die falschen Rollblätter der Frankeniaceen, in Vergleich gesetzt mit jenen der Ericaceen. Österr. bot. Z. **106**, 325–351.

— 1965. Wie sind die Winteraceen-Karpelle tatsächlich gebaut ? I. Die Karpelle von *Drimys*, Sektion *Tasmannia*. Österr. bot. Z. **112**, 554–575.

— 1966a. II. Über das Vorkommen einer ringförmigen Plazenta in den Karpellen von *Drimys* Sekt. *Wintera*. Österr. bot. Z. **113**, 84–95.

— 1966b. III. Die Karpelle von *Bubbia*, *Belliolum*, *Pseudowintera*, *Exospermum* und *Zygogynum*. Österr. bot. Z. **113**, 245–264.

— 1966c. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales I. Österr. bot. Z. **113**, 383–389.

— 1966d. II. *Xymalos*, *Hedycarya* und *Siparuna* (Monimiaceae). Österr. bot. Z. **113**, 448–458.

Lonay H. 1901. Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Structure des péricarpes et des spermodermes. Arch. Inst. Bot. Liège **3**, 1–162.

Louis J. 1935. L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des dicotylées et des gymnospermes. Cellule **44**, 87–172.

Meeuse A.D.J. 1965. Angiosperms – past and present. Adv. Front. Plant Sci. **11**, 1–228.

Melville R. 1962. A new theory of the Angiosperm flower. I. The gynoecium. Kew Bull. **16**, 1–50.

— 1963. II. The androecium. Kew Bull. **17**, 1–63.

Merxmüller H. und P. Leins. 1967. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Kreuzblütler und Mohngewächse. Bot. Jb. **86**, 113–129.

Meusel H. und H. Mühlberg. 1965. Nymphaeales. Hegi, III. Fl. Mitteleur., 2. Aufl., **3**, 3–8.

Moseley M.F. jr. 1961. Morphological studies of the Nymphaeaceae. II. The flower of *Nymphaea*. Bot. Gaz. **122**, 233–259.

Periasamy K. und B.G.L. Swamy. 1956. The conduplicate carpel of *Cananga odorata*. J. Arn. Arb. **37**, 366–372.

Philipson W.R. 1949. The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons. Biol. Rev. Cambridge phil. Soc. **24**, 21–50.

Porter C.L. 1959. Taxonomy of flowering plants. San Francisco 1959.

Puri V. 1961. The classical concept of Angiosperm carpel. J. Ind. bot. Soc. **40**, 511–524.

Rohweder O. 1956. Die Farinosae in der Vegetation von El Salvador. Abh. Geb. Auslandskd. Univ. Hamburg **C 18**.

— 1959. Über verlaubte Blüten von *Barbarea vulgaris* und ihre morphologische Bedeutung. Flora **148**, 255–282.

— 1963. Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. Bot. Jb. **82**, 1–99.

— 1967. Centrospermen-Studien. 3. Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen (Caryophyllaceae). Bot. Jb. **86**, 130–185.

Roth Ingrid. 1957. Relation between the histogenesis of the leaf and its external shape. Bot. Gaz. **118**, 237–245.

Sass J.E. 1958. Botanical Microtechnique. Iowa State College Press, 3rd ed.

Saunders Edith. 1937. Floral morphology I. Cambridge.

Schäppi H. 1951. Morphologische Untersuchungen am Gynöceum der Steinobstgewächse. Mitt. Naturw. Ges. Winterthur **26**, 27–53.

— und K.Frank. 1957. Blütenmorphologische Untersuchungen an *Callianthemum rutifolium*. Phyton **7**, 228–240.

— — 1962.Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Karpellgestaltung, insbesondere die Plazentation bei Anemoneen. Bot. Jb. **81**, 337–357.

Schüepp O. 1966. Meristeme. Basel, Stuttgart.

Sprotte K. 1940. Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Arch. **40**, 463–506.

Swamy B.G.L. 1949. Further contributions to the morphology of the Degeneriaceae. J. Arn. Arb. **30**, 10–38.

— und K.Periasamy. 1964. The concept of the conduplicate carpel. Phytomorphology **14**, 319–327.

Takhtajan A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena.

Tepfer S.S. 1953. Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. Univ. Calif. Publ. Bot. **25**, 513–648.

Troll W. 1928. Zur Auffassung des paracarpen Gynäceums und des coenocarpen Gynäceums überhaupt. Planta **6**, 255–276.

— 1932. Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17**, 153–230.

— 1933a. Beiträge zur Morphologie des Gynäceums. III. Über das Gynäceum von *Nigella* und einigen anderen Helleboreen. Planta **21**, 266–291.

— 1933b. IV. Über das Gynäceum der Nymphaeaceen. Planta **21**, 447–485.

— 1934. Über Bau und Nervatur der Karpelle von *Ranunculus*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **52**, 214–220.

— 1937/39. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin.

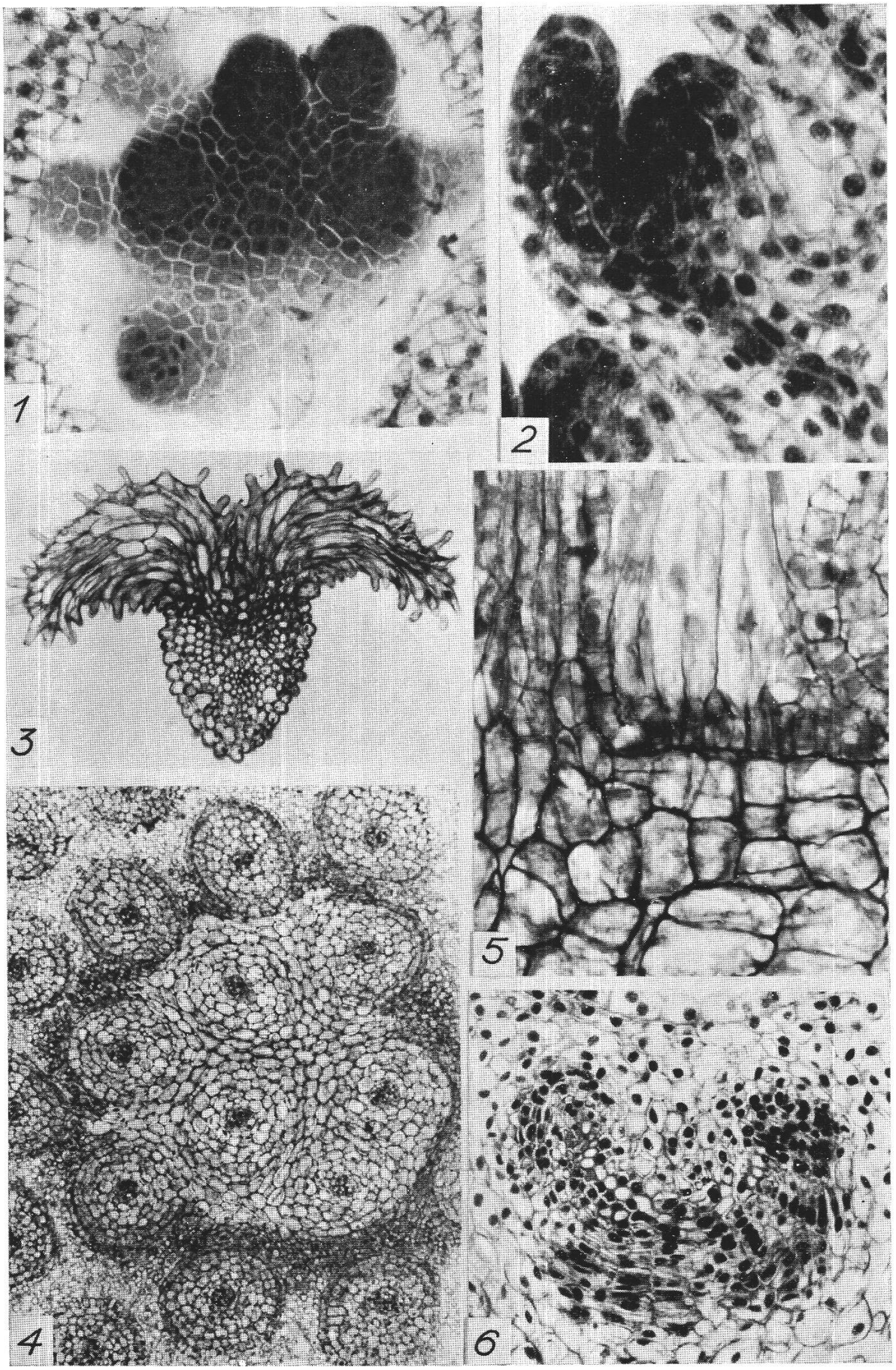
Tucker Shirley C. 1959. Ontogeny of the inflorescence and the flower in *Drimys winteri* var. *chilensis*. Univ. Calif. Publ. Bot. **30**, 257–336.

— und E.M.Gifford. 1964. Carpel vascularization of *Drimys lanceolata*. Phytomorphology **14**, 197–203.

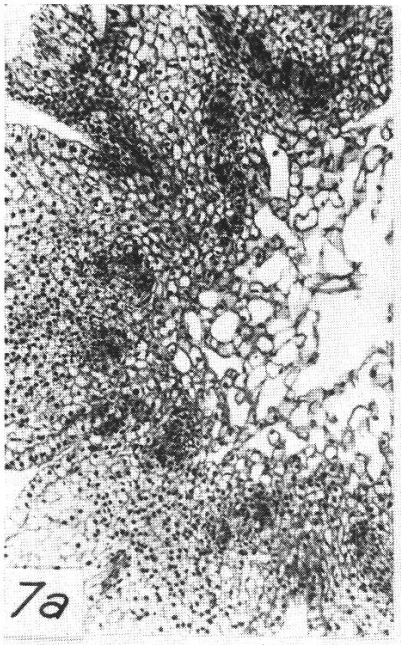
— — 1966. Carpel development in *Drimys lanceolata*. Amer. J. Bot. **53**, 671–678.

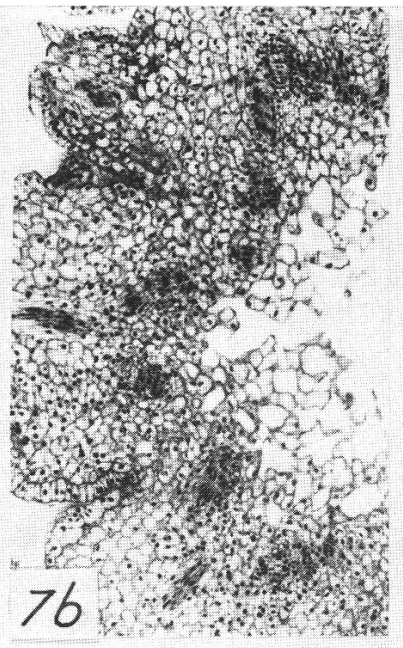
Zimmermann W. 1965. Nymphaeales, Magnoliales, Ranunculales. Ranunculaceae. Hegi, III. Fl. Mitteleur., 2.Aufl., **3**, 1–2, 53–57.

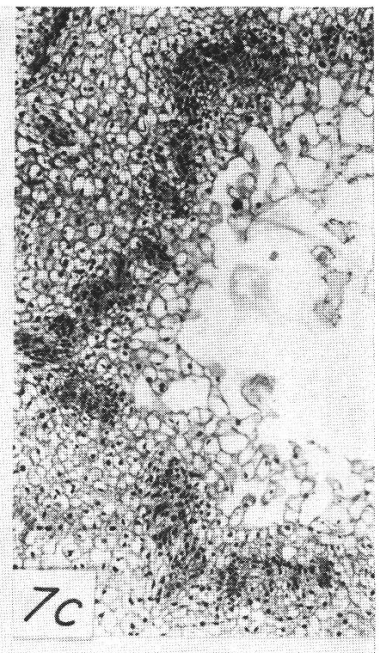
Tafel I

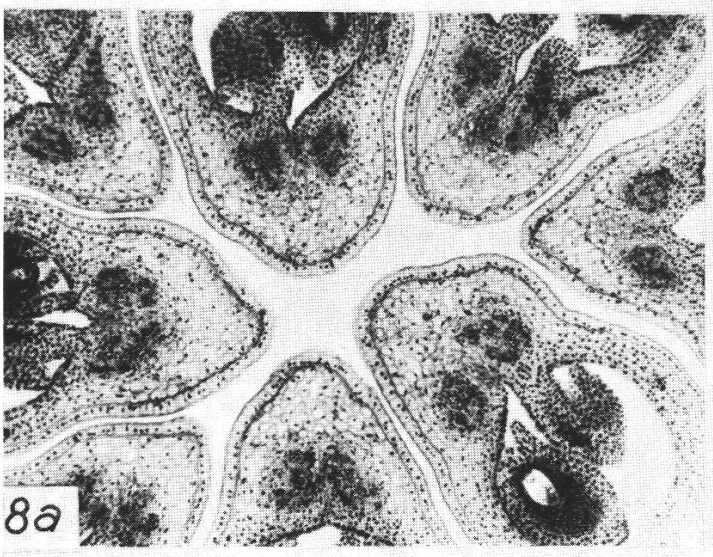


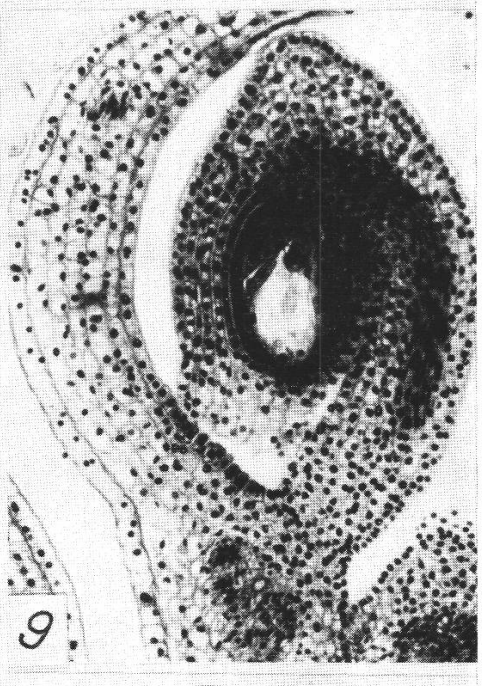
Tafel II

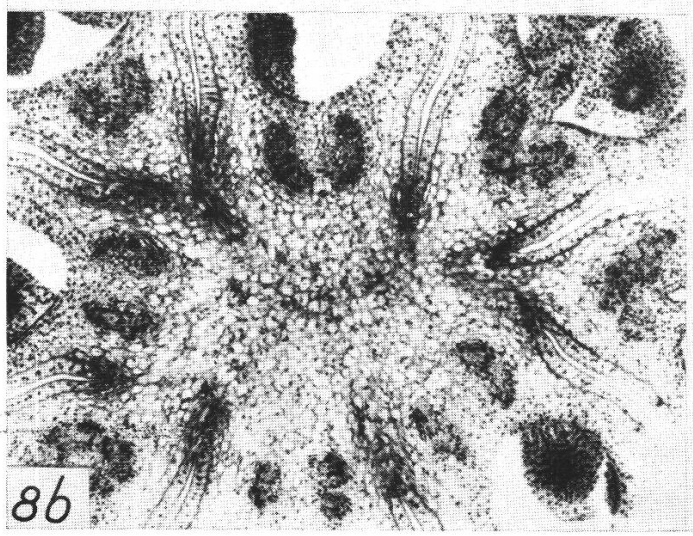


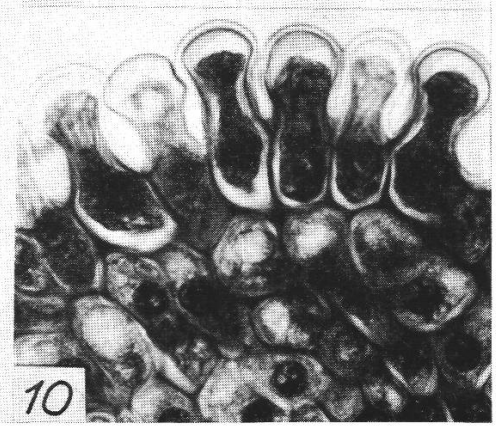




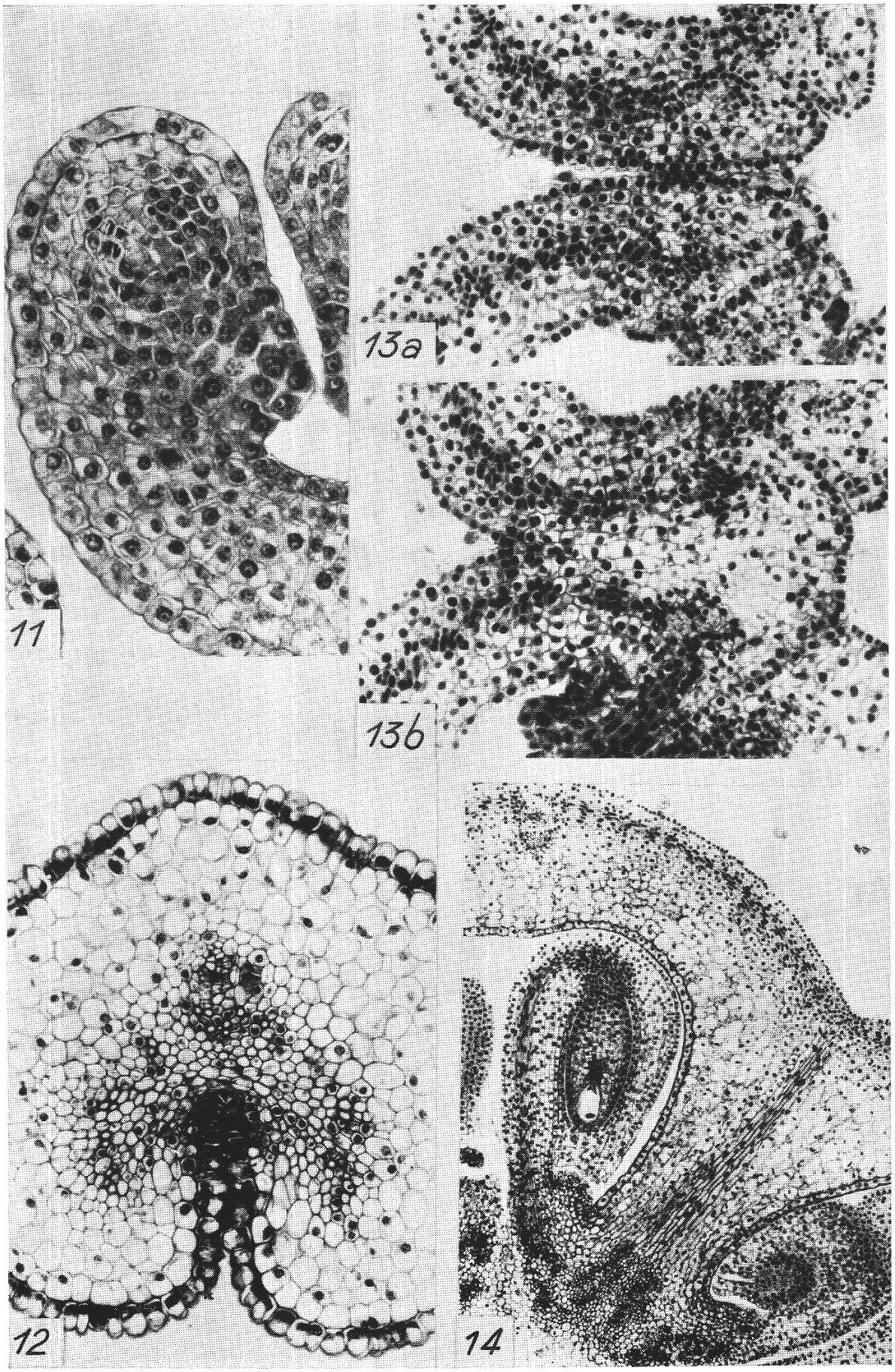




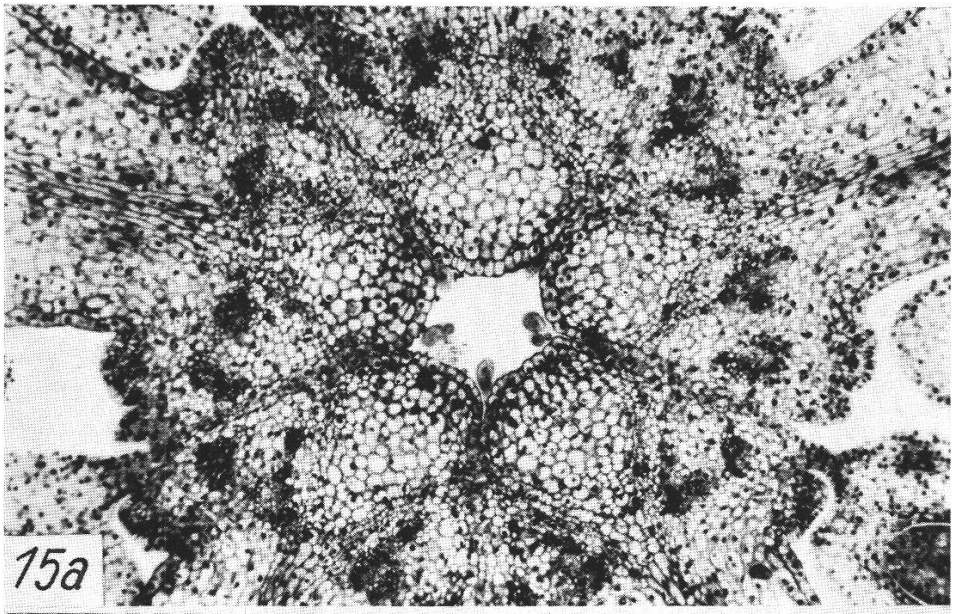


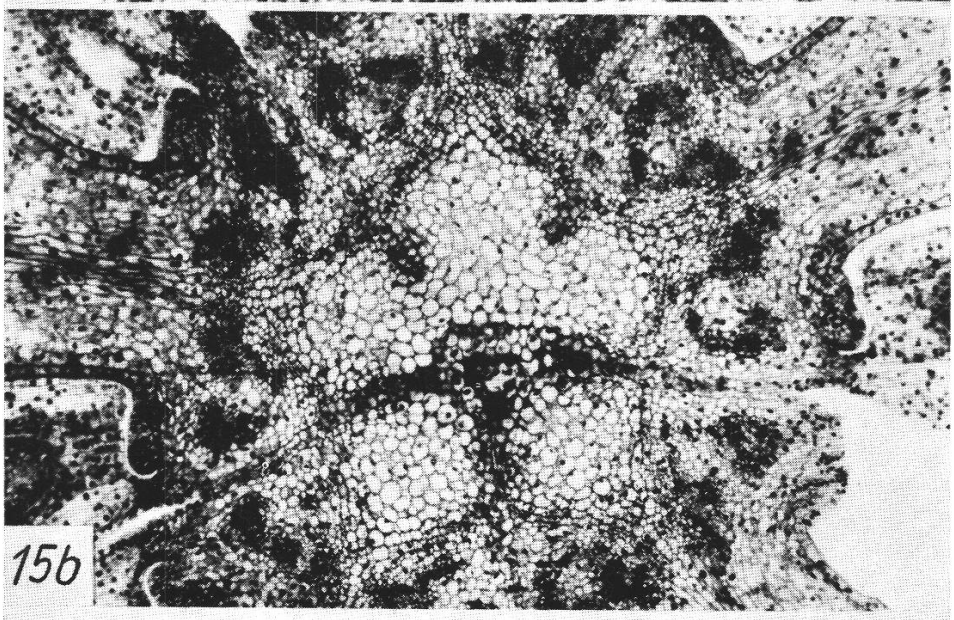


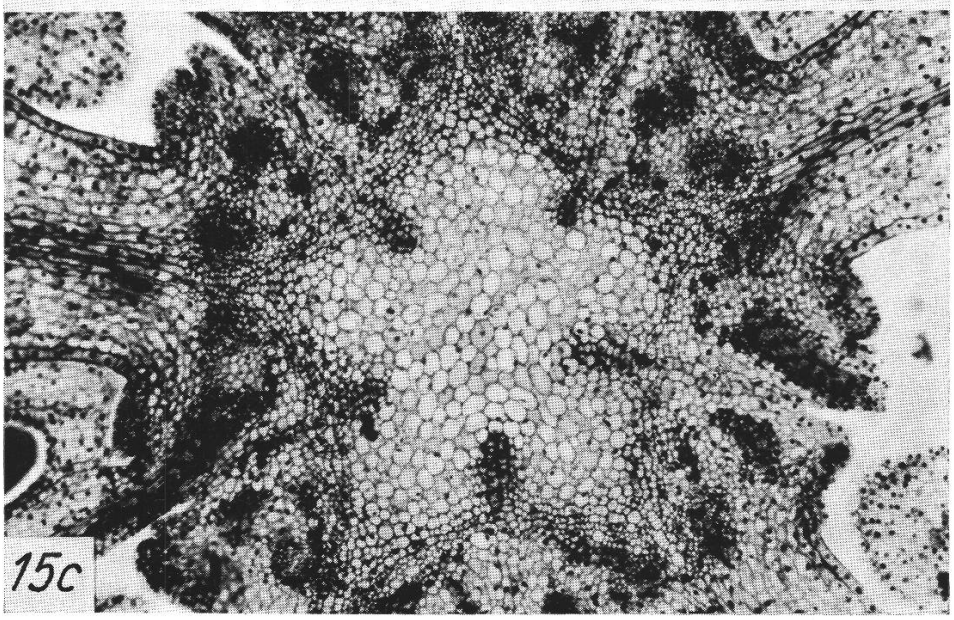
Tafel III



Tafel IV







Erläuterungen zu den Tafeln

Tafel I

Abbildung 1

Ranunculus sceleratus. Junger Blütenscheitel mit halbkugelförmigen Karpellprimordien (entsprechend Fig. 1a). Querschnitt. Vergrösserung 230 : 1

Abbildung 2

Ranunculus sceleratus. Junges Karpell im schlauchförmigen Stadium (entsprechend Fig. 1c). Längsschnitt. Vergrösserung 470 : 1

Abbildung 3

Thalictrum minus. Narbenregion bei der Anthese. Querschnitt. Vergrösserung 110 : 1

Abbildung 4

Anemone × hybrida. Scheitel der Blütenachse bei der Anthese. Querschnitt. Im Zentrum das helle subepidermale Gewebe des Blütenbodens mit gleicher Zellanordnung wie in den Karpellbasen; anschliessend die etwa ringförmig angeschnittene, dunkel gefärbte Epidermis; weiter aussen die freien Karpellbasen, Zwischenräume mit Haaren ausgefüllt. Vergrösserung 80 : 1

Abbildung 5

Anemone × hybrida. Blütenscheitel mit ansetzenden Karpellen bei der Anthese. Längsschnitt. Perikline Aufspaltung der subepidermalen Schicht setzt sich bis in die Karpellbasis fort. Vergrösserung 310 : 1

Abbildung 6

Caltha palustris. Die Ventralbündel eines Karpells im aszidiaten Abschnitt. Querschnitt. Phloem und Xylem bogenförmig miteinander verbunden. Vergrösserung 175 : 1

Tafel II

Abbildung 7

Caltha palustris. Karpellbasen beim Ansatz an die Blütenachse. 3 Querschnitte in verschiedener Höhe. Bildung der Achsenstele unter Aufspaltung der Ventralbündel und Eintritt der Dorsalmediani in die Blattlücken zwischen den zugehörigen Ventralbündeln. Vergrösserung 45 : 1

Abbildung 8

Caltha palustris. Übergang des apokarpen in den synkarpen Abschnitt. Zwei Querschnitte, die Bildung des zentralen Gewebekörpers aus den adaxialen Karpellteilen zeigend. In b die Karpellgrenzen noch gut erkennbar. Vergrösserung 35 : 1

Abbildung 9

Caltha palustris. Samenanlage und Teil der Ovarwand. Querschnitt. Die Mikropyle auf das einschichtige Transmissionsgewebe gerichtet. In der Seitenwand des Karpells regelmässiges Plattenmeristem. Vergrösserung 85 : 1

Abbildung 10

Helleborus foetidus. Narbenpapillen bei der Anthese. Vergrösserung 300 : 1

Tafel III

Abbildung 11

Helleborus foetidus. Teil eines Karpells kurz vor Ausgliederung der Samenanlagen. Querschnitt. Innere Schichten des Plattenmeristems biegen zur ventralen Innenkante ein, äussere vor dem Ventralbündel unterbrochen. Vergrösserung 220 : 1

Abbildung 12

Helleborus foetidus. Griffel zur Blütezeit. Querschnitt. Kontinuierlicher Prosenchymbogen mit unregelmässig verteilten Xylemelementen umgibt den Ventralspalt. Vergrösserung 145 : 1

Abbildung 13

Nigella damascena. Übergang vom apokarpen zum symplikaten Abschnitt. Zwei Querschnitte durch ein sich bildendes Septum. In b setzen sich die vakuolisierten Zellschichten der Karpellaussenseite im Septum zwischen den Restmeristemstreifen fort. Die ventralen Aussenkanten der beiden Karpelle noch durch eine seichte Furche getrennt. Vergrösserung 140 : 1

Abbildung 14

Nigella damascena. Histologische Differenzierung im synaszidiaten Abschnitt kurz vor der Anthese. Querschnitt. Näheres im Text. Vergrösserung 60 : 1

Tafel IV

Abbildung 15

Nigella damascena. Übergang vom symplikaten in den synaszidiaten Abschnitt. Drei Querschnitte in verschiedener Höhe durch den zentralen Teil des Gynöciums. a: Symplikater Teil, Septen mit vollständig vereinigten ventralen Aussenkanten. Ventralbündel und Ovularspurstränge. b: Bildung des zentralen Gewebekörpers durch Verschmelzung der Septumkanten (ventralen Aussenkanten). Zum Teil bogenförmige Verbindung zwischen dem Phloem der Ventralbündel und Ovularspurstränge. c: Synaszidiater Teil mit weit in den zentralen Gewebekörper eindringenden Ventralspalten. Vergrösserung 65 : 1