

# Über die Gestaltung der Karpelle von *Caltha palustris* und *Trollius europaeus*

Von

HANSJAKOB SCHAEPPI

(mit 3 Abbildungen im Text)

## Einleitung

In den letzten 40 Jahren waren die Karpelle der Hahnenfussgewächse mehrfach Gegenstand von Untersuchungen. Anlass dazu gaben verschiedene Fragestellungen. Zunächst wandte sich das Interesse der Gestalt zu. Neben den typischen Teilen des Stempels, Narbe, Griffel und Fruchtknoten, wurden auch die Karpellstiele untersucht. Entwicklungsgeschichte und Leitbündelverlauf haben oft viel zum Verständnis der Formen beigetragen. Eingehend ist ferner die Plazentation studiert worden. Neben den verschiedenen Insertionsformen der Samenanlagen sind auch innerhalb der Ranunculaceen besonders jene Gynoeceen geprüft worden, deren Samenanlagen scheinbar der Blütenachse entspringen, woraus ja weittragende stammesgeschichtliche Schlüsse gezogen worden sind (Phyllosporrie und Stachyosporrie). Wertvolle Aufschlüsse zu all diesen Studien ergab die Histogenese der Fruchtblätter.

So haben zahlreiche Untersuchungen unser Wissen über das Gynoeceum der Ranunculaceen erweitert und vertieft. Die Ergebnisse sind auch insofern von Interesse, als in diesem Verwandtschaftskreis ursprüngliche Verhältnisse zu erwarten sind, von denen aus Licht auf differenziertere Stempel und auch auf die verwachsenblättrigen Gynoeceen fällt.

In der vorliegenden Arbeit möchten wir einige Untersuchungen und Beobachtungen an den Karpellen von *Caltha palustris* und *Trollius europaeus* mitteilen und zur Diskussion stellen. Anlass dazu gab ihr offensichtlich primitiver Bau, den wir nun im Äusseren und Inneren genauer abklären möchten.

Dazu kommt ein Weiteres: In neuerer Zeit sind mehrere Theorien publiziert worden, welche die Blüte im allgemeinen und das Gynoeceum im besonderen ganz anders interpretieren. Es sei hier nur an die «New Morphology» erinnert. Damit aber gilt es, die Gestaltung der Fruchtblätter im Lichte dieser Auffassungen zu über-

prüfen. Wir werden hierauf im Abschnitt «Vergleich und Diskussion» zurückkommen. Vorerst sei lediglich auf die neuen Arbeiten von TH. ECKARDT (1957) und O. ROHWEDER (1967) hingewiesen. Diese Autoren untersuchten die Karpelle von Hahnenfussgewächsen und anderen Familien und diskutierten die alten und neuen Theorien.

Herrn Prof. Dr. H. WANNER danke ich bestens für die freundliche Überlassung der Hilfsmittel des Institutes. Für die Mithilfe bei der Herstellung der Präparate bin ich Herrn K. FRANK sehr dankbar.

## I. Untersuchungsergebnisse

### 1. *Caltha palustris* L.

Die Blüten der Sumpfdotterblume enthalten 5 und mehr Fruchtblätter. Einen ersten Einblick in ihren Bau vermittelt der Längsschnitt in Abb. 1 a. Auffällig ist die geringe gestaltliche Differenzierung des Karpells. Oben und unten ist es etwas verschmälert. Ein Stiel fehlt. Dieses Bild entspricht dem Zustand unmittelbar vor dem Öffnen der Blütenknospe. Während der Anthese – und vor allem postfloral – wird die Gliederung etwas deutlicher. Die Narbe verdickt sich ein wenig, der Griffel biegt sich nach aussen, und der Fruchtknoten wird dicker. Gesamthaft bleibt aber die spindelartige Gestalt erhalten (vgl. S. 107).

Die Gestaltung der Karpelle im einzelnen sei an Hand der Querschnittsserie in Abb. 1 bff. dargestellt. Die Karpellspitze ist schwach zweilappig (Abb. 1 b), da die Seitenwände etwas weiter hinaufreichen als der Rücken. Nur wenig tiefer ist der Karpellquerschnitt hufeisenförmig (Abb. 1 c), d. h. die Fruchtblattspreite ist gefaltet. Die Zellen dieser Region sind klein und plasmareich. Die an die Oberfläche grenzenden Zellwände sind ein wenig aufgewölbt. Während der Anthese wachsen sie zu langen Papillen aus, zwischen denen die Pollenkörner keimen. Die beiden folgenden Figuren (Abb. 1 d und e) zeigen die morphologische Oberseite des Karpells als schmale Spalte. Sie und der Karpellrand bestehen aus sehr plasmareichen Zellen, während der Karpellrücken vakuolisierte Zellen hat. Die Grenze zwischen beiden Geweben, die freilich nicht scharf ist, deuteten wir durch eine punktierte Linie an. Die bis anhin erwähnten Schnitte orientieren uns über die Narbenregion. Man sieht, dass das Stigma erst während der Anthese deutlicher in Erscheinung tritt.

Die folgenden Figuren sind Querschnitte durch den Griffel. Zuoberst (Abb. 1 f) bildet die morphologische Oberseite wie darüber eine tiefe Rinne. Am Karpellrand sitzen die letzten Papillen. Die Rinne wird von kleinen, intensiv gefärbten Zellen ausgekleidet, das ist das Leitgewebe für die Pollenschläuche. Nun ändert sich das Bild insofern, als die randnahen Zellen der Oberseite sich berühren und verzahnen. So kommt eine Ventralnaht zustande, die man fast bis zur Karpellbasis verfolgen kann. Im Inneren beobachtet man einen schmalen Griffelkanal, der sich ganz allmählich zur Fruchtknotenhöhle erweitert (Abb. 1 g-i). Beachtlich ist die Differenzierung der Karpellinnenseite: Die Zellen der Naht vakuolisieren sich immer mehr, je tiefer man kommt. Nach innen zu schliessen die kleinen, sehr plasmareichen

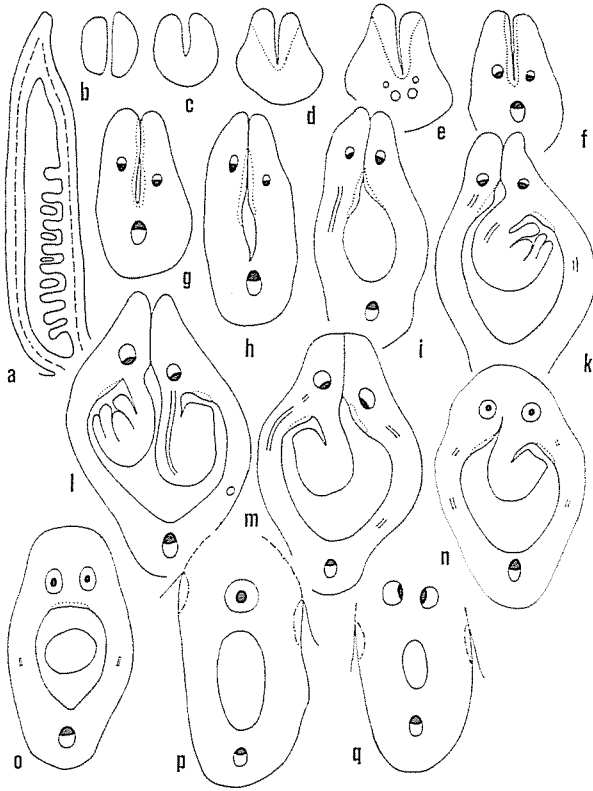


Abb. 1. *Caltha palustris*, a Längs-, b–q Querschnitte durch ein Karpell vor dem Öffnen der Blüte. Leitbündel im Längsschnitt gestrichelt, im Querschnitt ist ihr Umriss gezeichnet, darin das Xylem schwarz. Schief getroffene Leitbündel sind durch zwei parallele Striche angedeutet. Pollenleitgewebe punktiert abgegrenzt, Nektarium durch eine strichpunktierte Linie angegeben. Weiteres im Text. Vergr. a 7fach, b–q 32fach.

Zellen des Leitgewebes an. Sie kleiden im Querschnitt l g die ganze Innenseite aus, in den folgenden Schnitten aber nur noch eine schmäler werdende, an die Naht angrenzende Zone. Sie ist ein wenig aufgewölbt. Die übrigen Zellen der Oberseite sind vakuolisiert (Abb. 1h).

Die Abbildung 1k stellt einen Querschnitt durch den Fruchtknoten mit der obersten Samenanlage dar. Ihre Stellung ist als submarginal-lateral zu bezeichnen, ja die Distanz vom Karpellrand zur Samenanlage ist bei *Caltha palustris* ziemlich gross, so dass man von einem Übergang zu laminaler Plazentation reden kann (vgl. aber S. 109). Auf der Bauchseite des Fruchtblattes beobachtet man die Ventralpalte und innerhalb derselben die Ventralnaht. Die anschliessenden Zellen der Innenseite bilden das Transmissionsgewebe. Auf der linken Seite des in der Abb. 1k gezeichneten Karpells bildet es ein kleines Polster, rechts befindet es sich gerade der Mikropyle der anatropen Samenanlage gegenüber. In der Regel

stehen die Samenanlagen abwechselnd links-rechts der Ventralnaht, seltener fast oder ganz auf der gleichen Höhe (Abb. 11).

Wir kommen nun zur Besprechung der Fruchtknotenbasis. Von oben her kommend zeigt sich als erste Veränderung das Verschwinden der Ventralspalte (Abb. 1m). Nur wenig darunter hört auch die Bauchnaht auf (Abb. 1n). Damit ist das Karpell nicht mehr plikat sondern wenigstens in einer kurzen Zone aszidiat. Die letztgenannte Skizze zeigt zugleich die unterste Samenanlage. Sie steht in der Übergangsregion von der schlauchförmigen zur gefalteten Zone des Fruchtblattes. Auf diese Stellung werden wir zurückzukommen haben (S. 109). Beachtlich ist ferner, dass das Leitgewebe für die Pollenschläuche bis in diese Tiefe zu verfolgen ist. Die Zonen beider Karpellseiten verbinden sich schliesslich auf der ventralen Seite der Höhlung miteinander (Abb. 1o).

Über den Leitbündelverlauf haben wir folgende Beobachtungen machen können: In das Karpell treten 3 Stränge ein, ein medianer und zwei laterale (Abb. 1q). Nur wenig über der Insertionsstelle des Fruchtblattes verschmelzen die seitlichen Bündel zu einem Ventralmedianus. Dieser ist aber nach unseren Feststellungen nicht kollateral, sondern konzentrisch mit dem Xylem in der Mitte gebaut (Abb. 1p). Wir sehen also, dass auch der Leitbündelverlauf auf die Peltation des Fruchtblattes hinweist. Die eben geschilderten Verhältnisse gelten aber nur für einen Teil der Karpelle. In anderen Fruchtblättern beobachteten wir, dass die lateralen Stränge sich nur nähern, z. T. bis zur Berührung. Die Xylemteile bleiben jedoch getrennt und es kommt nicht zur Bildung eines eigentlichen Ventralmedianus. Der Ventralmedianus (sofern vorhanden) ist indessen nur kurz und teilt sich wieder in die beiden lateralen Stränge. Ebenso weichen die angenäherten Lateralia auseinander. Die genannten Stränge ziehen durch das Karpell hinauf (Abb. 1o und höhere Schnitte). Sie sind grösstenteils kollateral gebaut, nur im untersten Bereich scheint es, dass das Xylem im Zentrum liegt. Von den seitlichen Leitbündeln aus werden die Samenanlagen versorgt. Das Transversalbündelsystem ist im Bereich des Fruchtknotens recht stark entwickelt, wie schon K. SPROTTE (1940, S. 500) ausgeführt hat. Ähnliches beobachtete er bei anderen balgfrüchtigen Karpellen. In der Narbenregion teilt sich der Dorsalmedianus (Abb. 1e). In anderen Fruchtblättern sahen wir, dass auch/oder die lateralen Stränge sich aufteilten. Der Verlauf der Leitbündel ist also nicht überall gleichartig, ähnlich wie auch an der Basis des Fruchtblattes. In allen diesen Stängen der Karpelspitze sieht man besonders viele Tracheiden. K. SPROTTE stellte entsprechendes in anderen Fruchtblättern fest und wies darauf hin, dass dies mit der sekretorischen Funktion der Narbe zusammenhänge. So einleuchtend diese Interpretation ist, so muss doch erwähnt werden, dass Ähnliches aber viel extremer z. B. bei *Adonis* vorkommt (H. SCHAEPPPI und K. FRANK, 1962, S. 346), was dann nicht mehr so gedeutet werden kann.

Diese Darstellung der Karpelle von *Caltha palustris* stimmt weitgehend mit den Untersuchungsergebnissen von O. ROHWEDER (1967) überein. Beide Untersuchungen ergänzen sich, sind sie doch mit verschiedenen Zielen unternommen worden. Wo Differenzen auftreten, sind sie darauf zurückzuführen, dass die einzelnen Karpelle dieser Art sich in manchem verschieden verhalten, eine Feststellung, die für unsere Fragen wichtig ist.

2. *Trollius europaeus* L.

Die Blüten der Trollblume besitzen zahlreiche Karpelle. Über ihren Bau orientiert provisorisch der Längsschnitt in Abb. 2a. Wir sehen daraus, dass die äussere Differenzierung der Fruchtblätter etwas ausgeprägter ist als bei *Caltha*. Deutlich hebt sich der Griffel vom Fruchtknoten ab. Auch bei dieser Pflanze wird die Gliederung im Laufe der weiteren Entwicklung noch prägnanter (vgl. Abb. 3).

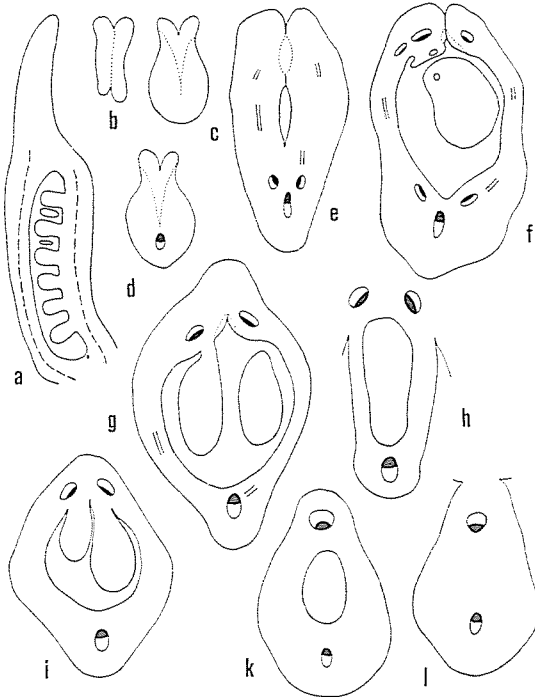


Abb. 2. *Trollius europaeus*, a Längsschnitt durch ein junges Karpell, b-h Querschnitte durch ein altes Fruchtblatt, i-l Schnitte durch die Basis eines anderen Karpells. Erklärungen wie in Abb. 1. Vergr. a 13fach, b-h 27fach und i-l 40fach.

Die Abb. 2b und c sind Schnitte durch die Spitzenregion des Fruchtblattes. Die alleroberste Zone ist auch bei dieser Pflanze schwach zweiteilig. Darunter ist die Karpellspreite gefaltet, und die morphologische Oberseite erscheint als tiefe Rinne. Am Karpellrand entwickeln sich lange Papillen, während die Rinne vom Leitgewebe für die Pollenschläuche erfüllt ist (in der Abb. 2c punktiert umrissen).

Wie die folgende Figur (Abb. 2d) zeigt, verdickt sich das Karpell ganz allmählich nach unten. Die Struktur aber bleibt gleich. Narbenpapillen sind bei dieser Pflanze nicht auf die eigentliche Karpellspitze beschränkt, sondern ziehen am Griffel weit nach unten.

Mit dem Schnitt e der Abb. 2 sind wir in der Übergangsregion vom Griffel zum Fruchtknoten. Im Inneren beobachtet man den Griffelkanal, der sich allmählich

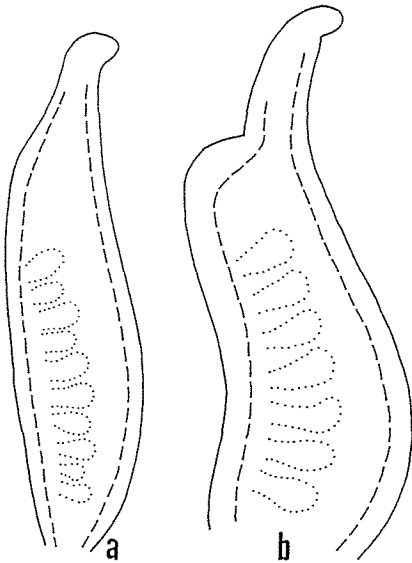


Abb. 3. Junge Früchte von a *Caltha palustris* und b *Trollius europaeus*. Erläuterungen im Text.  
Vergr. a 9fach und b 14fach.

zur Ovarialhöhle erweitert. Die aufeinander liegenden Teile der Karpellinnenseiten bilden eine Naht. Ihre Zellen sind ineinander verzahnt. In der Mitte der Naht rücken die plasmareichen Zellen ein wenig auseinander, so dass ein lockerer Zellverband entsteht; das ist das Leitgewebe für die Pollenschläuche. Der eigentliche Griffelkanal ist von vakuolisierten Zellen ausgekleidet.

Abb. 2f zeigt einen Fruchtknotenquerschnitt mit einer Samenanlage. Die Plazentation ist auch hier submarginal-lateral. Ebenso sind wie bei *Caltha* die Samenanlagen links-rechts angeordnet, selten stehen sie auf der gleichen Höhe. Sie sind anatrop und liegen mehr oder weniger schief. Äusserlich ist am Fruchtknoten die Ventralspalte sichtbar, an die die Ventralnaht anschliesst. Auf ihre verzahnten Zellen folgt wie im vorherigen Schnitt das Transmissionsgewebe. Im Gegensatz zu diesem ist es aber im Fruchtknoten gegen die Ovarialhöhle hin offen, woran sich noch einige papillenartige Zellen anschliessen.

An der Karpellbasis haben wir folgendes beobachtet: Wie bei der Sumpfdotterblume verschwindet zunächst die Ventralspalte, darunter auch die Ventralnaht. Der unterste Teil des *Trollius*-Karpells ist damit schlauchförmig. Ferner ist auch hier in der Übergangsregion noch eine Samenanlage inseriert (Abb. 2g-h).

Die Leitbündelversorgung ist ganz ähnlich wie bei *Caltha*. Man beobachtet einen Dorsalmedianus und zwei laterale Stränge, von denen aus die Samenanlagen versorgt werden. Dazu kommt das Transversalbündelsystem. Besonders beachtlich ist, dass auch bei *Trollius* in einem Teil der Karpelle ein Ventralmedianus gebildet wird (Abb. 2i-l), während in anderen Fruchtblättern die lateralen Stränge sich nur nähern (Abb. 2h). In der Karpellspitze zeigen geringe Differenzen zu *Caltha*: Bei *Trollius* reicht der Dorsalmedianus am weitesten hinauf, während die lateralen Stränge zurückbleiben. Eine Aufteilung dieser Leitbündel haben wir nicht beobachten können.

## II. Vergleich und Diskussion

### 1. Anzahl der Karpelle

*Trollius europaeus* hat sehr zahlreiche Karpelle, und ihre Anzahl schwankt sehr stark (nach Zählungen von A. HEYER publiziert in F. LUDWIG 1900 zwischen 13 und 50!). Dies wird von vielen Forschern als primitiv betrachtet. Auch das Verhalten von *Caltha* ist als ursprünglich zu bezeichnen, zwar ist die Karpellzahl viel kleiner, um 5 herum, aber sehr variabel. Dabei zeigt sich auch, dass die Anzahl der Fruchtblätter – und auch der weiteren Blütenblätter – von der Stellung der Blüten im Achsensystem abhängig ist, wozu man die Untersuchungen von J. H. BURKILL (1895) vergleiche.

Nicht ganz so variabel und damit nicht so abgeleitet, fanden wir die Karpellzahl bei *Aruncus* und weiteren Spiraeoideen (H. SCHAEPPI, 1954). E. RASSNER (1931) macht darauf aufmerksam, dass bei den Ranunculaceen die Zahl der Karpelle und der Samenanlagen in Beziehung stehen. Wo wenige Karpelle vorhanden sind, enthalten sie viele Samenanlagen und sind relativ gross und umgekehrt: nur wenige oder sogar nur eine Samenanlage enthalten die vielen kleinen Fruchtblätter anderer Hahnenfussgewächse. Das gilt sicher für viele Vertreter dieser Familie, aber keineswegs für alle, so z. B. für *Trollius* nicht.

### 2. Morphologische Gliederung

Die freien Karpelle – dasselbe gilt für die verwachsenblättrigen Gynoeceen – sind in Fruchtknoten, Griffel und Narbe gegliedert. Das Ovar ist mehr oder weniger bauchig erweitert. Es trägt einen schlanken Griffel, der das vielfach verbreiterte Stigma emporhebt. Bei den von uns untersuchten Arten ist diese Gliederung nur gering. *Caltha* hat spindelförmige Fruchtblätter, deren Teile ineinander übergehen. Etwas ausgeprägter ist die Differenzierung bei *Trollius*, so vor allem in Fruchtknoten und Griffel. Bei beiden Arten wird die Gliederung im Laufe und nach der Anthese prägnanter. Man vergleiche hierzu die Längsschnitte in den Abb. 1a und 2a und die Totalbilder in Abb. 3a und b.

Wir haben diese geringe äussere Differenzierung, besonders das Verhalten von *Caltha*, als primitiv zu betrachten. Etwas differenzierter ist die Gestaltung der Karpelle bei *Trollius*. Ähnliches findet man auch bei weiteren Helleboroideen, so bei *Helleborus*, *Eranthis*, *Aquilegia* usw., und auch bei manchen Ranunculoideen (Anemonoideen), während weitere Vertreter dieser Unterfamilie eine ausgeprägtere Gliederung in Narbe, Griffel und Fruchtknoten erkennen lassen.

Die Karpelle von *Caltha* und *Trollius* entwickeln sich zu Balgfrüchten. Allgemein werden diese als ursprünglich betrachtet, was auch E. RASSNER (1931) mit Nachdruck unterstreicht.

Die Fruchtblätter mancher Hahnenfussgewächse besitzen ausgeprägte Karpellstiele, besonders lange z. B. *Thalictrum*. Bei unseren Arten ist die Basis wohl verschmälert; es kommt aber nicht zur Bildung eines eigentlichen Karpellstieles. Über die Struktur der basalen Zone vgl. S. 109.

### 3. Narbe

Bei beiden Pflanzen ist die Karpellspitze ähnlich gestaltet. Die oberste Region ist schwach zweilappig, darunter ist die Karpellspreite gefaltet. In diesen Zonen finden wir die Narbenpapillen. Die Oberflächenvergrößerung des Stigmas, die bei vielen Pflanzen so stark auffällt, ist also bei *Caltha* nur bescheiden. Demgegenüber ist für *Trollius* daran zu erinnern, dass Papillen an den Karpellrändern längs des Griffels tief hinunterreichen.

### 4. Griffel

In dieser Region sind bei beiden Arten die Karpellspreiten gefaltet. Im einzelnen aber ergeben sich beachtliche Unterschiede: Bei *Caltha* wird die Rinne wenig unter der Narbe durch eine Naht verschlossen und lässt innen einen Griffelkanal offen. Ähnliches hat H. BAUM (1948b) an *Aconitum* und anderen Ranunculaceen beobachtet. Sie sieht darin sicher mit Recht ein ursprüngliches Merkmal. Demgegenüber ist die Rinne bei *Trollius* über eine grosse Strecke offen und mit Leitgewebe für die Pollenschläuche erfüllt (und mit Narbenpapillen am Karpellrand!). Erst unten ergeben sich ähnliche Bilder wie bei *Caltha*. Man könnte den Sachverhalt auch so formulieren: Bei *Trollius* ist die Pollenkörner aufnehmende Zone der Karpellspitze gegenüber dem die Pollenschläuche nur leitenden Teil stark verlängert. Zu dieser Besonderheit kommt die Differenz in der Art und Lage des Transmissionsgewebes, wozu man die Seiten 102 und 103 vergleichen möge. Gesamthaft betrachtet ist das Verhalten von *Trollius* als höher entwickelt zu bezeichnen.

Zum Thema Narbe und Griffel ist noch folgendes zu bedenken: Betrachtet man reife Früchte unserer Pflanzen, so zeigt sich, dass diese Teile noch gut erkennbar sind. Sie machen wenigstens anfänglich das Wachstum des Fruchtknotens mit und vertrocknen dann. Dieses sicher ursprüngliche Verhalten gilt für viele Ranunculaceen und ermöglicht andererseits, dass diese Organe in den Dienst der Fruchtverbreitung gestellt werden (Griffelhaken bei einigen *Ranunculus*-Arten, Federschweifflieger bei manchen *Anemone*- und *Clematis*-Species). Demgegenüber verdorren Narbe und Griffel bei vielen hochdifferenzierten Gynoeceen sehr früh und fallen ab, so dass an den reifen Früchten höchstens noch Reste zu sehen sind.

### 5. Fruchtknoten

In dieser Hinsicht sind die beiden Arten sehr ähnlich. Der Fruchtknoten ist langgestreckt. Die Karpellspreite ist grösstenteils plikat gebaut und durch eine Ventralnaht verschlossen. Die Art und Weise, wie diese Verbindung der Karpellränder zustande kommt, hat wiederum H. BAUM (1948a) studiert, wobei sie verschiedene Abstufungen beobachten konnte. Bei unseren Arten handelt es sich um eine einfache Verzahnung der aufeinander liegenden Epidermiszellen, wie H. BAUM bei *Aconitum rostratum* festgestellt hat (1948a, S. 90). Die Mittelrippe des Fruchtblattes ist verstärkt, über die Gestaltung des Randes vgl. S. 109. Als Leitgewebe für die Pollenschläuche fungiert bei beiden Spezies ein Zellpolster auf der Karpellinnenseite. Es schliesst an die Naht an und liegt den Mikropylen gegenüber.



## 6. Fruchtknotenbasis

In dieser Hinsicht stimmen beide Arten überein: Die Karpellbasis ist aszidiat. Dies zeigt sich im Verschwinden der Ventralspalte und der Ventralnaht, ebenso auch im Leitbündelverlauf, worauf zurückzukommen sein wird.

## 7. Samenanlagen und Plazentation

Die Fruchtknoten von *Caltha* und *Trollius* enthalten viele Samenanlagen. Dies ist charakteristisch für die Helleboroideen und darf als ursprüngliches Merkmal aufgefasst werden. Im Gegensatz dazu haben die davon abgeleiteten Ranunculoideen (vgl. hierzu E. JANCHEN 1949) nur eine fertile Samenanlage, wozu freilich noch rudimentäre kommen können. Auf Übergänge von den vielen zu wenigen und schliesslich zu einer Samenanlage ist in der Literatur mehrfach hingewiesen worden.

Bei den meisten Ranunculoideen steht die fertile Samenanlage an der Querzone, also in der Medianebene des Karpells. Bei den Helleboroideen hingegen stehen die vielen Samenanlagen seitlich. Beachtlich ist nun, dass die unterste Samenanlage von *Caltha* und *Trollius*, die bereits in der Übergangszone zum aszidiaten Teil des Karpells steht, gleich inseriert ist wie die einzige fertile Samenanlage von *Adonis* und *Callianthemum* (H. SCHAEPPI und K. FRANK 1962, S. 351 ff. und Abb. 12). Alle diese Beobachtungen bestätigen und präzisieren die Auffassung von W. LEINFELLNER von der U-förmigen Plazentation (1951).

Viele Forscher betrachten das Karpell als konduplikatives Blatt, an dem die Samenanlagen etwas vom Rand entfernt auf der Oberseite inseriert sind. K. SPOTTE bezeichnet dies als submarginal und fügt hinzu (1940, S. 505) «Diese Feststellung ist wichtig, weil sie die bisher zwischen der marginalen und laminalen Plazentation vorhandene Kluft überbrückt». In jüngster Zeit sind Zweifel an der Richtigkeit dieser Auffassung aufgetaucht, worüber O. ROHWEDER 1967 eingehend berichtet. Er nimmt an, dass das Blatt involutiv ist, und dass die Samenanlagen genau an den eingeschlagenen Rändern stehen. Was auf den ersten Blick als Karpellrand erscheint, ist vielmehr eine sekundäre Bildung, wie sie vielfach über den Leitbündeln der Ranunculaceen-Karpelle zu beobachten ist. Sicher sind die Argumente, die für diese Auffassung sprechen, beachtlich, doch müssen sie wohl an einem umfassenden Material aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen überprüft werden.

## 8. Nektarien

In den Blüten von *Trollius* scheiden besondere Honigblätter Nektar aus, während bei *Caltha* die Karpelle diese Funktion übernehmen. Die Flanken der Fruchtblätter unten aussen besitzen wenige durch Plasmareichtum ausgezeichnete Zellen (in Abb. 1 strichpunktiert umrissen). Mit Recht ist darauf hingewiesen worden, dass darin eine Vorstufe zur Bildung von Septalnektarien vorliegt. Stellt man sich vor, dass die sezernierenden Zonen sich ausdehnen, und dass die Karpelle mit Teilen ihrer Seitenwände in Verbindung treten würden, so erhält man Verhältnisse, wie sie bei manchen Liliaceen verwirklicht sind.

## 9. Verwachsung der Karpelle

Im Anschluss an seine Darstellung der Fruchtblätter von *Caltha* gibt O. ROHWEDER (1967) bekannt, dass sie an ihrer Basis ein wenig miteinander verwachsen seien. Unsere ebenfalls an Mikrotomschnitten gemachten Untersuchungen ergaben z. T. dasselbe, während sich in anderen Blüten keine Verbindung der Fruchtblätter erkennen liess. Die Prüfung von *Trollius europaeus* zeigte ähnliches: In den einen Schnittserien waren die Karpelle vollkommen frei, während in anderen eine ganz schwache Verwachsung festzustellen war.

So geringfügig und wechselnd diese Verwachsungen auch sein mögen, so sind sie doch – wie auch O. ROHWEDER betont – als Übergänge zu den stärker verwachsenen Gynoeceen wichtig. Ähnliche Vorstufen der Coenokarpie haben wir bei einigen Spiraeoideen beobachten können (H. SCHAEPPPI und K. FRANK 1967).

## 10. Leitbündelverlauf

In die Karpelle von *Caltha palustris* und *Trollius europaeus* treten 3 Stränge ein, ein Dorsalmedianus und 2 laterale Leitbündel, die im Fruchtblatt weit hinaufführen. Von den letztgenannten aus werden die Samenanlagen versorgt. Hinzu kommen die Transversalbündel. Das ist gesamthaft betrachtet eine ursprüngliche Innervation. Sie entspricht der Bildung von Balgfrüchten, wie K. SPROTTE (1940) ausgeführt hat (vgl. hierzu auch E. RASSNER 1931).

Wie eingehend dargelegt wurde, verschmelzen die lateralen Stränge bei beiden Arten zu einem kurzen Ventralmedianus, was auf die Peltation der Karpelle verweist. Das gilt aber nur für einen Teil der Fruchtblätter, in anderen nähern sich die seitlichen Leitbündel höchstens bis zur Berührung. Diese nicht fixierte Ausbildung, die Variabilität in der Innervation (bei *Caltha* auch an der Karpellspitze) ist als ursprünglich zu betrachten. Beachtlich ist, dass W. TROLL (1932) und H. BAUM (1953) auch von *Eranthis hiemalis* und *Cimicifuga americana* berichten, dass nur ein Teil der Fruchtblätter einen Ventralmedianus besitzt, wobei allerdings die Bündelversorgung der Karpelle anders verläuft als bei unseren Beispielen.

## 11. Allgemeine Gestaltung und Interpretation der Karpelle

Aus dem Vorstehenden geht hervor, dass die Fruchtblätter zur Hauptsache plikat sind, an ihrer Basis aber aszidiat. Anders ausgedrückt: Die Karpelle sind peltat, die Querzone wächst aber nur wenig aus. Die Ventralspalte reicht bei unseren Pflanzen innen und aussen verschieden weit hinunter (S. 104 und 106). Auch in dieser Hinsicht herrscht eine beachtliche Mannigfaltigkeit, worüber vor kurzem W. LEINFELNER (1969a) Untersuchungen angestellt hat. Der schlauchförmigen Gestaltung entspricht der Leitbündelverlauf. Wir haben damit eine Fruchtblattform vor uns, die im Bereich der apokarpen Gynoeceen weit verbreitet ist.

H. BAUM (1952) und W. LEINFELNER (1969b) sind der Auffassung, dass die peltaten Karpelle ursprünglich sind, und dass die nichtschlauchförmigen sich von ihnen ableiten. O. ROHWEDER (1967) ist demgegenüber zurückhaltend, und auch uns

scheint die Begründung noch nicht sicher. Wahrscheinlicher kommt uns vor, dass die Entwicklung der Karpellformen in den einzelnen Verwandtschaftskreisen nach verschiedenen Richtungen gegangen ist.

Je eingehender und umfassender unsere Kenntnisse der freien Karpelle werden, desto deutlicher zeigen sich auch ihre Formbeziehungen. Offensichtlich sind die Fruchtblätter einheitlich gebaut, aber nach verschiedenen Richtungen abgewandelt. Auch wenn noch vieles zu untersuchen bleibt, so hat sich doch das Bild der apokarpen Gynoeceen gerundet, und zwischen den extremen Formen erkennt man Zwischenstufen.

Um so unverständlicher erscheinen die Ansichten mancher Vertreter der «New Morphology», die verschiedenartige, zum Teil sich widersprechende Hypothesen entwickelt haben. TH. ECKARDT (1957) hat sich eingehend mit der «Phyllosporrie-Stachyosporrie-Theorie» auseinander gesetzt. Auf Grund ausführlicher morphologischer, anatomischer und histogenetischer Untersuchungen kam er zum Ergebnis, dass die Samenanlagen auch jener Pflanzen, die scheinbar auf der Blütenachse sitzen, in Wirklichkeit auf dem Karpell entspringen. Die neuen Hypothesen von R. MELVILLE, L. CROISAT und A. D. J. MEEUSE hat O. ROHWEDER (1967) diskutiert. Nach diesen Autoren entspricht das Karpell nicht einem Makrosporophyll, sondern stellt ein komplexes Gebilde aus Blatt- und Achsenteilen dar. Zur Begründung wird vor allem der Leitbündelverlauf herangezogen. Nun unterliegt es keinem Zweifel, dass die Struktur und der Verlauf der Stränge für die morphologische Interpretation von Bedeutung sein kann. Es ist aber sicher falsch – wie auch O. ROHWEDER hervorhebt – allein und ausschliesslich hierauf eine Hypothese aufbauen zu wollen. In diesem Zusammenhang ist besonders auf Arbeiten hinzuweisen, die, von Untersuchungen an unseren Pflanzen ausgehend, die neuen Theorien diskutierten. Die Studien von O. ROHWEDER (1967) sind schon erwähnt worden. Im gleichen Jahr publizierte S. C. TUCKER eine Untersuchung über den Leitbündelverlauf in der Blütenachse und in den Karpellen von *Caltha leptosepala*, die sie zu einer Ablehnung der Hypothesen von R. MELVILLE führten. Zum gleichen Ergebnis gelangte J. P. SKIPWORTH (1970) auf Arbeiten an *Helleborus niger* und *Caltha palustris* basierend.

### Zusammenfassung und Schlussbetrachtung

1. Die Untersuchung der Karpelle von *Caltha* und *Trollius* hat ergeben, dass sie einfach sind. Dies zeigt sich u. a.
  - in der Gesamtgestalt,
  - im Bau von Narbe und Fruchtknoten,
  - im postfloralen Verhalten von Narbe und Griffel,
  - in der Bildung von Balgfrüchten,
  - im Leitbündelverlauf,
  - in der Zahl der Samenanlagen.
2. Diese Einfachheit ist hier als ursprünglich, als primitiv aufzufassen. Diese Untersuchungen präzisieren und vertiefen die oft vertretene Ansicht, dass bei Ranales ursprüngliche Blütenverhältnisse vorkommen.

3. Zu den primitiven Merkmalen ist auch die Variabilität mancher Eigenschaften zu zählen. Hier ist an
  - die variable Zahl der Karpelle,
  - die Inkonstanz der Leitbündelversorgung,
  - die Differenzen in der Karpellverwachsung
 zu erinnern.
4. Von dieser ursprünglichen Gestaltung aus haben sich die Karpelle mancher Ranunculaceen weiterentwickelt, z. B. in Richtung
  - einer stärkeren gestaltlichen Differenzierung des ganzen Fruchtblattes und seiner Teile,
  - der Fruchtbildung und damit im Zusammenhang in der Innervation,
  - einer Reduktion der Zahl der Samenanlagen.
5. Dabei hat sich auch gezeigt, dass in manchen Hinsichten bereits Vorstufen zu einer solchen Weiterentwicklung sichtbar sind, so etwa
  - in der Verwachsung der Karpelle,
  - in der Bildung von Nektarien bei *Caltha*,
  - in der stärkeren Differenzierung des Fruchtblattes bei *Trollius*, z. B. in der Struktur des Griffels.
6. Wenn im Vorstehenden zusammenfassend dargelegt wurde, wie ursprünglich die Fruchtblätter von *Caltha* und *Trollius* sind, so muss man sich doch klar sein, dass diese Pflanzen daneben hoch entwickelte Merkmale besitzen. Sie zeigen – wie auch E. RASSNER (1931) betont – ein Netzwerk primitiver und differenzierter Eigenschaften, wobei im Gynoeceum unserer Pflanzen die erstgenannten dominieren.

### Literaturverzeichnis

- BAUM, H. (1948a): Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen. Österr. bot. Zschr. 95, S. 86.  
 — (1948b): Ontogenetische Beobachtungen an einkarpelligen Griffeln und Griffelenden. Österr. bot. Zschr. 95, S. 362.  
 — (1952): Über die «primitivste» Karpellform. Österr. bot. Zschr. 99, S. 632.  
 — (1953): Die Karpelle von *Eranthis hiemalis* und *Cimicifuga americana* als weitere Verbindungsglieder zwischen peltaten und epeltaten Karpellen, Österr. bot. Zschr. 100, S. 353.
- BURKILL, J. H. (1895): On some Variations in the Number of Stamens and Carpels. Journ. Linnean Soc., 31, S. 216.
- ECKARDT, TH. (1957): Vergleichende Studie über die morphologischen Beziehungen zwischen Fruchtblatt, Samenanlage und Blütenachse bei einigen Angiospermen. Neue Hefte zur Morphologie, 3. Heft.
- JANCHEN, E. (1949): Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse 108, 4. Abh.
- LEINFELLNER, W. (1951): Die U-förmige Plazenta als Plazentationstypus der Angiospermen. Österr. bot. Zschr. 98, S. 338.  
 — (1969a): Über peltate Karpelle, deren Schlauchteil aussen vom Ventralspalt unvollkommen aufgeschlitzt ist. Österr. bot. Zschr. 117, S. 276.

- (1969b): Über die Karpelle verschiedener Magnoliales VIII. Überblick über alle Familien. Österr. Bot. Zschr. 117.
- LUDWIG, F. (1900): Über Variationspolygone und Wahrscheinlichkeitskurven. Beih. bot. Centralblatt 9, S. 89.
- RASSNER, E. (1931): Primitive und abgeleitete Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen. Planta 15, S. 192.
- ROHWEDER, O. (1967): Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. Ber. Schweiz. bot. Ges. 77, S. 376.
- SCHAEPPI, H. (1954): Untersuchungen über die Anzahl der Fruchtblätter bei Spierstrauchgewächsen. Mitt. Naturw. Ges. Winterthur 27, S. 97.
- SCHAEPPI, H. und K. FRANK (1962): Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Karpellgestaltung, insbes. die Plazentation bei Anemoneen. Bot. Jb. 81, S. 337.
- (1967): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an der Blütenachse und am Gynoeceum einiger Spiraeoiden. Mitt. Naturw. Ges. Winterthur 32, S. 73.
- SKIPWORTH, J. P. (1971): Floral Anatomy of *Helleborus niger* and *Caltha palustris* and its Bearing on the Gonophyll Theory. Phytomorphology 20, S. 222.
- SPROTTE, K. (1940): Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Arch. 40, S. 463.
- TROLL, W. (1932): Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta 17, S. 153.
- TUCKER, S. C. (1967): The gynoeceal vascular supply in *Caltha*. Phytomorphology 16, S. 339.

Adresse des Verfassers: Prof. Dr. H. Schaeppi, Rychenbergstrasse 125, 8400 Winterthur 1.

