

Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum einiger Juncaceen

Von

HANSJAKOB SCHAEPPI

(Institut für allgemeine Botanik, Universität Zürich)

Einleitung und Fragestellung

Viele Juncaceen haben einen gras- oder binsenartigen Habitus. Über die letztgenannte Wuchsform hat P. PEISL (1957) eine ausführliche Studie veröffentlicht. Ein weiteres oft auftretendes Merkmal ist die spirrenförmige Infloreszenz (Anthela). Das Blütendiagramm zeigt die für viele Monokotylen charakteristischen Verhältnisse: $P\ 3+3$, $A\ 3+3$, $G\ (3)$. Dabei sind die spelzenartige Ausbildung des Perigons und die gedrehten Narbenäste wichtige Familienmerkmale.

Im Bau des Fruchtknotens unterscheiden sich die beiden artenreichsten Gattungen sehr stark. *Luzula* hat 3 Samenanlagen, die basal inseriert sind, während bei *Juncus* die vielen Samenanlagen an seitlichen, mehr oder weniger vorstehenden Plazenten angewachsen sind. Damit sind wir bei unserer Fragestellung angelangt: Wir möchten zunächst die Gestaltung des Gynoeceums mit Einschluss des Leitbündelverlaufes genau abklären und dann folgende Fragen zu lösen suchen:

1. Welche Karpellformen liegen dem Gynoeceum der Juncaceen zugrunde? Handelt es sich um eine einheitliche Gestalt, oder zeigt sich ganz Verschiedenartiges, wie die Plazentation auf den ersten Blick vermuten lässt?

2. In welcher Art sind die Karpelle verwachsen, und wie wirkt sich dies auf die Gestaltung und den Leitbündelverlauf des Gynoeceums aus?

Über den Stempel der Juncaceen liegen verschiedene Untersuchungen vor. Diese gilt es zunächst zu ergänzen. Wir werden in den vergleichenden Betrachtungen auf die Literatur zurückkommen.

Es liegt nahe, das Gynoeceum der Juncaceen mit demjenigen verwandter Monokotylen zu vergleichen. Nun ist aber ihre systematische Stellung und der phylogenetische Ort umstritten. F. BUCHENAU, dem wir zahlreiche Untersuchungen über unsere Familie verdanken, schreibt in der 1. Auflage der Natürlichen Pflanzenfamilien (1888, S. 4): «Die Juncaceen erinnern durch ihr Äusseres und die Form ihrer Vegetationsorgane zwar an die Gräser und die Cyperaceen, stehen aber andererseits durch den Bau ihrer Geschlechtsorgane den Liliaceen viel näher und erscheinen

als eine primitive Form desselben Typus.» Eine Übersicht über die anschliessenden Diskussionen dieses Problems hat F. VIERHAPPER in der 2. Auflage der *Natürlichen Pflanzenfamilien* (1930) gegeben. In neuerer Zeit sind die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Monokotylen mehrfach erörtert worden; wir werden darauf zurückzukommen haben. Vorerst sei lediglich auf die sehr eingehenden Studien von U. HAMANN (1961 und 1962) hingewiesen, der am Rande seiner Untersuchungen über Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der «Farinosae» sich auch mit den Juncaceen beschäftigt hat.

Es erhebt sich damit die Frage, ob auf Grund der Studien am Gynoeceum zur Lösung dieser Probleme beigetragen werden kann. Dabei wird man vor allem die Frage stellen: Ist das Gynoeceum unserer Familie als ursprünglich zu bezeichnen, von dem aus eine Weiterentwicklung denkbar wäre, oder ist der Stempel der Binsengewächse bereits hoch differenziert, ja schon spezialisiert? Hier hätte man in erster Linie an einen Zusammenhang mit der Windbestäubung zu denken. Beide Möglichkeiten sind schon diskutiert worden.

Herrn Prof. Dr. H. WANNER danke ich bestens für die freundliche Überlassung der Hilfsmittel des Institutes. Für die Mikrophotographien bin ich Herrn Dr. W. EGGER dankbar.

I. Untersuchungsergebnisse

A. *Juncus*

Wir stellen zunächst das Gynoeceum von *Juncus tenuis* WILLD. (zarte Binse) dar. Auf dem ovalen Fruchtknoten sitzt ein ganz kurzer Griffel, der die drei Narbenäste trägt. In der Narbenregion sind die Fruchtblätter frei. Die Karpellspreite ist in diesem Abschnitt fast ganz ausgebreitet und ihre Oberseite bildet eine flache Rinne. Die seitlichen Partien tragen viele lange Papillen. Da die Narbenäste gedreht sind, stehen sie nach allen Seiten ab und bilden eine grosse Auffangfläche für die Pollenkörner.

Darunter schliessen die Narbenäste zu dem kurzen Griffel zusammen. Er ist im Querschnitt rundlich mit 3 schwachen Einschnitten in den Medianebenen der Karpelle (Abb. 1a). Im Inneren verläuft ein Griffelkanal. Der Stylus hat also eine parakarpe Struktur. Immerhin zeigt sich eine der Karpellzahl entsprechende Dreiteilung. In Fortsetzung der Narbenpapillen findet man im Griffelkanal kleine, plasmareiche Zellen. Das ist das Leitgewebe für die Pollenschläuche (in Abb. 1a durch eine punktierte Linie abgegrenzt).

Die Abb. 1b ist ein Schnitt durch den obersten Teil des Fruchtknotens. Die miteinander verwachsenen Seitenwände der Karpelle stossen stark nach innen vor und berühren sich fast. Etwas tiefer im Fruchtknoten (Abb. 1c) treten diese Teile zurück und ihre innersten Abschnitte verdicken sich immer mehr zu den Plazenten. Die Ränder der Karpelle sind also stark erweitert und tragen die vielen Samenanlagen. An einem Fruchtblattrand stehen oft 2 nebeneinander. Im dicksten Teil des Fruchtknotens können es noch mehr Samenanlagen sein, die fast oder fast ganz

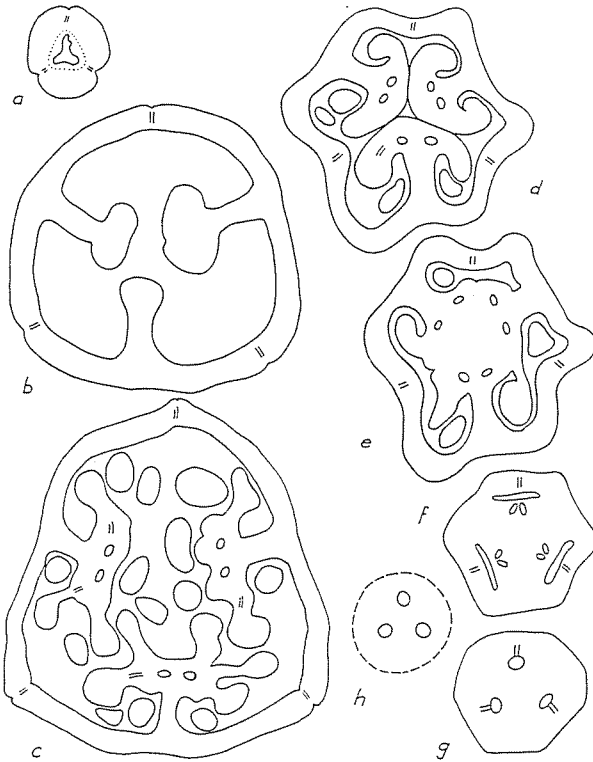


Abb. 1. *Juncus tenuis*, Querschnitte durch das Gynoeceum. Von den Leitbündeln ist der Umriss gezeichnet; schief getroffene Stränge sind durch 2 parallele Striche angedeutet. Vergr. 60-fach.

auf der gleichen Höhe inseriert sind. Die Oberfläche der Plazenten zwischen den Funiculi wird von papillösen Zellen gebildet für die Leitung der Pollenschläuche.

Der Fruchtknoten hat im Querschnitt die Gestalt eines sphärischen Dreiecks. Die Einschnitte über den medianen Leitbündeln ziehen bis tief hinunter. An manchen Stellen stehen ihnen auch solche von der Innenseite her gegenüber, so dass die Fruchtknotenwand an diesen Stellen schon sehr dünn ist. Sie wird sich hier bei der Reife der Frucht öffnen. Diese ist also eine loculicide Kapsel.

Zur Hauptsache umschliesst der Fruchtknoten von *Juncus tenuis* einen grossen Raum, er ist daher als parakarp zu bezeichnen. Im unteren Teil nimmt der Fruchtknoten eine sechseckige Gestalt an, und die Plazenten stossen bis zur Berührung vor. Zunächst bleibt in der Mitte noch ein Kanal frei (Abb. 1d). Nur wenig tiefer verschwindet auch dieser, und wir sind in der synkarpem Zone (Abb. 1e). Dieser Abschnitt enthält nur noch wenige Samenanlagen (Näheres siehe unten). Noch tiefer sind die Fruchtknotenfächer nur mehr schmale Spalten (Abb. 1f), die schliesslich ganz verschwinden.

Der Stempel dieser Art wird von einem kurzen Gynophor getragen (Abb. 1g).

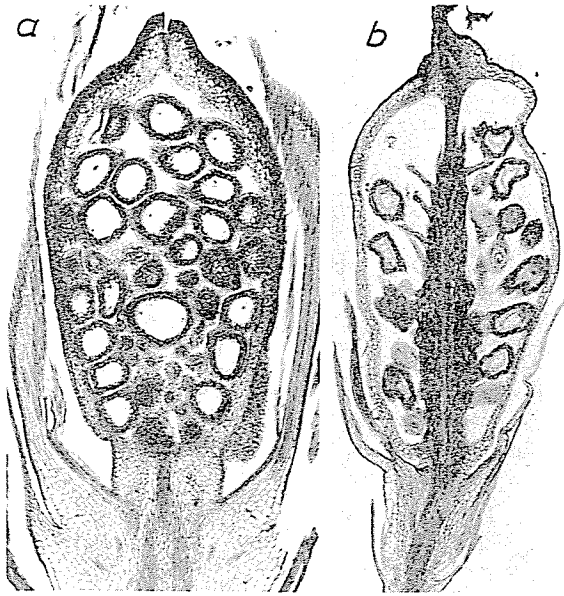


Abb. 2. Transversale Längsschnitte durch den Fruchtknoten von a) *Juncus tenuis* und b) *Juncus effusus*. Erklärungen im Text. Vergr. a) 60-, b) 48-fach.

Es ist auch im Längsschnitt der Abb. 2a gut sichtbar, der zugleich die grosse Zahl der Samenanlagen zeigt.

Nun zu den Leitbündeln! Hier ist zunächst folgendes zu bemerken: Während ihr Verlauf fast überall gut zu beobachten ist, haben wir ihre Struktur nur an wenigen Orten eindeutig feststellen können. Die Untersuchung wird teilweise durch gerbstoffhaltige Zellen gestört. – In das Gynoeceum treten 3 Leitbündel ein, also nur ein Strang pro Karpell! Im Gynophor spaltet sich dieses Leitbündel in 2 Stränge, der eine wird zum Dorsalmedianus, der durch das ganze Karpell bis in die Narbenlappen hinaufzieht (Abb. 1g und vorangehende). Dieses Leitbündel ist nur schwach; das erklärt sich einerseits aus der verhältnismässig geringen Funktion (das Karpell ist nur klein) und andererseits aus der Fruchtbildung. Die reife Kapsel springt ja in den Medianebenen der Fruchtblätter auf. – Wir kehren zur Basis zurück: Der nach der Abzweigung des Dorsalmedianus verbleibende Strang muss als Ventralmedianus bezeichnet werden. Das spricht für die peltate Struktur der Karpellbasis. Dieses ventralmediane Bündel ist aber nur sehr kurz und spaltet sich in 2 laterale Stränge, die im Fruchtknoten nach oben ziehen (Abb. 1f und vorangehende). Von ihnen aus werden auch die Samenanlagen versorgt. – Die eben geschilderten Verhältnisse sind nach unseren Beobachtungen die Regel. Selten konnten wir feststellen, dass die benachbarten Stränge in den Plazenten sich bis zur Berührung näherten, ja in einem kurzen Stück zu einem Bündel verschmolzen. In diesem Fall liegen Zwischenbündel vor.

Als 2. Art haben wir *Juncus effusus* L., die Flatterbinse, untersucht. Beide Spezies

stimmen im Bau des Gynoeceums weitgehend, aber nicht vollständig überein. Im Fruchtknoten haben wir folgende Differenzen beobachtet: Wie die Abb. 3a zeigt, reichen hier die verwachsenen Seitenwände der Karpelle mit den Plazenten viel weiter ins Innere vor, ja sogar bis zur Berührung. So ergeben sich bei *Juncus effusus* im ganzen Fruchtknoten Querschnittsbilder, die bei *Juncus tenuis* erst gegen die Basis zu auftreten.

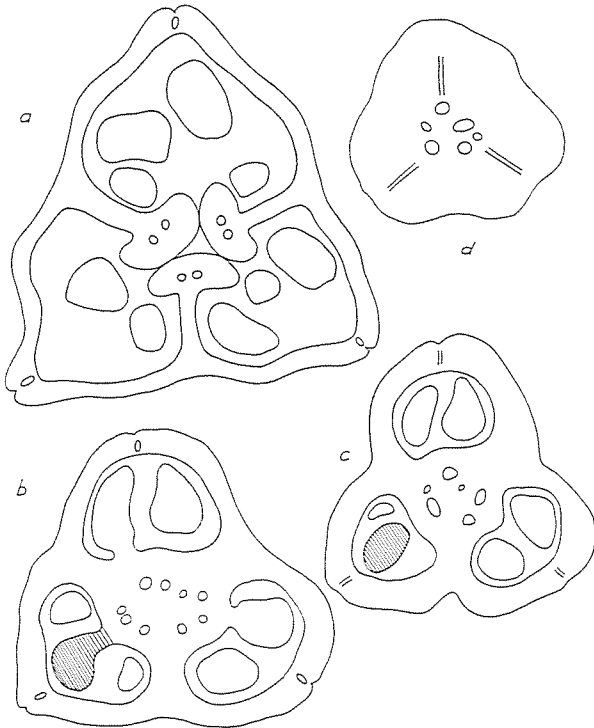


Abb. 3. *Juncus effusus*. Schematische Querschnitte durch den Fruchtknoten. Näheres im Text. Leitbündel wie in Abb. 1. Vergr. 60-fach.

Die Anzahl der Samenanlagen ist bei *Juncus effusus* ein wenig kleiner als bei der vorhin beschriebenen Art. Dies zeigt sich auch in dem transversalen Längsschnitt durch den Fruchtknoten (Abb. 2b). An Hand dieser Art ist auf die Plazentation zurückzukommen. Wir haben bei *Juncus tenuis* ähnliches festgestellt, doch ist hier die Besonderheit deutlicher. Im unteren Teil des Fruchtknotens steht an jedem Karpellrand eine Samenanlage. Da die Plazenten tief nach innen vorstossen, ist die Stellung der Samenanlagen als zentralwinkelständig zu bezeichnen, resp. auf das einzelne Karpell bezogen als marginal-lateral. Nun findet man aber in einzelnen Fruchtblättern zusätzlich noch eine weitere Samenanlage, die fast oder genau in der Medianebene des Karpells inseriert ist. Sie steht an der Querzone des Fruchtblattes. In der Abb. 3b und c haben wir diese Samenanlage durch Schraffur hervorgehoben. Auf die Bedeutung dieser Beobachtung wird zurückzukommen sein (S. 233).

Abweichungen treten auch im Leitbündelverlauf ein. Während bei der erstuntersuchten Art in jedes Karpell ein Strang eintritt, sind es bei *Juncus effusus* mehrere. Ihre Gesamtzahl ist nicht immer gleich, oft um 6 herum. Auch ihre Stärke ist verschieden, und schliesslich verhalten sich nicht alle Karpelle gleich. Das in der Abb. 3 nach oben gerichtete Fruchtblatt hat die gleiche Leitbündelversorgung wie *Juncus tenuis*. Demgegenüber zeigen die beiden anderen Karpelle ein anderes und unter sich verschiedenes Verhalten. Über der Abzweigung des Dorsalmedianus lagern sich die verbleibenden Leitbündel in verschiedener Art um (Abb. 3 d und vorangehende) mit dem Ergebnis, dass im mittleren Teil des Fruchtknotens die gleichen Verhältnisse vorliegen wie bei *Juncus tenuis* (Abb. 3 a).

B. *Luzula*

Auch aus dieser Gattung haben wir 2 Arten geprüft. Wir wenden uns zunächst *Luzula silvatica* (HUDSON) GAUDIN, der Waldsimse, zu. – Die Narbe besteht wiederum aus 3 langen und gedrehten Ästen. Die Papillen stehen seitlich und auf der Oberseite. – Der Griffel von *Luzula silvatica* ist viel länger als bei den *Juncus*-Arten, im Prinzip aber gleich gebaut (Abb. 4 a). Wir erkennen im Inneren den Griffelkanal mit dem Leitgewebe für die Pollenschläuche. In der Abb. 4 b ist die Übergangsregion vom Griffel zum Fruchtknoten dargestellt. Der Griffelkanal weitet sich allmählich zur Fruchtknotenhöhle aus.

Wir kommen zum Fruchtknoten. Er ist im Querschnitt dreieckig, wobei die Kanten abgerundet und die Flächen etwas eingebuchtet sind. In den Kanten beobachtet man Einschnitte von aussen wie von innen her. Hier wird die Wand bei der Reife aufspringen. Im Inneren befindet sich ein Raum, der Fruchtknoten ist also

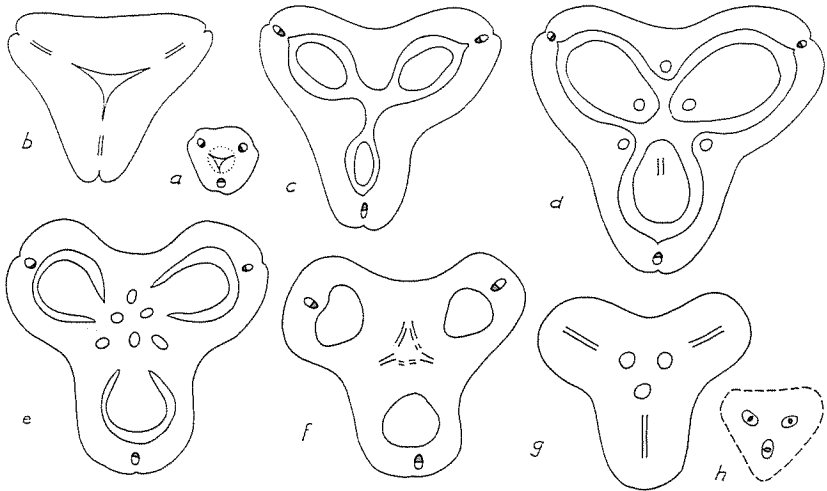


Abb. 4. *Luzula silvatica*. Schematische Querschnitte durch das Gynoeceum. Leitbündel wie in Abb. 1. Weiteres im Text. Vergr. 60-fach.

parakarp. Immerhin ragen die verwachsenen Seitenwände der Karpelle ziemlich weit nach innen vor (Abb. 4c und d). In diesen Schnitten sind auch die Samenanlagen getroffen.

Nun zur Fruchtknotenbasis! In dieser Region stossen die verwachsenen Seitenränder der Karpelle und die Funiculi im Zentrum zusammen (Abb. 4e). In seinem untersten Teil ist also das Ovar dreifächerig und als synkarp zu bezeichnen. – Jedes Fach enthält nur eine einzige Samenanlage. Sie ist unten im Fruchtknoten in der Medianebene des Karpells an dessen Querzone inseriert. Das Fruchtblatt ist, wie auch aus dem Leitbündelverlauf hervorgeht, peltat. Mit der folgenden Abb. 4f sind wir am Grunde der synkarpen Zone. Schliesslich verschwinden auch die Fruchtknotenfächer (Abb. 4g).

Die Untersuchung des Leitbündelverlaufes ergab folgendes: In das Gynoeceum treten 3 Stränge ein. Sie liegen in den Medianebenen der Fruchtblätter. Tief unten in

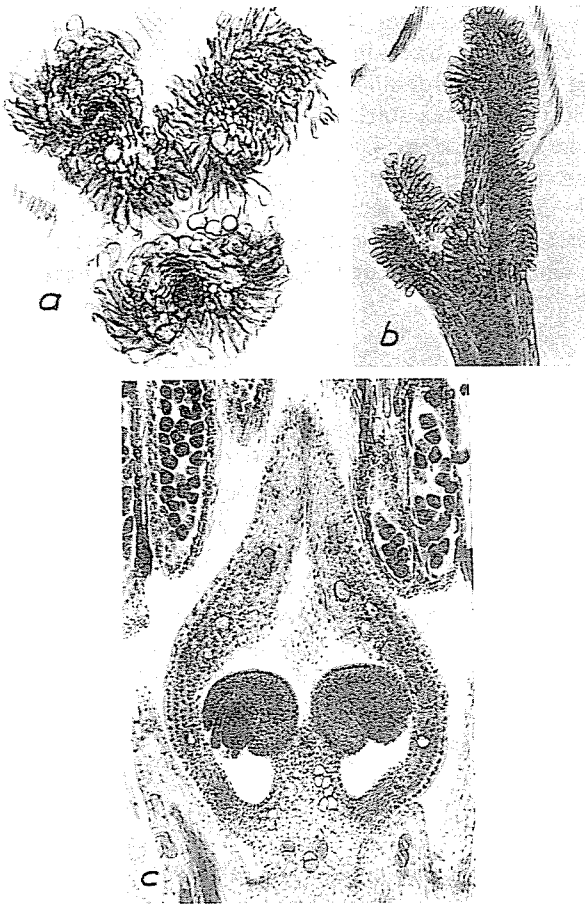


Abb. 5. *Luzula nivea*, a) Querschnitt, b) Längsschnitt durch die Narbe, c) transversaler Längsschnitt durch den Fruchtknoten. Erläuterungen im Text. Vergr. a) 190-, b) 95- und c) 110-fach.

der Blütenachse sind die Bündel geschlossen kollateral mit dem Xylem zur Achsenmitte zu, also die üblichen Verhältnisse. Gegen die Basis des Gynoeceums zu scheint das Xylem in der Mitte des Stranges zu liegen (Abb. 4h). Dies und der weitere Verlauf lässt auf ein zusammengesetztes Bündel schliessen, wie sie bei freien peltaten Karpellen ab und zu auftreten. Schon in der Basis des Stempels teilt sich jedes Bündel in ein dorsalmedianes und ein ventralmedianes auf (Abb. 4g). Das erstgenannte führt durch den ganzen Stempel hinauf bis zur Narbe. In ihm sind Xylem und Phloem gut sichtbar. Im Gegensatz dazu ist der Ventralmedianus nur sehr kurz. Nun kommt es zu einer Aufteilung und Neugruppierung der leitenden Elemente (Abb. 4f) mit dem Ergebnis, dass 6 Leitbündel sichtbar werden (Abb. 4e). Drei führen in den Medianebenen in die Samenanlagen hinein. Die drei weiteren ziehen in den verwachsenen Seitenwänden der Karpelle nach oben. Sie sind als Zwischenbündel zu bezeichnen und laufen im oberen Ovar aus.

Die Untersuchung von *Luzula nivea* (L.) DC, der Schneehainsimse, ergab die gleichen Verhältnisse. An Hand der Mikrophotographien in der Abb. 5 sei noch auf folgendes hingewiesen. Der Querschnitt durch die Narbenlappen zeigt, dass die Papillen sehr lang sind und vor allem seitlich stehen. Die Karpelloberseite ist als Rinne sichtbar, die von kleinen stark gefärbten Zellen gebildet wird. Hier wachsen die Pollenschläuche nach unten. Die Fruchtblattaussen-(-unter-)seite besteht aus kleinen vakuolisierten Zellen. Diese Abb. 5a, aber auch der Narbenlängsschnitt in Abb. 5b lassen die Grösse der pollenaufnehmenden Oberfläche, die für die Anemophilie so wichtig ist, erkennen. Schliesslich gibt der transversale Längsschnitt durch den Fruchtknoten ein Bild der anatropen Samenanlagen und ihrer Stellung (Abb. 5c).

II. Diskussion der Beobachtungen

Das Gynoeceum der Juncaceen besteht aus einem apokarpen, einem parakarpen und einem synkarpen Abschnitt. Die freien Karpellspitzen fungieren als Narben. Die Fruchtblattspreite ist mehr oder weniger ausgebreitet. Die Mitte ihrer Oberseite erscheint als Rinne, die von kleinen Zellen gebildet wird und in das Transmissionsgewebe überleitet. An die Rinne schliesst die Zone der Papillen an. Diese sind beachtlich gross und lang. Man vergleiche hierzu nochmals die Mikrophotographien in Abb. 5. Durch die Drehung der Narbenlappen kommt eine nach allen Seiten gerichtete, grosse Aufnahmefläche für die Pollenkörner zustande, was bei anderen Pflanzen mit Windbestäubung durch Verzweigung der Narbe erreicht wird (z. B. *Sanguisorba minor*). Über die recht mannigfachen Bestäubungsverhältnisse hat F. BUCHENAU (1892) eingehende Beobachtungen angestellt.

Der Griffel der Juncaceen ist einheitlich und parakarp, doch ist die Zahl der Karpelle an den äusseren Einschnitten und an der Struktur des Griffelkanals zu erkennen. Letzterer ist vom Leitgewebe für die Pollenschläuche ausgekleidet, aber nicht ganz ausgefüllt. Bei den von uns untersuchten *Juncus*-Arten ist der Griffel kurz, bei den *Luzula*-Spezies wird er beträchtlich länger.

Von aussen gesehen ist der Fruchtknoten rundlich bis oval, im Querschnitt kreisförmig bis dreieckig, wobei die Kanten abgerundet und die Flächen aufgewölbt oder

eingebuchtet sind. Wie schon im Griffel beobachtet man auch im Ovar in den Medianebenen der Karpelle Einschnitte von aussen, z. T. auch von innen. Die Wand ist also an diesen Stellen sehr dünn und für die Öffnung der Frucht vorbereitet.

Der Fruchtknoten vieler Juncaceen ist parakarp (z. B. *Juncus tenuis* und die *Luzula*-Arten). In der Gattung *Juncus* kommen alle Abstufungen von vollkommen einfächerigen und ungegliederten Ovarialhöhlen bis zu gefächerten Formen vor, bei denen die Seitenwände mit den Plazenten mehr oder weniger weit vorspringen, ja sich sogar berühren (*Juncus effusus*). Eine Übersicht über diese Verhältnisse bei den in Deutschland vorkommenden Arten hat F. BUCHENAU (1877) publiziert und mit Recht darauf hingewiesen, dass sich noch allerlei Unterschiede zeigen, je nach der Höhe des Schnittes und dem Alter des Fruchtknotens. Bei einigen weiteren Arten konnte F. BUCHENAU (1892 Anhang) nachweisen, dass die Plazenten im Zentrum vollkommen verwachsen. Diesen Erörterungen entsprechend sind die Karpelle meistens mehr oder weniger offen. Die Plazentation von *Juncus* zeigt demnach alle Übergänge von parietal bis zu zentralwinkelständig.

Gegen die Basis zu verschmälert sich der Fruchtknoten ein wenig, und im Inneren beobachtet man eine vollkommene Fächerung, d. h. wir sind nun im synkarpen Abschnitt. Die Karpelle sind in diesem vollständig geschlossen und zwar peltat, wie aus dem Leitbündelverlauf hervorgeht. Damit ordnet sich das Gynoeceum in Juncaceen in das bekannte Bauplanschema ein, das zuerst von W. TROLL (1928) entworfen und von W. LEINFELLNER (1950) weiterentwickelt worden ist. – Es stellt sich noch die Frage, ob in der synkarpen Zone auch die Blütenachse beteiligt ist, in dem die Achsenspitze mit den Karpellbasen verwachsen ist. Im Gegensatz zu anderen Familien haben wir keine hierfür sprechende Erscheinungen feststellen können.

Die Fruchtknoten der *Juncus*-Arten enthalten mehr oder weniger viele Samenanlagen, diejenigen der *Luzula*-Spezies drei. Nun zu ihrer Stellung: In bezug auf das ganze Ovar müssen wir die Plazentation bei *Juncus* als parietal bzw. zentralwinkelständig bezeichnen, doch sind alle Abstufungen zu beobachten, wozu man nochmals die Figuren von F. BUCHENAU (1877) vergleichen möge. Im untersten, dem synkarpen Abschnitt des Fruchtknotens ist die Plazentation durchwegs zentralwinkelständig. Demgegenüber ist die Insertion der Samenanlagen bei *Luzula* als basal zu benennen.

Betrachten wir die Stellung der Samenanlagen zum einzelnen Karpell! Bei *Juncus* gehen sie aus den seitlichen Fruchtblatträndern hervor, stehen also marginal-lateral. Auch bei *Luzula* sind sie am Karpellrand jedoch an der Querzone in der Medianebene des Blattes inseriert. Dass auch bei dieser Gattung die Samenanlagen tatsächlich aus Karpellgewebe und nicht etwa aus der Blütenachse hervorgehen, hat schon F. BUCHENAU (1892) unter Hinweis auf Untersuchungen von CELAKOVSKY hervorgehoben. – Näherhin sind noch folgende Erscheinungen zu diskutieren. In einigen Karpellen von *Juncus* beobachteten wir in der Basis des Fruchtknotens eine Samenanlage in medianer Stellung. Wir haben diese in der Abb. 3b u. c durch Schraffur hervorgehoben. Diese Samenanlage ist also gleich inseriert wie diejenige von *Luzula*. Die beiden Gattungen weisen somit keinen grundlegenden Unterschied in der Plazentation auf. – Überblickt man diese Verhältnisse in ihrer Gesamtheit, so sieht man, dass auch bei Juncaceen eine U-förmige Plazenta vorliegt, wie sie

W. LEINFELLNER (1951) als typisch für die Angiospermen beschrieben hat. Während nun bei *Juncus* vor allem die Schenkel des U fertil sind, trägt bei *Luzula* nur das Mittelstück der Biegung eine Samenanlage.

Über den Leitbündelverlauf ist folgendes festzuhalten (wir sehen zunächst von *Juncus effusus* ab): In das Gynoeceum treten drei Leitbündel ein, also eines pro Karpell. Der Strang teilt sich schon in der Basis in ein dorsalmedianes und ein ventralmedianes Bündel auf. Das erstgenannte führt bis in die Narbe hinauf. Der Ventralmedianus ist hingegen nur kurz. Er teilt sich bei *Juncus* in die beiden lateralen Stränge auf, von denen aus die vielen Samenanlagen versorgt werden. Bei *Luzula* hingegen gehen durch Umlagerung aus den Ventralmediani die Stränge der Samenanlagen und die Zwischenbündel hervor. – Das Auftreten eines ventralmedianen Leitbündels zeigt die Peltation der Fruchtblätter. Zwischenbündel kommen in congenital verwachsenen Organen vor. Eigenartig bleibt, dass das Karpell nur von einem Strang versorgt wird. Doch ist darauf hinzuweisen, dass dieser zusammengesetzt ist, wie die Spaltung in Dorsal- und Ventralmedianus zeigt. Hier ist an die komplexen Leitbündel zu erinnern, die in den Stielen mancher freier Fruchtblätter, z. B. der Ranunculaceen, vorkommen. – Gesamthaft betrachtet liegt bei den Juncaceen ein sehr einfacher, aber keineswegs primitiver Leitbündelverlauf vor. – *Juncus effusus* zeigt in der Basis etwas andere Verhältnisse, in dem mehrere Leitbündel in wechselnder Zahl und Stärke in das Gynoeceum eintreten. Wie ist nun dies zu interpretieren? Sehr viele Karpelle – freie und verwachsene – werden von drei Leitbündeln versorgt. Was wir bei *Juncus effusus* beobachtet haben, ist als Übergang zu einer vereinfachten Innervation, wie sie *Juncus tenuis* zeigt, zu betrachten. Sicher würde die Untersuchung anderer Arten, vor allem solcher mit grösseren Stempeln mit reicherer Versorgung, weitere Anhaltspunkte in dieser Richtung liefern.

III. Vergleich mit verwandten Familien

Bevor wir darauf eintreten, ist noch einmal kurz auf die Beziehungen *Juncus-Luzula* zurückzukommen. Auf den ersten Blick sind ja die Unterschiede in der Gestalt des Fruchtknotens und in der Plazentation recht gross. Hierauf hat auch W. BRENNER (1922) hingewiesen. Wie wir indessen in dieser Arbeit zeigen konnten, stimmen die beiden Gattungen im Bau der Karpelle und in der Stellung der Samenanlagen grundsätzlich überein (vgl. S. 233).

Bereits in der Einleitung ist darauf hingewiesen worden, dass die verwandtschaftlichen Beziehungen der Juncaceen umstritten sind. Wir erwähnen folgende Auffassungen:

Die Juncaceen stehen an der Basis der Reihe der Liliifloren. Sie haben enge Beziehungen zu den einfachsten Liliaceen. So etwa F. BUCHENAU (1888, vergleiche dazu das Zitat auf S. 225), A. ENGLER in der 9. und 10. Auflage des Syllabus (1924) und K. KRAUSE (1930, S. 238). – R. VON WETTSTEIN (1935), F. VIERHAPPER (1930) und K. SUESSENGUTH in G. HEGI (1939) heben ebenfalls die Verwandtschaft mit den Liliaceen hervor, nehmen aber an, dass die Juncaceen reduzierte Liliifloren sind, worauf vor allem die Windbestäubung und Autogamie hindeuten. Auch A. TAKHTA-

JAN (1959) denkt an eine Ableitung von den Liliales. Er vereinigt die Juncaceen mit den Thurniaceen zur Ordnung der Juncales. Davon leitet er, ähnlich wie viele andere Forscher, die Cyperales (mit der einzigen Familie Cyperaceae) ab und vereinigt beide Taxa zur Überordnung Junciflorae. Ähnliches lesen wir bei A. CRONQUIST (1968). Er vertritt die Ansicht, dass die Juncaceen sich nicht von den Liliaceen, sondern von den von ihm konzipierten Commelinidae ableiten. Hiefür sind ihm hauptsächlich anatomische Gründe ausschlaggebend. Seiner Ansicht nach leiten sich neben den Cyperaceen auch die Gramineen von den Juncaceen ab, während vielfach angenommen wird, dass die echten und die Sauergräser direkt nichts miteinander zu tun haben, und ihre Ähnlichkeit auf Konvergenz beruht. Ebenso vereinigt U. HAMANN unsere Familie mit den Thurniaceen zur Reihe Juncales (1961 und 1962, vgl. ferner die 12. Auflage des Syllabus 1964). Auf Grund seiner umfangreichen Untersuchungen an den «Farinosae» weist er auf die mannigfachen Übereinstimmungen der Juncaceen mit den Liliaceen und Cyperaceen hin. Etwas weniger ausgeprägt sind die Ähnlichkeiten mit den Bromeliaceen und Commelinaceen.

Was können nun unsere Untersuchungen, die ja auf das Gynoeceum beschränkt sind, zur Lösung dieser Probleme beitragen? Entscheidend ist offenbar die Frage: Ist der Stempel der Juncaceen als einfach und ursprünglich anzusehen, oder ist er als differenziert, ja schon spezialisiert zu betrachten? Um dies besser überblicken zu können, seien die Stempel einiger Liliaceen zum Vergleich herangezogen.

Zunächst zur Karpellzahl: Eine Prüfung von 500 Blüten (je 10 aus 50 Infloreszenzen) von *Luzula nemorosa* ergab durchwegs 3 Karpelle. Von 100 Blüten von *Luzula silvatica* hatte eine einzige nur 2 Karpelle, also nur ganz geringe Abweichungen. Demgegenüber zeigt *Tofieldia calyculata* sehr häufig Blüten mit abweichenden Zahlenverhältnissen (vergleiche hierzu H. SCHAEPPi 1958 und W. LEINFELLNER 1962a-c). Auf eine eigenartige Bildungsabweichung bei *Juncus compressus* hat W. BRENNER (1922, S. 15) hingewiesen, nämlich «ein inneres, aus einem überzähligen Blattkreis gebildetes Pistill».

Betrachten wir nun die äussere Gestalt. Das Gynoeceum der Juncaceen ist scharf in Narbe, Griffel und Fruchtknoten gegliedert. Das gilt auch für die grosse Mehrzahl der Liliaceen, nicht aber für *Tofieldia calyculata*. Hier sind die Karpelle mehr oder weniger spindelförmig und weisen eine geringe Gliederung auf. Ähnlich gebaute Fruchtblätter hat *Caltha palustris*, was wir als ein ursprüngliches Verhalten gedeutet haben (1972).

Die Verwachsung der Fruchtblätter ist bei *Tofieldia postgenital* und erstreckt sich nur auf Teile des Fruchtknotens und der Griffelbasis (ABBAS EL-HAMIDI 1952). Demgegenüber sind die Karpelle der Juncaceen und vieler Liliaceen congenital im Fruchtknoten und Griffel verbunden. Damit hängt auch das Auftreten von Zwischenbündeln bei manchen dieser Pflanzen zusammen.

Die Verhältnisse im Fruchtknoten veranschaulicht die Abb. 6. Die Verwachsung der Karpelle erlaubt die Öffnung des einzelnen Fruchtblattes. Das trifft für *Tofieldia* (Abb. 6a) nur in ganz geringem Mass zu, während bei *Juncus* (Abb. 6b und S. 233) alle Abstufungen vorkommen und *Luzula* offene Karpelle hat. Die meisten Liliaceen (Abb. 6c) haben einen gefächerten Fruchtknoten. Hier sind also die Fruchtblätter geschlossen.

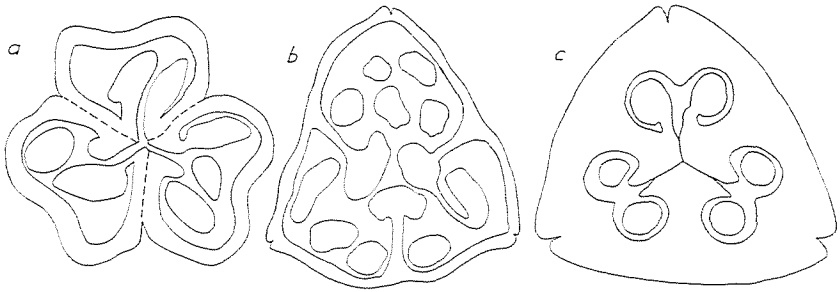


Abb. 6. Querschnitte durch den Fruchtknoten von a) *Tofieldia calyculata*, b) *Juncus effusus* und c) *Tulipa spec.* Erläuterungen im Text. Vergr. a) 60-, b) 30- und c) 7-fach.

Die kongenitale Verwachsung der Karpelle führt bei vielen Liliaceen und den Juncaceen zur Bildung eines parakarpn Griffels, während bei *Tofieldia* die Fruchtblätter im Griffelbereich z. T. frei sind.

In der Vielzahl der Samenanlagen und in ihrer Stellung stimmt *Juncus* mit *Tofieldia* und der Mehrzahl der Liliaceen überein. Doch findet man das Verhalten von *Luzula* mit 3 basalen Samenanlagen auch bei einzelnen Liliengewächsen, so z. B. bei *Aphyllanthes*.

In das Karpell von *Tofieldia* treten 3 Leitbündel ein, was auch für viele andere Liliaceen gilt. Dies ist als ursprünglich zu bezeichnen, finden wir es doch auch bei zahlreichen freien Karpellen. Im Gegensatz dazu werden die Fruchtblätter vieler – wenn auch nicht aller – Juncaceen von einem, allerdings komplexen Strang versorgt. Dies muss wohl als abgeleitetes Verhalten aufgefasst werden.

Hinsichtlich Fruchtbildung ist zunächst darauf hinzuweisen, dass viele dieser Pflanzen Öffnungsfrüchte haben. Näherhin zeigen sich folgende Unterschiede: Viele Liliaceen und die Juncaceen haben loculizide Kapseln, während die wenig verwachsenen Karpelle von *Tofieldia* mehr oder weniger verbundene Balgfrüchte hervorbringen. – Dabei ist noch folgendes zu ergänzen: Während der Fruchtentwicklung vertrocknen Narbe und Griffel bei den Juncaceen und vielen Liliaceen, während bei *Tofieldia* – ähnlich wie bei *Caltha* – das ganze Fruchtblatt zunächst etwas weiterwächst und dann erst verdorrt. Die gestaltliche Veränderung bei der Frucht reife ist also bei *Tofieldia* im Gegensatz zu den anderen Gattungen gering.

Überblickt man die im vorstehenden gemachten Feststellungen, so zeigt sich ganz klar, dass das Gynoeceum der Juncaceen hochentwickelt ist. Es umfasst mehrere abgeleitete Merkmale in morphologischer, anatomischer und ökologischer Hinsicht. Der Stempel von *Juncus* und *Luzula* lässt sich sehr gut mit dem Gynoeceum mancher Liliaceen vergleichen, die ebenfalls differenziert sind, so z. B. aus der Unterfamilie Lilioideen. Nimmt man die eigenartige Narbenbildung der Binsengewächse hinzu, so kann man sagen, dass sich ihr Gynoeceum von hochentwickelten Formen abgeleitet und sich im Hinblick auf die Anemogamie spezialisiert hat. – Demgegenüber ist der Stempel von *Tofieldia* als ursprünglich zu bezeichnen. Er zeigt mehrere einfache Merkmale. Unverkennbar ist seine Ähnlichkeit mit dem Stempel mancher Ranunculaceen. Die angenommene Beziehung von *Tofieldia* zu den Juncaceen hält, wenigstens

was das Gynoeceum betrifft, einer genaueren Prüfung nicht stand. – Was schliesslich die Verwandtschaft der Juncaceen und Cyperaceen betrifft, so erheben sich noch viele Fragen. Einer gesicherten Theorie stehen noch manche Schwierigkeiten in der Interpretation der Infloreszenzen und Blüten der Sauergräser entgegen (W. SCHULTZEMOTEL 1959 und L. E. MORA 1960).

Zusammenfassung

Die morphologische und anatomische Untersuchung des Gynoeceums einiger Juncaceen ergab:

1. Die Prüfung der Karpellzahl zeigte, von einer einzigen Ausnahme abgesehen, durchwegs 3.

2. Die Fruchtblätter der Juncaceen sind einheitlich gestaltet, an ihrer Basis peltat, grösstenteils aber plikat gebaut und mehr oder weniger offen.

3. Die Karpelle sind kongenital verwachsen. Dies zeigt sich bei *Luzula* auch in der Bildung von Zwischenbündeln.

4. Das Gynoeceum weist die charakteristische Gliederung in apo-, para- und synkarper Zone auf. In der Narbenregion sind die Karpelle frei. Die Basis des Fruchtknotens ist gefächert. Am längsten ist der parakarpe Abschnitt mit Griffel und dem Hauptteil des Fruchtknotens.

5. Die äussere Gliederung des Stempels in Narbe, Griffel und Fruchtknoten ist sehr ausgeprägt.

6. Einschnitte in der Medianebene der Fruchtknotenwand von aussen und z. T. auch von innen bereiten die Öffnung der lokuliciden Kapsel vor.

7. Die vielen Samenanlagen von *Juncus* stehen marginal-lateral, die 3 von *Luzula* basal-median. Das ist kein grundlegender Gegensatz, da auch bei *Juncus* Samenanlagen nachgewiesen werden können, die wie bei *Luzula* stehen. Das heisst: auch bei den Juncaceen liegt eine U-förmige, den Karpellrand begleitende Plazenta vor.

8. In drei von 4 untersuchten Arten tritt nur ein, allerdings komplexes Leitbündel in das Karpell ein. – Bei *Juncus* spaltet sich dieser Strang in einen langen Dorsalmedianus und einen sehr kurzen Ventralmedianus, der sich in 2 laterale Stränge teilt, von denen aus die Samenanlagen versorgt werden. – Auch bei *Luzula* liegt ein langer Dorsalmedianus vor; aus dem Ventralmedianus entstehen durch Umlagerung die Stränge der Samenanlagen und die Zwischenbündel.

9. Insgesamt ist das Gynoeceum der Juncaceen als hochentwickelt und im Hinblick auf die Anemogamie (Narbe) spezialisiert zu betrachten. Es lässt sich gut mit demjenigen stark differenzierter Liliaceen, nicht aber mit den primitiven Formen vom Typus *Tofieldia* vergleichen.

Literaturverzeichnis

- BRENNER, W. (1922): Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. Acta Soc. Sc. Fennicae, 50, Nr. 4.
 BUCHENAU, F. (1877): Über den Querschnitt der Kapsel der deutschen *Juncus*-Arten. Flora, LX S. 86–90 und 97–105.

- (1888): Juncaceae in A. ENGLER und K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien II. Teil 5. Abt. S. 1–7, Leipzig.
- (1892): Über die Bestäubungsverhältnisse bei den Juncaceen. Jahrb. für wiss. Botanik, 24, S. 361–424.
- CRONQUIST, A. (1968): The evolution and classification of flowering plants. London and Edinburgh.
- ENGLER, A. und E. GILG (1924): Syllabus der Pflanzenfamilien, 9. und 10. Auflage, Berlin.
- ENGLER, A. (1964): Syllabus der Pflanzenfamilien, 12. Aufl., herausgegeben von H. MELCHIOR, Berlin.
- HAMANN, U. (1961): Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae, Willdenowia 2, S. 639–768.
- Weiteres über Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae, Willdenowia 3, S. 169–207.
- Juncales, 1964, in A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien, Band II, S. 543–545, Berlin.
- HAMIDI, A. (1952): Vergl.-morph. Untersuchungen am Gynoeceum der Unterfamilien Melanthioideae und Asphodeloideae der Liliaceen. Diss. Zürich.
- HEGL, G. (1939): Ill. Flora von Mitteleuropa, Band II. 2. Aufl., bearbeitet von K. SUESSENGUTH, München.
- KRAUSE, K. (1930): Liliaceae. In A. ENGLER und K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Band 15a, 2. Auflage, Leipzig.
- LEINFELLNER, W. (1950): Der Bauplan des synkarpen Gynoeceums. Österr. bot. Ztschr. 97, S. 403–436.
- (1951): Die U-förmige Plazenta als Plazentationstypus der Angiospermen. Österr. bot. Ztschr. 98, S. 338–358.
- (1962): Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata* I–III. Österr. bot. Ztschr. 109, S. 1–17, 113–124 und 395–438.
- MORA, L. E. (1960): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergl. Morphologie der Cyperaceen. Beitr. Biol. Pflanzen 35, S. 253–341.
- PEISL, P. (1957): Die Binsenform. Ber. Schweiz. bot. Ges. 67, S. 99–213.
- SCHAEPPPI, H. (1958): Untersuchungen über die Anzahl der Blütenblätter bei einigen Liliaceen. Bot. Jb. 78, S. 119–128.
- (1972): Über die Gestaltung der Karpelle von *Caltha palustris* und *Trollius europaeus*. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich, 117, S. 101–113.
- SCHULTZE-MOTEL, W. (1959): Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Untersuchungen im Blütenbereich der Cyperaceen. Bot. Jb. 78, S. 129–170.
- TAKHTAJAN, A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. Aus dem Russischen übersetzt von W. HÖPPNER, Jena.
- TROLL, W. (1928): Zur Auffassung des parakarpen Gynoeceums und des coenokarpen Gynoeceums überhaupt. Planta 6, S. 255–276.
- VIERHAPPER, F. (1930): Juncaceae in A. ENGLER und K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Auflage, Band 15a, S. 192–224. Leipzig.
- WETTSTEIN, R. (1935): Handbuch der systematischen Botanik. Band II, Leipzig und Wien.

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