

Bau und morphologische Bedeutung der Infloreszenz von *Houttuynia cordata* THUNB. (Saururaceae)

Von

OTTO ROHWEDER und ELISABETH TREU-KOENE

Die Infloreszenz und besonders die angeblich pseudanthienartige Endblüte von *Houttuynia cordata* haben in letzter Zeit einige Bedeutung in der Diskussion um die morphologische Natur der Angiospermenblüte erlangt (NOZERAN 1955, EMBERGER 1964, CROIZAT 1964, 1968, MEEUSE 1966). Eigene beiläufige Beobachtungen liessen allerdings gewisse Abweichungen von den Angaben der genannten Autoren erkennen und gaben den Anlass zu einer eingehenden Nachuntersuchung, um klarzustellen, inwieweit die zum Teil weitreichenden morphologisch-phylogenetischen Spekulationen auf gesicherten Tatsachen beruhen. Die Ergebnisse unserer Untersuchungen werden im ersten Teil dieser Arbeit mitgeteilt; der zweite Teil ist der Diskussion einiger allgemeiner morphologischer Schlussfolgerungen gewidmet.

1. Morphologische Beobachtungen

Für unsere Studien standen uns kräftig wachsende Pflanzen zur Verfügung, die seit 1963 im Botanischen Garten Zürich kultiviert worden waren. In FAA und Nawaschin II fixiertes Material diente zur Herstellung von Mikrotomschnitten, die nach der üblichen Paraffin-Methode angefertigt und mit Safranin-Fastgreen, z. T. auch mit Safranin-Gentianaviolett gefärbt wurden.

Es zeigte sich bald, dass zum Verständnis der Phyllotaxie in der Infloreszenz auch die vegetative Region von Bedeutung ist. Wir haben daher eine Anzahl von Rhizomen und Laubsprossen in unsere Untersuchungen mit einbezogen.

Rhizom und Laubspross

Alle Rhizome sind im Querschnitt elliptisch und mit zweizeilig angeordneten Schuppenblättern besetzt. MAEKAWA (1949) gibt generell einen Divergenzwinkel von 180° an, doch ist das nur teilweise richtig. An unserem Material liessen sich zwei, allerdings durch Übergänge verbundene Rhizomtypen unterscheiden (Fig. 1, 2):

1. Aus der Tiefe aufsteigende, kräftige Achsen, deren untere Internodien langge-

streckt sind (Fig. 1, a). Trotz der senkrechten Wuchsrichtung waren die beiden Blattzeilen einander stark genähert und bildeten zum Teil einen Winkel von weniger als 90° . Die Blattzeilen liessen keinen eindeutigen Zusammenhang mit der bilateralen Symmetrie der Achse (Fig. 2) erkennen, vielmehr fiel die Winkelhalbierende mehr oder weniger deutlich teils mit der grossen, teils mit der kleinen Achse des elliptischen Querschnittes zusammen.

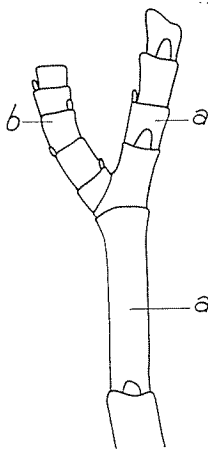


Fig. 1. Rhizomstück. a) eine aus der Tiefe aufsteigende Achse mit gestreckten Internodien und mit genäherten Orthostichen; b) eine oberflächlich abzweigende Achse mit verkürzten Internodien und mit einem Divergenzwinkel von etwa 180° . Die Schuppenblätter wurden entfernt, um die Lage der Achselknospen zu zeigen.

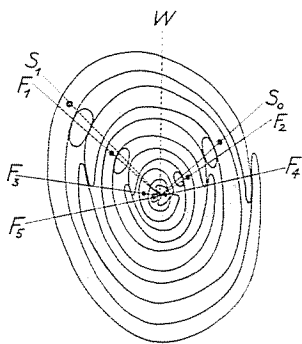


Fig. 2. Schematischer Querschnitt durch die Spitze eines austreibenden Rhizoms. S_1 , S_0 = oberste Schuppenblätter des Rhizoms, einen Winkel von etwas über 90° bildend. F_1 bis F_5 = Laubblätter mit nach oben zunehmendem Divergenzwinkel. W = Winkelhalbierende zwischen den Schuppenblatt-Zeilen.

2. In der Nähe der Erdoberfläche von den kräftigen Achsen abzweigende Seitenrhizome mit wenigen kurzen Internodien, bei denen die Zeilendivergenz etwa 180° betrug (Fig. 1, b).

Der Übergang von den Schuppenblättern der Rhizome zu den Laubblättern der oberirdischen Stengel erfolgt allmählich, indem sich die rudimentäre Spreite vergrössert, Stipeln auftreten und, beim ersten Rhizomtyp, der Divergenzwinkel sich 180° nähert (Fig. 2). Danach bleibt die schon von BRAUN (1831), HACCUS (1939) und MAEKAWA (1949) beschriebene Distichie mit 180° Divergenz erhalten, während sie sich beim zweiten Rhizomtyp bereits von den Schuppenblättern her unverändert fortsetzt. Die von MURTY (1960) und RAJU (1961) angegebene spiralförmige Blattstellung ist primär nicht vorhanden, sondern wird durch nachträgliche Verdrillung der Achse erreicht. Da sich die Mittelnerven der Blätter im unten anschliessenden Internodium als hervortretende Rippen fortsetzen, lässt sich die Drehung des Stengels leicht nachweisen.

Nachdem der Laubtrieb eine Anzahl von Blättern hervorgebracht hat – nach MEYER (1827), der anscheinend schwachwüchsigeren Pflanzen beobachtet hat, 4 bis 6,

nach eigenen Feststellungen 7 bis 8 – endet er in einem Blütenstand (Fig. 3). Damit kann das Wachstum des Laubtriebes beendet sein (MEYER), doch wurde es an unserem Material durch Seitentriebe aus der Achsel des letzten und eventuell auch noch des vorletzten Laubblattes fortgesetzt. Der Seitentrieb beginnt mit einem kleinen braunen, häutigen Vorblatt und endet nach Hervorbringung mindestens eines Laubblattes wieder mit einer Infloreszenz. Diese sympodiale Verzweigung kann sich mehrere Male wiederholen.

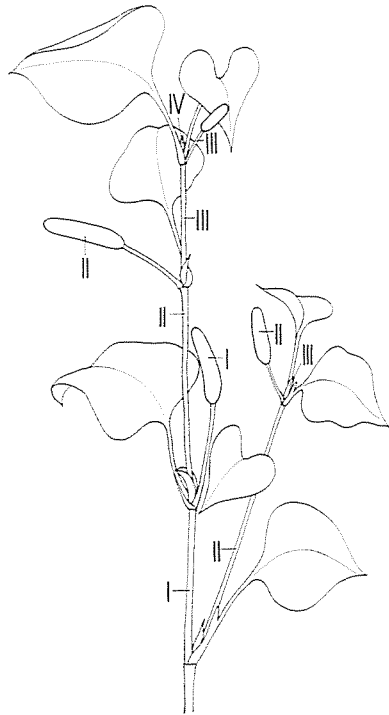


Fig. 3. Blühender Trieb. Die Achsen I. bis IV. Ordnung mit römischen Ziffern bezeichnet.

Die Infloreszenz

Die Brakteen

Die Blütenstände sind durch die untersten, normalerweise zu einer Vierergruppe angeordneten grossen petaloiden Brakteen scharf gegen die vegetative Region abgegrenzt (Fig. 4). Auch die nächstoberen 4 Brakteen sind zum Teil noch flächig, aber bereits viel schmaler und kürzer; alle folgenden sind klein und stiftförmig und nur an der Basis etwas verbreitert. In den Querschnittbildern sind sie durch ihre adaxiale Abplattung leicht von den Filamenten der Staubblätter zu unterscheiden. Ausserdem sind sie durch eine auffällige apikale Hydathode ausgezeichnet, über deren Funktion hier nichts Näheres gesagt werden kann. Da aber aufgrund der Gestaltung der Infloreszenz Bestäubung durch Insekten erwartet werden kann, wäre es denkbar, dass es

sich um Saftspalten handelt, durch die Nektar abgesondert wird. Nach oben nimmt die Grösse der Brakteen allmählich, wenn auch nicht gleichmässig ab, bis sie in der Region der reduzierten Blüten nur noch 0,1 mm lang sind. Die letzten Brakteen an der Spitze der Infloreszenz werden jedoch wieder bedeutend grösser und erreichen mit etwa 1 mm die Länge eines Staubblattes (Fig. 10).

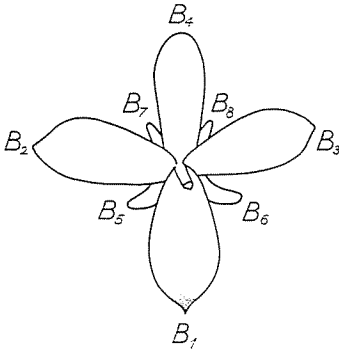


Fig. 4. Die ersten Brakteen der Infloreszenz (B_1 bis B_8), von unten gesehen. B_1 mit grüner Spitze.

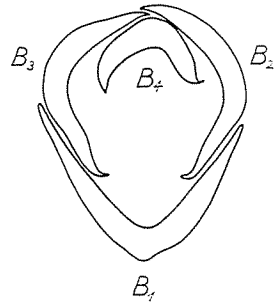


Fig. 5. Die petaloiden Brakteen B_1 bis B_4 im Querschnitt.

Über die Phyllotaxie der Brakteen gehen die Meinungen auseinander. Nach MAEKAWA (1949) Darstellung bildet die unterste Braktee (B_1) mit dem obersten Laubblatt einen Winkel von 180° , setzt also die Distichie des Laubtriebes fort. Danach ändert sich jedoch die Blattstellung. Der ersten Braktee steht zwar wieder eine deutlich höher inserierte gegenüber, doch handelt es sich hier bereits um B_4 , da zwischen diese und B_1 noch zwei seitlich stehende Brakteen B_2 und B_3 eingeschaltet sind (Fig. 4, 5). MAEKAWA bemerkte weiter, dass auch die folgenden Brakteen dahinter tendieren, Vierergruppen zu bilden, die zwar nicht exakt in Quirlen stehen, sich aber doch insofern wie Blattquirlen verhalten, als die Glieder der einzelnen Brakteengruppen mit denen der vorhergehenden und der folgenden alternieren und dementsprechend insgesamt 8 Orthostichen bilden.

MURTY (1960) glaubte, seinen Vorgänger korrigieren zu müssen. Er sah die irrtümlich angenommene spiralige Stellung der Laubblätter auch in den Brakteen fortgesetzt und kam daher zu der Ansicht, die hier als B_2 bezeichnete Braktee sei die unterste, die dem obersten Laubblatt gegenüberstehende erst die zweite. Die Tatsache, dass die vermeintlich unterste Braktee von der nächstfolgenden deutlich gedeckt wird, versuchte er durch sekundäre Veränderungen zu erklären. Indessen ist MURTY gegenüber MAEKAWA zweifellos im Unrecht. Die Insertionshöhe der Brakteen an der Infloreszenzachse, ihre überlappenden Blattnarben, die Deckung und abnehmende Grösse der Brakteen-Spreiten (Fig. 4, 5) sprechen eindeutig für die von MAEKAWA angenommene Reihenfolge. Dazu kommt noch, dass B_1 eine beiderseits etwas eingerollte kleine Spitze besitzt, die oft noch grün gefärbt ist (Fig. 4). B_2 und B_3 sind dagegen nur leicht zugespitzt und etwas asymmetrisch, während B_4 vorn abgerundet ist.

Im Weiteren hat allerdings auch MAEKAWA die komplizierten phyllotaktischen Verhältnisse noch nicht richtig gesehen. Nach unseren Untersuchungen kommen zwar Blütenstände vor, in denen sich schliesslich regelmässig alternierende Vierergruppen mit gleichmässigen Divergenzwinkeln von 90° einstellen und auf diese Weise 8 Orthostichen bilden. Äquidistanz zwischen den einzelnen Brakteen ist in den unteren Gruppen jedoch zunächst noch nicht vorhanden. Sehr auffällig ist dies bei den vier grossen untersten Brakteen (Fig. 4–6). B_2 und B_3 haben von B_1 nicht den erwarteten Abstand von 90° , sondern regelmässig von etwa 110° ; der Winkelabstand zwischen B_2 bzw. B_3 und B_4 errechnet sich daher zu nur etwa 70° . Die Brakteen der nächsten Vierergruppe B_5 – B_8 stehen jeweils in der Mitte zwischen denen der untersten Gruppe (Fig. 6), dementsprechend beträgt jetzt der Abstand zwischen B_5 und B_6 110° , der zwischen B_7 und B_8 70° , zwischen B_5 bzw. B_6 und B_7 bzw. B_8 aber 90° .

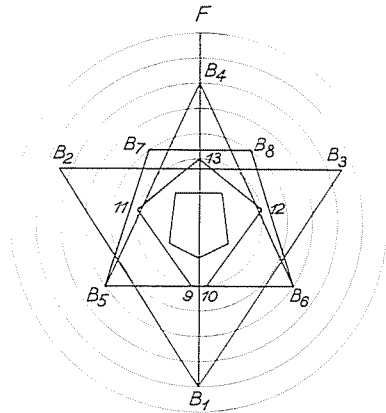


Fig. 6. Diagrammatische Darstellung der Brakteen im unteren Teil einer Infloreszenz; Übergang von den zweizeilig-wechselständigen Laubblättern (F = oberstes Laubblatt) zur vielzeiligen Infloreszenz mit quirlartigen Brakteen (die Brakteen 9 bis 13 nur mit Ziffern bezeichnet, der folgende Quirl durch das Fünfeck angedeutet). Näheres im Text.

Diese eigenartigen Stellungsverhältnisse, die bei allen untersuchten Infloreszenzen mit einer Variationsbreite von etwa $\pm 5^\circ$ wiederkehrten, sind nicht gut mit MAEKAWAS (1949) Annahme vereinbar, dass die distiche Blattstellung des Laubtriebes in der Infloreszenz plötzlich in vierzählige quirlähnliche Blattgruppen übergeht. Tatsächlich wird auch wohl die basale Vierergruppe vor allem durch die markanten petaloiden Organe suggeriert, während B_5 und B_6 , obwohl noch relativ gross und flächig, durch ihre Stellung vor B_1 nur wenig auffallen (Fig. 4). Nach der Insertionshöhe, den Divergenzwinkeln und der Reihenfolge $B_1 - B_2/B_3 - B_4$ können die ersten 8 Brakteen auch folgendermassen interpretiert werden (Fig. 6): B_1 bildet das letzte Glied der beiden Laubblattzeilen, zugleich aber den Anfang einer Dreiergruppe $B_1 - B_2 - B_3$. Mit dieser alterniert eine zweite Dreiergruppe $B_4 - B_5 - B_6$. Ähnlich B_1 sind aber B_5 und B_6 bereits wieder zugleich Glieder einer Vierergruppe $B_5 - B_6 - B_7 - B_8$. Es handelt sich also offenbar um eine schrittweise Vermehrung der Blattzeilen, wobei gleichzeitig die Tendenz bemerkbar wird, von der Wechselständigkeit der Laubblätter zur Bildung von Quirlen überzugehen.

Es ist denkbar, dass in MAEKAWAS Material die folgenden Brakteen in der von ihm beschriebenen Weise regelmässige, alternierende Viererquirle bildeten. Geht man von der Vierergruppe B_5 – B_8 und den ihr eigenen Divergenzwinkeln aus und nimmt

man an, dass die einzelnen Brakteen der folgenden Gruppen jeweils in der Mitte zwischen denen der vorhergehenden Gruppe zu stehen kommen, so findet schon aus geometrischen Gründen, wie sich leicht errechnen lässt, eine rasche Annäherung an einen gleichmässigen Winkelabstand von 90° statt. Beispiele, die ungefähr diesen Verhältnissen entsprechen, haben wir auch in unserem Material gelegentlich gefunden, allerdings mit einer bemerkenswerten Abweichung bei B_9 , wo, statt einer, zwei nahe nebeneinanderstehende Brakteen auftraten (Fig. 6). Diese Erscheinung wird verständlich durch zahlreiche andere Blütenstände, bei denen die Zeilenvermehrung nicht bei den Vierergruppen haltmacht, sondern zur Bildung von Fünfer- oder manchmal sogar Sechsergruppen fortschreitet, die in den meisten Fällen an dieser Stelle ihren Anfang nimmt. Manchmal tritt sie allerdings auch erst viel später ein, und nicht immer wird eine gerade Orthostichenzahl von 10 bzw. 12 erreicht, sondern die Vermehrung bleibt auf einer Zwischenstufe mit einer ungeraden Zahl stehen, so dass keine deutlichen, miteinander alternierenden Quirle zustandekommen. Bei alledem ist bemerkenswert, dass die Anordnung der Brakteen stets symmetrisch zu der von den beiden Laubblattzeilen bestimmten Ebene erfolgt.

Die Einzelblüten im Hauptteil der Infloreszenz

Wenn bisher von der Stellung der Brakteen die Rede gewesen ist, so ist dies praktisch gleichbedeutend auch mit der der Blüten, da der Achsel aller, auch der grossen petaloiden Brakteen jeweils eine Einzelblüte entspringt. Nur einmal wurde unter 400 Infloreszenzen in der Achsel von B_1 ein mit einer Infloreszenz endender Seitentrieb gefunden, wie er sonst dem obersten Laubblatt zukommt.

Die Normalblüte besteht bekanntlich aus 3 Karpellen, einem oberen und zwei seitlich unteren, sowie 3 vor den Karpellen stehenden und etwas an diese angewachsenen Staubblättern (Fig. 7a). Die Karpelle sind zu einem synkarpen Ovar mit 3 parietalen Plazenten vereinigt, im oberen Griffel- und Narbenteil dagegen frei.



Fig. 7. Brakteen und Blüten 9 bzw. 9+10. a) normale Blüte; b) Braktee gespalten, Blüte mit überzähligen Staub- und Fruchtblättern; c) Braktee und weitgehend auch die Blüte gespalten, nur ein Staubblatt beiden Blüten gemeinsam.

Eine Häufung von abweichend gestalteten Blüten tritt an drei Stellen der Infloreszenz auf: an der Basis in den Achseln der petaloiden Brakteen, besonders von B_1 ; in der Achsel von B_9 bzw. in den Achseln von B_9 und B_{10} ; an der Spitze beim Übergang zur Endblüte. In allen drei Fällen liegen die Verhältnisse verschieden. Unter den Blüten der petaloiden Brakteen waren bei B_1 68%, bei B_2 und B_3 25%, bei B_4 noch 13% anomal. Vorwiegend handelte es sich dabei um den Ausfall eines oder zweier Karpelle, ziemlich häufig aber auch um eine Vermehrung der Staubblätter auf 4. Zweimal wurde bei B_1 eine regelmässig 4zählige Blüte beobachtet, in der also

auch die Karpelle um eines vermehrt waren. In einigen Blüten traten Bildungen auf, bei denen schwer zu beurteilen war, ob es sich um eine weitgehende Verwachsung eines Staubblattes mit dem darüberstehenden Karpell handelte oder, was wir für wahrscheinlicher halten möchten, um ein im oberen Teil männliches, im unteren weibliches Organ.

In 14% der geprüften Infloreszenzen war bei B₉ nur eine einzelne Braktee vorhanden (Fig. 7a), die achselständige Blüte wies aber manchmal Abweichungen in der Zahl der Karpelle und Staubblätter auf. In allen übrigen Fällen waren 2 Brakteen B₉ und B₁₀ vorhanden, doch wurde bei 19% eine Verwachsung der beiden zugehörigen Blüten beobachtet, die man, vielleicht richtiger, auch als Spaltung beschreiben könnte. Zum Teil war dies nur an einer Erhöhung der Organzahl in der sonst ziemlich einheitlich erscheinenden Blüte zu erkennen (Fig. 7b), zum Teil waren aber auch zwei getrennte, von Staubblättern umgebene Gynöcien ausgebildet, bei denen nur das mittlere Staubblatt beiden Blüten gemeinsam angehörte (Fig. 7c). Bei den verbleibenden 67% der Infloreszenzen waren auch die Blüten in den Achseln der beiden Brakteen deutlich getrennt und standen in mehr oder weniger grossem Abstand beiderseits der Symmetrieebene.

Die Anomalien an der Spitze der Infloreszenz bestehen ausschliesslich in einer zunehmenden Reduktion der Seitenblüten, wie schon von NOZERAN (1955) beschrieben wurde. Sie sollen im Zusammenhang mit der Endblüte erörtert werden.

Die Endblüte

Nach der von NOZERAN (1955) gegebenen Darstellung ist am Ende der Infloreszenz eine normale dreizählige Blüte in terminaler Stellung vorhanden, die von einer Anzahl stark reduzierter Seitenblüten umgeben wird und mit diesen eine scheinbare Einheit bildet. Diese Ansicht haben wir nicht bestätigt gefunden. Nach unseren Feststellungen ist die Endblüte nach unten nicht scharf begrenzt, sondern es findet ein allmählicher Übergang vom Hauptteil der Infloreszenz statt. Die ersten Anzeichen hierfür finden sich in der Reduktion der Seitenblüten und eventuell bereits in einer Abnahme der Orthostichenzahl. Von der Rückbildung sind die obersten 4 bis 14, im Durchschnitt etwa 8 Seitenblüten betroffen. Zuerst verringert sich die Zahl der Karpelle, doch fällt nicht zuerst das obere aus, wie NOZERAN angegeben hat, sondern in der Regel eines der beiden unteren, und in Blüten mit nur noch einem Karpell bleibt in 65% der Fälle gerade das obere erhalten (Fig. 8a). Des öfteren nehmen aber die restlichen Karpelle der reduzierten Gynöcien eine abweichende Stellung ein. Am häufigsten stehen zwei Karpelle in einem gestreckten Winkel zueinander entweder in der Längs- oder in der Querrichtung der Infloreszenz. Bei einkarpelligen Blüten kommen auch ganz unregelmässige Stellungen vor. Ein einzelnes unteres Karpell, das NOZERAN als den Normalfall angesehen zu haben scheint, wurde von uns nur relativ selten (15%) beobachtet. Bemerkenswert ist, dass in den einkarpelligen Gynöcien sowohl Pseudomonomerie als auch echte Monomerie mit an der Ventralseite offenen Karpellen vorkommt.

Nach der Reduktion bzw. dem vollständigen Abort des letzten Karpells besitzen die rein männlichen Blüten zum Teil noch 3 normal entwickelte Stamina (Fig. 8b),

doch können sich Reduktionserscheinungen im Andröcium auch schon an den noch mehr oder weniger zwittrigen Blüten bemerkbar machen. In Übereinstimmung mit NOZERAN ist zuerst das obere Staubblatt betroffen, bei dem das Filament dünner und kürzer und die Antheren kleiner werden und zuletzt nur noch ein kleiner Höcker

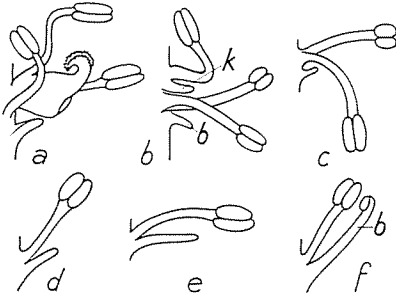


Fig. 8. Reduktion der Seitenblüten und Fertilisierung der Brakteen am oberen Ende der Infloreszenz. b = Braktee (in f mit rudimentärem Pollensack), k = rudimentäres Karpell.

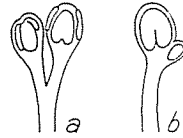


Fig. 9. Zwei verwachsene Staubblätter, eine reduzierte Seitenblüte repräsentierend. a) Beide Staubblätter etwa gleichwertig; b) ein Staubblatt annähernd normal, das andere stark reduziert.

an der Achse zurückbleibt. Der Staubblattkreis verhält sich also gerade umgekehrt wie der Fruchtblattkreis. Die beiden verbleibenden Staubblätter stehen stets nebeneinander (Fig. 8c) in etwas schräger Stellung, was ebenfalls dafür spricht, dass es sich um die unteren Staubblätter handelt. Auch an ihnen machen sich bald Reduktionserscheinungen bemerkbar, die neben der Rückbildung der Antheren auch in der von NOZERAN beschriebenen, von unten nach oben fortschreitenden Verwachsung der Filamente zum Ausdruck kommt (Fig. 9a). Es muss das schliesslich erhalten bleibende einzelne Organ jedoch nicht immer zwei vereinigten Staubblättern entsprechen; vielmehr lässt sich manchmal auch beobachten, dass eine der beiden Antheren stark rückgebildet wird, während die andere noch unverändert bleibt (Fig. 9b).

Die nun folgenden Reduktionsvorgänge sind von besonderer Wichtigkeit. Merkwürdigerweise macht NOZERAN die Annahme, dass die obersten Brakteen verschwinden, während die stark reduzierten Seitenblüten als monomere «étamine-fleurs» erhalten bleiben. Wie sorgfältige Beobachtungen zeigen, trifft das jedoch nicht zu, vielmehr nehmen die an ihrem adaxial abgeplatteten Querschnitt und an der apikalen Hydathode kenntlichen Brakteen an der Spitze der Infloreszenz rasch wieder an Grösse zu (Fig. 8c–f, 10). Dass es sich tatsächlich um die Brakteen handelt, zeigt sich auch daran, dass in ihren Achseln oft noch rückgebildete Seitenblüten gefunden werden (Fig. 8d, e). Bald aber verändert sich ihre Gestalt. Sie nehmen an ihrem verdickten distalen Ende (Fig. 10) einen rundlichen Querschnitt wie die Staubblätter an, verlieren die Hydathode und beginnen, einen, zwei und schliesslich vier zuerst kleine, dann normale Pollensäcke auszubilden. Voll entwickelte Staubblätter sind 3–11, meistens 5–6 vorhanden (Fig. 11). Unter Umständen kann auch die Fertilisierung der Brakteen schon frühzeitig einsetzen, und gelegentlich konnten wir beobachten, dass sie bereits einen Pollensack ausgebildet hatten, während sie in ihrer Achsel noch ein normales Stamen trugen (Fig. 8f).

Die von NOZERAN erwähnten Nektarien, die manchmal anstelle der völlig reduzierten Seitenblüten, den «étamine-fleurs» auftreten sollen, haben wir nicht feststellen können; vermutlich handelt es sich dabei um die mit einer Hydathode versehenen Brakteen. Ebenso wenig treten Nektarien statt einzelner Staubblätter in den noch mehrgliedrigen Seitenblüten auf, wie EMBERGER (1964) aufgrund einiger missverständlicher Diagramme bei NOZERAN (1955, Fig. 197, 198) angenommen hat. Dieser hatte darin

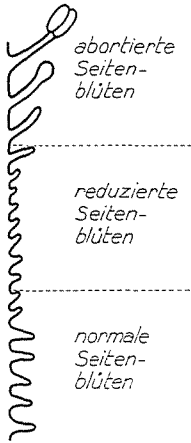


Fig. 10. Die oberen Brakteen einer Infloreszenz. Während die Brakteen zunächst an Grösse abnehmen, werden die Seitenblüten reduziert. Im Bereich der Endblüte vergrössern sich die Brakteen wieder und gehen in Staminodien und normale Staubblätter über, wobei die Seitenblüten vollständig abortieren.

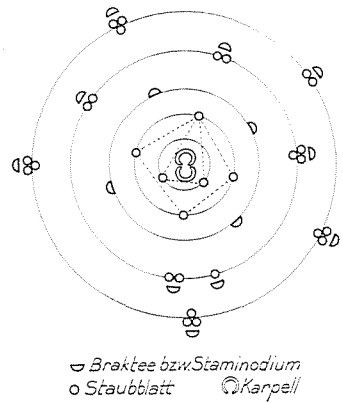
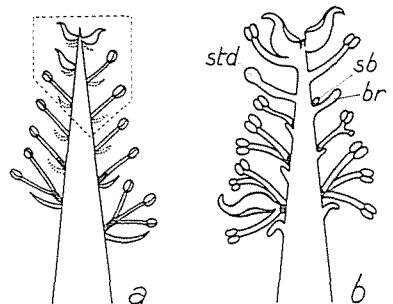


Fig. 11. Diagrammatische Darstellung einer Endblüte. Unter Reduktion und Abort der Seitenblüten sowie Abnahme der Orthostichen gehen die Brakteen in die Organe der Endblüte über.

Fig. 12. Schematische Darstellung des oberen Infloreszenzteilens. a) nach EMBERGER; b) nach eigenen Befunden. br = Braktee, sb = reduzierte Seitenblüte, std = Staminodium.



nur ein reduziertes Staubblatt anzeigen wollen; EMBERGERS Vergleich einer rückgebildeten *Houttuynia*- mit einer *Salix*-Blüte ist daher unbegründet.

Auf die Staubblätter folgen schliesslich 1 bis 3 Fruchtblätter (Fig. 11). Im allgemeinen sind sie gegen die Staubblätter deutlicher abgesetzt als diese gegen die Brakteen, doch besteht die Tendenz zu basalen Verwachsungen zwischen Frucht- und Staubblättern wie in normalen Blüten. Gelegentlich finden sich allerdings auch hier Organe, die im oberen Teil Antheren tragen, im unteren dagegen mehr oder weniger

deutlich nach Art von Karpellen gestaltet sind und die daher wahrscheinlich als zwittrige Zwischenformen aufgefasst werden müssen.

Die beobachtete Organfolge Hochblätter (Brakteen) – Staubblätter – Fruchtblätter und die Rückbildung der Achselknospen entsprechen genau den Verhältnissen, die in einer gewöhnlichen Endblüte erwartet werden müssen. Die Schemata der *Houttuynia*-Infloreszenz bei NOZERAN (1955, Fig. 193a) und EMBERGER (1964, Fig. 9) müssen demnach entsprechend unserer Fig. 12b berichtigt werden.

Im Bereich der Endblüte findet eine Verminderung der Zeilen statt, z. T. schon bei den reduzierten Seitenblüten, häufiger aber erst in der äussersten Spitze bei den mehr oder weniger entwickelten Staubblättern (Fig. 11). Dabei sind ganz ähnliche Erscheinungen, in umgekehrter Richtung, zu beobachten wie bei der Zeilenvermehrung im basalen Teil der Infloreszenz, so gegebenenfalls auch die Verwachsung von zwei mehr oder weniger reduzierten Seitenblüten sowie auch ihrer Brakteen oder der entsprechenden Organe in der Endblüte.

Trotz der gesetzmässigen Organfolge sind in unserem Material die Unregelmässigkeiten erheblich grösser und zahlreicher als man nach der Darstellung NOZERANS hätte erwarten sollen: die Tendenz zur Herausbildung einer regelmässigen 3zähligen Blüte ist nur sehr undeutlich zu erkennen. Einschliesslich der Brakteen ohne Seitenblüten und der staminodialen Organe besteht die Endblüte aus 5–14, im Mittel 10 Elementen, und die durchschnittlich 5–6 Staubblätter bilden meist keine alternierenden Dreiergruppen. 3 Karpelle wurden nur bei etwa 7% der Endblüten festgestellt, und ein normales Gynöcium fand sich nur in einem einzigen Fall, selbst hier aber fehlte einem Karpell das basal angewachsene Staubblatt. Häufige Anomalien im Gynöcium bestanden darüber hinaus in unvollkommener Verwachsung, teilweiser Verkümmern oder abweichender Stellung der Karpelle zueinander.

2. Die *Houttuynia*-Infloreszenz und die Interpretation der Angiospermen-Blüte

In seiner schon mehrfach erwähnten umfassenden Studie hat NOZERAN (1955) nachzuweisen gesucht, dass viele Blüten im konventionellen Sinne sich in Wahrheit in einem Vor-Blütenstadium befinden, dass sie also phylogenetisch durch Reduktion aus Infloreszenzen hervorgegangen sind, das Blütenstadium aber noch nicht ganz erreicht haben. Unter Berufung auf die Ergebnisse NOZERANS hat später EMBERGER (1964) den Standpunkt vertreten, dass es überhaupt keinen eindeutigen Unterschied zwischen Blüte und Infloreszenz gebe, dass vielmehr beide nur Durchgangsstadien in einem kontinuierlichen Reduktionsprozess seien, abgesehen vielleicht von einer einzelnen Terminalblüte, die eine Fortsetzung dieser Entwicklung natürlich nicht mehr zulässt und daher als Endstadium gelten muss.

In NOZERANS Beweisführung spielen neben dem klassischen Fall der Euphorbiaeen-Pseudanthien vor allem *Cephalotaxus* und *Houttuynia* eine wichtige Rolle. Nicht genügend deutlich gemacht wurde dabei, dass sich die Verhältnisse bei *Cephalotaxus* nicht in den herkömmlichen Begriff des Pseudanthiums einfügen. Es werden dort zwar die Seitenblüten (d. h. mit Staubblättern besetzten Seitenachsen) zur Spitze der Infloreszenz hin mehr und mehr reduziert und verwachsen schliesslich mit ihren Brak-

teen; aber dann wird, nach NOZERANS Vorstellung, die Bildung von Pollensäcken auf die Brakteen übertragen, und es sind diese, die am Ende der Hauptachse schliesslich in normale Staubblätter übergehen, während die Seitenachsen vollständig verschwinden.

Es ist nicht ganz klar, wie sich NOZERAN eine solche «Übertragung» vorgestellt hat. Sicher kann es sich nicht darum handeln, dass die Seitenachse als Bestandteil der Braktee erhalten bleibt und auf diese Weise deren «Fertilisierung» zustandebringt. Es wäre dann kaum erklärlich, dass die Pollenfächer nicht auf der Oberseite, sondern in der bei Coniferen üblichen Weise auf der Unterseite des Blattoorgans auftreten. Am sachgerechtesten lässt sich diese Erscheinung wohl im Sinne von VAN HEEL (1962) so interpretieren, dass die reproduktive Tendenz von den Seitenachsen auf die Hauptachse übergeht. Im Gegensatz zu der dort beschriebenen anomalen *Hyacinthus*-Blüte geschieht dies allerdings erst, nachdem eine Anzahl fertiler Seitenachsen hervorgebracht wurde.

Man wird also sagen können, dass der Vegetationspunkt der Hauptachse zunächst sterile Blattoorgane (Brakteen) hervorbringt, deren Achseln Seitenblüten entspringen, um dann selbst in einen Blüten-Vegetationspunkt überzugehen, der daher fertile Phyllome (Staubblätter) ohne Achseltriebe ausgliedert. Das ist ein ganz gewöhnlicher Vorgang, der sich in jeder Infloreszenz mit einer Endblüte abspielt; die Besonderheit bei *Cephalotaxus* besteht allenfalls darin, dass der Übergang von den Brakteen zu den Staubblättern allmählich erfolgt und dass eine gewisse Überlappung stattfinden kann, indem an den Brakteen bereits Pollensäcke auftreten, wenn in ihren Achseln noch rudimentäre Seitenachsen, manchmal sogar noch mit Staubblättern besetzt, vorhanden sind. Grundsätzlich ist aber die Endblüte ein Euanthium, d. h. eine Sporophylle tragende, unverzweigte Achse. Zumindest in den Achseln der normalen Staubblätter ist denn auch keine Spur von Seitenachsen mehr erkennbar.

Es darf erwartet werden, dass die weiblichen Zapfen von *Cephalotaxus* sich entsprechend verhalten. Die normalen Infloreszenzen sind in dieser Hinsicht allerdings wenig aufschlussreich, und NOZERANS grobe Schemata der anomalen Bildungen (1955, Fig. 37–40) enthalten bereits zu viel Interpretation, als dass sie eine zuverlässige Vorstellung von den wirklichen Verhältnissen vermitteln könnten. Sie bleiben hier daher besser ausser Betracht.

Obwohl NOZERAN bei der Behandlung der Saururaceen für *Anemiopsis* ebenfalls einen Fall einer «Übertragung» von Pollensäcken auf die Braktee beschreibt, kommt er bei *Houttuynia* zu einer ganz anderen Auffassung der Infloreszenz als bei *Cephalotaxus*. Nach seiner Meinung stellt die Spitze der Infloreszenz ein eigenartiges Pseudanthium dar; zwar ist eine normale Endblüte vorhanden, die in jeder Hinsicht den Seitenachsen im Hauptteil der Infloreszenz gleichgesetzt werden muss, doch treten die obersten, zu einem Staubblatt reduzierten, Seitenblüten, die «étamine-fleurs» hinzu, und beide zusammen bilden eine scheinbar obdiplostemone Blüte. Trotz der fehlenden Brakteen glaubt NOZERAN also, dass die äusseren Staubblätter der Endblüte auf Seitenachsen stehen, das Ganze demnach eine Infloreszenz darstellt.

NOZERAN folgert hieraus, dass *Houttuynia* ein phylogenetisches Entwicklungsstadium repräsentiere, in dem der Übergang von der Infloreszenz zur Blüte gerade begonnen habe. Nur im obersten Teil der Infloreszenz sei das Blütenstadium bereits

vollständig erreicht, aber die weitere Phylogenese zu einer azyklischen Blüte mit zahlreichen Staubblättern – durch Reduktion weiterer Seitenblüten und Abort ihrer Brakteen – und einfachem Perianth könne vorausgesagt werden. Im übrigen zeige sich das Ungenügen der anatomischen Methode, um die Phylogenese bestimmter Blütenstrukturen zu klären, da die «étamine-fleurs» sich anatomisch wie einfache Phyllome verhielten.

Dem muss hier widersprochen werden. Wie im ersten Teil dieser Arbeit gezeigt wurde, sind die brakteenlosen vermeintlichen «étamine-fleurs» an der Spitze der Infloreszenz in Wahrheit einfache, an der Hauptachse stehende Phyllome und als solche den Brakteen im Hauptteil der Infloreszenz, nicht aber den Seitenblüten homolog. Damit wird zunächst NOZERANS Bemerkung über den Wert der anatomischen Methode gegenstandslos, denn es gibt keinen morphologischen Unterschied zwischen den inneren und äusseren Staubblättern der Endblüte. Es ergibt sich daraus aber vor allem eine ganz andere Beurteilung des Gesamtcharakters der Infloreszenz. Sie geht nicht an der Spitze in ein Pseudanthium im herkömmlichen Sinne über, sondern verhält sich genau entsprechend dem männlichen Blütenstand von *Cephalotaxus*. Der Euanthien-Charakter der Endblüte kommt hier sogar noch klarer zum Ausdruck, da oberhalb der Staubblätter wieder Karpelle gebildet werden und keine Verwachsung zwischen reduzierten Seitenblüten und ihren Brakteen eintritt, eine Beteiligung fertiler Seitenachsen am Aufbau der Endblüten-Organen daher ausgeschlossen ist.

Wenn man aus der Struktur der *Houttuynia*-Infloreszenz auf die mögliche phylogenetische Weiterentwicklung schliessen will, so wäre es vielleicht denkbar, dass eine azyklische Blüte mit zahlreichen Staubblättern daraus entstehen könnte, indem die Brakteen nach unten fortschreitend fertilisiert und ihre Achselblüten unterdrückt würden. Sie würde also äusserlich der von NOZERAN vermuteten zukünftigen Blüte entsprechen, wäre aber auf einem ganz anderen Wege entstanden und als Euanthium zu betrachten.

Indessen ist dies keineswegs die einzige Möglichkeit, und wir möchten sie nicht einmal für die wahrscheinlichste halten, denn es müsste dann die Endblüte in der Übergangsphase auf Kosten der Seitenblüten wachsen und sie schliesslich an Grösse um ein Vielfaches übertreffen. Nun gibt es zwar eine ganze Reihe von Fällen, in denen die Endblüte einer Infloreszenz etwas von den Seitenblüten abweichen kann (NELSON 1954), doch müsste eine so extreme Disproportionierung, wie sie unter den oben gemachten Voraussetzungen eintreten würde, wohl zumindest als unüblich bezeichnet werden. Für wahrscheinlicher darf man es daher halten, dass bei einer Fertilisierung der mittleren und unteren Brakteen, d. h. also bei einem frühzeitigeren Übergang des Infloreszenz-Vegetationspunktes in einen Blüten-Apex dieser auch entsprechend früher Karpelle hervorbringen und sein Wachstum abschliessen würde. Es wäre also zu erwarten, dass die Infloreszenz kleiner wird und die Endblüte wenigstens annähernd den Seitenblüten gleich bleibt.

Es ist aber auch nicht einzusehen, warum NOZERAN ausschliesslich Reduktionsvorgänge zulassen will. Bei *Houttuynia* könnte ebenso gut eine Vergrösserung der Infloreszenz erwartet werden, etwa indem der Vegetationspunkt der Hauptachse zu einem noch späteren Zeitpunkt in die reproduktive Phase übergeht und daher mehr sterile Brakteen mit Seitenblüten gebildet werden. Im Zusammenhang damit könnten viel-

leicht auch die Vegetationspunkte der untersten Seitenachsen noch eine vegetative oder Infloreszenz-Phase durchlaufen, ehe sie zur Blütenbildung übergehen, also ihrerseits Brakteen und Seitenblüten II. Ordnung hervorbringen, so dass ein stärker verzweigter Blütenstand entstünde.

Selbstverständlich wäre auch eine zukünftige Entwicklung der *Houttuynia*-Infloreszenz zu einem Pseudanthium denkbar. Im weiteren Sinne ist das ja schon jetzt der Fall: aber bis zur extremen Infloreszenz-Blüte wäre noch ein langer Weg, da alle Seitenblüten ebenso wie die Endblüte zu je einem einzigen Organ reduziert werden und sämtliche Brakteen verschwinden müssten. Irgendwelche Anzeichen, die auf eine solche Tendenz hindeuten könnten, scheinen uns aber in der heutigen *Houttuynia*-Infloreszenz nicht gegeben zu sein.

In der oben erwähnten Arbeit hat EMBERGER (1964), anscheinend ohne sich auf eigene Untersuchungen stützen zu können, NOZERANS Auffassung in einem wichtigen Punkt modifiziert. Er betrachtet sämtliche Organe der Endblüte als «étamine-fleurs» bzw. «carpelle-fleurs», d. h. also als monomere Seitenblüten. Damit wird also die ganze Endblüte zu einem Pseudanthium, das der üblichen Vorstellung entspricht. Das Wiederauftreten von Karpellen, die doch in den Seitenblüten als erste abortiert wurden, mutet unter diesen Umständen allerdings etwas merkwürdig an. Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, entspricht denn auch EMBERGERS Konzept noch weniger den Tatsachen als das NOZERANS. Die Endblüte ist kein Pseudanthium und kann phylogenetisch nicht aus reduzierten Seitenblüten entstanden sein, da sie ja gewissermaßen aus deren Tragblättern gebildet wird. Da ferner die unzweifelhaft monaxiale Endblüte wesentliche Eigenschaften der Seitenblüten aufweist und ihnen gelegentlich völlig gleichen kann, liegt die Vermutung nahe, dass auch die Seitenblüten Euanthien darstellen – und nicht Pseudanthien, wie das von EMBERGER grundsätzlich für die Angiospermenblüte vorausgesetzt wird.

Im Ganzen kann also gesagt werden, dass die Infloreszenz von *Houttuynia* keine Argumente für die von EMBERGER vertretene These liefert, dass im Infloreszenzbereich eine fortgesetzte Reduktion stattfindet und eine klare Grenze zwischen Infloreszenz und Blüte nicht gezogen werden könne. Die Tatsache, dass die Seitenachsen in den Achseln zumindest der normalen Sporophylle vollständig fehlen, erlaubt vielmehr bei *Houttuynia* ebenso wie bei *Cephalotaxus* und allen ähnlich gelagerten Fällen jederzeit eine klare Abgrenzung der Einzelblüten gegeneinander.

Dass es in anderen Verwandtschaftskreisen Pseudanthien, d. h. mehrachsige Strukturen von der äusseren Erscheinung einer Einzelblüte gibt, lässt sich selbstverständlich nicht bestreiten, und ebensowenig, dass Pseudanthien ihrerseits wieder zu blütenartigen Gruppen vereinigt werden können. Wohlbekannt sind einzelne Grenzfälle wie z. B. bei gewissen *Euphorbia*-Arten, in denen die Infloreszenznatur kaum noch nachweisbar wäre, wenn uns nicht weniger extreme Übergangsformen zu Hilfe kämen. Man wird daher damit rechnen müssen, dass sich unter den herkömmlich als Blüten betrachteten Organkomplexen unerkannte und vielleicht überhaupt nicht erkennbare Pseudanthien verbergen. Die Frage ist nur, wie häufig sie sein mögen und welche Rolle sie in der Phylogenese der Angiospermenblüte spielen oder gespielt haben könnten.

Eine Antwort wird begreiflicherweise nicht leicht gegeben werden können. Wenn

der Blütenbereich bei den Angiospermen tatsächlich dem von EMBERGER postulierten fortgesetzten Reduktionsprozess unterworfen wäre, sollten «Fast-schon-Blüten»-Infloreszenzen relativ häufig sein. Eine sorgfältige Nachprüfung aller hierfür in Anspruch genommenen Fälle könnte daher vielleicht einigen Aufschluss geben. Die Zahl der überzeugenden Beispiele bei NOZERAN, wenn man von dem ohnehin bekannten der Euphorbiaceen absieht, ist ja nicht eben gross. Es fällt daher bereits erheblich ins Gewicht, wenn jetzt die für besonders beweiskräftig gehaltene *Houttuynia*-Infloreszenz, und mit ihr wahrscheinlich die der Saururaceen insgesamt, aus der Liste gestrichen werden muss. Das Beispiel von *Distylium* und *Distyliopsis* (ENDRESS 1970) weist ebenfalls daraufhin, dass sich möglicherweise weitere für Pseudanthien gehaltene Strukturen als monaxiale Gebilde herausstellen könnten. Es wird sich daher zeigen müssen, ob die fast oder ganz blütenartigen Infloreszenzen nicht doch als seltene Ausnahmen angesehen werden müssen, deren allgemeine Bedeutung für das Verständnis der Angiospermen-Blüte gering ist.

Zu den Grundannahmen der «klassischen» vergleichenden Morphologie gehört die Existenz von Sporophyllen, d. h. von einfachen fertilen, den Laubblättern homologen Phyllomen. Daraus ergibt sich die Folgerung, dass in den Achseln der Blüten-Phyllome und besonders der Sporophylle keine Seitentriebe angelegt werden. Beides wird aber von verschiedenen Vertretern der «New Morphology» bestritten (HAGERUP 1934/39, LAM 1948, 1950, MEEUSE 1966 u. a.): die Achseltriebe sollen teilweise (LAM) oder stets noch als die eigentlich sporoangientragenden Organe, als Staubfäden oder Plazenten, präsent sein.

Etwas mühsam und mit verschiedenen mehr oder weniger glaubhaften Hilfsannahmen lassen sich immerhin die meisten morphologischen Gegebenheiten in diesem Sinne interpretieren. Ausgesprochen schlecht hierzu passen aber gewisse teratologische Erscheinungen, vor allem Verlaubungen der Blüten, da die rudimentären Sporangien, sofern solche vorhanden sind, auf den blattartigen Organen zu sitzen pflegen, während in deren Achseln Seitenachsen auftreten, die offensichtlich nicht mit den Filamenten oder den Plazenten identisch sind. Derartige Umbildungen sind prozentual so häufig, dass man geradezu von einem «Normalfall» der Missbildungen sprechen könnte. Hiervon abweichende Erscheinungen kommen zwar gelegentlich vor, können aber als seltene Ausnahmen gewertet werden. Es ist keine Frage, dass sie in der Literatur und in teratologischen Sammlungen sehr stark überrepräsentiert sind, eben weil sie als Seltenheiten und unerwartete Bildungen besonderes Interesse finden.

Für die Gegner des Sporophyll-Konzepts muss es aus diesem Grunde naheliegen, die Relevanz teratologischer Bildungen überhaupt zu bezweifeln (z. B. MEEUSE 1966). In diesem Zusammenhang gewinnen die Verhältnisse bei *Houttuynia* besonderes Interesse, da sie deutlich machen, dass es eine scharfe Grenze zwischen normalen Formen und Abweichungen aller Art nicht gibt und dass man es sich zu leicht macht, wenn man teratologische Bildungen von vornherein und generell ausklammern will. Zwar lässt sich nicht bestreiten, dass die Endblüte in dem untersuchten Material im Durchschnitt ziemlich stark von einer normalen Seitenblüte abweicht; trotzdem kann man nicht einfach von einer Missbildung sprechen. Es werden ganz normale und intakte Brakteen, Staubblätter und grossenteils auch Fruchtblätter ausgebildet. Der Aufbau der Endblüte bleibt vollkommen durchschaubar und erklärt sich 1. aus der regelge-

mässen Aufeinanderfolge von Brakteen und Blütenorganen, 2. aus der Phyllotaxie im Hauptteil der Infloreszenz und der damit verbundenen Verminderung der Orthostichen, 3. aus einer durchschnittlich zu geringen Zahl von oftmals unregelmässig angeordneten und z. T. reduzierten Karpellen, wie sie auch in den oberen Seitenblüten beobachtet werden können, 4. aus dem Auftreten von Übergangsformen zwischen den einzelnen Organtypen. NOZERANS Darstellung erweckt überdies den Eindruck, als seien in seinem Material normale Endblüten viel häufiger gewesen. Leider ist nicht ersichtlich, ob er etwa nur die passenden Einzelfälle ausgewählt hat. Immerhin sind aber auch dort die gleichen Tendenzen erkennbar, wie sie hier beschrieben wurden.

Es bleibt danach unseres Erachtens keine andere Möglichkeit, als die Fertilisierung der Brakteen und die damit verbundene Rückbildung und den schliesslich vollständigen Abort der Achseltriebe bei *Houttuynia* im Sinne der «klassischen» Morphologie zu interpretieren, d. h. Staubblätter und Fruchtblätter als echte Sporophylle anzusehen. Die Existenz von Gonokladien und speziell von Gynokladien, die mit ihren Brakteen zu «Pseudokarpellen» verwachsen wären (MÉEUSE 1966), oder entsprechender von HAGERUP (1934/39), LAM (1948, 1950) u. a. postulierter Gebilde kann folglich wohl zumindest für *Houttuynia* und die Saururaceen ausgeschlossen werden. Aber auch MÉEUSES Spekulationen über die nackten, «cupulaten» oder «chlamydoten» Samenanlagen der Piperaceen wird man unter diesen Umständen wohl mit einiger Skepsis begegnen müssen.

In der ihm eigenen unkonventionellen Weise benutzt auch CROIZAT (1964) die NOZERAN-EMBERGERSche Darstellung der *Houttuynia*-Infloreszenz, um damit seine morphologischen Ideen zu begründen. Nach seiner Meinung kann man die *Magnolia*-Blüte auch als Infloreszenz auffassen, man brauche sich hierzu nur die Sporophylle in anderer Verteilung vorzustellen derart, dass ein Fruchtblatt jeweils von einer Gruppe von Staubblättern umgeben wird. Den Nachweis, dass es solche Erscheinungen wirklich gibt, glaubt CROIZAT anhand der *Houttuynia*-Infloreszenz erbringen zu können.

Hier ist indessen eine bedauerliche Verwirrung der Begriffe eingetreten, die denn auch zu einigen Missverständnissen (ROHWEDER 1967, S. 413, CROIZAT 1968, S. 391 bis 393) beigetragen hat. So verschieden die Auffassungen über das Verhältnis der Blüte zur Infloreszenz, so gross auch in manchen Fällen die praktischen Schwierigkeiten bei der Unterscheidung von Euanthien und Pseudanthien sein mögen, so besteht doch Einigkeit darüber, dass unter einer Blüte ein Organkomplex verstanden werden sollte, bei dem die lateralen Organe, speziell die Sporophylle (bzw. ihre Äquivalente in der «New Morphology»), direkt einer einfachen Achse ansitzen, während eine Infloreszenz aus mehreren bis vielen solcher mit Sporophyllen (oder ihren Äquivalenten) besetzter Achsen besteht. Wenn überhaupt noch eine Kommunikation möglich sein soll, wird man wohl diese oder eine ähnliche Definition zugrundelegen müssen.

Akzeptiert man dies, so wird man die *Magnolia*-Blüte in ihrem heutigen Bau zunächst einmal als Blüte anzusehen haben. Dann würde sie aber durch blosse Verschiebung und Umgruppierung der Sporophylle entlang der Blütenachse durchaus nicht «ipso facto in eine Infloreszenz verwandelt», sondern sie bliebe auch bei der von CROIZAT skizzierten Anordnung (1964, Fig. 7, 8) immer noch eine Blüte und könnte höchstens als ein noch nicht benannter Sonderfall gelten, auf den vielleicht der Begriff einer «Pseudinfloreszenz» passen würde.

Ob es etwas Derartiges überhaupt geben kann, ist sehr fraglich. Nach allem, was wir über die Funktionsweise des Vegetationspunktes wissen, scheint er gar nicht in der Lage zu sein, Staubblätter und Fruchtblätter in solchen gemischten Gruppen hervorzubringen, wie sie CROIZAT sich vorstellt. Dazu bedürfte es der Bildung neuer seitlicher Vegetationspunkte, die in der gewohnten Folge Staubblätter und Fruchtblätter ausgliedern, und das hiesse nichts anderes, als dass die Sporophyllgruppen an Seitenachsen zu stehen kämen, das Ganze also definitionsgemäss eine Infloreszenz darstellen würde.

Mit Sicherheit besitzt *Houttuynia* eine mehrachsige Infloreszenz. Die Seitenblüten sind als solche durch ihre Stellung in den Achseln von Brakteen und die Symmetrieverhältnisse ihrer Organe gekennzeichnet und, obwohl dies hier nicht untersucht wurde, lässt sich doch ziemlich sicher voraussagen, dass auch die geforderten axillären Blüten-Vegetationspunkte nachweisbar sein werden. Die Organe der Endblüte aber entsprechen weder ganzen Seitenblüten noch einzelnen ihrer Organe, sondern den Brakteen im Hauptteil der Infloreszenz. Es ist daher nicht ersichtlich, was die *Houttuynia*-Infloreszenz mit CROIZATS gedanklicher Konstruktion einer *Magnolia*-«Pseudinfloreszenz» zu tun haben sollte.

Nicht ohne Weiteres zu widerlegen wäre die Behauptung, dass die *Magnolia*-Blüte in Wahrheit ein aus monostaminalen und monokarpellaten Seitenblüten zusammengesetztes Pseudanthium sei. Immerhin lassen sich aber einige gute Gründe für das Vorhandensein von Euanthien in der ganzen Ranales-Verwandtschaft anführen wie etwa die Ontogenese der Blüte (z. B. TUCKER 1960), das grundsätzliche Fehlen von Brakteen innerhalb der Blüten und auch die schon erwähnten Antholysen. Solange daher keine überzeugenderen Argumente für eine dennoch komplexe Natur der Ranales-Blüte vorgebracht werden können als erdachte Ahnenformen, die den Anschein einer phylogenetischen Ableitung zu erwecken suchen, als Vergleiche mit noch ungenügend verstandenen Infloreszenzen aus ganz anderen Verwandtschaftskreisen oder als die Internodienlänge an der Blütenachse (Schisandraceen) und Ähnliches mehr, solange wird man davon ausgehen müssen, dass die Ranales- und damit auch die *Magnolia*-Blüte ein Euanthium ist.

Es lässt sich daher abschliessend die Feststellung nicht umgehen, dass CROIZATS *Magnolia*-Infloreszenz, ob nun als Pseudanthium oder als «Pseudinfloreszenz», tatsächlich nur in seiner Vorstellung existiert, ihr Vorkommen oder auch nur die Möglichkeit ihres Vorkommens in der Realität aber bisher nicht glaubhaft gemacht worden ist.

Zusammenfassung

Die Blätter des vegetativen Sprosses stehen alternierend in zwei Orthostichen; scheinbar spiralförmige Anordnung kommt durch Drehung des Stengel zustande.

In der Infloreszenz werden die Orthostichen rasch, in manchen Fällen bis auf 12, vermehrt. Gleichzeitig besteht die Tendenz zur Bildung miteinander alternierender, 4–6zähliger quirlartiger Blütengruppen. Im Bereich der Endblüte nimmt die Zahl der Orthostichen wieder ab.

Die Seitenblüten in den Achseln der Brakteen werden im Spitzenteil der Infloreszenz rückgebildet und verschwinden schliesslich ganz. Die Endblüte setzt sich daher

nicht aus monomeren Seitenblüten zusammen, sondern aus fertilisierten Brakteen; sie stellt folglich kein Pseudanthium dar, sondern ist eher mit einer Pelorie zu vergleichen. Die blütenmorphologischen Konzepte von NOZERAN, EMBERGER, CROIZAT und MEEUSE, soweit sie sich auf die *Houttuynia*-Infloreszenz beziehen oder aus dieser abgeleitet werden, gehen demnach von irrtümlichen Voraussetzungen aus.

Summary

The alternate leaves of the vegetative shoot are arranged in two ranks; apparent spiral disposition is due to torsion of the axis.

In the inflorescence the orthostichies multiply rapidly, sometimes up to 12. At the same time there is a tendency to form alternating, 4–6-merous, whorl-like groups of flowers. In the region of the terminal flower the number of orthostichies decreases again.

At the tip of the inflorescence the lateral flowers in the axils of the bracts become reduced and finally disappear; hence the terminal flower is not composed of monomerous lateral flowers but of fertilized bracts, i. e. it is a peloria-like structure rather than a pseudanthium. Therefore, the concepts of floral morphology of NOZERAN, EMBERGER, CROIZAT and MEEUSE, as far as they apply to or are derived from the inflorescence of *Houttuynia*, are based on erroneous assumptions.

Literatur

- BRAUN, A. (1831): Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt. Verhdl. kais. Leopold. Carol. Akad. Naturf. 15. 1. Abt.: 195.
- CROIZAT, L. (1964): Thoughts on high systematics, phylogeny and floral morphology, with a note on the origin of the Angiospermae. *Candollea* 19: 17–96.
- (1968): Notice. *Atti ist. bot. lab. crittogam. Univ. Pavia Ser. 6. 4:* 390–397.
- EMBERGER, L. (1964): L'inflorescence vue sous l'angle dynamique et phylogénétique. *Mem. Soc. Bot. France 1964:* 9–16.
- ENDRESS, P. (1970): Die Infloreszenz der apetalen Hamamelidaceen, ihre grundsätzliche morphologische und systematische Bedeutung. *Bot. Jb.* 90: 1–54.
- HACCIUS, BARBARA (1939): Bedeutung der Distichie für die Blattstellung bei den Dikotylen. *Bot. Archiv* 40: 58–150.
- HAGERUP, O. (1934/39): Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae. *K. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.* 11: 1–83, 13: 1–60, 14: 1–34, 15: 1–38.
- HEEL, W. A. VAN (1962): Miscellaneous teratological notes together with some general considerations. I. *Hyacinthus orientalis*. *Proc. K. Nederl. Akad. Wetensk. Amsterdam Ser. C.* 65: 392–395.
- LAM, H. J. (1948): Classification and the New Morphology. *Acta Biotheoretica* 8: 107–154.
- (1950): Stachyosporry and phyllosporry as factors in the natural system of the Cormophyta. *Sv. bot. Tidskr.* 44: 517–534.
- MAEKAWA, F. (1949): Inflorescence of *Houttuynia* (Polypara) as an example showing phyllotaxis tendency (Japan.). *J. Jap. Bot.* 23: 102–105.
- MEEUSE, A. D. J. (1966): *Fundamentals of phytomorphology*. New York.
- MEYER, E. H. F. (1827): De *Houttuynia* atque *Saurweiss*. *Regiomonti*.

- MURTY, Y. S. (1960): Studies in the order Piperales. VII. A contribution to the morphology of *Houttuynia cordata*. *Phytomorphology* 10: 329–341.
- NELSON, E. (1954): Gesetzmässigkeit der Gestaltwandlung im Blütenbereich. Chernex-Montreux.
- NOZERAN, R. (1955): Contribution à l'étude de quelques structures florales. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 11 e. sér. 16: 1–224.
- RAJU, M. V. (1961): Morphology and anatomy of the Saururaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 48: 107–124.
- ROHWEDER, O. (1967): Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 77: 376–432.
- TUCKER, SHIRLEY C. (1960): Ontogeny of the floral apex of *Michelia fuscata*. *Amer. J. Bot.* 47: 266–277.