

„Appendices“ am Gynoeceum der Xyridaceen

Morphogenie, Funktion und systematische Bedeutung¹

Von THOMAS STÜTZEL

Abteilung Spezielle Botanik, Universität Ulm

(Mit 11 Abbildungen)

Eingegangen am 27. September 1989

Summary

Floral ontogeny, especially the ontogeny of the gynoeceum and the „appendages“ in Xyridaceae (*Xyris* and *Abolboda*) and Eriocaulaceae (*Eriocaulon*, *Paepalanthus*, *Syngonanthus* and *Leiothrix*) have been studied. It is shown that the stylar appendages in both families have a very similar primary morphogenesis. The apical part of the young carpel primordium divides into three parts, the lateral two develop to stigmata, the median part becomes a carinal appendage. In trimerous Eriocaulaceae with appendages each of the three carpels develops an appendage which during anthesis functions as a nectar secreting gland. In *Abolboda* all three appendages are formed during primary morphogenesis, but the appendage of the median (abaxial) carpel stops its development at an early stage and, when the flower is in anthesis, appears as a small rudiment in comparison to the lateral two. The calix is dimerous in both spp. of *Abolboda* that have been investigated, the median (abaxial) sepal is formed in primary morphogenesis, however in mature flowers no rudiment can be found. The study shows, that it is highly probable, that the appendages in Eriocaulaceae and Xyridaceae have to be regarded as a synapomorphy. This causes some problems in respect to phylogeny because in both families actually the genera with appendages are regarded as the derived ones. According to our results however these genera must be regarded as the more primitive ones in both families, or at least in one of the two families. In the latter case one of the two families would necessarily turn out as a parayphyletic group. It seems that within the Xyridaceae the appendages are a derived character whereas in Eriocaulaceae they are a primitive character. *Eriocaulon* and *Mesanthemum*, within Eriocaulaceae the only two genera without appendages have lost them secondarily.

¹ Erweiterte Fassung eines beim Symposium „Morphologie, Anatomie und Systematik“ am 15. 9. 89 in Wien gehaltenen Vortrages.

Einleitung

In verschiedenen Systemen werden die Xyridaceen als die den Eriocaulaceen am nächsten oder zumindest sehr nahe stehende Familie angesehen. Meist wird dabei auf die eigenartigen Griffelanhängsel verwiesen, die in beiden Familien vorkommen (HAMANN 1961, DAHLGREN et al. 1985). Ob es sich dabei allerdings überhaupt um homologe Bildungen handeln kann, war bisher nicht bekannt. HAMANN (1961 S. 735) weist auf scheinbare Unterschiede in der Stellung der Griffelanhängsel zu den Karpellen bei Xyridaceen und Eriocaulaceen hin. Für die Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Commelinales sensu DAHLGREN kann es von entscheidender Bedeutung sein, ob sich die Homologie dieser Griffelanhängsel bei Xyridaceen und Eriocaulaceen durch ontogenetische Studien belegen oder ausschließen läßt.

Material und Methoden

Aus der Familie der Xyridaceen wurden die Arten *Abolboda grandis* Grieseb. und *A. macrostachya* Malme sowie *Xyris jupicai* Rich. untersucht. Von beiden *Abolboda* Arten stand Alkoholmaterial aus der Sammlung der Royal Bot. Gardens Kew zur Verfügung. Wegen der geringen Materialmenge wurden von beiden Arten nur je zwei Köpfchen präpariert. *Xyris jupicai* Rich. sowie die untenstehenden Eriocaulaceen-Arten wurden 1981 am Wildstandort in Rio Grande do Sul (Brasilien) gesammelt. Belege der untersuchten *Abolboda*-Arten befinden sich in der Alkoholsammlung der Royal Bot. Gardens Kew, Belege der anderen untersuchten Arten in der Staatssammlung München (M) und im Herbarium der UFRGS in Porto Alegre RS-Brasilien (ICN).

Xyridaceae:

Abolboda grandis Grieseb. var *grandis*, ZARUCCHI Nr. 2046 Alkoholsammlung Nr. 44669 K; Mitu and vicinity, along Rio Vaupes at Circasia, Colombia.

Abolboda macrostachya Sruce ex Malme, ZARUCCHI Nr. 2010 Alkoholsammlung Nr. 44670 K; Mitu am Wildstandort in Rio Grande do Sul (Brasilien) gesammelt. Belege der untersuchten *Abolboda*-Arten befinden sich in der Alkoholsammlung der Royal Bot. Gardens Kew, Belege der anderen untersuchten Arten in der Staatssammlung München (M) und im Herbarium der UFRGS in Porto Alegre RS-Brasilien (ICN).

Xyris jupicai Rich.: STÜTZEL 1981 s.n. M. ICN.

Eriocaulaceae:

Paepalanthus planifolius (Bong.) Koern.: Serra bei Alfredo Wagner SC-Brasilien, STÜTZEL s.n. 1981 M, ICN.

Leiothrix flavescens (Bong.) Ruhl.: bei Torres RS-Brasilien, STÜTZEL 1981 s.n. M, ICN.

Syngonanthus caulescens (Poir.) Ruhl. Faxinal bei Torres RS-Brasilien, J. L. WAECHTER Nr. 1093 ICN, M.

Eriocaulon megapotamicum Malme: Capao de Canoa RS-Brasilien STÜTZEL 1981 s.n. M, ICN.

Die Köpfchen wurden in der üblichen Weise unter der Stereolupe präpariert, einer critical point Trocknung unterzogen und im REM untersucht. Dabei wurde besonderer Wert darauf gelegt, daß alle in einem Köpfchen vorhandenen Blüten in ihrer richtigen ontogenetischen Reihenfolge erfaßt wurden.

Ergebnisse

1. *Xyris jupicai* Rich.

Die Ausgliederung der Blütenorgane beginnt mit den beiden seitlichen Kelchblättern (siehe auch STÜTZEL 1984 Tafel 5). Dabei fällt auf, daß das linke Kelchblatt etwas stärker entwickelt ist als das rechte. Das mediane, bei den Xyridaceen abaxial stehende Kelchblatt erscheint erst etwas später und fast gleichzeitig mit den Anlagen der Petalen. Die zunächst einheitlichen Stamen-Petalumanlagen spalten sich dann in zwei Teile auf, von denen der innere zum Staubblatt wird (Abb. 1 a - c). Das dritte Kelchblatt schiebt sich nun zwischen den beiden seitlichen über die Blütenanlage und hüllt diese während der weiteren Entwicklung kapuzenartig ein. Bei Beginn der Anthese reißt es an seiner schmalen Basis ab und wird mit der sich streckenden Blüte aus dem schützenden Tragblatt herausgeschoben, worauf es dann vertrocknet und abfällt. Die Anlage des Gynoeceums zeichnet sich zunächst als meristematischer Pflock ab, der in etwa den Grundriß eines gleichseitigen Dreiecks hat (Abb. 1 c). Am oberen Rand dieses Pflocks beginnen sich die Karpellränder fast gleichmäßig aufzuwölben, so daß die Karpellgrenzen vor allem durch die deutlich sichtbaren parietalen Plazenten markiert werden (Abb. 1 d, e). Der basale Teil erweitert sich dann zur Ovarhöhle, während der obere Rand durch weiteres Wachstum zuerst den Griffel (Abb. 1 f, 2 a) und nach Aufteilung in drei durch schmale Spalten getrennte Äste die Narbenanlagen bildet (Abb. 2 b, c). In der Knospenlage werden die Narbenäste durch das derbe Tragblatt flach an die Tragblätter der jüngeren Blüten gedrückt (Abb. 2 d - f). Die zwischen den Petalen stehenden Staminodien teilen sich erst deutlich nach der Ausdifferenzierung der Pollensäcke an den Stamina in zwei Äste. Diese beiden Äste wachsen auf die Filamente der Staubgefäße zu und umschließen sie, indem sich jeder Ast an der Spitze wiederum zweiteilt. Dieser Vorgang fällt mit dem Beginn der Ausgliederung der perlschnurartigen Haare an den Staminodien zusammen. Die vor und hinter den Staubgefäßen etwas ungeordnet durcheinander nach oben wachsenden Haare benachbarter Staminodien führen zu einer relativ stabilen Verbindung benachbarter Petalen. Die extrorsen Antheren öffnen sich bereits vor der Anthese durch einen Längsriß, und der Pollen wird in den zwischen Antheren und Petalen gelegenen Teil der Staminodien entleert. Der zwischen Antheren und Narben liegende Teil der pinselförmigen Staminodien wird nicht mit Pollen beladen und verhindert so eine Selbstbestäu-

bung. Obwohl drei durch kurze Stielchen deutlich voneinander getrennte Narbenflächen vorliegen, dürften wegen der einheitlichen Ovarhöhle mit parietaler Plazentation von jedem der drei Narbenteile aus alle Samenanlagen befruchtet werden können.

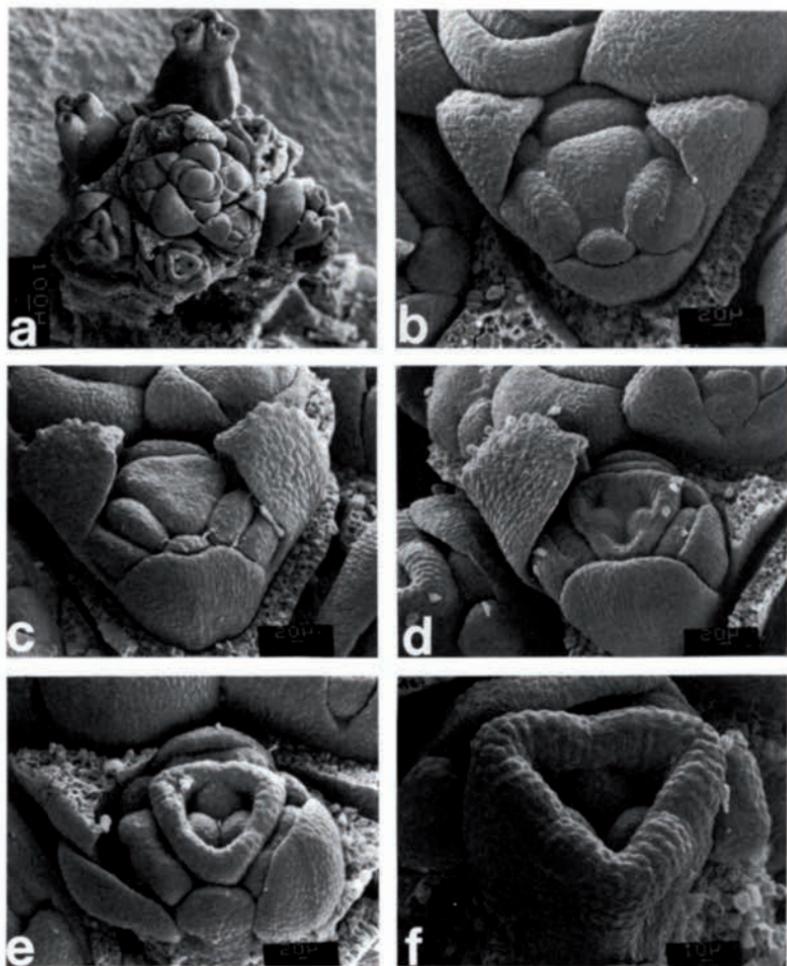


Abb. 1. *Xyris yupicai* Rich. a – Spitze der köpfchenförmigen Infloreszenz, Tragblätter sowie Blütenhülle der älteren Blüten entfernt; b – junge Blüte bei beginnender Ausgliederung des Gynoceums; c – die Karpellränder werden sichtbar; d, e – Karpellränder und parietale Plazenten sind angelegt; f – die Bildung des Griffels beginnt.

Nach der Anthese kehrt das derbe Tragblatt wieder in seine ursprüngliche Position zurück und schützt die Frucht, durch deren papierartig dünnes Perikarp die Samen bis zur Samenreife durchscheinen. Die heraushängen-

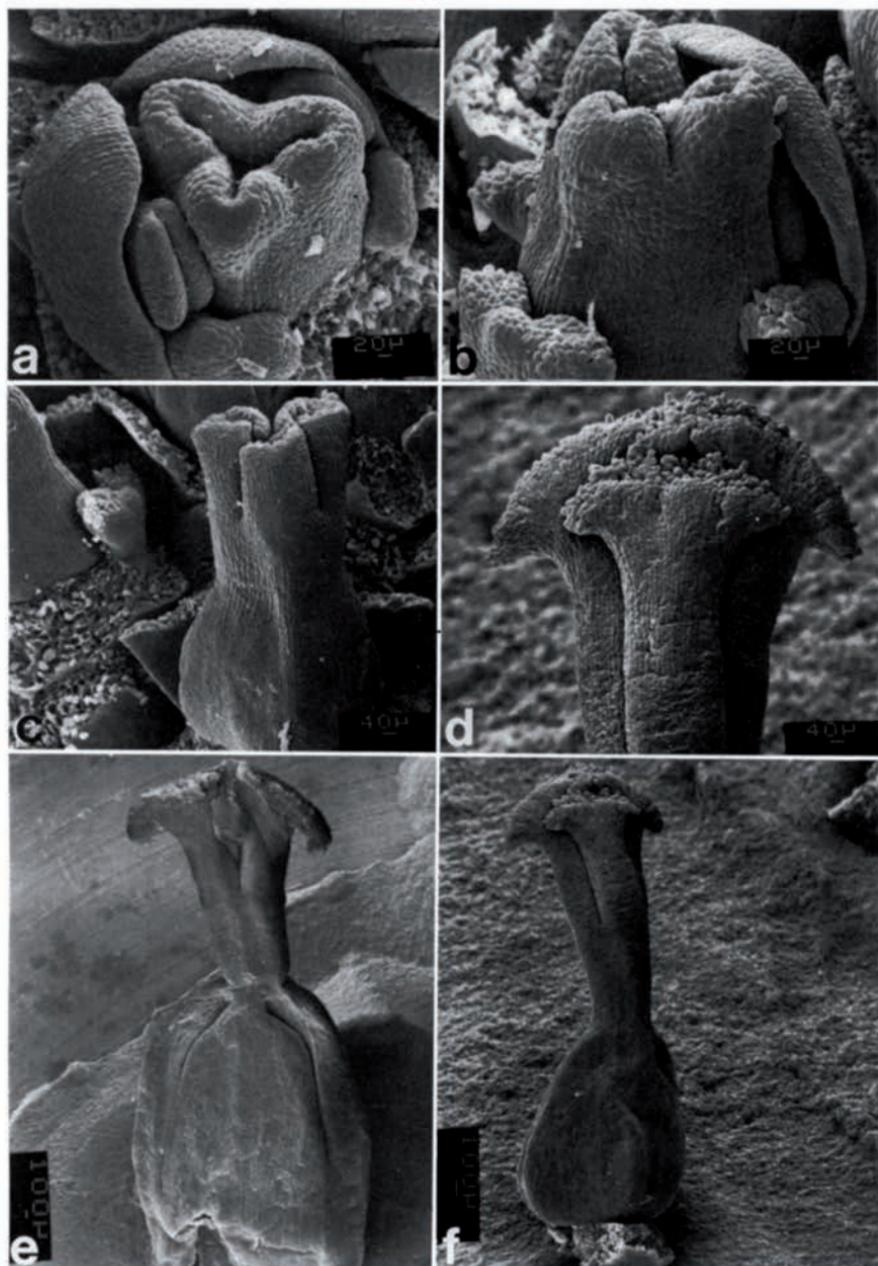


Abb. 2. *Xyris yupicai* Rich. a – Bildung des Griffels; b – beginnende Narbendifferenzierung; c – Narbe fertig angelegt; d – vor der Anthese sind die Narbenäste den Tragblättern der jüngeren Blüten flach angepreßt; e, f – Gynoeceum kurz vor der Anthese von adaxial (e) und von abaxial (f), die in e deutlichen Wülste sind lediglich Falten der bis zur Samenreife papierartig dünnen und durchscheinenden Fruchtwand.

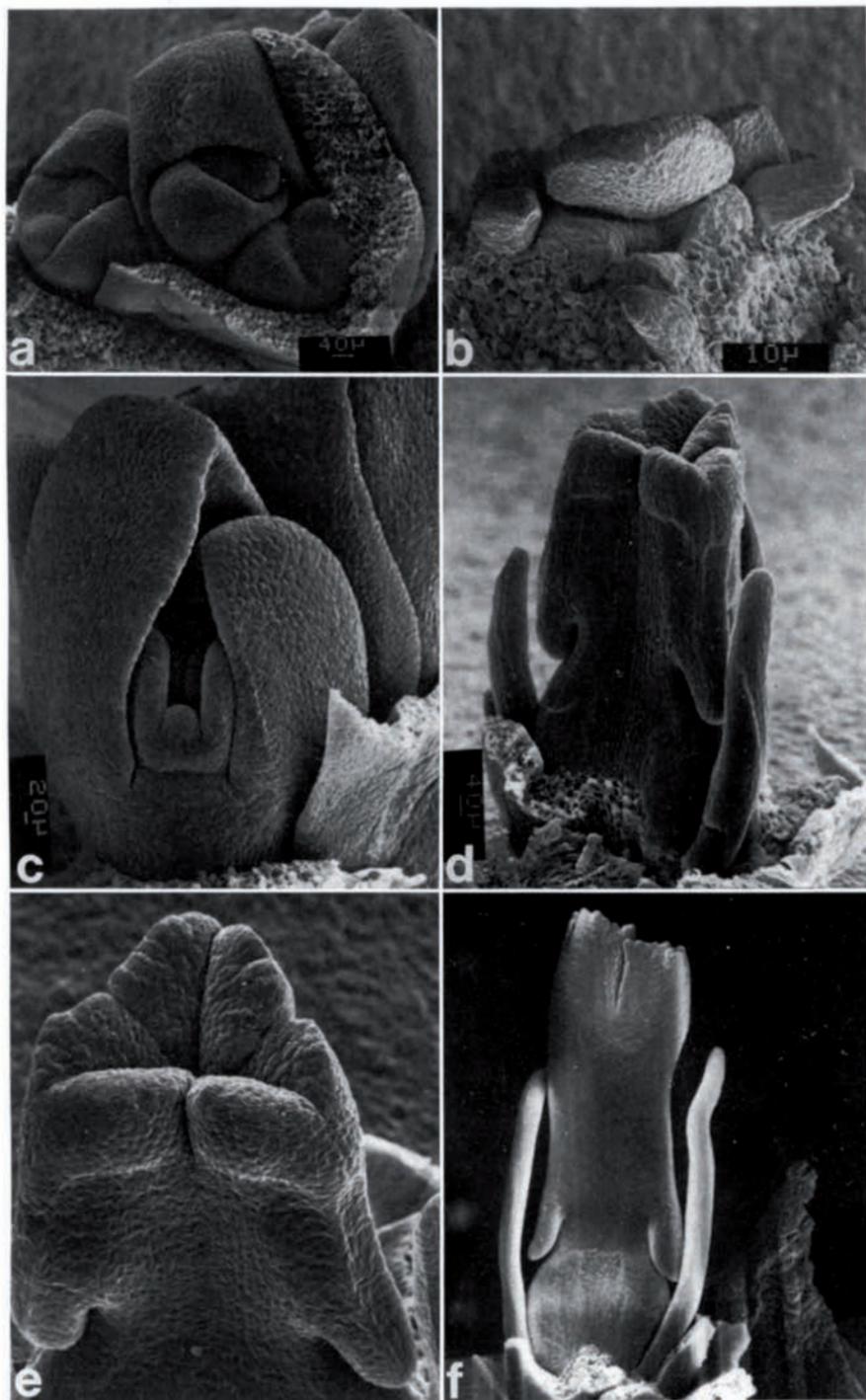
den Blütenteile verwelken, vertrocknen und fallen schließlich ab, so daß das verblühte Köpfchen sich kaum von dem Zustand vor dem Aufblühen unterscheidet. Erst bei der Samenreife spreizen sich die nun trockenen, braunen Tragblätter wieder ab, und die Samen der sich zunächst dorsizid öffnenden, später vertrocknenden und ganz zerfallenden Frucht werden durch Pendelbewegungen der langen Schäfte ausgestreut.

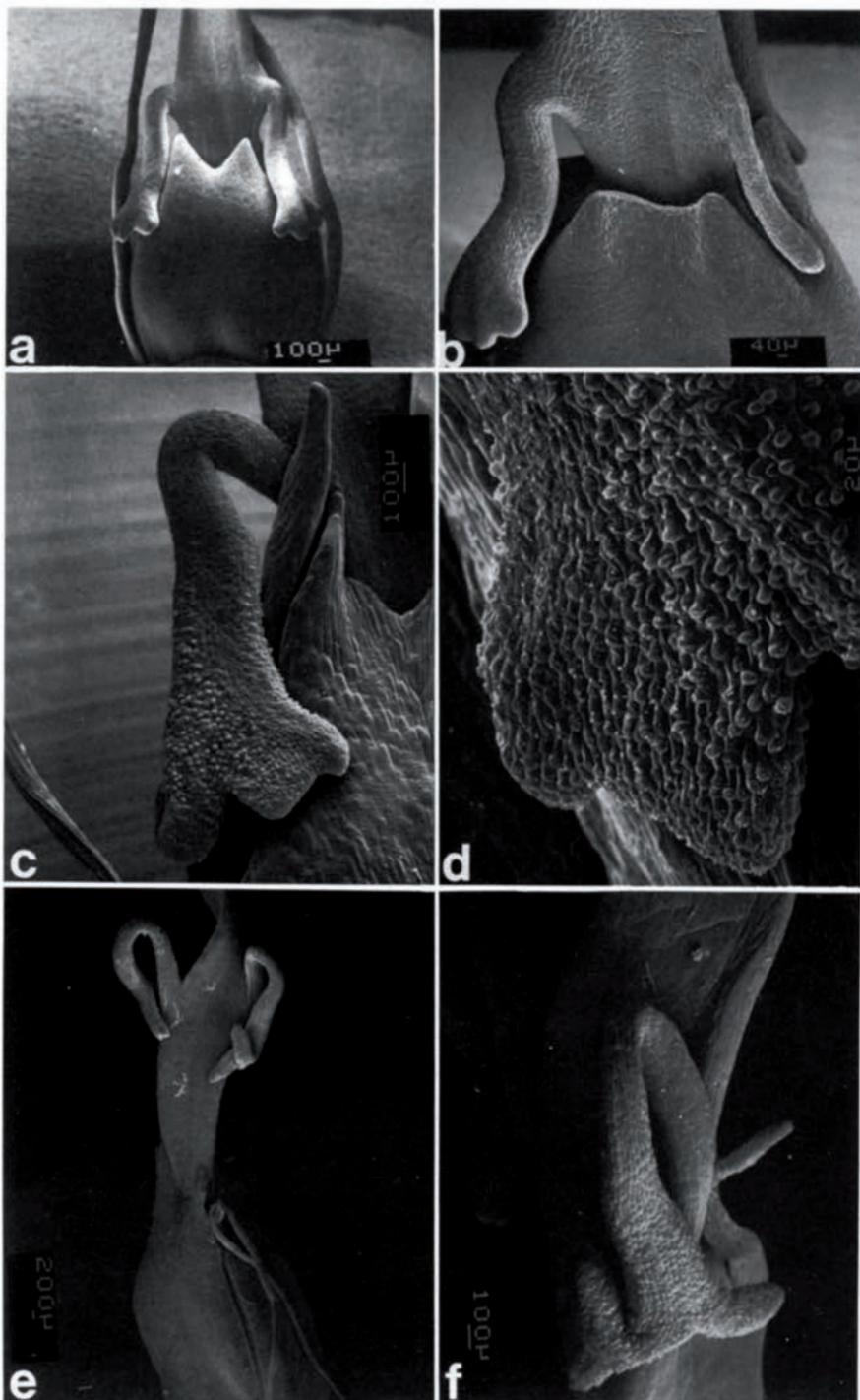
2. *Abolboda grandis* Grieseb.
und *Abolboda macrostachya* Spruce ex Malme

Die Anzahl der Blüten in einem Köpfchen ist hier viel geringer als bei *Xyris jupicai*, und der Entwicklungsunterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blüten ist wesentlich größer. Auch hier beginnt die Blütendifferenzierung mit der Ausgliederung der beiden seitlichen Kelchblätter. Die Förderung des linken Kelchblattes ist dabei noch auffallender als bei *Xyris jupicai* (Abb. 3 a, c). Das dritte, bei den Xyridaceen sonst median vorne stehende Kelchblatt wird bei beiden untersuchten *Abolboda*-Arten viel später als die beiden anderen und etwa gleichzeitig mit den Petalen angelegt (Abb. 6c). Das Primordium des medianen Kelchblattes entwickelt sich jedoch nicht weiter, und in etwas älteren Anlagen ist nur noch die Blattachsel dieses dritten Sepalums als schwache Einkerbung sichtbar (Abb. 6 d, 3c). Die junge Blütenanlage bietet so von der Seite einen ungewöhnlichen Anblick und scheint dem Alternanzprinzip für die Blattstellung nicht zu genügen (Abb. 3c). Petalen und Antheren entwickeln sich in gleicher Weise wie bei *Xyris jupicai* aus einem zunächst einheitlichen Primordium. Die drei Petalenanlagen sind allerdings nicht gleich groß, sondern das dem geförderten Kelchblatt gegenüberliegende Petalum eilt den beiden anderen im Wachstum etwas voraus² (Abb. 6 e, f). Dieser Unterschied scheint sich aber im Verlauf der weiteren Entwicklung wieder zu verwischen. Die drei Staminodien bleiben in der Entwicklung im Vergleich zu *Xyris jupicai* in der

² TIEMANN (1985) gibt als gefördertes Petalum das median hintere an. Wegen der geringen Materialmenge konnte nicht geklärt werden, ob die unterschiedlichen Ergebnisse auf variablen Förderungstendenzen, auf unterschiedlichen Größenverhältnissen in der primären Morphogenese und in der späteren Entwicklung, oder in einem einfachen Beobachtungsfehler liegen.

Abb. 3. *Abolboda grandis* Grieseb. var *grandis* a – Infloreszenzspitze, die starke Förderung des linken Sepalums ist deutlich zu erkennen; b – Blütenanlage, Blütenhülle und die beiden vorderen Stamina entfernt, das median hintere Staubblatt, die drei Staminodien und die Karpellanlagen sind zu sehen; c – Blütenanlage, die beiden Sepalen, die lateralen Petalen sowie das median vorne stehende Staminodium sind zu sehen, der Pfeil bezeichnet die Achsel des dritten, verkümmerten Sepalums; e, f – junges Gynoeceum, der Aufbau der Narben aus je zwei getrennten Teilen ist gut erkennbar, die zu den bereits rückwärts gerichteten Anhängselanlagen herablaufenden Kanten lassen den ontogenetischen Zusammenhang noch erahnen; f – etwas älteres Staminodium, die Anhängselanlagen sind bereits an der Griffelbasis.





Größe deutlich zurück. Die Karpellanlagen differenzieren sich nicht aus einem einheitlichen Meristemflock, sondern aus drei einzelnen dreieckigen Anlagen (Abb. 3b, 7a). Diese Karpellanlagen haben im Grundriß etwa die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, wobei die der Blütenachse zugewandte Seite wesentlich kürzer ist als die beiden anderen Seiten. Die Ränder der Karpelle treten miteinander in Verbindung und die Karpelle wachsen zunächst gleichmäßig in die Höhe. Bald jedoch wachsen die Karpellanlagen im Bereich der Karpellflanken stärker in die Höhe als in dem auf die Staminodien gerichteten Bereich. Schließlich überholen die Karpellflanken im Längenwachstum die Karpellspitze, die dadurch zuerst in eine auswärts und letztlich in eine rückwärts gerichtete Position gerät. Aus den Karpellflanken werden im Verlauf der weiteren Entwicklung die Narben. Zu Beginn der Differenzierung der Narbenflächen ist die Zusammensetzung aus zwei Teilblöcken noch gut erkennbar (Abb. 3e, 5a), später wird sie durch die zunehmende Aufgliederung der Narbenoberfläche weitgehend verwischt (Abb. 5b - f). Bei der Anthese ist die Narbe stark zerteilt und erinnert etwas an den Schopf einer Palme, die in der Literatur übliche Beschreibung „becherförmig“ ist wenigstens für den Zustand bei der Anthese nicht besonders zutreffend. Die nach außen gerichtete ursprüngliche Spitze der Karpellanlage gerät durch das Vorseilen der Karpellflanken im Längenwachstum in eine nach rückwärts gerichtete Position (Abb. 7b, c). Durch ein interkalares Wachstum zwischen den jetzt weiter oben liegenden Rändern der Karpellflanken und der bereits tiefer liegenden Karpellspitze bleibt die ursprüngliche Karpellspitze an der Basis des sich so entwickelnden Griffels zurück. Diese rückwärts gerichteten Abschnitte entwickeln sich im folgenden zu den Griffelanhängseln des Gynoeceums (Abb. 7d - f, 3d - f, 4). Dabei bleibt das Anhängsel des median nach vorne gerichteten Karpells in der Entwicklung bald zurück und differenziert sich nicht mehr weiter (Abb. 4b, 7f). Die beiden seitlichen Anhängsel wachsen nach unten hin weiter und verbreitern sich bei *A. grandis* in ihrem Spitzenbereich zu einem flachen, drei- bis fünfklappigen Gebilde (Abb. 4), bei *A. macrostachya* werden sie walzlich wurstförmig (Abb. 8). Noch vor der Anthese entwickelt der verbreiterte Spitzenbereich der Anhängsel eine warzig rauhe, papillöse Oberflächenstruktur, die vermuten läßt, daß den Anhängseln eine sekretorische

Abb. 4. *Abolboda grandis* Grieseb., Entwicklung von Appendices und Frucht; a - Ansicht von adaxial, die Anhängsel der beiden lateralen Karpelle sind gleich, der sich an der Griffelbasis in kommissuraler Position entwickelnde Wulst hat bereits die beiden Spitzen ausgegliedert; b - Ansicht von der Seite, das median vorne stehende Anhängsel bleibt in der Entwicklung gegenüber den seitlichen zurück; c - die Spitze auf den kommissuralen Aufwölbungen kommen dicht beieinander in karinaler Stellung unter den bereits papillösen Anhängseln zu liegen, ihre Fortsetzung nach unten markiert die präformierte dorsale Öffnungsstelle der Frucht; d - die papillöse Oberfläche ist einer der Hinweise auf eine sekretorische Funktion der Appendices; e - bei beginnender Anthese werden die Appendices durch interkalares Wachstum emporgehoben und inserieren jetzt deutlich über der Griffelbasis; f - einzelne Lappen der Appendices können nach rückwärts gerichtet sein.

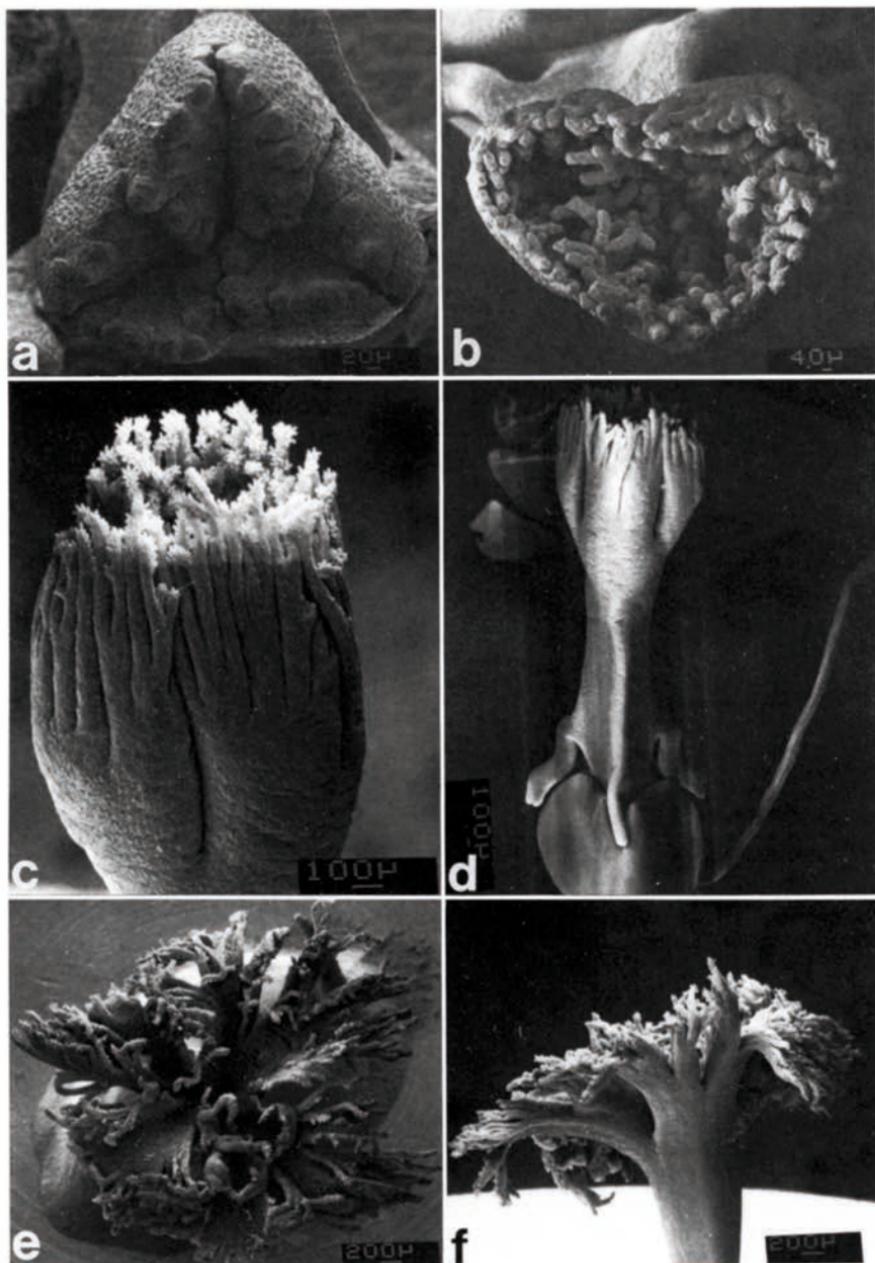


Abb. 5. *Abolboda grandis* Grieseb.; Narbenentwicklung, der Aufbau der Narben aus zwei getrennten Blöcken je Karpell ist in der Ontogenie gut zu verfolgen, in d ist die Grenze zwischen den beiden Blöcken eines Narbenastes mit einem Pfeil markiert; e, f – Narbe bei der Anthese.

Funktion zukommt (Abb. 4 c, d). Bei oder kurz vor der Anthese tritt erneut ein starkes Längenwachstum des Griffels ein, jetzt aber unterhalb der Ansatzstelle der Anhängsel. Die bis dahin an oder nahe der Griffelbasis inserierenden Anhängsel werden dadurch deutlich über den Griffelansatz emporgehoben und entspringen nun im unteren Drittel oder Viertel des langen, an der Spitze palmenartig aufgefächerten Griffels (Abb. 4 e).

Ungefähr zum Zeitpunkt der beginnenden Narbendifferenzierung wird an der Basis des Griffels in kommissuraler Position zu den Karpellen je eine wulstartige Aufwölbung sichtbar (Abb. 7 e). Diese Aufwölbungen gliedern je zwei Spitzen aus, so daß die Spitzen zweier benachbarter Wülste nahezu in karinaler Position zu liegen kommen (Abb. 4 a, e 8 c, d). Die Ausdifferenzierung dieser Spitzen erfolgt bei *A. macrostachya* später als bei *A. grandis*, sie liegen bei der ersten Art auch dichter beieinander und werden nicht so groß. Die Ränder der Wülste laufen auf dem Karpellrücken dicht nebeneinander zur Basis des Gynoeceums und markieren die Linie, an der sich die Frucht später lokulizid-dorsizid öffnen wird. Die Wand der reifenden Frucht ist relativ derb, im Spitzenbereich liegt ein massiver Abschnitt vor, der etwa ein Fünftel so lang ist wie die ganze Frucht und der in die sechs stark verholzenden Spitzen ausläuft. Der Griffel reißt bei *A. grandis* an der Basis zwischen diesen Spitzen ab. Die nur wenig verstärkten Seiten der Karpelle sind bei *A. grandis* durch die derben Kelchblätter geschützt, die aber von oben den Blick auf die Spitzen der Frucht frei lassen. Die Tragblätter sind bei *A. grandis* vergleichsweise klein und tragen zum Schutz der Frucht nicht bei. Bei *A. macrostachya* legen sich die sehr großen Tragblätter nach der Anthese wieder (ähnlich wie bei *Xyris*) über die Blüte, die heraushängenden Blütenteile vertrocknen und fallen ab, die Frucht ist nicht zu sehen.

Die Petalen sind bei *Abolboda* im basalen Teil zu einer Röhre verwachsen, die Filamente sind im Bereich der Kronröhre mit den Petalen verwachsen. Dabei fällt auf, daß das Leitbündel, das in das Filament zieht, erst unmittelbar an der Ansatzstelle am Petalum von einem Leitbündel des Petalums abzweigt. Während die Zellgrenzen der Epidermiszellen sonst bei Xyridaceen überall gerade verlaufen, sind sie im freien Abschnitt der Petalen bei *Xyris* und *Abolboda* stark gewellt. Die Staminodien sind bei beiden *Abolboda*-Arten fädig und ungefähr 1,5 mal so lang wie die Kronröhre. Bei *A. grandis* zeigen sie keine auffallende Oberflächenstruktur, während sie bei *A. macrostachya* im Spitzenbereich kurz vor der Anthese eine warzig papillöse Oberflächenstruktur entwickeln.

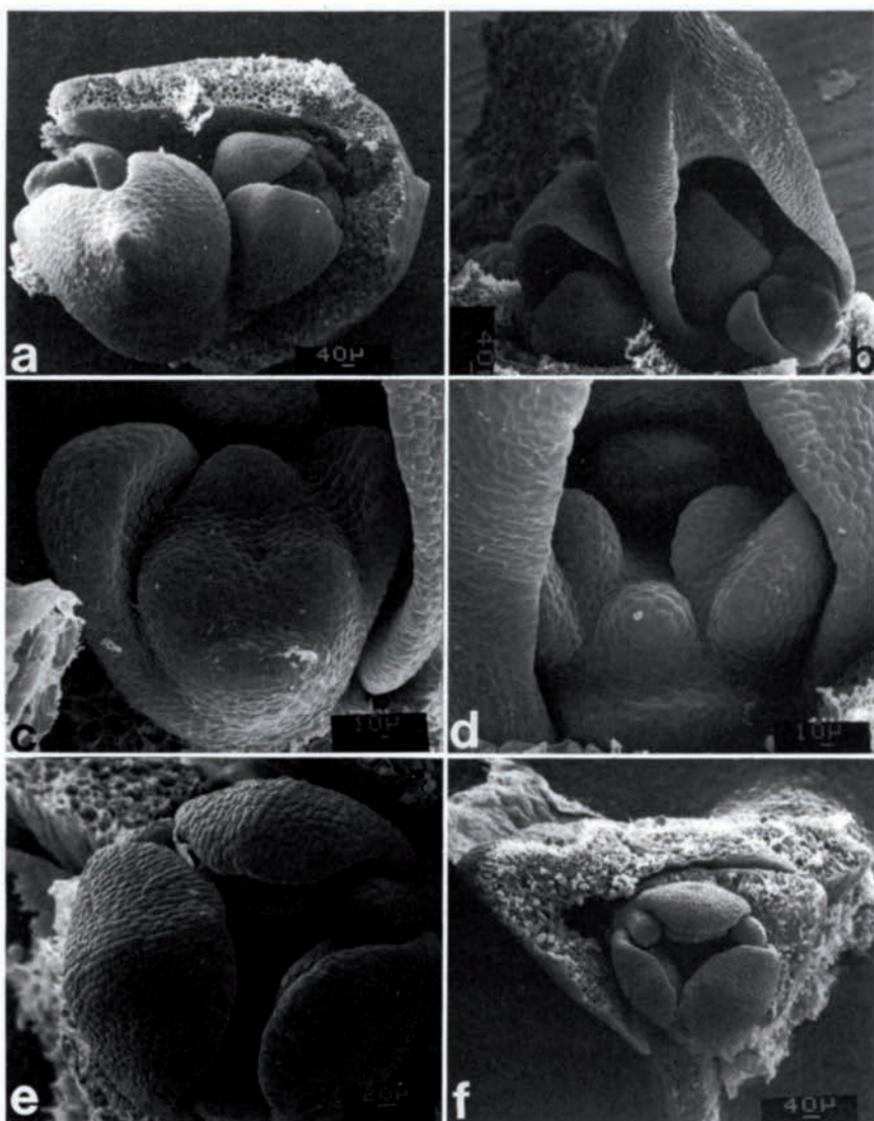


Abb. 6. *Abolboda macrostachya* Spruce ex Malme; a, b – Spitze der Infloreszenz, im Vergleich zu *Xyris* ist der Entwicklungsunterschied aufeinanderfolgender Blüten größer; c – Blütenanlage, das jüngere median vorne stehende Sepalum mit einem Stern markiert; d – etwas ältere Blütenanlage, das mediane Sepalum ebenfalls wieder markiert; e, f – nächst ältere Blütenanlage von der Seite und von oben, in f das dem geförderten Sepalum schräg vorne gegenüberliegende Petalum ist ebenfalls gefördert (Markierung).

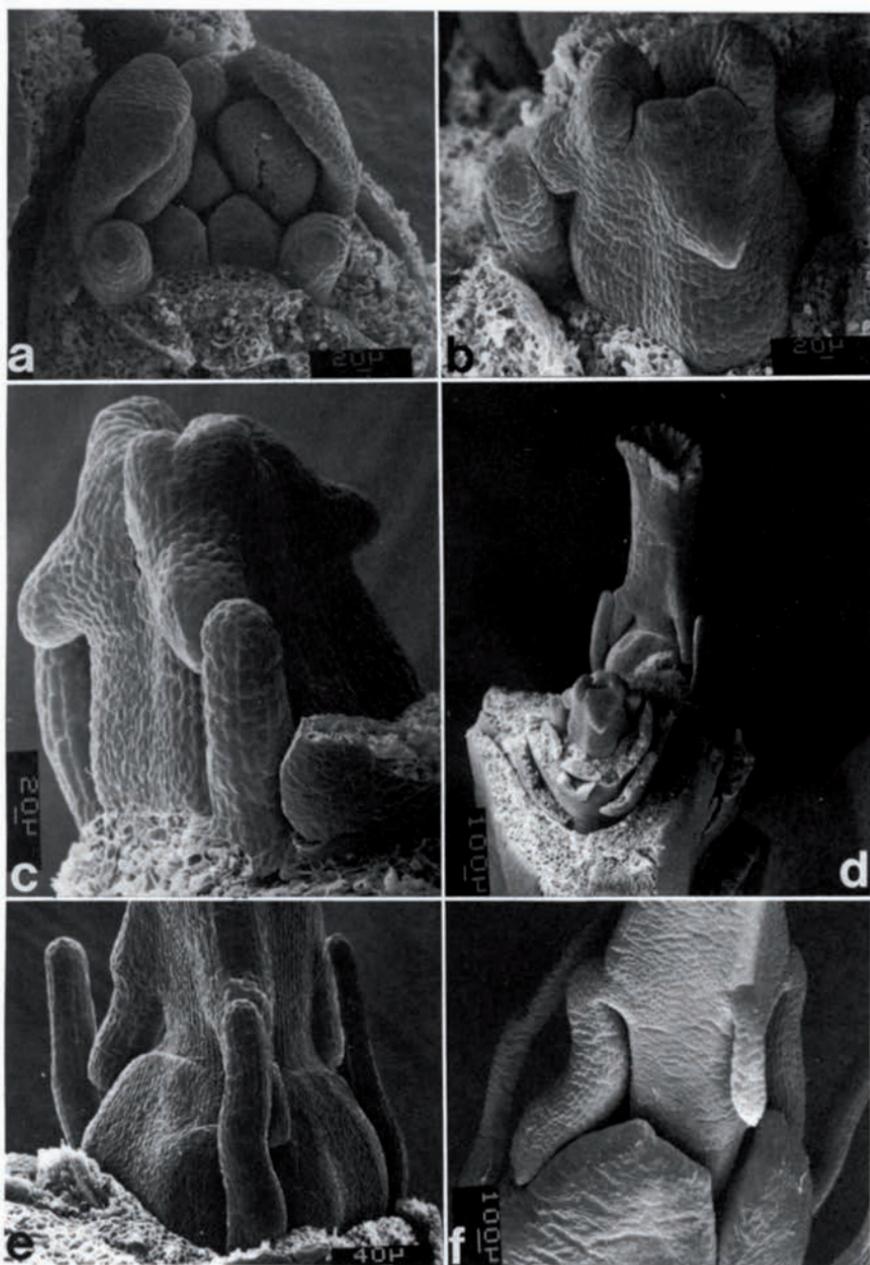


Abb. 7. *Abolboda macrostachya* Spruce ex Malme; a – gleiche Blütenanlage wie in Abb. 6e, f, das geförderte Petalum ist entfernt um den Blick auf die Karpellanlagen freizumachen; b, c – Gynoeceum der nächst älteren Blütenanlage, die späteren Appendices stehen noch nach außen ab, der ursprüngliche Karpellrand ist als nach außen abgekipptes Dreieck erkennbar; d – die Appendices sind bereits nach rückwärts gerichtet, die in b und c noch unterscheidbaren beiden Narbenbereiche jedes Karpells sind zu einer einheitlichen karinalen Narbe geworden; e – noch sind alle drei Anhängsel gleich groß, die Aufwölbung der Fruchtwand an der Griffelbasis beginnt bereits; f – Das mediane Anhängsel rudimentiert, die von den kommissuralen Aufwölbungen ausgehende Öffnungsnah ist bereits gut erkennbar, die beiden Spitzen auf dem kommissuralen Wulst sind noch nicht gebildet.

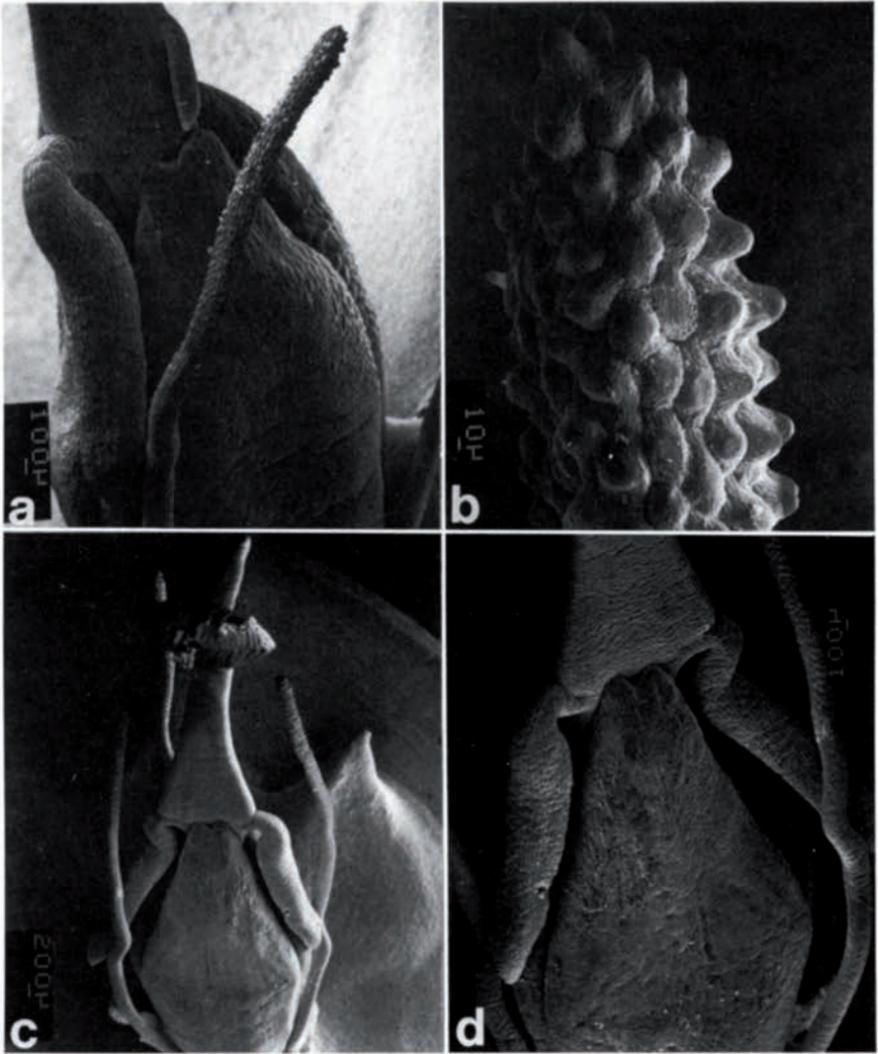


Abb. 8. *Abolboda macrostachya* Spruce ex Malme; Frucht und Staminodien kurz vor der Anthese; a – das rudimentierte vordere Anhängsel ist gut erkennbar; b – Spitze der hier papillösen Staminodien; c, d – die Spitzen auf den kommissuralen Wülsten sind viel schwächer als bei *A. grandis* ausgebildet.

3. *Paepalanthus planifolius* (Bong.) Koern.

Bei *P. planifolius* werden ebenfalls zuerst die beiden seitlichen Kelchblätter angelegt, das mediane (bei Eriocaulaceen hinten stehende) Kelchblatt wird kurz darauf sichtbar. Petalen und epipetale Stamina entstehen fast gleichzeitig, allerdings aus mehr oder weniger deutlich getrennten Anlagen.

Ein episeptaler Staubblattkreis wird nicht angelegt. Die Differenzierung in männliche und weibliche Blüten beginnt erst mit dem Abschluß der primären Morphogenese aller Blütenorgane (Abb. 9 a, b). Auch in weiblichen Blüten wird die Differenzierung der Pollensäcke oft noch begonnen, so daß sich weibliche Blüten erst an der beginnenden Differenzierung der Plazenten eindeutig erkennen lassen (Abb. 9 a, b). Für vergleichende Studien der primären Morphogenese spielt es daher keine Rolle, daß bei Eriocaulaceen (mit zwei Ausnahmen) immer eingeschlechtige Blüten vorliegen und Xyridaceen grundsätzlich Zwitterblüten haben.

Die Ränder der Karpelle gliedern sich im Spitzenbereich sehr früh in drei Teile (Abb. 9 b). Der mittlere Abschnitt entwickelt sich im weiteren Verlauf der Ontogenie zu einer Drüse (Abb. 9 c, d, 10). Diese Drüse³ ist während der gesamten Ontogenie und auch bei der Anthese immer nach oben gerichtet. Die beiden seitlichen Teile entwickeln sich zu fädigen Narben, die dann paarweise in kommissuraler Stellung stehen. Die Nektarproduktion der Drüsen setzt mit der Anthese ein. Nach der Anthese führt der zähe, klebrige Nektar zu Verklebungen der verwelkenden Blütenorgane, die eine für die Bestimmung erforderliche Analyse fast unmöglich machen.

Die beiden benachbarten Narbenäste können wie bei *P. planifolius* an der Basis miteinander verwachsen, und durch nachfolgendes interkalares Wachstum im basalen Bereich entsteht dann eine an der Basis einfache, distal aber zweigeteilte Kommissuralnarbe (Abb. 10 d). Der verwachsene Abschnitt kann so lang werden, daß er, wenn bei vertrockneten Blüten die beiden distalen Narbenäste abgebrochen sind, irrtümlich für die ganze Narbe gehalten wird. Ein solcher verwachsener Abschnitt kann aber auch ganz fehlen, so daß die Narbenäste bis zur Ansatzstelle am Griffel zweiteilig sind. Durch interkalares Wachstum unterhalb der Ansatzstelle der Drüsen kann bei manchen Arten ein einheitlicher Griffel gebildet werden, an dessen Ende Narben und Drüsen auf gleicher Höhe inserieren. Der Griffel wird dabei nicht länger als die Narbenäste.

³ Diese Drüsen werden in der Literatur meist als Appendices bezeichnet (RUHLAND 1903, MARTIUS 1903, EICHLER 1875). BONGARD (1831) hat sich erstmals näher mit der Frage ihrer Homologisierung auseinandergesetzt und hält sie „für die wahren Narben“. Er bezeichnet konsequenterweise die kommissuralen Bildungen als Appendices und weist ausdrücklich darauf hin, daß für ihn auf Grund von Herbarstudien nicht entscheidbar sei, welche der beiden Bildungen nun als Narbe fungiere. Die gegensätzliche Verwendung der Termini hat später verschiedentlich zu Mißverständnissen geführt. So wirft RUHLAND (1903) RONTE (1891) vor, über Dinge zu schreiben, die er gar nicht gesehen haben kann, und auch ich habe mich anfangs nicht an die verbreitete Terminologie von MARTIUS und EICHLER gehalten (STÜTZEL 1981), sondern wie auch HIERONYMUS (1888) zunächst die morphologischer Denkweise eher angepaßte Bezeichnungsweise BONGARDS übernommen. In der Regel kann man diesem Problem, wie auch bei HENSOLD (1988) vorgeschlagen, aus dem Wege gehen, wenn man die Appendices bei den Eriocaulaceen ihrer Funktion entsprechend als Drüsen bezeichnet, allerdings gibt es Arten, bei denen sie diese Funktion vermutlich sekundär verloren haben (z. B. *Syngonanthus chrysanthus*).

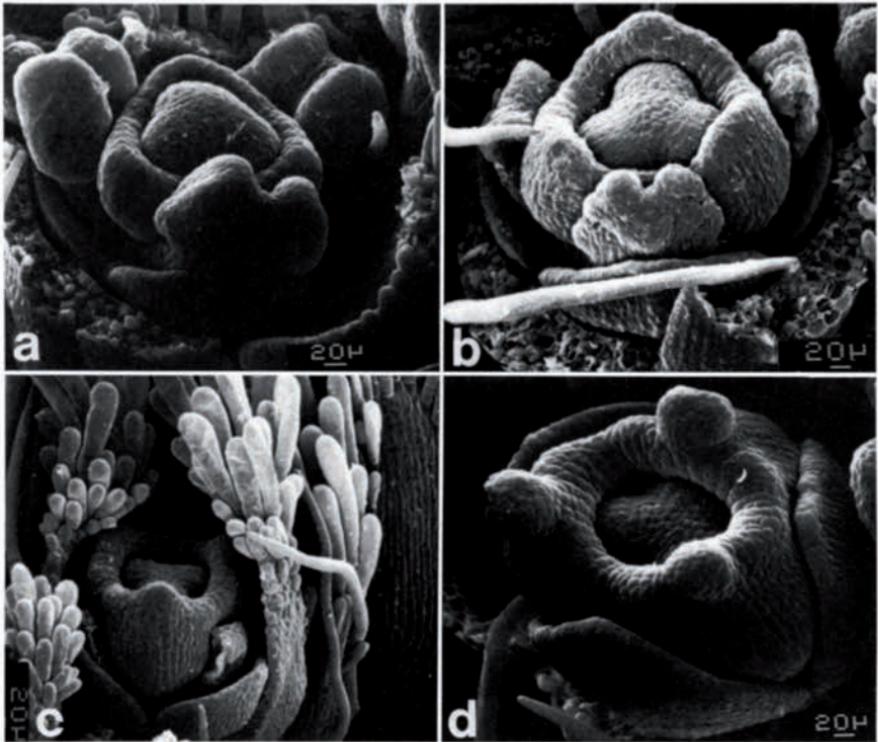


Abb. 9. *Paepalanthus planifolius* (Bong.) Koern.; a – beginnende Differenzierung der in diesem Stadium zentralen Plazenta zeigt, daß es sich um eine junge weibliche Blüte handelt, obwohl die Antheren gut entwickelt erscheinen; b – die Antheren degenerieren erst jetzt, gleichzeitig wird die Dreigliederung der Karpellspitze durch Ausbildung seitlicher Schultern angedeutet; d, e – die Ternation der Karpellspitze schreitet fort, die rudimentierten Antherenanlagen verschwinden unter den Petalenanlagen.

4. *Syngonanthus caulescens* (Poir.) Ruhl.

Eine Dreiteilung des Karpellrandes ist nicht erkennbar. Fast gleichzeitig mit den karinal sich entwickelnden Drüsen entstehen in kommissuraler Position runde Primordien, die sich zu einfachen, fädigen Narben entwickeln.

5. *Leiothrix flavescens* (Bong.) Ruhl.

Auch hier entstehen einfache Narben in kommissuraler Position. Die Anlagen dieser Narben greifen in der Ontogenie jedoch früh mit ihren Rändern auf der Ventralseite über die Drüsenanlagen hinweg und bilden so durch kongenitale Verwachsung einen einheitlichen, röhrenförmigen Griff-



Abb. 10. *Paepalanthus planifolius* (Bong.) Koern.; a – trotz der späten Differenzierung in männliche und weibliche Blüten treten Zwitterblüten bei Arten mit sonst eingeschlechtigen Blüten äußerst selten auf; b – die karinalen Drüsen eilen den kommissuralen Narben in der Entwicklung voraus; c – Spitze einer Drüse (Anhängsel) bei der Anthese von oben; d – Gynoeceum bei der Anthese.

fel. Durch interkalares Wachstum wird der Griffel so verlängert, daß die Ansatzstelle der Drüsen bis zur Anthese etwa in der Mitte des Griffels zu liegen kommt. Bei anderen *Leiothrix*-Arten verbleiben die Drüsen an der Griffelbasis. Es ist jedoch immer distal von der Ansatzstelle der Drüsen ein deutlicher, einheitlicher Griffel ausgebildet, der sich erst an der Spitze in drei kurze Narbenäste teilt (Abb. 11).

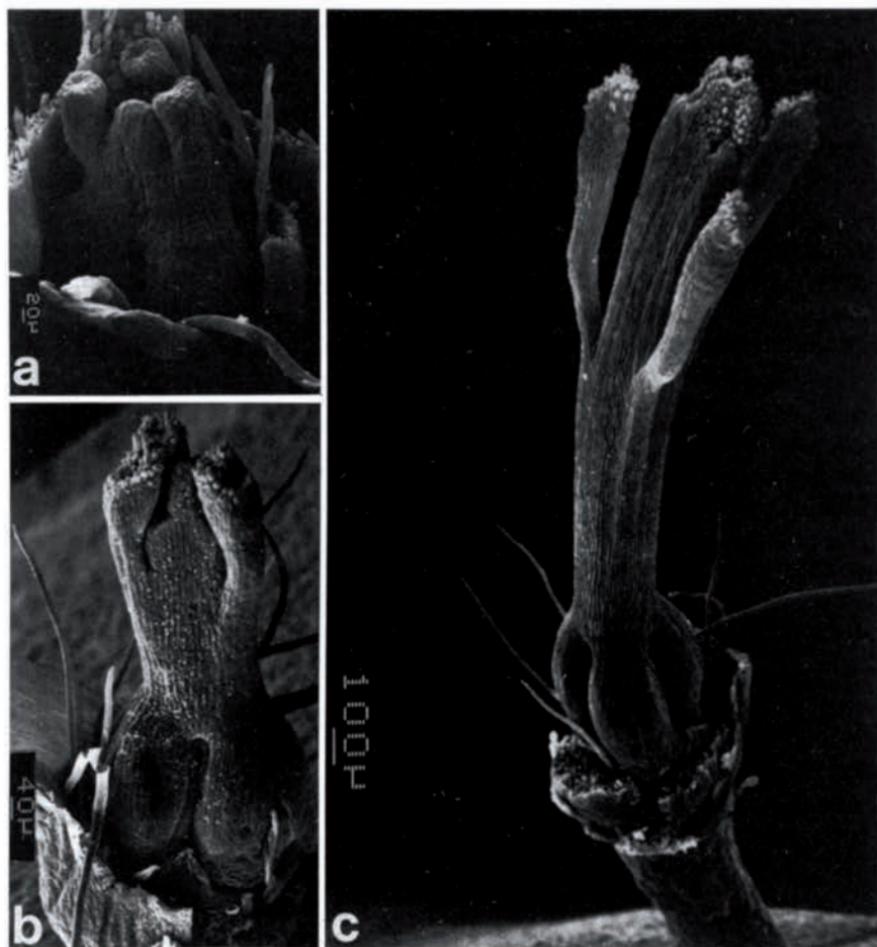


Abb. 11. *Leiothrix flavescens* (Bong.) Ruhl., die Anhängsel dieser Gattung sind denen von *Abolboda* besonders ähnlich.

6. *Eriocaulon megapotamicum* Malme⁴

In der Ausgliederung der Blütenhülle gibt es keine wesentlichen Unterschiede zu den oben beschriebenen Eriocaulaceen-Arten. Die in zwei Wirbeln angeordneten sechs Staubblattanlagen werden alle etwa gleichzeitig sichtbar. Petalen und epipetale Stamina entstehen auch hier aus mehr oder weniger deutlich getrennten Anlagen. Dies ist insofern bemerkenswert, als

⁴ Die Ontogenie der Blüten ist an verschiedenen Stellen (RONTE 1891, STÜTZEL 1985) beschrieben und soll hier nur insoweit dargestellt werden, als dies für den Vergleich der Griffelanhängsel bei Eriocaulaceen und Xyridaceen erforderlich ist.

die Filamente bei *Eriocaulon* im Gegensatz zu den zuvor beschriebenen Gattungen der Eriocaulaceen mit den Petalen im proximalen Bereich kongenital verwachsen sind. Bei *Eriocaulon* beginnt also die Ausgliederung mit dem freien Teil des Petalum-Stamen-Komplexes, und die verwachsene Basis grenzt sich erst danach gegen das umgebende Gewebe ab. Bei *Xyris* hingegen entsteht zunächst ein nicht weiter differenzierter, pflockartiger Meristemkomplex, auf dessen Oberfläche sich erst danach die freien Teile des Petalum-Stamen-Komplexes differenzieren. Die Anlagen der Petalen werden bei *Eriocaulon* meist etwas später erkennbar als die der Stamina. Eine Dreiteilung der Karpellspitze unterbleibt hier, der Spitzenbereich wächst direkt zu einer fädigen Narbe aus, die den Narbenästen bei *Paepalanthus planifolius* oder *Syngonanthus caulescens* sehr ähnlich ist.

Diskussion

Die Griffel- beziehungsweise Fruchtknotenanhängsel bei Xyridaceen und Eriocaulaceen zeigen ein beträchtliches Maß an Übereinstimmung vor allem im Hinblick auf ihre Entstehungsweise. In beiden Familien stehen diese Anhängsel karinal zu den Fruchtfächern und werden sehr früh in der primären Morphogenese des Gynoeceums gebildet. In beiden Familien werden sie aus der Spitze des Karpellprimordiums gebildet und haben mit großer Wahrscheinlichkeit in beiden Familien die Funktion eines Nektariums. Die bei den Eriocaulaceen mit Appendices und zweispaltigen Kommissuralnarben zu beobachtende Dreigliederung der Karpellanlage wird bei *Abolboda* wiederholt. Auch hier entstehen die Narben aus zwei deutlich gegeneinander abgesetzten lateralen Bereichen. Bei *A. grandis* ist diese Zweiteilung sehr lang in der Blütenontogenie zu sehen. Bei *A. macrostachya* wird sie schon sehr früh weitgehend verwischt, da die beiden seitlichen Narbenteile oberhalb der Anhängselanlage miteinander in Verbindung treten und der gesamte innere Rand der überkippenden Karpellanlage zu einem mehr oder weniger einheitlichen Narbenast wird, der wie das Anhängsel karinal steht. Eine seitliche Verbindung der Narbenanlagen zu einfachen, kommissural stehenden Narben, wie sie für manche Gattungen der Eriocaulaceen typisch sind, tritt bei Xyridaceen offenbar nie ein. Die von SUESSENGUTH & BEYERLE (1936) und von TIEMANN (1985) bei *Abolboda* im Unterschied zu den Eriocaulaceen festgestellte dorsale Stellung von Appendices und Narben kommt also durch Unterschiede im späten Verlauf der primären Morphogenese zustande. Die ersten Entwicklungsschritte zeigen jedoch auffallende und wesentliche Übereinstimmungen in beiden Familien.

Es muß als besonderer Glücksfall betrachtet werden, daß bei dem für die hier vorgestellten Untersuchungen verwendeten Material von *A. grandis* die beiden Narbenteile relativ lange so deutlich getrennt bleiben und die Ana-

lyse und Interpretation dadurch wesentlich erleichtern. Das von TIEMANN (1985) untersuchte Material zeigte diese lange Trennung nicht, und die Morphogenese scheint eher wie bei *A. macrostachya* abzulaufen. Auch trat bei diesem Material ein deutliches drittes, median vorne stehendes Kelchblatt auf⁵. TIEMANN (1985) hat die Anatomie von Griffel und Appendices untersucht und festgestellt, daß die in die Appendices einziehenden Leitbündel schon in den jüngsten Knospen kräftiger sind als die des Griffels. Sie zieht aus diesen Beobachtungen den Schluß „Die Möglichkeit, daß die Anhängsel die eigentlichen Narben sind, ist nicht ausgeschlossen.“ Im Gegensatz zu der ähnlich formulierten Vermutung BONGARDS über die Appendices der Eriocaulaceen meint sie damit aber eindeutig nicht die Funktion, sondern die morphologische Wertigkeit der Anhängsel. Es scheint offensichtlich, daß lediglich die Ungunst des zur Verfügung stehenden Untersuchungsmaterials die vollständig und richtige Deutung durch TIEMANN verhindert hat.

Die papillöse Oberfläche des lappig verbreiterten Abschnitts der Griffelanhängsel von *Abolboda* läßt vermuten, daß auch diese Anhängsel wie bei den Eriocaulaceen als Nektarien fungieren. Die kräftige Innervierung der Anhängsel deutet ebenfalls in diese Richtung, da Leitbündel vielfach rasch rudimentieren, wenn sie nicht benötigt werden. VOGEL (1981) vermutet, daß die mit *Abolboda* eng verwandte und ebenfalls Fruchtknotenanhängsel aufweisende Gattung *Orectanthe* aus blütenbiologischen Gründen kaum ohne Nektarium auskommen kann und fragt „wie mag es beschaffen sein?“. Auf einen sehr spezialisierten Bestäubungsmechanismus lassen auch die wenigen und großen Pollenkörper bei beiden untersuchten Arten schließen. Nur 80 bis 100 Pollenkörnern pro Pollensack (900 - 1200 pro Blüte) stehen ungefähr 15 Samenanlagen pro Fruchtfach (40 - 50 pro Frucht) gegenüber. Die Länge der Kronröhre läßt bei *Abolboda* neben Schwärmern (wie VOGEL sie als Bestäuber für *Orectanthe* vermutet) wohl auch Tagfalter als Bestäuber zu. Die Appendices würden, falls sie tatsächlich die Nektarien sind, den Nektar nach unten in die Kronröhre hinein abgeben und so „falschen“ Blütenbesuchern den Zugang erschweren. Das seitliche „Einbrechen“ durch kurzrüsselige Hymenopteren, wie es bei manchen Blumen beobachtet werden kann, würde bei *Abolboda* durch die derben Kelchblätter wirkungsvoll verhindert. Es muß allerdings festgestellt werden, daß über die Funktion der Anhängsel bei Xyridaceen bisher nichts bekannt ist, so wie die Angaben zur Blütenbiologie der Xyridaceen überhaupt spärlich sind.

⁵ Dieses dritte Kelchblatt soll nach MAGUIRE (zitiert nach TIEMANN 1985) nur bei einigen lokalen Populationen in Surinam auftreten. Ob der sehr frühe Abort der Anlage des dritten Sepalums oder die Entwicklung bis zu einem kleinen, aber makroskopisch feststellbaren Blättchen tatsächlich nur als lokale Form oder Varietät zu betrachten ist, oder ob hier nicht doch verschiedene Arten vorliegen, ist derzeit nicht sinnvoll zu entscheiden. Im Augenblick kann man dem nur durch genaue Angabe von Belegmaterial Rechnung tragen, um nach eventuellen taxonomischen Korrekturen die Befunde den richtigen Taxa zuordnen zu können.

Nimmt man aber an, daß die Griffelanhängsel der Eriocaulaceen denen der Xyridaceen homolog (synapomorph im Sinne HENNIGS) sind, wozu die vorgestellten ontogenetischen Studien allen Anlaß geben, so werden die verwandtschaftlichen Verhältnisse keineswegs sofort wesentlich klarer. Die Gattungen mit Griffelanhängseln gelten nämlich sowohl innerhalb der Eriocaulaceen als auch innerhalb der Xyridaceen als abgeleitet⁶. Will man die Griffelanhängsel als synapomorphes Merkmal einstufen, so bedeutet das zwangsläufig, daß anhängsellose Gruppen in beiden oder wenigstens in einer der beiden Familien als abgeleitet betrachtet werden müssen. Entschieden man sich dafür, die anhängsellosen Gruppen nur in einer dieser Familien als abgeleitet zu betrachten und in der anderen als ursprünglich, so bedeutet dies zwangsläufig, daß die Familie, in der Anhängsel ursprünglich sind, sich von den anhängseltragenden Vertretern der Familie ableiten, in der Anhängsel ein abgeleitetes Merkmal sind⁷. In diesem Fall wird die Familie, in der die Anhängsel als abgeleitetes Merkmal betrachtet werden, zu einer paraphyletischen Gruppe.

Für die Beurteilung der systematischen Bedeutung ist es auch wesentlich, zu untersuchen, wie und wo eventuelle Präadaptationen vorkommen, die Ausgangspunkt für die Evolution der Appendices beider Familien sein könnten. Hier könnte u. U. auch der Schlüssel zu einer möglichen konvergenten und damit in systematischer Hinsicht bedeutungslosen Evolution der Anhängsel beider Familien liegen. In verschiedenen Familien der Monocotyledonen wird von den Bestäubern Narbensekret ausgebeutet, z. B. bei der *Tulpe* (DAHLGREN & CLIFFORD 1984 S. 117). Stellt man sich vor, daß reichlich gebildetes Narbensekret zwischen den eingefalteten Narbenkappen, deren Spitze leicht rückwärts gerichtet ist, zum Karpellrücken hin abfließt, so hat man im Prinzip eine primitive Vorstufe zu den Verhältnissen bei *Abolboda* und zwar sowohl in funktioneller als auch in morphologischer Hinsicht. Ein ähnliches Vorseilen der Flanken im asymplikatn Spitzenabschnitt des Fruchtknotens, wie es in den ersten Schritten der Morphogenie des Gynoeceums bei *Abolboda* zu beobachten ist, findet man bei vielen Monocotyledonen. Da für Commelinaceen sowohl feuchte als auch trockene Narben ange-

⁶ Bei den Eriocaulaceen haben 10 von 12 Gattungen diese Anhängsel, sie fehlen lediglich bei *Eriocaulon* und *Mesanthemum*. Bei den Xyridaceen haben *Xyris* und *Achlyphila* keine Anhängsel, bei *Abolboda*, *Orectanthe* und *Aratitiopeya* treten sie auf. Die einzige Art der Gattung *Aratitiopeya* war ursprünglich als Bromeliacee beschrieben (*Navia lopezii* L. B. Smith) und wurde von STEYERMARK (1984) vor allem wegen dieser Anhängsel als neue Gattung zu den Xyridaceen gestellt.

⁷ In der vielleicht etwas präziseren aber umständlicheren kladistischen Formulierung würde das bedeuten, daß die Gruppe, für die die Anhängsel ein abgeleitetes Merkmal sind, die Schwestergruppe zu der Gruppe sind, in der sie ursprünglich sind oder wieder verloren gegangen sind. Betrachtet man wie hier die Appendices der Xyridaceen als apomorphes Merkmal und den Verlust der Anhängsel bei Eriocaulaceen als sekundär und damit als Apomorphie, so sind die Abolbodoideen die Schwestergruppe der Eriocaulaceen, nicht aber die Xyridaceen insgesamt.

geben werden, erscheint es interessant, zu untersuchen welche Gruppen feuchte Narben haben und wie die Narbenmorphologie dort ist.

Man kann sich also vorstellen, daß aus einer gefalteten sekretorischen Narbe, die etwa die Form einer Tulpennarbe hat, durch fortlaufende Steigerung der Sekretion ein Nektarium wird. Die Sekretion müßte sich dabei vor allem auf den rückwärts gekrümmten Spitzenbereich konzentrieren, da antransportierter Pollen nicht mit dem Nektar wegschwimmen oder gar vom Bestäuber mit dem Nektar aufgenommen werden darf. Durch weitere Verbesserung entsteht daraus dann fast zwangsläufig ein Nektarium, das dem von *Abolboda* gleicht. Ist eine solche Differenzierung der Narbe in sekretorische Spitzenregion und rezeptive Flankenregion erst einmal erreicht, so könnte mit dem Wechsel der Bestäuber ein weiterer Evolutionsschritt einsetzen. Wechselt die Sippe nun das Bestäuberspektrum von langrüsseligen zu kurzrüsseligen Insekten, so ist es zweckmäßig, die in der Ontogenie später als die Differenzierung in drei Abschnitte erfolgende Rückwärtskrümmung zu unterlassen, und die Nektarien aufgerichtet in Reichweite der Bestäuber zu bringen. Ein direkter Evolutionsweg zu den während ihrer ganzen Entwicklung aufgerichteten Nektarien der Eriocaulaceen scheint demgegenüber kaum vorstellbar solange es kein Konzept für funktionelle Zwischenformen gibt.

Nach dieser Vorstellung wären die Anhängsel bei den Xyridaceen aus möglicherweise schon bei Commelinaceen vorhandenen primitiven Vorstufen entwickelt worden. Es gibt eine ganze Reihe von Merkmalen, deren Verteilung innerhalb der Eriocaulaceen leichter zu verstehen wäre, wenn man annimmt, daß die Appendices bei den Eriocaulaceen ein ursprüngliches Merkmal sind und daß die beiden Gattungen *Eriocaulon* und *Mesanthemum* sie sekundär wieder verloren haben. Nur wenn man Appendices und zweispaltige Kommissuralnarbe als die ursprüngliche Situation innerhalb der Eriocaulaceen annimmt, ist sowohl für die Appendices als auch für die sogenannte *Syngonanthus*-Fusion der Krone (STÜTZEL 1984, 1985) eine monophyletische Ableitung denkbar. Die ursprünglichsten Eriocaulaceen wären demnach Paepalanthoideen mit zweispaltigen Kommissuralnarben, und sowohl einfache Kommissuralnarben als auch fehlende Appendices⁸ wären als abgeleitet zu betrachten. Der bei Syngonanthoideen und Paepalanthoideen zu beobachtende diurne Blürrhythmus, der bei im Hinblick auf das Bestäuberspektrum so unspezialisierten Blumen wie den Eriocaulaceen-

⁸ Bei Eriocaulaceen werden üblicherweise die anhängsellosen Gattungen *Eriocaulon* und *Mesanthemum* als ursprünglich angesehen. Dies wird in erster Linie mit den hier vorhandenen zwei Staubblattkreisen und dem damit im Gegensatz zu den anderen Gattungen vollständigen Monocotyledonen-Blütendiagramm begründet. Daß in beiden Gattungen auch Merkmale vorliegen, die als stark abgeleitet betrachtet werden müssen (Anthophor zwischen Kelch und Krone, Nektardrüsen auf den Petalen), wird demgegenüber wenig berücksichtigt.

köpfchen etwas verwundert, könnte so als Erbe aus der Xyridaceen Verwandtschaft verstanden werden.

Folgt man dieser Interpretation, so werden die Xyridaceen zu einer paraphyletischen Gruppe. Will man streng monophyletische Taxa, so kann man entweder Eriocaulaceen und Xyridaceen zu einer einzigen Familie vereinigen, oder die Xyridaceen s.l. in Xyridaceen und Abolbodaceen aufspalten. Eine Aufteilung wurde unter anderem auch von THAKTAJAN vorgeschlagen. Die enge Verwandtschaft von Xyridaceae s.str. und Abolbodaceae steht aber auch für ihn außer Zweifel und für den Fall, daß sich auch innerhalb der Xyridaceae s.l. das Fehlen von Anhängseln als sekundär herausstellen sollte, müßten Xyridaceae s.str. und Abolbodaceae ohnehin wieder zu einer Familie vereinigt werden. Die direkte Umsetzung von Kladogrammen in ein phylogenetisches System bringt daher mehr nomenklatorisches Durcheinander mit sich als tatsächlichen systematischen Fortschritt.

Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß den hier vorgestellten phylogenetischen Interpretationen ein hohes Maß an Spekulationen zugrunde liegt. Stellt man aber Paepalanthoideen mit zweispaltiger Kommissuralnarbe an die Basis der Eriocaulaceen, so ergibt sich innerhalb der Eriocaulaceen eine monophyletische Ableitung sowohl für die sogenannte Syngonanthuskrone, als auch für die Appendices. Bei der klassischen Sichtweise mit *Eriocaulon* an oder nahe der Basis des Eriocaulaceenstammbaums war man gezwungen, wenigstens für eines der beiden eine polyphyletische Entstehung anzunehmen, was wegen der Einmaligkeit der Bildungen nicht besonders befriedigte. Auch palynologische und samenmorphologische Fakten scheinen den engen Zusammenhang zwischen *Abolboda* und *Paepalanthus* zu unterstreichen.

Für den Anschluß der Xyridaceae s.l. bieten sich derzeit zwei Lösungen an. Zum einen kann die anhängsellose, monotypische Gattung *Achlyphila* als Bindeglied zu den Commelinaceen (*Dichorisandra* oder *Cartonema*) gesehen werden. Hierfür spricht unter anderem der Infloreszenzbau mit Köpfchen aus zweiblütigen Cymen. Auf der anderen Seite wäre sorgfältig zu prüfen, ob die anhängseltragende, ebenfalls monotypische Gattung *Aratiopeya* nicht doch ein Zwischenglied zu den Bromeliaceen darstellt und die ursprüngliche Einordnung bei der Gattung *Navia* vielleicht doch nicht nur auf einem einfachen Beobachtungsfehler beruht.

Zusammenfassung

Die Griffelanhängsel von *Abolboda* und Eriocaulaceenarten mit zweispaltiger Kommissuralnarbe zeigen in ihrer Ontogenie weitgehende Übereinstimmung. In beiden Fällen entstehen die Anhängsel aus dem Mittelteil einer dreigeteilten Karpellanlage. An der Homologie der Anhängsel beider Familien sind nach diesen Befunden kaum

Zweifel möglich, zumal die Oberflächengestalt der Anhängsel von *Abolboda* nahelegt, daß es sich auch dort um Nektarien handelt.

Durch die vorgestellten Befunde wird die enge verwandtschaftliche Beziehung zwischen Xyridaceen und Eriocaulaceen zwar einerseits gestützt, andererseits muß konsequenterweise bezweifelt werden, daß die Griffelanhängsel in beiden Familien ein abgeleitetes Merkmal darstellen. Es wird vermutet, daß die Griffelanhängsel bei den Vorfahren der heutigen Xyridaceen evolvierten und daß die Eriocaulaceen primär Anhängsel aufweisen. Das Fehlen von Anhängseln bei *Eriocaulon* und *Mesanthemum* ist demnach im Gegensatz zur üblichen, auf EICHLER zurückgehenden Auffassung ein abgeleitetes Merkmal. Kriterien zur weiteren Prüfung dieser Hypothese werden diskutiert.

Danksagung

Für die freundliche Unterstützung meiner Arbeiten in Herbarium und Bibliothek danke ich den Royal Botanic Gardens in Kew, insbesondere Herrn Dr. S. MAYO.

Literaturverzeichnis

- BONGARD⁹, A. G. H.: Essay monographique sur les espèces d'*Eriocaulon* du Brésil. Memoirs de l'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersburg, sixième série, Sciences Mathematiques, Physiques et naturelles I: 601 - 655 und Tafel I - X im Anhang (1831).
- BONGARD, A. G. H.: Essay monographique sur les espèces d'*Eriocaulon* du Brésil, suite IIIième. Memoirs de l'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersburg, sixième série, Sciences Mathematiques, Physiques et naturelles V: 9 - 29 und Tafel XXVIII - XXXV im Anhang (1839).
- DAHLGREN, R. M. T. & H. T. CLIFFORD: The Monocotyledons, a comparative study. Academic Press: London (1984).
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD & P. F. YEO: The Families of the Monocotyledons. Springer: Heidelberg, New York, Tokyo (1985).
- EICHLER, A. W.: Blüthendiagramme, Erster Theil. Engelman: Leipzig (1875).
- HAMANN, U.: Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae. Willdenowia 2 (5): 639 - 768 (1961).
- HAMANN, U.: Weiteres über Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der „Farinosae“. Willdenowia 3: 169 - 207 (1962).
- MARTIUS, C. F. P. VON: Die Eriocaulaceen als selbständige Pflanzenfamilie aufgestellt und erläutert. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. 17 (1): 1 - 72 (1835).
- RONTE, H.: Beiträge zur Kenntnis der Blütengestaltung einiger Tropenpflanzen. Flora 74: 517 - 528 und Fig. 36 - 52 im Anhang (1891).
- RUHLAND, W.: Eriocaulaceae. In Engler, A. (Hrsg.): Das Pflanzenreich Vol. 13 (IV-30) Engelmann: Weinheim (1903).

⁹ Vielfach irrtümlich als BONGARD M. zitiert, das M. ist jedoch die Abkürzung der Anrede „Monsieur“ in der französischen Originalarbeit.

- STEYERMARK, J. A.: Flora of the Venezuelan Guayana I. Ann. Miss. Bot. Gard. 71: 297 - 300 (1984).
- STÜTZEL, TH.: Zur Funktion und Evolution köpfchenförmiger Blütenstände. Beitr. Biol. Pflanzen 56: 439 - 468 (1981).
- STÜTZEL, TH.: Blüten- und infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen. Diss. Bot. 71 (1984).
- STÜTZEL, TH.: Die systematische Stellung der Gattung *Wurdackia* (Eriocaulaceae). Flora 177: 335 - 344 (1985).
- SUESSENGUTH, K. & R. BEYERLE: Über die Xyridaceengattung *Abolboda* Humb. et Bonpl. Bot. Jahrb. Syst. 67 (2): 132 - 142 (1936).
- TAKTHAJAN, A.: Die Evolution der Angiospermen (Dt. Übersetzung von Höppner). Fischer: Jena (1959).
- TIEMANN, A.: Untersuchungen zur Embryologie, Blütenmorphologie und Systematik der Rapateaceen und der Xyridaceengattung *Abolboda* (Monocotyledoneae). Diss. Bot. 82 (1985).
- VOGEL, S.: Bestäubungskonzepte der Monocotyledonen und ihr Ausdruck im System. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 94 (4): 663 - 673 (1981).

Anschrift des Verfassers:

DR. THOMAS STÜTZEL

Abteilung Spezielle Botanik
Universität Ulm
Postfach 40 66
D-7900 Ulm