

Die systematische Stellung der Gattung *Wurdackia* (*Eriocaulaceae*)

THOMAS STÜTZEL

Abteilung Spezielle Botanik (Biologie V),
Universität Ulm, Bundesrepublik Deutschland

Intergeneric Relations between *Wurdackia* MOLD. and other Genera of the *Eriocaulaceae*

Summary

Detailed comparative studies of all genera of the *Eriocaulaceae* have shown, that the genus *Wurdackia* has to be interpreted as a link between the genera *Mesanthemum* and *Syngonanthus*. This means, *Wurdackia* has to be placed in the *Syngonanthae* and that the *Syngonanthae* are very closely related to the genus *Mesanthemum*. The other tribes of the *Paepalanthoideae* may be derived from *Eriocaulon*. Thus the *Paepalanthoideae* in the sense of RUHLAND are a biphyletic group. So the *Eriocaulaceae* would be better divided into three subfamilies *Eriocauloideae*, *Syngonanthoideae* and *Paepalanthoideae*.

Einleitung

Die Gattung *Wurdackia* MOLD. mit ihrer bisher einzigen Art *W. flabelliformis* MOLD. wurde 1955 von Steyermark und Wurdack in Venezuela entdeckt und 1957 von MOLDENKE beschrieben. Sie hat als einzige Art der ganzen Familie der Eriocaulaceen zwittrige Blüten. Schon die von MOLDENKE (1957) gegebene ausführliche Diagnose läßt vermuten, daß eine detaillierte Kenntnis dieser Art für eine natürliche Gliederung der Familie von Bedeutung sein dürfte.

Material und Methoden

Von *Wurdackia flabelliformis* wurde der Typus (Steyermark und Wurdack 671 NY) herangezogen, aus der Gattung *Mesanthemum* die Arten *M. rutenbergianum* KÖRN. (Hildebrandt 584 M) und *M. pubescens* KÖRN. (Schlieben 8185 M).

Die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen des Entwicklungsganges der Antherenrudimente in weiblichen Blüten wurden an *Eriocaulon megapotamium* MALME und *Paepalanthus planifolius* (BONG.) KÖRN. durchgeführt, die beide im Botanischen Garten der Universität Ulm kultiviert werden. Herbarmaterial wurde in 1 N KOH gequollen. Die Critical-Point-Trocknung für die Rasterelektronenmikroskopie erfolgte nach der Methode von LEINS & GERSTBERGER (1978).

Ergebnisse und Diskussion

Will man die zwittrigen Blüten von *Wurdackia* mit denen anderer Eriocaulaceen-Gattungen vergleichen, so ist zuerst zu prüfen, ob dazu männliche oder weibliche Blüten dieser Gattungen heranzuziehen sind. Zwitterblüten kommen sonst in der gesamten Familie höchstens ausnahmsweise als teratologische Erscheinung vor, und auch dann kann man auf Grund von Merkmalen der Blütenhülle sicher entscheiden, ob es sich um Fehlbildungen männlicher oder weiblicher Blüten handelt. Bisher wurden in solchen Fällen nur weibliche Blüten mit einzelnen entwickelten Antheren beobachtet. Bei den stets vollständig entwickelten Zwitterblüten von *Wurdackia* (Abb. 1) liegt

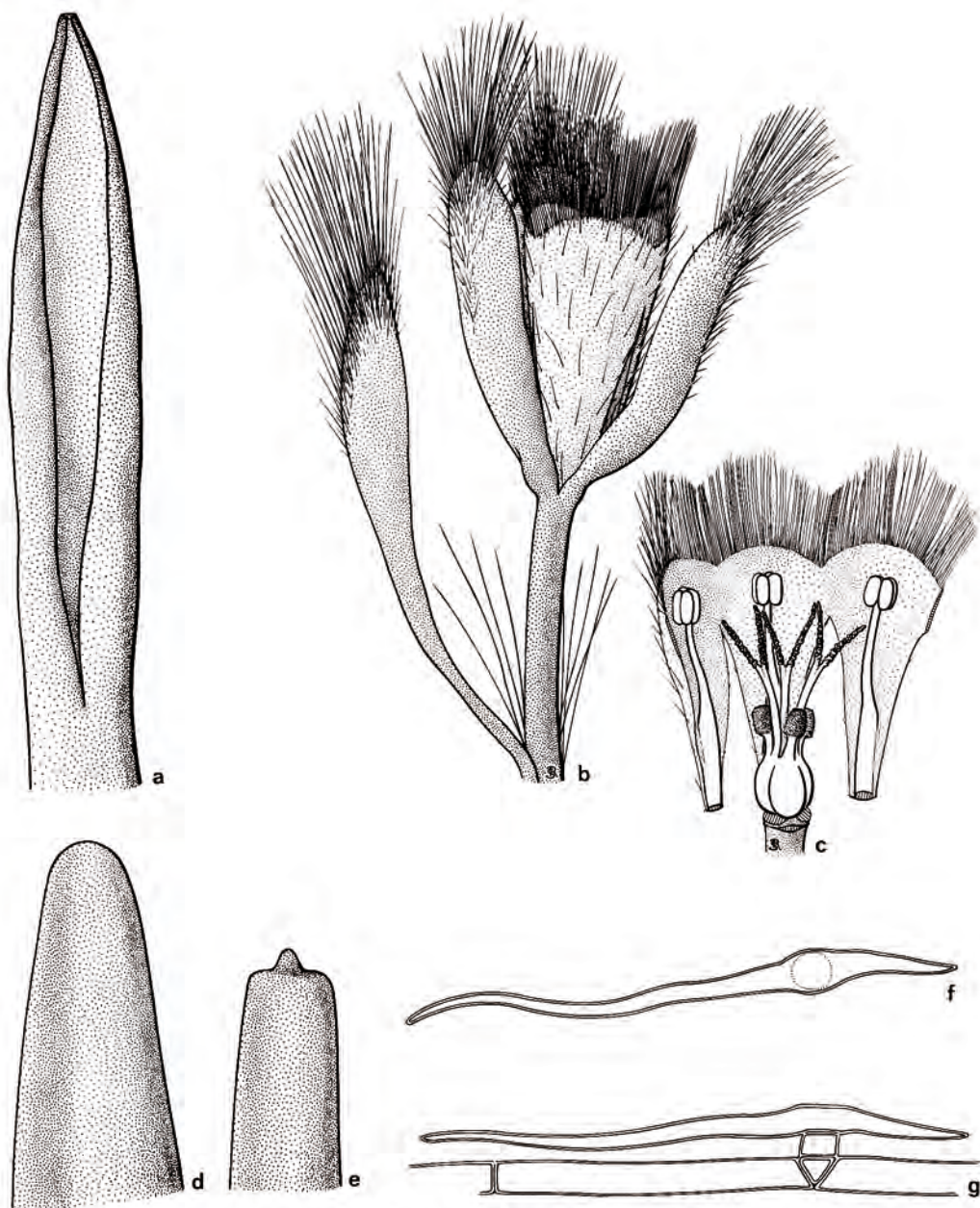


Abb. 1. *Wurdackia flabelliformis* MOLD., a — Scheidenmündung, b — Blüte mit Tragblatt, c — Blüte, geöffnet nach Entfernen der Kelchblätter, d u. e — Verschiedene Ausbildungen der Laubblattspitze, f u. g — Malpighia-Haar vom Köpfchenschaft in Aufsicht und von der Seite. Alle Zeichnungen vom Holo-Typus (STEYERMARK & WURDACK 671 NY).

In der Zwischenzeit wurden von GIULIETTI bei *Wurdackia* männliche Blüten nachgewiesen, die in allen wesentlichen Merkmalen mit denen von *Syngonanthus* übereinstimmen. GIULIETTI, A. M. 1984: Estudos taxonomicos no genero *Leiothrix* RUEL. These apresentado ao Instituto de Bociencias da Universidade de Sao Paulo, como uma parte dos requisitos para a obtencao do titulo de „Livre Docente“ em Taxonomia de Angiospermas.



Abb. 2. *Wurdackia flabelliformis* MOLD. Holo-Typus (STEYERMARK & WURDACK 671 NY).

es nahe, sie mit den weiblichen Blüten der Gattungen *Mesanthemum*, *Syngonanthus* und *Philodice* zu vergleichen. Nur die Petalen der weiblichen Blüten dieser Gattungen zeigen nämlich die auch für die Blüte von *Wurdackia* typische Verwachsung am oberen Rand der Krone, während sie an der Basis frei sind. Die Ontogenie dieser merkwürdigen teilweise verwachsenen Krone wurde an *Syngonanthus caulescens* (POIR.) RUHL. untersucht (STÜTZEL 1984) und zeigte, daß es sich um eine kongenitale (primäre) Verwachsung des Randes handelt, während der darunter liegende freie Abschnitt schizo-

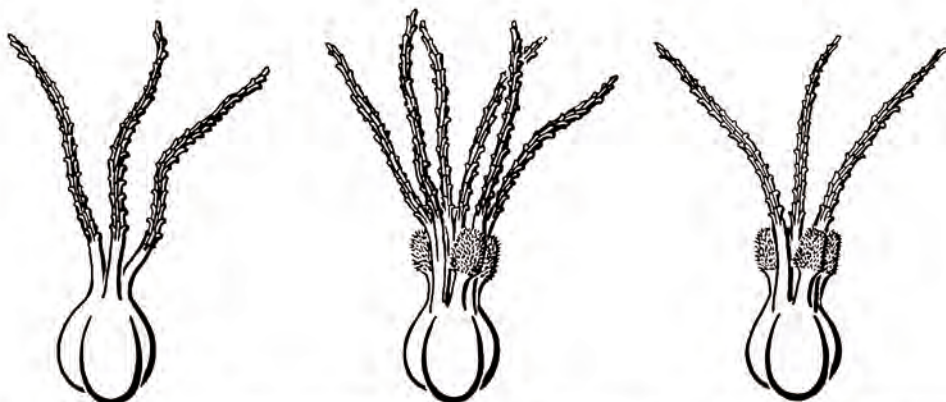
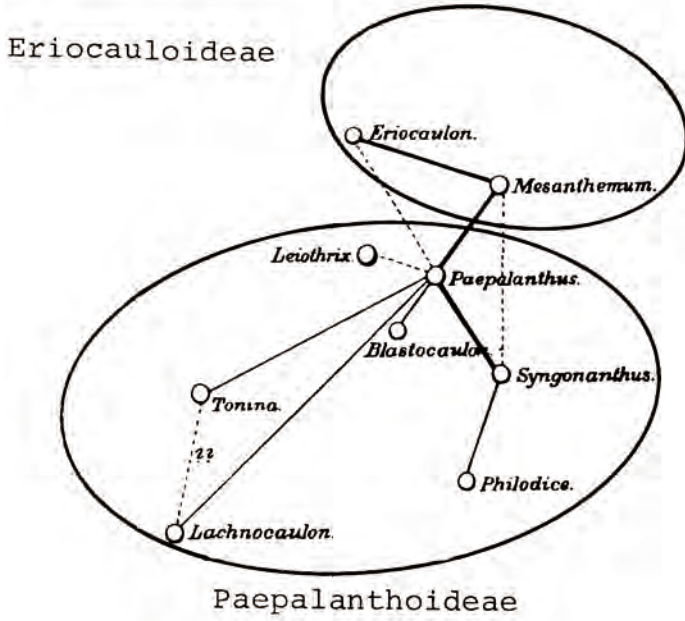


Abb. 3. Morphologische Reihe der Eriocaulaceen-Fruchtknoten; a — Fruchtknoten mit einfachen karinalen Narben, b — bei einer Ternation der Karpellspitze wird der mittlere Teil zu einer Drüse, die seitlichen zweier benachbarter Karpelle bilden die zweiteilige Kommissuralnarbe, c — durch kongenitale Vereinigung der ursprünglich zweiteiligen Kommissuralnarbe entsteht eine einteilige Kommissuralnarbe.

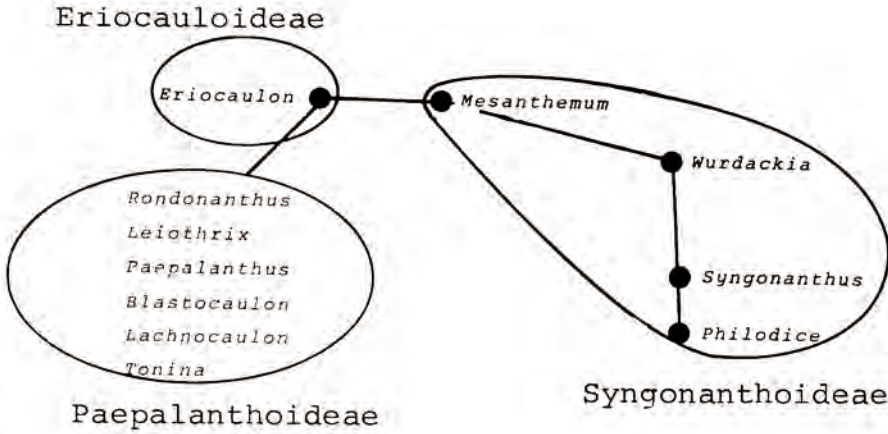
gen angelegt wird und später durch interkalares Wachstum verlängert wird. Im folgenden soll nun gezeigt werden, daß die neu gefundene Gattung *Wurdackia* einen wesentlich engeren Zusammenhang der Gattungen *Mesanthemum* und *Syngonanthus* angedeutet als bisher angenommen wurde, und daß die Beziehung dieser Gattungen zu *Paepalanthus* mindestens nicht im von RUHLAND (1903) vermuteten Ausmaß besteht.

Neben der besonderen Ausbildung der Krone, die bereits von RUHLAND als, wenn auch schwaches Argument für eine engere Beziehung zwischen *Mesanthemum* und *Syngonanthus* erkannt wurde (Abb. 4), werden vor allem Merkmale des Fruchtknotens für die Gliederung der Eriocaulaceen verwendet. Diese Merkmale wurden in der Vergangenheit zwar (im maturen Zustand) zutreffend beschrieben, in ihrer systematischen Bedeutung jedoch nicht richtig erkannt, da die Ontogenie ohne Rasterelektronenmikroskop nicht sicher zu belegen und die theoretische Analyse von Blütendiagrammen (EICHLER 1875) zu Unrecht aus der Mode gekommen war.

Die beiden Gattungen *Eriocaulon* und *Mesanthemum* bildeten bisher die Unterfamilie *Eriocauloideae*, welche durch das Vorhandensein von zwei Staubblattwirteln und einfache, karinale Narben charakterisiert ist. Alle anderen Gattungen wurden bisher wegen des fehlenden äußeren Staubblattkreises, der kommissuralen Narben und karinaler Fruchtknotenanhängsel als *Paepalanthoideae* zusammengefaßt. Daß die Kommissuralnarben in einer einfachen und in einer zweispaltigen Form vorkommen, blieb systematisch bisher unberücksichtigt (d. h. eine Notwendigkeit, die in bezug auf dieses Merkmal uneinheitlichen Gruppen neu zu ordnen, wurde nicht erkannt). Die Untersuchung der Ontogenie der Kommissuralnarben zeigte, daß diese im Sinne von EICHLER (1875) interpretiert werden müssen, und daß mithin die einfachen Kommissuralnarben sekundär und von den zweispaltigen Narben abzuleiten sind (STÜTZEL 1984). Es ergibt sich somit eine morphologische Reihe, die mit der einfachen karinalen Narbe von *Eriocaulon* beginnt (Abb. 3). Die durch das gemeinsame Merkmal der Kronenausbildung verbundenen Gattungen *Mesanthemum*, *Wurdackia* und *Syngonanthus* können nun entsprechend der Ausbildung ihrer Narben aneinandergereiht werden. Fügt man dieser Reihe der Argumentation RUHLANDS folgend vorne die Gattung



a)



b)

Abb. 4. Schema der Verwandtschaftsbeziehungen der Eriocaulaceen nach RÜHLAND (a) und wie sie heute zu sehen sind (b).

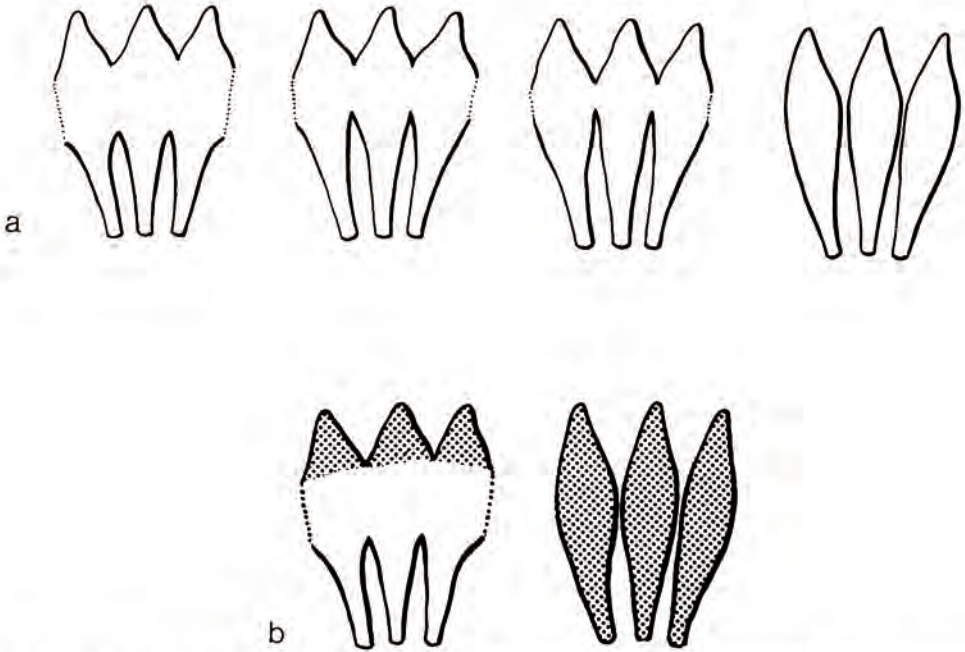


Abb. 5. Eine Entwicklung freier Kronblätter aus der „*Syngonanthus*-Krone“ durch fortschreitende Verkürzung der Verwachsungszone erscheint zunächst einleuchtend (a). Bezieht man in den Vergleich jedoch die ontogenetische Entwicklung mit ein, so zeigt sich, daß nur die punktierten Bereiche einander homolog sind (b).

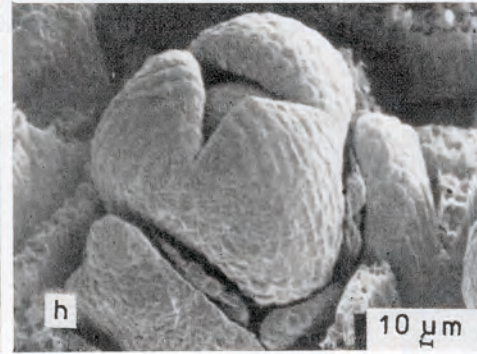
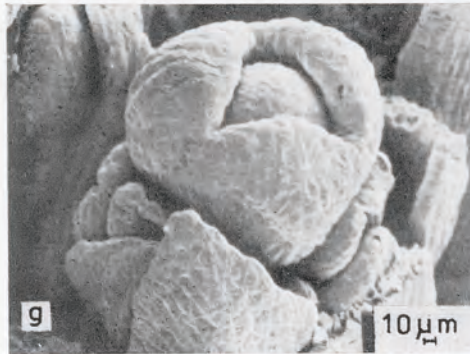
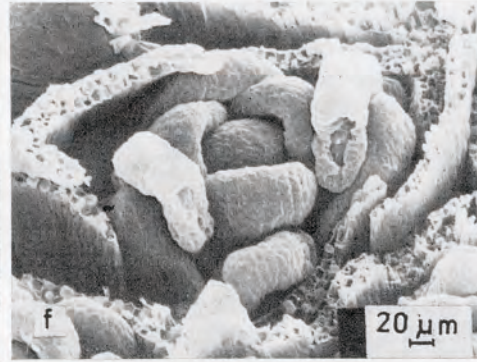
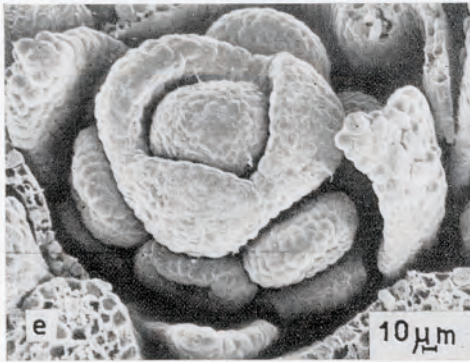
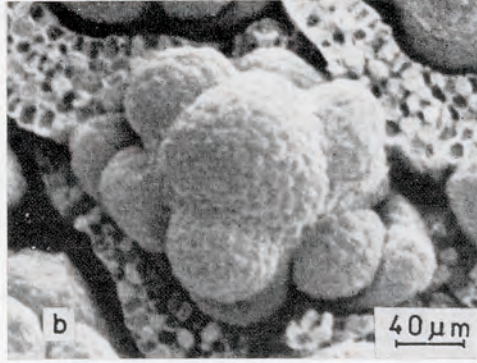
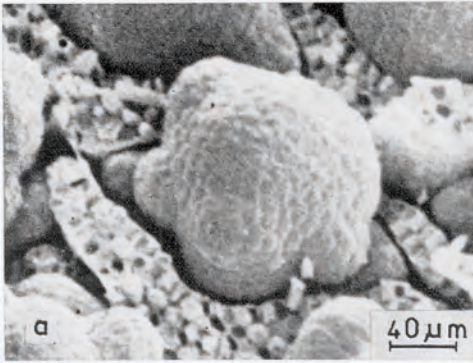
Eriocaulon und hinten die Gattung *Philodice* hinzu, so erhält man eine Entwicklungsreihe, die 5 der 11 Eriocaulaceengattungen umfaßt.¹⁾

Diese Betrachtungsweise wird nicht nur durch die bereits genannten Argumente, sondern auch durch Verwachsungen zwischen Krone und Androeceum belegt. So sind in der Gattung *Eriocaulon* die epipetalen Stamina bis kurz vor die epipetale Drüse mit dem Kronblatt verwachsen, in der Gattung *Mesanthemum* reicht diese Verwachsung nicht ganz so weit, ist aber immer noch deutlich. In der Gattung *Wurdackia* reicht die Verwachsung ähnlich weit (ein genauere Lagevergleich ist hier nicht möglich, da bei *Wurdackia* epipetale Drüsen fehlen). Bei *Syngonanthus* und *Philodice* sind die Filamente dagegen bis zur Basis frei.

¹⁾ Die Gattungen *Comanthera*, *Carptotepala* und *Moldenkeanthus* sind dabei nicht berücksichtigt, da sie offensichtlich auf fehlerhaften Beschreibungen basieren und daher eingezogen werden müssen.

Entsprechende Arbeiten sind in Vorbereitung.

Abb. 6. Ontogenie der weiblichen Blüten von *Eriocaulon megapotamicum* MALME. Die Differenzierung in männliche und weibliche Blüten erfolgt erstaunlich spät. Ohne Vergleich mit den in den Parastichen benachbarten Blüten ist erst bei der beginnenden Einschrumpfung der Antheren eine sichere Entscheidung möglich. An der Grenze zu einer männlichen Zone können sich die Filamente besonders weit entwickeln (Fig. f).



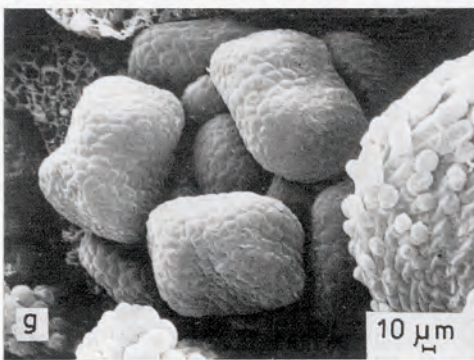
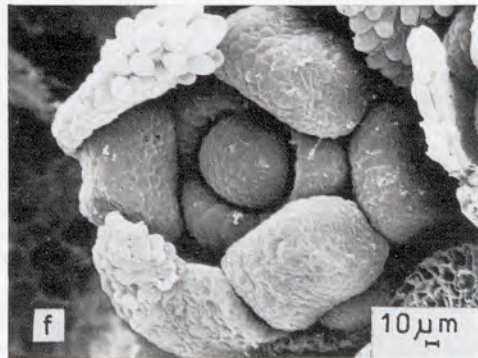
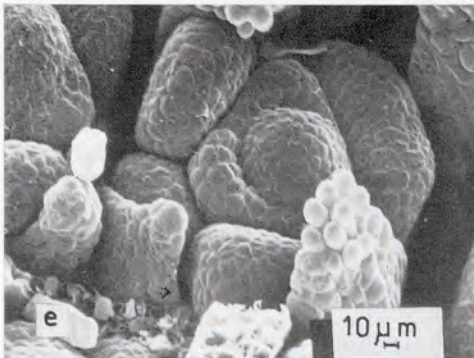
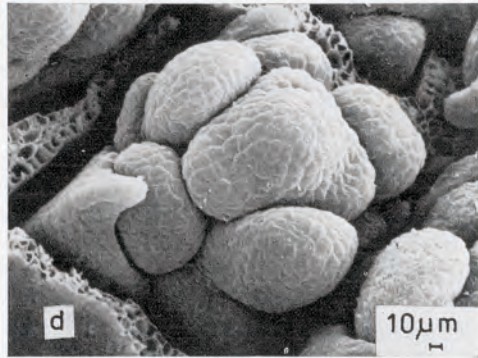
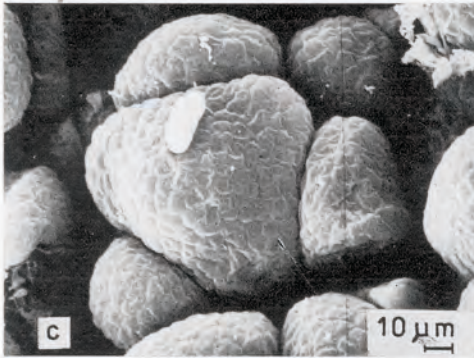
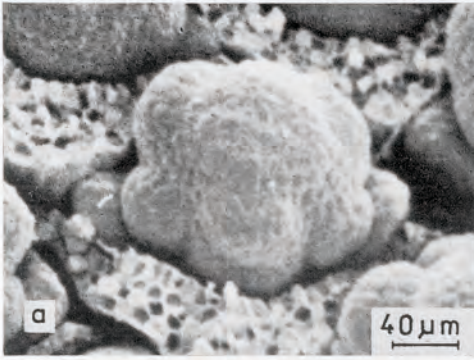
Bei *Mesanthemum* sind auch die Filamente der episepalen Stamina in gleicher Weise wie die der epipetalen Staubgefäße mit der Krone verwachsen. Ein Vergleich mit *Eriocaulon* oder *Wurdackia* und *Syngonanthus* ist hier jedoch nicht möglich. Bei *Wurdackia* und *Syngonanthus* fehlen episepale Staubgefäße, bei *Eriocaulon* sind die Petalen bis zur Ansatzstelle am Anthophor frei und eine Verwachsung von Krone und episepalem Staubblattkreis ist daher unmöglich.

Die gezeigten engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gattungen *Mesanthemum*, *Wurdackia*, *Syngonanthus* und *Philodice* legen nahe, diese als eigene Unterfamilie „*Syngonanthoideae*“ zusammenzufassen und den aus *Rondonanthus*, *Leiothrix*, *Paepalanthus*, *Blastocaulon*, *Tonina* und *Lachnocaulon* bestehenden Paepalanthoideen s. str. gegenüberzustellen. Beide Unterfamilien sind dann von der nur noch die Gattung *Eriocaulon* umfassenden Unterfamilie *Eriocauloideae* abzuleiten, ohne daß ein enger Zusammenhang zwischen den Syngonanthoideen und Paepalanthoideen s. str. besteht.

Die Paepalanthoideen im bisherigen Umfang (*Paepalanthoideae* s. l., alle Gattungen mit Ausnahme der früher zu den Eriocauloideen zusammengefaßten Gattungen *Eriocaulon* und *Mesanthemum*) werden vor allem durch das Fehlen des episepalen Staubblattkreises und das Vorhandensein karinaler Drüsen am Gynoceum (Appendices) zusammengehalten. Das letztere ist dabei das wichtigere Argument, da die Erfahrung lehrt, daß Organe leichter in vergleichbarer Weise verloren gehen, als hinzugewonnen werden können. Da es aber als gleichwertig zu betrachten ist, ob Gattungen mit dem sehr speziellen Merkmal der „*Syngonanthus*-Krone“ oder Gattungen mit dem ebenfalls sehr speziellen Merkmal der Fruchtknotenanhängsel auf verschiedene Unterfamiliens verteilte werden, muß eine Abgrenzung zwischen Paepalanthoideen und Syngonanthoideen im hier vorgeschlagenen Umfang anders begründet werden. Dabei ist vor allem zu prüfen, ob die freie Krone der weiblichen Blüte der Paepalanthoideen s. str. in einfacher Weise von der „*Syngonanthus*-Krone“ abgeleitet werden kann oder nicht. Eine Weiterentwicklung der interkalaren Spalten, die dann zu freien Kronblättern, führen würde (Abb. 5a), erscheint zunächst einleuchtend. Der Vergleich der primären Morphogenese der „*Syngonanthus*-Krone“ mit der der freien Kronblätter von *Paepalanthus* zeigt aber, daß eine solche Reihe prinzipiell nicht möglich ist. Es handelt sich bei der Verwachsung der Petalen um eine kongenitale Vereinigung, die sich im Auftreten eines geschlossenen Meristemringes äußert. Die freien Kronblätter der weiblichen Blüten bei den *Paepalanthoideae* s. str. sind folglich den über der Verwachsungsstelle der „*Syngonanthus*-Krone“ gelegenen freien Abschnitten homolog (Abb. 5b). Es erscheint daher sinnvoller, die freie Krone der weiblichen Blüten bei den *Paepalanthoideae* s. str. nicht von irgendwelchen verwachsenen Formen, sondern direkt von den weiblichen Blüten von *Eriocaulon* abzuleiten, die ja ebenfalls frei sind.

Ein Bindeglied zwischen *Eriocaulon* und den Paepalanthoideen s. str. stellt dabei die Gattung *Rondonanthus* HERZOG dar, die wie *Eriocaulon* in beiden Geschlechtern freie Kronblätter hat, aber nur noch einen Staubblattkreis aufweist. Als störend muß hier allerdings das Auftreten einfacher Kommissuralnarben empfunden werden, da am Ausgangspunkt der *Paepalanthoideae* s. str. die ursprünglichere Form mit zweigeteilten Narben erwartet werden müßte. Eine sonst vergleichbare Art mit zweigeteilter Narbe ist jedoch bisher noch nicht gefunden worden.

Abb. 7. Entwicklungsreihe der männlichen Blüten von *Eriocaulon megapotamicum* MALME. Erst ab dem Stadium in Fig. f kann ohne Vergleich mit den in der Parastiche benachbarten Blüten sicher entschieden werden, daß es sich um eine männliche Blüte handelt.



Die Areale von *Mesanthemum*, *Syngonanthus* und *Wurdackia* stehen offenbar nicht in Einklang mit der hier vorgeschlagenen Ableitungsreihe. *Mesanthemum* ist auf den afrikanischen Florenbereich beschränkt, *Syngonanthus* kommt dort mit wenigen Arten vor und hat aber seinen Verbreitungsschwerpunkt in Süd-Amerika (Brasilien), *Wurdackia* ist nur aus Venezuela bekannt. Daß *Wurdackia* als Zwischenform nicht auch in ihrem Areal eine vermittelnde Stellung einnimmt, kann 2 Gründe haben. Vielleicht gibt es weitere Standorte und sogar weitere Arten dieser Gattung, die aber noch nicht bekannt sind. Sollte der bekannte Standort aber tatsächlich der einzige sein, so sind aus der Kenntnis eines solchen Reliktstandortes und ohne detaillierte Kenntnis der vegetationsgeschichtlichen Zusammenhänge kaum pflanzengeographische Schlüsse möglich.

Schließlich muß auch noch diskutiert werden, ob es sinnvoll ist, die Gattung *Wurdackia* in dieser Weise in eine Reihe anderer Eriocaulaceen-Gattungen zu stellen und dabei das Auftreten von Zwitterblüten völlig unberücksichtigt zu lassen. Gerade das ausschließliche Auftreten von eingeschlechtlichen Blüten war nämlich bisher eines der wesentlichsten Familienmerkmale der Eriocaulaceen und so wäre zu erwarten, daß einer hierin abweichenden Sippe auch eine systematische Sonderstellung zukommen muß. Der an *Eriocaulon megapoticum* und *Paepalanthus planifolius* durchgeführte detaillierte Vergleich der primären Morphogenese zeigt aber, daß die Differenzierung in männliche und weibliche Blüten erst erstaunlich spät einsetzt (Abb. 6, 7). So entwickeln sich z. B. die Antheren in den weiblichen Blüten bis zu dem rechteckigen, pflockförmigen Stadium, das üblicherweise die beginnende Ausdifferenzierung der Pollensäcke anzeigt. Das bedeutet, daß die Ausbildung von Zwitterblüten als zwar seltener aber aus morphologischer Sicht naheliegender Atavismus betrachtet werden muß und daher unter den hier diskutierten systematischen Gesichtspunkten von untergeordneter Bedeutung ist.

Zusammenfassung

Die Gattung *Wurdackia* MOLDENKE hat sich als wichtiges Bindeglied zwischen den Gattungen *Mesanthemum* und *Syngonanthus* erwiesen. Auf Grund verschiedener paralleler gleichsinnig verlaufender Merkmalsprogressionen erscheint es zweckmäßig, die Gattungen *Mesanthemum*, *Wurdackia*, *Syngonanthus* und *Philodice* zu einer eigenen Unterfamilie „*Syngonanthoideae*“ zusammenzufassen und der dann noch aus den Gattungen *Rondonanthus*, *Paepalanthus*, *Leiothrix*, *Blastocaulon*, *Lachnocaulon* und *Tonina* bestehenden Unterfamilie *Paepalanthoideae* als eigenständige Entwicklungslinie gegenüberzustellen. Beide Unterfamilien sind dabei von der Gattung *Eriocaulon* abzuleiten, die aus diesem Grund weiterhin als eigene Unterfamilie *Eriocauloideae* bestehen bleiben sollte.

Literatur

- EICHLER, A. (1875): Blüthendiagramme, Engelmann, Leipzig.
 GERSTBERGER, P., & LEINS, P. (1978): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphia* (Solanaceae). Ber. Deutsch. Bot. Ges. **91**: 381—387.
 MOLDENKE, H. N. (1957): Botany of the Chimanta-Massiv. Mem. New York Bot. Gard. **9** (3): 408—415.
 REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Engelmann, Leipzig.
 RUHLAND, W. (1903): *Eriocaulaceae*. In: A. ENGLER (Hrsg.): Das Pflanzenreich, 13. Heft (IV. 30).
 STÜTZEL, TH. (1981): Zur Funktion und Evolution köpfchenförmiger Blütenstände, insbesondere der Eriocaulaceen. Beitr. Biol. Pfln. **56**: 439—468.
 — (1984): Blüten und infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen. Dissertationes botanicae **71** Cramer, Vaduz.

Eingegangen am 2. Januar 1985

Anschrift des Verfassers: Dr. THOMAS STÜTZEL, Universität Ulm, Abteilung Spezielle Botanik (Biologie V), Postfach 4066, Oberer Eselsberg, D - 7900 Ulm/Donau.