

# Zur Entwicklungsgeschichte der Kronblätter der Sterculiaceae-Buettnerieae

Von

Walter Leinfellner, Wien

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. Februar 1960)

Die Kronblätter der Vertreter der genannten Tribus, vor allem die der Gattungen *Buettneria* und *Ayenia*, zählen wohl zu den kompliziertest gebauten unter den Angiospermen. Trotzdem haben sie seit SCHUMANN (1), dessen Bearbeitung der cucullaten Sterculiaceen immerhin schon über 70 Jahre alt ist, keine weitere Beachtung gefunden, obgleich in der jüngeren Vergangenheit mehrere umfangreiche Untersuchungen der Blüten unserer Familie (z. B. von GAZET DU CHATELIER und von RAO) erschienen sind. Die vorliegende Studie soll daher unsere Kenntnisse über diese auffälligen Kronblätter etwas erweitern, soweit dies mit Hilfe von Herbarmaterial<sup>1</sup> möglich ist, das mit einer Ausnahme (nämlich *Theobroma cacao* L., welche Art in den Gewächshäusern des hiesigen Botanischen Gartens blühte) allein zur Verfügung stand. Die Kronblätter folgender Arten der Buettnerieen wurden untersucht: *Abroma augusta* L. f.; *Ayenia berlandieri* WATSON, *A. glabra* WATSON, *A. microphylla* GRAY, *A. pusilla* L. und *A. tomentosa* L.; *Buettneria aspera* COLEBR., *B. carthaginensis* JACQ., *B. heterophylla* HOOK., *B. hirsuta* R. et P., *B. sagittaeifolia* ST. HIL. und *B. scabra* L.; *Commersonia bartramia* MERRILL, *C. echinata* FORSTER; *Guazuma tomentosa* H. B. et K. und *G. ulmifolia* LAM.; *Leptonychia lasiogyne* SCHUM.; *Rulingia densiflora* BENTH.<sup>2</sup>, *R. hermanniaeifolia* STEETZ und *R. madagascariensis* BAKER; *Scaphopetalum thonneri* WILDEM.; *Theobroma bicolor* HUMB. et BONPL. und *Th. cacao* L. Ferner aus der Tribus Helictereeae: *Helicteres brevispira* JUSS. und *H. hirsuta* LOUR. var. *purpurea* HOCHR.

<sup>1</sup> Dieses wurde zur Gänze dem Herbar des Botanischen Institutes der Universität Wien entnommen.

<sup>2</sup> Im Herbar als *Commersonia densiflora* MUELL.

An den Kronblättern der *Buettneria* lassen sich grundsätzlich zwei Hauptteile unterscheiden, die vorerst ohne Rücksicht auf ihre morphologische Bedeutung als Apikal- und Basalabschnitt bezeichnet werden mögen. Die Ausbildungsweise des Apikalabschnittes, der fast immer deutlich vom basalen abgesetzt ist, reicht von einer großen spreitenartigen Fläche bis zu einem winzigen Gebilde, das gleich einer normalen Blattspitze das verbreiterte Ende des Basalabschnittes abschließt. Der letztere trägt häufig seitliche Auswüchse („Flügel“) und kann zudem an der Grenze gegen den Apikalabschnitt querverlaufende Lamellen entwickeln, durch welche er eine kapuzen- oder haubenförmige Gestalt erlangt. Sein unteres Ende endlich ist nicht selten schmal und stielartig zusammengezogen.

So ist etwa bei *Buettneria aspera* COLEBR. (I/1—III) der Apikalabschnitt ein langgestrecktes, spitzdreieckiges und dabei verhältnismäßig dickes Gebilde, das durch eine leichte Einschnürung vom Basalabschnitt gut abgesetzt ist. Der letztere ist nun ziemlich kompliziert gebaut. So queren zunächst zwei Lamellen seinen oberen Teil: die obere Lamelle bildet, da ihr Mittelabschnitt eingedellt ist, zwei laterale Hauben, deren Höhlungen unten von der zweiten Lamelle abgeschlossen werden, die ungefähr horizontal verläuft und in der Mitte eingeschnitten ist. SCHUMANN hat diesen Teil des *Buettneria*-Kronblattes wegen seiner Ähnlichkeit mit der Augenpartie eines Schädels als „Maske“ bezeichnet. Darüber hinaus trägt der Basalabschnitt noch zwei nach unten gerichtete seitliche Auswüchse, die Flügel, die die Fortsetzungen der Maskenlamellen zu sein scheinen. Schließlich verschmälert sich seine etwas rinnenförmige Fläche gegen die Basis stielartig. — Das eben beschriebene Kronblatt stammt aus einer großen Knospe, ist also noch nicht vollkommen ausgewachsen. Da es aber bereits alle seine Teile in der charakteristischen Ausbildung zeigt, wurde es mit Rücksicht auf den oft schlechten Erhaltungszustand der Kronblätter offener Blüten dennoch als Grundlage

Abb. 1. *Buettneria aspera* COLEBR. (I—III Kronblatt einer großen Knospe in verschiedenen Ansichten, IV Basalabschnitt eines Kronblattes einer offenen Blüte, V—VIII verschieden junge Blätter — der Apikalabschnitt bereits bei den jüngsten Anlagen nach innen gebogen), *Buettneria scabra* L. (IX junges Kronblatt, das eben die obere Querlamelle ausgliedert, und X, XI jüngere Stadien), *Buettneria sagittaeifolia* ST. HIL. (XII junges Kronblatt, dessen Blattränder (R) deutlich über die Ansatzstelle der eben angelegten Lamelle in den Apikalabschnitt hinaufgreifen) und *Buettneria carthaginensis* JACQ. (XIII—XVII verschieden junge Kronblätter — XVI und XVII das gleiche Blatt in Seiten- und Vorderansicht — XVIII, XIX ein ausgewachsenes, künstlich gestrecktes Blatt mit seinen Gefäßbündeln). A Apikalabschnitt, B Basalabschnitt, L obere und L' untere Querlamelle, F Flügel. I—VIII 30 ×, IX—XI 66 ×, XII 44 ×, XIII bis XVII 30 × und XVIII—XX 19 × vergr.

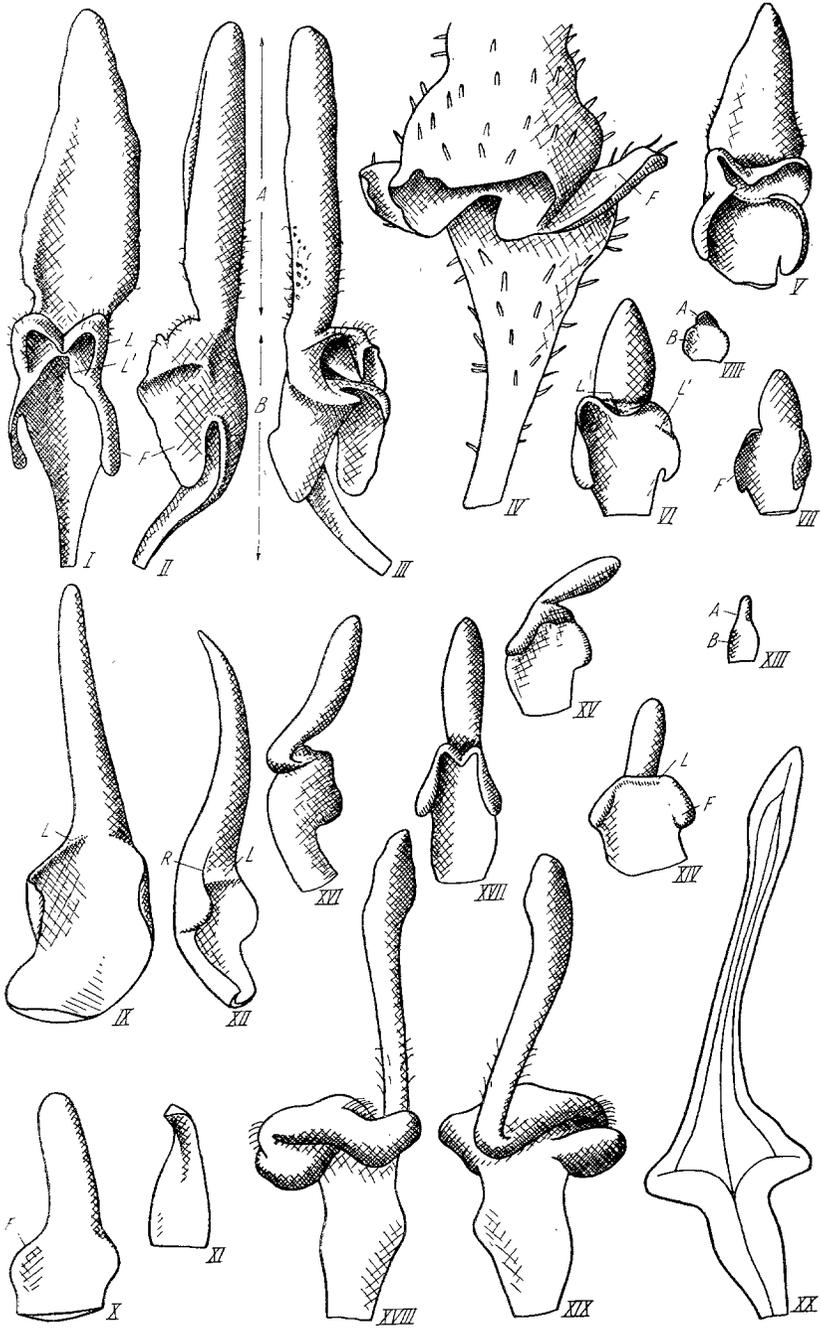


Abb. 1/I—XX

dieser Beschreibung gewählt. In seiner weiteren Entwicklung macht es, abgesehen von einer harmonischen Vergrößerung seiner Teile, keine weiteren Formveränderungen mehr durch. Nur die beiden Flügel werden bei der Anthese seitlich hochgeklappt und stehen dann etwas schräg nach oben von den Haubengebilden ab (1/IV). — Wie SCHUMANN bereits ausführlich beschrieben hat, sind die Kronblätter von *Buettneria* und den meisten folgenden Gattungen enge mit dem Andrözeum verbunden: ihr Basalabschnitt umschließt in der Knospenlage die vor ihm stehenden Antheren und die „Maske“ ist mehr oder minder innig mit den beiden benachbarten Staminodien verfalzt.

Verfolgt man nun rückschreitend die Entwicklungsgeschichte dieser Kronblätter, so zeigt es sich, daß, abgesehen von der Ausgliederung des stielartigen Teiles des Basalabschnittes, das Vorwachsen der Haubenlamellen den letzten Differenzierungsschritt darstellt. Von den beiden übereinander liegenden Lamellen ist die untere die zuletzt angelegte. Sie nimmt ihren Ursprung von einer merklich eingedellten Stelle der Ansatzflanken der Flügel und wächst von der äußeren Flügelkante gegen die Blattmitte vor, wo sie aber nicht mehr ihre volle Breite erreicht und so den medianen Einschnitt ausspart (1/V und VI). Ihrer Entstehungsweise nach entspricht sie mithin keineswegs irgendeiner querzonenartigen Bildung, sondern vielmehr bloß der stärker ausgezogenen Kante einer nach innen gerichteten Faltung der Blattfläche.

Bei der oberen und zuerst auftretenden Lamelle ist jedoch die Ähnlichkeit mit einer echten Querzone ziemlich groß, denn dem Anschein nach zieht tatsächlich der Blattrand der einen Blatthälfte vom äußeren Ende des Flügelansatzes knapp unterhalb des gegen die Blütenmitte gekrümmten Apikalabschnittes in Gestalt der Haubenlamelle zum anderen Flügel hinüber (1/VI). Die Ausgliederung dieser randähnlichen Lamelle schreitet genau so wie bei der unteren und im weiteren wie bei echten Querzonen von außen nach innen fort, wie ein entsprechend günstiges Stadium von *Buettneria scabra* L. (1/IX) zeigt. Es besitzen also diese jungen Blätter anscheinend eine geschlossene Randkurve, die den Basalabschnitt umrundet, den Apikalabschnitt aber ausspart. Da zudem bei *Buettneria scabra* und verschiedenen anderen Arten der Apikalabschnitt zu diesem Zeitpunkt beinahe drehrund ist und keinerlei Randkanten erkennen läßt, könnte der Verdacht entstehen, der Apikalabschnitt wäre unifazial gebaut. Das haubenartige Auswachsen des geschlossenen Blattrandes unter ihm wäre dann nichts Besonderes, da dies doch zahlreichen Blättern mit unifazialer Blattspitze eigen ist. Daß dem aber nicht so ist, beweisen nicht nur die jüngsten Stadien aller Kronblätter, über deren bifazialen Bau kein Zweifel bestehen kann, sondern auch eine gleichalte Kronblattanlage von *Buettneria sagittaeifolia* St. HIL. (1/XII). Diese, die gerade mit der Ausgliederung der Haubenkanten beginnt, zeigt

nämlich mit großer Deutlichkeit, daß sich die Blattränder des Basalabschnittes von den jungen Flügeln noch ein Stück in den hier ebenfalls dickgerundeten Apikalabschnitt hinaufverlängern. Der letztere ist also gleichfalls bifazial gebaut, was aber weitgehend durch die starke Verdickung seiner Unterseite verschleiert wird. Zwischen den beiden deutlichen Randkanten erstreckt sich nun die eben ausgegliederte niedrige Kante der jungen Haubenlamelle. Über ihren akzessorischen Charakter kann somit keine Unklarheit bestehen. Die Kronblätter von *Buettneria sagittaeifolia* entwickeln später wie die von *Buettneria aspera* oder *B. heterophylla* Hook. ebenfalls eine zweite Querlamelle.

Wie die noch jüngeren Stadien von *Buettneria aspera* zeigen, um wieder zur zuerst behandelten Art zurückzukehren, geht der Anlegung der oberen Querlamelle die Ausgliederung der beiden Flügel des Basalabschnittes voraus (1/VII). In diesem Alter lassen die Anlagen auch keinen Zweifel an der Randkontinuität zwischen den beiden Hauptteilen und damit an deren vollkommen bifazialen Bau bestehen. Die jüngsten Stadien schließlich zeigen, daß die erste Gliederung, die die Kronblattanlagen erfahren, die in den zunächst recht kleinen Apikal- und in den verhältnismäßig ansehnlichen Basalabschnitt ist (1/VIII). Der letztere besitzt die Gestalt einer vieleckigen Fläche und deutet damit bereits seine weitere Differenzierung an: von den beiden oberen Ecken nehmen die Haubenhälften ihren Ursprung, die beiden unteren sind die Anlagen der freien Flügellenden.

Bei anderen Arten, wie etwa bei *Buettneria scabra* (1/XI) oder *B. carthaginensis* JACQ. (1/XIII), sind die jüngsten Anlagen ähnlich geformt, nur setzt sich ihr Apikalabschnitt nicht so scharf vom gerundeten Basalabschnitt ab. Er ist auch entsprechend seiner späteren pfriemenförmigen Gestalt von Anfang an stärker in die Länge gezogen und verdickt. Die weitere Ontogenese der Kronblätter von *Buettneria carthaginensis* gleicht im Prinzip jener von *B. aspera*, jedoch unterbleibt die Anlegung der zweiten Querlamelle. Darüber hinaus fällt auf, daß die kurzen Flügel und die obere und einzige Querlamelle kräftig verdickt werden (1/XIV und XV). Parallel damit wird die Ansatzstelle des Apikalabschnittes stärker als sonst nach hinten verschoben und sogar nach unten gebogen, so daß dieser basal einen scharfen Knick beschreiben muß, um sich wie üblich gegen das Gynözeum richten zu können (1/XVI). Die erwachsenen Kronblätter dieser Art bieten demnach ebenfalls einen etwas ungewöhnlichen Anblick, denn der dünne und verhältnismäßig breite Basalabschnitt wird von einem turbanartigen Geschlinge dicker Wülste — die hochgeschlagenen Flügel und die Querlamelle — gekrönt, dem abaxial mit einem großen, nach unten gerichteten Knie der stielartige, oben etwas kolbig verdickte Apikalabschnitt entspringt (1/XVIII und XIX).

In die Kronblätter von *Buettneria* tritt ein einziges Bündel ein, das in Höhe der Flügel je einen fast horizontal verlaufenden Seitenast abgibt. Diese drei Nerven werden sehr früh angelegt. Die primären Seitennerven geben später noch zwei Laterales ab, die den Mittelnerv in den Apikalabschnitt hineinbegleiten und sich schließlich mit ihm vereinigen (1/XX).

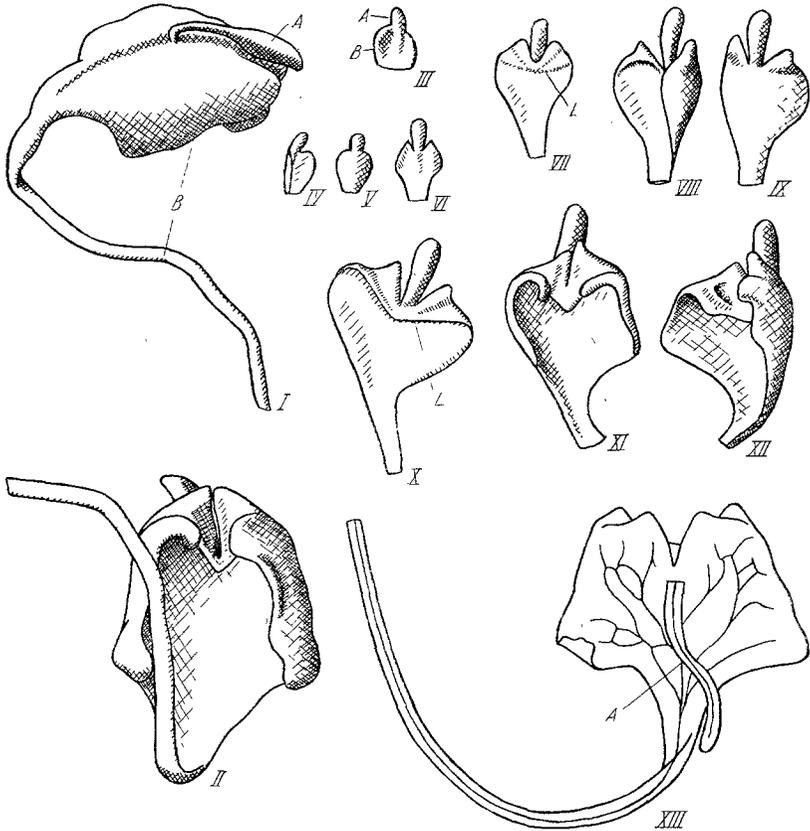


Abb. 2. *Ayenia pusilla* L. (I, II Kronblatt aus einer sehr großen Knospe in Seiten- und Vorderansicht, III—XII verschieden junge Blätter — IV und V, VIII und IX, XI und XII jeweils das gleiche Blatt in verschiedenen Ansichten) und *Ayenia tomentosa* L. (XIII Kronblatt einer offenen Blüte mit seinen Gefäßbündeln). A Apikal-, B Basalabschnitt und L Querlamelle. I, II 44 ×, III 66 ×, IV—XII 44 × und XIII 19 × vergr.

Die Kronblätter der Gattung *Ayenia* zeigen bei gleicher Grundgliederung ein von *Buettneria* recht abweichendes Erscheinungsbild, da innerhalb der einzelnen Teile beträchtliche Größenverschiebungen vor sich gegangen sind. So tritt der Apikalabschnitt weitgehend, mitunter

bis zum fast völligen Schwinden, zurück. Dadurch wird aber der Basalabschnitt vorherrschend, dessen obere Hälfte sich zu einer ansehnlichen rhombischen Fläche verbreitert hat, die von einem langen, durch die starke Streckung des Androgynophors bedingten Stielteil getragen wird. Die Gestalt dieser Kronblätter erinnert also etwas an die eines Rochens. Unter den untersuchten Arten besitzen *Ayenia pusilla* L. (2/I) und *A. tomentosa* L. (2/XIII) noch einen relativ ansehnlichen Apikalabschnitt, der mit seiner Keulenform etwa jenem von *B. carthaginensis* vergleichbar ist, wenn er auch bedeutend kleiner ist. Die jüngsten Kronblattanlagen von *Ayenia pusilla* sehen daher auch nach Vollzug des ersten Differenzierungsschrittes mit ihrem breiten und gerundeten Basal- und dem kleinen fingerförmigen Apikalabschnitt jenen der eben genannten *Buettneria*-Art sehr ähnlich (2/III). Die Ähnlichkeit verliert sich aber alsbald. Bei *Ayenia* gliedert sich nämlich der Basalabschnitt sehr rasch in seine beiden Teile, und zugleich damit wachsen am flächigen Teil zwei kleine Vorsprünge, die den Apikalabschnitt flankieren und die auch am *Buettneria*-Blatte angedeutet sind, zu ansehnlichen, nach oben gerichteten Zacken aus (2/VI). Die Anlegung seitlicher Ausgliederungen am unteren Ende des verbreiterten Teiles unterbleibt jedoch. Den Kronblättern von *Ayenia pusilla* fehlen somit wie jenen von *A. tomentosa* und den anderen der Sektion *Euayenia* die frei abstehenden Flügel. Es sind sozusagen nur ihre Ansatzstellen vorhanden, die den oberen Teil des Basalabschnittes verbreitern helfen. Unterhalb der beiden lateralen Zacken tritt im weiteren eine geschwungene, in der Mediane etwas nach unten ausbiegende Erhebung auf, die erste Anlage der Querlamelle, durch deren weiteres Wachstum eine niedrige, flache und in einen Mittelzahn auslaufende Haube entsteht (2/VII und X). Wie bei *Buettneria* dürfte auch diese Lamelle aus einer Faltungskante der Blattfläche hervorgehen, denn auf dem Blattrücken entspricht ihr eine gleichverlaufende Furche (2/IX). Die Ansatzstelle der Querlamelle am Blattrand wächst schließlich noch zu je einem kleinen Lappen aus, der zusammen mit den Flanken des flächigen Teiles eingeschlagen wird (2/II, XII). In den offenen Blüten ist jedoch dieser ganze Teil fast völlig ausgebreitet, und die seitlichen Lappen sind hochgeschlagen. Der Stiel wächst wie bei allen anderen untersuchten *Ayenia*-Arten bereits in den Knospen zu seiner endgültigen Länge heran und legt sich dabei in eine S-förmige Schleife. Bei der Anthese werden die flächigen Teile der Kronblätter, die ähnlich wie bei *Buettneria* mit den Staminodien verzahnt sind, von dem sich kräftig streckenden Androgynophor mit emporgehoben, wobei die Stielschleifen ausgezogen werden.

Die Kronblätter in der zweiten Sektion *Cymbiostigma* der Gattung *Ayenia*, der die drei restlichen untersuchten Arten angehören, unterscheiden sich nicht unbeträchtlich von den eben beschriebenen, da sich

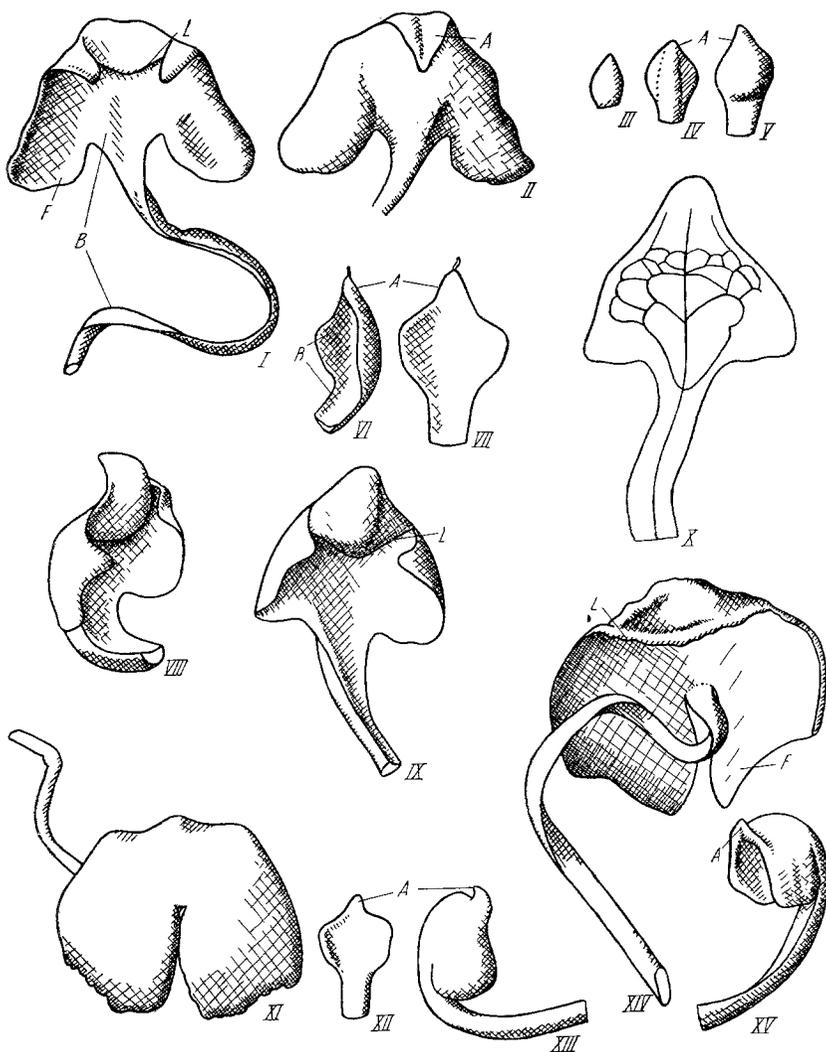


Abb. 3. *Ayenia microphylla* GRAY (I, II Kronblatt einer offenen Blüte in Vorder- und Rückenansicht, III—IX verschiedene junge Kronblätter — VII das Blatt von VI künstlich ausgebreitet — und X das Bündelnetz eines jüngeren, von hinten gesehenen Blattes), *Ayenia glabra* WATSON (XI Kronblatt einer offenen Blüte von außen, XII und XIII jüngere Blätter) und *Ayenia berlandieri* WATSON (XIV Kronblatt einer offenen Blüte von innen und XV jüngeres Blatt). A Apikal-, B Basalabschnitt, F Flügel und L Querlamelle. I, II 19 ×, III—X 44 ×, XI 19 ×, XII, XIII 44 ×, XIV 30 × und XV 44 × vergr.

das Größenverhältnis ihrer beiden Hauptabschnitte noch mehr zu Gunsten des basalen verschoben hat. Der Apikalabschnitt tritt uns hier bestenfalls — so bei *Ayenia microphylla* GRAY — als eine kleine, dreieckige, nach hinten geschlagene Fläche entgegen, indes der flächige Teil des Basalabschnittes wie bei *Buettneria* sogar breite und plumpe Flügel ausgliedert, die aber auch bei der Anthese nach unten gerichtet bleiben (3/I und II). An den jüngsten Anlagen dieser Art — kleine dreieckige Blättchen mit etwas zusammengezogener Basis und gewölbtem Rücken (3/III), die sich alsbald in gestielte, breitlanzettliche Gebilde (3/IV und V) umwandeln — tritt der Apikalabschnitt in keiner Weise hervor und bildet bloß die nicht besonders abgesetzte Spitze der Blattfläche. Erst das stärkere Breitenwachstum des flächigen Teiles des Basalabschnittes, welches der apikale nicht mitmacht, ruft eine äußere Trennung beider Abschnitte hervor (3/VI und VII). Das junge Blatt, das bisher nur nach innen gekrümmt war, erfährt im weiteren in seiner Spitzenregion eine gegenläufige Krümmung, die mit der völligen Überkippung des in seiner Entwicklung steckengebliebenen Apikalabschnittes endigt (3/VIII). Dabei wird der adaxial gerichtete Krümmungsbauch besonders verdickt und wächst zu der bekannten Querlamelle aus, die oberhalb der eingeschlagenen Seitenlappen des flächigen Teiles des Basalabschnittes endigt (3/IX). Der genetische Zusammenhang zwischen der Bildung einer Querfalte und dem Vorwachsen der Querlamelle ist also hier besonders klar. Die in Fig. 3/I nur leicht nach unten ausbiegende Mitte der Querlamelle kann auch verschiedentlich in einen deutlichen Zipfel ausgezogen werden. Die lateralen Flügel wachsen im Gegensatz zu jenen von *Buettneria* erst verhältnismäßig spät vor (3/IX und I).

Den Kronblättern von *Ayenia glabra* WATSON (3/XI) und *A. berlandieri* WATSON (3/XIV) schließlich fehlt augenscheinlich der Apikalabschnitt vollkommen. An den Jugendstadien (3/XII, XIII und XV) findet man ihn jedoch in Gestalt einer kleinen Blattspitze, die im Zusammenhang mit der Anlegung der Querlamelle zwar ebenfalls nach hinten gebogen wird, aber so klein bleibt, daß sie am erwachsenen Blatt, eingeschmolzen in den wulstigen Apikalrand des verbreiterten Teiles des Basalabschnittes, überhaupt nicht hervortritt.

Die Bündelversorgung der *Ayenia*-Kronblätter ist jener der *Buettneria*-Blätter ziemlich ähnlich. Auch bei ihnen zieht nur ein einziges Bündel den stielartigen Teil des Basalabschnittes empor, das aber in dessen flächigem Teil mehrere Seitenerven abgibt, die sich netzig verzweigen, was sicher eine Folge der starken Flächenentwicklung dieses Teiles ist. Mittelnerv und zwei Laterales verlängern sich ebenfalls in den kurzen Apikalabschnitt. Diese für die Blätter von *Ayenia microphylla* geltenden Verhältnisse (3/X) finden sich mit geringen Abänderungen auch bei den anderen untersuchten Arten.

Die Kronblätter aller übrigen Buettnerieen sind bedeutend weniger kompliziert gebaut als die der beiden erstbesprochenen Gattungen. In den ersten Anlagen stimmen sie wohl mit diesen überein, machen jedoch nicht deren gesamte Differenzierungsschritte mit. So fehlen den Kronblättern der restlichen Buettnerieen mit Ausnahme geringer Andeutungen die charakteristischen Querlamellen, die die Gesamtform der bisher beschriebenen Kronblätter so wesentlich bestimmen. Darüber hinaus unterbleibt fast stets die Ausgliederung eines stielartigen Teiles am Basalabschnitt. Ihre Formenmannigfaltigkeit beruht allein auf einer wechselnden Förderung und Hemmung des Apikalabschnittes.

So lassen die Kronblätter der untersuchten Arten von *Commersonia* und *Rulingia* (4), die ja zusammen mit *Buettneria* und *Ayenia* die erste Subtribus Buettnerinae bilden, bloß eine Gliederung in zwei Teile erkennen, nämlich in einen schmalen und langen oberen und in einen kurzen und breiten unteren Abschnitt. Diese Sonderung erfolgt bereits sehr früh in der Ontogenese und entspricht völlig dem ersten Differenzierungsschritt der Anlagen der *Buettneria*- und *Ayenia*-Blätter. Die Spitzenregion der jungen, zunächst gerundet dreieckigen Anlagen (4/II, III und VII) wächst stark in die Länge, so daß sie zu einem bandförmigen Gebilde wird, welches sich später nicht nur durch seine geringe Breite, sondern auch durch seine mehr oder weniger starke Abwinkelung deutlich vom unteren Abschnitt des Kronblattes absetzt. Der letztere behält das stärkere Breitenwachstum, das sich bereits an der Anlagenbasis gezeigt hat, dauernd bei und wird so zu einer fast kreisförmigen Fläche, deren Randteile stark nach innen geschlagen sind. In dieser verbreiterten und eingerollten Kronblattbasis, die wie bei *Rulingia hermanniaefolia* STRETZ (4/VIII) richtig röhrenförmig werden kann, haben wir selbstverständlich trotz einer gewissen äußeren Ähnlichkeit keine Blattscheide, sondern den breiten Basalabschnitt eines *Buettneria*- oder *Ayenia*-Blattes vor uns. Die Homologie wird nicht nur durch den Umstand bezeugt, daß aus diesem Teil der Apikalabschnitt entspringt, der dem der vorhergegangenen Kronblätter sicher völlig gleichwertig ist, sondern auch durch das Vorhandensein eines freilich gerade nur angedeuteten Stielteiles bei *Rulingia madagascariensis* BAKER (4/VI).

Die Bündelversorgung der Kronblätter von *Commersonia* und *Rulingia* weicht nicht unbeträchtlich von jener der zuerst behandelten Gattungen ab. Sie erfolgt nämlich bereits nach jenem Schema, das allen übrigen Buettnerieen eigentümlich ist: in den mit relativ breiter Ansatzfläche versehenen Basalabschnitt treten mehrere parallele Bündel ein, von welchen die mittleren drei in den Apikalabschnitt hineinziehen und in diesem netzige Anastomosen bilden. Es bereitet selbstverständlich keine besondere Schwierigkeit, sich das Bündelsystem von *Buettneria* und *Ayenia* von einer solchen Innervation unter Vereinfachung und Anpassung

an besondere Formverhältnisse (schmaler Stielteil und gehemmter Apikalabschnitt) entstanden zu denken.

Bei der zweiten Subtribus Theobrominae macht der Apikalabschnitt der Kronblätter ähnliche Größenschwankungen wie bei der ersten durch, nur sind sie bedeutend umfangreicher. So ist er z. B. bei *Abroma* (6/I) und *Theobroma* (6/IX und XIII) sehr groß und spreitenartig ausgebildet, setzt sich zudem durch eine stielartig schmale Zone, die besonders bei *Theobroma* recht ansehnlich, bei *Abroma* hingegen nur in Form einer

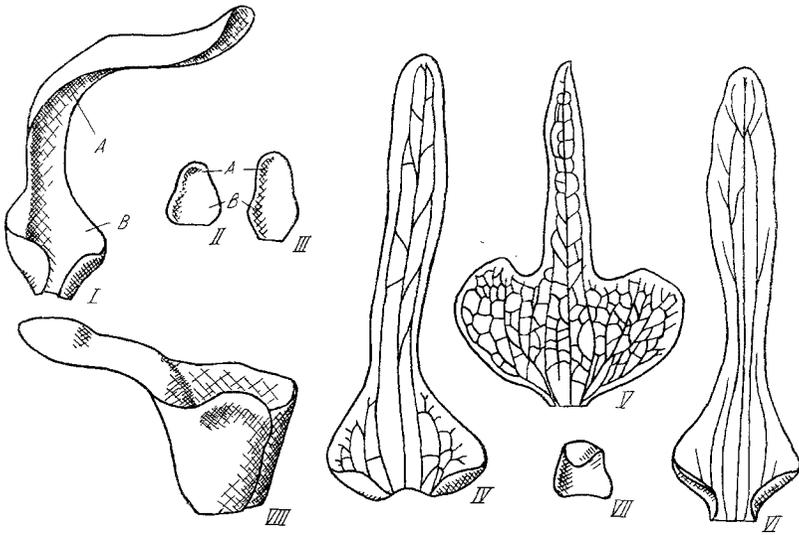


Abb. 4. *Commersonia bartramia* MERRILL (I und IV Kronblätter aus offenen Blüten, II und III junge Anlagen), *Rulingia densiflora* BENTH. (V ausgewachsenes Kronblatt mit seinen Bündeln), *Rulingia madagascariensis* BAKER (VI Kronblatt einer offenen Blüte und VII junge Anlage) und *Rulingia hermanniaefolia* STEETZ (VIII erwachsenes Kronblatt). Die Blätter von IV—VI sind künstlich ausgebreitet. A Apikal-, B Basalabschnitt. I 19 ×, II, III 44 ×, IV 19 ×, VI 9 ×, VII, VIII 19 × vergr.

Einschnürung angedeutet ist, vom Basalabschnitt ab. Der letztere ist gleichfalls stattlich und hat wie bei den meisten anderen Theobrominen durch starke Vorwölbung seines Rückens und nicht durch Ausgliederung einer horizontalen Lamelle Haubengestalt angenommen. Da nun die apikale Fläche dieser Haube horizontal steht oder sogar etwas nach der Blütenmitte geneigt ist, beschreibt das ganze Kronblatt beim Übergang vom Basal- in den Apikalabschnitt, der schräg aufgerichtet ist, einen auffälligen Knick, dessen Mitte entsprechend der Gestaltung der übrigen Kronblatteile rinnenförmig vertieft ist. Es kann kein Zweifel bestehen, daß diese charakteristische Querfalte vollkommen jener entspricht, aus

der bei *Buettneria* und *Ayenia* die obere Querlamelle herauswächst<sup>1</sup>. Die Haubenform des Basalabschnittes der Buettnerieae kommt also bei gleichem Grundbau auf verschiedene Weise zustande: bei den Buettnerinae wird die Faltung des Kronblattes zwischen Apikal- und Basalabschnitt nur angedeutet, dafür aber wächst die Vorderkante dieser Falte zu einer massiven, schräg nach unten gerichteten Lamelle aus, die dem Basalabschnitt Haubengestalt verleiht. Bei den Theobrominae jedoch wird die Haube durch starkes Wachstum des Basalabschnittes selbst, und zwar

unterhalb der Falte, bewirkt, welches Wachstum auch eine beträchtliche Vergrößerung der Falte zur Folge hat (5).

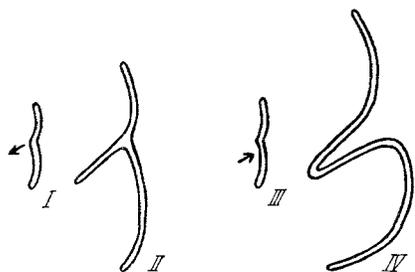


Abb. 5. Schematische Längsschnitte durch die Kronblätter von *Buettneria* und *Ayenia* (II) und durch die der übrigen Buettnerieen (IV), die aus gleichen, leicht quergefalteten Anlagen (I, III) entstehen, indem bei den ersteren die Vorderkante, bei den letzteren die an die Falte grenzenden Flächen der Anlage besonders wachsen und so auf verschiedenen Wegen dem Basalabschnitt Haubengestalt verleihen. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtung an.

Die Ontogenese der Kronblätter von *Abroma* und *Theobroma* verläuft entsprechend der großen Ähnlichkeit der erwachsenen Blätter übereinstimmend. Die jungen, zunächst schuppenförmigen Anlagen zeigen einen ungefähr dreieckigen Umriß mit einer scharfen Spitze und breitgerundeten Basisecken (6/II und X). Im weiteren wächst nun besonders der apikale Teil der Anlagen in die Länge und Breite und wandelt sich unter Verlust seiner Zuspitzung in ein breitflächiges, schließlich sogar abgerundetes Gebilde um, das dem unteren, von Anfang an breiten Teil an Größe gleichkommt und sich von diesem durch seitliche Einschnürungen

absetzt (6/III—V und XI). Die Anlagen haben damit ihre Grundgliederung in Apikal- und Basalabschnitt erfahren. Das Wachstum beider Abschnitte bleibt noch einige Zeit hindurch gleichmäßig — die Umrißform dieser jungen Blätter erinnert somit immer etwas an eine Ziffer 8 — und infolge der Ausbuchtung ihrer Rückenteile beginnt zwischen ihnen die Falte sichtbar zu werden (6/VI, VII und XII). An den älteren Stadien überflügelt schließlich der Apikalabschnitt großemäßig den basalen (6/VIII). — In die Kronblätter beider Arten treten drei Bündel ein, über welchen die Innenfläche des Basalabschnittes purpurfarbene

<sup>1</sup> Trotzdem möchte der Verfasser nicht die beiden Blattränder, die infolge der rinnenartigen Struktur der Umbiegungsstelle wie kleine Zähne vorstehen, mit den Zähnen an den Haubenlamellen („Maske“) von *Buettneria* homologisieren, wie dies bei SCHUMANN (1) geschieht.

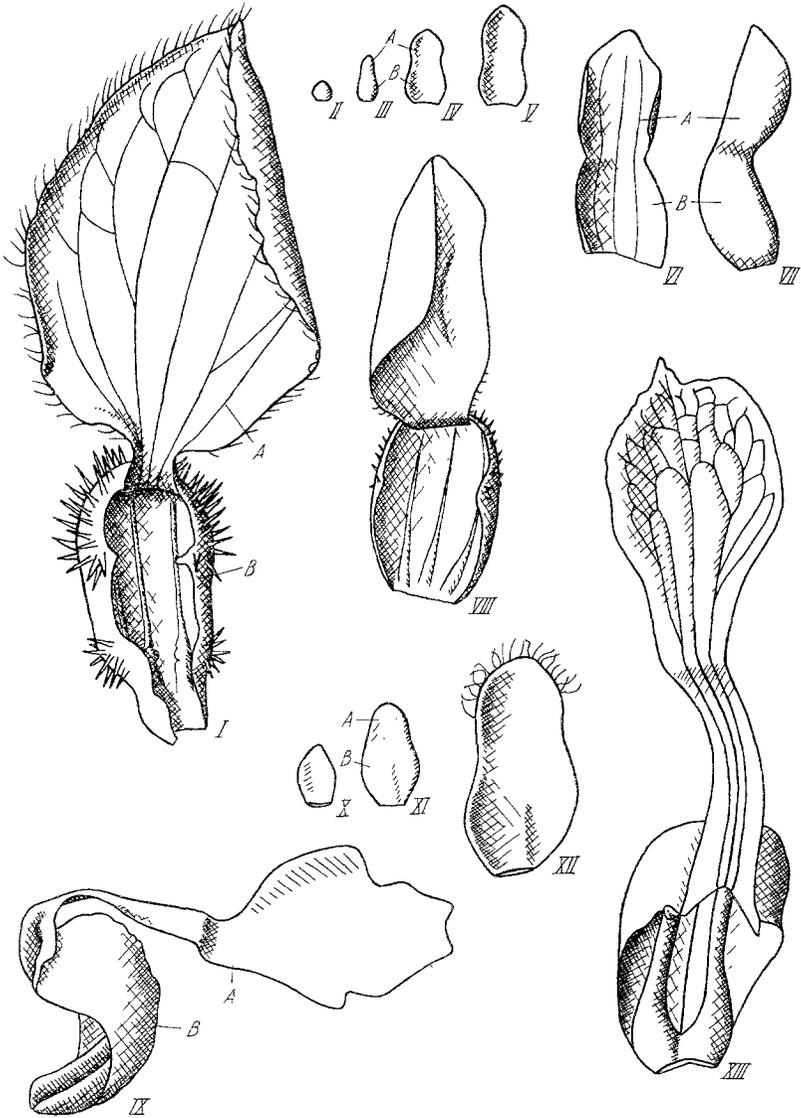


Abb. 6. *Abroma augusta* L. f. (I Kronblatt einer sehr großen Knospe, II bis VIII verschieden junge Blätter — II und III von hinten, alle übrigen von vorne gesehen, VI und VII das gleiche Blatt in verschiedenen Ansichten), *Theobroma bicolor* HUMB. et BONPL. (IX Kronblatt einer offenen Blüte, X—XII verschieden junge Blätter) und *Theobroma cacao* L. (XIII Kronblatt einer offenen Blüte). A Apikal- und B Basalabschnitt. I 11 ×, II bis VIII 19 ×, IX 11 ×, X—XII 44 × und XIII 11 × vergl.

Gewebewucherungen (Saftmale) entwickelt, und die sich im flächigen Ende des Apikalabschnittes stark verzweigen.

Die bandförmig schmalen Apikalabschnitte, wie sie die Kronblätter von *Commersonia* und *Rulingia* unter den Buettnerinae besitzen, trifft man auch unter den Theobrominae an: so unverzweigt und außerordentlich lang bei der Sektion Herreania der Gattung *Theobroma*, die neuerdings auch als eine eigene Gattung angesehen wird, und gabelig zerteilt bei *Guazuma*. FREYTAG, der die Natürlichkeit der auf der Anordnung der Staubblätter beruhenden Gliederung der Buettnerieen in die beiden

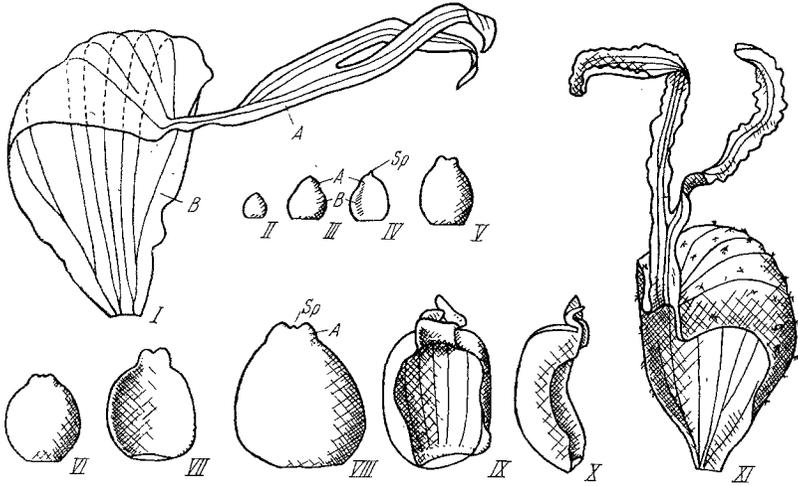


Abb. 7. *Guazuma tomentosa* H. B. et K. (I Kronblatt aus einer offenen Blüte mit seinen Bündeln, II—X Ontogenese der Kronblätter — II, III, V, VI, VIII von hinten, die anderen von vorne oder von der Seite gesehen) und *Guazuma ulmifolia* LAM. (XI Kronblatt einer offenen Blüte, die Sternhaare, mit welchen die *Guazuma*-Kronblätter allgemein bedeckt sind, nur an diesem Blatte gezeichnet). A Apikal-, B Basalabschnitt und Sp morphologische Spitze des Blattes, neben welcher die Gabelteile des Apikalabschnittes vorwachsen. I 11 ×, II—X 19 × und XI 11 × vergr.

Subtriben, wie sie SCHUMANN durchführt, bezweifelt, hält übrigens *Commersonia* näher mit *Guazuma* verwandt als die letztere Gattung mit *Theobroma*. Der Basalabschnitt des *Guazuma*-Kronblattes ist wie bei den beiden vorigen Gattungen haubenartig gewölbt und zieht sich unten in eine verschmälerte Basis zusammen, so daß hier ähnlich wie bei *Abroma* der sonst fehlende Stielteil leicht angedeutet wird. Der lange und schmale Apikalabschnitt, der bis ungefähr in sein unteres Drittel zweigeteilt ist, setzt sich infolge seiner jähen Verschmälerung und starken Abwinkelung sehr deutlich vom Haubenteil ab (7/I, XI). Die undifferenzierten Kron-

blattanlagen von *Guazuma tomentosa* H. B. et K. etwa sind wie üblich breitschuppig und laufen in eine einzige Spitze aus (7/II), die gelegentlich in einen kleinen, stärker abgesetzten Fortsatz ausgezogen sein kann (7/IV) oder eine kleine Gruppe kurzer Haare trägt. Die Verzweigung des Apikalabschnittes, die bald nach seiner Abgliederung vom Basalabschnitt erfolgt, wird durch das Vorwachsen der der Blattspitze unmittelbar benachbarten Teile bewirkt. Dies zeigen unter anderem einwandfrei die in den Fig. 7/V, VI und VIII wiedergegebenen jungen Blätter, denn diese besitzen im Gegensatz zu dem weitaus größeren Teil der *Guazuma*-Kronblätter zwischen den beiden breitgerundeten Anlagen der Endzipfel noch einen weiteren kleineren Höcker, der der rudimentären echten Blattspitze entspricht. Wie nicht anders zu erwarten war, liegt also hier keine echte gabelige Verzweigung vor, sondern eine Übergipfelung der morphologischen Blattspitze durch stärker wachsende seitliche Spreitenteile, genau so wie bei den sogenannten Ziegenfußblättern (TROLL, S. 1024) verschiedener *Bauhinia*-Arten u. a. In der weiteren Entwicklung wird dann der Apikalabschnitt gefaltet und dicht dem Haubenende angepreßt (7/IX und X); bei der Anthese streckt er sich wieder gerade und steht mehr oder minder senkrecht vom Haubenende nach oben weg. — In die Kronblätter dieser Gattung treten ebenfalls drei Nerven ein, die sich — und zwar Mittel- und Seitennerven — bereits im Basalabschnitt verzweigen. Die sekundären Seitennerven endigen aber alle bereits im Basalabschnitt, so daß wieder nur drei in den Apikalabschnitt eintreten. Der mittlere von diesen gabelt sich dann und jede Zunge des Apikalabschnittes erhält so zwei Bündel. Die Seitennerven können hier auch noch — nach FREYTAG besonders bei *Guazuma crinita* — mehrfach Seitenzweige zweiter Ordnung abgeben. Der Apikalabschnitt zeigt also trotz seiner Verzweigung Ansätze zur Ausbildung des üblichen Bündelnetzwerkes.

Durch fast vollkommene Unterdrückung des Apikalabschnittes zeichnen sich schließlich die drei letzten Gattungen (*Scaphopetalum*, *Leptonychia* und *Glossostemon*) aus. Das Kronblatt von *Scaphopetalum thonneri* WILDEM. sieht auch in der Tat so aus, als ob man einem Kronblatt von *Abroma* oder *Theobroma* den spreitenartigen Apikalabschnitt abgeschnitten hätte: ein zur Gänze haubenförmiges Blatt mit stark hervortretenden, parallelverlaufenden Nerven und abgestutztem Ende, dessen Rand etwas nach innen eingeschlagen ist (8/I, II). Diese aus dem Vergleich der erwachsenen Blätter sich ergebende Deutung des Blattbaues wird auch durch die jungen Anlagen vollauf bestätigt. Ihre gerundet quadratische Gestalt mit der unvermittelt aufgesetzten kleinen Spitze verrät deutlich, daß hier nur der Basalabschnitt allein weiterwächst und der Apikalabschnitt auf der Stufe der kleinen Anlagenspitze verharret (8/III, IV). — Die Innervierung des *Scaphopetalum*-Kronblattes entspricht ebenfalls

vollkommen dieser Deutung, denn sie ist die eines Basalabschnittes: das Blatt besitzt meist fünf parallele Bündel, die apikal auf gleicher Höhe mit geringen Anastomosen endigen.

Ebenso unterlassen die Kronblätter von *Leptonychia lasiogyne* SCHUM. jegliche Gliederung (8/V). Sie sind klein und schuppenartig und treten gegenüber den mehrfach längeren Kelchblättern ganz zurück. Sie zeigen noch im erwachsenen Zustand jene gerundet dreieckige Gestalt, wie sie

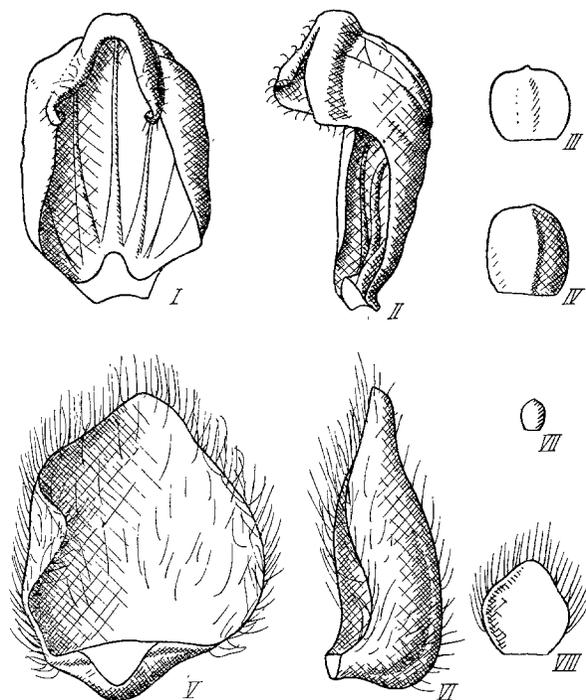


Abb. 8. *Scaphopetalum thonneri* WILDEM. (I und II Kronblätter aus offenen Blüten in Vorder- und Seitenansicht, III und IV junge Kronblattanlagen) und *Leptonychia lasiogyne* SCHUM. (V, VI Kronblätter offener Blüten in Vorder- und Seitenansicht, VII und VIII verschieden junge Kronblätter). I, II 11 ×, III, IV 44 × und V—VIII 19 × vergr.

sonst nur an den jüngsten Anlagen (8/VII) zu finden ist. Das erwachsene Blatt unterscheidet sich von ihnen, abgesehen von der Größenzunahme, nur durch eine geringe spornartige Aussackung seiner Basis, die einen schwachen Anlauf zur Haubenbildung darstellt (8/VI). — Die großen, länglich lanzettlichen Kronblätter der Gattung *Glossostemon* konnten nicht untersucht werden.

Abschließend ist nun noch die Frage zu beantworten, wie die beiden charakteristischen Hauptabschnitte der Buettnerieen-Kronblätter morphologisch zu beurteilen sind. In der Literatur, besonders in den verschiedenen Florenwerken, findet man gewöhnlich rein beschreibende und zum Teil sogar morphologisch inkorrekte Bezeichnungen. So wird der Apikalabschnitt als Appendix (GAGNEPAIN, UITTEN, FREYTAG, ARÈNES) oder als Ligula (CHEVALIER, UITTEN und ältere Floristen), der verbreiterte Basalabschnitt, besonders wenn er nach unten stielartig zusammengezogen ist, als genagelte Fläche (limbus) bezeichnet. SCHUMANN (1) hingegen hat sich sehr klar dahin ausgesprochen, daß er in der sogenannten Ligula die Spreite oder Platte des Kronblattes sehe, die von einem verbreiterten, basal oft stielartig zusammengezogenen Stiel oder Nagel getragen wird, dessen oberes Ende unterhalb der Platte zu der sogenannten Maske ausgewachsen ist. In dieser Deutung sind ihm BRANDIS, WARMING und zum Teil auch PAX und CHEVALIER gefolgt.

Nach SCHUMANN würden also bei den Buettnerieen nur Abänderungen des wohlbekannten Typus der genagelten Kronblätter vorliegen. Daß die alte und naive, auch von SCHUMANN ohne besondere Beweise vertretene Homologisierung des Nagels solcher Kronblätter mit einem Blattstiel und der Platte mit einer Blattspreite in der Tat berechtigt ist, haben neuere Untersuchungen (LEINFELNER, 1) an Kronblättern mit peltaten Strukturen, die eine eindeutige Identifizierung von Spreite und Stiel erlauben, gezeigt. Nun aber besteht wenig Ähnlichkeit zwischen der Ontogenese der Buettnerieen-Kronblätter und jener der üblichen genagelten Kronblätter. Im Normalfall tritt bekanntlich der Stiel eines Laubblattes oder das Filament eines Staubblattes oder der Nagel eines Kronblattes in den ersten Entwicklungsstadien gegenüber der Spreite oder der Anthere oder der Platte ganz zurück. An unseren Kronblättern ist jedoch der Basalabschnitt von Anfang an besonders groß und gefördert, während der Apikalabschnitt zurückbleibt und erst verhältnismäßig spät, wenn überhaupt, den Wachstumsvorsprung des unteren Abschnittes aufholt. Die jüngsten Stadien erinnern demnach weniger an ein sich differenzierendes Oberblatt als vielmehr an Laubblattanlagen, die die erste Gliederung in das üblicherweise vorseilende Unterblatt und in das zunächst zurückbleibende Oberblatt durchgeführt haben. Trotzdem wird man sich nicht zu dem Schluß führen lassen, daß der Basalabschnitt der Buettnerieen-Kronblätter einem besonders entwickelten Unterblatt und der Apikalabschnitt dem Oberblatt entspricht, das gelegentlich (*Theobroma*) sogar in Stiel und Spreite gegliedert sein kann, gewöhnlich aber nur aus einer sitzenden, häufig rudimentären Spreite besteht. Es ist nämlich, wie bekannt, eine mißliche Angelegenheit, auf den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte allein weitgehende morphologische Schlußfolgerungen aufzubauen, zumal ja an Kronblättern, von wenigen Sonder-

fällen abgesehen, der Unterblattbereich in der Regel nicht merkbar in Erscheinung tritt. Daß SCHUMANN die seitlichen Auswüchse des *Buettneria*-Nagels, die Flügel, als Nebenblattgebilde anspricht, ist bei der weithin kritiklosen Anwendung dieser Bezeichnung für mehr oder minder basal inserierte Auswüchse an Kron- und Staubblättern für unsere Überlegung bedeutungslos, bei seiner Deutung des Basalabschnittes als Nagel (Blattstiel) sogar falsch, da die vermeintlichen Nebenblätter doch aus dessen Oberende entspringen.

Neben der eben erörterten Gleichsetzung des Apikalabschnittes mit der Oberblattregion und des Basalabschnittes mit der Unterblattregion wird auch noch eine weitere Deutungsmöglichkeit, zu der die Überbewertung der Ontogenese der *Ayenia*-Kronblätter führen könnte, abzulehnen sein. Diese Blätter mit ihrem gehemmtten Apikalabschnitt und dem flächig breiten, unten in einen langen Stiel ausgezogenen Basalabschnitt sehen nämlich so aus, als ob der Apikalabschnitt bloß die besonders hervortretende Spitzenregion einer gestielten Spreite wäre, eine Gliederung, wie sie ja auch an verschiedenen Laubblättern vorkommt. Bei *Leptonychia* und *Scaphopetalum* etwa würde dann dieser Spitzenabschnitt an der sitzenden Spreite eben nicht besonders in Erscheinung treten. Eine solche Auffassung, die VELENOVSKY bei *Ayenia* vertritt, wird sich aber mit Hinblick auf jene Kronblätter mit flächig ausgebildetem Apikalabschnitt kaum aufrecht erhalten lassen, denn bei diesen hätten wir dann recht ungewöhnliche Spreiten, die in zwei übereinanderliegende, flächige Teile zerfallen.

Es erscheint daher dem Verfasser am besten, die SCHUMANNsche Deutung wieder aufzugreifen, nach welcher die Buettnerieen-Kronblätter wie die der meisten anderen Sterculiaceen in Spreite (Apikalabschnitt oder Platte) und Stiel (Basalabschnitt oder Nagel) gegliedert sind. Der Nagel ist freilich etwas ungewöhnlich geformt und fällt darüber hinaus durch seine starke Förderung gegenüber der Platte auf. Nicht nur, daß er diese am erwachsenen Blatt oftmals an Größe übertrifft, eilt er ihr auch in der Ontogenese beträchtlich voraus. In der Entwicklungsgeschichte zeichnen sich hier also bereits weitgehend die Proportionsverhältnisse des fertigen Blattes ab, und sie ist damit für Deutungen nur beschränkt brauchbar. Übrigens sind ähnliche Proportionsverschiebungen auch an Laubblattanlagen zu finden; es sei in diesem Zusammenhang nur an jene von *Aldrovanda vesicula* erinnert, die größte Ähnlichkeit mit den jüngsten Kronblattanlagen von *Buettneria aspera* oder *carthaginensis* haben. Ihr verhältnismäßig ansehnlicher und verbreiteter Basalteil, der eine kleine und vorerst zurückbleibende Spreitenanlage trägt, soll nach TROLL (S. 1202) gleichfalls einem vorseilenden Blattstiel entsprechen.

Die starke Verbreiterung des Basalabschnittes und die Ausgliederung von seitlichen Auswüchsen (Flügeln) an seinem oberen Ende bedeuten

keine Schwierigkeit dafür, in ihm den Nagel des Kronblattes zu sehen; mehr oder weniger ähnlich verbreiterte Staubblattfilamente und Kronblattnägeln sind ja zur Genüge bekannt. Eine solche Ausbildung finden wir ja übrigens auch im Androeum der Sterculiaceen selbst verwirklicht, denn die oft großen und blattartigen Staminodien, deren Basen mit den Filamenten der fertilen Staubblätter zur Staubblattröhre verwachsen sind, entsprechen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit bloß den stark verbreiterten Filamenten der verkümmerten Staubblätter. Die stielartige Verschmälerung der Basis des flächigen Kronblattnagels, wie sie vor allem *Ayenia* zeigt, kehrt schließlich ebenfalls an anderen Kronblättern wieder [z. B. bei *Helicteres* (9/I) unter den Sterculiaceen oder bei *Silene*, *Lychnis* u. a. unter den Caryophyllaceen].

Die Bündelverhältnisse der Buettnerieen-Kronblätter sprechen freilich nicht eindeutig für die SCHUMANNsche Deutung. Die netzige Verzweigung der drei Bündel, die in den Apikalabschnitt eintreten, ist wohl ganz spreitengemäß, die Parallelnervigkeit des verbreiterten Nagels jedoch läßt die Frage nach seinem morphologischen Wert offen, denn längsverlaufende Bündel sind sowohl für das Unterblatt als auch für den Blattstiel charakteristisch. Daß die unter Umständen reichliche Verzweigung der Bündel im verbreiterten Nagelende bei *Ayenia* nicht als ein Hinweis auf dessen Spreitennatur angesehen werden kann, sondern durch die physiologischen Notwendigkeiten dieser ansehnlichen Fläche bedingt ist, dürfte ebenfalls zutreffen.

Nicht zuletzt aber geben uns die Querlamellen, die aus dem oberen Ende des Basalabschnittes herauswachsen und diesen zur Haube formen, einen Hinweis auf die morphologische Natur des sie hervorbringenden Blatteiles. Wie wir gesehen haben, sind sie der Anlage nach Querfalten, die freilich nicht ihre Schenkel besonders entwickeln, sondern bloß ihre massive Vorderkante vorwachsen lassen. Ähnliche lokale Auswüchse sind bekanntlich auch an anderen Kronblättern anzutreffen. So vergleicht bereits WARMING die Querlamellen der Sterculiaceen-Kronblätter recht treffend mit den „Schlundschruppen“ an den Kronblättern gewisser Caryophyllaceen, zu welcher Ansicht ihn allem Anschein nach freilich nur die äußere Ähnlichkeit und Stellungsgleichheit beider Bildungen geführt haben dürfte. Nun konnte aber ARBER aufzeigen, daß die querstehenden Schlundschruppen verschiedener Caryophyllaceen-Kronblätter (*Lychnis*, *Melandrium*, *Heliosperma* u. a.)<sup>1</sup> ebenso wie die der Boraginaceen lokale Hohlfalten sind, deren Ende oft noch in einen massiven Zipfel ausgezogen sein kann. Die Querlamellen der Sterculiaceen-Kronblätter

<sup>1</sup> Die längsverlaufenden Leisten, die dem Kronblattnagel von *Dianthus*, *Silene* u. a. einen vierflügeligen Querschnitt verleihen und an der Plattenbasis verschiedentlich in vertikalstehenden Lappchen endigen, sind jedoch anderer morphologischer Herkunft (siehe LEINFELLNER, 1).

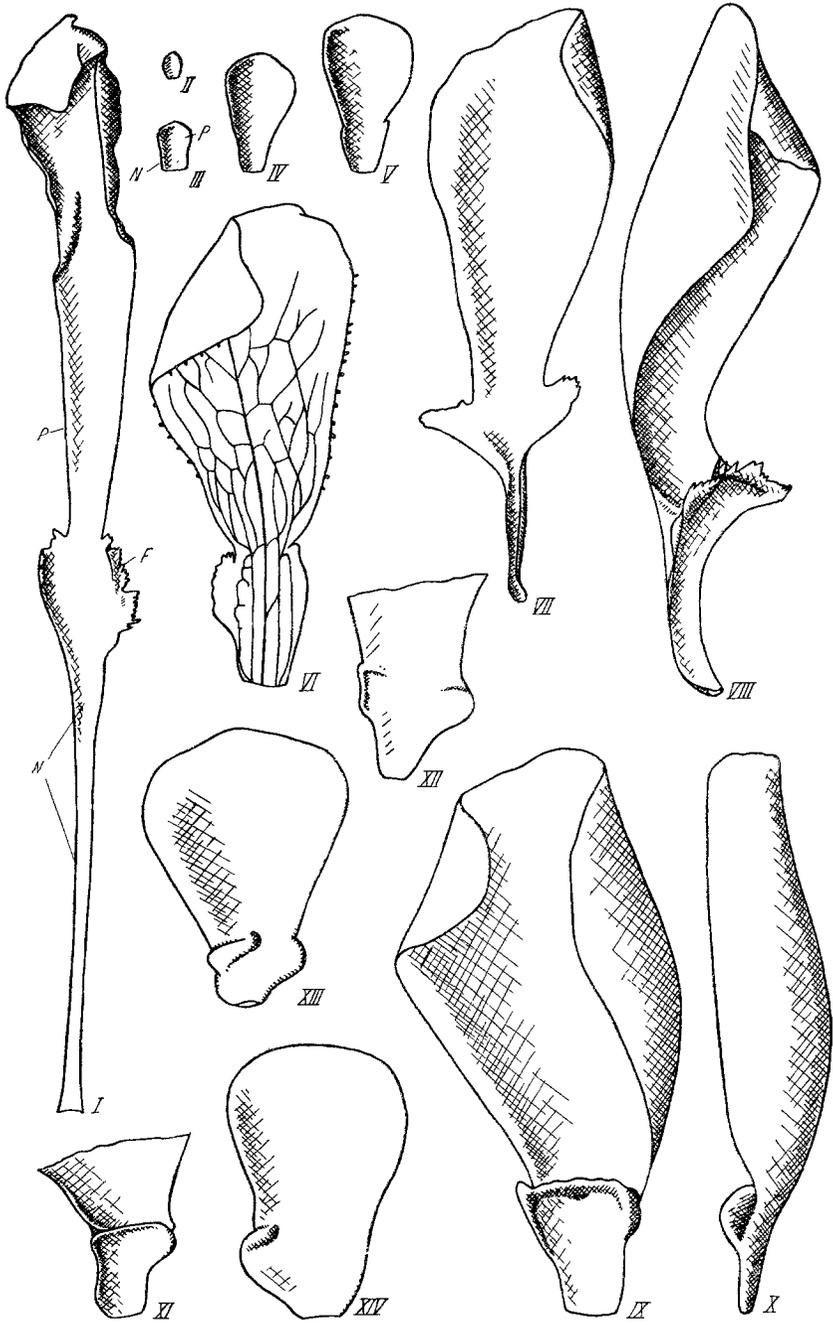


Abb. 9/I—XIV

entsprechen ihnen also in der Tat weitgehend; daß sie einheitlich und nicht paarig wie die Schlundschuppen der genannten Familien sind, ist von untergeordneter Bedeutung. Da nun die Hohlschuppen stets an der Grenze von Nagel und Platte anzutreffen sind, ist der Schluß nicht von der Hand zu weisen, daß bei der Stellunggleichheit der hohlschuppenähnlichen Querlamelle auch den beiden entsprechenden Grundabschnitten des Buettnerieen-Kronblattes der gleiche morphologische Wert zukommt.

Beweiskräftiger als die vorangegangenen Überlegungen ist aber wohl ein Vergleich der Buettnerieen-Kronblätter mit jenen der übrigen Sterculiaceen, die einen normalen Nagel und eine normale Platte besitzen. Hierfür kommen vor allem die der Gattung *Helicteres* in Betracht, auf deren große Ähnlichkeit mit unseren Kronblättern bereits SCHUMANN (1) nachdrücklich hingewiesen hat. Die lange, fast keilförmige Platte eines ausgewachsenen Kronblattes von *Helicteres hirsuta* LOUR. var. *purpurea* HOCHR. etwa setzt sich recht markant von dem gleichfalls sehr langen Nagel ab, denn dessen oberes Ende ist verbreitert und ragt seitlich über die Plattenbasis in Form gezählter Öhrchen vor (9/I). Diese Öhrchen hat nun bereits SCHUMANN — sicher mit Recht — den Nagelverbreiterungen (Flügeln) der *Buettneria*-Kronblätter gleichgesetzt. Die Entwicklungsgeschichte dieser Blätter ist, wie nicht anders zu erwarten, die eines normalen genagelten Kronblattes. Bereits die jüngsten Anlagen, die zur Verfügung standen, zeigen eine merkliche Förderung ihres oberen Teiles, welche sich in der Folge verstärkt und im Verein mit der Streckung der schwächer in die Breite wachsenden Basis alsbald die junge Anlage in Platte und Nagel gliedert (9/II—IV). Verhältnismäßig spät wachsen die Nagelöhrchen vor (9/V und VI), und die starke Streckung der stielartigen Nagelbasis erfolgt wie sonst erst gegen das Ende der Blattontogenese. In der Platte haben wir wie üblich ein netzig verzweigtes Bündelsystem, im Nagel jedoch Parallelnervigkeit (9/VI).

Von besonderem Interesse sind aber jene *Helicteres*-Arten, deren Kronblattnagel ebenfalls eine Querlamelle entwickelt. So besitzen z. B. die Blüten von *Helicteres brevispira* JUSS. gewöhnlich vier Kronblätter, deren Nagel normale, ziemlich große und dreieckige Öhrchen trägt (9/VII), während der Nagel des fünften am oberen Ende eine ansehnliche, über seine ganze Breite reichende ligulaartige Querlamelle entwickelt hat

---

Abb. 9. *Helicteres hirsuta* LOUR. var. *purpurea* HOCHR. (I Kronblatt einer offenen Blüte und II—VI verschieden junge Blätter) und *Helicteres brevispira* JUSS. (VII, VIII zwei Kronblätter aus der gleichen Knospe, IX—XIV verschieden junge, mit einer Querlamelle versehene Blätter — IX, X das gleiche Blatt in Vorder- und Seitenansicht). P Platte („Apikalabschnitt“ der Buettnerieen), N Nagel („Basalabschnitt“) und F Flügel. I 7 ×, II bis VI 19 ×, VII, VIII 11 × und IX—XIV 19 × vergr.

(9/VIII)<sup>1</sup>. Die jüngeren Kronblätter dieser Art zeigen nun mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß auch diese Lamelle ihrem Wesen nach eine massive Querfalte ist: der Blattrand beschreibt nämlich tatsächlich eine Schleife, indem er von der Basis der Platte gegen die Vorderkante der Lamelle ausbiegt und dann wieder zum Nagelrand zurückläuft (9/XI). Die Basis der Lamelle ist auch dementsprechend dick. An älteren Blättern wird freilich der obere Randbogen undeutlich, während der untere, der vom Nagel kommt, um so klarer hervortritt und zusammen mit der Vorderkante der Lamelle einen scheinbar geschlossenen Randbogen bildet (9/VIII und IX). Verschiedentlich wurden unter diesen jungen Blättern auch solche gefunden, die unvollkommene und einseitige Lamellenanlagen besaßen. Die Frage, ob es sich hier um normale (ungleichmäßiges Fortschreiten der Auswölbung der Querlamelle von den Rändern zur Mitte des Nagels) oder um mehr teratologisch gehemmte Entwicklungsstadien handelt, muß der Verfasser offen lassen. Auf jeden Fall tritt auch an ihnen der Faltencharakter der Lamellenanlage deutlich hervor (9/XII—XIV).

Bei *Helicteres* sind also normale genagelte Kronblätter vorhanden, deren Spreite (Platte) der Regel entsprechend dem Stiel (Nagel) in der Ontogenese vorausseilt. Darüber hinaus zeigen sie durch den Besitz von apikalen Nagelverbreiterungen, deren spätes Erscheinen natürlich nur eine Folge der an sich späten Differenzierung des ganzen Nagels ist, und einer Querlamelle am oberen Nagelende weitgehende Übereinstimmung mit den Kronblättern der Buettnerieen. Man wird daher auch ohne weitere Bedenken die einzelnen Hauptabschnitte der verschiedenen Kronblätter einander homolog setzen können. Die abweichenden Jugendformen der Buettnerieen-Kronblätter erweisen sich somit aber eindeutig als sekundär abgeändert.

Die wechselnd umfangreichen Proportionsverschiebungen zwischen Stiel (Nagel) und Spreite (Platte), die die Buettnerieen-Kronblätter auszeichnen, lassen sich wohl am besten durch die Annahme verstehen, daß in diesen Kronblättern Übergangsformen zwischen dem laminalen und dem phyllodialen Typus der Kronblattbildung (siehe LEINFELLNER, 2) vorliegen, jedoch mit deutlicher Hinneigung zum letzteren, der ja verschiedentlich (*Leptonychia*, *Scaphopetalum*) auch rein verwirklicht wird.

### Zusammenfassung

Die Kronblätter der Sterculiaceae-Buettnerieae, von welcher Tribus die Gattungen *Buettneria*, *Ayenia*, *Commersonia* und *Rulingia*, *Abroma*, *Theobroma*, *Guazuma*, *Scaphopetalum* und *Leptonychia* untersucht wurden,

<sup>1</sup> Diese Gestaltsunterschiede zwischen den Kronblättern sind natürlich eine Folge der Dorsiventralität der *Helicteres*-Blüten, welche sich an den Kronblättern anderer Arten meist nur in Schwankungen der Öhrchenzahl auswirkt (siehe darüber z. B. bei GAGNEPAIN).

sind in einen verschieden geformten, mitunter extrem gehemmtten Apikalabschnitt und in einen meist haubenförmigen Basalabschnitt gegliedert, welcher letzterer seine Gestalt durch das Vorwachsen einer oder zweier axialer Querlamellen aus seinem oberen Ende oder durch lokale Vergrößerung seiner Flächenmitte erlangt. Diese beiden Abschnitte hat bereits SCHUMANN als Platte und Nagel bezeichnet. Obwohl nun die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte ergab, daß an den jungen Kronblattanlagen der Nagel stets die Platte an Umfang weit übertrifft, was in Widerspruch zur Ontogenese normaler genagelter Kronblätter steht, wird dieser Tatsache keine besondere morphologische Beweiskraft zuerkannt, sondern die SCHUMANNsche Deutung beibehalten: das ungewöhnliche Vorseilen des Kronblattnagels in der Ontogenese wird nämlich nur als eine Folge seiner weitgehenden Förderung gegenüber der Platte erkannt, welche Förderung die Kronblätter der Buettnerieen dem phyllodialen Kronblatttypus sehr nahe bringt. Diese Deutung der Kronblattgliederung wird auch durch die genagelten Kronblätter von *Helicteres* (Sterculiaceae-Helictereae) bestätigt, die verschiedene Ähnlichkeiten mit jenen der Buettnerieen wie flügelartige Verbreiterungen und Querlamellen am Nagel aufweisen, deren Ontogenese aber normal (Vorseilen der Platte gegenüber dem Nagel) verläuft.

Bei den auffälligen Querlamellen am Kronblattnagel der Buettnerieen und mancher *Helicteres*-Arten handelt es sich stets der Anlage nach um Falten, die aber nicht ihre Flanken, sondern ihre massive Vorderkante besonders entwickeln. Es besteht somit eine grundsätzliche Übereinstimmung mit den Hohlschuppen der Boraginaceen und mancher Caryophyllaceen, die ebenfalls an der Grenze von Nagel und Platte zu finden sind. — Die gabelig zerteilte, bandförmige Platte des Kronblattes von *Guazuma* entsteht durch paariges Vorwachsen der der morphologischen Blattspitze unmittelbar benachbarten Spreitenabschnitte.

#### Literaturverzeichnis

- ARBER, A.: Studies in flower structures. V. On the interpretation of the petal and "Corona" in *Lychnis*. Ann. of Bot. N. S. 3, 1939.
- ARÈNES, J.: Contributions à l'étude des Sterculiacées de Madagascar. Mém. Inst. scient. Madag. Sér. B, VII, 1956.
- BRANDIS, D.: Indian Trees. London 1906.
- CHEVALIER, A.: (1) Révision du genre *Theobroma* d'après l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Rev. int. Bot. Appl. et d'Agric. trop. 26, 1946.
- (2) Un proche parent des *Theobroma* spontané en Côte-d'Ivoire et Gold Coast pays de grande culture du Cacaoyer. Rev. int. Bot. Appl. et d'Agric. trop. 26, 1946.
- FREYTAG, G. F.: A revision of the genus *Guazuma*. Ceiba 1, 1951.
- GAGNEPAIN, F.: Flore générale de l'Indo-Chine. Paris 1910.
- GAZET DU CHATELLIER, G.: Recherches sur les Sterculiacées. Rev. gén. Bot. 52, 1940.

- LEINFELLNER, W.: (1) Die petaloiden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. *Österr. Bot. Z.* **101**, 1954.
- (2) Die blattartig flachen Staubblätter und ihre gestaltlichen Beziehungen zum Bautypus des Angiospermen-Staubblattes. *Österr. Bot. Z.* **103**, 1956.
- PAX, F.: *Allgemeine Morphologie der Pflanzen*. Stuttgart 1890.
- RAO, C. V.: (1) Contributions to the embryology of the Sterculiaceae. I—V. *Jour. Indian Bot. Soc.* **28**, 1949 — **32**, 1954.
- (2) Floral anatomy of some Malvales and its bearing on the affinities of families included in the order. *Jour. Indian Bot. Soc.* **31**, 1952.
- SCHUMANN, K.: (1) Vergleichende Blütenmorphologie der cucullaten Sterculiaceen. *Jahrb. Kgl. Bot. Garten u. Mus. Berlin* **4**, 1886.
- (2) Sterculiaceae. In: ENGLER-PRANTL, *Die natürl. Pflanzenfam.* I. Aufl. III/6, Leipzig 1895.
- TROLL, W.: *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin 1939.
- UITTEN, H.: Sterculiaceae. In: *Flora of Surinam (Dutch Guyana)*, herausgeg. v. A. PULLE, Bd. 3, Amsterdam 1932.
- VELENOVSKY, J.: *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Bd. III, Prag 1910.
- WARMING, E.: *Handbuch der systematischen Botanik*. 3. Aufl. (Deutsche Ausg. v. M. MOEBIUS). Berlin 1911.