

Valerianella discoidea Lois. Auf trockenen Kalkhügeln östlich von Kavakli, am Fuße des Sakargebirges; blühend und fruchtend am 3. V. 1926. Neu für Bulgarien.

Jasione montana L. var. *Jankae* Neilr. f. *prostrata* Stoj. et Stef. nov. f. Caulibus prostratis vel adscendentibus et foliis angustioribus a typo recedit. In pascuis alpinis m. Belasica 15. VI. 1916, m. Gümürdžinski Karlak 21. VII. 1926.

Scorzonera austriaca W. var. *crispa* MB. Auf trockenen Kalkhügeln beim Dorfe Vakaf, am Fuße des Sakargebirges. Blühend am 3. V. 1926. Neu für Bulgarien.

Crepis Stojanovii Georg. In Gebüsch zwischen Kavakli und dem Kloster Sveta Troica, am Fuße des Sakargebirges. Blühend am 2. V. 1926. Bis jetzt nur von einem einzigen Standorte bei Charmanli bekannt.¹⁾

Die Stipeln der Cunoniaceen.

Von Rudolf Schrödinger †.²⁾

(Mit 37 Abbildungen.)

Die vorliegende Abhandlung hat zum Ziele, die eigentümliche Ontogenese der extrafoliar-achsenumfassenden Stipeln von *Cunonia* eingehend kennenzulernen und dabei namentlich die Anfänge des

¹⁾ T. Georgiev in Bull. de la Soc. bot. de la Bulgarie, I, 1926, p. 67.

²⁾ Nach dem Tode des Botanikers Rudolf Schrödinger (gest. am 24. Dezember 1919) fand sich in seinem Nachlaß ein umfangreiches Manuskript unter dem Titel „Die Nebenblätter der Dikotyledonen“. Es war dies die Arbeit, auf welche er am Schlusse seiner Abhandlung über „Phylogenetische Ansichten über Scheiden- und Stipularbildungen“ in den Schriften der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft [Verhandlungen, LXIX. Bd., S. (193), 1920] hingewiesen hatte. Die Einleitung und der Abschnitt über die Nebenblätter der Cunoniaceen befanden sich in ziemlich druckfertigem Zustande. Da die Einleitung dem ganzen Werke galt, hätte deren Abdruck keinen Zweck; wohl aber schien es wertvoll, die Arbeit über die Nebenblätter der Cunoniaceen zu veröffentlichen, was hiemit geschieht. Die übrigen vier Abschnitte des Buches zeigten so sehr, daß der Verfasser erst mitten in ihrer Ausarbeitung war, daß es nicht möglich schien, sie druckfertig zu machen. Es ist dies bedauerlich, da sie eine große Zahl wertvoller Beobachtungen und beachtenswerter Gedanken enthielten.

24. Jänner 1927.

R. Wettstein.

Die Schriftleitung ist Herrn Hofrat Prof. Dr. R. Wettstein für die mühevollen und zeitraubende Sichtung von R. Schrödingers wissenschaftlichem Nachlaß zu besonderem Danke verpflichtet.

Blattwachstums endgültig aufzuklären, über die uns vorläufig nichts weiter bekannt ist als Massarts keineswegs eindeutige Angabe, daß man die Stipelanlagen früher als die Spreitenanlagen „erscheinen sieht“. Das angestrebte Ziel wird sich aber nicht erreichen lassen, ohne zugleich auch die Stipeln der übrigen Cunoniaceen in die Betrachtung mit einzubeziehen und in die Ontogenesen auch dieser Stipeln nach Möglichkeit Einblick zu gewinnen. Ich sage nach Möglichkeit, weil mir bei meinen Untersuchungen nur *Cunonia capensis* in Kultorexemplaren zur Verfügung stand, alle übrigen Gattungen nur in Herbarexemplaren, so daß sich die ontogenetische Untersuchung nur innerhalb gewisser Grenzen durchführen ließ; in manchen Fällen sogar nur innerhalb sehr enger Grenzen.¹⁾

A. Die Wuchsform der Stipeln bei den verschiedenen Gattungen.

Die Cunoniaceen sind durch schönes Hartlaub ausgezeichnete Bäume und Sträucher des saxifragalen Verwandtschaftskreises, die nur auf der südlichen Hemisphäre vorkommen, dort aber weite Verbreitung besitzen. Sie reichen von Chile und Brasilien über Kapland und Madagaskar bis auf den australischen Kontinent und von da weiter auf den malayischen Archipel und auf die Inseln des Stillen Ozeans. Ihre Blätter sind zumeist gegenständig, seltener zu dreien oder fünf in Wirteln angeordnet und besitzen deutlich gestielte Spreiten, deren Fläche bald ungeteilt bleibt, bald strahlig in drei oder fünf Segmente oder unpaarig in Fiedern aufgelöst erscheint. Bei fast allen Gattungen — *Aphanopetalum* bildet die einzige Ausnahme — sind die Blätter von wohlentwickelten, d. h. für die Leistung des Hüllschutzes sehr tauglichen Stipeln ausgestattet, die alle darin übereinstimmen, daß sie streng basal am Blatte angeordnet sind. Ein basaler Zusammenhang zwischen Stipeln und Blatt ist nur in einer kleinen Minderzahl von Fällen und auch dort nur in allerbescheidenstem Maße zu erkennen. Im übrigen zeigen diese Stipeln eine namhafte Mannigfaltigkeit der Wuchsverhältnisse, jedenfalls eine viel namhaftere,

¹⁾ Die Untersuchungen für *Cunonia* wurden an den Kultorexemplaren des Botanischen Gartens der Universität Wien durchgeführt. Das Herbarmaterial, an welchem die übrigen Cunoniaceen studiert wurden, war vorwiegend aus den Sammlungen des Wiener Hofmuseums entlehnt, z. T. auch aus jenen der eben genannten Universität. Für das große Entgegenkommen, mit welchem mir diese Institute ihr wertvolles Material zur Verfügung stellten, bin ich der Leitung der botanischen Abteilung des Wiener Hofmuseums und der Direktion des Botanischen Institutes und Gartens der Wiener Universität zu größtem Danke verpflichtet.

als man nach den Darstellungen der Systematiker schließen würde, die gewöhnlich nichts anderes zu berichten wissen, als daß die Stipeln der Cunoniaceen bald paarig, bald interpetiolar vereintwüchsig auftreten.

Was uns an diesen Stipeln am meisten interessieren muß, das ist das häufige Auftreten von extrafoliar-achsenumfassender Insertion. Sie findet sich nicht nur bei allen Arten der früher schon erwähnten Gattung *Cunonia*, sondern auch bei allen Arten von *Weinmannia* und außerdem bei einer einzelnen Art von *Spiraeanthemum*. *Cunonia* und *Weinmannia* aber, die man zusammen ganz wohl als nur eine große Gattung betrachten kann, bilden den eigentlichen Hauptstock der ganzen Familie und stellen gemeinsam mehr als zwei Dritteile der gesamten Cunoniaceenarten; und während alle anderen Gattungen nur ganz beschränkte Verbreitung besitzen, finden wir Vertreter der Doppelgattung *Cunonia-Weinmannia* sowohl in Südamerika und Afrika als auch in Polynesien.

Wie bekannt, wurde total-extrafoliare Insertion der Stipeln auch bei einer *Hydrocotyle*-Art beobachtet (*H. vulgaris*) und bei manchen Arten von *Spergularia*. Weiterhin wurde noch ihr ähnliche Insertionsweise bei einer *Astragalus*-Art¹⁾ beobachtet. In allen diesen Fällen könnte man immerhin geneigt sein, diese so seltene Insertionsweise für ein bloß gelegentliches Vorkommnis zu halten. Hier bei den Cunoniaceen erweckt sie von vorneherein den Eindruck eines ganz gesetzmäßigen Phänomens, und der Eindruck steigert sich, wenn man die Stipeln der übrigen Cunoniaceen zum Vergleiche heranzieht.

Vorher sei noch mit wenig Worten der kleinen australischen Gattung *Aphanopetalum* gedacht, die sich vor allen anderen Gattungen der Familie durch den vollständigen Mangel an Stipeln auszeichnet. Gewöhnlich werden zwar ihren Blättern „kleine hinfällige Nebenblätter“ zugeschrieben; und so viel ist ja auch richtig, daß am Rande des Blattstielgrundes beiderseits je 1—2 kleine und auch wirklich ganz hinfällige Auswüchse zu sehen sind (Fig. 1); und wenn die Systematiker der Cunoniaceen diese kleinen Auswüchse der Familien diagnose zuliebe als Stipeln ansprechen, so ist das ihre Sache. Wirkliche Stipeln sind aber diese kleinen Auswüchse wohl kaum. Dagegen spricht schon der Umstand, daß sie auch an noch ganz jugendlichen Blättern, die erst 250 μ hoch sind, im Verhältnis zur

¹⁾ *A. chinensis* bei Lubbock, Buds and Stipules 1899, p. 31, fig. 39, 40. Die Stipeln, diesmal der Spreite gegenüber, stehen nicht voll um die Achse herum.

Gesamthöhe des Blattes nur ganz winzige Anhängsel der Blattbasis vorstellen (Fig. 2). So unansehnlich erscheinen in so frühen Entwicklungsstadien selbst solche Stipeln nicht, die hinterher gänzlich verkümmern, wie etwa die von *Ilex*. Aller Wahrscheinlichkeit nach, dürften diese kleinen Auswüchse ihre Entstehung dem Wucherwachstum von Drüsenzotten verdanken. Solche kommen ja bei den meisten Cunoniaceen an der Basis der Blätter in großer Zahl vor, sie gehen

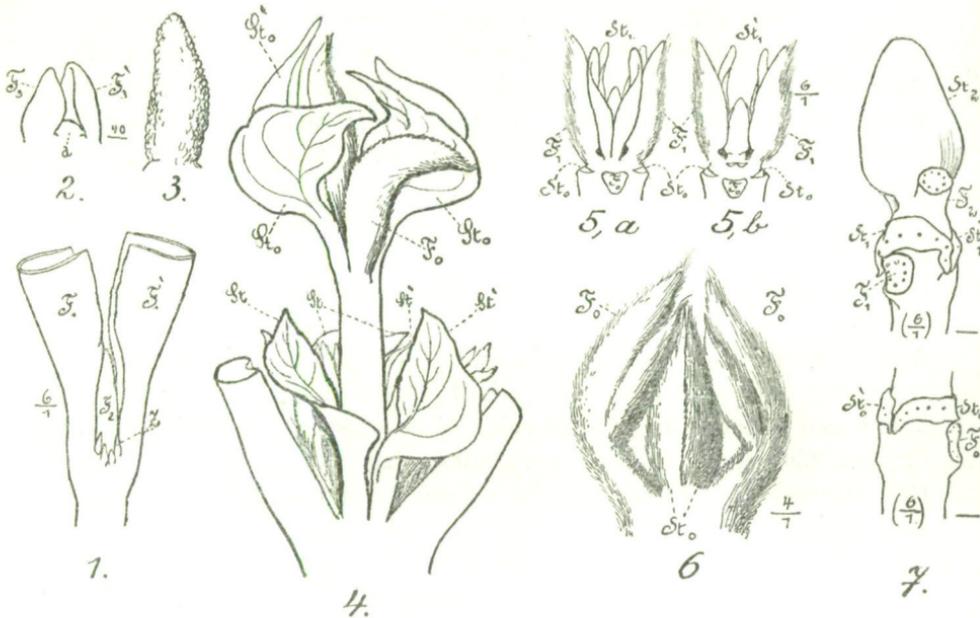


Fig. 1—7.

auch während des Austreibens meist zugrunde, und soweit das Herbarmaterial Einblick gestattet, zeigen die angeblichen Stipeln von *Aphanopetalum* eine ganz ähnliche Struktur wie jene Drüsenzotten (Fig. 3). Die kleinen Auswüchse an der Basis der *Aphanopetalum*-Blätter sind mit Stipeln gewiß ebenso wenig ursprungsverwandt, wie die unter ganz analogen Umständen auftretenden Blattstielanhängsel bei manchen *Viburnum*- und *Sambucus*-Arten, über die alles Nötige schon in Goebels Organographie gesagt ist.¹⁾

Was nun die übrigen Gattungen der Cunoniaceen betrifft, die insgesamt durchwegs mit wohlentwickelten Stipeln ausgestattet sind, so

¹⁾ Goebel, Organographie, I. Aufl., p. 555.

sei zunächst nochmals daran erinnert, daß sie durchwegs streng basal auftreten und mit dem Blatte entweder gar keinen oder doch nur kaum merklichen Zusammenhang zeigen. Insoweit verraten die Cunoniaceen-Stipeln nur wenig Mannigfaltigkeit. Diese tritt erst zutage, wenn man die Funktionsweise der Stipeln beachtet.

Von diesem Gesichtspunkte müssen wir zunächst den Stipeln von *Caldcluvia* eine Sonderstellung einräumen. Stipeln pflegen sich, soweit sie nicht rudimentär bleiben (*Ilex*) oder verdornen (*Robinia*, *Paliurus*), zu Hüllschutzdecken für die mit ihnen in derselben Knospe heranwachsenden Blätter auszubilden, wobei sie entweder die Spreite ihrer eigenen Blätter oder nur die jüngeren Blätter der Knospe unter ihren Schutz nehmen. Die Stipeln von *Caldcluvia* tun weder das eine noch das andere. In den Frühstadien ihres Wachstums legen sie sich freilich sehr schön und dicht an die Terminalknospe an, gerade als wären sie dazu bestimmt, nach dem Austreiben ihrer eigenen Blätter die jüngeren unter ihrem Schutze zu behalten; doch noch lange ehevor es zum Austreiben kommt, heben sie sich von der Terminalknospe ab und fangen an, ihre inneren Flächen nach außen zu wenden (Fig. 5a bei St_1). In der Folge verschärft sich diese Flächenwendung immer mehr; während des Austriebs kommt es dann zu einer stielartigen Streckung ihres basalen Teiles, die dem Fortgang der Flächenwendung noch weiteren Vorschub leistet (Fig. 4, St_0), und nach dem Austreiben sieht man diese Stipeln ihre Flächen nach Art eines Schutzdaches über die Achselknospe breiten (Fig. 4 unten), ein bei echten Stipeln wohl äußerst seltenes Verhalten, das aber ganz an die von Goebel beschriebene Funktionsweise der Pseudostipeln von *Cobaea scandens* erinnert. Ein sehr hübscher Fall von Konvergenz. Herkunftsvchiedene Organe, das eine Mal Stipeln, das andre Mal zwei basale Fiedern gelangen zur gleichen Funktion, die beidemal für die betreffenden Organe eine abgeleitete Funktion darstellt. In den Frühstadien der Entwicklung verhalten sich aber die Organe jedesmal so wie es ihrer Herkunft entspricht. Die Stipeln von *Caldcluvia* legen ihre Flächen nach Stipelart an die Terminalknospe an, und das basale Fiederpaar von *Cobaea* fügt sich wie alle anderen Fiederpaare in die konduplikate und dabei leicht involute Knospenlage der Spreite.

Stipeln, welche für die Behüllung der jüngeren Blätter der Knospe sorgen und für diese Aufgabe auch sehr hübsch spezialisiert sind, finden wir bei den Gattungen *Belangeria* und *Geissois*. Bei *Belangeria* sind die Stipeln zwar ziemlich rein lateral inseriert, es gelingt ihnen jedoch, ihre über der Basis verbreiterten Flächen derart zwischen die zu ihnen gehörigen Spreiten und die jüngeren Blätter einzuschieben, daß über der

Terminalknospe eine ganz hübsch zusammenschließende vierklappige Hülle zustande kommt (Fig. 6). In einer von vornherein günstigeren Lage sind die Stipeln von *Geissois*. Wie in Fig. 7 einerseits an der Terminalknospe selbst, andererseits an den Narben der abgefallenen Blätter ersichtlich ist, besitzen die *Geissois*-Blätter nicht lateral, sondern total-ventral inserierte Stipeln, die mit ihren Insertionen bis zu gegenseitiger Berührung auf die Ventralseite der Spreitenstielbasis übergreifen und von dort aus, zu einer Ligula vereint, miteinander emporwachsen; es resultieren zwei stipulare Hüllklappen, welche die Terminalknospe schon mit ihrer Basis vollkommen umfassen. Da außerdem die ligulare Vereintwüchsigkeit sehr vollkommen ist und zur Ausbildung einer sehr einfach umschriebenen Hüllklappenform führt, und die beiden Hüllklappen sehr genau aufeinander passen, ergibt sich eine die Terminalknospe tadellos bedeckende und mustergültig zusammenschließende zweiklappige Knospendecke. Hier kommt es sogar zur Ausbildung typischer Winterknospen. An dem zu Ende der Triebzeit zuletzt austreibenden Blattpaare kommen nur die Stipeln zu voller Entwicklung. Die Spreitenteile fallen — unter Hinterlassung eines Stielstrunks — frühzeitig ab, und nur die beiden Hüllklappen bleiben stehen und sorgen dann während der Ruheperiode für den Schutz der terminalen Erneuerungsknospe (Fig. 7, oben). Es ist ein ganz analoger Vorgang wie bei *Liriodendron*, nur daß in diesem letzteren Falle die Blätter einzeln an der Achse stehen und die Stipeln nur total-ventral inseriert, aber nicht ligular vereintwüchsig sind. Alles andere verhält sich ganz analog. Im übrigen geht *Geissois* in der Ausbildung der winterlichen Knospendecke allem Anscheine nach noch einen Schritt über *Liriodendron* hinaus. In einem der untersuchten Fälle zeigte sich, daß sich die zwei letzten Blattpaare so wie oben beschrieben verhalten hatten, so daß über der Ruheknospe eine doppelte Decke von zwei miteinander gekreuzten Hüllklappenpaaren entstanden war. Da diese Hüllklappen auch sehr derbe Struktur zeigen, so findet man hier so gut wie alles erreicht, was man von Stipeln, die sich dem Schutze der jüngeren Blätter der Knospe widmen, überhaupt nur verlangen kann.

Mit zu der eben besprochenen Gruppe dürften auch die Stipeln von *Gilbeea* gehören, die sich ähnlich zu verhalten scheinen wie die von *Belangera*, doch kann ich mich dafür bei der Kargheit des mir vorliegenden Herbarmaterials nicht wirklich verbürgen. Jedenfalls finden sich Stipeln, welche als Schutzdecken für die Terminalknospe dienen, höchstens bei nur dreien von den insgesamt 18 Gattungen der Cunoniaceen; bei den zwei Gattungen aber, für die es sich sicher

feststellen ließ, zeigen sich die Stipeln für ihre Funktion schon sehr gut, bei der einen — *Geissois* — sogar schon vortrefflich organisiert.

Stipeln, welche zur Behüllung der Spreite des Blattes, zu dem sie selber gehören, herangezogen werden, begegnen uns bei nicht weniger als zwölf Gattungen, die ich für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung — nicht für systematische Zwecke — in zwei Gruppen einordnen möchte, von denen ich die eine *Codia*-, die andere *Cunonia*-Gruppe nennen werde. Beiden ist gemeinsam, daß die Stipeln interpetiolar vereintwüchsig auftreten, so daß an jedem Achsenknoten ein Paar stipulare Hüllblätter und ein Paar gestielter Spreiten miteinander gekreuzt stehen (Fig. 8, 11, 13, 17, 24—26, 28), resp. stipulare Hüllblätter mit Spreiten einfach alternieren, wie dies für Fig. 10 und 12 zutrifft, in denen man allerdings nur die stipularen Hüllblätter sieht, nicht aber die von ihnen behüllten Spreiten.

Von den Stipeln der *Cunonia*-Gruppe (*Cunonia*, *Weinmannia*, *Spiraeanthemum samoëense*) wissen wir, daß sie sich durch die für Stipeln ihrer Funktion höchst vorteilhafte, aber höchst seltene total-extrafoliare Insertion auszeichnen, durch welche sie das von ihnen zu behüllende Spreitenpaar am Grunde vollständig umfassen. Dank dieser Insertionsweise befinden sie sich im Hinblick auf die ihnen obliegende Funktion unter ebenso günstigen Bedingungen wie in der früher betrachteten Gruppe die Stipeln von *Geissois* dank ihrer total-ventralen Insertion. Auch darin gleichen sie den *Geissois*-Stipeln, daß bei ihnen die interpetiolare Vereintwüchsigkeit ebenso vollkommen ist wie bei *Geissois* die ligulare und ebenso wie dort zur Ausbildung höchst einfach umschriebener Hüllklappenformen führt, die einen vortrefflichen Klappenverschluß ermöglichen (Fig. 24—26, 28).

Schon um dieser Umstände willen, muß man die *Codia*-Gruppe als Vorstufe der *Cunonia*-Gruppe betrachten. Die Stipeln zeigen noch durchwegs die für Stipeln primitive rein laterale — d. h. gegebenen Falles rein interpetiolare — Insertion, welche die vollständige Behüllung der Spreite des eigenen Blattes erheblich erschwert, und die Vereintwüchsigkeit der Stipeln ist oft recht rückständig. Die stipularen Hüllklappen sind oft apikal noch ziemlich tief zweispaltig, wie wir dies an den abgebildeten Arten von *Platylophus* und *Anodopetalum* beobachten (Fig. 8, 21, 22), und da außerdem die beiden einander opponierten Hüllklappen recht ungleich tief gespalten sind, so ist es bisweilen mit dem Knospenverschluß ziemlich schlecht bestellt. Andererseits begegnen wieder Fälle, in welchen die Vereintwüchsigkeit als solche nichts zu wünschen übrig läßt, aber zur Ausbildung von Formen

führt, die besser für ein Assimilations- als für ein Hüllblatt taugen. So täuschen uns z. B. die Stipeln von *Acrophyllum* ein sitzendes, schmal längliches und in eine feine Spitze ausgezogenes Laubblatt vor, das auch durch seine Nervatur seine wahre Herkunft nicht

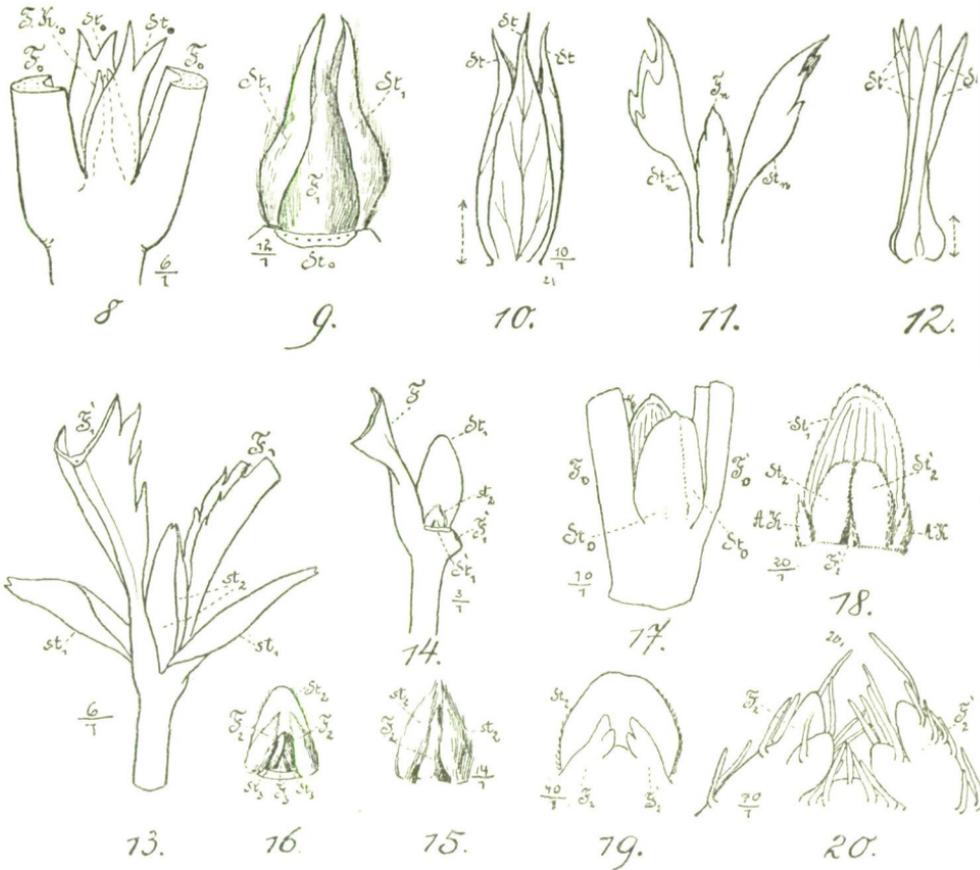


Fig. 8-20.

verrät, durch seine fein ausgezogene Spitze den Ansprüchen, die man an ein Hüllblatt stellt, durchaus nicht entspricht (Fig. 10). Bei *Ackama* glauben wir sogar ein leicht gestieltes, dabei grob zahn-lappiges Laubblatt vor uns zu haben (Fig. 11), und bei manchen *Pancheria*-Arten zeigen die Stipeln die Gestalt eines aus polstrigem Grund lang nadelförmig ausgezogenen Blattes; das sind durchwegs Formen, die um so funktionswidriger erscheinen, als all diese Stipeln,

nach dem Herbarmaterial zu schließen, sehr frühe abfallen, also gar nicht dazu gelangen können, Laubblattfunktionen zu übernehmen.

Nur in einer kleinen Minderzahl von Fällen entstehen unter dem Einflusse der Vereintwüchsigkeit ähnlich schöne Hüllklappenformen, wie sie einerseits bei *Geissois* auftreten, und andererseits bei den Stipeln der *Cunonia*-Gruppe die strenge Regel bilden. Beispiele bieten die abgebildeten Arten von *Codia* und *Ceratopetalum* (vgl. Fig. 14 und 17 mit Fig. 7, 24—26, 28). Doch haben diese schönen Hüllklappenformen hier nicht den gleichen Wert wie in den früher betrachteten Fällen, weil hier die stipularen Hüllklappen die von ihnen behüllten Spreiten an ihrem Grunde mit ihrer Insertion nicht umfassen. So können wir bei *Codia* beobachten, wie die stipularen Hüllklappen die zu ihren Blättern gehörigen Spreitenteile schon von allem Anfang nicht vollständig bedecken können und an der Dorsalseite derselben ein basales Dreieckstück unbehüllt lassen müssen (vgl. Fig. 16, F_3 und St_3). Im Fortgange der Entwicklung kommt dann die stipulare Hülldecke immer mehr zum Klaffen, und im Stadium der Fig. 15 klafft sie bereits so weit, daß an den Spreiten ein ziemlich breiter medianer Streifen unbehüllt bleibt. Bei *Ceratopetalum* besteht in einem ähnlichen Entwicklungsstadium eine Behüllung der Spreiten durch die zugehörigen Stipeln nur mehr in einem ähnlich geringfügigem Maße wie in Fig. 9 bei *Platylophus*. Das zeigt ja auch die *Ceratopetalum*-Zeichnung Fig. 18, wo die zu den Stipeln St_1 gehörigen Spreiten F_1 zwar abgetragen erscheinen, die beiden Achselknospen AK aber erkennen lassen, wo diese beiden Spreiten standen. Wenn hier trotz dieses leidigen Umstandes ein befriedigender Knospenschutz erreicht wird, so beruht dies darauf, daß die Stipeln nach dem Austreiben der zu ihnen gehörigen Spreiten nicht abfallen, sondern stehen bleiben und über der Terminalknospe wieder zusammenklappen, so daß das jeweilig älteste Spreitenpaar eine doppelte Decke besitzt, die aus zwei miteinander gekreuzten Hüllblattpaaren besteht, von denen das innere zu dem behüllten, das äußere zu dem ausgetriebenen Spreitenpaare gehört, wie dies für *Platylophus* und *Ceratopetalum* die Fig. 8 und 17 zeigen, für *Codia* die Fig. 14. In den beiden ersten Figuren erscheint das äußere Hüllklappenpaar leicht gelüftet, in der dritten ist die eine äußere Hüllklappe abgetragen. Je nachdem in solchen Fällen die Terminalknospe im Ruhe- oder Treibzustande steht, findet man unter dem äußeren Hüllklappenpaare eine relativ kleine, noch ganz jugendliche Knospe, deren ältestes Spreitenpaar von den eigenen Stipeln noch ziemlich vollständig bedeckt ist (Fig. 14), oder eine schon ziemlich große, über deren ältesten

Spreitenpaar die stipulare Hüldecke schon weitgehend klappt (TK_0 in Fig. 8).

Gelegentlich überraschen Fälle, in denen sich beim Öffnen der äußeren Klappenhülle zeigt, daß es dem inneren Hüllenklappenpaar trotz seiner rein interpetiolareren Insertion gelungen ist, die Behüllung des zugehörigen Spreitenpaares bis hart an den Antrieb heran sehr befriedigend durchzuhalten, wie dies z. B. für die abgebildete *Callicoma*-Art zutrifft (St_2 in Fig. 13). Ganz ähnlich verhalten sich die Dinge bei der abgebildeten *Anopetalum*-Art (Fig. 21—23), nur daß dort die interpetiolare Vereintwüchsigkeit noch viel rückständiger ist. Derartige noch rein interpetiolar inserierte Stipeln bilden in ihrer Leistungsfähigkeit für den Hüllschutz — besonders wenn ihre Vereintwüchsigkeit schon so weit vorgeschritten ist wie bei *Callicoma* — bereits die Brücke zu den extrafoliar-achsenumfassenden Stipeln, die nach dem Austreiben der zu ihnen gehörigen Spreiten noch stehen bleiben und über der Terminalknospe wieder zusammenklappen, was allerdings nur für die Gattung *Spiraeanthemum* zutrifft, in welcher die total-extrafoliare Insertion der Stipeln noch kein generelles Merkmal bildet und nur bei einzelner Arten auftritt (*Sp. samoënsis* Fig. 24, 25). Bei *Cunonia* und *Weinmannia*, wo diese Insertionsart bereits ein Gattungsmerkmal darstellt, sind die Stipeln schon ganz einseitig für die Behüllung der mit ihnen zum selben Blatte gehörigen Spreiten spezialisiert und werden noch während des Austreibens dieser Spreiten abgesprengt.

Unter welchen Umständen es rein interpetiolar, also rein neben den Spreiten inserierten Stipeln gelingt, die volle Behüllung der Spreiten fast ebensolange aufrechtzuerhalten wie dies für die total-extrafoliar inserierten Stipeln die ständige Regel darstellt, kann erst später erörtert werden. Zunächst sei nur darauf hingewiesen, daß in solchen Fällen die Stipeln den von ihnen zu behüllenden Spreiten in ihrer Entwicklung ganz auffallend vorseilen. Ein gewisses Maß solchen Vorseilens zeigen natürlich alle Stipeln, die sich zu funktionstüchtigen Hüldecken für die mit ihnen zum selben Blatt gehörigen Spreite heranbilden, doch hält sich dies Vorseilen meist innerhalb gewisser Grenzen. Selbst in den Zeitstadien der Entwicklung, wo das Vorseilen gewöhnlich am auffallendsten ist, gehört es im allgemeinen schon zu den selteneren Fällen, wenn die Stipeln die angenähert doppelte Höhe der Spreiten erreichen, wie etwa bei *Ostrya* oder *Phaseolus*. Hier bei den Cunoniaceen der *Codia*-Gruppe darf ein solches Maß des Vorseilens, für das Fig. 19 (*Ceratopetalum*) ein Beispiel zeigt, noch als relativ bescheiden gelten. Wenn wir jene Stipeln ins Auge fassen, welche die Behüllung der

Spreiten lang andauernd aufrechterhalten, so finden wir viel extremere Verhältnisse. Bei *Anodopetalum* z. B. erreichen die noch jugendlichen Stipeln, ohne daß eine genaue Schätzung möglich wäre, gewiß reichlich das 8—10fache der Spreitenhöhe. — In den späteren Knospenzuständen sieht man im allgemeinen die Stipeln gerade nur so viel die Spreiten überhöhen, als notwendig ist, um dieselben bis zu ihrer Spitze hinauf zu bedecken. Hier in der *Codia*-Gruppe der Cunoniaceen begegnen Fälle, in welchen die Stipeln bis nahe an die Triebzeit heran eine 3—5fache Überhöhung der Spreiten behaupten, wie dies für *Acrophyllum*- und *Pancheria*-Arten zutrifft (vgl. die Fig. 10 und 12, in denen die beigefügten Pfeile die Höhe der von den dargestellten Stipeln behüllten Spreiten andeuten). Gelegentlich tun sogar die Stipeln im Vorseilen des Guten etwas zu viel. Bei *Ackama* z. B. halten sie an dem vorseilenden Wachstum so lange und uneingeschränkt fest, daß sie zuletzt die von ihnen behüllten Spreiten im Stiche lassen und vor ihnen austreiben (Fig. 11).

Soweit die Maßzahlen in Betracht kommen, werden wir bei den Stipeln der *Cunonia*-Gruppe ein noch stärkeres Vorseilen der Stipeln antreffen als hier; während aber hier das Vorseilen bisweilen viel weiter geht, als im Sinne der Funktion erforderlich wäre (*Anodopetalum*, Fig. 23), ja bisweilen sogar das im Sinne der Funktion zulässige Maß zum Schaden der Funktion überschreitet (*Ackama*, Fig. 11), werden wir in der sofort näher zu betrachtenden *Cunonia*-Gruppe Wachstums- und Funktionsverhältnisse auf strengste miteinander ausreguliert finden; und zwar nicht bloß in der zuletzt betrachteten, sondern in aller und jeder Beziehung so vortrefflich ausreguliert, daß die Stipeln von *Cunonia* — als Hüllorgane für die zum selben Blatt gehörigen Spreiten betrachtet — vielleicht die leistungsfähigsten sind, die wir kennen.

B. Die total-extrafoliaren Stipeln von *Cunonia*.

a) Über total-extrafoliare Stipelinserktion im allgemeinen.

Rein vom Standpunkte der Funktion aus betrachtet, ist die total-extrafoliare Inserktion nichts weiter als das Gegenstück der total-ventralen Inserktion. Beide weichen gleich extrem von der rein lateralen Inserktionsweise ab, die uns grundsätzlich als die für Stipeln ursprüngliche gilt, und beide lassen sich als weitgehende Anpassung an die Funktionsweise der Stipeln betrachten. Total-ventral inserierte Stipeln greifen mit ihren Inserktionen bis zu wechselseitiger Berührung auf die Ventralseite ihres Blattes über, so daß sie mit ihrem Grunde die jüngeren

Blätter der Knospe vollständig umfassen. Wo sich total-extrafoliare Insertionsweise findet, erscheinen die Insertionen der Stipeln hinter dem Rücken der Blätter bis zu gegenseitiger Berührung ausgedehnt, und die Stipeln umfassen mit ihrem Grunde vollständig die Spreitenteile des Blattes, zu dem sie selber gehören. Je nachdem die Stipeln nur die jüngeren Blätter oder die Spreite des eigenen Blattes behüllen, befinden sie sich im ersten oder im zweiten Falle in der für ihre Funktion günstigsten Stellung. Trotz dieser auffallenden Analogie dürfen diese beiden Insertionsformen nicht ohne weiteres auf gleiche Linie gestellt werden.

Total-ventral inserierte Stipeln sind eine wohlbekannte, weit verbreitete Erscheinung; sie finden sich — um nur bei den Dikotylen zu bleiben — bald paarig auftretend, bald zu einer Ligula oder zu einer Ochreate miteinander verschmolzen in scheidenständiger Stellung bei vielen Ranunculaceen und Umbelliferen, auch manchen Rosoideen, Saxifragaceen etc., in grundständiger Stellung bei vielen Moreen, Artocarpeen, Polygoneen, Magnoliaceen, Berberidaceen, Begoniaceen, etc. Für die total-ventrale Insertion fehlt es auch nicht an Anhaltspunkten, sie von der rein lateralen abzuleiten. Für eine Reihe total-ventral inserierter Stipeln ist bereits gezeigt, daß sie ontogenetisch primär als rein laterale Ausprossungen aus dem Blatte auftreten und erst sekundär mit ihrer Insertion auf die Ventralseite des Blattes übergreifen. Über die wahre Natur dieses Übergreifens gehen freilich die Meinungen etwas auseinander, doch soviel läßt sich immerhin sagen: der Übergang zur neutralen Insertionsweise beruht entweder darauf, daß blattoberseitiges Gewebe an der Ausbildung der Stipelflächen mit Anteil nimmt, oder darauf, daß die basalste Zone des Oberblattes, aus welcher späterhin der Spreitenstiel hervorgeht, extrem exotroph wächst.

Merklich anders liegen die Verhältnisse bei der total-extrafoliaren Insertion:

a) Zunächst fällt auf, daß diese Insertionsform niemals bei scheidenständigen oder auch nur deutlich blattgrundständigen Stipeln beobachtet wurde, sondern ausschließlich bei solchen, welche den Eindruck erwecken, unterhalb der zu ihnen gehörigen Spreitenteile frei an der Achse zu sitzen.

b) Diese Insertionsform ist auch durchaus keine alltägliche, nachweislich weitverbreitete, sondern eine allem Anschein nach äußerst seltene Erscheinung. Abgesehen von *Cunonia*, wo sie schon sehr frühe auffiel, ist sie meines Wissens bisher überhaupt nur in drei Fällen

beobachtet worden: 1. bei *Spergularia*, wo die vier Stipeln jedes Blattpaares zu einer röhrig wachsenden extrafoliaren Manschette miteinander verschmolzen erscheinen;¹⁾ und 2. bei *Hydrocotyle*, wo die beiden Stipeln jedes Blattes außen um die Insertion der Blattstiele herum die ganze Achse umfassen und nach Massarts Angabe in früher Knospenzeit sogar zu einer allseitig geschlossenen Kappe miteinander vereintwüchsig sein sollen. — 3. Bei einzelnen *Astragalus*-Arten, bei denen die beiden Stipeln jedes Blattes auf der dem Blatte gegenüberliegenden Seite der Achse zwar einen Teil des Umfangs derselben unbesetzt lassen, hinter dem Rücken des Blattes aber nicht nur vollständig um die Achse herumgreifen, sondern auch bis zu einer gewissen Höhe miteinander vereintwachsen,²⁾ so daß eine Bildung entsteht, die man füglich als Dorsal-Ligula bezeichnen könnte.

c) Die total-extrafoliare Insertion zur rein lateralen genetisch in Beziehung zu setzen, fehlt uns vorläufig jedwede Handhabe. Die bisherigen Nachrichten über die Entwicklungsart total-extrafoliarer Stipeln sind ja ganz dürftig und geben nicht einmal darüber Aufschluß, ob diese Stipeln wirklich oder nur dem Anscheine nach frei aus der Achse wachsen; und eben deshalb lassen sich nicht einmal Vermutungen darüber aufstellen, welchen Vorgängen diese Stipeln ihre total-extrafoliare Insertion verdanken. Man könnte sich bestenfalls zu dem Versuche herbeilassen, die bestehenden Möglichkeiten festzustellen. Es läge ja nahe zu sagen: Entweder diese Stipeln wachsen wirklich frei aus der Achse heraus, dann können sie nur während und dank ihrer Vorwölbung aus der Achse zu ihrer die Spreitenteile umfassenden Insertion gelangen, oder die Stipeln sind auch hier Aussprossungen aus dem Blatte selber, dann können sie mit Insertionen auf die Dorsal-seite des Blattes übergreifen, wenn blattunterseitiges Gewebe an der Ausbildung ihrer Flächen mit Anteil nimmt. Eine dritte Möglichkeit läßt sich wohl kaum voraussehen, trotzdem werden wir uns bald überzeugen, daß speziell bei *Cunonia* keine dieser beiden Möglichkeiten realisiert ist.³⁾

¹⁾ J. Lubbock, On Buds and Stipulés 1899, fig. 135.

²⁾ J. Lubbock, l. c., fig. 39, 40 (*A. chinensis*). Viel ausdrucksvoller zeigt sich die Erscheinung sehr oft bei unserem *A. Murri*.

³⁾ Die Möglichkeit, daß Stipeln ihre total-extrafoliare Insertion endotrophen Wachstum der Blattstielzone des Oberblattes verdanken könnten, wird wohl niemand ernstlich in Aussicht nehmen wollen. Es müßte sich ja um ein lang andauerndes und extrem endotrophes Wachstum handeln. Nun ist aber für die Blattstiele gerade exotrophes Wachstum Voraussetzung, und es steht bei ihnen in so engem Zusammenhang mit ihrer Funktionsweise.

b) Die Terminalknospe eines Sprosses von *Cunonia capensis* im triebfertigen Zustande.

Eine voll triebfertige Terminalknospe von *Cunonia* gehört schon an sich mit zu den anregendsten Objekten, die der Botaniker betrachten kann. Jedenfalls müssen wir mit dem Baue einer solchen Knospe wohl vertraut sein, um der Entwicklungsgeschichte der *Cunonia*-Stipeln volles Verständnis entgegenzubringen.

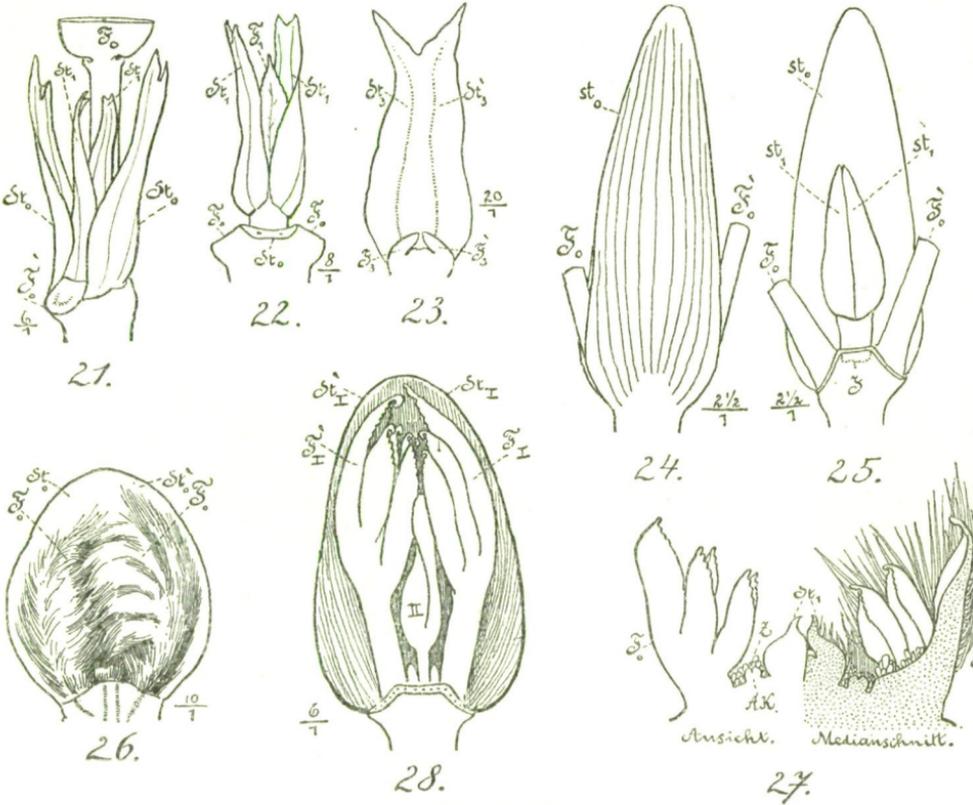


Fig. 21—28.

Zur Vororientierung betrachten wir den bloßgelegten Sproßgipfel Fig. 27, an welchem die zu dem Spreitenpaare F_0 gehörenden stipularen Hüllklappen abgetragen sind. Das Größenverhältnis zwischen Spreiten und abgetragenen Hüllklappen müssen wir uns ähnlich vorstellen wie in Fig. 29. Wir finden also auch hier das schon in der *Codia*-Gruppe auffallende starke Vorauseilen des Stipelwachstums; ja sogar in verstärktem Maße, denn die Spreiten F_0 haben die typisch

morphogenetische Phase ihres Wachstums schon hinter sich und sind bereits im Begriffe, zum ausbauenden Wachstum überzugehen. Zwischen ihnen steht eine junge Terminalknospe, die von den Stipeln des nächst jüngeren Blattpaares behüllt ist. Rechts und links neben ihr finden wir zwei Achselknospen *AK* angelegt. Die Laubentwicklung geht bei *Cunonia* ökonomisch vor sich. Es wird an jedem Sproßgipfel alljährlich nur ein Laubblattpaar angelegt und selbstverständlich auch nur eines ausgetrieben. Dabei entwickeln sich die Blätter äußerst langsam. Wenn die Spreiten den hier abgebildeten Zustand F_0 erreicht haben, sind seit ihrer ersten Anlage schon reichlich zwei Jahre verstrichen, und sie brauchen noch so manchen Monat, bis sie triebfertig werden.

Was am meisten an diesem Sproßgipfel auffällt, ist der Umstand, daß hier die einzelnen Knospenteile nicht wie sonst dicht aneinandergedrängt sind, sondern ganz frei nebeneinanderstehen; die beiden Spreiten spreizen sogar direkt auseinander und können sich das auch leicht erlauben, da ja der Innenraum der Knospe im Vergleich zu ihnen ganz unverhältnismäßig groß ist. Diesen Innenraum darf man sich nicht mit Luft erfüllt denken. Teils auf dem von Knospenteilen nicht besetzten Teil des Knospenbodens, teils auf der Ventralseite des basalen Teiles der beiden Spreitenlagen, am üppigsten auf einem basalen Felde der Innenseite der hier abgetragenen stipularen Hüllklappen wachsen ungezählte Drüsenzotten (*Z* in Fig. 27 u. 29), deren milchig-weißes und dabei schleimig-klebriges Sekret das ganze Knospeninnere erfüllt. Die Dorsalseite der Spreiten ist mit einem dichten Wald steif nach oben starrender Haare bekleidet. Beide Einrichtungen dürften in der späteren Knospenzeit, wenn die in Streckungswachstum begriffenen Spreiten sich zwischen den beiden dicht aneinandergeschmiegtten Hüllklappen durchdrängen müssen (vgl. Fig. 29 mit Fig. 28), ihre vortrefflichen Dienste leisten; die nach oben starrenden Haare, indem sie den Reibungswiderstand von der Spreite selber auf sich ablenken, das schleimig-klebrige Sekret, indem es den Reibungswiderstand mildert. An den erwachsenen Spreiten stellt das jetzt so stattliche Haarkleid nur einen zarten Flaum vor, der die Rückseite von Rhachis und Segmentrippen überzieht. Die Drüsenzotten vertrocknen schon bald nach dem Austreiben.¹⁾

Die vollständige Analyse einer *Cunonia*-Knospe ist in den Fig. 28—31 dargestellt, wobei jedoch, um die morphologischen Zu-

¹⁾ Über Bau und Entwicklung dieser Drüsenzotten vgl. Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung. Bot.-Zeit., XXVI, 1868, p. 698 ff.

sammenhänge deutlicher zu zeigen, das eben besprochene Haarkleid der Knospenteile nicht mit zur Darstellung gebracht ist. — Wenn wir eine *Cunonia*-Knospe Ende Juni oder anfangs Juli durch Abnahme der einen Hüllklappe öffnen, finden wir in ihrem Innern zwei schon vollständig triebbereite Spreiten (F_1 in Fig. 28), die wie schon angedeutet, seit ihrer ersten Anlage reichlich $2\frac{1}{2}$ Jahre gebraucht haben, um in diesen Zustand zu gelangen. Zwischen ihnen steht die Terminalknospe II, die vor etwa $1\frac{1}{2}$ Jahren angelegt worden ist. In naher Zeit werden die beiden Spreiten F_1 ausgetrieben und die sie bedeckenden Hüllklappen St_1 abgesprengt werden. Damit gelangt die Terminalknospe II vollständig ins Freie. Dementsprechend sind auch die beiden Hüllstipeln dieser Knospe II schon fertig ausgebaut und ergrünt und haben nur mehr das letzte Streckungswachstum vor sich. Die von ihnen behüllten Spreiten jedoch sind, obwohl sie gleichzeitig mit ihnen ihre Entwicklung begonnen haben, noch winzig klein und zart (F_{II} in Fig. 29 u. 30). Sie haben eben erst die Differenzierung ihrer Segmente durchgeführt. Zwischen ihnen steht schon die nächst jüngere Terminalknospe III. Sie wurde anfangs des heurigen Jahres angelegt und wird übers Jahr den Zustand der Knospe II und nach einem weiteren Jahr den Zustand der Knospe I erreichen. Die beiden Hüllstipeln dieser Knospe III (Fig. 30) umfassen bereits vollständig die Achse und fangen auch schon an, klappig zusammenzuschließen. Wenn wir sie entfernen, finden wir die zu ihnen gehörigen Spreitenanlagen (III in Fig. 31) noch im gänzlich primordialen Zustande. Zwischen ihnen liegt die freie Kuppe des Sproßgipfels.

So finden wir um die Mitte des Jahres in der Terminalknospe eines *Cunonia*-Zweiges drei Jahrestriebe ineinandergeschachtelt. Jeder derselben besteht aus einem Paare Spreitenanlagen und zwei sie bedeckenden stipularen Hüllklappen. Die innerste und jüngste (III in Fig. 30 u. 31) ist schon Monate alt, die mittlere (II in Fig. 28, 29, 30) schon weit übers Jahr, die äußerste schon weit über zwei (I in Fig. 28) Jahre alt. Diese äußerste ist für den heurigen, schon nahe bevorstehenden Austrieb bestimmt, die mittlere für den nächstjährigen, die innerste für den zweitnächstjährigen.

Der äußerst sparsamen Regelung des Austriebes entspricht eine ebenso sorgfältige Vorbereitung desselben.

Was die Achselprodukte betrifft, so scheinen sie, soweit sie Laubknospen darstellen, in der Regel nur die Rolle von Reserveknospen zu übernehmen und nach dem Austrieb der Blätter, in deren Achsel sie stehen, meist Jahre und Jahre zu ruhen.

c) Die Anfänge des Blattwachstums bei *Cunonia capensis*.

Selbst der jüngste der drei Jahrestriebe, die wir knapp vor dem Laubaustrieb — d. h. um die Mitte des Kalenderjahrs — an der Spitze eines *Cunonia*-Triebes ineinandergeschachtelt finden, steht nicht mehr in einem so jugendlichen Zustande, daß er in die ersten Anfänge des Blattwachstums irgendwelchen Einblick gewähren und Aufschlüsse darüber geben könnte, auf welchem Wege die Stipeln zu ihrer extrafoliar die Achse umfassenden Stellung gelangen.

Um auch in diese Entwicklungsverhältnisse Einblick zu gewinnen, müssen wir trachten, die Vorgänge kennenzulernen, welche sich auf der zur Zeit des Austriebes der Blätter F_1 von Anlagen noch ganz freien Kuppe des Sproßgipfels V in (Fig. 31) im Verlaufe der nächstfolgenden zwölf Monate abspielen, die bis zum nächsten Laubtrieb verfließen. Zu diesem Zwecke betrachten wir zunächst drei sehr auffallend voneinander verschiedene Entwicklungsstadien, die sich im Laufe dieser Zeit einstellen, und hier mit den Buchstaben A , B und C bezeichnet werden sollen.

Da man den so wertvollen Kulturexemplaren, ohne ihren Habitus zu entstellen, nicht unbegrenzt Terminalknospen entnehmen kann, so war es leider nicht möglich, in die zeitliche Abfolge der Erscheinungen einen wirklich befriedigenden Einblick zu gewinnen. Die nachfolgenden Daten werden aber schließlich genügen, um eine wenigstens annähernde Vorstellung von zeitlichen Verhältnissen des Entwicklungsganges zu geben. Unmittelbar nach dem Austrieb ihres ältesten Blatt-paares bauen sich die Terminalknospen der Sprossen selbstverständlich nur aus zwei Jahrestrieben auf, und dieser Zustand scheint dann bis gegen den Schluß des Kalenderjahrs — also nahezu sechs Monate — anzudauern. Erst in Knospen, die nach Weihnachten geöffnet wurden, fand ich die Anlage eines neuen Jahrestriebs in Gang gekommen und damit das Entwicklungsstadium ($A = \text{Fig. 32}$) eingetreten. Das Stadium B ($= \text{Fig. 33 u. 34}$) wurde einmal im Übergange vom Jänner zum Februar, ein andermal reichlich drei Wochen später vorgefunden. Das dritte Stadium C ($= \text{Fig. 35 u. 36}$) stammt aus Knospen, die im April untersucht wurden. In Knospen, die erst im Mai geöffnet wurden, fand sich bereits das früher schon beschriebene Stadium III vor (Fig. 30, 31), das zur Triebzeit — im Juli — für das dritte und jüngste Blattpaar der Terminalknospe typisch ist.

Betrachten wir jetzt an der Hand der Fig. 32 das Stadium A , in welchem die Anlage eines neuen Blattpaares eben in Gang gekommen

ist, etwas näher, so finden wir, daß um diese Zeit die beiden Spreiten-
 teile des bisher jüngsten Blattpaares (III) bereits ihre Segmentation
 eingeleitet haben und daß auf dem Sproßgipfel — in Supraposition
 mit diesen beiden Spreitenteilen — zwei neue Anlagen aufgetaucht
 sind, aus welchen, wie schon ihre Stellung verrät, die beiden stipu-
 laren Hüllklappen des neuen Blattpaares hervorgehen werden. Obwohl

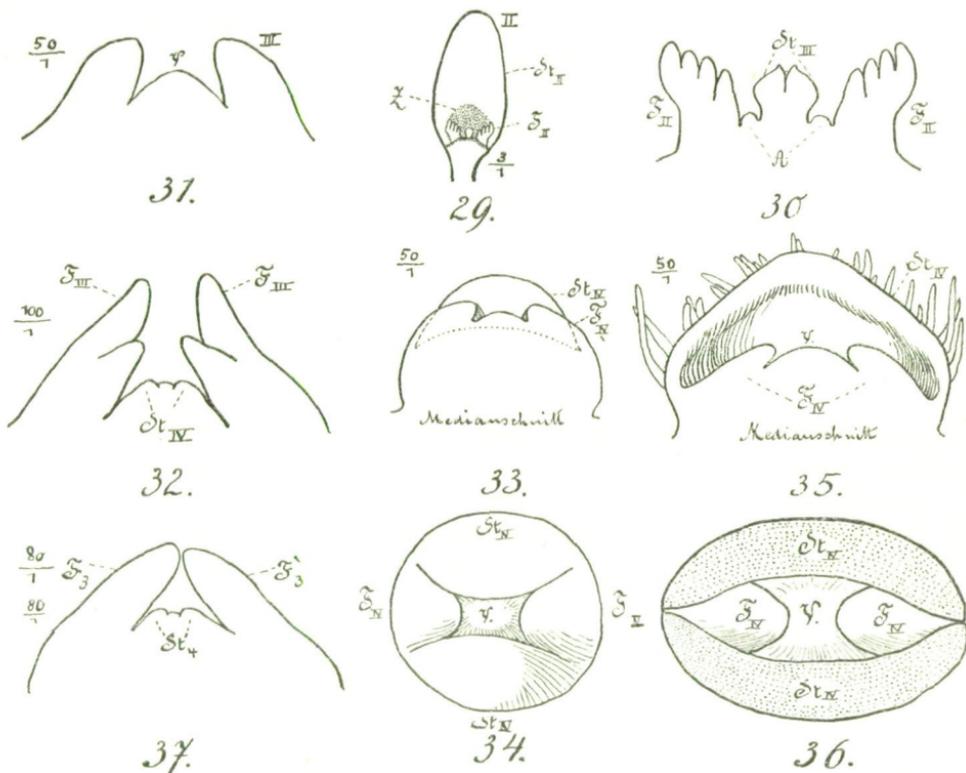


Fig. 29—37.

in jeder dieser beiden Anlagen der Homologie nach zwei Stipeln mit-
 einander verschmolzen sind, die sogar zwei verschiedenen Blättern
 angehören, erheben sie sich doch als zwei vollkommen einheitliche
 Anlagen, die ganz und gar den Primordien selbständiger Blätter gleichen;
 insbesondere auch darin, daß sie sich von allem Anfang in ihrer Me-
 dianebene am höchsten erheben. Soweit die mikroskopischen Bilder
 ein Urteil gestatten, tauchen sie auch vollkommen getrennt voneinander
 auf. Jede der beiden Anlagen hält etwa ein Drittel des Achsenumfangs

besetzt und in den beiden Lücken, die sie zwischen sich lassen, d. h. an jenen Stellen des Achsenumfangs, an welchen wir das Auftreten der Erstanlagen für die beiden Spreitenteile des neuen Blattpaares erwarten müssen, macht sich noch keinerlei primordiale Erhebung bemerkbar.

Für das Stadium *B* (Fig. 33 u. 34) ist charakteristisch, daß — gekreuzt mit den beiden Stipelanlagen *St*_{IV} — auch die beiden Spreitenanlagen schon aufgetaucht sind. Wie die median durchschnittenen Knospe (Fig. 33) zeigt, haben sich die Anlagen für die Spreiten, entsprechend ihrem späteren Auftauchen, auch viel weniger hoch als die für die Stipeln über die Oberfläche des Sproßgipfels erhoben. Für uns noch viel wichtiger sind die Entwicklungsmerkmale, welche wir an der Draufsicht Fig. 34 feststellen können: *α*) Der junge Achsenknoten, an welchem die neuen Anlagen aufgetreten sind, zeigt im Querschnitte fast rein kreisrunden Umriß. — *β*) Spreiten- und Stipelanlagen sind auf dem Umfange des Sproßgipfels rein nebeneinander angeordnet, grenzen dabei aber so hart aneinander, daß die vier Anlagen gemeinsam den ganzen Umfang des Achsenknotens vollständig besetzt halten, wobei jede der beiden Stipelanlagen etwa ein Drittel, jede der beiden Spreitenanlagen etwa ein Sechstel des Achsenumfangs besetzt hält. Das wesentlichste ist, daß die Stipeln in diesem Stadium noch nicht ihre endgültige Insertionsweise erlangt haben und den Spreiten gegenüber noch jene rein laterale Stellung einnehmen, die wir bei Stipeln allgemein für primitiv halten und bei den Stipeln gegenständiger Blätter als interpetiolar zu bezeichnen gewohnt sind. — *γ*) Zwischen den vier Anlagen, die in der eben gekennzeichneten Weise auf dem Sproßgipfel angeordnet erscheinen, irgendwelchen basalen Zusammenhang erkennen, ist nicht möglich. Da sich aber derartige Anlagen gegen den Sproßgipfel, aus dem sie entstanden sind, nicht so sicher abgrenzen lassen wie ein Standbild gegen den Sockel, auf welchem es steht, so wird es sich empfehlen, aus diesem negativen Befunde nicht ohne weiters zu schließen, daß die vier Anlagen vollkommen getrennt voneinander aus der Achse herauswachsen.

Über die charakteristischen Merkmale des Stadiums *C* unterrichten wir uns an der median durchschnittenen Knospe Fig. 35. Sofort fällt auf, daß die Stipeln in diesem Stadium bereits die für sie endgültige total-extrafoliare Insertion besitzen, dank welcher die beiden Stipeln zusammen die beiden Spreitenteile mit ihrem Grunde vollständig umfassen. Auch sonst haben die Stipeln sehr auffallende Fortschritte in ihrer Entwicklung gemacht, jedenfalls viel auffallendere

als die Spreitenteile. Diese haben sich seit dem Stadium *B* ziemlich träge weiter entwickelt; sie haben an Größe nicht viel zugenommen, ihre innere Struktur ist noch rein meristematisch, von einer Differenzierung ihres später so stattlichen Haarkleides zeigt sich noch keinerlei Anzeichen. Ganz ungleich lebhafter haben sich die Stipeln weiter entwickelt.¹⁾ Die Differenzierung ihrer Gewebe und die Ausbildung ihres Haarkleides ist schon voll im Gange, und der Vergleich des Größenverhältnisses zwischen Spreiten und Stipeln in Fig. 33 u. 35 beweist zur Genüge, daß die Stipeln in der Zwischenzeit ganz ungleich rascher gewachsen sind als die Spreiten. Sie sind auch schon ganz nahe daran, über den Spreiten klappig zusammenzuschließen.

Alles in allem genommen, hat die junge Blattanlage im Stadium *C* — soweit die wirklich wesentlichen Merkmale in Betracht kommen — schon jenen Formzustand erreicht, den wir zur Zeit, da das älteste Blattpaar der Terminalknospe triebfertig wird (I in Fig. 28), an dem dritten und jüngsten Blattpaar dieser Terminalknospe ausgebildet fanden und mit dem Index III bezeichnet haben (*St_{III}* in Fig. 30 und III in Fig. 31).²⁾

Überblicken wir nochmals die drei Stadien, so ergibt sich für die Anfänge des Blattwachstums bei *Cunonia capensis* zunächst nachfolgendes Bild: Die Stipeln werden früher angelegt als die Spreitenteile, sie entwickeln sich auch viel rascher als diese, sowohl in ihrem Höhen- und Breitenwachstum als auch in der Ausbildung ihrer geweblichen Struktur und ihres Haarkleides; und Hand in Hand mit ihrem auffallend rascherem Wachstum breiten sie ihre anfänglich rein interpetiolare Insertion so lange nach beiden Seiten hin — außen um die Spreitenteile herum —, so lange immer weiter aus, bis schließlich beide Stipeln gemeinsam die beiden Spreitenteile am Grunde vollständig umfassen. Damit ist nach etwa 4—5 monatiger Entwicklung die Grundform der neuen Jahresknospe ausgebildet. Was weiterhin mit ihr vorgeht, das sagen uns die früher schon betrachteten Formzustände der drei Jahrestriebe, welche man in einer triebfertigen Terminalknospe ineinander geschachtelt findet.

Das auffallend raschere Wachstum, durch welches sich die Stipeln vor den Spreiten von allem Anfang an auszeichnen, dauert noch etwas mehr als ein volles Jahr an, und während dieser Zeit führen die

¹⁾ Daß sich die Spreitenteile im Stadium *C* auffallend enge an die freie Kuppe des Sproßgipfels anschmiegen, ist eine rasch vorübergehende Erscheinung.

²⁾ Ich erinnere nochmals, daß in der Fig. 30 das Haarkleid der Knospenteile weggelassen ist.

Spreitenteile — im Größenwachstum stark hinter den Stipeln zurückbleibend — die Ausgliederung ihrer Segmente und die Differenzierung ihrer Stielzone durch (Fig. 30, F_{II}). Am Ende dieser Entwicklungsperiode hat sich das Stadium II (Fig. 29) herausgebildet, in welchem die Überhöhung der Spreiten durch die Stipeln ihren Höchstgrad erreicht hat, und der im Innern der Knospenhülle verfügbare Raum, verglichen mit der Kleinheit der behüllten Knospenteile, ganz übermäßig groß erscheint (Fig. 29). Mit Hilfe der Figurenfolge 35, 31, 32, 30 erkennen wir noch weiter, wie die anfangs stark zusammenneigenden Spreiten (Fig. 35), in dem Maße als das Knospennere immer geräumiger wird, sich immer mehr aufrichten (Fig. 31, 32) und schließlich sogar auseinanderspreizen (Fig. 30). — δ) Im nächstfolgenden Entwicklungsjahre tauschen dann Stipeln und Spreiten ihre Rollen. Die im Stadium II fast schon fertig ausgebauten Stipeln verlangsamen, die jetzt erst zu ausbauendem Wachstum übergehenden Spreiten beschleunigen immer mehr das Tempo ihres Wachstums, und sehr bald kommt es dazu, daß die Spreiten viel rascher wachsen als die Stipeln. Die Folge ist, daß die Spreiten den am Beginne dieser Entwicklungsperiode noch ganz unverhältnismäßig groß erscheinenden Knospenraum immer mehr ausfüllen (Fig. 28), bis sie schließlich die Knospenhülle sprengen und austreiben.

Erheblich größere Schwierigkeiten bietet es, zu verlässlichen Vorstellungen über jene Vorgänge zu gelangen, die sich während der Anfänge des Blattwachstums abspielen und mit der Ausbildung des Stadiums *C*, in welchem die Stipeln eben ihre endgültige Insertion erreicht haben, ihren Abschluß finden. Unmittelbar können die hier durchgeführten Untersuchungen überhaupt nicht viel beitragen, uns einer vollen Aufklärung der Anfänge des Blattwachstums bei *Cunonia* näherzubringen. Der Hauptsache nach ist durch sie eigentlich nur erreicht: 1. daß Massarts Angaben, denzufolge die interpetiolare Vereintwüchsigkeit der Stipeln ontogenetisch vollkommen primär ist und die Stipelanlagen früher als die Spreitanlagen in Erscheinung treten, eine neuerliche Bestätigung gefunden haben, und 2. daß unsere Kenntnisse durch die Beobachtung der beiden Stadien *B* und *C* bereichert ist, die uns darüber aufklären, daß die Stipeln primär in reiner lateraler Stellung auftreten und erst sekundär zu ihrer spreitenumfassenden Insertion gelangen. Im übrigen sind wir aber nach wie vor außerstande zu beurteilen, inwieweit zwischen Spreiten- und Stipelanlagen ein morphologischer Zusammenhang besteht; und eben darum fehlt es uns auch jetzt noch an einer verlässlichen Grundlage,

um uns über die Vorgänge, durch welche die Stipeln zu ihrer spreiten-umfassenden Insertion gelangen, eine angemessene Vorstellung auszubilden.

Man könnte freilich darauf hinweisen, daß sich selbst in dem Stadium *B* (Fig. 34), im welchem Spreiten- und Stipelanlagen noch rein nebeneinander angeordnet sind nicht das geringste von einem basalen Zusammenhange zwischen den vier Anlagen beobachten läßt und daß dieser Umstand gewiß sehr dafür spreche, daß ein solcher Zusammenhang überhaupt nicht existiert. Sich auf einen rein negativen Befund verlassen, hat aber stets etwas Bedenkliches an sich, im vorliegenden Falle sogar in sehr hohem Maße. Junge Blattanlagen lassen sich ja gegen den Sproßgipfel, aus dem sie herausgewachsen sind, nicht scharf abgrenzen. Wir müssen die Frage ob bei *Cunonia* Stipel- und Spreitenanlagen morphologisch zusammenhängen oder nicht, vorläufig noch offen lassen und beide Möglichkeiten in Rechnung stellen.

Wenn wir es zunächst mit der Annahme versuchen, daß zwischen den Spreiten- und Stipelteilen keinerlei Zusammenhang besteht, so zwingt uns das sofort zu einer ganz bestimmten Vorstellung über den Gang der primordialen Vorwölbung; denn jener Zusammenhang kann nur dann gänzlich fehlen, wenn die Anlage eines neuen Blattpaares dadurch eingeleitet wird, daß sich im Innern des Sproßgipfels, paarweise miteinander gekreuzt und räumlich streng voneinander getrennt, vier Zellvermehrungsherde differenzieren und vier selbständige Primordien vorwölben, von denen sich dann jedes auch vollkommen selbständig weiter entwickelt. Das führt dann weiter zu dem Schlusse, daß die primordiale Vorwölbung in dem Stadium *B*, in welchem die Spreiten- und Stipelanlagen noch rein nebeneinander angeordnet sind (Fig. 34), noch nicht beendet ist, denn wäre sie dies, so gäbe es ja unter den gemachten Voraussetzungen — soweit sich sehen läßt — für die Stipeln überhaupt keine Möglichkeit, zu spreiten-umfassender Insertion zu gelangen. Wir werden also zu der Vorstellung gedrängt, daß die primordiale Vorwölbung — zumindestens der Stipelanlagen — erst dann beendet ist, wenn die Stipeln, wie dies für das Stadium *C* zutrifft, ihre endgültige Insertion bereits erreicht haben; mit anderen Worten, wir müssen schließen, daß die Stipeln zu ihrer spreiten-umfassenden Insertion dadurch gelangen, daß sie sich während ihrer primordialen Vorwölbung auf dem Umfang der Achse nach beiden Seiten hin immer weiter ausbreiten und dabei so lange immer neue Punkte des Achsenumfanges besetzen, bis beide Stipeln gemeinsam sämtliche Punkte desselben besetzt halten. — Gerade gegen diese Auffassung spricht jedoch ein

zwar nur wenig auffälliger, aber keineswegs gleichgültiger Umstand. Ihr zufolge wären ja in dem Zustande *C* die marginalsten Teile der basalen Region der Stipeln eben erst aus der Achse aufgetaucht, und gerade an diesen Teilen finden wir, wie Fig. 35 zeigt, das in Ausbildung begriffene Haarkleid der Stipeln schon besonders kräftig entwickelt. Das spricht jedenfalls dafür, daß zur Zeit, da das Stadium *C* eintritt, die primordiale Vorwölbung der Stipeln schon seit geraumer Zeit beendet ist.

Unter diesen Umständen gewinnt die Annahme Wahrscheinlichkeit, daß der basale Zusammenhang zwischen Spreiten- und Stipelanlagen nur dem Anscheine nach, aber nicht wirklich fehlt. Diese Annahme, welche voraussetzt, daß im Stadium *B* eine niedrige basale Ringzone vorhanden ist, der die vier nebeneinander angeordneten Anlagen gemeinsam aufsitzen, führt zunächst zu der Folgerung, daß die primordiale Vorwölbung nicht erst im Stadium *C*, sondern schon im Stadium *B* oder doch in einem ihm noch ganz nahestehenden Stadium zum Abschlusse kommt. Würde sie nach diesem Stadium noch längere Zeit andauern, so müßte ja die basale Ringzone immer höher aus der Achse auftauchen und schließlich ganz deutlich werden.

Auch im Hinblick auf das Zustandekommen der spreitenumfassenden Insertion der Stipeln führt diese Annahme zu einer ganz bestimmten Vorstellung: Wenn in dem Stadium *B* eine basale Ringzone vorhanden ist, der die vier rein nebeneinander angeordneten Anlagen gemeinsam aufsitzen, dann können die Stipeln gewiß nur dann zu spreitenumfassender Stellung gelangen, wenn sie auf die Dorsalseite der Spreitanlagen hinaufwachsen, oder genau gesagt, wenn blattunterseitiges Gewebe an der Ausbildung ihrer Flächen mit Anteil nimmt.

Was aber den Gang der primordialen Vorwölbung betrifft, so führen die diesmal gemachten Voraussetzungen zu keinem bestimmten Schlusse, denn zur Ausbildung einer niedrigen basalen Ringzone, durch welche die vier Anlagen basal leicht miteinander zusammenhängen, kann es unter sehr verschiedenen Umständen kommen:

1. Zunächst wäre es ganz wohl möglich, daß auch hier anfangs vier voneinander getrennte Zellvermehrungsherde in Tätigkeit treten, die aber kurz vor Schluß ihrer Tätigkeit, wenn die vier von ihnen vorgewölbten Primordien schon dazu gelangt sind, gemeinsam den ganzen Achsenumfang besetzt zu halten, für kurze Zeit zusammenfließen und noch eine niedere Ringzone vorwölben, welche die vier Anlagen leicht emporgehoben werden.

2. Es könnte jedoch auch sein, daß nur zwei Zellvermehrungs-herde differenziert werden, die zunächst anfangen die beiden Stipelanlagen vorzuwölben, sich aber hinterher nach beiden Seiten hin weiter ausbreiten und in Kontinuität mit den voraus aufgetauchten Stipelanlagen auch die Spreitenanlagen vorwölben.

3. Schließlich wäre auch denkbar, daß nur ein Zellvermehrungs-herd differenziert wird, der aber ringförmige Gestalt besitzt und zunächst einen niedrigen Ringwulst vorwölbt, aus dem sich dann hinterher zunächst die Stipel- und weiterhin die Spreitenanlagen erheben.

Mehr läßt sich auf Grund der bei *Cunonia* selber gemachten Beobachtungen nicht aussagen, und wenn wir über die Natur der Vorgänge, die sich während der ersten Anfänge des Blattwachstums abspielen, bestimmtere Aufschlüsse haben wollen, müssen wir, nochmals die Stipeln vom *Codia*-Typus zu Rate ziehen, die uns ja schon früher, als wir nur die fertigen Formen miteinander vergleichen konnten, als eine Art Vorstufe der *Cunonia*-Stipeln erschienen. Jetzt, wo uns auch der ontogenetische Vergleich ermöglicht ist, wird sich der Eindruck noch verstärken.

Daß schon in der *Codia*-Gruppe Fälle auftreten, in welchen — ähnlich wie bei *Cunonia* — das Wachstum der Stipeln dem der Spreiten so auffallend stark vorseilt, wie dies anderwärts niemals beobachtet worden ist, dürfte von früher her noch in Erinnerung sein. In manchen dieser Fälle geht aber die Ähnlichkeit mit *Cunonia* noch viel weiter.

Die Fig. 17—20 machen uns mit der Analyse einer *Ceratopetalum*-Knospe bekannt, die nur zwei Laubblattpaare enthielt. Wenn wir das jüngere derselben in der Fig. 19 betrachten, fällt sofort die Ähnlichkeit auf, die sein Formzustand mit demjenigen des jungen Blattpaares von *Cunonia* in Fig. 35 zeigt. Gewiß, wir haben einen etwas älteren Entwicklungszustand vor uns; die Spreitenteile haben schon ihre Segmentation eingeleitet und ihr Haarkleid ist schon im Entstehen begriffen. Doch darin herrscht volle Übereinstimmung, daß die beiden Stipeln — von denen in der Figur allerdings die eine abgetragen erscheint — mit ihrem Grunde die beiden Spreitenteile vollständig umfassen. Die total-extrafoliare Insertion der Stipeln ist jedoch hier nicht ein endgültiger, sondern nur ein transitorischer Zustand. Im Fortgange der Entwicklung ziehen sich die Stipeln immer mehr und mehr in die rein interpetiolare Stellung zurück, die sie am erwachsenen Blatte zeigen (*St*₀ in Fig. 17). Der Übergang

zur rein interpetiolaren Stellung hat sich sogar schon an dem noch im Knospenzustande befindlichen Blattpaare $F_1 F'_1$ vollzogen, von dem in der Fig. 18 allerdings die eine Stipel und die beiden Achselprodukte zur Darstellung gebracht sind.

In den Fig. 21—23 ist die Analyse einer Laubknospe von *Anodopetalum* gezeichnet, und die Fig. 23 zeigt, daß die noch jugendlichen Stipeln auch hier total-extrafoliare Insertion besitzen. Hier läßt sich sogar zeigen, daß diese Insertionsform auch unter den gleichen Umständen zustande kommt wie bei *Cunonia*. Wenn wir den Sproßgipfel, an welchem die beiden Blätter F_3 der Fig. 23 sitzen, bei der stärkeren Vergrößerung betrachten, in welcher er in Fig. 37 gezeichnet ist, so bemerken wir zwischen jenen beiden Blättern seine noch in Entstehung begriffene Anlage St_4 , und diese zeigt genau denselben Formzustand wie die gleichfalls noch in Entstehung begriffene Anlage St_{IV} der Fig. 32, die von *Cunonia* her schon bekannt ist. Die Stipelanlagen sind auf dem Sproßgipfel schon erschienen, die Spreitenanlagen noch nicht; und auch hier sind die eben erst aufgetauchten Stipelanlagen noch weit davon entfernt, den ganzen Umfang des Sproßgipfels besetzt zu halten. Die Anlage der Stipeln geht also auch hier der Anlage der Spreiten voraus, und die Stipeln gelangen auch hier erst sekundär zu ihrer total-extrafoliaren Insertion. Die weitere Entwicklung verläuft dann wie bei *Ceratopetalum*, nur behaupten die Stipeln — wie der Vergleich von Fig. 22 mit Fig. 18 verrät — ihre spreiten-umfassende Stellung erheblich länger. Am erwachsenen Blatte zeigen sie auch hier rein interpetiolare Stellung (Fig. 21). Noch länger behaupten sich die *Callicoma*-Stipeln in ihrer umfassenden Stellung, die sich erst in aller spätesten Knospenzeit auf rein interpetiolare Stellung einschränken (vgl. St_2 und St_1 in Fig. 13). Damit stehen wir schon ganz nahe vor *Cunonia*, wo sich die Stipeln aus der von ihnen erworbenen total-extrafoliaren Stellung überhaupt nicht mehr vertreiben lassen.

Nach diesen Erfahrungen müssen wir die Vorgänge, die sich während der Anfänge des Blattwachstums abspielen, natürlich ganz anders beurteilen, als bisher:

a) Solange wir diese Vorgänge nur von *Cunonia* selber her kannten, lag nicht der geringste Anlaß vor, daran zu zweifeln, daß spreiten-umfassende Insertion bei Stipeln nur in zwei Fällen zustande kommen kann: 1. Wenn bei Stipeln, die basal mit den Spreitenanlagen zusammenhängen, Gewebeteile der morphologischen Unterseite der Spreitenanlagen an der Ausbildung der Stipelflächen mit

Anteil nehmen, so daß jene Teile der Stipelflächen, die um die Spreitenanlagen herumgreifen, als Aussprossungen aus den Spreitenanlagen entstehen. — 2. Wenn sich Stipeln, die vollkommen getrennt von den Spreitenanlagen entstehen und weiter wachsen, während ihres primordialen Emportauchens aus der Achse unterhalb der Insertionen der Spreitenanlagen auf dem Umfange der Achse immer weiter ausbreiten, bis schließlich beide Stipeln gemeinsam sämtliche Punkte des Achsenumfangs, die unterhalb der Insertion der Spreitenanlagen liegen, besetzt haben. Nunmehr können wir mit aller Bestimmtheit sagen, daß bei den total-extrafoliaren Stipeln der Cunoniaceen keiner dieser beiden Fälle zutrifft; denn im einen wie im anderen Falle wäre die spreiten-umfassende Stellung ein endgültiger Zustand, der nachträglich nicht wieder aufgehoben werden kann; es wäre ganz ausgeschlossen, daß Stipeln, welche diese Insertionsform einmal erworben haben, sich im Fortgang ihrer Entwicklung weiter auf rein interpetiolare Insertion zurückzögen, wie dies die Stipeln von *Anodopetalum*, *Ceratopetalum* etc. nachweislich tun.

b) Da nunmehr feststeht, daß Gewebeteile der morphologischen Unterseite des Blattes an der Ausbildung der Stipeln keinerlei Anteil nehmen, so ist auch jeder Zweifel darüber behoben, daß in dem Entwicklungsstadium *B* (Fig. 33 u. 34), in welchem die zwei Stipeln und die zwei Spreitenanlagen dazu gelangt sind, miteinander alternierend und rein nebeneinander angeordnet den ganzen Umfang des Achsenknotens besetzt zu halten, eine basale Ringzone, der die vier Anlagen gemeinsam aufsitzen, nicht vorhanden ist; denn, wäre sie vorhanden, dann könnten ja die Stipeln, ohne daß blattunterseitige Gewebeteile an der Ausbildung ihrer Flächen mit Anteil nehmen, überhaupt nicht zu spreiten-umfassender Stellung gelangen.

c) Wenn aber gewiß ist, daß im Stadium *B* die vier Anlagen für die zwei Spreiten und die zwei Stipeln nicht durch Vermittlung einer basalen Ringzone, sondern, frei nebeneinander, unmittelbar der Achse aufsitzen, dann können wir auch mit aller Bestimmtheit sagen, daß wir hier es mit frei-achsenbürtigen Stipeln zu tun haben, die ohne jeden Zusammenhang mit den Spreitenanlagen frei und selbständig aus der Achse entstehen, mit anderen Worten, wir wissen jetzt mit aller Bestimmtheit, daß die Anlage eines neuen Blattpaares dadurch eingeleitet wird, daß sich im Inneren des Sproßgipfels vier selbständige Zellvermehrungsherde differenzieren, die für die zwei Spreiten- und die zwei Stipelanlagen des Blattpaares vier selbständige Primordien vorwölben.

d) Da wir außerdem schon wissen, daß die Stipeln zu ihrer spreiten-umfassenden Insertion keinesfalls während ihres primordialen Entstehens aus der Achse gelangen, so können wir es auch als erwiesen betrachten, daß die primordiale Vorwölbung der Stipeln schon zu einer Zeit beendet ist, da sie noch rein interpetiolare Stellung zeigen, also schon auf einer Entwicklungsstufe, wie sie für *Cunonia* durch das Stadium *B* (Fig. 33—34) repräsentiert wird. Zugunsten dieser Auffassung spricht ja auch, wie schon an früherer Stelle erörtert, der Behaarungszustand der Stipeln im Stadium *C*.

e) Es wird sich empfehlen, im Schließen nicht weiter fortzuführen, ohne vorher einen Augenblick halt zu machen, denn die zuletzt erzielte Feststellung (*d*) mag mit den gemachten Beobachtungen in noch so gutem Einklang stehen und aus ihnen noch so folgerecht erschlossen sein — es liegt gegen sie ein sehr ernstes Bedenken vor, über das nicht stillschweigend hinweggegangen werden darf. Für manchen mag dies sogar schon für die unmittelbar vorausgehende Feststellung (*c*) gelten; sie steht ja in schroffem Widerspruche zu den in Eichlers Theorie aufgestellten drei allgemeinen Entwicklungsgesetzen, denen zufolge das Vorkommen frei-achsenbürtiger Stipeln gänzlich ausgeschlossen erschiene. An diesem Widerspruche braucht sich aber niemand zu stoßen. Dazu sprechen die Tatsachen, auf die sich jene Feststellung gründet, viel zu überzeugend; und hätte Eichler sie gekannt, dann hätte seine Theorie vielleicht eine ganz andere Form angenommen als die, in welcher sie uns vorliegt. Daß jene Cunoniaceen-Stipeln, die im Verlaufe ihrer Entwicklung zu spreiten-umfassender Insertion gelangen, frei-achsenbürtig entstehen, muß anerkannt werden, mag es nun mit Eichlers Entwicklungsgesetzen in Einklang stehen oder nicht.

Anders liegt der Fall bei der zuletzt abgeleiteten Behauptung
o (*d*), daß diese frei-achsenbürtigen Stipeln schon zu einer Zeit fertig aus der Achse vorgewölbt seien, da sie noch rein interpetiolare Insertion zeigen, also noch weit davon entfernt sind, gemeinsam den ganzen Umfang des Achsenknotens besetzt zu halten. Hier geht es um etwas mehr als um Widerspruch mit einer einzelnen, bestimmten Theorie; die hier aufgestellte Behauptung widerstreitet dem in der Blattontogenetik alt anerkannten Grundsatz, daß wir eine junge Anlage so lange nicht als fertig aus der Achse vorgewölbt betrachten dürfen, als sie noch fortfährt, sich mit ihrer Basis auf dem Umfange der Achse weiter auszubreiten. Dieser Grundsatz, der schon von Schleiden in die ontogenetische Betrachtung eingeführt und von

Eichler bei der Begründung angewendet worden ist, besagt so Selbstverständliches, daß es kaum jemanden einfallen wird, ihre Richtigkeit anzuzweifeln. Eine noch ungereimtere Vorstellung als die, daß eine junge Anlage den Insertionsraum, den sie am Schlusse ihrer primordialen Vorwölbung auf dem Umfange der Achse erreicht hat, nachträglich noch überschreiten könnte, kann es ja kaum überhaupt geben; und die hier aufgestellte Behauptung müßte, trotz all der Gründe, die für sie sprechen, sofort aufgegeben werden, wenn sie mit dieser ganz ungereimten Vorstellung notwendig verknüpft wäre. Auf den ersten Blick möchte es sogar scheinen, daß dies wirklich zutrifft; doch der Anschein schwindet, sobald man sich entschließt, die bisher bageleiteten Schlüsse bis in ihre letzten Konsequenzen zu verfolgen.

f) Wenn die Stipeln wirklich vollkommen frei und ohne jeden Zusammenhang mit den Spreitenanlagen aus der Achse entstehen, und wenn ihre Vorwölbung in dem Stadium *B* (Fig. 35 u. 36), in welchem sie erst zwei einander gegenüberliegende Quadranten des Achsenknotens besetzt halten, schon so vollständig abgeschlossen ist, daß von da ab die Achse für den Aufbau der Stipeln kein weiteres Zellmaterial mehr vorwölbt, und wenn im Verlaufe der Entwicklungsphase, während welcher sich die spreiten-umfassende Insertion der Stipeln herausbildet, auch die morphologische Unterseite der Spreitenanlage keinerlei Zellmaterial zum Aufbaue der Stipelflächen liefert — wenn dies alles wirklich zutrifft, dann müssen jene Teile der Stipelflächen, die im Stadium *C* (Fig. 35 u. 36), wo die Stipeln schon total-extrafoliare Insertion besitzen, um die Dorsalseite der Spreitenanlagen herumgreifen, schon in dem Stadium *B* (Fig. 33 u. 34) vorhanden sein, wo die Stipeln erst zwei einander gegenüberliegende Quadranten des Achsenknotens besetzt halten. — Wenn aber dies zutrifft, dann können die Stipeln die spreiten-umfassende Insertion, die sie im Stadium *C* zeigen, nur durch eine Wachstumsverschiebung erreichen, die sich im Innern des Achsenknotens abspielt und zur Folge hat, daß die äußeren Regionen jener beiden Quadranten des Achsenknotens, die im Stadium *B* mit den beiden Stipeln besetzt sind, allmählich dazu gelangen, den Achsenknoten in seinem ganzen Umfange zu umspannen.

g) Daß sich während der Zeit, in deren Verlaufe die Stipeln von rein interpetiolarer zu achsenumfassender Insertion übergehen, im Innern des Achsenknotens eine Verschiebung der Wachstumsverhältnisse abspielt, dafür besitzen wir ein ganz positives Anzeichen, das wir bisher nur nicht beachtet haben. Im Stadium *B* zeigt der Querschnitt des Achsenknotens kreisrunden Umriss (Fig. 34), im Stadium *C*

finden wir den Querschnitt zu auffallend elliptischer Form gestreckt (Fig. 36). Eine Verschiebung der Wachstumsverhältnisse des Achsenknotens hat also in der Zwischenzeit jedenfalls stattgefunden. Dabei verdient besondere Beachtung, daß sich die Streckung des Querschnitts, in welcher diese Wachstumsverschiebung zum Ausdruck kommt, in die Richtung des Breitenwachstums der Stipeln vollzogen hat. Das lenkt unsere Aufmerksamkeit auf die Verhältnisse, unter denen die Wachstumsverschiebung im Achsenknoten zustande kommt, und deren nähere Beachtung sehr wohl geeignet ist, diese Wachstumsverschiebung unserem Verständnisse näherzubringen.

h) Die eigentümlichen Verhältnisse, auf die es hier ankommt, sind uns schon bekannt; es wird nur nötig sein, sie in Erinnerung zu bringen und zu der Wachstumsverschiebung im Achsenknoten in Beziehung zu setzen. — Ehevor die Wachstumsverschiebung einsetzt, erscheint der zurzeit noch kreisrunde Querschnitt des Achsenknotens durch die Insertion der zwei Spreiten- und die zwei Stipelanlagen in vier Sektoren eingeteilt (Fig. 34), von denen der beiden größeren (St_{IV}) in ihrer peripheralen Region mit den beiden Stipelanlagen besetzt sind, die beiden kleineren (F_{IV}) mit den beiden Spreitanlagen. Am Umfange des Achsenknotens gemessen, erweisen sich die stipularen Sektoren ungefähr doppelt so breit als die laminaren. Von diesem Stadium ab betätigen auf lange Zeit hinaus die beiden stipularen Anlagen äußerst lebhaftes, die beiden laminaren äußerst flaves Wachstum. Die beiden Spreitanlagen bleiben ganz niedrig und schmal, die beiden Stipelanlagen wachsen sehr lebhaft in die Höhe und namentlich auch in die Breite (Fig. 36). Die Ungleichheit im Höhenwachstum kann auf das Querschnittswachstum des Achsenknotens natürlich keinerlei Einfluß üben, wohl aber die Ungleichheit im Breitenwachstum. Wenn die Stipelanlagen stark in die Breite schwellen, die Spreitanlagen aber schmal und schwächlich bleiben, dann werden die Sektoren des Achsenknotens, denen die Spreiten- und Stipelanlagen aufsitzen, an dieser Ungleichheit des Breitenwachstums mit Anteil nehmen müssen. Die beiden laminaren Sektoren werden schmal und schwächlich bleiben, die beiden stipularen dagegen werden stark in die Breite schwellen, und dieses starke in die Breite Schwellen wird sich bei diesen Sektoren in erster Linie und am intensivsten in ihren peripheralen Regionen einstellen, deren Gewebe unmittelbar übergeht in das der Stipeln. Auf diesem Wege müssen im Fortgang der Entwicklung die stipularen Sektoren mit Hilfe ihrer starken in die Breite schwellenden peripheren Regionen die schmal und schwächlich bleiben-

den laminaren Sektoren immer mehr zwischen sich einzwängen, und jemeher die Entwicklung fortschreitet, ein desto größerer Teil des Umfanges des Achsenknotens wird den stipularen und ein desto kleinerer den laminaren Sektoren angehören. Dauern diese Wachstumsverhältnisse lange genug an, so muß schließlich ein Moment eintreten, in welchem die ganze oder doch so gut wie die ganze Oberfläche des Achsenknotens den stipularen Sektoren angehört und die beiden stipularen Sektoren die beiden laminaren vollständig oder doch so gut wie vollständig zwischen sich eingeschlossen halten; und sobald dieser Moment eintritt, haben natürlich die Stipeln ihre total-extrafoliare Insertion erreicht, u. zw. erreicht, ohne daß sie mit ihrer Insertion die beiden Sektoren des Achsenknotens, aus denen sie ursprünglich entstanden sind, irgendwie überschritten hätten.

i) Nunmehr wird auch verständlich, weshalb die extra-foliar achsenumfassende Insertion nicht von allen Stipeln, die zu ihr gelangen, dauernd behauptet werden kann. Da die Umfassung der Achse durch eine Wachstumsverschiebung in den Geweben des Achsenknotens herbeigeführt wird, muß sie wieder aufgehoben werden, wenn im Achsenknoten eine gegensinnige Wachstumsverschiebung wirksam wird, und dazu kann es hier ganz leicht kommen. Die Wachstumsverschiebung im Achsenknoten, die bei der Ausbildung der achsenumfassenden Insertion im Spiele ist, steht ja in innigem Zusammenhange mit dem Umstande, daß hier das Wachstum der Stipeln in der Frühzeit der Blattontogenese dem Wachstum der Spreiten ganz auffallend vorseilt. Begreiflicherweise tritt späterhin ein Moment ein, in welchem dies Wachstumsverhältnis in sein Gegenteil umschlägt, wie wir dies speziell bei *Cunonia* auch verfolgt haben. Das Wachstum der Stipeln kommt zum Abflauen und die Spreiten gehen zu lebhaftem Wachstum über; und wenn zu dieser Zeit die peripheren Gewebe des Achsenknotens noch die hinreichende Plastizität besitzen, dann wird eine gegensinnige Wachstumsverschiebung ausgelöst, die sich darin kundgibt, daß die laminaren Sektoren anschwellen und die umschließenden stipularen Sektoren wieder auseinanderdrängen. Daß dies so weitgehend geschehen kann, daß die Spreitenumfassung vollständig rückgängig gemacht wird und die Stipeln schließlich wieder rein interpetiolare Stellung zeigen, haben wir bei *Anodo-* und *Ceratopetalum* gesehen.

Wenn sich im Gegensatz dazu die Stipeln von *Cunonia* in ihrer achsenumfassenden Stellung dauernd behaupten, so mögen dabei verschiedene Gründe mitspielen; ausschlaggebend ist gewiß, daß bei

Cunonia zur Zeit, da die Spreiten zu lebhaftem Wachstum übergehen, die sie umschließenden Stipeln schon seit Monaten im Freien stehen. Sie sind zu dieser Zeit schon längst fertig ausgebaut und sind gleich dem Achsengliede, das die betreffende Knospe trägt, schon längst befähigt, den atmosphärischen Unbilden Trotz zu bieten. Die peripheren Gewebe des Achsenknotens können nicht mehr jenen Grad von Plastizität besitzen, ohne welche eine nochmalige Umordnung der Insertionsverhältnisse nicht durchführbar ist.

Nunmehr dürfte alles irgendwie Wesentliche, das sich auf Grund der durchgeführten Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklungsart der total-extrafoliaren Stipeln feststellen läßt, erörtert sein, und es erübrigt nur, diejenigen Untersuchungsergebnisse an denen allgemeineres Interesse hängt, systematisch zusammenzustellen und ihre Bedeutung zu würdigen.

Die so äußerst seltene total-extrafoliare Insertionsweise von Stipeln, die anderweitig bisher nur bei *Spergularia* und einzelnen Arten von *Astragalus* und *Hydrocotyle* aufgefallen ist, hat sich bei den Cunoniaceen als eine relativ häufige Erscheinung erwiesen. In dieser Familie hat sich diese eigentümliche Insertionsweise, bei welcher die beiden Stipeln jedes Blattes mit ihrem Grunde gemeinsam den zu demselben Blatte gehörenden Spreitenteil außen um seine Dorsal-seite herum vollständig umfassen, bei den Stipeln von nicht weniger als sechs der insgesamt 18 Gattungen nachweisen lassen, u. zw. als eine ontogenetische sekundäre Erscheinung, die sich an den Stipeln zwar schon sehr frühe, aber doch erst allmählich herausbildet.

Bei dreien von jenen sechs Gattungen (*Cunonia*, *Weinmannia*, *Spiraeanthemum*) behalten die Stipeln die spreiten-umfassende Stellung, wenn sie dieselbe einmal erworben haben, dauernd bei, in den andern drei Gattungen (*Ceratopetalum*, *Anodopetalum*, *Callicoma*) tritt diese Insertionsweise an den Stipeln nur als ein transitorischer Formzustand ein, der hinterher so vollständig wieder aufgegeben wird, daß die erwachsenen Stipeln rein interpetiolare Insertion zeigen, wie dies für die Stipeln der übrigen Gattungen die vorherrschende Regel¹⁾ darstellt.

¹⁾ Die einzige sichere Ausnahme bilden die total-ventral inserierten und zu einer Ligula miteinander verschmolzenen Stipeln von *Geissois*. Ob die Stipeln von *Belangeria* rein interpetiolar oder leicht ventral inseriert sind, wage ich nicht zu entscheiden.

Bei jenen Cunoniaceengattungen, deren Stipeln dauernd oder transitorisch zu spreiten-umfassender Stellung gelangen, nehmen die ersten Anfänge des Blattwachstums einen Verlauf, wie er anderwärts niemals beobachtet worden ist. Bei diesen Cunoniaceen, die wie alle Cunoniaceen gegenständige Blätter besitzen, wird die Anlage eines neuen Blattpaares dadurch eingeleitet, daß sich im Innern des Sproßgipfels, räumlich voneinander getrennt und paarweise miteinander gekreuzt, vier selbständige Zellvermehrungsherde differenzieren, durch deren Tätigkeit vier selbständige Primordien aus der Achse vorgewölbt werden. Von diesen vier Primordien stellen zwei, die einander natürlich opponiert stehen, die ersten Anlagen für die beiden Spreitenteile des Blattpaares dar; die beiden anderen sind die ersten Anlagen für zwei Stipeln, deren jede mit zwei interpetiolar miteinander vereintwüchsigen Stipeln homolog ist. — Jene Cunoniaceen-Stipeln, die zu spreiten-umfassender Stellung gelangen, sind also frei-achsenbürtige Stipeln, die ohne jeden Zusammenhang mit den übrigen Teilen des Blattes zu dem sie gehören, vollkommen selbständig aus der Achse entstehen.

Wo die Stipeln frei-achsenbürtig entstehen, bietet sich natürlich auch die Möglichkeit, daß die Anlagen für die Stipeln früher als die für die Spreitenteile aus dem Sproßgipfel auftauchen, und dieses Phänomen hat sich bei den zu spreiten-umfassender Stellung gelangenden Cunoniaceen-Stipeln auch tatsächlich nachweisen lassen (*Cunonia* und *Anodopetalum* Fig. 32, 37).

Erklärung der Abbildungen.

Wo andere Angaben fehlen, Blattstellung kreuzweis-gegenständig. Zum selben Blatt gehörende Spreiten (*F*) und Stipeln (*St*) mit übereinstimmenden Zahlenzeigern versehen. Diese geben zugleich die Entstehungsfolge der Blätter an. Von Fig. 8 ab sind die Stipeln interpetiolar vereintwüchsig. Bei *Cunonia* (Fig. 27—36) besteht jeder Jahrestrieb nur aus einem einzigen Blattpaar. In den Figuren 28—34 sind alle Behaarungen in den Zeichnungen weglassen!

Fig. 1. *Aphanopetalum resinosum* Endl.¹⁾ Austreibender Zweiggipfel. Obere Hälften der Spreiten *F* und *F*₁ weggeschnitten. *Z* = Drüsenzotten.

Fig. 2. *A. resinosum* Endl. Das in Fig. 1 durch die Blätter *F*₂ verhüllte nächst jüngere Blattpaar, stärker vergrößert (40/1).

Fig. 3. Eine Drüsenzotte, ca. 200 mal vergrößert.

Fig. 4. *Caldcluvia paniculata* Don.²⁾ Austreibender Zweig; am unteren Achsenknoten die Blattspreiten abgetragen.

¹⁾ Südwestaustralien.

²⁾ Chile.

Fig. 5. *C. paniculata* Don. Die in Fig. 4 verhüllte Terminalknospe freigelegt (a) und dann an ihr die beiden vorderen Stipeln abgetragen (b).

Fig. 6. *Belangera tomentosa* Camb.¹⁾ Austreibendes Blattpaar.

Fig. 7. *Geissois montana* Vieill. Oben: Terminalknospe im Ruhezustand. Spreite von F_2 nicht künstlich abgetragen. Unten: Entlaubter Achsenknoten.

Fig. 8. *Platylophus trifoliatus* Don.²⁾ Die Spreiten F_0 abgetragen, die Stipeln St_0 künstlich leicht gelüftet.

Fig. 9. *P. trifoliatus* Don. Die in Fig. 8 verhüllte Terminalknospe freigelegt.

Fig. 10. *Acrophyllum verticillatum* Don.³⁾ Freigelegte Triebsspitze. (Blätter in Dreierwirteln.) Man sieht nur die drei interpetiolaren Doppelstipeln St . Die Pfeile geben die Höhe der von den Stipeln behüllten Spreiten an.

Fig. 11. *Ackama rosaefolia* Cunn.⁴⁾ Austreibendes Blattpaar.

Fig. 12. *Pancheria* spec.(?) Gleiches Objekt wie in Fig. 10, aber Blätter in Fünferwirteln stehend.

Fig. 13. *Callicoma serratifolia* (R. Br.) Andr.⁵⁾ Die Spreiten F_1 halb abgetragen; die zu ihnen gehörigen Stipeln St_1 künstlich auseinander geschlagen, um die Terminalknospe zu zeigen.

Fig. 14. *Codia nitida*.⁶⁾ Zweiggipfel. Am obersten Achsenknoten die eine Spreite (F) halb, die andere (F_1) und die eine Stipel (St_1) ganz abgetragen und dadurch die von den Stipeln St_2 bedeckte Terminalknospe freigelegt.

Fig. 15. *C. nitida*. Diese Terminalknospe stärker vergrößert.

Fig. 16. *C. nitida*. Diese Terminalknospe um 90° gedreht und die dem Beschauer zugewandte Stipel abgetragen.

Fig. 17. *Ceratopetalum gummiferum* Sm.³⁾ Oberster Achsenknoten eines Zweiges. Die Spreiten F_0 und F_0 abgetragen.

Fig. 18. *C. gummiferum* Sm. Die in Fig. 17 verhüllte Terminalknospe, frei präpariert, um 90° gedreht und vom Blattpaar F_1 , die beiden Spreiten und die dem Beschauer zugewandte Stipel St_1 entfernt.

Fig. 19. *C. gummiferum* Sm. Das jüngste Blattpaar einer derartigen Terminalknospe, nach Entfernung der einen Stipeln (verglichen mit Fig. 18 um 90° gedreht).

Fig. 20. *C. gummiferum* Sm. Die beiden Spreiteanlagen dieses Blattpaares, stärker vergrößert und mit der in Fig. 19 weggelassenen Behaarung.

Fig. 21. *Anodopetalum biglandulosum* Cunn.⁶⁾ Zweiggipfel. Vom Blattpaar F_0 die eine Spreite samt ihrem Stiel abgetragen, die andere nah über dem Grunde abgeschnitten. Alle Stipeln leicht gelüftet.

Fig. 22. *A. biglandulosum* Cunn. Das Blattpaar F_1 freigelegt.

Fig. 23. *A. biglandulosum* Cunn. Das jüngste Blattpaar freigelegt und die dem Beschauer zugewandten Doppelstipeln entfernt.

1) Südbrasilien.

2) Kapland.

3) Ostaustralien.

4) Neuseeland.

5) Neukaledonien.

6) Tasmanien.

Fig. 24. *Spiraeanthemum samoënsis* Gray. Zweiggipfel. Die Spreiten F_0 und ein Teil ihrer Stiele abgetragen.

Fig. 25. *S. samoënsis* Gray. Die dem Beschauer zugewandte Stipel abgetragen.

Fig. 26. *Weinmannia sundana* Miq. Durch Abnahme der einen Stipel geöffnete Terminalknospe. Im Innern zwei triebfertige Spreitenanlagen und zwischen ihnen die nächst jüngere Terminalknospe.

Fig. 27. *Cunonia capensis* L. Junges Spreitenpaar am Beginne der ausbauenden Phase des Wachstums in Ansicht und Medianschnitt. In der Ansicht Behaarung weggelassen. Das Größenverhältnis zwischen den Spreiten zu den zu ihnen gehörigen, in der Figur abgetragenen Stipeln ist ähnlich zu denken wie in Fig. 29. Zwischen den beiden Spreiten die von den Stipeln des nächsten Blattpaares behüllte Terminalknospe und zwei Achselknospen. Z = Drüsenzotten.

Fig. 28—31. Analyse einer *Cunonia*-Knospe. Die römischen Ziffern I—IV bezeichnen die Reihenfolge der Jahre in welchen die einzelnen Blattpaare angelegt wurden. Behaarungen weggelassen.

Fig. 28. Eine triebbereite Knospe durch Abnahme der einen Stipel geöffnet.

Fig. 29. Die in Fig. 28 zwischen den beiden triebbereiten Spreiten stehende Terminalknospe um 90° gedreht und wieder durch Abnahme der einen Stipel geöffnet.

Fig. 30. Das Spreitenpaar aus Fig. 29 stärker vergrößert (vgl. auch Fig. 27).

Fig. 31. Die in Fig. 30 zwischen den beiden Spreiten stehende Terminalknospe um 90° gedreht und durch Entfernung der Stipeln St_{III} die beiden Spreitenprimordien III freigelegt.

Fig. 32—36. Anlage eines neuen Blattpaares bei *Cunonia capensis*.

Fig. 32. Sproßgipfel ähnlich wie die in Fig. 31 freigelegt. Die Spreiten F_{III} beginnen mit der Ausgliederung ihrer Segmente. Vom Blattpaar F_{IV} sind nur die beiden stipularen Primordien St_{IV} vorgewölbt, die laminaren noch nicht.

Fig. 33.—34. Sproßgipfel an welchem auch die beiden laminaren Primordien F_{IV} schon aufgetaucht sind in Medianschnitt und Draufsicht.

Fig. 35—36. Etwas vorgeschrittenere Zustände, gleichfalls in Medianschnitt und Draufsicht. In der Draufsicht die Stipeln durch einen knapp über die Spitzen der Spreitenanlagen hinweg geführten Schnitt abgetragen.

Fig. 37. *Anodopetalum biglandulosum* Cunn. Gleiches Objekt, wie in Fig. 32 für *Cunonia* dargestellt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [77](#)

Autor(en)/Author(s): Schrödinger Rudolf Joseph Carl

Artikel/Article: [Die Stipeln der Cunoniaceen. 5-38](#)