

ÜBER DIE RUDIMENTÄRSTIPELN DER RESEDACEAE

FOCKO WEBERLING

Botanisches Institut der Universität Giessen, Abt. Morphologie und Systematische Botanik

SUMMARY

In Resedaceae, glandlike and minute conical or subulate appendages are constantly present in one or more pairs laterally at the bases of the leaves and bracts and in several species even of the cotyledons. From comparative morphological and from ontogenetical investigations it appears that they are rudimentary stipules. This however does not apply to *Reseda* Sect. *Glaucoreseda* where several minute teeth are frequently observed in a similar basal position but as well higher on the edges of the more or less linear-shaped leaves. Those teeth, irregularly varying in position, size and shape, might be interpreted as vestiges of a laminar segmentation.

Gelegentlich werden Zweifel laut, ob es gerechtfertigt ist, die kegelförmigen, drüsigen basalen Blattanhänge der Resedaceae als rudimentäre Stipeln zu deuten, wie es die meisten Autoren (BUCHENAU 1853, HELLWIG 1891, MORSTATT 1903, HENNIG 1930, TROLL 1935, BOLLE 1936, LAWRENCE 1951/62) tun. Solche Zweifel erscheinen verständlich, wenn man bedenkt, daß die gewöhnlich als Stipeln angesprochenen Zipfel nicht selten ein gutes Stück oberhalb des Blattansatzes am Blattrand inseriert sind (Fig. 1D, 7, 8) und bei Fiederblättern den oft verkümmerten untersten Fiedern, welche etwas weiter oberhalb der Rhachis ansitzen, sehr ähnlich sehen können (Fig. 1C, D). Namentlich bei den *Reseda*-Arten aus der Sect. *Glaucoreseda* DC., an deren Blatträndern sich jederseits oft 2 (oder mehr) in verschiedener Höhe über dem Blattansatz inserierte Zähnen finden, hält BOLLE (1936) es für möglich, daß es sich nicht um rudimentäre Stipeln handelt, sondern daß man in dem Auftreten dieser Zipfel "recht gut die Andeutung einer Fiederung der sonst ungeteilten Blätter erblicken können". Diese Beobachtungen hatten schon MÜLLER-ARGOVIENSIS (1858:24) dazu bewogen, die basalen Zipfel an den Resedaceenblättern nicht als Stipeln, sondern einfach als "dents basilaires" bzw. "denticuli basillares" zu beschreiben. Auch WYDLER (1859:294) war offenbar der Meinung, daß es sich hier nicht um Stipeln handelt. Als Zeichen vorsichtiger Zurückhaltung ist es wohl zu werten, wenn MARKGRAF (1963:517) nur von "drüsigen, nebenblattartigen Anhängseln am Blattgrund" spricht. Will man nämlich die Bezeichnung "Stipeln" nicht bloß als deskriptiven Terminus für alle möglichen am Blattansatz vorkommenden Anhangsgebilde verwenden, sondern als einen allein auf homologe Strukturen sich beziehenden, und damit auch für die Systematik relevanten, morphologisch definierten Begriff behandeln, so muß auch in diesem Falle eine sorgfältige morphologische Analyse vorausgehen.

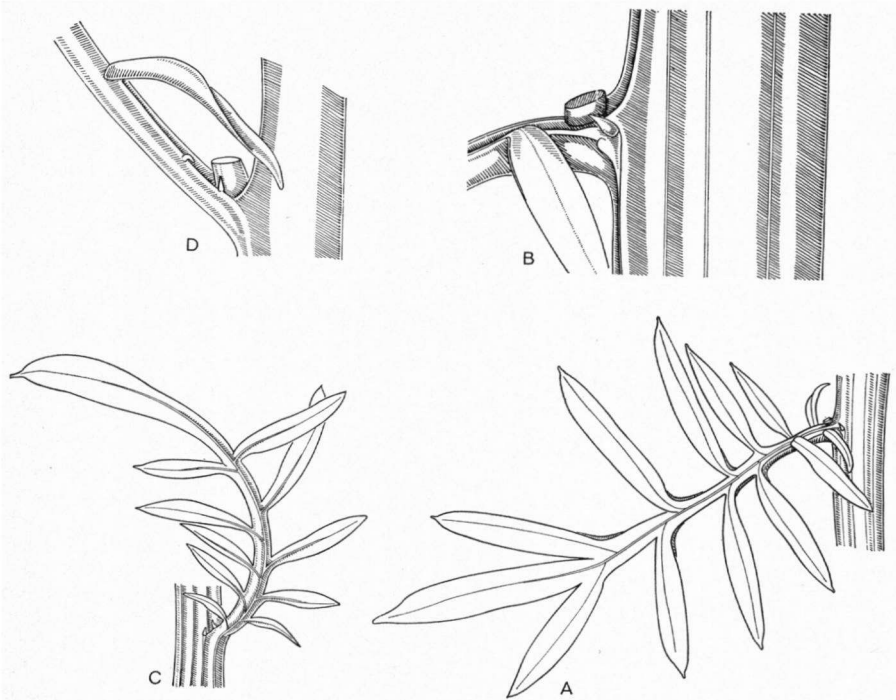


Fig. 1. *Reseda alba* Lag. A Laubblatt mit Stipel; B Basis dieses Laubblattes stärker vergr.; C Laubblatt mit Stipel und Rudimentärfieder am Grunde der Spreite; D Basis eines anderen Laubblattes mit etwas emporgehobener Stipel und weiter oberhalb ansitzender Rudimentärfieder.

Wir haben zwar schon früher im Zusammenhang mit unseren Untersuchungen über das Vorkommen rudimentärer Stipeln bei den *Rhoeadales*-Familien, insbesondere bei den *Cruciferae*, darauf hingewiesen, daß auch die drüsigen Zipfel an den Blattbasen der *Resedaceae* als Stipeln aufzufassen sind (WEBERLING 1953/55). Da jedoch ABDALLAH (1967) in dem ersten Teil seiner *Resedaceen-revision* erneut Zweifel an der morphologischen Deutung der *Resedaceen*-stipeln äußerte, wurde mit Herrn Prof. Dr. H. C. D. DE WIT, Wageningen, vereinbart, die Frage nochmals mit der Untersuchung aller verfügbaren *Resedaceen*-Gattungen aufzugreifen. Zu diesem Zweck wurde uns Material aus dem Botanischen Garten Wageningen zur Verfügung gestellt, wodurch es möglich war, unsere schon früher im Botanischen Institut der Universität Mainz erarbeiteten, jedoch nur auszugsweise veröffentlichten Ergebnisse zu überprüfen und zu ergänzen.

Die morphologische Natur der basalen Blattanhänge läßt sich an Hand des Vergleiches erwachsener Blattformen und durch das Studium der Blattentwicklung klären. Am besten geht man dabei von der Blattentwicklung bei *Reseda alba* Lag. (Fig. 2) aus, die auch schon von MÜLLER-ARGOVIENSIS (1858) untersucht wurde. Die Stipeln erscheinen hier kurz vor der Ausgliederung der



Fig. 2. *Reseda alba* Lag. Stadien aus der Laubblattentwicklung. A, B zwei Ansichten eines Sproßscheitels, dessen Blattanlagen in A zum Teil schon Stipeln ausgegliedert haben, in B sind an dem grössten (in A abgeschnittenen) Blatt ausser den bereits stark verlängerten Stipeln schon die ersten Fiederanlagen sichtbar; C-F zeigen die basipetal fortschreitende Ausgliederung der Fiedern. (Absolute Grössen: A 0,45; B 0,52; C 0,48; D 0,8; E 1,45; F 6,0 mm).

ersten Spreitenfiedern als kleine Höcker an der Basis der länglichen Primordien (Fig. 2A, vgl. hierzu auch die Fig. 16b bei MÜLLER-ARGOVENSIS). Sie wachsen rasch in die Länge, während über ihnen weitere Seitenfiedern in basipetalar Folge aus dem proximalen Teil der Spreitenanlage ausgegliedert werden (Fig. 2 B-F, vgl. ferner die Fig. 17 I, II bei MÜLLEROTT 1940). Die Eigenständigkeit des die Stipeln hervorbringenden Unterblattes gegenüber dem die Spreite liefernden Oberblatt wird darin besonders augenfällig. Die Stipeln ragen in diesen Stadien nicht selten über die gesamte Zone der Seitenfiedern hinaus, werden dann allerdings mehr und mehr von der Spreitenanlage im Wachstum überholt. Zu diesem Zeitpunkt ist jedoch die Entwicklung der Stipeln schon fast abgeschlossen, während die Spreite noch eine lange Phase des Wachstums und der Differenzierung durchläuft. Wenig später beginnen sie oft schon zu schrumpfen und abzusterben.

Einen ähnlichen Verlauf zeigt die Blattentwicklung bei *R. media* L., wenn auch die Stipeln hier mitunter erst zugleich mit den ersten Fiederanlagen sichtbar werden.

Die ausgeprägte Spitzenförderung der Spreiten bringt es mit sich, daß der

distale Abschnitt des Blattes schon frühzeitig stark hervortritt, während die untersten Spreitensegmente häufig nur noch eine geringe Größe erreichen, ja oft geradezu verkümmern. Sie sehen dann den rudimentären Stipeln recht ähnlich, sind ebenso wie diese blaßgrün gefärbt oder weißlich, jedoch meist flacher, an der Basis nicht so stark verdickt und am Ansatz nicht so deutlich abgegliedert, auch weisen sie nicht die drüsenartige Konsistenz der Stipeln auf. In diesem letztgenannten Punkte ist auf die Angaben von MORSTATT (1903) und die von ihm beigelegte Abbildung (Fig. 4A) zu verweisen, wonach die Stipeln in ihrem anatomischen Bau den Drüsenzotten von *Viola* vergleichbar sind. "Ihre Cuticula ist an der Spitze abgehoben und läßt bei Verletzungen eine schleimige Flüssigkeit austreten" (S. 19). – Vor allem aber wird am Verlauf der Blattentwicklung deutlich, daß sich die als Stipeln gedeuteten basalen Zipfeln keineswegs so verhalten, wie es bei rudimentierenden Fiedern zu erwarten wäre. Vielmehr zeigen diese Zipfel die für Stipeln weithin charakteristischen Merkmale der frühzeitigen Anlegung und proleptischen Weiterentwicklung und – dadurch bedingt – eine hohe Konstanz in ihrem Auftreten. Diese äußert sich vor allem darin, daß sie bei allen Vereinfachungen der Blattform durch Reduktion der Fiedern im Zuge der Blattfolge und auch bei den Arten mit wenig oder überhaupt nicht geteilten Blättern als konstante Elemente erhalten bleiben.

Solche vereinfachten Blattformen sind schon bei *Reseda alba* an den ersten Blattorganen der Seitentriebe zu beobachten. Fig. 3A, B zeigt die beiden Vorblätter eines Seitensprosses, von denen das eine über 3, das andere nur über 4 fiederartige Segmente verfügt. Die beiden darauf folgenden Blätter (C, D) sind bei stärkerer Flächenentwicklung noch weiter vereinfacht und weisen nur ein einziges Fiederpaar oder keine Fiedern mehr auf. Neben solchen Formen kommen bei diesen Blattorganen wie auch bei den Vorblättern noch andere vor. In allen diesen Fällen aber bleiben die basalen Zipfel erhalten, ja sie sind bei den

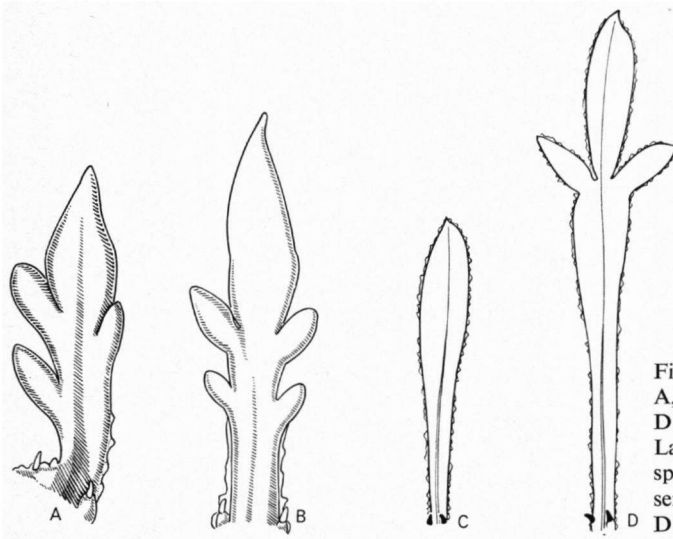


Fig. 3. *Reseda alba* Lag
A, B Vorblätter und C
D die darauf folgenden
Laubblätter eines Seitensprosses. (Absolute Grs-
sen: A 4,0; B 4,6; C 15;
D 24 mm).

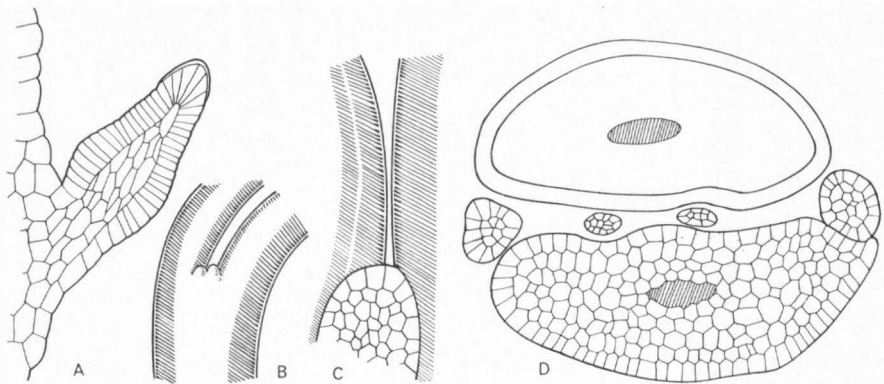


Fig. 4. *Reseda lutea* L. A anatomischer Aufbau der Stipel; B, C *Reseda alba* Lag. getrennte und interfoliar verwachsene Stipeln an der Basis der Kotyledonen; D *R. lutea* L., Querschnitt durch die Spreiten und (interfoliar verwachsenen) Stipeln der Kotyledonen sowie durch die Spitzen der Primärblätter (nach MORSTATT, Schraffuren verändert).

Resedaceae gewöhnlich auch am Grunde der Brakteen und bei manchen *Reseda*-Arten (auch bei einzelnen anderen Gattungen?) sogar an der Basis der Kotyledonen anzutreffen. Wir fanden sie – außer bei den noch näher zu besprechenden Arten der Sect. *Glaucoseda* – bei allen untersuchten *Reseda*-Arten (Fig. 5A, B), ferner bei *Ochradenus baccatus* Delile, *Astocarpus sesamoides* (L.) Duby (Fig. 5E) und bei *Caylusea abyssinica* (Fresen) Fisch. & Mey. ABDALLAH bildet sie für alle *Ochradenus*- und *Oligomeris*-Arten sowie für *Caylusea abyssinica* und *Randonia africana* Coss. ab. Gelegentlich sitzen jederseits sogar zwei konische drüsige Zipfel am Grunde der Brakteen, was keineswegs gegen ihre Deutung als Stipeläquivalente spricht, da z. B. auch bei den Cruciferen rudimentäre Stipeln oft durch mehrere Zipfel repräsentiert werden (vgl. WEBERLING 1953/55). Sie bleiben nach dem Abfall der meist recht hinfalligen lanzettlichen oder eiförmig-spitzen Brakteen gewöhnlich stehen (Fig. 5B); ähnliches kann man übrigens auch bei den Laubblättern sehen.

Die Entwicklungsgeschichte der weniger stark gegliederten Blattorgane läßt naturgemäß die Sonderstellung der als Stipeln aufgefaßten basalen Zipfel weniger deutlich hervortreten, als dies bei den basipetal sich segmentierenden Fiederblättern von *R. alba* oder *R. media* der Fall ist. Bei *R. crystallina* Webb, deren vollausgebildete Laubblätter meist nur noch 1 Paar Seitenfiedern tragen, erscheinen sie kurz vor der Ausgliederung der Fiederanlagen oder gleichzeitig mit diesen. Auch hier sind sie unabhängig von allen weiteren Reduktionen der Blattform stets vorhanden. Besonders deutlich wird dies bei den gelegentlich am Grunde der Blütentrauben auftretenden Blattorganen, welche durch Reduktion zuerst der einen, dann der anderen Seitenfieder zu den Brakteen überleiten, an der Ausgliederung der Stipeln jedoch festhalten. – Ein sehr frühes Hervortreten der Stipeln konnten wir ferner bei *R. phyteuma* L. beobachten.

Auch bei den Resedaceen mit ungeteilten Blättern, und das sind neben zahl-

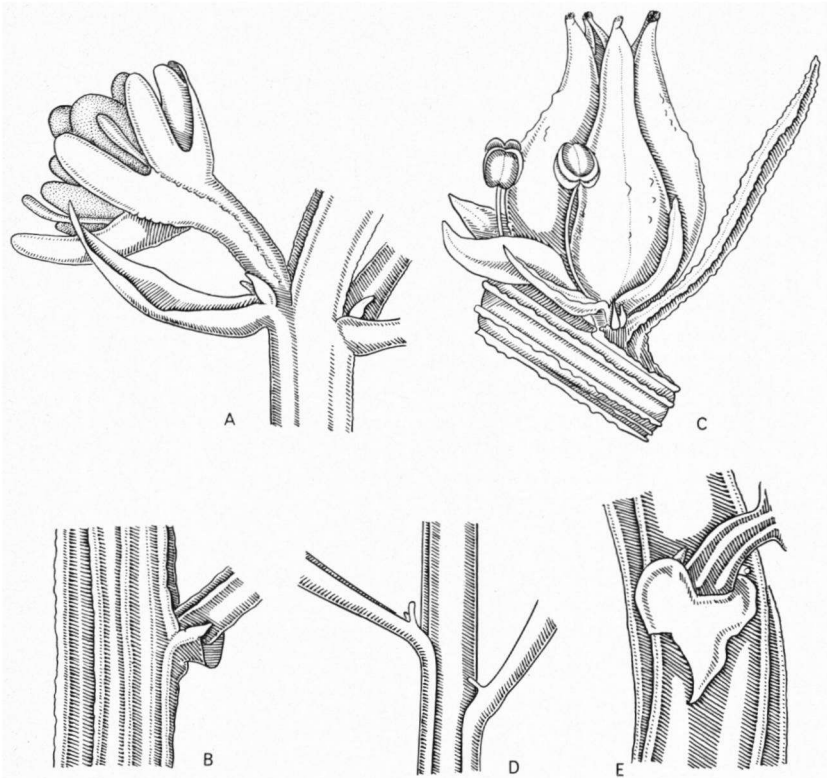


Fig. 5. A, B *Reseda lutea* L. A Ausschnitt aus einer traubigen Floreszenz, Blüte rechts abge-schnitten; B Blütenstiel und Brakteenbasis mit Stipeln nach dem Abfall der Braktee; C *Oligomeris dregeana* (Muell. Arg.) Muell. Arg., Blüte mit Braktee und Stipeln (nach ABDALLAH); IV, *Astrocarpus sesamoides* (L.) Duby, D Laubblätter mit Stipeln; E Blütenstiel mit Braktee und Stipeln.

reichen *Reseda*-arten alle anderen Gattungen, bilden Stipeln ein konstant ausgebildetes Merkmal. Als Beispiel für die Blattentwicklung bei solchen Arten mag *Ochradenus baccatus* Del. (Fig. 6) dienen, welcher die frühzeitige Anlegung der Stipeln – sie sind bereits an nur 0,4 mm langen Blattprimordien ausgegliedert – und ihre rasche Weiterentwicklung besonders deutlich erkennen läßt.

Wir haben bereits erwähnt, daß die Stipeln im Verlaufe der Blattentwicklung durch Streckung der Blattbasis ein Stück emporgehoben werden können. Das ist z.B. bei *Astrocarpus sesamoides* (L.) Duby (Fig. 5D), noch stärker aber bei *Reseda luteola* L. der Fall. Bei den erwachsenen Laubblättern sitzen sie hier dem laubigen Blattrande so weit oberhalb der Insertionsstelle des Blattes, und noch dazu oft in ungleicher Höhe an (Fig 7B–D), daß man daran zweifelt, ob es sich hier wirklich noch um Stipeln handeln kann, umso mehr als von ihnen in diesem Stadium nur noch kleine knotige Verdickungen zu sehen sind. Das Studium der Blattentwicklung lehrt allerdings, daß sie frühzeitig als konische

Zipfel an der Blattbasis ausgegliedert werden. Die ersten Entwicklungsstadien entsprechen völlig den für *Ochradenus baccatus* (Fig. 6A, B) abgebildeten; erst später werden die Zipfel über den Blattansatz emporgehoben (Fig. 7A) und schrumpfen dann sehr stark – offenbar, nachdem sie ihre Funktion erfüllt haben.

Auch bei den Fiederblättern von *Reseda lutea* L. streckt sich die Blattbasis im Verlaufe der Blattentwicklung stark, so daß die Stipeln schließlich ein beträchtliches Stück oberhalb des Blattansatzes in ungleicher (Fig. 8F) oder gleicher (G) Höhe inseriert sind. Die Blattbasis ist hier aber deutlicher vom übrigen Blatt abgesetzt und oft auch durch ihre etwas bleichere Grünfärbung von diesem unterschieden.

Die Ausgliederung der Fiedern erfolgt hier allerdings in akropetaler Richtung (Fig. 8A, B)¹, so daß man geneigt sein könnte, die basalen, hier als Stipeln angesprochenen Zipfel als erste, frühzeitig verkümmernde Glieder der akropetalen Fiederfolge zu deuten. Ihre Insertion rechts und links am oberen Rande des vor allem an den noch nicht ganz ausgewachsenen Blättern (Fig. 8C–E) deutlich verbreiterten Blattgrundes und ihre konische Form mit scharf abgegliederter verdickter Basis sprechen allerdings nicht für diese Deutung, besonders, wenn man bedenkt, daß die Segmentierung der Spreiten kaum zu einer Ausgliederung völlig distinkter Fiedern, sondern zu Spreitenformen führt, die BOLLE (S. 660) als “wiederholt-dreiteilig oder fiederteilig zerschnitten, die Teile nie mit Stielchen abgegliedert” beschreibt. Demgegenüber ist hier nochmals auf das konstante Auftreten der als Stipeln gedeuteten Zipfel bei allen Gliedern der Blattfolge, auch bei den Brakteen und sogar den Kotyledonen zu verweisen.

Die Tatsache, daß eine Anzahl von *Resedaceae* zu den sonst recht seltenen Ausnahmen gehört, bei denen Stipeln an der Basis der Kotyledonen auftreten, ist an sich bekannt. Schon MORSTATT bildete die zu einem einheitlichen, seltener zweispitzigen interfoliaren Lappen verwachsenen Kotyledonarstipeln bei *Reseda alba* und – an Hand eines Querschnittes durch Kotyledonen und Stipeln – bei *R. lutea* ab (Fig. 4B–D). Wir konnten sie außer bei den schon genannten Arten noch bei *R. luteola* und *R. odorata* L., nicht aber bei *Caylusea abyssinica* feststellen. Der Grad der kongenitalen Verwachsung zwischen den Stipeln kann – wie sich bei *R. alba* zeigte – auf den beiden Seiten des Kotyledonarwirtels unterschiedlich sein.

Das Eintreten einer kongenitalen Vereinigung zwischen den zwei verschiedenen Blättern des gleichen Wirtels angehörenden Zipfeln setzt eine basale Ver-

¹ Wie TROLL (1935) gezeigt hat, ist die akropetale Gliederungsweise bei Fiederblättern insofern von der basipetalen abzuleiten, als es bei einer starken Spitzenförderung allein noch zur Ausgliederung der Endfieder kommt, deren Segmentierung wie bei allen Blattfiedern in akropetaler Richtung fortschreitet. Schon bei den basipetal sich gliedernden Blättern von *Reseda alba* (Fig. 2) war eine starke Förderung der hier ungeteilten Endfieder zu bemerken. Man sollte darüber hinaus festzustellen suchen, ob es nicht auch *Reseda*-Arten gibt, welche durch divergente Spreitengliederung – also akropetal sich aufteilende Endfieder bei im übrigen basipetalen Folge von Seitenfiedern – zwischen den Arten mit basipetal und den mit akropetal sich gliedernden Blättern vermitteln. – Die Blattentwicklung *R. lutea* wurde übrigens schon von MÜLLER-ARGOVIENSIS untersucht, der auch einer Reihe von Entwicklungsstadien abbildete.

ÜBER DIE RUDIMENTÄRSTIPELN DER RESEDACEAE

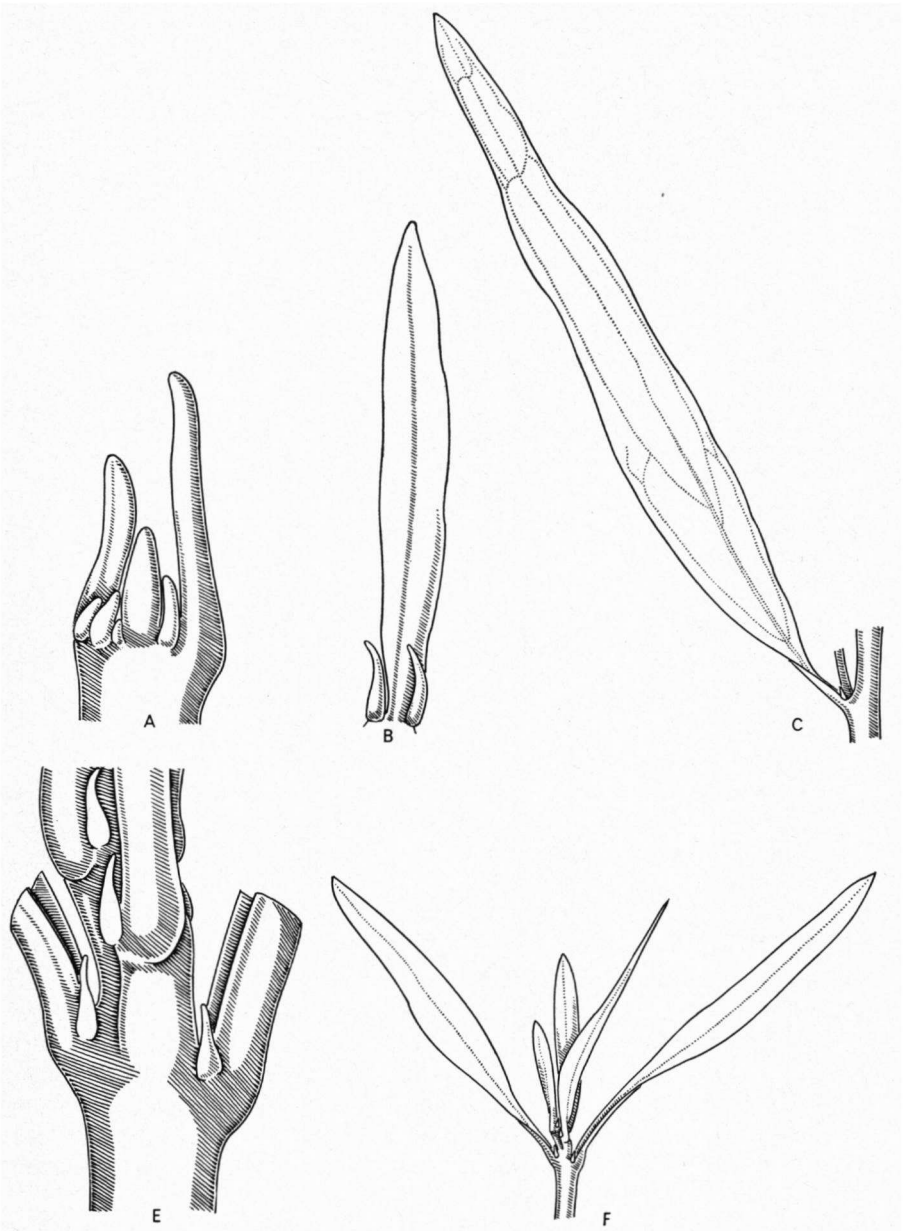


Fig. 6. *Ochradenus baccatus* Del. A Sproßscheitel, dessen Blattanlagen die frühzeitige Ausgliederung der Stipeln und deren proleptische Längenentwicklung zeigen; B junges, C erwachsenes Laubblatt; D Sproßspitze, E dessen Achse mit den Blattansätzen und Stipeln stärker vergr. (Absolute Grössen A 1,0, B 2,85, C 50 mm).

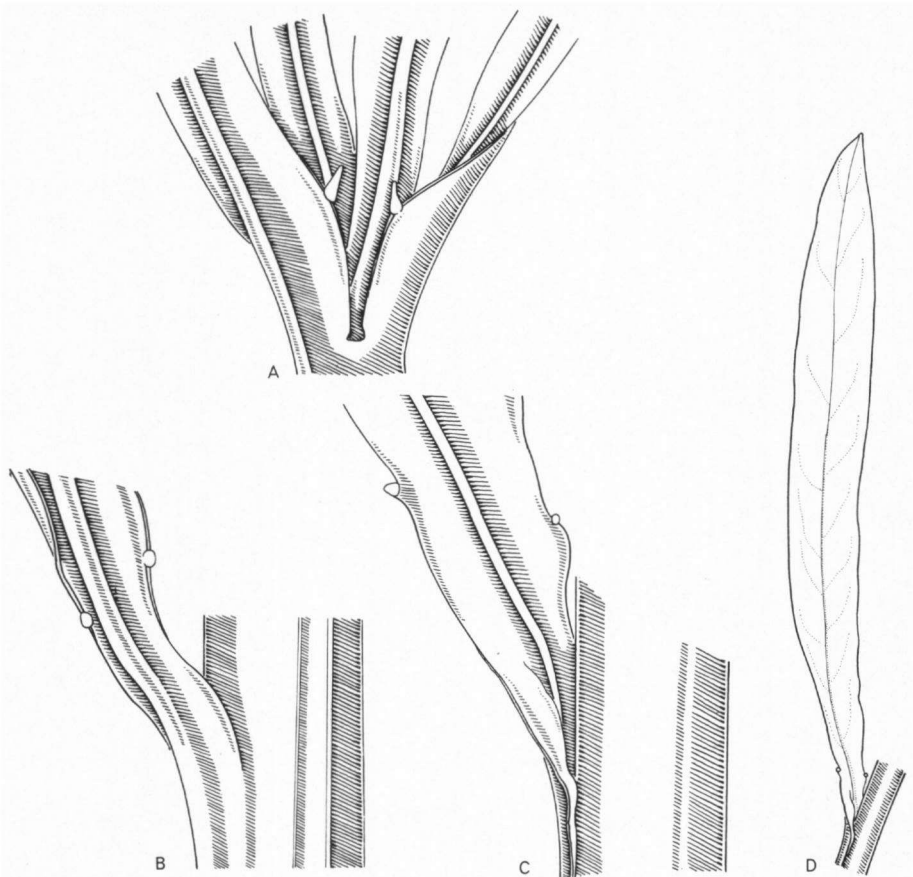


Fig. 7. *Reseda luteola* L. A Blattbasen an der Sprossspitze; B, C Basen ausgewachsener Laubblätter von denen das eine (C) in D vollständig wiedergegeben ist.

wachung der beiden Wirtelblätter voraus, die sich wohl nur auf den Bereich des Unterblattes erstrecken kann. Dies wie auch die Beobachtung, daß bei *R. lutea* die Kotyledonen und Primärblätter, bei *R. luteola* auch die Folgeblätter keinerlei Spreitengliederung erkennen lassen, ließe sich nur schwer mit der Auffassung in Einklang bringen, es könnte sich bei den basalen Zipfeln um rudimentäre Spreitensegmente handeln, auch wenn diese Zipfel bereits an den auf die Kotyledonen folgenden Blättern ein kleines oder größeres Stück am Blattrand emporgerückt erscheinen.

Anders verhält es sich in dieser Hinsicht offenbar mit den *Reseda*-Arten aus der Sect. *Glaucoseda* DC., wengleich wir einschränkend bemerken müssen, daß wir bisher keine Gelegenheit hatten, Keimlinge von einer der drei hier besprochenen Arten auf das Vorkommen stipelartiger Zipfel an der Basis der Kotyledonen zu untersuchen.

Die bei erwachsenen Pflanzen oberhalb des Blattansatzes am Rande der



Fig. 8. *Reseda lutea* L. A-F Stadien aus der Blattentwicklung; G Basis eines ausgewachsenen Blattes stärker vergr. (Absolute Grössen: A 0,65, B 1,3, C 3,5, D 11,0, E 15,0, F 51 mm)

linealischen Laubblätter von *R. glauca* L., *R. complicata* Bory und *R. virgata* Boiss & Reut. vorkommenden zahnartigen Bildungen unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht von den zuvor als Stipeln identifizierten basalen Zähnen. Soweit sie paarweise auftreten, sind sie oft ein beträchtliches Stück oberhalb des Blattansatzes, meist auch in ungleicher Höhe inseriert, so bei *R. glauca* (Fig. 9G, H), häufiger stehen auf einer oder auf beiden Seiten 2 Zähne in einem gewissen Abstand übereinander (Fig. 9A-C, F), wenn nicht sogar wie bei *R. virgata* eine ganze Reihe von Zähnen ausgebildet ist, welche am Blatttrand bis fast zur Mitte des Blattes hin in unregelmäßigen Abständen verteilt sind (Fig. 9D, E). In allen Fällen sind diese Zähne in der gleichen Weise wie die Blattspreite abgeflacht und gehen, sich kontinuierlich verbreiternd ohne Zäsur in diese über. Dabei stehen sie zumeist fast rechtwinklig vom Blatttrand ab oder weisen mit ihren Spitzen sogar zur Blattbasis hin. Das alles läßt bereits vermuten, daß wir es hier mit Zähnen des Spreitenrandes und nicht mit rudimentären Stipeln zu tun haben.

Bei *R. glauca* sind die Zähne nach unseren Beobachtungen überhaupt erst an den mittleren Stengelblättern anzutreffen und treten beim Übergang in die obere - blütentragende - Sproßregion sehr bald wieder zurück, wobei zunächst oft noch eine schwache Vorwölbung des Blatttrandes erkennbar bleibt. Ähnliches läßt sich auch bei den beiden anderen genannten Arten beobachten, womit zugleich gesagt ist, daß auch die Brakteen dieser Arten keine an Stipeln erinnernde Zähne mehr aufweisen. Allein bei *R. virgata* erfolgt die Reduktion der letzten zahnartigen Randgliederungen bisweilen so spät, daß an der Basis der untersten Braktee(n) noch ein Zahn auftreten kann (Fig. 9F), der sich aber

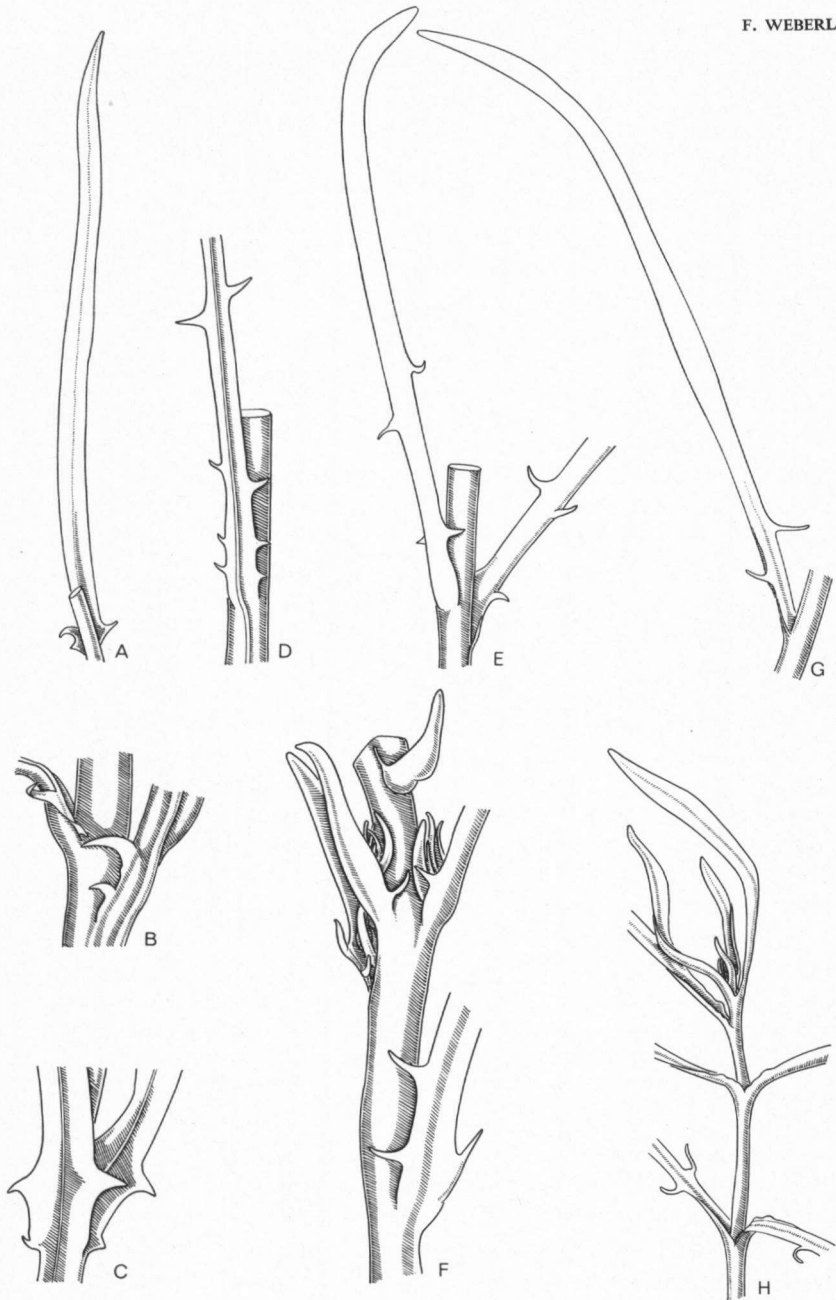


Fig. 9. A-C *Reseda complicata* Bory, A Laubblatt, B, C Laubblattbasen (nach HUTER 955); D-F *R. virgata* Boiss. & Reut., D, E Sproßabschnitte mit Laubblättern, F Sproßabschnitt, den Übergang von den Laubblättern zu den Brakteen zeigend (nach BORJA 6689); G, H *R. glauca* L., G Sproßachse mit Laubblatt, Sproßspitze, die Reduktion der Spreitenzähne zeigend, an dem rechten unteren Blatt ist nur noch ein Zahn vorhanden, an Stelle des anderen ist noch eine kleine Ausweitung des Randes erkennbar, so auch auf beiden Seiten der folgenden Blätter (nach MOUILLARD 14312).

im Unterschied zu den mit Stipeln identifizierten Zipfeln anderer *Reseda*-Arten an seiner Basis kontinuierlich in den Blattrand verbreitert, ja oft noch als kurzer dreieckiger Zipfel hervortritt und die gleiche Konsistenz aufweist wie der Brakteenrand.

Durch die Inkonstanz im Auftreten und in der Position der zahnartigen Randgliederungen – die gleichfalls gegen eine Homologisierung mit Stipeln spricht – wird die Untersuchung ihres Verhaltens im Verlaufe der Blattentwicklung sehr erschwert. Soweit wir an dem zur Verfügung stehenden Herbarmaterial ermitteln konnten, treten sie erst sehr spät am unteren Spreitenrande in Erscheinung und sind von vorneherein seitwärts orientiert. – Alle diese Eigentümlichkeiten lassen sich wohl am besten mit der Auffassung BOLLES (1936:661) vereinbaren, wonach die Zähnnchen an den Blättern der Arten aus der Sect. *Glaucoreda* "die Andeutung einer Fiederung der sonst ungeteilten Blätter" darstellen könnten.¹ Damit würde auch im Einklang stehen, daß sich die Zähnung an den mittleren Stengelblättern am stärksten bzw. allein ausprägt, was bei *R. glauca* am deutlichsten erkennbar ist.

Wenn man schon für die Arten der Sect. *Glaucoreda* einräumt, daß es sich auch bei den in der Nähe des Blattansatzes auftretenden Randgliederungen der Laubblätter um Spreitenzähne bzw. um rudimentäre Fiedern handelt, so sollte man noch einmal die Frage stellen, ob diese Deutung nicht noch auch auf die basalen Blattanhänge der anderen *Reseda*-Arten, ja aller *Resedaceae* anzuwenden sei. Wir meinen, daß eine vergleichende Betrachtung bei Berücksichtigung aller Umstände und vor allem unter Einbeziehung auch der ontogenetischen Untersuchungen eine solche Gleichsetzung nicht zuläßt. Dies vor allem, wenn man die Sonderstellung der von uns als Stipeln gedeuteten Anhangsorgane in

¹) In diesem Zusammenhang ist andererseits auf die durch große, reich segmentierte Laubblätter ausgezeichnete *Reseda suffruticosa* LOEFL. hinzuweisen, auf die uns freundlicherweise Fraulein VAN DER RIET, Wageningen, und Herr Prof. DE WIT aufmerksam machten. Dem laubigen, unterbrochen doppelt gefiederten Spreitenbereich geht hier nämlich ein langes Rhachisstück voraus, dessen Ränder zahlreiche kleine pfriemliche Zipfel in dichtgedrängter Reihe tragen. Diese Zipfel stellen das Ergebnis einer basalwärts fortschreitenden Reduktion der Spreitensegmente dar, was an einer Folge von Übergangsbildungen zwischen laubigen Spreitenfiedern und pfriemlichen Zipfeln deutlich wird, die nicht nur am Spreitengrunde, sondern oft auch zwischen den großen laubigen Spreitenfiedern auftreten („Zwischenfiedern“, vgl. TROLL 1935, MULLEROTT 1940). Die Endglieder dieser Reduktionsreihe sind von den am Grunde des Blattes sitzenden, die Stipeln repräsentierenden konisch-pfriemlichen Zipfeln allenfalls noch dadurch zu unterscheiden, daß letztere gewöhnlich eine stark glänzende glatte Oberfläche aufweisen. Im Verlaufe der Blattentwicklung werden diese 2–4 Stipularzipfel frühzeitig und unabhängig von der basipetalen (oder divergenten?) Fiederfolge ausgegliedert, der erste Zipfel auf alle Fälle vor allen Fiedern, die übrigen gehen wenig später aus seinen basalen Rändern hervor. Im Verlaufe der Streckung des ganzen Blattes können die Stipularzipfel allerdings ein beträchtliches Stück auseinanderrücken, wenn auch die Streckung der Blattbasis im Verhältnis zur gesamten Ausdehnung des Blattes gering bleibt. An erwachsenen Blättern wird dadurch eine genaue Abgrenzung zwischen den Stipularzipfeln und rudimentären Spreitensegmenten entsprechenden Zipfeln sehr erschwert. – Auch diesen Fall gilt es bei der Beurteilung der Verhältnisse in der Sect. *Glaucoreda* im Auge zu behalten, wenngleich wir keinen der dort auftretenden Blattzipfel, selbst nicht die in der Nähe des Blattansatzes stehenden, als Stipeläquivalente identifizieren konnten.

der Blattentwicklung von *Reseda alba* und verwandten Arten in Rechnung stellt. Bemerkenswert erscheint uns in diesem Zusammenhang, daß der Verlauf der hier geschilderten Blattentwicklung weitgehend mit der Entwicklungsweise übereinstimmt, welche für die Fiederblätter der gleichfalls durch den Besitz rudimentärer Stipeln ausgezeichneten *Cruciferae* charakteristisch ist.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz danken wir für finanzielle Unterstützung. Fräulein URSULA DICHTELMÜLLER, Graphikerin, möchten wir für die Anfertigung der Zeichnungen danken.

LITERATUR

- ABDALLAH, M. S. (1967): The Resedaceae, a taxonomical revision of the family. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 67:8.
- BOLLE, F. (1936): Resedaceae, in ENGLER-PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 2. Aufl. 17b:659–692, Berlin.
- BUCHENAU, F. (1853): Beiträge zur Morphologie von Reseda. *Bot. Ztg.* 1853:361–372, 377–390.
- HELLWIG, F. (1891): Resedaceae, in ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 1. Aufl. III (2): 237–241, Leipzig.
- HENNIG, L. (1930): Beiträge zur Kenntnis der Resedaceenblüte und -frucht. *Planta* 9: 507–563.
- LAWRENCE, G. H. M. (1951/62): *Taxonomy of Vascular Plants*. New York 1951, Reprint 1962.
- MARKGRAF, F. (1963): Resedaceae. in HEGI, G., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 2. Aufl. IV (1): 517–524.
- MORSTATT, H. (1903): Beiträge zur Kenntnis der Resedaceen. Diss. Heidelberg 1902 und in *Fünfstücks Beiträgen z. wiss. Bot.* 5.
- MÜLLER-ARGOVIENSIS, J. (1858): Monographie de la famille des Résédacées. *Neue Denkschr. allg. Schweizer Ges. ges. Naturw.* 16: 1–239, Taf. I–X. Zürich.
- MÜLLEROTT, M. (1940): Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Zwischenfieder- und Stipellenbildung. *Bot. Arch.* 40: 258–288.
- TROLL, W. (1953): Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. *Nova Acta Leopoldina N.F.* 2: 311–455.
- WEBERLING, F. (1953/55): Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dikotylen Gewächsen. (Diss. 1953). *Beitr. z. Biol. d. Pfl.* 32: 27–105.
- (1967): Nebenblattbildungen als systematisches Merkmal. *Naturw. Rundschau* 20: 518–525.
- WYDLER, H. (1859): Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. *Flora* 42: 257 ff. (S. 294–295).