

Zur Morphologie der Kronblätter und der Übergänge zwischen Kron- und Staubblättern von *Ranunculus auricomus* L.

Príspevek k morfológii korunních listků a transiitních útvarů mezi korunnými listky a tyčinkami u druhu *Ranunculus auricomus* L.

Zdeňka Slavíková

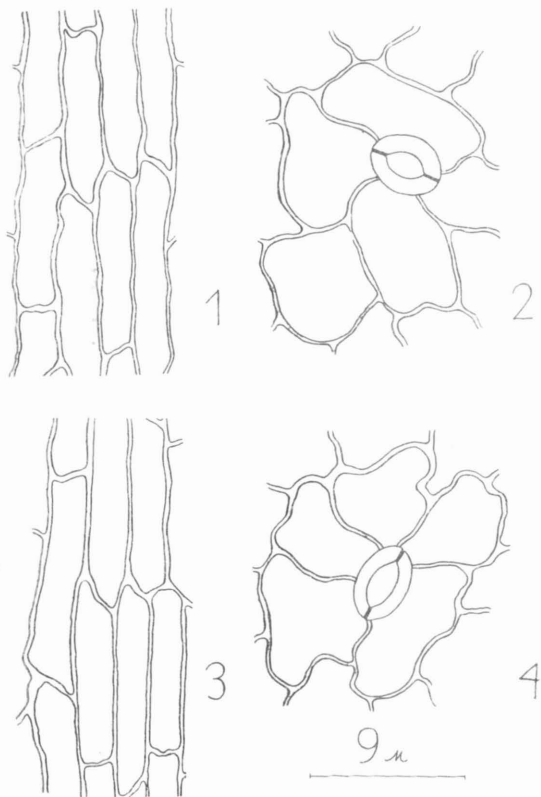
Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Abstract — Es werden Ursprung und Evolution der Kronblätter und Nektarien von *Ranunculus auricomus* behandelt. Auf Grund einer morphologischen Übergangsreihe von Staubblättern zu Petalen und auf Grund des Vergleiches dieser Formen mit normalen Petalen und Staubblättern der genannten Art wird der Versuch unternommen, die Evolution der Petalen mit basalen Nektarien aus andrözealen Primordien zu rekonstruieren.

Falls man annimmt, dass sich die Vorfahren der heutigen *Angiospermen* aus *Psilophyten* verwandten Typen entwickelten, können die terminalen dichotom verzweigten Triebe (Telome, nach ZIMMERMANN 1959, 1965) als Ausgangsform aller Organe höherer Pflanzen betrachtet werden. Als Grundform der Stengelblätter erachtet ZIMMERMANN sterile Telome — Phylloide, während fertile Telome den Sporophyllen als Grundform dienten. Die Sporophylle entwickeln sich daher im Laufe der Evolution nicht aus den Grundlagen der Stengelblätter, sondern $\pm$ parallel mit ihnen. Die Staub- und Fruchtblätter der heutigen bedecktsamigen Pflanzen sind den Stengelblättern nur ähnliche Organe, die sich gleichzeitig mit den Stengelblättern aus nahen ancestralen Typen (fertilen Telomen, Phylloiden) entwickelten. Gerade diese neue Ansicht über Sporophylle, und zwar als nur blattähnliche Organe, wird von einigen Autoren als wichtigster Beitrag der Telomtheorie zur Blütenmorphologie bezeichnet (PURI 1951, PERVUCHINA 1957).

Falls man unter Homologie eine Verwandtschaft im phylogenetischen Sinne versteht, kann man Sporophylle und Stengelblätter wegen der Verwandtschaft ancestraler Typen beider Organe doch als homologe Organe bezeichnen. GREGOIRE (1938) z. B. führt zwar auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen von Blatt- und Blütenanlagen bei Vertretern einiger primitiver *Angiospermen*-Familien an, dass die Morphogenese der Blattorgane des Blütenbodens von jener der Stengelblätter vollkommen verschieden ist und lässt daher keinerlei Homologie zwischen den Blütenorganen und den Blättern gelten; TEPPER (1953) führte eine ausführliche Revision der Ergebnisse von GREGOIRE durch und gelangte auf Grund von ontogenetischen Studien zum Schluss, dass sich die Primordien der Karpelle und Staubblätter von den Stengelblattprimordien nicht wesentlich unterscheiden und daher die Sporophylle und Laubblätter homolog sind. Die gleiche Ansicht äusserte z. B. auch PERVUCHINA (1957).

Ein weiteres Problem, dem viele Autoren ihre Aufmerksamkeit widmen, ist die phylogenetische Herkunft der sterilen Blütenteile (Blütenhülle) der *Angiospermen*. Ein besonderes Augenmerk wurde in dieser Hinsicht wegen der bedeutenden Formenmannigfaltigkeit der Blütenhülle der *Ranunculaceen* zugewendet (SCHAFFNIT 1904, TRAPL 1912, BUSSE 1914, RASSNER 1931, SCHÖFFEL 1932, BROULAND 1935 u. a. m.).



Ranunculus auricomus L. — Abb. 1. — Form der Epidermiszellen von der adaxialen Seite eines normal entwickelten Petals. Abb. 2. — Dasselbe von der Unterseite eines Stengelblattes. Abb. 3. Dasselbe von der adaxialen Seite des Konnektivs eines Staubblattes. — Abb. 4. Dasselbe von der Aussenseite eines Kelchblattes.

Die Form der Epidermiszellen auf der adaxialen Seite des mittleren Teiles der Petalen von *Ranunculus auricomus* (Abb. 1) gleicht jener der Epidermiszellen des Konnektivs an der adaxialen Seite des Staubblattes (Abb. 3); andererseits besteht eine weitgehende Übereinstimmung in der Form der Epidermiszellen der Unterseite des Stengelblattes (Abb. 2) und des Kelchblattes (Abb. 4).

Im Hinblick auf das zahlreiche Material und seine detaillierte morphologische und histologische Untersuchung müssen bei der Lösung der Frage nach der Herkunft der Petalen bei den Arten der Gattung *Ranunculus* die Arbeiten von BAUM, LEINFELLNER und JÄGER besonders

Phylogenetische Herkunft der Blütenhülle bei der Gattung *Ranunculus*

Die phylogenetische Herkunft des Perianths bei der Gattung *Ranunculus* studierte SMITH (1928). Er befasste sich besonders mit der Vaskularisation der Hüllblätter normaler und gefüllter Blüten von *Ranunculus*. Als Nachweis einer staminalen Affinität der Petalen betrachtet dieser Autor das Bestehen eines einzigen, sich an der Insertionsstelle des Petals in drei Bündel verzweigenden, einspurigen Gefäßbündels, während die Gefäßbündel der Sepalen dreispurig sind. Als einen weiteren Beweis der andrözealen Herkunft der Kronblätter betrachtet der genannte Autor die schraubige Anordnung der Petalen bei gefüllten Formen, die der schraubigen Anordnung des Andrözeums gleicht. Unter anderen Autoren erachtet auch SALISBURY (1931), und zwar auf Grund von Übergängen zwischen Staub- und Kronblättern, die Petalen der Gattung *Ranunculus* vom Andrözeum abstammend.

Für eine andrözeale Herkunft der Petalen der Gattung *Ranunculus* zeugt nicht nur die angeführten Merkmale, sondern auch die Beschaffenheit der Epidermis der Stengel-, Hüll- und Staubblätter bestätigt die Richtigkeit dieser Ansicht. Die Form des Epidermiszellen auf

berücksichtigt werden. Diese Autoren erachten die Petalen und Staubblätter der Arten von *Ranunculus* als Varianten peltater Blätter. BAUM (1952a, 1952b) behandelt Übergänge zwischen Petalen und Staubblättern bei einigen Vertretern der *Angiospermen*, insbesondere der *Ranunculaceen* und *Rosaceen*. Aus den Abbildungen und Beschreibungen dieser Autorin ist offenkundig, dass die Übergänge zwischen den Staub- und Kronblättern tatsächlich an einige Varianten peltater Stengelblätter erinnern. Auch die histologische Arbeit von JÄGER (1961) über Staubblätter und Petalen bei einigen Vertretern der *Ranunculaceen* bezeugt eine gewisse Ähnlichkeit im anatomischen Bau der peltaten Stengelblätter und einiger Blütenphyllome bei ausgewählten Vertretern der *Angiospermen*. LEINFELLNER (1958, 1959, 1964) betrachtet in seinen Studien über die Petalen einiger Arten der Gattung *Ranunculus* die Kronblätter mit einer adaxialen Schuppe als peltate Blätter, welche infolge des Verlustes der Randverbindung der Schuppe mit dem Petal die ursprüngliche becherförmige Form verloren haben.

Obwohl Übergänge zwischen Staubblättern und Petalen durch ihre Form an peltat-diplophyll Stengelblätter erinnern, kann man sie im Hinblick auf ihre phylogenetische Herkunft nicht als Varianten vegetativer peltater Blätter betrachten. Andererseits kann man aber eine gewisse morphologische Ähnlichkeit zwischen einigen Varianten der peltaten Stengelblätter und den Übergangsformen der erwähnten Blütenteile nicht in Abrede stellen. Nach TROLL (1932) sind die peltaten Stengelblätter von bifazialen Blättern abgeleitet. Es besteht aber auch die Ansicht, dass das peltate Blatt als Organ mit Stengelcharakter nicht von einem bifazialen Blatt abgeleitet ist. So vergleicht z. B. ARBER (1950) den Bau des peltaten Blattes mit dem des Stengels, ist aber der Ansicht, dass sich alle Phyllomtypen parallel entwickelten. Auch die Staubblätter der *Angiospermen* werden von einigen Autoren (z. B. ZIMMERMANN 1959) als primär nichtflächige Organe aufgefasst. Ohne Rücksicht darauf, ob wir die vegetativen peltaten Blätter, die „peltaten“ Staubblätter und Übergangsgebilde zwischen Staub- und Kronblättern als von bifazialen Phyllomen abgeleitete Organe ansehen oder nicht, kann man sie in Hinsicht auf ihre nahe Verwandtschaft (Staubblätter von fertilen Telomen, Stengelblätter von Phylloiden abgeleitet) als homologe Organe betrachten. Bei einer $\pm$ parallelen Evolution aus ancestralen Typen (Phylloiden und fertilen Telomen) konnten sich Organe entwickeln (peltate Stengelblätter und peltatähnliche Staubblätter), die ihrem Bau nach ähnlich sind.

Bei der Lösung des Problems der phylogenetischen Herkunft der Kronblätter ist die Tatsache wichtig, dass das Staubblatt der heutigen *Angiospermen* durch Petalisation flache Phyllome bildet. Auf Grund dieser, auch bei der Gattung *Ranunculus* bekannten Tatsache, ferner auf Grund der Ergebnisse der erwähnten morphologisch-histologischen Studien der Blütenphyllome und ihrer Übergänge kann man die Petalen von *Ranunculus* als Organe betrachten, welche sich aus andrözealen Primordien entwickelten und im Verlaufe der Evolution Becherformen bildeten, wovon bei den rezenten Arten der Gattung *Ranunculus* die Anwesenheit der adaxialen Schuppe an der Petalbasis zeugt.

Kronblätter der Gattung *Ranunculus*

Diese Kronblätter sind gewöhnlich verkehrt-eiförmig, mit verschmälelter Basis, von der drei Gefässbündel in das Petal aufsteigen. An der Petalbasis ist oft eine kleine adaxiale Schuppe vorhanden, die bei einigen Typen noch mit dem Petalrand verbunden, bei anderen jedoch nur auf den Mittelteil der Petalbasis beschränkt ist. In die Schuppe zweigt ein invers orientiertes Gefässbündel ab (ARBER 1936). An der Petalbasis, bei Arten mit adaxialer Schuppe auch an der Basis des inneren Teiles der adaxialen Schuppe, befindet sich das

Nektarium. In einigen Fällen, besonders deutlich z. B. bei *R. platanifolius*, liegt das Nektarium an der Basis eines röhrenförmigen Gebildes am adaxialen Teil der Petalbasis; den Ursprung dieser metamorphosierten röhrenförmigen adaxialen Schuppe erklärt LEINFELLNER (1959).

Den anatomischen Bau des Nektariums bei *Ranunculus* untersuchten folgende Autoren: BEHRENS (1879), BONNIER (1879), BÖHMKE (1917), RADTKE (1926), FELDHOFFEN (1933) und SPERLICH (1939). Die kleinen polyedrischen Zellen des Nektariumgewebes unterscheiden sich durch ihre Form und Grösse auffallend von den viel grösseren umliegenden zylindrischen Zellen. Das Nektariumgewebe besitzt kaum erkennbare Interzellularen. Verzweigte Gefässbündel reichen bis an das Nektariumgewebe. Die Oberfläche des Nektariums ist mit einer dünnen Kutikula bedeckt. Der Nektar diffundiert durch die Epidermisaussenwände und die Kutikula an die Oberfläche und sammelt sich auf dem Boden des Nektariumgrübchens (bei Typen ohne adaxiale Schuppe) oder im Raume zwischen der Petalbasis und der adaxialen Schuppe an. Die Art und Weise der Nektarsekretion, die B. MOHR (in SPERLICH 1939) für einige *Ranunculus*-Arten angibt, konnte ich bei unserer Art nicht beobachten.

Kronblätter der Art *Ranunculus auricomus* L.

Die Sammelart *Ranunculus auricomus* L. weist nicht nur an den vegetativen Organen, sondern auch an den Blüten eine grosse Variabilität auf. Sehr auffallend ist insbesondere die Variabilität der Kronblätter. Neben Populationen mit fünf normal ausgebildeten Kronblättern, kommen auch solche ohne Kronblätter, bezw. mit einer ungleichen Kronblattanzahl vor (meistens weniger als fünf).

Im Mai 1963 sammelte ich Pflanzen der Art *Ranunculus auricomus* am Hügel Velké Sedlo (etwa 700 m ü. d. M.) im östlichen Teil des Böhmisches Mittelgebirges. *Ranunculus auricomus* bildet hier die Dominante des Frühjahrsaspektes auf einer Fläche von etwa 150 000 m² in einem Laubmischwald auf einem Schutthang. In den meisten Blüten waren neben normal entwickelten Kronblättern mit einer kleinen adaxialen Schuppe an der Basis Übergangsgebilde von Staub- zu Kronblättern vorhanden (Tafel XXIX; 1, 2, 3, 4, 5, 6). Im Mai 1964 besuchte ich wiederum diese Lokalität und stellte die gleichen Verhältnisse an den Blüten wie im Vorjahre fest. Es handelt sich wahrscheinlich in diesem Falle nicht um ausnahmsweise Missbildungen, sondern um ein stetes charakteristisches Merkmal dieses infraspezifischen Taxons von *Ranunculus auricomus* an dieser Lokalität.

In der Literatur findet man verschiedene Beispiele von ungewöhnlichen Blütenverhältnissen der Art *R. auricomus*, so z. B. bei MASTERS (1886) und PENZIG (1921). BAUM (1952a) veröffentlichte über diese ungewöhnlichen Blütenverhältnisse von *R. auricomus* und *R. neapolitanus* eine selbständige Abhandlung. Diese Autorin betrachtet das Vorkommen von Übergängen zwischen Staubblättern und Petalen als Beweis dafür, dass auch diejenigen Staubblätter, welche vom Beginn ihrer Ontogenese an kein deutliches Stadium peltater Blätter aufweisen, ebenso gebaut sind wie diejenigen Staubblätter, die im Laufe ihrer Ontogenese einen solchen Bau zeigen. Von diesem Gesichtspunkte aus wird an Übergängen insbesondere das Vorkommen und die Grösse der „ventralen Spreite“ und ausserdem die Lokalisation der Theken untersucht. Das Nektariumgewebe an normal entwickelten Kronblättern, bezw. Übergängen erwähnt die Autorin jedoch nicht.

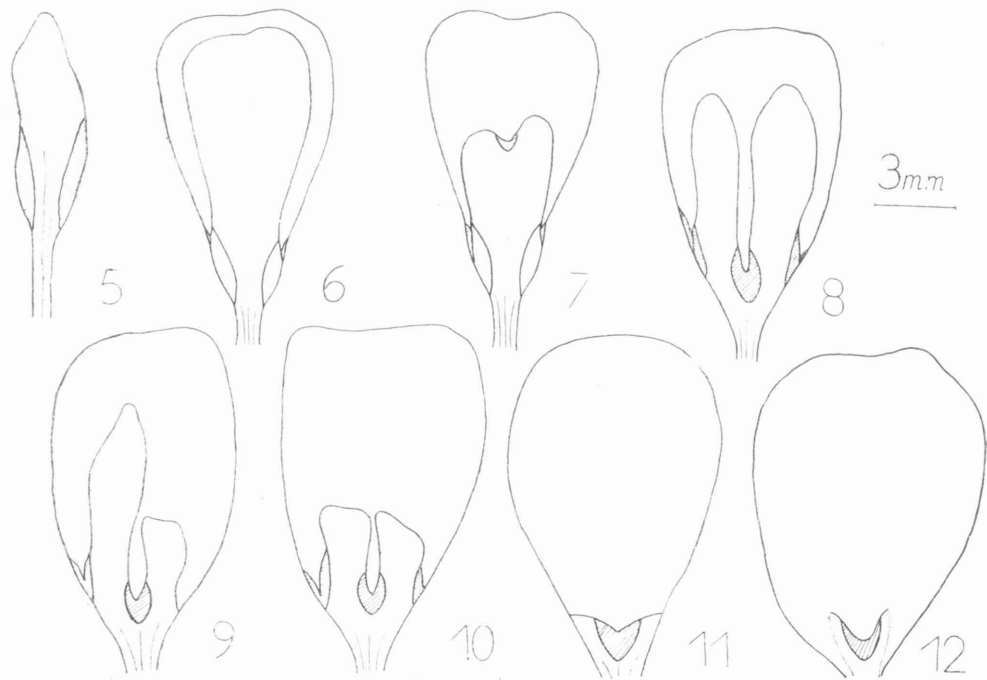
Die vorliegende Studie soll auf Grund des morphologischen Studiums von Übergängen zwischen Staubblättern und Petalen versuchen, die Evolution der Kronblätter und des Nektariums der Art *R. auricomus* zu rekonstruieren.

Morphologische Analyse der Kronblätter und Übergänge zwischen Staubblättern und Petalen der Art *Ranunculus auricomus*

In der morphologischen Übergangsreihe von Staub- zu Kronblättern der Art *R. auricomus* erachte ich vom Gesichtspunkte der Evolution der Petalen und des Nektariums vier Typen regelmässig sich wiederholender Gebilde für wich-

tig, welche die Art morphologischer Veränderungen bei der Entwicklung der Petalen und dem Entstehen des Nektariums aufzeigen.

Typ 1 (Abb. 5) ähnelt in der Form einem normalen Staubblatt; in das Filament reicht ein Gefäßsbündel, das sich noch im Filament selbst in drei Bündel teilt. Die Theken sind normal entwickelt. Der Spitzenteil des Konnektivs ist verbreitert und zungenförmig verlängert, so dass die ursprüngliche Länge



Ranunculus auricomus L. — Übergänge zwischen Staub- und Kronblättern. (Theken punktiert, Nektariumgewebe schraffiert). Abb. 5. — Staubblatt mit zungenförmig verlängertem Konnektiv — Typ 1. Abb. 6. — Vierflügeliges Übergangsgebilde zwischen einem Staubblatt und einem Petal — Typ 2. Abb. 7. — Adaxiale Flügel des Petals bereits von der Längsachse (in der die Flügel zusammengewachsen sind) des Konnektivs teilweise abgetrennt. An der Stelle, an der sich die Flügel abtrennen, ist ein kleiner Becher ausgebildet; auf seinem Boden entsteht das Nektariumgewebe — Typ 3. Abb. 8. — Die adaxialen Petalflügel sind bereits von der Längsachse des Konnektivs vollkommen abgetrennt — Typ 4. Abb. 9, 10. — Beginnende Reduktion der adaxialen Petalflügel und Schwinden der Theken. Abb. 11. — Normal entwickeltes Petal mit adaxialer Schuppe an der Basis (Reste der adaxialen Petalflügel), deren Rändern mit den Petalrändern verbunden sind. Abb. 12. — Normal entwickeltes Petal mit adaxialer basaler Schuppe, deren Ränder mit der Petalfläche verbunden sind.

des Konnektivs etwa verdoppelt erscheint. Die Farbe des verbreiterten und verlängerten Teiles des Konnektivs unterscheidet sich nicht von der Farbe des Konnektivs eines normalen Staubblattes.

Typ 2 (Abb. 6) ist ein Gebilde mit etwas verkürztem Filament, in das ein sich im ersten Drittel in drei Bündel teilendes Gefäßsbündel reicht, bzw. erfolgt die Teilung des Bündels schon im Blütenboden und in das Filament treten dann drei Gefäßsbündel ein. Derjenige Teil des Konnektivs, welcher

beide Theken verbindet, ist nur unbedeutend verbreitert. Die etwas verkleinerten Theken zeigen noch entwickelte und sich öffnende Pollensäcke mit Blütenstaub. Der Spitzenteil des Konnektivs ist stark verbreitert, ausgeprägt vierflügelig und verlängert, so dass sich die ursprüngliche Länge des Konnektivs annähernd verdreifacht. Beide adaxiale Flügel des vergrösserten Spitzenteiles des Konnektivs sind kürzer und schmaler als die beiden abaxialen. Das ganze Gebilde ist ausgeprägt kronenfarbig.

Typ 3 (Abb. 7) ist ein Gebilde mit verkürztem Filament, in welches drei Gefässbündel eintreten. Die verkleinerten Theken enthalten in den sich öffnenden Pollensäcken noch Blütenstaub. Die adaxialen Flügel des vergrösserten Konnektivteiles sind von der Längsachse (in der die Flügel zusammengewachsen sind) des Konnektivs teilweise abgeteilt. An der Stelle, an der sich die Flügel abteilen, ist ein kleiner Becher ausgebildet, auf dessen Boden Nektariumgewebe in schwacher Ausbildung erscheint.

Typ 4 (Abb. 8) besitzt ein sehr kurzes Filament, in welches drei Gefässbündel eintreten. Der untere Teil des Konnektivs, der die beiden Theken verbindet, bildet einen kleinen Becher; auf seinem Boden befindet sich das Nektariumgewebe. Der verbreiterte und stark verlängerte apikale Teil des Konnektivs ist petaloid ausgebildet und unterscheidet sich nicht in seiner Länge vom Typ 2; er besitzt an der adaxialen Seite zwei freie Flügel, welche an der Basis in die adaxiale Wand des erwähnten kleinen Bechers übergehen. Die Theken enthalten noch Blütenstaub, sind aber klein und ungleichmässig entwickelt; eine von beiden kann verkümmern oder ganz verschwinden. Das ganze Gebilde entspricht der Grösse und Farbe nach einem normalen Petal.

Das normal entwickelte Petal (Abb. 11) zeigt an der Basis entweder keine Filamentreste oder verschmälert sich selten in ein kurzes Filament; die adaxiale Schuppe ist an ihren Rändern mit den Petalrändern verbunden und bildet so die adaxiale Wand des basalen kleinen Bechers oder diese adaxiale Schuppe liegt nur in der Basismitte des Petals, wo sie ein kleines Täschchen (Abb. 12) bildet. Auf dem Grunde dieses Bechers, bzw. Täschchens liegt das Nektarium. In das Petal treten drei Gefässbündel ein.

Die Übergänge zwischen dem Typ 1 und 2 weisen auf einen Vorgang der Vergrösserung der vier Flügel des Konnektivs und petaloide Färbung hin. Für die Übergänge zwischen dem Typ 2 und 3 ist die Trennung beider adaxialen Flügel der Längsachse des Konnektivs in der Richtung zur Petalbasis und die Bildung von Nektariumgewebe an der Trennungsstelle der Flügel charakteristisch. Die Etappe zwischen dem Typ 3 und 4 ist durch eine fortschreitende Abtrennung der adaxialen Flügel von der Längsachse des Konnektivs, durch eine Vergrösserung des Bechers und des Nektariums und durch Verschiebung des Nektariums zur Petalbasis gekennzeichnet. Die Verkleinerung der bereits getrennten Flügel und das Verschwinden der Theken (Abb. 9, 10) ist für die letzte Etappe unseres Vergleichs charakteristisch.

Die morphologische Verbindungsreihe von Übergängen zwischen Staubblättern und Petalen bei der Art *R. auricomus* kann meiner Ansicht nach als Muster einer Petalevolution aus andrözealen Primordien aufgefasst werden. Man kann voraussetzen, dass in den Blüten der übrigen Arten von *Ranunculus* der Entwicklungsverlauf der Kronblätter wahrscheinlich analog war, wovon auch die adaxiale Schuppe an der Petalbasis bei den meisten Arten zeugt. Ein eventuelles Fehlen der adaxialen Petalschuppe bei *R. auricomus* und

einigen anderen Arten dieser Gattung ist das Ergebnis einer fortschreitenden Reduktion beider Flügel der adaxialen Schuppe.

In der morphologischen Übergangsreihe von erwachsenen Staub- zu Kronblättern kommt es mit einer Vergrößerung des Konnektivs zu einer fortschreitenden Verkleinerung der Theken und schliesslich zu ihrem Verschwinden. Das als Typ 3 bezeichnete Übergangsgebilde zeigt vom Gesichtspunkt der Genese des Nektariums aus ein wichtiges Stadium; an der Stelle, wo sich die adaxialen Flügel von der Längsachse des Konnektivs abtrennen, beginnt sich ein kleiner Becher zu bilden, auf dessen Grund das Nektariumgewebe erscheint. Mit fortschreitender Abtrennung der adaxialen Petalflügel verschiebt sich der Becher in der Richtung zur Petalbasis, vergrößert sich und mit ihm gleichzeitig auch das Nektarium selbst, das bei dem als Typ 4 bezeichneten Übergangsgebilde bereits den ganzen basalen Becher ausfüllt.

Aus dem Vorhergesagten folgt, dass das Entstehen des Nektariums und die Abscheidung des Nektars mit der Veränderung der Entwicklung der andrözealen Primordien zusammenhängt. Diese Erscheinung steht in Übereinstimmung mit der bekannten Tatsache, dass sich bei der Rückbildung fertiler Staubblätter zu Staminodien (bzw. fertiler Stempel zu Pistillodien) oft (keineswegs jedoch immer) eine gesteigerte Potenz zur Nektarabscheidung, bzw. eine Neubildung von Nektarien zeigt. So stellte DAUMANN (1931a) bei *Sagina decumbens*, deren fertile Staubblätter bereits Filamentnektarien besitzen, fest, dass diese Nektarien an Staminodien eine gesteigerte Sekretion aufweisen. Dieselbe Erscheinung gibt der genannte Autor für Staminodien und Pistillodien von *Sagittaria sagittifolia* an. In den Blüten von *Stratiotes aloides* erscheint eine Nektarsekretion an Staminodien. Fertile Staubblätter dieser Art scheiden keinen Nektar ab; Übergangsbildungen von fertilen Staubblättern zu Staminodien scheiden nur Spuren von Nektar ab, je staubblattähnlicher sie sind, desto geringer ist diese Fähigkeit zur Sekretion (DAUMANN 1931b). Ähnliche Verhältnisse beobachtete KARTAŠOVA (1962) bei der Gattung *Paeonia*, wo der höchstgelegene, den Stempel umgebende Nektariumteil aus Primordien der inneren Staubblätter entstanden ist, die sich nicht zu reproduktiven Organen ausbildeten. Die Autorin beobachtete die Nektarausscheidung auch in der Nähe des Saumes der sterilen Stempel bei *Paeonia chinensis*.

Zusammenfassung

1. Auf Grund einer morphologischen Übergangsreihe von Staubblättern zu Petalen bei *Ranunculus auricomus* und auf Grund eines Vergleiches dieser Gebilde mit normalen Petalen und Staubblättern bei dieser wie auch bei anderen Arten der Gattung *Ranunculus* wurde der Versuch unternommen, die Evolution der Petalen aus andrözealen Primordien zu rekonstruieren.

2. Die Petalen und Staubblätter von *R. auricomus* und die Übergänge zwischen beiden, die durch ihren Bau den Varianten vegetativer peltater Blätter ähneln und von einigen Autoren als solche angesehen werden, sind nur als mit peltaten Stengelblättern homologe Organe aufzufassen, denn beide entwickelten sich wahrscheinlich $\pm$ parallel, jedoch selbständig aus verwandten ancestralen Typen, die Blütenorgane aus fertilen Telomen, die Stengelblätter aus Phylloiden.

3. Mit einer Verkleinerung der Theken und Abnahme der Fertilität entsteht an den Übergangsgebilden zwischen Staubblättern und Petalen das Nektarium.

4. Das Nektariumgewebe entsteht im oberen Teil des metamorphosierten Konnektivs an der Stelle, wo die Trennung beider adaxialen Flügel von der Längsachse des Konnektivs beginnt; seine Verschiebung auf den basalen Teil des Petals hängt mit der Abtrennung der beiden adaxialen Flügel des vierflügeligen Übergangsgebildes von der Längsachse des Konnektivs zusammen.

So u h r n

1. Na základě plynulé morfologické řady transitních útvarů mezi tyčinkami a korunními lístky u druhu *Ranunculus auricomus* L. a na základě srovnání těchto útvarů s normálními

korunními lístky a tyčinkami u téhož i u jiných druhů rodu *Ranunculus* byl učiněn pokus o rekonstrukci evoluce petalů z androeceálních primordií.

2. Petaly a tyčinky druhu *R. auricomus* a transitií útvary mezi nimi, které připomínají svou stavbou vegetativní peltátní listy, a některými autory jsou za ně považovány, jsou zde chápány pouze jako homologické orgány s peltátními lodyžními listy, neboť obojí se vyvíjely pravděpodobně $\pm$ paralelně, avšak samostatně, z příbuzných ancestrálních typů, květní orgány z fertálních telomů, lodyžní listy z fylloidů.

3. Se zmenšováním prašných váčků a ztrátou fertility se na transitiích útvarech mezi tyčinkami a petaly začíná vytvářet nektarium.

4. Nektariové pletivo vzniká v horní části metamorfovaného konektivu v místě, kde začíná oddělování obou adaxiálních křídel od podélné osy konektivu; jeho přesunutí na basální část petalu souvisí s oddělením obou adaxiálních křídel čtyřkřídlého transitiního útvaru od podélné osy konektivu.

Literatur

- ARBER A. (1936): Studies in flower structure II. On the vascular supply to the nectary in *Ranunculus*. Ann. Bot., Oxford, London, 50 : 305—319.
- ARBER A. (1950): The natural philosophy of plant form. Cambridge.
- BAUM H. (1952a): Die doppelspreitigen Petalen von *Ranunculus auricomus* und *neapolitanus*. — Oest. bot. Z. 99 : 65—77.
- BAUM H. (1952b): Die Bedeutung der diplophyllen Übergangsblätter für den Bau der Staubblätter. — Oest. bot. Z. 99 : 228—243.
- BEHRENS W. J. (1879): Die Nektarien der Blüten. — Flora 37, ser. n., Regensburg, 49—54.
- BONNIER G. (1879): Les nectaires. — Ann. Sc. Nat., Paris, 8 : 1—212.
- BÖHMKE H. (1917): Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 33 : 169—247.
- BROULAND M. (1935): Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. — Botaniste 27 : 1—278.
- BUSSE A. (1914): Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter der Ranunculaceen. Inaug. — Dissert. 1—55. Melle (Hannover).
- DAUMANN E. (1931a): Zur Phylogenie der Discusbildungen. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 48 : 183 bis 208.
- DAUMANN E. (1931b): Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. — Planta 14 : 766—776.
- FELDHOFEN E. (1933): Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 50 : 459—634.
- GREGOIRE V. (1938): La morphogénèse et l'anat. morphologique de l'appareil floral. — Cellule 47 : 287—452.
- JÄGER I. (1961): Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefäßbündelsystems peltater Nektar- und Kronblätter sowie verbildeter Staubblätter. — Oest. bot. Z. 108 : 433—504.
- KARTAŠOVA N. (1962): K voprosu o prirodě nektarnikov cvětka *Paeonia*. — Tr. Bot. inst. AN SSSR, ser. 7 (Morf. i anat. rast.), 5 : 77—85.
- LEINFELLNER W. (1958): Beiträge zur Kronblattmorphologie. VIII. Der peltate Bau der Nektarblätter von *Ranunculus*, dargelegt an Hand jener von *Ranunculus pallasii* Schlecht. — Oest. bot. Z. 105 : 184—192.
- LEINFELLNER W. (1959): Über die röhrenförmige Nektarschuppe an den Nektarblättern verschiedener *Ranunculus*- und *Batrachium* Arten. — Oest. bot. Z. 106 : 88—103.
- LEINFELLNER W. (1964): Zur Formenmannigfaltigkeit der Nektarschuppe von *Ranunculus glacialis*. — Oest. bot. Z. 111 : 78—83.
- MASTERS M. T. (1886): Pflanzen-Teratologie. Leipzig.
- PENZIG O. (1921): Pflanzen-Teratologie 2. Ed. 2. Berlin.
- PERVUCHINA N. V. (1957): Rol tělomnoj teorii v razvitii vzgljadov na cvětok pokrytosemnych. Tr. Bot. inst. AN SSSR, ser. 7 (Morf. a anat. rast.), 4 : 51—82.
- PURI V. (1951): The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. — Bot. Rev., Lancast., 17 : 471—553.
- RADTKE F. (1926): Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennektarien. — Planta 1 : 379—418.
- RASSNER E. (1931): Primitive und abgeleitete Merkmale in Blütenbau einiger Ranunculaceen. — Planta 15 : 192—243.
- SALISBURY E. J. (1931): On the morphology and ecology of *Ranunculus parviflorus* L. — Ann. Bot., Oxford, London, 45 : 539—578.
- SCHAFFNIT K. (1904): Ueber die Nektarien der Ranunculaceen. Inaug. — Dissert. 1—62. Erlangen.

- SCHÖFFEL K. (1932): Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. — *Planta* 17 : 315—371.
- SMITH W. W. (1928): Vascular anatomy of Ranalian flowers II. — *Bot. Gaz.*, Chicago, 85 : 152 to 177.
- SPERLICH A. (1939): Das trophische Parenchym, Exkretionsgewebe. — *Handbuch d. Pflanzen-anatomie* 4 : 1—184.
- TEPPER S. S. (1953): Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. — *Univ. Calif. Pub. in Bot.* 25 : 513—646.
- TRAPL S. (1912): Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceen-blüte. — *Beih. bot. Cbl.*, sect. 1, 28 : 247—281.
- TROLL W. (1932): Morphologie der schildförmigen Blätter. — *Planta* 17 : 153—314.
- ZIMMERMANN W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. — Stuttgart.
- ZIMMERMANN W. (1965): Die Telomtheorie. — Stuttgart.

Erklärungen zur Tafel XXIX:

Ranunculus auricomus L. — morphologische Übergangsreihe von Staubblättern zu Petalen. (Foto J. K u b í k o v á.) 1, 2. Vierflügelige Übergänge zwischen einem Staubblatt und einem Petal mit deutlichen Theken. 3, 4, 5. Übergänge zwischen einem Staubblatt und einem Petal mit verschieden grossen adaxialen Flügeln und mit Thekenresten. 6. Normal entwickeltes Petal mit adaxialer Schuppe, deren Ränder mit der Petalfläche verbunden sind.



Z. Slavíková: Zur Morphologie der Kronblätter und der Übergänge zwischen Kron- und Staubblättern von *Ranunculus auricomus* L.