

Die Früchte und Samen der kubanischen Zanthoxylum-Arten (Rutaceae) *

Author: Beurton, Christa

Source: Willdenowia, 26(1/2) : 283-299

Published By: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin (BGBM)

URL: <https://doi.org/10.3372/wi.26.2614>

The BioOne Digital Library (<https://bioone.org/>) provides worldwide distribution for more than 580 journals and eBooks from BioOne's community of over 150 nonprofit societies, research institutions, and university presses in the biological, ecological, and environmental sciences. The BioOne Digital Library encompasses the flagship aggregation BioOne Complete (<https://bioone.org/subscribe>), the BioOne Complete Archive (<https://bioone.org/archive>), and the BioOne eBooks program offerings ESA eBook Collection (<https://bioone.org/esa-ebooks>) and CSIRO Publishing BioSelect Collection (<https://bioone.org/csiro-ebooks>).

Your use of this PDF, the BioOne Digital Library, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/terms-of-use.

Usage of BioOne Digital Library content is strictly limited to personal, educational, and non-commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

BioOne is an innovative nonprofit that sees sustainable scholarly publishing as an inherently collaborative enterprise connecting authors, nonprofit publishers, academic institutions, research libraries, and research funders in the common goal of maximizing access to critical research.

CHRISTA BEURTON

Die Früchte und Samen der kubanischen *Zanthoxylum*-Arten (*Rutaceae*)*

Abstract

Beurton, Ch.: Die Früchte und Samen der kubanischen *Zanthoxylum*-Arten (*Rutaceae*). Fruits and seeds of Cuban *Zanthoxylum* species (*Rutaceae*). – Willdenowia 26: 283–299. 1996. – ISSN 0511–9618.

Morphological characters of fruits and seeds of 23 Cuban species are studied. The fruits consist of 1–5 small 1-seeded and modified follicles. The pericarp is made of a woody exocarp and a pergamentous to cartilaginous endocarp. Fruitlet dehiscence takes place slowly and the shiny dark seed persists in the dehiscent follicle. In spite of some variability in the shape of fruitlets and seeds as well as in the mode of follicle dehiscence, fruitlets and seeds provide taxonomically relevant combinations of characters. There are differences in the mode of endocarp detachment (a full detachment in one group and a partial detachment in another one), and there are differences in the mode of dehiscence (“semivalvate” or “bivalvate”) as well as in the presentation of the seed (either hanging on the detached placenta and placental bundle, or exposed by the exocarpic or endocarpic valves). These characters occur in combination with a specific shape of follicle and seed. For Cuban species five types are described. In the light of these results and in connection with the morphology of the gynoecia Engler’s grouping system of the *Zanthoxylum* species with biseriata perianth is discussed.

Einleitung

Über die Früchte und Samen der mehr als 200 pantropisch verbreiteten *Zanthoxylum*-Arten mit biserialtem und uniserialtem Perianth (*Zanthoxylum* s.l.) wissen wir bis heute sehr wenig. Bei näherer Betrachtung sind sie weit weniger merkmalsarm als es die Beschreibungen in den verschiedensten Floren vermuten lassen. Die einzige taxonomische Arbeit, die zu weiteren Untersuchungen geradezu auffordert, erschien vor 100 Jahren: “Nicht ohne Interesse und wohl auch systematisch verwertbar ist die verschiedene Befestigungsweise der Ovula und Samen bei den einzelnen Arten ... Das Aufspringen der Früchtchen sowie das Hervortreten der Samen, welche zwischen den Coccenhälften oder oberhalb derselben schwebend vermöge ihrer schwarzen glänzenden Färbung Vögeln auffällig sein müssen, ist viel mannichtiger, als man von vornherein annehmen möchte” schrieb Urban damals (1896: 558).

Auf Kuba, der größten der Antillen-Inseln, sind auf Grund der bewegten geologischen Geschichte, des wahrscheinlich hohen Alters der Inselkerne, der Diversität der edaphischen

*Dieser Artikel ist Ignatius Urban gewidmet, dessen Abhandlung über die antillanischen Rutaceen vor genau 100 Jahren veröffentlicht wurde.

Tab. 1. Klassifikation und Verbreitung der Gattung *Zanthoxylum* L. s.l. (Klassifikation nach Engler 1931). – I: Geschätzte Artenzahl (nach Fisch & Waterman 1973 sowie eigenen Schätzungen), a: Anzahl der in Kuba vorkommenden Arten, b: Anzahl der in dieser Arbeit karpologisch untersuchten Arten; Klammerwerte: Anzahl der Endemiten, ?: Anzahl unsicher; in Kuba vorkommende Sippen in Fettdruck.

Taxon	I	Kuba		Amerika	Asien	“Austral- asien”	Afrika
		a	b				
<i>Zanthoxylum</i> L. [= Sippen mit uniseriatem Perianth]	15	—	—	1–2	?	?	—
<i>Fagara</i> L. [= Sippen mit biseriater Periant]							
sect. <i>Macqueria</i> Triana & Planch.							
subsect. <i>Perijea</i> Tul.	1	—	—	1	—	—	—
subsect. <i>Pterota</i> P. Browne	20	11(8)	9(7)	20	—	—	—
subsect. <i>Paniculatae</i> Engl.							
* <i>Neogaeae</i> Engl.	90	9(6)	8(5)	90	—	—	—
** <i>Gerontogaeae</i> Engl.	90	—	—	—	?	?	60
sect. <i>Mayu</i> Engl.	2	—	—	2	—	—	—
sect. <i>Tobinia</i> Desv.	25	7(3)	6(2)	25	—	—	—
sect. <i>Blackburnia</i> Forst.	20	—	—	—	—	20	—

Bedingungen und der z. T. sehr begrenzten geographischen und topographischen Sippenverbreitung Arten aus verschiedenen Verwandtschaftsbereichen in vergleichsweise hoher Anzahl zu beobachten (Tab. 1).

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden im Zusammenhang mit der Bearbeitung der kubanischen und antil-lanischen Rutaceen für die neue Flora von Kuba und im wesentlichen an Herbarmaterial durch-geführt. Einige Beobachtungen, die am Wildstandort gemacht werden konnten, ergänzen die Resultate. Den Direktoren der folgenden Einrichtungen danke ich für die leihweise Überlassung des Herbarmaterials: A, B, GH, GH, GOET, HAC, HAJB, JE, K, NY, P, S, US, W. Auf Wunsch kann eine detaillierte Fundortliste der zitierten Herbarbege zur Verfügung gestellt werden. Fo-tos: Abb. 7.23 Arboretum der HUB; Abb. 5.1–18 und 7.1–22 Fotomakroskop; Abb. 5.19–22 REM-Aufnahmen.

Ergebnisse

1. Früchte

Die kubanischen Taxa von *Zanthoxylum* besitzen entweder oligokarpide Sammelfrüchte, die aus 2–5 Karpidien (Früchtchen, “Teilfrüchte”) zusammengesetzt sind oder – bei Singularität des Karpidiums – Einblattfrüchte (vgl. Tab. 2). Die chorikarpen, subsessilen bis deutlich stipitaten Karpidien sind über einen Gynophor miteinander verbunden (Abb. 1, 5.1 [bikarpellate Frucht], 5.5 [trikarpellate Frucht], 5.8–9 [monokarpellate Frucht lateral und ventral]). Lediglich bei *Z. martinicense* sind die fünf Karpidien basal-lateral in unterschiedlichem Maße verwachsen (Abb. 1f, 7.1–2).

Reifen nicht alle Karpelle heran, so persistieren die abortierten Karpelle in der Regel (vgl. Hartley 1981, Beurton 1994; siehe “b” in Abb. 7.2+23). Auch die winzigen Sepalen überdauern gewöhnlich (Abb. 1a-d).

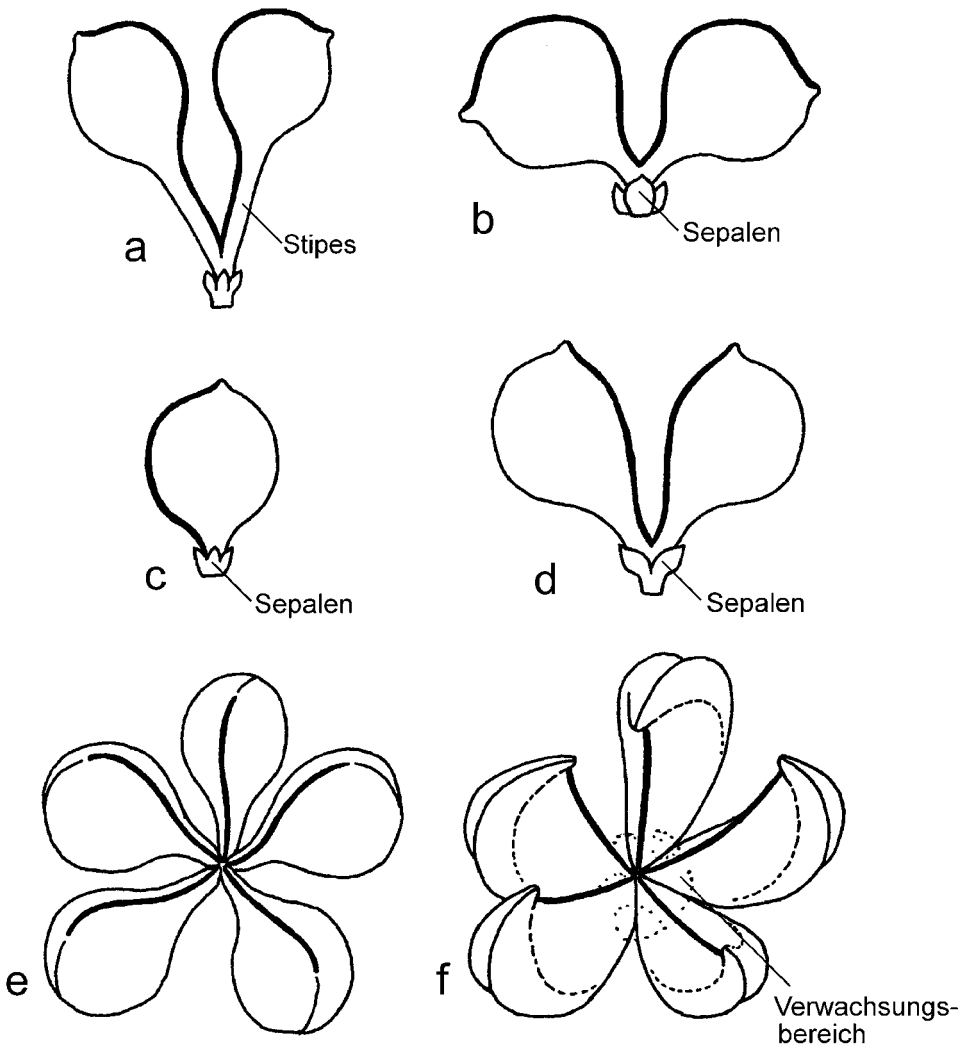


Abb. 1. Fruchttypen und Karpidienformen bei *Zanthoxylum* (schematisiert) – a-b,d: Frucht bikarpid; c: Einblattrüchchen; e-f: Frucht pentakarpid. – Karpidienform: a-b,c: globos-subglobos; d-e: obovoid-pyriform; f: angulat-semiglobos (*Z. martinicense*). – Langgestielte Karpidien in a (*Z. fagara*) und e (*Z. elephantiasis*). Bauchnaht dick schwarz ausgezogen.

2. Karpidien

Drei Hauptformen fallen auf: globos-subgloböse Karpidien, obovoide bis globos-subglobos-pyriforme Karpidien und angulat-semigloböse Karpidien (Abb. 1–2). Die Form der letzteren erinnert an die unteren, auf den Kopf gestellten Fruchtsegmente einer Navelorange (nur *Z. martinicense*!) “vom convexen Rücken her verschmälern sie sich nach der Bauchseite allmählich” (Urban 1896: 558; vgl. Abb. 1f).

Ohne Stiel messen die Früchtchen etwa 3–8 mm in ihrer größten Ausdehnung; bei *Z. cubense* wurden zwei Typen unterschiedlicher Größe gefunden (Tab. 2). Bauch- und Rückenre-

Tab. 2. Fruchtmerkmale kubanischer *Zanthoxylum*-Arten. – ¹wenig bis sehr wenig Material vorhanden, ²rudimentär in männlichen Blüten, ?: nicht bekannt, Fettdruck: häufigste Werte, Klammerwerte: sehr selten vorkommend.

Taxon	Karpidiengröße (Angaben in mm)				Karpidien pro Frucht	Karpelle pro Gynoecium
	Durchmesser (ohne Stipes)	Länge	Breite/ Dicke	Stipeslänge		
<i>Z. acuminatum</i>	–	4.0–5.0	4.0	bis 0.5	1	1
<i>Z. arnoldii</i>	4.0	–	–	bis 0.5	2 ¹	2 ²
<i>Z. coriaceum</i>	4.0–4.3	–	–	bis 0.5	1,2,3	3(4)
<i>Z. cubense</i> (Typ A)	3.0–4.0	–	–	bis 0.5	1	1
<i>Z. cubense</i> (Typ B)	–	(4.5)5.0(5.5)	4.0	bis 0.5	1	1
<i>Z. dictyophyllum</i>	3.0–3.5(4.0)	–	–	1.0–2.0	2	?
<i>Z. dumosum</i>	(2.3)2.5–3.0(3.2)	–	–	0.5	2	2 ²
<i>Z. duplicipunctatum</i>	5.0	–	–	1.0	1 ¹	2
<i>Z. elephantiasis</i>	–	5.5–7.0(8.0)	5.0–7.0	3.0–7.0	(1)2,4,5	5
<i>Z. fagara</i>	2.5–3.5(4.0)	–	–	3.0–4.5	(1)2	2
<i>Z. flavum</i>	–	3.5–4.5	3.5–4.0	1.0–2.0	1,2	2
<i>Z. ignoratum</i>	4.0–5.0	–	–	bis 0.5	2	2
<i>Z. insulare</i>	4.0–6.0(7.0)	–	–	bis 2.0	1(2)	1(2)
<i>Z. martinicense</i>	–	4.0–4.5(5.0)	4.0–5.0	sessil	4,5	5
<i>Z. nannophyllum</i>	–	4.0	4.5	1.0–2.0	1 ¹	?
<i>Z. organosium</i>	5.0	–	–	1.0	1 ¹	?
<i>Z. phyllopterum</i>	–	3.0–3.5	2.0–2.5	bis 0.5	(1)2	2
<i>Z. pimpinelloides</i>	–	4.0–5.0	4.0	0.5	1,2,3	3
<i>Z. pistaciifolium</i>	–	3.5(4.0)	3.5	1.0	2	2
<i>Z. pseudodumosum</i>	(3.0)3.5–4.0	–	–	bis 0.5	(1)2	2(3)
<i>Z. rolandii</i>	–	(5.0)5.5(6.0)	4.0–5.0	0.5	(1)2	2
<i>Z. shaferi</i>	4.5–5.5(6.0)	–	–	0.5	1	1
<i>Z. spinifex</i>	2.0–3.5	–	–	1.0	(1)2	2
<i>Z. taediosum</i>	3.0–3.5	–	–	bis 0.5	1	1

gion sind etwa von identischer Dimension (Abb. 1c, 2b, 5.5–9,13–18) oder der ventrale Anteil am Längenumfang liegt deutlich über 50% (Abb. 1a-b, 2a, 5.1–4 [Karpidium in 5.2 in ventraler, in 5.3 in lateral/ventraler und in 5.4 in dorsaler Position]) oder unter 50% (Abb. 1d-f, 2c-d, 4c,e-h und 7.6 [Karpidium in Seitenansicht, Bauchnaht links]). Die Griffelbasis markiert als deutlich ausgeprägtes oder nur angedeutetes Spitzchen den apikalen Abschluß der ventralen Zone (Apex in Abb. 2); sie wird bei der Fruchttöfnung halbiert (“a” in Abb. 5.4, 7.20–21). Bei *Z. martinicense* sind seitlich oberhalb der unauffälligen Griffelbasis die beiden dorsalen, ehemals (während der Anthese) mächtigen Kapuzenrücken erhalten (Abb. 2d, “a” in 7.3).

Die Karpidienwand besteht aus ± stark verholztem Exokarp und dem pergamentartigen, bis knorpeligen, bisweilen kurz behaarten Endokarp. Die subepidermalen Schichten des Exokarps enthalten Ölbehälter unterschiedlicher Größe und Menge, deren Inhalt über Jahrzehnte konserviert wird; so verströmen noch mehr als 100 Jahre alte Früchtchen beim Verletzen der Ölbehälter einen fruchtig-würzigen Duft (zitronenähnlich, häufig noch wie mit einem Schuß Pfeffer versetzt). Die (schizolysigenen?) Ölbehälter sind bei einigen Arten so groß, daß sie die Epidermis warzenartig vorwölben; bei anderen Arten sitzen sie unter oberflächlichen Einbuchtungen. Früchtchen mit einem besonders großen dorsalen Ölbehälter wurden bei den kubanischen Arten nicht beobachtet. Dieses von Ramp (1988) als gattungstypisch gedeutete, und als abgeleitet gewertete Merkmal besitzen viele *Zanthoxylum*-Arten nicht. Die Karpidienoberfläche ist ± runz-

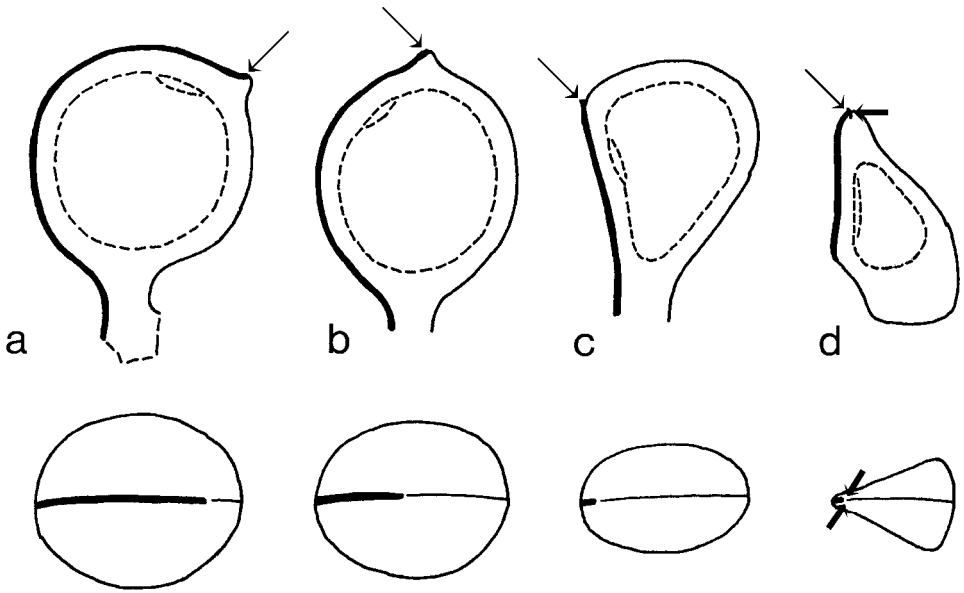


Abb. 2. Karpidien bei *Zanthoxylum* (schematisiert; Bauchnaht (BN) dick schwarz ausgezogen). – Form: a-b: globos-subglobos, c: obovoid-pyriform, d: angulat-semiglobos. – BN-Länge: a: BN > 50% des Längenumfangs, b: BN etwa 50% des Längenumfangs, c-d: BN < 50% des Längenumfangs. – Obere Reihe: Seitenansicht, untere Reihe: Aufsicht. Die gestrichelte Linie deutet die ungefähre Lage des Samens im Früchtchen an. → Apex (Griffelbasis), ↗ dorsale Kapuzen.

lig und weist an ihren Flanken im oberen Bereich häufig mehrere in parallelen Bögen verlaufende Querrippen auf; irregulär vernetzte Rippen sind seltener (Abb. 4, 5, 7).

Die subapikal inserierten Samenanlagen hängen mit ventraler Raphe und griffelwärts gerichteter Mikropyle an der Plazenta (= epitrop sensu Wettstein 1935: 558). Sie werden stets zu zweit nebeneinander (kollateral) angelegt; gewöhnlich reift nur eine heran. Im reifen Karpidium ist die abortierte zweite Samenanlage gut zu beobachten (Abb. 4h, “a” in Abb. 5.13 und 7.14+18). Die kollabierte, 0,6–2,0 mm lange Plazenta verbleibt gewöhnlich am reifen Samen und verdeckt den Nabel (Abb. 4g, 5.19–20, 6d und “a” in 7.9), häufig zusammen mit der abortierten Samenanlage (“a” in Abb. 5.7, 10, 16). Eine Ausnahme, die bei der Besprechung des *Martinicense*-Dehiszenztyps erläutert wird, macht wiederum *Z. martinicense*. Ein Funikulararillus, der bei einigen *Zanthoxylum*-Arten vorkommen soll (vgl. Corner 1976: 231), wurde nicht beobachtet.

3. Samen

Die Samen aller kubanischen *Zanthoxylum*-Arten sind nur wenige Millimeter groß, tief schwarzbraun und glänzend; mitunter sind sie spärlich kurzhaarig. Einige Arten besitzen globos-subgloböse Samen (Abb. 3a), andere charakteristische globos-subgloböse, seitlich etwas zusammengedrückte Samen mit deutlich ausgeprägter carinater Basis (Abb. 3b). *Z. martinicense* zeichnet sich durch seitlich zusammengedrückte semigloböse Samen mit langem schlitzförmigen Hilum aus (Abb. 3c, 5.21). Bei allen anderen kubanischen Arten ist das Hilum relativ klein (Abb. 3a-b), dreieckig, schief-dreieckig oder D-förmig, seltener rundlich oder ellipsoid, wobei die Dreieckspitze zur Mikropyle weist. Mitunter ist das Hilum grubchenartig eingesenkt. An der Hilumbasis beginnt die Raphe, die bei einigen Sippen charakteristisch keilförmig aussieht (Abb. 3b, 5.22,

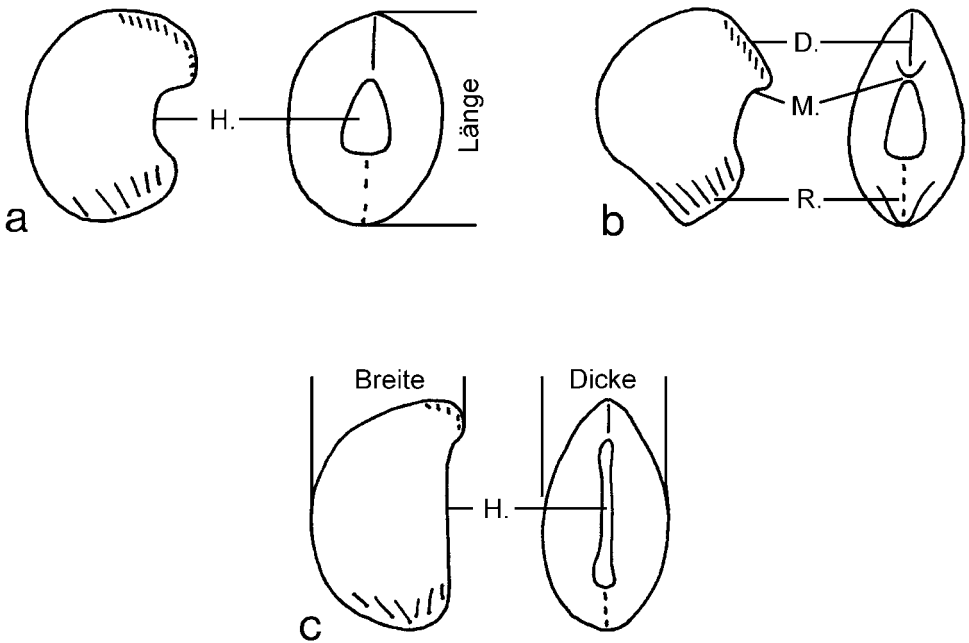


Abb. 3. Samenformen bei *Zanthoxylum* (schematisiert) – a: globos-subglobos; b: globos-subglobos und seitlich zusammengedrückt, basal carinat; c: semiglobos und seitlich zusammengedrückt. – H.: Hilum, D.: apikaler Rückenbereich, M.: Mikropyle, R.: Raphe. Seitenansicht jeweils links, Bauchansicht jeweils rechts.

7.10–13). Oberhalb der Mikropyle ist eine hakenförmige Vorwölbung ausgebildet. Darüber ist der apikale Teil des Rückens deutlich durch eine kammförmige Struktur erkennbar (Abb. 3, 7.7–8 [Follikel und Samen vom Rücken her betrachtet]). Der Samenumriß hängt vom Blickwinkel des Betrachters ab. Dorsal und ventral zeigen die Samen eine rundliche, fast rundliche oder elliptische Gestalt; seitlich betrachtet jedoch rundliche oder fast rundliche, obovat-cuneate oder bei *Z. martinicense* halbroundliche Umrisse (Abb. 3). Auch die Samengröße variiert beträchtlich zwischen den Arten. Die Differenz kann in der größten Ausdehnung über 6.0 mm betragen (Tab. 3, Abb. 5.19–22). Auffällige Größenvariabilität innerhalb einer Art ist selten. Sie wurde nur bei *Z. cubense* (Typ A + B) beobachtet. Die kleinsten Samen mit einem mittleren Durchmesser um 2.0 mm besitzen *Z. dumosum* (Abb. 5.20), *Z. spinifex* und *Z. taediosum*. Der größte Samen wurde bei einigen kubanischen *Z. elephantiasis*-Sippen gemessen (Abb. 7.10,11,13).

4. Fruchtdehiscenz und Samenpräsentation

Die modifizierten Balgfrüchtchen der kubanischen *Zanthoxylum*-Arten dehiscieren “hülsenartig” ventrizid und dorsizid von der Apikalregion abwärts unter $\pm$ starker Mitwirkung des Endokarps. Der von Spichiger & Ortega (1987) verwendete Begriff “Merikarp” für die *Zanthoxyum*-Karpidien ist wenig glücklich gewählt, da weder Frucht noch Früchtchen zerbrechen (Merikarp: Bruchfrucht sensu Beck 1913 zitiert nach Spjut 1994). Das Austrocknen der Früchtchen führt zu Spannungen und zum Zerreißen des Endokarps und zum Ablösen vom Exokarp(parenchym). Wie Brückner (1990) an *Z. simulans* zeigen konnte, ist die Zellorientierung des Endokarps im Verhältnis zu anderen Rutaceen-Gattungen relativ ungeordnet. Daher kommt es bei *Zanthoxylum*

Tab. 3. Samenmerkmale kubanischer *Zanthoxylum*-Arten – ¹wenn globos, ²Abstand zwischen Bauch und Rücken (Seitenansicht), ³Abstand zwischen den Flanken (Ventral- bzw. Dorsalansicht), ? unbekannt, Größenangaben in mm.

Taxon	Durchmesser ¹	Seitenansicht		Dicke ³	Hilumlänge
		Länge	Breite ²		
<i>Z. acuminatum</i>	3.0–3.7	–	–	–	–
<i>Z. arnoldii</i>	?	?	?	?	?
<i>Z. coriaceum</i>	2.8–3.3	–	–	–	1.0
<i>Z. cubense</i> (Typ A)	2.0–2.5	–	–	–	1.0
<i>Z. cubense</i> (Typ B)	–	3.0–3.8	2.6–3.6	2.8–3.2	1.0
<i>Z. dictyophyllum</i>	–	3.0	3.0	2.2	1.0
<i>Z. dumosum</i>	1.7–2.3	–	–	–	1.0
<i>Z. duplicipunctatum</i>	?	?	?	?	?
<i>Z. elephantiasis</i>	–	5.2–7.0(8.0)	5.2–6.5(7.0)	3.5–3.7(4.0)	2.0
<i>Z. fagara</i>	2.2–2.8	–	–	–	1.0–1.2
<i>Z. flavum</i>	–	3.8(4.5)	3.0	3.0	1.9
<i>Z. ignoratum</i>	3.0	–	–	–	1.0
<i>Z. insulare</i>	3.5–4.0	–	–	–	(1.0)1.5(1.8)
<i>Z. martinicense</i>	–	3.0–3.5	2.6–3.0	2.2–2.6	2.7–3.0
<i>Z. nannophyllum</i>	–	4.0	3.8	3.0	1.5
<i>Z. organosium</i>	?	?	?	?	?
<i>Z. phyllopterum</i>	2.2–2.7	–	–	–	1.0–1.2
<i>Z. pimpinelloides</i>	–	3.3–4.6	2.8–3.3	2.4–3.3	0.8–1.0
<i>Z. pistaciifolium</i>	–	2.8–3.2	2.3–2.6	2.2–2.3	1.2–1.8
<i>Z. pseudodumosum</i>	2.0–2.5	–	–	–	1.0–1.2
<i>Z. rolandii</i>	?	?	?	?	?
<i>Z. shaferi</i>	3.5–4.0	–	–	–	bis 2.0
<i>Z. spinifex</i>	2.0–2.5	–	–	–	1.0(1.5)
<i>Z. taediosum</i>	1.9–2.5	–	–	–	1.0

zu keiner explosionsartigen Öffnung, wie dies z. B. für *Dictamnus* typisch ist (Hartl 1957, 1958, Ramp 1988, Brückner 1990). Die Samen fallen nicht aus; sie werden vermutlich vor allem ornithochor verbreitet, da sie deutlich exponiert vor allem in den für Vögel bedeutsamen Signal-farben rot-schwarz-gelb/orange angeboten werden (Van der Pijl 1982). Nicht bekannt ist, ob und inwieweit der reichlich ausströmende Duft des ätherischen Öles zur Anlockung von anderen Tieren beiträgt.

Die Früchtchen öffnen sich sehr allmählich, wobei sie entweder (bi)valvat halbiert oder nur partiell (“semivalvat”) geteilt werden (Valve wird hier neutral im Sinne von “Klappe” benutzt; bivalvat bedeutet in diesem Sinne die zweiklappige Spaltung des Einblattfrüchtchens in zwei gleiche Hälften). Das Endokarp löst sich entweder völlig vom Exokarp (“endokarpe Dehiszenz”) oder nur partiell-ventral und liegt ansonsten den Exokarp-Klappen weiterhin eng an (“perikarpe Dehiszenz”). Zunächst klemmt der Samen einige Zeit (Tage!) zwischen den partiell geöffneten Früchtchen. Schließlich wird er aus der Frucht herausgedreht und -gedrückt bis er scheinbar über der Frucht schwebt. Die frischen reifen Früchtchen sind von glänzend grüner, roter oder brauner Farbe und hell oder dunkel punktiert (Öldrüsen!). Diese Farben sowie das tiefe Dunkel der glänzenden Samen bilden allein schon auffällige Farbkontraste. Zumindest bei einem Teil der kubanischen Taxa wird diese Kontrastwirkung durch das Vorzeigen des gelben oder gelb-orangen Endokarps noch verstärkt.

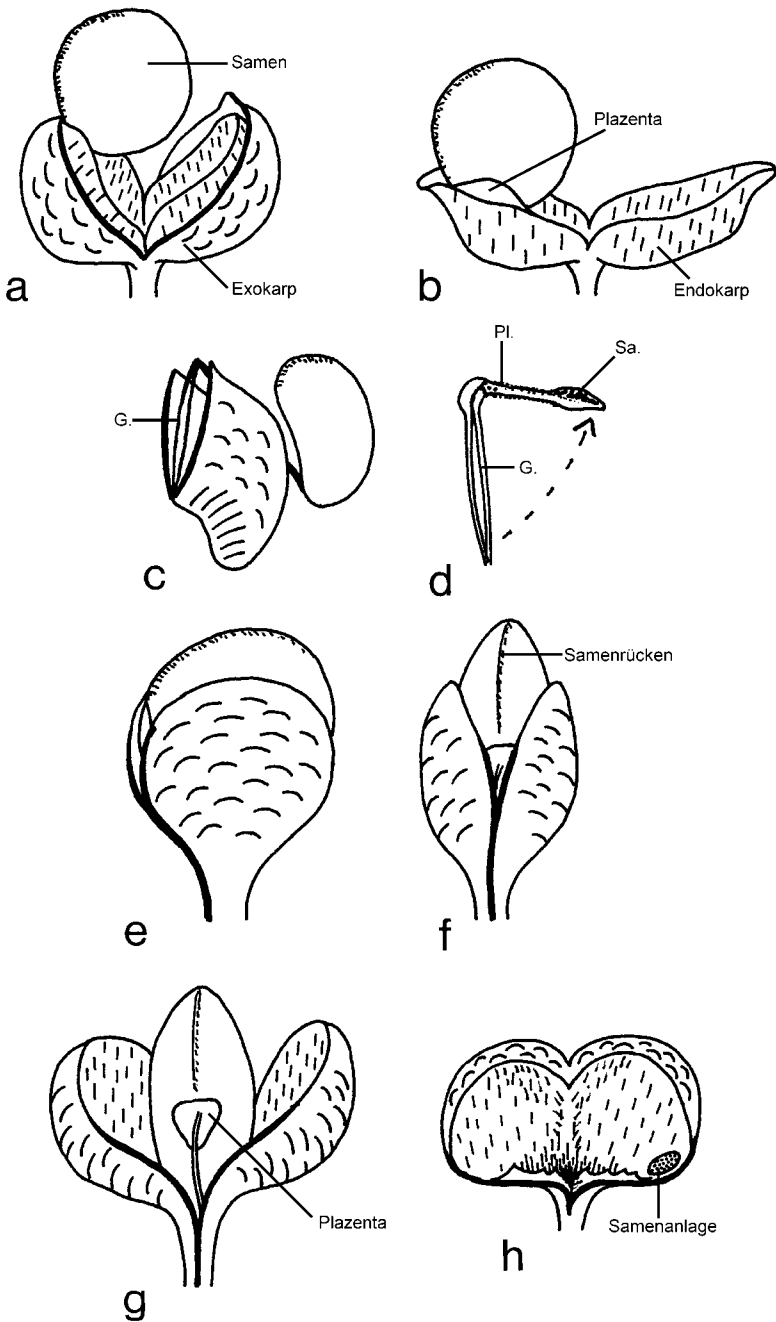


Abb. 4. Dehiszenztypen bei *Zanthoxylum* (schematisiert) – a: Pterota-Typ; b: Tobinia-Typ; c-d: Martinicense-Typ; d: Gefäßbündel mit Sklerenchymfasern (G.), Plazenta (Pl.) mit abortierter Samenanlage (Sa.); e-g: Elephantiasis-Typ (e-f: semivalvate und e: bivalvate Dehiszenz); h: Flavum-Typ. – Ventrale Kanten dick schwarz ausgezogen.

5. Beschreibung der Dehizensmuster

5.1. Endokarpe bivalvate Dehizensz

Pterota-Typ (Abb. 4a): Exokarp und Endokarp werden in der Mediane halbiert; bei gestielten Karpidien reicht der Spalt ventral zuletzt bis in den apikalen Stielbereich. Zunächst wird nur ein Teil des Samenrückens sichtbar (Abb. 5.4). Das zweiklappige Endokarp löst sich vom Exokarp und die Rändern rollen sich nach innen. Basal bleiben die Klappen gelenkartig miteinander verzahnt (Abb. 6a-c). Bei diesem Vorgang wird der Samen allmählich nach oben gedrückt, wobei er sich in die Horizontale stellt. Endokarp und Samen spreizen die Exokarphälften auseinander. Der Samen steht schließlich an einer der beiden ventralen Endokarpkanten und schwebt so scheinbar über der Frucht. Später – wenn kein Samen mehr vorhanden ist – fällt das Endokarp ab, oder es bleibt locker zwischen dem Exokarp liegen.

Dieser Dehizensztyp wurde bei allen Arten, die akrostyle Karpelle und vierzähligen Blüten besitzen, beobachtet (Gruppe A in Tab. 4).

Tobinia-Typ (Abb. 4b): Dehizenszverlauf zunächst wie beim Pterota-Typ (Abb. 5.5,10). Das Endokarp bleibt jedoch basal dem Gynophor verbunden (keine gelenkartige Verzahnung!). Schließlich löst sich das Exokarp vom Gynophor und fällt ab und nur das Endokarp bleibt stehen und präsentiert den Samen (Abb. 6e: Das Exokarp ist gelöst, aber noch nicht abgefallen). Dieser Vorgang läuft nicht immer perfekt ab. Häufig fällt nur eine Exokarphälfte ab (Abb. 5.13–14, Samen entfernt), oder die Exokarpvalve ist zwar basal abgetrennt, hängt aber noch subapikal an Endokarp und Samen. Schließlich bleiben nur die Endokarpsklappen am Fruchtstand (Abb. 5.15,17 [ventral], 18 [dorsal]). Plazentaresten sind nicht nur am Samen, sondern auch an den Endokarpvalven vorhanden (“b” in Abb. 5.13–14).

Dieser Dehizensztyp wurde bei allen Arten, die dreizählige Blüten besitzen, beobachtet (Gruppe B in Tab. 4).

5.2. Perikarpe semivalvate bis bivalvate Dehizensz

Martinicense-Typ (Abb. 4c-d): Die Karpidien (Exokarp und Endokarp) spalten sich median von der Spitze an abwärts ventral bis zur Basis und dorsal schließlich mindestens bis zu 2/3 ihrer Länge (fast bivalvat; Abb. 7.1 zeigt das vordere Früchtchen in Rückenansicht). Das Endokarp löst sich ventral-marginal vom Exokarp und rollt sich etwas nach innen. Bei diesem Vorgang wird der Samen zunächst leicht nach oben (zum Rücken hin) gedrückt. Im Unterschied zu allen anderen untersuchten antillanischen Sippen, haftet bei *Z. martinicense* der Samen fast über seine gesamte Länge an der Plazenta. Der starke Gefäßstrang, der die Plazenta versorgt (“b” in Abb. 7.3 im halbierten Früchtchen), löst sich samt der abgelösten Plazenta, die hier sehr lang und mit dem Gefäßstrang gelenkartig verbunden ist (“ä” in Abb. 7.1–2) wie folgt: Gefäßstrang von oben nach unten, Plazenta von oben nach unten vom Samen. Gefäßstrang, Plazenta und ventrale Endokarpränder drücken den Samen von innen solange an den Karpidienrücken, bis er median aufklappt und den Samen passieren läßt. Der Samen hängt schließlich dorsal mit Gefäßbündel und abgelöster Plazenta aus dem Karpidium heraus. Gefäßstrang und Plazenta improvisieren ein Organ im Dienste der Diasporenverbreitung (“improvised organ” sensu Van der Pijl 1982: 36–37). Der abgelöste Gefäßstrang splittet mit zunehmender Austrocknung spitzenwärts in 2 Stränge auf (Abb. 4c-d). Obwohl die Bauchnaht völlig aufgetrennt ist, klappt sie auf Grund der gewöhnlich persistierenden basal-lateralen Verwachsungen der fünf Früchtchen nur relativ wenig auseinander. Farbkontraste bestehen vor allem zwischen Exokarp und Samen. Das gelbe Endokarp leuchtet nur hier und da auf. Da die Art relativ viele Früchte entwickelt, darf insgesamt eine beachtliche Schauwirkung des Frucht- und Samenstandes konstatiert werden.

Elephantiasis-Typ (Abb. 4e-g): Die Früchtchen (Exokarp und Endokarp) platzen in der Mediane vom Spitzchen an abwärts partiell auf und ein Teil des Samenrückens wird sichtbar (Abb.

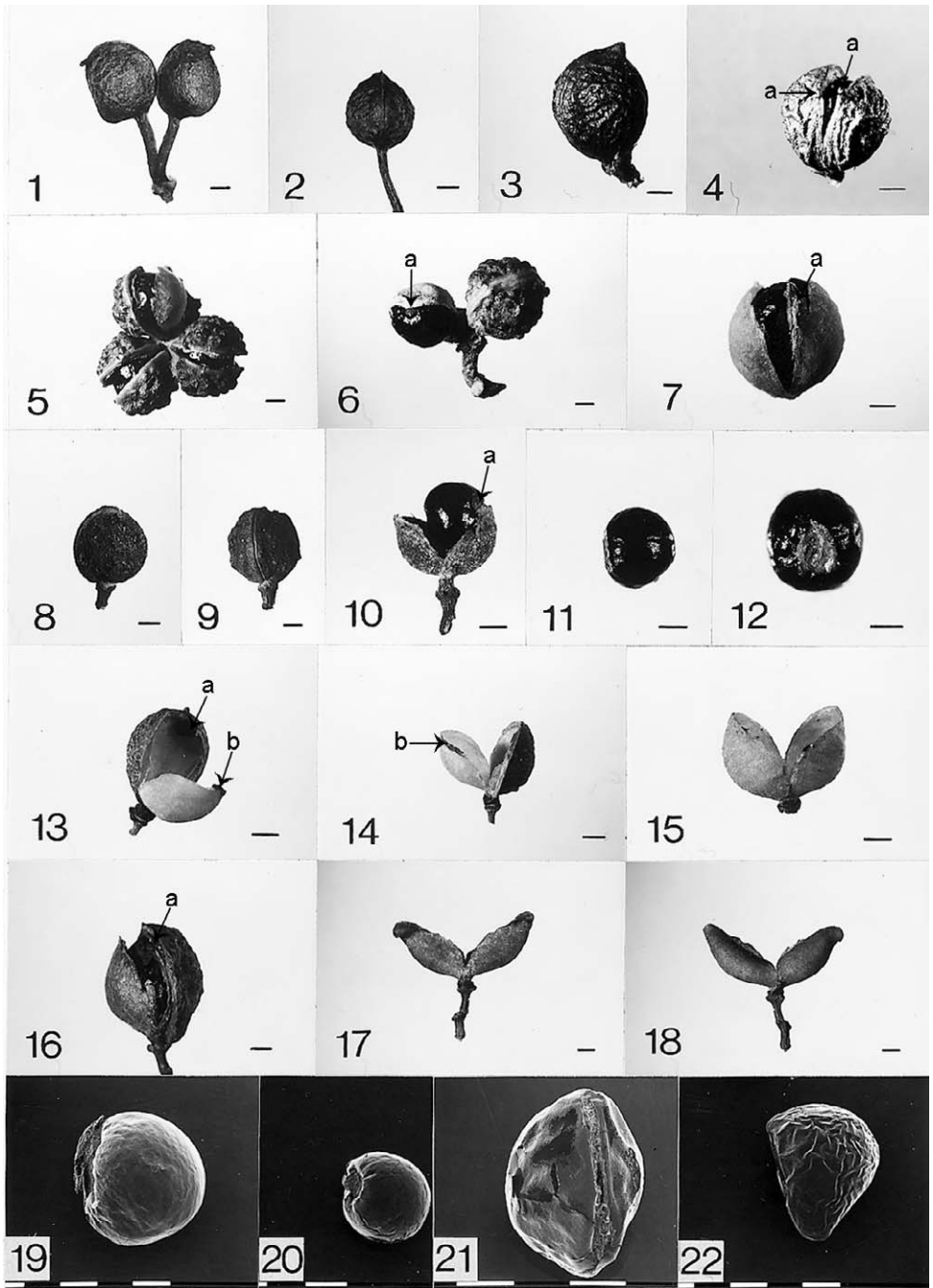


Abb. 5. Früchte, Karpidien und Samen von *Zanthoxylum* – 1–2: *Z. fagara*, 3–4: *Z. pseudodumosum*, 5–7: *Z. coriaceum*, 8–12: *Z. cubense*, 13–15: *Z. taediosum*, 16–18: *Z. shaferi*.– 19–22: Samen (20: *Z. dumosum*, 21: *Z. martinicense*, 22: *Z. pistaciifolium*).– Maßstab = 1 mm; weitere Erläuterungen im Text.

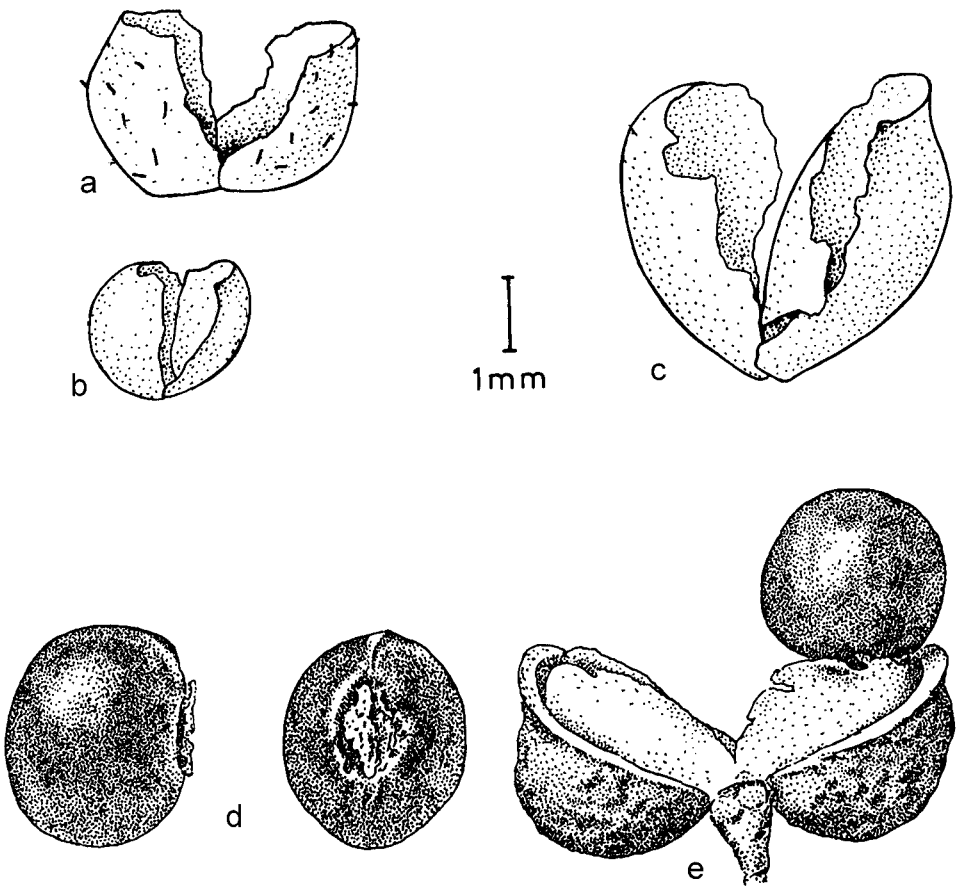


Abb. 6. *Zanthoxylum* – a-c: lose Endokarpvalven beim “Pterota”-Dehiszenztyp (a: *Z. phyllopterum*, b: *Z. dumosum*, c: *Z. ignoratum*); d-e: *Z. shaferi* (d: Samen lateral und ventral, e: “Tobinia”-Dehiszenztyp, Exokarp noch nicht abgefallen).

7.6–7 [Früchtchen in Seiten- bzw. Rückenansicht]). Das Endokarp hebt sich ventral-marginal vom Exokarp ab, wobei sich die Ränder nach innen rollen. Mit weiterer Austrocknung trennt sich der starre breite Gefäßstrangs und trägt an seiner Spitze den Samen samt abgelöster Plazenta (Abb. 7.9, eine Valve entfernt). Der Samen drückt gegen die noch geschlossene Rückenpartien, bis diese aufreißen. Das Früchtchen bleibt ventral in der unteren Hälfte oder im unteren Drittel geschlossen (Abb. 4e-f, 7.6). An der Basis beginnend, splittet das Gefäßbündel bei starker Austrocknung wie bei *Z. martinicense* fast bis zur Spitze in zwei Stränge auf.

In Kuba dehiszieren nur die Früchtchen von *Z. elephantiasis* auf diese Weise, in Mittelamerika und auf anderen Antilleninseln u. a. auch *Z. caribaeum* Lam. und *Z. gentlei* Lundell (beide Arten unterscheiden sich von *Z. elephantiasis* nur durch kleinere Früchte und Samen). Dieser Dehiszenztyp vermittelt zur Dehiszenzweise der südamerikanischen *Z. coco*. Die Einzelfrüchtchen jener Art öffnen sich perikarp-semivalvat; nur (!) der apikale Bereich vom Bauch und Rücken werden hierbei getrennt und das Früchtchen durch Zug vom geschlossenen Rückenteil in die Horizontale gezogen. Das offene Früchtchen sieht von oben wie ein kleines Boot aus, in

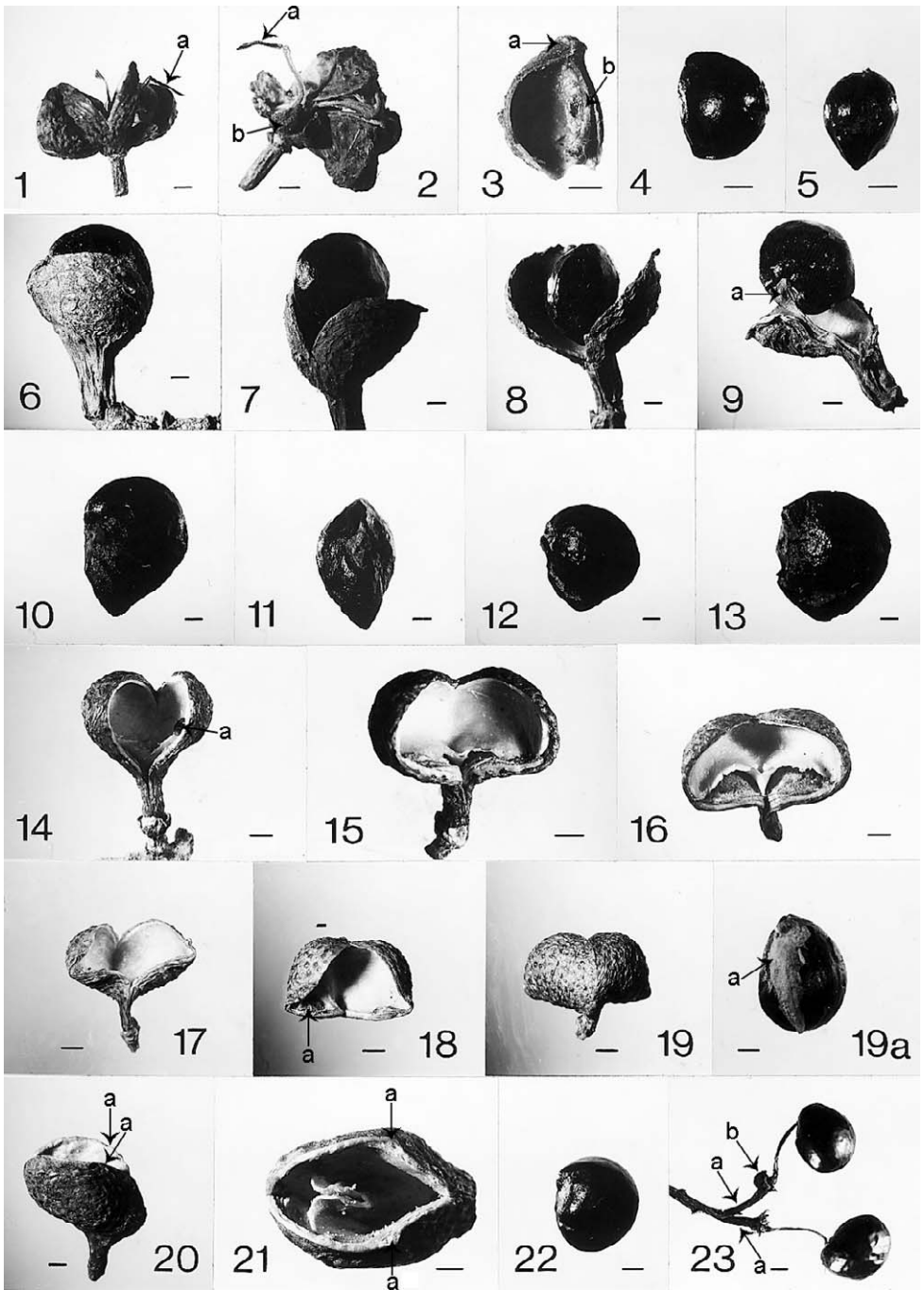


Abb. 7. Früchte, Karpidien und Samen von *Zanthoxylum* – 1–5: *Z. martinicense*, 6–13: *Z. elephantiasis*, 14–16: *Z. flavum*, 17–19: *Z. dictyophyllum*, 19a: *Z. capense*, 20–22: *Z. coco*, 23: *Z. simulans* (Perikarp abgefallen). – Maßstab = 1 mm; weitere Erläuterungen im Text.

Tab. 4. Frucht- und Samenmerkmale der kubanischen Arten. – ¹ Abkürzungen der unter “Specimina visa” aufgeführten kubanischen Arten: O Zuordnung unsicher.
Merkmalsschlüssel: Dehiszenzmodus: I: Endokarpe bivalvate Dehiszenz (1: Pterota-, 2: Tobinia-Typ); II: Perikarpe semivalvate bis bivalvate Dehiszenz (3: Martinicense-, 4: Elephantiasis-, 5: Flavum-Typ). – Karpidien: Form (1: globos-subglobos, 2: globos-subglobos-pyriform, 3: triangulat-semiglobos); Stipeslänge: 1: subsessil (bis 0.5 mm), 2: kurz gestielt (0.6–2.0 mm), 3: lang gestielt (> 3.0 mm); Länge der Bauchnaht: (1: ca. 50 % des Längenumfanges, 2: > als 50 % des Längenumfanges, 3: < als 50 % des Längenumfanges des Karpidiums); Spitzchen: markant, bleibend. – Samenform: 1: globos-subglobos, 2: globos-subglobos + seitlich zusammengedrückt; 3: globos-subglobos, seitlich zusammengedrückt + basal carinat, 4: semiglobos + seitlich zusammengedrückt.

Taxon ¹	Gruppe A									Gruppe B						Gruppe C							
	ar	du	ig	ps	ph	ro	fa	in	sp	co	pim	ac	cu	sh	tae	ma	el	na	dup	di	fl	pi	or
Dehiszenz	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	II	II	II	II	II	II	II	II
Modus: 1	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●								
2										●	●	●	●	●	●								
3																●							
4																	●	○					
5																		○	●	●	●	●	●
Karpidien																							
Form: 1	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●					●			●
2																	●	●	●		●	●	
3																							
Stipes: 1	●	●	●	●	●	●				●	●	●	●	●	●	●							
2								●	●									●	●	●	●	●	●
3							●										●						
Bauchnaht																							
Länge: 1			●							●	●	●	●	●	●								
2	●	●		●	●	●	●	●	●														
3																●	●	●	●	●	●	●	●
Spitzchen:			●	●	●	●	●	●	●	●	●												
Samen	—					—												—					—
Form: 1		●	●	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●								
2																	●						
3																	●	●		●	●	●	
4																●							

dem der Samen liegt (Abb. 7.20–22). Die Karpidien von *Z. coco* und *Z. elephantiasis* unterscheiden sich ansonsten durch Form und Endokarpstärke erheblich voneinander

Die Früchtchen von *Z. elephantiasis* können aber auch bis zur Basis aufreißen (Abb. 4g, 7.8). Diese bivalvate perikarpe Öffnung, bei welcher der Samen samt der abgelösten Plazenta am Gefäßstrang heraushängt, wird in der Literatur stets der gesamten Gattung zugeschrieben (“Teilfrüchte 2klappig, ... Samen ... an der abgelösten Plazenta herunterhängend”, Engler 1931: 217). Für die Farbkontrasten sind bei den *Z. elephantiasis*-Früchten vor allem Exokarp und Samen verantwortlich; das Endokarp tritt weniger in Erscheinung.

5.3. Perikarpe semivalvate Dehiszenz

Flavum-Typ (Abb. 4h): Die Karpidien (Exokarp und Endokarp) spalten sich median von der Spitze nachwärts / ventral hin zur Basis und dorsal etwa in die Hälfte. Das Endokarp hebt sich

ventral-marginal vom Exokarp ab. Die Karpidien öffnen sich schließlich durch Zug vom Rücken her dergestalt, daß die Valven bauchseitig völlig auseinandergezogen werden, während der Rücken (Exo- und Endokarp) fast zur Hälfte geschlossen bleibt. Auf diese Weise wird das Karpidium in die Horizontale gezogen. Der Samen, der mit seinem Kiel tief in der Basis des Karpidiums steckt, wird langsam herausgedreht und steht schließlich vor demselben (Abb. 7.14–18 Bauch- und 7.19 Rückenansicht). Durch das ventral aufgeklappte Früchtchen wird ein starker Farbkontrast zwischen dem dunklen Samen, der hellen Innenwand (Endokarp) und der farbigen Außenwand (Exokarp) erzielt.

Dieses Dehiszenzmuster zeichnet in Kuba sechs Arten aus (Tab. 4, Gruppe C: na-or), die, alle fünfzählige Blüten, obovoide bis globos/subglobos-pyriforme Früchtchen und gekielte Samen besitzen. Allerdings ist auch der Samen von *Z. elephantiasis* p.p. gekielt und das Dehiszenzmuster von *Z. nannophyllum* tendiert möglicherweise in Richtung *Z. elephantiasis* und *Z. coco*. Zur Abklärung dieser Fragen ist mehr fruchtendes Material notwendig.

Diskussion

Frucht- und Samenmorphologie sowie Dehiszenzmodus und Samenpräsentation bilden taxonomisch relevante Merkmalskombinationen (Tab. 4). Darüber hinaus unterscheiden sich die einzelnen Arten durch die Größe der Früchtchen und Samen, deren Oberflächenstruktur, in der Anzahl und dem Verwachsungsgrad der Früchtchen und durch das Vorhandensein oder Fehlen eines Karpellstieles, sowie durch dessen Länge (Tab. 2, 3, 4).

Untereinander einheitliche Merkmalsmuster zeigen die Arten der *Gruppe A* in Tab. 4 (zu Sektion *Macqueria* subsect. *Pterota* sensu Engler, vergl. Tab. 1). Sie unterscheiden sich von Gruppe B vor allem durch einen anderen Dehiszenztyp und von der Gruppe C in nahezu allen untersuchten Merkmalen. Die Arten dieser Gruppe besitzen, wie ein Teil der Gruppe B, akrostyle Karpelle, aber vierzählige Blüten. Nach Engler gehören die Sippen von Gruppe A und C in eine gemeinsame Sektion (Tab. 1). Neuerdings wird die “Pterota-Gruppe” auf Grund inhaltsstofflicher Merkmale an die Basis der gesamten Gattung gestellt (Fish & Waterman 1973, Waterman 1974). Aus diesem Grunde wird das akrostyle Karpell in der Gattung *Zanthoxylum* als ursprünglich angesehen (Beurton 1994). Möglicherweise verkörpert der Pterota-Dehiszenzmodus der Früchtchen gleichfalls einen relativ ursprünglichen Zustand innerhalb der Gattung. Da sich hierbei das Endokarp völlig vom Exokarp löst, könnte man sich theoretisch eine Entwicklung zum Explosionsmechanismus verwandter Gattungen vorstellen. Der *Tobinia*-Dehiszenzmodus erscheint spezialisierter und eher einen Entwicklungsendpunkt darzustellen.

Alle Arten der *Gruppe B* in Tab. 4 besitzen globos-subglobose Samen und ebensolche Früchtchen, deren Bauch- und Rückenanteile etwa gleich groß sind und sich nach dem *Tobinia*-Typ öffnen. Sie zeichnen sich entweder durch den Besitz von drei akrostylen Karpellen (Tab. 4, Gruppe B: co-pim) oder einem anakrostylen Karpell mit langem rückwärtsgerichteten Griffel aus (Tab. 4, Gruppe B: ac-tae; vgl. Beurton 1994). Alle besitzen dreizählige Blüten und gehören nach Engler in die Sektion *Tobinia*. In den Frucht- und Samenmerkmalen sind sie einheitlicher als im Bau ihres Gynoeceums.

Die Arten der *Gruppe C* in Tab. 4 zeichnet als gemeinsamer Merkmalskomplex ein sich nur partiell ablösendes Endokarp, Früchtchen, deren Bauchnaht deutlich weniger als 50% des Samenumfangs ausmachen, sowie lateral zusammengedrückte Samen aus. Ansonsten ist es eine heterogenen Gruppe von Arten mit 1–5 anakrostylen oder basistylen Karpellen und fünfzähligen Blüten (zu “Sektion *Macqueria* subsect. *Paniculatae* **Neogaeeae*” sensu Engler, siehe Tab. 1). Solche Arten machen wahrscheinlich die Masse der amerikanischen *Zanthoxylum*-Taxa aus. Sie sind bisher nur unzureichend bekannt. In ihren generativen Merkmalen besonders isoliert, ist in Kuba *Z. martinicense*, deren Fruchtaufbau sich aus der Morphologie des pseudocoenokarpen Gynoeceum ableiten läßt. Es ist auch die einzige kubanische Art mit dichtem einzelhaarigem Indument. Die Gruppe der sternhaarigen kubanischen Sippen ist sowohl im Bau des Gynoeceums als auch in der Morphologie von Frucht- und Samen und im Dehiszenztyp einheit-

lich (Tab. 4, Gruppe C: dup-or). Ob sie wirklich eine natürliche Gruppierung darstellen, kann erst die Prüfung aller neuweltlichen Arten klären.

Bestimmte Dehizenszmechanismen haben sich innerhalb der Gattung *Zanthoxylum* s.l. offenbar mehrfach entwickelt. So gibt es auch in Asien Sippen, deren Samen wie bei der "Pterota-Gruppe" subapikal an einer Valve exponiert werden, ohne daß das Endokarp halbiert und abgelöst wird (*Z. schiniifolium*, Beobachtung an kultiviertem Material im Bot. Gart. Wien). Es gibt weitere Anpassungserscheinungen an die ornithochore Verbreitung. So sind bei einigen asiatischen Sippen nicht nur die Früchtchen, sondern auch die Fruchtsstiele rot gefärbt ("a" in Abb. 7.23). Bei der südafrikanischen *Z. capense* ist der Samen samt abgelöster Plazenta an einem abgerissenen Endokarpstreifen exponiert ("a" in Abb. 7.19a). Möglicherweise gibt es parallele Entwicklungsmuster von Frucht- und Samenmerkmalen bei den sich inhaltstofflich sehr nahe stehenden Rutaceen-Gattungen *Tetradium* und *Zanthoxylum* (Waterman 1990), denn auch bei einigen *Tetradium*-Arten werden die Samen an einem Endokarpstreifen exponiert (Hartley 1981).

In evolutionärer Hinsicht ist auch die Samenform interessant. Die globosen Samen wirken sehr viel "moderner" als die gekielten, sind es aber offenbar nicht, denn sowohl globose Samen als auch semiglobose Samen sind schon aus dem Eozän bekannt (als *Rutaspermum*-Arten beschrieben). Gekielte Samen treten erst ab dem mittleren Miozän auf (Gregor 1977: Abb. 3).

Schlußfolgerungen

Die beobachtete unterschiedliche Frucht- und Samenmorphologie sowie die verschiedenen Dehizenszmodi sprechen ebenso wie die unterschiedliche Karpellmorphologie für die Annahme, daß es sich bei den heutigen amerikanischen *Zanthoxylum*-Sippen mit drei-, vier- und fünfzähligen Blüten um sehr alte Gruppen handelt. Die Untersuchungsergebnisse bestätigen nur teilweise die vorgeschlagene Klassifikation der Sippen mit biserialtem Perianth (vergl. Tab. 1 und 4). Die Ergebnisse sprechen für die auf Grund inhaltstofflicher Differenzen notwendigerweise geforderte Eigenständigkeit der "Pterota-Gruppe" (hier: Gruppe A), was gynoeceums-morphologische Befunde untermauern, und sie bestätigen die Eigenständigkeit der "Tobinia-Gruppe" (hier: Gruppe B). Konstatiert werden können außerdem einige Gemeinsamkeiten zwischen der "Tobinia-" und der "Pterota-Gruppe". Die Ergebnisse betonen die isolierte Stellung, die *Z. martinicense* innerhalb der fünfzähligen kubanischen Sippen einnimmt und sie erweitern die Merkmalspalette, in denen die Arten, die Sternhaare besitzen, übereinstimmen.

Die Sippen mit anakrostylen Gynoeceen und fünfzähligen Blüten (Gruppe C) besitzen andere Mechanismen der Fruchtdehizensz und Samenpräsentation als jene mit dreizähligen Blüten (Gruppe B: ac-tae). Folgen wir der Annahme der Ursprünglichkeit akrostyler Karpelle in der Gattung *Zanthoxylum* s.l., so sprechen die unterschiedlichen Frucht- und Samenmerkmale bei gleichem (hier anakrostylem) Karpelltyp für eine mehrfach parallele Entwicklung vom akrostylen zum anakrostylen Karpell, wobei auch die Entwicklung vom mehrkarpellaten zum monokarpellaten Gynoeceum mehrfach parallel erfolgt sein muß.

Specimina visa

Es wurde nur fruchtendes Material aufgelistet. Die den Autorennamen folgenden Kleinbuchstaben in Klammern entsprechen den Abkürzungen der Artnamen in Tab. 4; * = Abbildungen im Text basieren auf diesem Material.

Z. acuminatum Sw. (ac) – Jamaica: Harris 5315, 6550 (NY).

Z. arnoldii Beurton (ar) – Ostkuba: PFC 35847A (B).

Z. capense (Thunb.) Harv. – Südafrika: Puff 780430 1/37 (W); Hildyard 17 (W*).

Z. caribaeum Lam. – Stearn & Wasshausen 2417 (B). Hispaniola: Augusto (Bro.) 1593 – (NY) Guadeloupe: Proctor 19872 (US).

Z. coco Gillies ex Hook. & Arn. – Argentinien: K. Fiebig 2858 (W*).

Z. coriaceum A. Rich. (co) – Kuba: Sauvalle 314 (4 Bögen, Wright [1860–1864]) Wright 2181

- (NY); Westkuba: *Acuña & Alain* 17265 (HAC, NY); Valenzuela (P [Holotypus]); Zentralkuba: *Howard* 6529 (US). Bahamas: *Brace* 5006 (NY); *Britton & Millspaugh* 2141 (NY); *Correll* 43844, 44067, 44137, 46027, 47483 (NY); *Correll & Correll* 43614 (NY*); *Correll & Popenoe* 42554 (NY); *Correll & Proctor* 48799 (NY); *Degener* 18913 (NY); *Hill* 3350 (NY); *Howard & Howard* 10133 (NY, S); *Nash & Taylor* 895, 1297, 1451 (NY); *Northrop & Northrop* 372 (NY); *Proctor* 9090 (HAC); *Steven & Hill* 2428 (NY); *Wilson* 7231, 7335, 7537, 7717, 7740, 7843, 8348 (NY).
- Z. cubense** P. Wilson (cu) – Westkuba: *Ekman* 10484, 18673 (NY, S); *PFC* 12725 (JE); Zentralkuba: *Jack* 8084 (NY); *Acuña* 439 (NY); Ostkuba: *Acuña* 24507; *PFC* 39164 (HAJB); *Clemente & Alain* 3985 (GH); *Ekman* 2268, 2729 (S); *PFC* 3364, *PFC* 5080, *PFC* 11494, *PFC* 11819, *PFC* 20248 (JE); *PFC* 45056, *PFC* 49351, *PFC* 49457 (B*); *PFC* 56092 (B*, JE).
- Z. dictyophyllum** (Urb.) Alain (di) – Westkuba: *Ekman* 16682 (S [Holotypus], A [Isotypus])
- Z. dumosum** A. Rich. (du) – Westkuba: *Acuña* 18480 (HAC*); *Alain* 1707 (GH, HAC); *PFC* 4573, *PFC* 32634, *PFC* 46057 (HAJB*); *Wright* 1605 (HAC).
- Z. duplicipunctatum** Wright (dup) – Westkuba: *Wright* 2183 (GOET [Holotypus])
- Z. elephantiasis** Macf. (el) – Kuba: *Acuña & Alain* 17246 (GH, HAC, NY); *Leon* 6288 (HAC, NY); *Britton & Wilson* 126 (NY); *Britton, Wilson & Leon* 15322 (GH, NY, S, US); *PFC* 32816 (JE, HAJB); *Ekman* 7922 (NY, S); *Howard* 6228 (GH, NY, US); *Jack* 4832 (A, NY, US); *Jack* 5218, 6658 (A, HAC, NY); *PFC* 33255 (HAJB); *PFC* 3395A (JE), 3395 (HAJB, *PFC*); *Herb. La Salle* 2330 (GH*); *Shafer* 2863 (NY); *Wright* 244 (1131 [1.–7.1859]) (GH); *Wright* 1861 (GOET). Jamaica: 22.02.1905, coll. ignot., s.n. (NY*).
- Z. fagara** (L.) Sargent (fa) – Kuba: *Alain* 4167 (HAJB); *Britton & al.* 6912 (NY); *Ekman* 7479 (S); *van Herrmann* 115 (HAJB); *Howard* 5823 (NY); *Leon* 549, 16430 (NY); *PFC* 8036, *PFC* 34336 (JE); *PFC* 20828, *PFC* 29274, *PFC* 31232, *PFC* 33118, *PFC* 33634, *PFC* 45557 (HAJB); *PFC* 32912, *PFC* 61604, *PFC* 61700* (B).
- Z. flavum** Vahl (fl) – Kuba: *Roig* 5222 (= *Curbelo* 525) (HAJB); *Shafer* 2558 (NY, US). Dominikanische Republik: *Alain & Liogier* 13648 (NY*). Martinique: *Haho* 1450 (W).
- Z. gentlei** Lundell – Britisch Honduras: *Gentle* 2652 (B [Isotypus]).
- Z. ignoratum** Beurton (ig) – Ostkuba: *Britton & al.* 12605 (NY*).
- Z. insulare** Rose (in) – Jamaica: *J.R. Perkins* 750 (WU); 23.2.1905, coll. ignot. (NY).
- Z. martinicense** (Lam.) DC. (ma) – Kuba: *Acuña & Roig* 16775 (HAC*); *R. Comb* 376 (GH); *Cueto* 155 (NY); *Ekman* 1951 (S); *Herb. E. Drake* 376, *Hioram* (Bro.) 3978 (GH, US), 6929 (HAC, NY); *Howard* 6603 (GH, NY); *J.G. Jack* 4267 (A), 5268 (A, B), 5544 (NY), 7457 (A, NY), 8101 (A, S), 8456 (A, NY, US); *PFC* 9542, *PFC* 50730 (HAJB, JE), *PFC* 36601 (B, HAJB, JE), *PFC* 48920 (HAJB*), *PFC* 65340 (B); *F.M. Salvoza* 701 (A); *Shafer* 12301 (NY). Jamaica: 23.02.1905, coll. ignot. 3183 (NY*).
- Z. nannophyllum** (Urb.) Alain (na) – Kuba: *Howard & al.* 106 (A).
- Z. organosium** (Urb.) Alain (or) – Westkuba: *Ekman* 17541 (S [Holotypus]).
- Z. phyllopterum** (Griseb.) Wright (ph) – Kuba: *Ekman* 17417 (S); *Wright* 2185 (GH*).
- Z. pimpinelloides** (Lam.) DC. (pim) – Kuba: *Acuña* 15128 (HAC); *Acuña & al.* 19208 (HAJB); *Leon* 19512 (GH, HAC); *Shafer* 13783 (GH); *Wright* 2194 [2.1865] (K). Haiti: *Howard* 11998 (NY). Dominikanische Republik: *Alain* 15942 (NY); *Alain & Liogier* 17362 (NY); *Ekman* H.15187 (S). Hispaniola: *Ekman* H.8709 (US).
- Z. pistaciifolium** Griseb. (pi) – Kuba: *Alain & Morton* 4977 (GH); *Baker* 5333 (HAJB); *Clemente* 2981 (GH, HAJB), 6101 (GH, US); *Curbelo* 525 (HAJB); *Ekman* 7710 (A, NY, S); *Leon & Victorin* 17270 (GH); *Leon* 974 (GH, NY); *Morton & Alain* 8880 (US); *PFC* 47892 (B); *Wright* 2182 (GOET [Holotypus]).
- Z. pseudodumosum** Beurton (ps) – Kuba: *PFC* 29559, *PFC* 35847 (HAJB); *PFC* 47792, *PFC* 61384, *PFC* 61847* (B).
- Z. rolandii** Beurton (ro) – Westkuba: *Acuña* 15976 (HAC); *Alain & Acuña* 1213 (HAC).
- Z. schiniifolium** Sieb. & Zucc. (?) – Kultiviert: Wien, Botanischer Garten der Universität, Anzuchten 11.1990.

- Z. shaferi** P. Wilson (sh) – Ostkuba: PFC 6944, PFC 42752 (HAJB), PFC 11919*, PFC 17965* (HAJB, JE), PFC 56428 (B), Shafer 8184 (GH, NY).
- Z. simulans** Hance – Kultiviert: Berlin, BGBM Berlin-Dahlem und Arboretum der HUB.
- Z. spinifex** (Jacq.) DC. (sp) – Kuba: Alain & L. Figueiras 4167 (HAJB); Leon 11871 (NY), 11877 (HAC, NY); PFC 7730 (HAJB, JE); PFC 29670 (JE), PFC 65730 (B). Surinam: Wullschlägel 93 (W). St. Thomas: Friedrichsthal 427 (W). Virgin Islands (St. Croix): O. Hansen 1895 (NY), Fosberg 53984 (NY). Martinique: Pere Duss 178, 1192 (NY). Guadeloupe: Pere Duss 2976 (NY). Maria Galante: Proctor 20943 (US).
- Z. taediosum** A. Rich. (tae) – Kuba: Acuña & Diaz Barretao 17344 (HAC); Acuña & Roig 14164 (HAJB); Britton & Gager 7647 (NY); Britton & al. 6288 (NY); Clemente 5364 (HAC); Ekman 3284 (NY), 13380 (S); Leon 2045, 15457, 16431, s.n. [2.1914] (NY); Morton & Alain 9189 (US); PFC 21014, PFC 29951 (B*, HAJB); PFC 38862*, PFC 43100 (B); Shafer 990 (NY); Wilson 9127, 9153 (NY).

Zitierte Literatur

- Beurton, Ch. 1994: Gynoecium and perianth in *Zanthoxylum* s.l. (Rutaceae). – Pl. Syst. Evol. 189: 165–191.
- Brückner, C. 1990: Fruchtanatomische Studien an *Dictamnus albus* L., *Zanthoxylum simulans* Hance, *Ptelea trifoliata* L. und *Ruta graveolens* L. (Rutaceae). – Feddes Repert. 102: 541–570.
- Corner, E. J. H. 1976: The seeds of dicotyledons. – Cambridge, etc.
- Engler, A. 1931: Rutaceae. – Pp. 187–139 in: Engler, A. & Prantl, K. (ed.): Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 19a. – Leipzig.
- Fish, R. & Waterman, P. G. 1973: The chemosystematics of the *Zanthoxylum/Fagara* complex. – Taxon 22: 177–203.
- Gregor, H.-J. 1977: *Zanthoxylum wemdingense* nov. spec. aus untersarmatischen Riessee-Abtragungen. – Mitt. Bayer. Staatssaml. Paläont. Hist. Geol. 17: 249–256.
- Hartl, D. 1957: Struktur und Herkunft des Endokarps der Rutaceen. – Beitr. Biol. Pfl. 34: 35–49.
- 1958: Die Übereinstimmung des Endokarps der Simaroubaceen, Rutaceen und Leguminosen. – Beitr. Biol. Pfl. 34: 452–455.
- Hartley, T. G. 1981: A revision of the genus *Tetradium* (Rutaceae). – Gard. Bull. Singapore 34: 91–131.
- Van der Pijl, L. 1982: Principles of dispersal in higher plants, ed. 3. – Berlin, etc.
- Ramp, E. 1988: Struktur, Funktion und systematische Bedeutung des Gynoeciums bei den Rutaceae und Simaroubaceae. – Dissertation, Universität Zürich.
- Spichiger, R. & Stutz de Ortega, L. 1987: Rutaceae. – In: Spichiger, R. (ed.), Flora del Paraguay [8]. – Genf.
- Spjut, W. W. 1994: A systematic treatment of fruit types. – Mem. New York Bot. Garden 70.
- Tiffney, B. H. 1980: Fruits and seeds of the Brandon Lignite. – J. Arnold Arbor. 61: 1–40.
- Urban, I. 1896: Rutaceae. – Pp. 551–614 in: Urban, I. (ed.), Additamenta ad cognitionem florae Indiae occidentalis III. – Bot. Jahrb. Syst. 21: 514–638.
- Waterman, P. G. 1974: A review of the chemosystematics of the genus *Zanthoxylum* (Rutaceae). – Pp. 109–130 in: Stone, B. C. (ed.), The role and goals of tropical botanic gardens. – Kuala Lumpur.
- , 1990: Chemosystematics of the Rutaceae: comments on the interpretation of Da Silva & al. – Pl. Syst. Evol. 173: 39–48.
- Wettstein, R. 1935: Handbuch der systematischen Botanik, ed. 4, 1–2. – Leipzig & Wien.

Anschrift der Verfasserin:

Christa Beurton, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Str. 6–8, D-14191 Berlin.