Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte.

Von

Julius Fischer.

Mit Tafel II und 26 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Wie sehr die vergleichend-morphologische Forschung, ausgehend von der Metamorphosenlehre und besonders nachdrücklich gefördert durch die Braun-Schimpersche Spiraltheorie, unsere Kenntnis der Anordnung seitlicher Organe an radiären Achsen gefördert und auf einheitliche Grundlagen gebracht hat, ist allgemein bekannt. Wir wissen aber heute auch, daß die vergleichend-morphologische Forschung ihre Grenzen hat, jenseits deren sie uns nicht tiefer in das Verständnis der pflanzlichen Gestaltung einzuführen vermag. Ja wir haben nicht selten gesehen, daß eine einseitige Wertung der formalen, vergleichenden Morphologie zu einer falschen Beurteilung der Beobachtungstatsachen geführt hat, indem man diesen einen gewissen Zwang antat, um sie mit den bestehenden Tatsachen in Einklang zu bringen. Besonders augenfällig wurde dies nicht selten bei der Zurückführung von Blütengestaltungen auf die genetische Spirale. Aus diesen Gründen strebte man vor allem immer mehr danach, die Ursachen für die so mannigfaltigen Gesetzmäßigkeiten der pflanzlichen Gestaltungsverhältnisse aufzufinden, die durch die formale Morphologie erschlossen worden waren. Wir erinnern hier vor allem an Hofmeisters Lückensatz und an die mechanische Theorie der Blattstellung Schwendners, welche dann auf blütenmorphologischem Gebiet vorwiegend von Schumann ausgebaut worden ist. Es ist heute nicht mehr zu bezweifeln, daß diese Theorien keine allgemeine Erklärung

Zeitschrift für Botanik. XII.

für die Anordnung seitlicher Organe liefern. Wenn wir auch im einzelnen gestaltende Einflüsse im Sinne der obigen Theorien nicht von der Hand weisen können, so wurde doch immer mehr erkannt, daß in erster Linie tiefer liegende, innere Ursachen für die Stellungsverhältnisse der Blätter am vegetativen Sproß und in der Blüte maßgebend sind. Über diese inneren Ursachen sind wir heute noch sehr wenig im klaren. Es wird aber, so scheint es uns, eine der wichtigsten Aufgaben weiterer morphologischer Forschung sein, frei von jeder formalen Vorstellung vom Typus und allgemeinen Theorien und unter voller Berücksichtigung der äußeren Bedingungen, durch spezialisierte Einzeluntersuchungen weitere Grundlagen für eine Klärung oder Zerlegung dieser oftmals recht komplexen, inneren Ursachen zu erbringen, und damit gleichzeitig nach Möglichkeit neue Untersuchungswege einzuschlagen.

Man hat solche Wege in den letzten beiden Jahrzehnten, wenn auch erst vereinzelt, schon mehrfach zu beschreiten begonnen. Es war zunächst Vöchting (1898), welcher verschiedene Linariaarten in ihrer Blütenentwicklung unter solchen Gesichtspunkten eingehend untersuchte.

In seiner bedeutsamen Arbeit über Blütenanomalien konnte Vöchting zeigen, wie die Blütenentwicklung innerhalb der Gattung Linaria in recht verschiedenartiger Weise zustande kommt. Sodann war es neben Muth (1899) vor allem Lang (1906), welcher durch eingehende Studien an Labiaten-, Verbenaceen und Plantaginaceenblüten zu dem bedeutsamen Satz kam: »Auch für die Verbenaceen und Plantaginaceen gilt die Regel, daß jeder der untersuchten Arten ihre besondere Entwicklung zukommt, eine Regel, welche höchstwahrscheinlich ganz allgemeine Geltung hat. Diese Entwicklung mit ihren meistens bis ins keinste gehenden Verschiedenheiten ist für die Art ebenso charakteristisch wie die fertige Form, die selbst ja nur ein Glied in der großen Entwicklungsbewegung darstellt.« Auch von anderen Seiten liegen in neuerer Zeit ähnliche Arbeiten vor. Ich nenne beispielsweise Krafts (1917) entwicklungsgeschichtliche Arbeit über Caryophyllaceen.

Durch solche Untersuchungen wird zweifellos der Blick in die eigentlichen Gestaltungsvorgänge erheblich vertieft; vor allem wird gezeigt, wie die mannigfaltigen Verschiedenheiten nächst verwandter Blütengestaltungen, ja wie sogar manchmal anscheinend durchaus gleichartige fertige Blütengestalten nächst verwandter Arten auf eigenem Entwicklungswege erlangt werden.

Des weiteren hat uns die Neuzeit immer mehr mit der Variabilität der früher oft für so konstant gehaltenen Blütengestaltungen bekannt gemacht und gezeigt, daß die aufgestellten Blütentypen oft nur als Mittelwerte anzusehen sind von Formen, die innerhalb mehr oder weniger enger Grenzen sich um diesen Typus gruppieren.

Lehmann (1918 [4]) hat vor kurzem zu zeigen versucht, wie Variabilitätsstudien verschiedener Richtungen für blütenmorphologische Fragen nutzbar zu machen sind. Und so werden auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen die Variabilität innerhalb der Art zu berücksichtigen haben. Auch auf diesem Gebiete ist Vöchting bei Linaria vorangegangen. Aus neuerer Zeit ist in dieser Richtung vor allem Murbecks Arbeit über Rosaceen zu nennen.

In den letzten Jahren sind nun den Blütenverhältnissen in der Gattung Veronica Untersuchungen unter verschiedenen Gesichtspunkten gewidmet worden, vor allem vom Standpunkt der Variabilität und Vererbung aus. Es erschien deshalb aussichtsreich, die Veronicablüte auch unter entwicklungsgeschichtlich-morphologischen Gesichtspunkten näher zu betrachten.

Zunächst war es die Mannigfaltigkeit der Blütenvariationen, welche zu einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung anregte. Lehmann (1917) hatte bei V. syriaca und Tournefortii sehr variantenreiche Rassen, sowohl was Petalen- als Sepalenzahl anbelangt, gefunden. Es lag nahe, den Entwicklungsgang dieser Varianten einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Weiterhin erhob sich die Frage, in welchem Verhältnis die genannten Varianten in aufeinanderfolgenden Blütenkreisen ihre Entwicklung vollziehen, was zu entwicklungsgeschichtlichen Korrelationsuntersuchungen aufforderte.

Sodann war bisher der Entwicklung des hinteren Kelchblattes in der Gattung Veronica noch keine nähere Aufmerksamkeit geschenkt worden, und gerade diese Frage gewann im Laufe der Untersuchungen ganz besonders an Wichtigkeit. Bei der Bedeutung, welche der Reduktion des hinteren Kelchblattes in der Phylogenie der Scrophulariaceen und verwandter Familien, insbesondere in Verbindung mit dem Auftreten der Zygomorphie zukommt, ist die Frage auch über die Gattung Veronica hinaus von allgemeinem Interesse.

Immer mehr trat sodann im Laufe der Untersuchungen die Verschiedenartigkeit des Entwicklungsganges bei der Blütenentwicklung des scheinbar so einheitlichen Blütentypus der verschiedenen Veronicaarten hervor und führte zu einer Untersuchung möglichst verschiedener Arten. Auch auf die Darstellung dieser Tatsachen wird ein besonderer Nachdruck zu legen sein. In mancher Richtung bot dann weiterhin die Frage der Weiterentwicklung der Blütenphyllome zum



Abb. 1. Diagramm von Veronica.

Teil in Verbindung mit Variations- und Vererbungsstudien Angriffspunkte zu näherer Untersuchung.

Ehe wir an die Betrachtung der eigenen Untersuchungen herangehen, werfen wir zunächst einen kurzen Blick auf die fertige Veronicablüte und betrachten die bisherigen Angaben über ihre Entwicklungsgeschichte.

1. Die fertige Veronicablüte.

Der »Typus« der Veronicablüte weist bekanntlich vier Kelchblätter, vier Kronblätter, zwei Staubblätter und zwei Fruchtblätter auf nach obigem Diagramm (Abb. 1). Zu den vier Kelchblättern tritt bei vielen Arten regelmäßig oder ausnahmsweise noch ein fünftes median hinten stehendes Kelchblatt hinzu. In der Krone ist die Verdoppelung des hinteren Kronblattes, welche zur Fünfzähligkeit der Korolle führt, seltener. Andere Varianten in Kelch und Krone treten gelegentlich auf. In Andröceum und Gynäceum sind die Varianten noch weniger häufig.

Immer ist die Blüte zygomorph in mehr oder weniger ausgeprägter Weise, und auch ausnahmsweise sind radiärsymmetrische Veronicablüten nicht bekannt geworden. Hierauf hat schon Freyhold (1874, S. 13, Anm. 3) hingewiesen.

2. Bisherige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte.

Für die Veronicablüte finden wir die Grundzüge der Entwicklung in Payers Organogénie (1857). Dort wird die Entwicklung der normalen Blüte von Veronica speciosa und V. Buxbaumii (Tournefortii) beschrieben, und durch die bekannt schönen Abbildungen erläutert.

Eingehendere Studien widmet Noll (1883) der Entwicklungsgeschichte der Blüte von V. longifolia. Er kommt zu einigen von Payer abweichenden Ergebnissen, vor allem bei Untersuchung des Gynäceums.

An derselben Art suchte Muth (1899) die Gültigkeit der mechanischen Anschlußtheorie Schwendners nachzuprüfen. Es konnte gezeigt werden, daß die Stellungsverhältnisse mit der Kontakttheorie durchaus nicht harmonieren. Auf Taf. 35, Abb. 8 und 9 stellt er Fälle mit 5 zähligen Kelchen dar. Diese sind insofern interessant, als die Blumenblätter und Kelchblätter hier nicht alternieren, sondern sich teilweise voreinander stellen.

Aus den betrachteten Untersuchungen ergibt sich für die Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte die folgende allgemeine Darstellung:

Ein im Querschnitt elliptisches Blütenprimordium, das in der Achsel eines Deckblattes steht, bildet zuerst die dem Deckblatt zu gelegenen Kelchblätter aus, denen dann alsbald die beiden hinteren folgen. Auf die Kelchblätter folgt der Kronblattkreis, und zwar tritt zuerst das vordere Kronblatt auf, dann die beiden seitlichen, und zuletzt das hintere, welches dann durch stärkeres Wachstum die anderen überholt. Gleichzeitig mit dem hinteren Kronblatt entstehen die Antheren, die infolge sehr schnellen Wachstums alle andern Teile bald an Größe überflügeln; als letztes Gebilde entwickelt sich dann das Gynäceum als runder Wall, dessen Ränder später oben zusammenschließen.

II. Entwicklungsgeschichtliche eigene Untersuchungen.1. Material und Methode.

Das Material zu meinen Untersuchungen entstammt einmal Pflanzen, deren Samen aus verschiedenen botanischen Gärten bezogen worden waren, und dann im botanischen Garten in Tübingen ausgesät wurden. Weiterhin kamen Pflanzen in Betracht, die bereits im botanischen Garten in Tübingen vorhanden waren und solche, die in der Umgebung von Tübingen gesammelt wurden; schließlich wurden Pflanzen verwendet, die den Kulturen von Professor Lehmann entnommen wurden.

Die Untersuchungen wurden teils an frischen Pflanzen vorgenommen, meistenteils aber wurde das Material vorher in Carnoyscher Fixierflüssigkeit fixiert. Die einzelnen Stadien wurden mit Hilfe zweier Nadeln unter dem Zeißschen Binocular-Mikroskop von der Achse wegpräpariert, und dann mit Kaliumhypochlorit aufgehellt, was sich für die weiteren Untersuchungen als besonders geeignet herausstellte.

Bei der Darstellung der Einzelergebnisse wurde das Verhalten der Antheren während der Entwicklung zur Anordnung in den Vordergrund gestellt, da deren Anlage und Wachstum bei den verschiedenen Arten wesentliche Unterschiede aufweisen. Die systematische Reihenfolge ist dabei in manchen Punkten durchbrochen worden; auf die Beziehungen von Entwicklungsgeschichte und Systematik werden wir gelegentlich zu sprechen kommen.

2. Einzeldarstellungen. Veronica hederifolia.

In der fertigen Blüte kann der Kelch etwas verschiedene Verhältnisse aufweisen. Nicht selten sind alle Sepalen gleich groß; in anderen Fällen sind die vorderen Sepalen größer als die hinteren, in noch andern tritt das für den Veronicakelch ungewöhnliche Verhalten auf, daß das hintere Kelchblattpaar das größere, das vordere das kleinere ist. In einzelnen Fällen sind die Unterschiede gut erkennbar, in anderen führt nur sorgfältige Messung zum Ergebnis. Worauf diese Unterschiede zurückzuführen sind, ließ sich nicht feststellen. So geringfügig sie auch sein mögen, so haben sie für unser Problem doch ein gewisses Interesse. Das Schwanken in der Bevorzugung von Vorder- und Hinterseite der Blüten, welches bei Veronica, wie ja auch, wie wir noch näher darlegen werden, bei allen verwandten Gattungen und Familien hervortritt, kommt auch hierin

zum Ausdruck; zum andern ist es nicht ausgeschlossen, daß diese Schwankungen genotypischer Natur sind. Es wird das nach Betrachtung der Kelche von V. Tournefortii deutlich werden. Die Krone ist kaum größer als der Kelch. Ihre Gestalt zeigt wenig ausgesprochene Zygomorphie und geringe Unterschiede in der Größe von vorderem und hinterem Kronblatt. Abweichungen vom Typus wurden in dem untersuchten Material weder in Kelch noch in Krone beobachtet, während Dedecek (1873) und Camus (1886) solche Abweichungen verschiedentlich angeben.

Wenden wir uns nun zur Entwicklungsgeschichte. Der Vegetationspunkt mit seinen jüngsten Blütenanlagen zeigt dasselbe Bild wie der von V. syriaca, von welchem weiter unten eine Abbildung folgt (Abb. 4). Die Primordien stehen dicht unterhalb

des Scheitels und sind anfänglich wesentlich kleiner wie dieser, ragen auch später nie über denselben vor. Die Deckblätter nehmen nach ihrer Anlage rasch an Größe zu, und neigen dann über dem Sproßscheitel zusammen. Die jungen Blütenprimoridien, die als höckerartige Gebilde in der Achsel des Deckblattes sitzen, nehmen bald im Querschnitt elliptische Gestalt an (Abb. 2) mit der großen Achse in der



Transversalebene. Die im Medianschnitt zuerst symmetrische kuppelförmige Gestalt, zeigt bald ungleichmäßige Form, indem das Primordium dem Deckblatt zu mehr oder weniger abschüssig wird, eine Erscheinung, die wir in verschieden starkem Maße bei allen untersuchten Arten angetroffen haben. Die Entwicklung der Blütenphyllome beginnt mit der Abgliederung der Antheren. Durch eine Furche wird der obere Teil des Primordiums in 2 rundliche Höcker zerlegt (Abb. 1, Taf. II), die die Anlage der Staubblätter darstellen, welche nun sehr rasch zu mächtigen Gebilden heranwachsen (Abb. 2, Taf. II). Unterdessen beginnt am Grunde des Primordiums ein ringförmiger Gewebewulst die Anlage der Kelchblätter einzuleiten, die dann alsbald als solche deutlich erkennbar hervortreten. Ob dabei die dem Deckblatt zu gelegenen Sepalen etwas früher erscheinen, als die der Achse zu gelegenen,

habe ich nicht mit Sicherheit ermitteln können; jedenfalls dürfte aber der zeitliche Unterschied ein sehr geringer sein. Der Entwicklungsgang der Petalen schließt sich durchaus an die oben dargestellten Befunde der früheren Autoren für Veronica an, nach denen das vordere, später kleinere Kronblatt, vor dem hinteren, später größeren Kronblatt auftritt. Die zeitlichen



Abb. 3. Kelch von V. syriaca mit hinterem 5. Kelchblatt.

Differenzen zwischen der Anlage der einzelnen Kronblätter sind nicht sehr groß. Die Entstehung des Gynäceums wurde so befunden, wie sie Noll für V. longifolia beschreibt. Die große Differenz gegenüber den früheren Untersuchungen an Veronicablüten besteht in dem sehr frühzeitigen Auftreten der Staubblätter.

Veronica syriaca.

Die ausgebildete Blüte von V. syriaca unterscheidet sich von V. hederifolia nicht unerheblich. Der Kelch gleicht dem von V. hederifolia zwar insofern, als er ebenfalls das für den Veronica-

kelch sonst ungewöhnliche Verhalten zeigt, daß das vordere und hintere

Sepalenpaar nahezu gleich groß ist; er ist aber im Vergleich zur Krone klein. In manchen Rassen fanden wir in wechselnder Häufigkeit (bis zu 30%) 5—7 blättrige Kelche. Die überzähligen Kelchblätter können hinten, vorne, ausnahmsweise

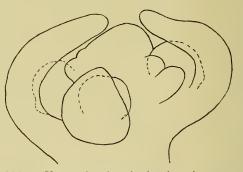


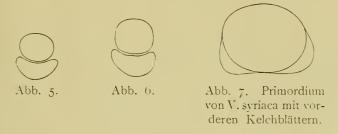
Abb. 4. Vegetationskegel mit seinen jüngsten Blütenanlagen von V. syriaca.

auch seitlich auftreten; sie sind im Verhältnis zu den übrigen Kelchblättern klein (s. Abb. 3). Die Krone ist dem Typus nach vierblättrig, das vordere Kronblatt viel kleiner als das breite hintere und die breit vorgezogenen seitlichen. Auch hier können mancherlei Varianten auftreten, z. T. in sehr hohen Prozentsätzen (Lehmann 1917, S. 611).

Der Entwicklungsgang schließt sich trotz der nicht uner-

heblichen Differenzen in der fertigen Blüte ziemlich eng an den bei V. hederifolia beschriebenen an. Über die Verhältnisse am Vegetationspunkt braucht nach dem bei V. hederifolia Gesagten nichts mehr hinzugefügt zu werden (s. Abb. 4).

Die jungen Blütenprimordien, die dicht oberhalb ihres Deckblattes aus dem Stamm entspringen, und dann allmählich in die Achsel des Deckblattes rücken, zeigen zuerst im Querschnitt im Gegensatz zu V. hederifolia mehr rundliche Gestalt (Abb. 5), die sich dann aber bald in ein Viereck mit abgerundeten Ecken umwandelt (Abb. 6). In manchen Fällen ziehen sich dann zunächst die dem Deckblatt zu gelegenen Ecken etwas mehr aus, und müssen damit als die Anlage der vorderen Kelchblätter betrachtet werden, denen dann alsbald die hinteren Kelchblätter nachfolgen. Während aber der zeitliche Unter-



schied des Auftretens von vorderem und hinterem Kelchblattpaar in der Mehrzahl der Fälle kaum, oder überhaupt nicht festzustellen ist, kann er manchmal auch deutlich bemerkbar werden, wie Abb. 5, Taf. II und Abb. 7 zeigen. Zur Zeit der zur Kelchbildung führenden Umänderungen am Grunde des Primordiums, ändert sich auch die kuppelförmige Form des oberen Teiles, indem fast dieser ganze Teil in der Bildung von zwei mächtigen Höckern, den Antheren aufgeht. Die Antherenanlagen erscheinen manchmal später, manchmal gleichzeitig, hier und da auch früher als die Kelchblätter. Indessen ist eine Entscheidung über die Reihenfolge der Anlage von Kelch und Antheren nicht immer zu treffen; in manchen Fällen aber treten die Unterschiede klar hervor. Vergleicht man die Abb. 3, 4 und 5 auf Taf. II, so zeigt sich, daß die Antheren der Abb. 4

offensichtlich vor den kaum erkennbaren Kelchblättern erschienen sind, während Abb. 5 ein Stadium darstellt, das noch keine Staubblätter erkennen läßt, obgleich die Kelchblätter schon deutlich hervortreten; Abb. 3 läßt Kelchblätter und Antheren als gleichzeitig auftretende Gebilde erkennen. Das relative Auftreten von Kelch und Antheren ist demnach wie das von vorderem und hinterem Sepalenpaar nicht geringen Schwankungen unterworfen. Bei der Entwicklung der einzelnen Petalen sind keine Besonderheiten zu bemerken. Das vordere Kronblatt dürfte wohl nahezu gleichzeitig mit den Antheren und Kelchblättern sich bilden (Abb. 6, Taf. II), wobei es allerdings nicht gut möglich ist, von einer bestimmten Reihenfolge in der Entstehung der einzelnen Organe zu reden, da sich hier die ganze Entwicklung stark zusammendrängt; jedenfalls aber

Abb. 8. Anlage des medianen hinteren Kelchblattes von V. syriaca.

fand ich das vordere Kronblatt nie vor den Antheren angelegt.

Als letztes Glied der Blüte tritt dann das Gynäceum auf, wobei keine abweichenden Erscheinungen zu beobachten sind. Hiermit ist die Entwicklung für typisch vierzählige Blüten in Kelch und Krone abgeschlossen.

Betrachten wir nun zunächst das Verhalten beim Auftreten eines fünften Kelchblattes. Das fünfte

Kelchblatt entsteht erst, nachdem sämtliche Teile der Blüte angelegt sind, und sich bereits weit entwickelt haben, so daß es zuerst ein sehr unscheinbares Gebilde zwischen den anderen schon eine ziemliche Größe besitzenden Kelchblättern darstellt; es ist besonderer Nachdruck auf die Beobachtung solcher Stadien gelegt worden, bei denen dieses fünfte Kelchblatt sich eben zu entwickeln beginnt, und es sind diese Fälle auch verhältnismäßig oft gefunden worden (s. Abb. 8).

Ob in einem bestimmten Fall ein fünftes Kelchblatt auftreten kann, ist schon auf einem frühen Stadium zu erkennen. Die Möglichkeit seiner Ausbildung ist nur vorhanden, wenn die beiden Kelchblätter, zwischen denen es auftritt, gleichgiltig ob das die vorderen oder die hinteren sind, einen gewissen Raum zwischen sich lassen, also mit ihrer Basis nicht dicht zusammenschließen; wenn dies stattfindet, so tritt niemals ein fünftes

Kelchblatt auf. Im andern Falle kann das unverbrauchte Zellmaterial dieses Zwischenraums dann zur Bildung von einem oder mehreren überzähligen Kelchblättern führen. Aber auch wenn ein Zwischenraum vorhanden ist, muß es nicht notwendigerweise immer zur Entstehung weiterer Kelchblätter kommen, sondern deren Entwicklung kann auch unterbleiben. Es ist also zweifellos, daß nicht nur der mangelnde Raum das Unterbleiben der Ausbildung der überzähligen Kelchblätter bedingt. auch nicht etwa ein auf dieser Stelle ruhender Druck die Ursache des Ausbleibens sein kann, wie Schumann dies für die ähnlichen Verhältnisse von Melampyrum annimmt. Es ließ sich nicht der geringste Anhaltspunkt finden, wie so die Druckverhältnisse im Falle der Pentasepalie und Tetrasepalie verschieden sein sollten, zumal die Verschiedenheiten einmal an der Vorderseite, das andere Mal an der Hinterseite des Primordiums hätten auftreten sollen. Näher wird hierauf bei Betrachtung der Korrelationen einzugehen sein.

Die Entstehung der abweichenden Kronen, von denen allerdings nur solche Stadien zur Beobachtung gelangten, bei denen das vordere oder hintere Kronblatt gespalten war — die anderen treten zu selten auf — zeigte nicht viele Besonderheiten. Immer trat die Spaltung sogleich bei der Anlage hervor; es wurden also, wie dies ja im allgemeinen Regel ist, die einzelnen Kronblätter von Anfang an gespalten angelegt, und dann entweder bei unvollkommener Spaltung gemeinsam oder vollkommen getrennt emporgehoben.

Veronica Tournefortii.

In der ausgebildeten Blüte läßt der Kelch deutliche Unterschiede in der Größe von vorderem und hinterem Sepalenpaar erkennen; die vorderen Sepalen sind erheblich größer als die hinteren. Auch hier findet man neben den vier typischen Kelchblättern in rassenweise sehr verschiedener Häufigkeit noch ein hinteres fünftes Kelchblatt, dessen relative Größe später noch genau betrachtet werden wird. (Näheres s. Lehmann 1909, 1914, 1918.) Ein vorderes fünftes Kelchblatt, wie bei V. syriaca wurde hier nie gesehen. Die vierblättrige, ausgesprochene Tellerform besitzende Krone mit sehr kurzer Kron-

röhre, zeigt keine Besonderheiten; nicht selten finden sich aber auch hier Variationen in der Zahl, auf welche indessen an dieser Stelle noch nicht näher eingegangen werden soll.

Die Entwicklungsgeschichte wurde, wie schon erwähnt, bereits von Payer untersucht, doch gibt dieser Autor von seiner Untersuchung nur zwei Abbildungen ziemlich weit entwickelter Stadien ohne erläuternden Text, so daß sich der Entwicklungsgang danach nicht verfolgen läßt.

Ich habe zunächst eine nahezu vierblättrige Rasse aus der Umgebung von Tübingen untersucht. Das Ergebnis meiner Untersuchungen ist folgendes: Der Vegetationspunkt mit seinen jüngsten Blütenanlagen zeigt dasselbe Bild wie der von V. syriaca. Das im Ouerschnitt rundliche Primordium nimmt allmählich elliptische Gestalt an, mit der großen Achse in der Transversalebene, und gliedert nun an seiner Vorderseite die beiden vorderen Kelchblätter aus (Abb. 7, Taf. II) und dann zeitlich deutlich getreunt die beiden hinteren; gleich darauf folgen die Antheren und das vordere Kronblatt (Abb. 8, Taf. II), dem dann die seitlichen und zuletzt das hintere nachfolgen; als letztes Gebilde entsteht auch hier wieder das Gynäceum. Unseren seither betrachteten Fällen gegenüber ist also auffallend einmal das zeitlich deutlich getrennte Auftreten der beiden Kelchblattpaare, und weiterhin das relativ spätere Auftreten der Antheren. Außer dieser vierblättrigen Art wurde noch eine Form von V. Tournefortii subspecies tubingensis untersucht, die aus den Vererbungsversuchen von Prof. Lehmann stammt und über 90 % fünfblättrige Kelche aufweist (vgl. Lehmann, 1918 [5]).

Das fünfte, stets median hintenstehende Kelchblatt ist nur wenig kleiner wie die beiden Sepalen, zwischen denen es sich befindet. Die Entstehung dieses fünften Kelchblattes ist von ganz besonderem Interesse. Während bei V. syriaca das fünfte Kelchblatt stets sehr spät angelegt wurde, zu einer Zeit, wo die ganze Blüte schon recht weit entwickelt war, tritt es hier in der Entwicklung der Blüte bedeutend früher auf. In der Mehrzahl der Fälle erscheint es allerdings auch hier noch als fünftes Kelchblatt (Abb. 9, Taf. II), also nach Anlage der übrigen vier, aber unmittelbar nachdem diese angelegt wurden, so daß die Größendifferenz der fünf Kelchblätter nach ihrer Anlage relativ

klein ist. Außerdem wurden aber auch solche Fälle beobachtet, wo das hintere Kelchblatt nicht mehr als fünftes, sondern gleichzeitig mit den andern (Abb. 10, Taf. II) oder sogar als drittes, hervortrat (Abb. 11, Taf. II). Wir werden auf diese Verschiedenheiten bei der zusammenhängenden Betrachtung des fünften Kelchblattes in der Gattung Veronica später zurückkommen.

Veronica polita, arvensis, glauca, chamaedrys, Beccabunga.

Bei all diesen recht verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Gattung angehörenden Arten geht die Entwicklung ziemlich gleichmäßig vonstatten. Von den bisher betrachteten Arten zeigen sie aber wesentliche Unterschiede. Vor allem macht sich hier eine große zeitliche Differenz in der Entstehung von vorderem



Abb. 9. Primordium von V. tubingensis, hinteres, medianes (m) Kelchblattzeigend.

und hinterem Sepalenpaar bemerkbar, wodurch zu Anfang ein bedeutender Größenunterschied hervortritt (Fig. 12, 13a und b, Taf. II), der gegenüber Veronica Tournefortii stark in die Augen

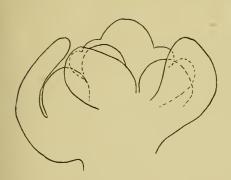


Abb. 10. Vegetationskegel von V. Beccabunga.

springt, was besonders für V. polita bei ihrer nahen Verwandtschaft mit V. Tournefortii bemerkenswert ist. Durch diese große zeitliche Differenz kommt es dazu, daß zwischen die Anlage der vorderen und hinteren Kelchblattpaare bereits die der Antheren und Kronblätter sich einschaltet, während das Gynäceum auch hier zuletzt seine Entwicklung beginnt.

Im einzelnen fiel bei V. Beccabunga die etwas länglichere Form des Vegetationskegels auf, wie beifolgende Abbildung (10) zeigt.

Veronica gentianoides.

Für die fertige Gestalt ist die etwas längere Blumenkronröhre hervorzuheben. Die Entwicklung dieser Blüte schließt sich dem zuletzt behandelten Typus von V. chamaedrys an. Auch hier eilt der vordere Teil des Blütenprimordiums dem hinteren Teil besonders stark voran, so daß die vorderen Kelchblätter und das vordere Blumenblatt schon deutlich ausdifferenziert sind, wenn die hinteren Kelchblätter noch vollkommen fehlen. Die Verhältnisse wurden aber dadurch noch auffallender, daß die Antheren noch etwas später erscheinen und somit nur die vorderen Kelchblätter und das vordere Blumenblatt am Primordium in gewissem Stadium ausgegliedert sind, während die Antheren noch vollkommen fehlen können (Abb. 19, Taf. II).

Veronica teucrium, prostrata, austriaca, multifida und armena.

Während bei den bisher betrachteten Arten die Vierblättrigkeit des Kelches das gewöhnliche, die Fünfblättrigkeit das seltenere war, tritt bei den zur Sektion »Pentasepala« zusammengefaßten Arten die Fünfblättrigkeit besonders häufig auf, so häufig, daß sie ja der Sektion den Namen gab. Wir finden allerdings fast auf jeder Pflanze auch vereinzelt vierblättrige Kelche, und hochprozentige tetrasepale Rassen sind in der Sektion keine Seltenheit (vgl. Watzl [1910] und Juel [1891]). Auch im Alpinum des botanischen Gartens in Tübingen wurde beispielsweise eine V. prostrata gefunden, an der nur 30—40% fünfblättrige Kelche gezählt werden konnten. Die Größe des fünften Kelchblattes ist relativ wesentlich geringer als bei V. Tournefortii.

Die Krone besitzt Tellerform, eine Spaltung im hinteren Kronblatt ist in unserem Material bei V. teucrium nur einmal beobachtet worden, während von anderer Seite Blüten mit hinterem gespaltenen Kronblatt hier mehrfach angegeben werden (Duchartre [1856], Dedecek [1874]); dagegen zeigte sich häufig eine geringe Einbuchtung. Bei V. armena und multifida sind aber in unserem Material Spaltungen und vollkommene Teilungen im hinteren Kronblatt oftmals beobachtet worden.

Die Entwicklung stimmt in der Hauptsache mit der von Tournefortii überein, nur entstehen die Antheren noch etwas später und auch das fünfte Kelchblatt wird später angelegt. Die nähere Feststellung der Zeit des Auftretens des fünften Kelchblattes stieß hier indessen auf größere Schwierigkeiten als bei V. syriaca und bei V. tubingensis. Bei diesen Arten war dies insofern leichter, als das fünfte Kelchblatt bei der einen sehr spät, stets nach Anlage aller andern Blütenteile, bei der andern relativ früh, oft als drittes Kelchblatt auftrat. Bei V. teucrium aber lagen, wie wir noch sehen werden, die Verhältnisse weniger klar, was zu dem folgenden Vorgehen führte.

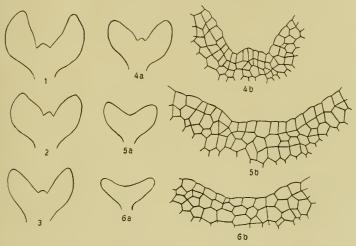


Abb. 11. Entwicklung des fünften Kelchblattes von V. teucrium in aufeinanderfolgenden Stadien. Die Abb. 4b, 5b und 6b stellen stärkere Vergrößerungen von 4a, 5a und 6a dar.

Von einem gewissen Punkte der Achse an unterhalb des Scheitels wurden sämtliche Blüten, die in der Richtung auf den Scheitel zu aufeinander folgten, untersucht, so daß man von älteren zu immer jüngeren Blüten fortschritt. Der Punkt, von dem ausgegangen wurde, war so gewählt, daß die dort sich befindenden Blüten bereits ziemlich weit entwickelt waren, so daß also auch das fünfte Kelchblatt hier schon vorhanden war, sofern es sich überhaupt bildete. Je mehr man nun gegen die Spitze der Traube vorschritt, desto mehr nahm auch die Größe des fünften Kelchblattes ab, und zwar proportional der

Größenabnahme der andern Kelchblätter; schließlich gelangte man zu einem Stadium, bei dem es ganz verschwunden war und sich auch bei den noch folgenden Blüten nicht mehr zeigte, so daß also die Blüte, bei der es zuletzt eben noch bemerkbar war, als diejenige angesehen werden konnte, bei der die Entwicklung des fünften Kelchblattes gerade einsetzte. Da eine größere Anzahl solcher Reihen betrachtet wurde, konnte der Zeitpunkt der Entstehung einwandfrei festgestellt werden (siehe Abb. 11). Immer ergab es sich, daß das hintere Kelchblatt nach den andern Sepalen auftrat. Die zeitliche Differenz war dabei aber weit geringer als bei V. syriaca, größer als bei V. tubingensis, wodurch also die besondere Schwierigkeit bei unserer



Abb. 12 a und b. Kelche von Rasse I
(b) und Rasse II (a) von V. fruticans.



Abb. 13. Vegetationskegel (v) von V. fruticans mit zwei Blütenanlagen.

Untersuchung erklärlich wird, was zusammen mit den nicht seltenen tetrasepalen Kelchen in dem zur Untersuchung benutzten Material zu dieser reihenweisen Untersuchung veranlaßte. Abbildung 11 zeigt die reihenweise Untersuchung und die Stadien, bei denen das hintere Kelchblatt zuerst auftrat. Wir erkennen deutlich, daß die Größendifferenzen der drei hinteren Kelchblätter gleich beim Auftreten des fünften Kelchblattes erheblich größer sind, als bei V. tubingensis.

Veronica fruticans.

Es lagen zur Untersuchung zwei verschiedene Formen vor, welche beide dem botanischen Garten in München entstammten und in Tübingen ausgesät wurden. Die Unterschiede bezogen

sich auf Kelch und Blumenkrone. Beide Rassen hatten fünfblättrige Kelche, Rasse I zirka 90%, Rasse II weniger. Besonders auffallend aber war die Größendifferenz der hinteren medianen Kelchblätter von Rasse I und II. Bei Rasse I war das fünfte Kelchblätt etwa halb so lang als die übrigen, wenn auch erheblich schmäler, es zeigte also den bisher betrachteten Pentasepalen gegenüber keine auffallende Verschiedenheit (siehe Abb. 12b). Bei Rasse II dagegen war das hintere Kelchblätt immer nur in Gestalt eines ganz kleinen, immerhin mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbaren Läppchens vorhanden, welches auf dem Grunde eines breiten Bogens sich befand (siehe Abb. 12a). Daß daneben die Blüten der Rasse I rosa, die der Rasse II blau waren, ist für uns naturgemäß von untergeordneter Bedeutung.

Gehen wir nun zur Entwicklungsgeschichte über und betrachten zuerst die hier besonders eigenartigen Verhältnisse am Vegetationspunkt. Der Sproßscheitel ist von auffallend geringer Größe gegenüber dem der seither besprochenen Arten, und wird bei der Abgliederung der Blütenhöcker zu einem großen Teile aufgebraucht. Schon die zweitälteste Blüte übertrifft ihn um ein beträchtliches an Größe, und ragt deshalb auch ziemlich weit über ihn hinaus (s. Abb. 13). Die Entwicklung der Blüten unterscheidet sich in den meisten Punkten von der Blütenentwicklung bei V. teucrium kaum. Rasse I gleicht ihr auch in der Kelchentwicklung; um so auffallender ist die Besonderheit in der Kelchentwicklung von Rasse II. Das kleine oben erwähnte hintere Kelchblättchen dieser Rasse entsteht bemerkenswerterweise sehr frühzeitig, in extremen Fällen als 3. Kelchblatt (Abb. 14, Taf. I), in andern etwa gleichzeitig mit den seitlichen oder wenig später, im allgemeinen also so, wie das entsprechende Kelchblatt von V. tubingensis, obgleich doch dort das 5. Kelchblatt nahezu so groß ist, wie die hinteren seitlichen. Auf die Bedeutung dieser Besonderheit kommen wir weiter unten zurück.

Veronica Ponae.

Diese Art, zu welcher der Samen ebenfalls aus dem botanischen Garten in München bezogen wurde, besitzt eine tellerförmige Krone (eine Spaltung im hinteren Kronblatt ist ver-

schiedene Male beobachtet worden) mit wenig ausgesprochener Zygomorphie. Der Kelch wurde meist bei makroskopischer Untersuchung vierblättrig gefunden, ab und zu wurde ein hinteres medianes Kelchblatt beobachtet in der Größe dem von V. teucrium gleichend. Dieses meint wohl Walpers (1845 S. 354), wenn er sagt: "Calyx 4—5 partitus, dente quinto minimo". Bei der Feststellung der Entwicklungsgeschichte, die als mit der von V. teucrium übereinstimmend gefunden wurde, fiel nun aber bald auf, daß die beiden hinteren Kelchblätter fast stets durch einen breiten Zwischenraum getrennt waren, ohne daß hier vorerst ein weiteres Kelchblatt sich entwickelt hätte. Erst bei der Untersuchung älterer Blüten zeigte sich, daß die Zellen dieses Zwischenraums sich hervorzuwölben begannen, um ein manch-

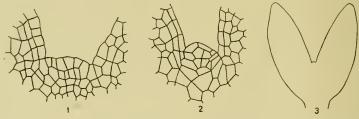


Abb. 14. Abb. 1 zeigt den breiten Zwischenraum an der Basis der beiden hinteren seitlichen Kelchblätter von V. Ponae. Abb. 2 zeigt das stark reduzierte fünfte Kelchblatt von V. Ponae, ebenso Abb. 3 bei geringerer Vergrößerung.

mal nur aus wenigen Zellen bestehendes Rudiment eines fünften Kelchblattes zu bilden (s. Abb. 14). Dieses winzige Kelchblättchen konnte nun bei Untersuchung der fertigen Kelche sehr häufig (in über 50 %) beobachtet werden. Zwischenstufen zwischen diesem kleinen Kelchblatt und dem viel seltener auftretenden großen Kelchblatt konnten nicht gefunden werden, so daß es zweifellos als eine besondere Bildung aufzufassen ist. Ob das große 5. Kelchblatt ebenfalls so spät angelegt wird, wie das kleine, konnte infolge der Seltenheit, mit der es sich findet, nicht festgestellt werden. Was Größe und Anlagezeit aubelangt, stellt dieses Kelchblattrudiment das größte Extrem in der Reduktion dar, das beobachtet worden ist.

Veronica pectinata.

Die Pflanzen, die zur Untersuchung dienten, stammen aus dem Alpinum des botanischen Gartens in Tübingen. Der Kelch ist durch das Vorhandensein von meist fünf Kelchblättern ausgezeichnet; das hintere fünfte Kelchblatt ist verhältnismäßig ziemlich groß (s. Abb. 15). Die Krone besitzt eine etwas längere Röhre als die ausgesprochen tellerförmigen Arten, wie z. B. V. Tournefortii.

Die Entwicklung des Kelches zeigt entsprechendes Verhalten, wie wir es bei V. teucrium gesehen haben, das fünfte Kelchblatt beginnt aber seine Entwicklung im allgemeinen

Abb. 15. Kelch von V. pectinata.

ein wenig früher. Die Entwicklung der Antheren, die bei dieser Art etwas später angelegt werden, scheint einige Besonderheiten zu zeigen, konnte aber infolge Mangels an Material nicht genau festgestellt werden.

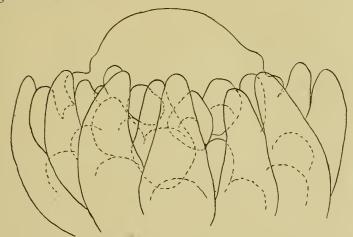


Abb. 16. Vegetationskegel mit Blütenanlagen von V. longifolia.

Veronica longifolia, spicata.

Diese beiden Arten unterscheiden sich im fertigen Zustand von den bisher betrachteten sehr auffallend durch die lange Blumenkronröhre

Wie wir sahen, wurden die Blüten von V. longifolia schon von Noll und Muth eingehend in ihrer Entwick-

lung untersucht. Ich kam bei meinem, aus dem botanischen Garten in Tübingen stammenden Material, im wesentlichen zu demselben Resultat wie diese Autoren. Der Scheitel des Sprosses fällt gegenüber dem der seither betrachteten Arten durch seine bedeutende Größe und die große Anzahl der gleichzeitig sich in Entwicklung befindenden Blüten auf (s. Abb. 16). Bezüglich der Entstehung des Primordiums könnte man nach

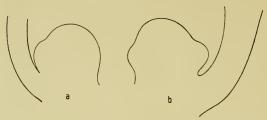


Abb. 17a und b. Primordium von V. longifolia. a mit vorderen Kelchblättern. b mit vorderen und hinteren Kelchblättern.

dem Längsschnitt, den Noll in Abb. 1, Taf. I abbildet, schließen, daß es aus dem Grunde des

Deckblattes
entspringe Nach
meinen Untersuchungen stimmt dies
nicht. Das Primordium entsteht viel-

mehr dicht oberhalb des Deckblattes am Stamme und rückt dann allmählich zwischen Deckblatt und Stamm. Fernerhin konnte

ich auch kein Stadium finden, das mit der Abb. IV übereinstimmen würde, bei der vordere und hintere Kelchblätter gleich groß entwickelt sind; stets waren sie, wenn beide Paare vorhanden waren, deutlich in der Größe verschieden (Abb. 17 b). Ich habe aber auch Stadien gefunden, bei denen nur die vorderen vorhanden waren, und von den hinteren Sepalen noch gar nichts zu sehen war (Abb. 17 a).



Abb. 18. Blütenprimordium von V. spicata mit vorderen Kelchblättern.

Bei V. spicata ist dieser Unterschied in der Kelchblättern. Anlage des vorderen und hinteren Sepalenpaares noch erheblich ausgesprochener; die vorderen Kelchblätter sind oft schon auffallend groß, während die hinteren
noch gar nicht angelegt sind (Abb, 18). Die Angaben
Nolls über Krone. Antheren und Gynäceum stimmen mit
meinen Untersuchungen überein. Gegenüber den Befunden
an den bisher betrachteten Arten ist hervorzuheben, daß die
Antheren besonders spät angelegt werden, und zur Zeit, wenn

die letzten Organe der Blüte auftreten, noch sehr wenig mächtig sind. Es ist dieses Verhalten der Staubblätter im allgemeinen, wie wir noch sehen werden, und wie es andeutungsweise schon bei V. gentianoides hervortritt, bei Blüten mit längerer Blumenkronröhre gefunden worden. Auch das bei V. longifolia nicht allzu häufig auftretende fünfte Kelchblatt zeigte dieselbe Entwicklung wie bei V. teucrium.

Die Blütenentwicklung, der der Sektion Hebe angehörenden V. Andersoni schließt sich an die von V. longifolia an. Andere zu dieser Sektion gehörende Arten konnten nicht untersucht werden.

Veronica maritima, grandis.

Auch diese Arten gehören zu denen mit langer Blumenkronröhre aus der Verwandtschaft von V. longifolia. Die Ent-



Abb. 19a bis d. Blütenprimordium von V. maritima. a und b: mit nur einem vorderen Kelchblatt von vorn und von oben gesehen. c: mit zwei vorderen Kelchblättern. d: etwas älteres Stadium, vordere Kelchblätter ungleich groß.

wicklung zeigt aber eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit im Kelch, die besonders bei V. maritima ausgeprägt ist. Hier geht die Kelchanlage nicht bei jeder Blüte auf dieselbe Art und Weise vor sich. Der Kelch kann entweder in ganz derselben Weise entstehen, wie bei den vorausgehenden Arten Abb. 190 oder aber so, daß von den vorderen Kelchblättern das eine früher auftritt, als das andere, so daß man auf ganz jungen Entwicklungszuständen nur ein einziges Kelchblatt vorfindet (Abb. 19a und b). Dieser dadurch bedingte Größenunterschied in den beiden Kelchblättern zeigt sich auch noch auf älteren Stadien (Abb. 19d), gleicht sich dann aber aus, da er bei der fertigen Blüte nicht mehr aufzufinden war. Auch die hinteren Kelchblätter zeigen manchmal, wenn auch seltener, eine Größendifferenz. Ob diese ebenfalls durch ungleichzeitiges Entstehen

hervorgerufen wird, oder durch Wachstumsunterschiede, konnte nicht festgestellt werden; ebenso sind die Antheren manchmal auf gewissen Entwicklungszuständen ungleich groß, so daß auf eine ungleichseitige Entwicklung der Blütenprimordien zu schließen sein dürfte. Bei weitem nicht so ausgeprägt fand sich eine ungleichzeitige Entwicklung der vorderen Kelchblätter bei V. grandis. Hier zeigt sich das eine Kelchblatt in der Entwicklung manchmal dem andern vorauseilend (Abb. 20); ich konnte jedoch nicht einwandfrei feststellen, ob dies ebenfalls auf einer ungleichzeitigen Anlage oder auf verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit beruht. Bei beiden Arten können aber auch die beiden vorderen Sepalen gleichzeitig entstehen, und zwar ist dies der häufigere Fall.

Veronica incana.

Die Entwicklung dieser ebenfalls zu den mit langer Blumen-



Abb. 20. Primordium von V. grandis mit ungleich großen vorderen Kelchblättern. kronröhre gehörenden Arten aus der Verwandtschaft von V. longifolia ist wiederum ausgezeichnet durch das Verhalten des Kelches. An dem kugeligen Blütenhöcker entstehen wieder die vorderen Kelchblätter zuerst, die sofort sehr stark wachsen und bedeutende Größe erreichen. Das Wachstum ist bei dieser Art in besonders auffallender Weise auf den vorderen Teil des Blütenprimordiums verlegt, und so erscheint auch das vordere Blumenblatt vor den

hinteren Kelchblättern wie bei V. gentianoides (Abb. 20, Taf. II). Die nun sich entwickelnden hinteren Kelchblätter sind daher sehr viel kleiner wie die vorderen (Abb. 21, Taf. II). Der starke Größenunterschied bleibt vorerst noch bestehen, gleicht sich aber dann später mehr aus, so daß im fertigen Zustand der Unterschied kein so großer mehr ist. Nun folgen die anderen Kronblätter, und dann, wenn diese ebenfalls schon ziemlich groß sind, die Antheren und zuletzt das Gynäceum. Charakteristisch ist das weitere Verhalten des Kelches gegenüber den übrigen Blütenwirteln. Der Kelch eilt im Wachstum den letzteren außerordentlich stark voran, so daß diese bald als kleine Teile in einer großen von den Kelchblättern gebildeten Hülle liegen (Abb. 22, Taf. II).

Veronica virginica.

Die Blumenkronen dieser zur Sektion »Leptandra« gehörenden Art sind ebenfalls mit langen Röhren versehen. Der Kelch

ist stets pentasepal; Nuttal (1818, S. 7) sagt für die Gruppe Leptandra »calvx 5 parted«. Auch Rafinesque und Juel fanden dies. Juel (1891, S. 9). Merkwürdigerweise schreibt Bentham in De Abb. 21. Kelch von cand. Prodromus »Calyx saepissime 4- fidus«. Wir haben aber die Materialien aus einer



V. virginica.

ganzen Reihe von botanischen Gärten und von zahlreichen

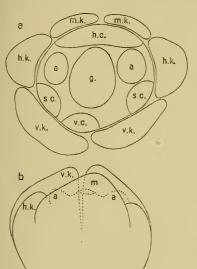


Abb. 22a und b. a: Blütenprimordium von V. virginica mit sämtlichen Blütenphyllomen angelegt (zwei mediane Kelchblätter). b: entsprechende Blüte von hinten gesehen (Buchstabenerklärung s. I-II).

Herbarpflanzen studiert, und stets Pentasepalie festgestellt. Das 5. Kelchblatt ist im fertigen Zustand nahezu ebenso groß wie die beiden hinteren seitlichen Sepalen (s. Abb. 21).

Zu den Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte wurden Exemplare des botanischen Gartens in Tübingen verwendet. In der Entwicklung sind die vorderen Kelchblätter auch hier wieder die zuerst erscheinenden Glieder. Nun folgt aber das mediane hintere Kelchblatt (Abb. 16, Taf. II) und erst hierauf, wenn auch zeitlich nur wenig später, bilden sich die beiden seitlichen hinteren Kelchblätter, wobei wieder eine ungleichzeitige Entstehung vorzuliegen scheint derart, daß das eine früher angelegt wird als das andere (Abb. 17, Taf. II), dies konnte

allerdings nicht sicher festgestellt werden, da kein Stadium gefunden wurde, bei dem nur das eine dieser beiden seitlichen Kelchblätter vorhanden gewesen wäre. Das mediane hintere Kelchblatt eilt nun eine Zeit lang im Wachstum den beiden seitlichen voraus, so daß es zuerst deutlich größer ist wie diese (Abb. 18, Taf. II), und erst später wird es von ihnen eingeholt und ist dann im ausgewachsenen Zustand um ein geringes kleiner. Hier ist also in der Kelchentwicklung ganz auffallend ein großer Nachdruck auf die Hinterseite des Primordiums gelegt. (Vgl. Lehmann, 1918 [5]) und wir haben in V. virginica ein Extrem der Kelchentwicklung innerhalb der Gattung vor uns; als das andere Extrem in dieser Hinsicht könnte V. incana gelten.

Die Kronentwicklung bietet nichts Besonderes. Die Antheren erscheinen nach den Kronblättern und entwickeln sich am langsamsten von allen untersuchten Arten (Abb. 22a und b).



Abb. 23. Kelch von V. Paederota.



Abb. 24. Primordium von V. Paederota mit vorderen und medianen Kelchblättern.

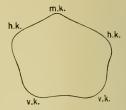


Abb. 25. Blütenprimordium von V. Paederota von oben gesehen.

Veronica (Paederota) Churchillii.

Die Krone der fertigen Blüte besitzt ebenfalls eine lange Blumenkronröhre und gleicht hierin den vorausgehenden Arten. Der Kelch besteht aber stets aus fünf Kelchblättern und zwar ist das fünfte median hinten stehende Kelchblatt ebenfalls kleiner wie die beiden seitlichen, die wiederum kleiner sind als die beiden vorderen Sepalen, also Verhältnisse, wie wir sie bei den meisten Veronicaarten ebenfalls fanden (s. Abb. 23). Der junge Blütenhöcker ist zuerst im Querschnitt elliptisch und nimmt auch die nach vorne zu abschüssige Gestalt an. Darauf entstehen auch hier zuerst die vorderen Kelchblätter und nun folgen hinteres und seitliche gleichzeitig nach, wobei aber das hintere eventuell etwas früher entstehen kann (Abb. 24). Hierauf entstehen die Kronblätter und zwar ebenfalls aufsteigend, dar-

auf folgen die Antheren und zuletzt das Gynäceum. Der Querschnitt des Primordiums zeigt im Laufe dieser Entwicklung an der Hinterseite eine immer größere Breitenzunahme (Abb. 25), auch wachsen die seitlichen Kelchblätter sehr schnell, so daß sie nach einiger Zeit größer sind als die vorderen Kelchblätter, (Abb. 23, Taf. II) und erst später überholen dann die vorderen Sepalen wieder die hinteren.

3. Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen.

Gesamtscheitel.

Die Teile der plastischen Masse des Vegetationspunktes, welche die abgegliederten Blütenanlagen von vornherein einnehmen, sind bei den einzelnen Arten ungemein verschieden. Während in dem einen Extrem (V. fruticans) die jungen Blütenanlagen gleich bei der Entstehung die Hälfte und mehr des Vegetationspunktes aufbrauchen, ist der in einer Blütenanlage aufgehende Teil des Vegetationspunktes im andern Extrem, beispielsweise bei V. longifolia verschwindend klein (Abb. 16). Dazwischen liegen alle Übergänge (vgl. die Bilder für Tournefortii, syriaca und Beccabunga). Die Folge von diesem wechselweisen Verhalten ist die Tatsache, daß im ersten Extrem nur wenige Blütenanlagen gleichzeitig miteinander im Wachstum begriffen sind, im letzten Extrem dagegen sehr viele. Diese weitgehenden Verschiedenheiten bei der Abgliederung der Knospenanlagen vom Vegetationspunkt sind von Interesse, wenn wir sie mit einigen neuerlichen Untersuchungen Schuepps (1917) vergleichen. Dieser Autor hat die vegetativen Vegetationspunkte einer größeren Anzahl von Pflanzen daraufhin untersucht, den wievielten Teil seines Materials ein Vegetationspunkt jeweils an das junge Sproßglied verliert. Er unterscheidet als Extreme den Elodea-Typus, wo jeweils nur 1/10. den Mesembryanthemum-Typ, wo jeweils 9/10 des Materials in der jungen Anlage aufgehen. Wir können hier im reproduktiven Vegetationspunkt einer Gattung ähnliche, wenn auch nicht ganz soweit gehende Extreme unterscheiden.

Betrachten wir weiterhin die gegenseitige Lage von Gesamtscheitel und Scheitel der jungen Knospen, so ist diese

ebenfalls wieder und wohl in Verbindung mit den eben besprochenen Verhältnissen Verschiedenheiten unterworfen. Wir sehen in den meisten der untersuchten Fälle den Gesamtscheitel die jüngsten wie die ältesten Blütenanlagen überragen. Besonders instruktiv zeigt sich das bei V. longifolia und Verwandten, bei Beccabunga und anderen. Ganz anders aber liegen die Verhältnisse wiederum bei V. fruticans. Hier überragen die jungen Knospen gar bald den Vegetationspunkt und während sich sonst erst die späteren Deckblätter über den Vegetationspunkt legen, krümmt sich hier schon das zweite Deckblatt über den Gesamtscheitel hinüber.

Blütenprimordium-Gesamtbild.

Die Blütenprimordien selbst finden wir, zunächst von oben



Abb. 26. Blütenprimordium von V. Beccabunga im Medianschnitt.

betrachtet, annähernd kreisrund bis elliptisch. Im letzteren Falle liegt die größte Achse in der Transversale. Die Länge dieser großen Achse schwankt sowohl von Art zu Art, als auch innerhalb derselben Art, so besitzt z. B. V. hederifolia eine verhältnismäßig lange Achse, während bei V. syriaca der Querschnitt des Primordiums nur wenig von der Kreisform abweicht. Irgendwelche Beziehungen in dieser Hinsicht zu der Gestalt der fertigen Blüte festzustellen, ist mir nicht gelungen. Von einer schlüsselförmigen Vertiefung des Blütenbodens zur Zeit

der Kelchanlage, wie Schumann (S. 424) dies annimmt, habe ich nie etwas gesehen: das Primordium stellt um diese Zeit einen kugeligen Höcker dar, an dessen Grunde die Sepalen abgegliedert werden. Seitlich betrachtet hat das Primordium zunächst eine gleichmäßig gewölbte Gestalt. Dieselbe geht nach und nach in eine dem Deckblatt zugeneigte abschüssige Wölbung über, so daß man im Medianschnitt das folgende Bild bekommt (s. Abb. 26). Bei manchen Arten ist die Neigung größer, bei manchen weniger groß, auch hier natürlich mit Varianten innerhalb der Species. Die Erscheinung der Zygomorphie ist also bereits in der Gestalt des Primordiums ausgeprägt, eine Tatsache, auf die Schumann großen Nachdruck legt; er schreibt

darüber S. 394: »Wie ich schon bei einer früheren Gelegenheit auseinandergesetzt habe, liegt der wesentlichste Faktor, welcher die Entstehung zygomorpher Blüten bedingt, darin, daß der Blütenboden abschüssig wird. (Nur in der Achsel eines Blattes werden diejenigen Bedingungen geboten, welche einen abschüssigen Vegetationskegel zu Wege bringen.)« Einen direkten Zusammenhang zwischen der Größe der Abschüssigkeit und dem Grad der Zygomorphie konnte ich nicht feststellen.

Kelchentstehung.

Betrachten wir zunächst die Entstehung des vierblättrigen Kelches. In der Mehrzahl der Fälle war eine zeitlich mehr oder weniger stark schwankende Differenz im Auftreten von vorderen und hinteren Kelchblättern zu beobachten, derart, daß die vorderen deutlich vor den hinteren zur Anlage kommen. Die zwischenliegende Zeit war eine verschieden große. Den größten Unterschied zeigte V. incana, an die sich dann V. gentianoides, spicata u. a. anschließen. Im Gegensatz dazu ist eine zeitliche Differenz im Auftreten des vorderen und hinteren Sepalenpaares kaum festzustellen bei V. hederifolia und syriaca. Die zahlreichen Zwischenglieder sind aus den Einzeldarstellungen zu entnehmen.

Nicht unerheblich kompliziert wird die Anlage des Kelches durch das Auftreten des fünften Kelchblattes, welches zeitlich in sehr verschiedenem Verhältnis zu den anderen Kelchblättern entstehen kann. Auf die nähere Beschreibung dieser Entstehung werden wir aber später im Zusammenhang noch zurückkommen.

Kronblattentstehung.

Das Entstehen der Kronblätter wurde ganz allgemein als aufsteigend gefunden; vgl. auch Noll, Payer und Muth. Auch hier aber ist der Unterschied der zeitlichen Aufeinanderfolge vom vorderen und hinteren Kronblätt verschieden stark ausgeprägt. Die beiden seitlichen Kronblätter erscheinen stets zwischen vorderem und hinterem Kronblätt. Die Kronblätter sind gleich nach ihrer Anlage durch eine zusammenhängende Gewebeschicht miteinander verbunden. Die Kronröhre entsteht erst sehr spät, zum Teil kurz vor dem Aufblühen, wie dies

schon Noll festgestellt hat. Wenn Spaltungen in den Kronblättern auftreten, so sind diese schon gleich bei der Entstehung zu beobachten.

Staubblätter und Fruchtknoten.

Die Antheren und Carpelle entstehen stets unter sich gleichzeitig. Irgendwelche Besonderheiten sind hierbei nicht zu bemerken; mehr als zwei Antheren konnten in der Entwicklung nicht beobachtet werden, da diese Fälle verhältnismäßig selten sind.

Zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Blütenwirtel.

In der zeitlichen Aufeinanderfolge der Blütenglieder der verschiedenen Wirtel läßt sich die allergrößte Mannigfaltigkeit feststellen. Die regelmäßige Aufeinanderfolge der einzelnen Wirtel, welche bisher in der Literatur für V. speciosa und longifolia festgestellt wurde, ist keineswegs die einzige realisierte Möglichkeit. Die Einzeldarstellungen haben erkennen lassen, wie verschiedenartig die zeitliche Aufeinanderfolge der Glieder der einzelnen Wirtel bei verschiedenen Arten sein kann. Es sei hier außerdem nochmals auf einige Punkte verwiesen. Ganz besonders schwankend wurde das Verhältnis des Auftretens der Antheren zu den übrigen Blütenphyllomen gefunden. Als das eine Extrem in dieser Hinsicht wäre V. hederifolia zu nennen, bei welcher Art die Antheren die sich zuerst entwickelnden Glieder der Blüte darstellen, die dann auch weiterhin durch ein sehr starkes Wachstum ausgezeichnet sind; als das andere Extrem wäre V. longifolia oder V. virginica zu nennen, bei welchen die Antheren nach den Blumenblättern entstehen und nur als kleine Höcker innerhalb der Blütenhülle liegen. Eine allgemein starke Usurpation des Raumes am Blütenprimordium durch die Staubblätter, wie dies Schumann (S. 487) auch für Veronica annehmen will, ist also nicht vorhanden. Je früher die Antheren entstehen, einen desto größeren Raum nehmen sie in der Blüte in Anspruch, so daß man etwa bei Veronica hederifolia mit Schumann übereinstimmen könnte, wenn er sagt, die Mächtigkeit der beiden Antheren lasse die Entwicklung weiterer Staubblätter nicht zu. Ganz anders verhält sich dies aber z. B. bei V. virginica; hier beanspruchen die beiden Antheren so wenig Raum des Blütenbodens, daß für weitere Anlagen noch genügend Platz vorhanden wäre (Abb. 22a), wie auch schon Muth für V. longifolia festgestellt hat. Im allgemeinen war die Regel zu erkennen, daß die Antheren bei langröhrigen Blumenkronen relativ spät, bei Kronen mit kurzer bis nahezu fehlender Blumenkronröhre relativ früh auftraten. Dies ist nicht ohne Bedeutung, da die Länge der Blumenkronröhre von systematisch besonderer Wichtigkeit ist. Vielleicht läßt sich später auf quantitativem Wege diese Beziehung noch schärfer herausarbeiten.

III. Untersuchungen über die inneren Bedingungen der Blütengestaltung der Gattung Veronica.

In einem weiteren Teile wollen wir nun noch versuchen, unsere entwicklungsgeschichtlichen Befunde in Verbindung zu setzen mit mancherlei Daten, welche über Morphologie und Variabilität sowie Vererbung der Veronicablüte bekannt geworden sind, um dadurch nach Möglichkeit die inneren Bedingungen, welche die Blütengestaltung von Veronica beherrschen, weiter zu zerlegen.

Die wichtigste Rolle beim Zustandekommen der für Veronica eigentümlichen Blütengestaltung spielt, wie überhaupt in der Familie der Scrophulariaceen und deren Verwandten, das Zustandekommen der Zygomorphie mit dem im Bunde in erster Linie die Reduktion des median hinteren Kelchblattes, der zwei hinteren Blumenblätter und offenbar auch der Staub- und Fruchtblätter steht.

1. Das Zustandekommen von Zygomorphie und der Reduktionen im Kelch.

Am Zustandekommen der Zygomorphie der Veronicablüte hat zunächst die Reduktion des hinteren Kelchblattes einen hervorragenden Anteil. Mit der phylogenetischen Bedeutung dieser Reduktion, dem Übergang von der Pentasepalie zur Tetrasepalie in der Gattung Veronica hat sich in neuerer Zeit

besonders eingehend Lehmann beschäftigt (1914, 1918 [5]). Wir werden an dessen Untersuchungen hier anzuknüpfen haben. Vorerst müssen wir aber zu diesem Zweck auf die Untersuchungen einiger früherer Autoren eingehen.

Schon im Jahre 1826 hat Duvau, dessen Ausführungen aber bis heute ganz in Vergessenheit geraten sind, auf das verschiedenartige Verhalten des Kelches bei Veronica hingewiesen. Er sagt (S. 172): »Le calice des Véroniques est de forme très variable. Il se compose de quatre et quelquefois 5 sépales réunis à leur base, souvent inégaux... Jusquà présent, cet organe assez homogène dans la première section, ne m' a offert que des caractères d'espèces, ou tout au plus, de groupes comme celui de V. latifolia, austriaca, prostratra etc. et celui des Buxbaumii, agrestis, arvensis, verna, biloba etc.« Duvau zeigt also, wie im Bau des Kelches von Veronica ein Hin- und Herschwanken zwischen den verschiedenen Zahlen 4 und 5 zu beobachten ist.

Besonders bemerkenswert ist dann später in erster Linie die bekannte Stelle in Eichlers Blütendiagrammen (I, 1875, S. 209). Dort heißt es: »Der Kelch der Scrophulariaceen ist dem Typus nach allerwärts fünfzählig, mit dem genetisch 2. Teile der Abstammungsachse zugekehrt. Doch schwindet dieses 2. Glied nicht selten. Bei manchen Arten von Pedicularis und Veronica (z. B. V. latifolia) noch als kleines Zähnchen wahrnehmbar, wird es bei anderen Arten dieser Gattungen spurlos unterdrückt. Die diagonale Kelchstellung jedoch lassen das wahre Verhalten ebenso bestimmt erkennen, als wenn das unterdrückte Blättchen noch wahrnehmbar wäre. Hätten wir einen wirklich vier-, d. h. 2+2zähligen Kelch, so müßten 2 von dessen Teilen median, 2 quer fallen.«

In scharfen Gegensatz zu Eichlers Ausführungen stellt sich Schumann. Ich führe dazu die folgenden Äußerungen an: »Der unpaare Kelchzipfel kommt bei Veronica in den meisten Fällen nicht, bei Melampyrum aber überhaupt nicht zur Entwicklung; erscheint er nur ausnahmsweise bei der ersten Gattung, so mußte man aller Erfahrung nach schließen, daß er als das letzte auch eine von den oberen beiden Kelchabschnitten beiderseits gedeckte innere Stellung haben dürfte. Wenn ihm also Eichler in seinem Diagramm von Veronica (Abb. 119 D) eine

äußere Stellung gab, so geschah dies nur zugunsten einer Theorie, nicht aber auf Grund von Schlüssen, die aus wirklichen Beobachtungen gewonnen waren.« Und weiter findet sich auf Seite 493 folgende Stelle: »Ich habe oben den Bauplan der Scrophulariaceen genauer beleuchtet und gezeigt, daß es genug Blüten in dieser Familie gibt, welche dem Bauplan oder Typus nur noch in sehr bescheidenem Maße entsprechen, endlich existieren einige wie Calceolaria und Veronica, die bis auf den Bau des Fruchtknotens überhaupt kein Merkmal des Bauplans mehr aufweisen.«

Umgekehrt bekennt sich wieder Muth (S. 283) durchaus zu den Anschauungen Eichlers, wenn er sagt: »Verfasser dieser Zeilen muß bekennen, daß er, je länger er sich mit dem Studium der Entwicklung der Blüte der Scrophulariaceen beschäftigt und je öfter er die jungen Stadien miteinander verglichen hat, um so mehr Eichler darin beipflichten mußte, daß bei den Scrophulariaceen ein einheitlicher Bauplan zugrunde liegt. Was nun gerade die Gattung Veronica betrifft, so läßt uns z. B. das bei V. longifolia häufige Auftreten von fünf Kelchblättern, fünf Blumenblättern, drei und mehr Staubgefäßen vermuten, daß auch die Veronicablüte auf das gemeinsame fünfzählige Scrophulariaceen-Diagramm zurückzuführen ist.«

Ganz auf dem Boden dieser Anschauung steht dann aber weiter auch Juel. In seinen Studien über die Veronicablüten, die uns schon mehrfach beschäftigt haben, betont auch er die teils Vier-, teils Fünfblättrigkeit der Veronicakelche und führt dazu eine Reihe weiterer, teils fast vergessener älterer Angaben über Pentasepalie in Veronicakelchen auf, und beschreibt selbst bisher noch nicht Bekanntes. Sodann verfolgt er vor allem den Gefäßbündelverlauf im Kelch, wobei er bei anscheinend rein vierblättrigen Kelchen Rudimente der zuleitenden Gefäßbündelstränge auffindet. Wenn er aber für V. chamaedrys, die er stets vierblättrig findet, aus dem Fehlen eines solchen Rudimentes auf völligen Verlust der Fähigkeit fünfblättrige Kelche auszubilden, schließt, so muß dies ein Irrtum sein, denn Dedecek (1874) und Camus (1886) sahen auch in dieser Art mehrfach Pentasepalie. Auch wir haben zwar, wie Juel, V. chamaedrys fast stets mit nur vier Kelchblättern gefunden, in einem

Falle wurde aber doch auch Pentasepalie angetroffen; es dürfte eben auch hier pentasepale und tetrasepale Rassen geben.

Die Kenntnis der Zahl der Arten mit fünfblättrigen Kelchen ist schließlich durch Lehmann noch erweitert worden (1909, 1914, 1918), so daß heute kaum ein Verwandtschaftskreis innerhalb der Gattung Veronica bekannt ist, in dem nicht pentasepale Arten oder Rassen aufgefunden worden wären.

Vor allem aber konnte Lehmann zeigen, wie zwischen Pentasepalie und Tetrasepalie eine Reihe von Übergängen zwischen-rassenartig auftreten, so daß also Pentasepalie und Tetrasepalie in reiner Form durch Übergänge verbunden sind, in denen beide Formen in verschiedenem Prozentgehalt nebeneinander vorkommen.

Hiernach ist zunächst nicht mehr daran zu zweifeln, daß der Kelch in der ganzen Gattung Veronica zwischen dem Typus der Vier- und Fünfblättrigkeit hinund herschwankt, daß der Übergang von dem einen in den andern Typus ein komplexer Vorgang ist, dessen Zerlegung teils durch die Zwischenrassen angebahnt wurde, zum Teil aber noch weiterer Aufklärung bedarf. Durch meine Untersuchungen konnten hierfür insbesondere nach zwei Richtungen weitere Fortschritte erzielt werden. Einmal konnten Verschiedenheiten in der Entwicklungsgeschichte festgestellt werden, zum anderen waren es Größendifferenzen, welche aufgefunden wurden.

2. Entwicklungsgeschichte und Größe des hinteren Kelchblattes.

Wie aus den obigen Einzeldarstellungen hervorgeht, entsteht das hintere Kelchblatt im Vergleich zu den übrigen Kelchblättern und den anderen Blütenphyllomen zu sehr verschiedenen Zeiten. Wir sehen zunächst bei Leptandra das hintere Kelchblatt nach den zwei vorderen als drittes auftreten: es folgen die beiden seitlichen relativ schnell darauf, doch bleibt das hintere noch im Wachstum eine Zeitlang gefördert, so daß es an Größe die beiden seitlichen vorerst überragt. Erst nach und nach überholen die beiden seitlichen Kelchblätter das hintere, welches im fertigen Kelch schließlich wenig kleiner ist als diese. Hier bei Leptandra liegt also ein besonderer Nach-

druck der Kelchentwicklung auf der Hinterseite des Blütenprimordiums und Leptandra schließt sich insofern an andere Scrophulariaceen (Linaria, Digitalis) an (vgl. dazu Lehmann 1918), ein phylogenetischer Anschluß, welchen Juel auch aus anderen Gründen für Veronica sucht (1891, S. 18).

Ähnlich, wenn auch nicht so ausgeprägt in der frühzeitigen Entwicklung des hinteren Kelchblattes liegen die Verhältnisse bei Paederota, deren Herleitung von Juel in ähnlicher Weise versucht wird.

Betrachten wir dann zunächst das andere Extrem in der Entstehung des hinteren Kelchblattes bei Veronica, so sehen wir in V. ponae diejenige Art, die das am weitesten reduzierte fünfte Kelchblatt aufweist, das häufig nur noch bei mikroskopischer Untersuchung zu erkennen war, und oft nur noch eine Ausbuchtung der Zellen des Zwischenraumes zwischen den beiden hinteren Kelchblättern darstellte. Unterblieb auch diese Ausbuchtung vollends, so ließ doch der breite Raum zwischen der Basis der beiden Kelchblätter, der häufig im entwickelten Kelch zu beobachten war, erkennen, daß hier die Anlage des fünften Kelchblattes vorbereitet worden war, dessen Ausbildung aber dann nicht erfolgt ist. Die Entwicklung dieses Kelchblattrudimentes beginnt, wie zu erwarten war, sehr spät, wenn die gesamten Blütenteile schon weit im Wachstum vorgeschritten sind.

Zwischen diesen beiden Extremen finden sich zahlreiche Zwischenglieder, von denen hier beispielsweise nochmals genannt seien die Gruppe um Teucrium, bei denen das fünfte Kelchblatt sich noch in die Entwicklung der anderen Blütenteile einschiebt, die pentasepale Rasse von Veronica Tournefortii (tubingensis), die aber bereits den Übergang zu V. virginica bildet, da hier das fünfte Kelchblatt zwischen einer Stelle als fünftes und drittes Organ der Blüte schwankt, ebenso V. fruticans, auf deren Besonderheiten wir gleich noch näher zu sprechen kommen werden.

Wie sich dann das fünfte Kelchblatt im Verhältnis zu den übrigen Blütenphyllomen im einzelnen immer wechselnd einschiebt, soll hier nicht nochmals erörtert werden. Ich verweise dazu auf die Einzeldarstellungen. Aus den gesamten ent-

wicklungsgeschichtlichen Ergebnissen geht aber hervor, wie zweifellos das Zusammenwirken von verschiedenerlei Faktoren das Hervortreten des hinteren Kelchblattes beeinflußt.

Besonders deutlich wird dies in dem Fall von V. fruticans. Wir sahen hier zwei Rassen, von denen die eine (Rasse I) das fünfte Kelchblatt noch verhältnismäßig groß anlegte, die andere (Rasse II) dagegen nur noch ein sehr kleines Läppchen ausbildete. Während das große Kelchblatt von Rasse I spät angelegt wurde, begann das kleine von Rasse II schon sehr früh seine Entwicklung. Es ist dies insofern noch besonders außer gewöhnlich, als wir im allgemeinen finden, daß die endgültige Größe ungefähr der Zeit der Anlage entspricht, d. h. je größer das fünfte Kelchblatt im Vergleich zu den anderen Kelchblättern ist, desto früher wird es auch angelegt; auch sonst ist dies ja gewöhnlich der Fall, vgl. z. B. Göbel (1884, S. 186). Wenn nun hier das Verhalten ein gerade umgekehrtes ist, das später sehr klein bleibende Kelchblatt sehr früh angelegt wird, so läßt das doch kaum eine andere Auslegung zu, als daß Zeit der Anlage und endgültige Größe, die sonst parallel gehen, von verschiedenen Faktoren beeinflußt werden. deren wechselweise Kombinationen zu der hier betrachteten auffallenden Erscheinung führt.

Nicht ganz ohne Interesse ist in diesem Zusammenhang auch, daß Juel für seine vierblättrige V. alpina angibt, daß im Kelch noch Reste der Gefäßbündelstränge des fünften Kelchblattes vorhanden sind.

Ganz entsprechende Differenzen beschreibt Juel (S. 11) wohl auch für V. bellidioides. Er sagt: »Bei Veronica bellidioides habe ich teils Blumen mit einem wohl ausgebildeten fünften Kelchblatt gesehen, teils mit einem bemerkbaren Rudiment dieses Blattes, teils mit nur vierblättrigem Kelch.« Ob die Verschiedenheiten auf verschiedene Individuen oder gar Rassen verteilt waren, gibt Juel nicht an. Bei unserem Material war nicht zweifelhaft, daß die eine Form des hinteren Kelchblattes nur in der einen, die andere nur in der anderen Rasse auftrat.

Eingehend wurden dann die Größenverhältnisse der fünften Kelchblätter bei den von Lehmann untersuchten Rassen von V. Tournefortii und deren Bastarden studiert, was zu bemerkenswerten Ergebnissen führte.

Lehmann (1918 [5]) hatte verschiedene Unterarten von V. Tournefortii beschrieben, welche sich teilweise auch durch den Gehalt an pentasepalen Kelchen voneinander unterscheiden. Es kamen drei Sorten zu näherer Untersuchung. So besaß die V. tubingensis 92-98% pentasepale Kelche, V. Aschersoniana in der zu der in Frage kommenden Kreuzung benützten Rasse zirka 10% pentasepale Kelche, V. Corrensiana 1 bis 2% pentasepale Kelche. Bei der Kreuzung zwischen V. tubingensis und Aschersoniana dominierte in F, die Vierblättrigkeit, und auch in F, spalteten nur wenig höher prozentige Formen heraus. In der Kreuzung V. tubingensis und Corrensiana dominierte die Fünfblättrigkeit, in F2 spaltete die Fünfblättrigkeit zum Teil heraus. Es fiel nun zunächst auf, daß die fünften Kelchblätter von V. tubingensis größer waren als die fünften Kelchblätter von V. Aschersoniana und Corrensiana. Eine eingehende Messung, welche nur bei tubingensis und Aschersoniana angestellt wurde, bestätigte den Augenschein in weitgehendem Maße. Es wurden zunächst von beiden Eltern und den Bastarden eine größere Anzahl Kelchblätter gemessen, und zwar wurde stets das mediane fünfte Kelchblatt und eines der beiden seitlichen hinteren Kelchblätter gemessen, und festgestellt, wievielmal dieses seitliche Kelchblatt länger und breiter war, als das fünfte Kelchblatt. Das Ergebnis zeigt folgende Tabelle:

	Längenverhältnis vom medianen zum seitlichen Kelchblatt					Breitenverhältnis vom medianen zum seitlichen Kelchblatt										
	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-5	Mittel- wert	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3.5-4	4-4,5	4,5-5	5~7	Mittel- wert
V. tubingensis V. Aschersoniana property 1935 1936 1937 1938	58 9 8 5 6 9	6 33 5 11 9 7	13 3 2 3 3	5 I	4	1,25 1,95 1,7 1,6 1,58 1,56	6 3 2 3	18 10 4 8 4 6	3 16 4 6 5 2		4 2 1 3	3 1	3 -	6 - - 1	4 -	2,90 2,3 1,99 2,26 2,1

Die Durchschnittswerte sollen nochmals übersichtlich zusammengestellt werden:

	Längen- ver- hältnis	Breiten- ver- hältnis
V. tubingensis V. Aschersoniana V. Aschersoniana V. 1935 1936 1937 1938	1,25 1,95 1,70 1,60 1,58 1,56	1,35 2,90 2,30 1,99 2,26 2,10
Durchschnitt der Bastarde	1,61	2,16

Aus den Zahlen ist zu entnehmen, daß die pentasepale arme Rasse kleine, die pentasepale reiche Rasse große fünfte Kelchblätter besitzt, und daß in F, und F2 die Größe der fünften Kelchblätter intermediär ist. Das ist um so auffallender, als das Prozentverhältnis der fünften Kelchblätter in F, und F, nicht intermediär ist, sondern im Gegenteil den armen Elter Aschersoniana nahezu gleicht. Dieses Ergebnis weist wiederum besonders deutlich darauf hin, wie mancherlei Faktoren bei dem Auftreten des fünften Kelchblattes eine Rolle spielen dürften, eine Tatsache, die uns ja auch schon bei Betrachtung des fünften Kelchblattes von V. fruticans begegnet ist. Hier im Zusammenhang mit den Vererbungsuntersuchungen von V. Tournefortii ist dieser Befund aber von besonderer Wichtigkeit. Die eigentümlichen wechselnden Dominanzverhältnisse der Pentasepalie werden auf diese Weise immerhin dem Bereich einer morphologischentwicklungsmechanischen Erklärung näher gebracht, indem der Übergang von der Vierblättrigkeit zur Fünfblättrigkeit auch morphologisch als komplexer Vorgang erscheint, und somit für den anfänglich scheinbar einheitlichen Übergang von der Fünf- zur Vierblättrigkeit mehr Faktoren, die natürlich in ihrem gegenseitigen Dominanzverhältnis wechselnd können, verantwortlich zu machen sind.

3. Die Blumenkrone.

Auch in der Blumenkrone bietet ja die Gattung Veronica die manigfaltigsten Anhaltspunkte zur Beobachtung des Überganges von der radiären zur bilateralen Symmetrie. Am einfachsten ist der Sachverhalt dargestellt im Anschluß an Eichlers Blütendiagramme. Eichler sagt daselbst bei Gelegenheit der Besprechung der Blüte (S. 220): »Die Corolle (der Scrophulariaceen) ist allgemein fünfzählig, wenigstens dem Typus nach, durch Verschmelzung der beiden oberen Glieder wird sie jedoch nicht selten scheinbar vierzählig (Veronica). Ihre Teile stehen im letzteren Falle quermedian, der obere zeigt sich dabei gewöhnlich breiter, zuweilen ausgerandet oder zweispaltig und läßt hierdurch die Zusammensetzung aus zwei Blättchen erkennen. Aber auch da, wo er den übrigen nahezu oder ganz gleichgestaltet ist, macht die Stellung die Annahme einer Zusammensetzung notwendig.«

Nach der Eichlerschen Darstellung steht also die Krone der Veronicae in der Regel in der Mitte zwischen Vier- und Fünfzähligkeit im Gegensatz zum Kelch, wo in der Regel entweder Vier- oder Fünfzahl vorhanden ist, die Übergangsbildungen aber zurücktreten. Im Prinzip ganz dasselbe findet sich bei Celakovsky (1894, S. 36).

Noch viel näher studiert aber wurde die Krone schon im Jahre 1826 durch Duvau in seiner schon bei Gelegenheit der Kelchbesprechung erwähnten, aber später, wie dort schon gesagt, seither ganz unberücksichtigten Arbeit.

Duvau zeigt, daß das hintere Kronblatt von Veronica, anatomisch betrachtet, verschieden beschaffen sein kann. Es kann einmal seine Genese aus zwei Einzelblättern durch zwei gesondert eintretende Gefäßbündeläste noch dokumentieren; in anderen Fällen tritt nur noch ein Gefäßbündelstrang ins Kronblatt ein. Die Krone ist dann typisch vierzählig geworden. Die Untersuchungen Duvaus wurden an zahlreichen Arten ausgeführt, ich verweise auf das Original. Auf die Untersuchungen Duvaus kommt dann Moquin-Tandon in einer Diskussion der französischen botanischen Gesellschaft im Gefolge eines Vortrags von Duchartre (1855, S. 355) zurück und bestätigt dieselben. Chatin dagegen sucht diese Theorie auf Grund dessen zu widerlegen, daß er bei seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen niemals zwei Höcker für das hintere Kronblatt gefunden habe.

Noll in seiner Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte kommt weder auf Duvau noch auf Chatin zurück. Auch

sonst scheint Duvau vollkommen vergessen zu sein, wenngleich das gleiche Problem, wie wir sofort sehen werden, unterdessen mehrfach eingehend erörtert wurde; sagt doch Goebel (1884, S. 201): »Es ist möglich, daß hier die Oberlippe schon von Anfang an als ein Blatt erscheint, wenigstens ist es so bei Veronica, wo im fertigen Zustande (abgesehen von dem bei manchen Arten vorhandenem fünften Kelchblatt) nur die bedeutende Größe des einen Blumenblattes darauf hindeutet, daß es eigentlich als Ersatz für zwei zu betrachten ist«. Und weiter Velenovsky (1910, III, S 870): »Durch die Verwachsung von zwei Kronblattzipfeln entstand die einfache Oberlippe bei der Gattung Veronica. Hier verweist kein Umstand auf diese Verwachsung. Aber es kommen häufig Blüten dieser Gattung vor, welche faktisch die Oberlippe der Krone in zwei Zipfel geteilt zeigen«. Juel (1891) stellt im Prinzip ganz dasselbe wie Duvau von neuem fest, ohne letzteren zu kennen. Dabei wird indessen eine noch größere Anzahl von Veronicae studiert und eingehender als von Duvau auf die Wichtigkeit dieses Merkmals zur Gruppenbildung innerhalb der Gattung hingewiesen; zahlreiche Abbildungen illustrieren das Ganze. Schon Juel teilt aber für einige Arten mit, daß teils zwei, teils nur ein Nerv in das hintere Kronblatt eintritt, so daß also die ganze Krone dann teils fünf-, teils viernervig, oder aber der Anlage nach teils fünf-, teils vierblättrig ist. Wir würden also dann abermals eine weitere Zerlegung des Übergangs von radiärer zu bilateraler Symmetrie in einer zwischenrassenartigen Form vor uns haben. Ich war ursprünglich, ohne die anmerkungsweise gegebenen Daten Juels nach dieser Richtung beachtet zu haben (vgl. auch Lehmann 1918), zu demselben Ergebnis gekommen. So fand ich bei Veronica teucrium in einem Falle unter 28 studierten Kronen 10 Kronen mit hinten zwei, und neun Kronen mit hinten einem Nervenstamm. Mehr Blumenkronen konnte ich an der betreffenden Rasse nicht studieren, da sie zu damaliger Zeit am Verblühen war. Bei einer von einem anderen Standort stammenden V. teuerium waren alle Kronen stets mit hinten zwei Nervenstämmen.

Ähnlich lagen die Verhältnisse bei einer Rasse von V. longifolia. Von 72 Kronen mit fünfblättrigem Kelch hatten 47 einen Nervenstamm und 25 zwei Nervenstämme im hinteren Kronblatt, dagegen wurde bei 220 Kronen mit vierblättrigem Kelch stets nur ein Nervenstamm gefunden. Näher werden wir diese Fälle noch bei Betrachtung der Korrelationen beschreiben. Von V. syriaca sind zwei Rassen zur Untersuchung gelangt, bei der einen Rasse, die eine blaue Krone besaß, wurde nur ein Nervenstamm im hinteren Kronblatt gefunden, bei der anderen mit weißer Blumenkrone traten sowohl zwei als ein Nervenstamm auf.

So sehen wir also schon in der normal vierzähligen Veronicablumenkrone ein Schwanken vom Typus der Vier- zu dem der Fünfzähligkeit.

Sehr häufig finden wir nun aber auch das hintere Kronblatt geteilt, so daß fünf Kronblätter zustande kommen. Durchaus fünfzählige Blumenkronen mit wirklich geteiltem hinterem Petalum finden wir ja allerdings als Artcharakter nur bei einigen wenigen neuseeländischen Veronicae (vgl. Wettstein in Englers Pflanzenfamilien). Schon Duvau (1826, S. 169) hatte aber dann darauf hingewiesen, daß bei verschiedenen Veronicaarten das obere Kronblatt gelegentlich geteilt ist, und im Laufe der Jahre machen dann zahlreiche Forscher bei verschiedenen Veronicaarten darauf aufmerksam. Es ist aber kaum zu bezweifeln, daß diese fünfblättrigen Kronen mit zwei hinteren Petalen den eigentlichen Ausdruck des normalen Scrophulariaceentypus darstellen.

War nun aber beim Kelch bisher nur ausnahmsweise ein vorderes Kelchblatt aufgefunden worden, noch seltener aber Spaltungen der seitlichen Sepalen, so liegen die Verhältnisse bei der Blumenkrone ganz anders. Vor allem wurde hier eine Verdoppelung des vorderen Kronblattes recht häufig gefunden; außerdem aber auch Spaltungen und Veränderungen in der Korolle in den verschiedensten anderen Richtungen und bei den verschiedensten Arten beschrieben (vgl. dazu Penzig 1890, Lehmann 1909, Bateson und Pertz 1898, Klebs 1906, S. 143).

Nach den Vererbungs- und Korrelationsversuchen von Lehmann ist aber kein Zweifel, daß die Verdoppelung des hinteren Kronblattes und die übrigen Varianten auf verschiedener genotypischer Grundlage beruhen und auch mit den mannigfachen Formen der Pentasepalie in verschiedener korrelativer Verknüpfung stehen; auf letztere werden wir gleich noch zurückzukommen haben.

Über die Variabilitätsverhältnisse in Andröceum und Gynäceum liegen vorläufig keine neueren Untersuchungen vor. Wir wollen deshalb die Einzelbeobachtungen auf diesem Gebiet aus früherer Zeit hier auch nicht heranziehen.

6. Korrelationen.

Bei den zahlreichen in den verschiedenen Blütenwirteln auftretenden Varianten in der Anzahl der einzelnen Glieder lag es nahe, die Frage des gegenseitigen Verhaltens beim Auftreten dieser Varianten näher zu untersuchen. Im allgemeinen wird angenommen, daß Varianten in aufeinanderfolgenden Blütenwirteln gleichartig, also in Korrelation zueinander, entstehen, wenngleich mancherlei Abweichungen von dieser Regel beobachtet wurden (vgl. Lehmann 1918, S. 24ff.). Wie dann auch weiterhin aus Lehmanns Untersuchungen sowohl an V. Tournefortii wie syriaca hervorgeht, kann von einer vollen Abhängigkeit, also absoluten Korrelation zwischen den Varianten in den einzelnen Blütenblattkreisen keine Rede sein. Wir wollen dieses Verhalten der verschiedenen Blütenblattkreise nunmehr im einzelnen studieren.

Fruchtblattkreis.

Die Variationen der Anzahl der Fruchtblätter bei Veronica sind nicht gerade häufig. Immerhin tritt bei verschiedenen Arten gelegentliche Vermehrung der Fruchtblätter auf (vgl. Penzig). Über den Zusammenhang dieser relativ seltenen Variationen mit solchen in anderen Wirteln liegen keine statistischen Angaben vor. Bei V. opaca hat Lehmann eine Rasse mit sehr zahlreichen mehrkarpelligen Gynäceen als plurikarpellat beschrieben. Trotz des manchmal fast 100 proz. Auftretens von Plurikarpellie war im Andröceum keine Veränderung zu bemerken, und im Petalkreis traten nur ganz selten die auch ohne Plurikarpellie gewohnten Varianten auf. Im Kelch, wo ja bei den V. agrestes die Pentasepalie in sehr

hohen Prozentsätzen besonders häufig ist, kamen nur ganz vereinzelte fünfzählige Varianten vor. Als Beispiel seien die folgenden Zahlen angeführt: Es entfielen auf Blüten mit

Karpellen:	2	3	4	5
vierblättrige Kelche fünfblättrige Kelche		1321	287	43

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß mit der Plurikarpellie durchaus nicht etwa eine erhöhte Sepalenzahl Hand in Hand geht. Eine Korrelation liegt nicht vor. Aber auch eine einseitige Abhängigkeit der Staubblattzahl von der Karpellzahl oder umgekehrt ist nicht zu konstatieren.

Andere Fälle mit hohem Gehalt pluricarpellater Gynäceen sind mir nicht bekannt geworden, so daß keine Gelegenheit zu weiteren Studien geboten war.

Staubblattkreis.

Im Andröceum wird die Zweizahl der Staubblätter im allgemeinen sehr streng beibehalten. Sie bleibt auch dann zumeist bestehen, wenn in den anderen Kreisen noch so weitgehende Variabilität vorhanden ist. Derselbe Eindruck äußert sich auch in den Worten Dedeceks (1872, S. 20): »Auffallend ist, daß genannte anomalietragende Veronicaarten, ihrem Staminapaar so treu verharrend, auch diesen Kreis nicht zu vermehren trachten. Welch ein verborgener Trieb des Zellgewebes mag wohl solches verursachen?«

Und doch treten, vielleicht auch unter bestimmten, uns durchaus unbekannten Bedingungen, korrelative Einflüsse zwischen Andröceum und den übrigen Blütenwirteln hervor. Wenn Bateson (1891, S. 397) mitteilt, er habe bei seinen Blüten von V. Tournefortii mit drei Petalen in einem Falle auch drei Staubblätter gefunden, so kann man da noch nicht von Korrelation sprechen, da diesem einen Falle sowohl in Batesons als in Lehmanns Kulturen viele Tausende dreiblättriger Kronen mit zwei Staubblättern gegenüber stehen und andererseits auch vierblättrige normale Kronen mit drei Staubblättern vorkommen. Immerhin habe auch ich mehrfach mit dreiblättrigen Kronen drei Staubblätter zusammen gefunden. Sodann aber berichtet

auch Schlechtendal (1846, S. 493) für V. longifolia über vermehrte Bildung von Staubblättern (3—4), bei oft gleichfalls vermehrter Bildung von Perigonteilen (5—6), welche aber auch in ihrem gewöhnlichen Verhältnis mit vermehrten Staubgefäßen vorkamen. Dasselbe teilt mir auch Prof. Lehmann von einer am Bienitz bei Leipzig gefundenen Rasse von V. prostrata mit, welche sehr zahlreiche Anomalien in Kelch und Krone aufwies, und dabei häufig auch Vermehrung im Andröceum zeigte. Es ist also wohl möglich, daß in manchen Fällen auch hier die starre Zweizahl korrelativ oder einseitig beeinflußt durch Veränderung in den anderen Kreisen mit variiert. Worauf diese Verhältnisse beruhen, bleibt derzeit noch ungeklärt.

Kron- und Kelchblattkreis.

Ganz offenbar aber wurden die Korrelationen zwischen Kelchund Blumenblattkreis in Lehmanns Untersuchungen bei V. Tournefortii und syriaca, über welche in vorläufiger Form 1917 und 1918 [5] berichtet wurde. Bei V. Tournefortii, wo ein vorderes überzähliges Kelchblatt nicht beobachtet wurde, zeigte sich im besonderen eine enge Korrelation zwischen Auftreten von hinterem Kelchblatt und Verdoppelung des hinteren Kronblattes, bei V. syriaca zeigte sich eine ähnliche Korrelation auch zwischen Verdoppelung des vorderen Kronblattes und einem vorderen fünften Kelchblatt. Bei der variantenreichen Rasse von V. syriaca sind diese Korrelationen besonders auffallend, da die allgemeinen Beziehungen zwischen Sepal- und Petalvariationen in dieser Rasse sehr geringe sind. »Obgleich Blüten mit zwei vorderen Kronblättern in vierblättrigen Kelchen dieser Rasse mehr als fünfmal so häufig sind, als Blüten mit zwei hinteren Kronblättern (1509, 279), ist in Blüten mit hinterem fünften Kelchblatt umgekehrt das hinten verdoppelte Kronblatt 2¹/₂ mal so häufig, als das vorn verdoppelte Kronblatt (30:75).« (Der betreffende Passus ist im Original falsch gedruckt.)

Nach den früher geläufigen Anschauungen wäre ja nun zunächst zu bedenken gewesen, ob rein mechanische Druck- oder ähnliche Verhältnisse die Korrelation zustande bringen könnten. Man konnte ja denken, daß die Anlage des fünften Kelchblattes auf die Anlage des hinteren bzw. vorderen Kronblattes einen

Druck ausübte, und so eine Teilung der Anlage desselben zustande brächte, etwa, wie man es sich beim Zustandekommen der Zweikieligkeit des Gramineenvorblattes vorstellt. Ganz allgemein wäre zwar dabei zu überlegen, daß in der ganzen Sektion Pentasepala das hintere fünfte Kelchblatt in der Regel vorhanden ist, eine regelmäßige Teilung des hinteren Kronblattes aber durchaus nicht stattfindet. Nun ist das hintere Kelchblatt bei V. teucrium und Verwandten aber zumeist relativ klein: es wäre denkbar, daß die Anlage hier nicht genügte, um die Teilung hervorzubringen. Bei V. syriaca und Tournefortii, oder überhaupt in den Fällen, wo Teilung des hinteren Kronblattes zustande kommt, lägen die Verhältnisse aber aus irgendwelchen Gründen anders. Bei weiterer Verfolgung dieser Frage fiel zunächst sehr häufig am hinteren Ende des Kronblattes von V. teucrium eine Einbuchtung auf. Man konnte denken, daß etwa diese in kausalem Zusammenhang mit der Anlage des fünften Kelchblattes gebracht werden könnte. Um der Sache näher zu treten, wurden bei einer Rasse, welche teils vier-, teils fünfblättrige Kelche besaß, die Anzahl der eingebuchteten Kronblätter, welche auf Blüten mit tetrasepalen und solche mit pentasepalen Kelchen entfielen, untersucht.

	Kelch vierblättrig	Kelch fünfblättrig
hinteres Kronblatt mit Einbuchtung ohne Einbuchtung	17 35	19 42

Wie aus der Tabelle hervorgeht, konnte ein Zusammenhang der Einbuchtung mit der Pentasepalie nicht ermittelt werden.

Die weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung lehrte aber dann noch eindringlicher, daß so primitive Zusammenhänge mechanischer Natur sicher nicht statthaben können. So sehen wir bei V. virginica stets fünf Kelchblätter auftreten. Das median hintenstehende Kelchblatt wird schon sehr früh angelegt, bereits als drittes Organ der Blüte, und ist schon ziemlich groß, wenn die Kronblätter sich zu entwickeln beginnen. Trotzdem wurden aber bei den von mir untersuchten Blüten nie Spaltungen oder Teilungen im hinteren Kronblatt beobachtet.

Bei V. teucrium und syriaca liegen die Verhältnisse gerade

umgekehrt. Das fünfte Kelchblatt erscheint erst nach Anlage der Kronblätter, so daß also eine etwaige Teilung im hinteren oder vorderen Kronblatt bereits zu beobachten ist zu einer Zeit, wo das fünfte Kelchblatt noch gar nicht angelegt ist, so daß die Teilung also unmöglich direkt durch das fünfte Kelchblatt hervorgebracht werden kann.

Um aber dann gar keine Zweifel aufkommen zu lassen, wurden bei solchen Formen, wo, wie bei V. syriaca einmal vier- und einmal fünfblättrige Kronen auftraten, die gegenseitigen Zeitverhältnisse des Auftretens von fünfpetalen-, bzw. vierpetalen- und fünf-, bzw. viersepalen Kronen untersucht. Man hätte ja denken können, daß die zeitliche Anlage vom fünften Kelchblatt und hinteren Kronblatt sich verschob, daß, wenn ein fünftes Kelchblatt auftrat, und dazu Fünfpetaligkeit, das Kelchblatt vielleicht früher entstünde oder das Kronblatt später, als wenn eine vierpetalige Krone auf einen pentasepalen Kelch folgt. Anhaltspunkte in dieser oder einer ähnlichen Richtung, welche auf mechanische Beeinflussung hätten schließen lassen, wurden aber trotz großer, auf solche Untersuchungen verwandter Mühe nicht erlangt. Bei V. syriaca, wo diese Frage besonders eingehend verfolgt wurde, wird das fünfte Kelchblatt stets erst als letztes, immer erst nach der Anlage des oder der hinteren Kronblätter angelegt, und, sofern zwei hintere Kronblätter auftreten, sind die beiden Anlagen für diese schon vorhanden, wenn das hintere Kelchblatt noch gar nicht zu bemerken ist.

Aber auch die gegenseitige Lage von Kelch- und Kronblättern sprechen durchaus gegen eine einfache mechanische Beeinflussung beider Kreise, da die Kelchblätter tiefer am Primordium stehen, und die Entfernung zwischen dem fünften Kelchblatt und dem entsprechenden Kronblatt bei der Anlage so groß ist, daß an gegenseitige mechanische Beeinflussung nicht gedacht werden kann. Die die Korrelation der Zahlenverhältnisse in Kelch und Krone bedingenden Ursachen sind sicher nicht rein mechanischer Natur, sondern liegen erheblich tiefer. Das erhellt auch aus den Nervaturverhältnissen der Krone in ihrer Beziehung zum Kelch.

Wir sahen, daß die Zweinervigkeit der hinteren Kronblätter bei einzelnen Arten nicht immer konstant zu sein braucht, daß ein Umschlagen von Zweinervigkeit in Einnervigkeit hier und da zu beobachten ist. Ich habe nun auch ihm Kelch bei von der Fünf- zur Vierzahl umschlagenden Rassen in einigen Fällen die Anzahl der auf vier- und der auf fünfblättrige Kelche entfallenden vier- und fünfnervigen Kronen festgestellt. Das Ergebnis ist aus folgender Tabelle zu ersehen.

		Kelch vierblättrig	Kelch fünfblättrig
V. teucrium	Einnervigkeit	9	0
• •	Zweinervigkeit	9	10
V. longifolia	Einnervigkeit	220	47
*)	Zweinervigkeit	0	25

Enge korrelative Beziehungen zwischen Pentasepalie und Fünfnervigkeit der Krone sind nach diesen Zusammenstellungen nicht zu bezweifeln. Daß hier mechanische Einflüsse ausgeschlossen sind, liegt ja auf der Hand. Wir werden auch diese korrelativen Beziehungen also ohne Zweifel in unbekannten, inneren Bedingungen zu suchen haben.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die einzelnen Untersuchungen ergaben, daß die Blütenentwicklung bei den verschiedenen Arten der Gattung Veronica in wechselnder Weise zustande kommt. Der bisher von Payer und Noll beschriebene Entwicklungstypus ist nicht der einzige. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Phyllome in den einzelnen Wirteln ist erheblichen Schwankungen unterworfen und die morphologisch scheinbar so einheitliche Veronicablüte kommt auf recht verschiedenen Wegen zustande. Die Einzelheiten sind aus der Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zu ersehen.

Die Ausbildung der Zygomorphie und die damit zusammenhängende Reduktion des hinteren Kelchblattes geht stufenweise vor sich. Es ist kein einziger Schritt von der Vierblättrigkeit zur Fünfblättrigkeit. Die verschiedensten Zwischenstadien zwischen der Vier- und Fünfblättrigkeit lassen sich bei verschiedenen Arten und Rassen beobachten. Sowohl die zeitliche Anlage des fünften Kelchblattes, seine endliche Ausbildung, als der Prozentgehalt

des Auftretens, sind erheblichen erblichen Unterschieden unterworfen. Es läßt sich also die Abwandlung des Blütentypus und damit die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte auf innere Bedingungen erblicher Natur zurückführen.

Auch die zweifellos vorhandenen Korrelationen der Varianten in den einzelnen Blütenwirteln sind, wie durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen außer Zweifel gestellt wurde, nicht auf mechanische Ursachen zurückzuführen. Auch hier weisen unsere Untersuchungen auf tiefer liegende innere Bedingungen hin, deren Klärung weiteren Studien vorbehalten bleiben muß.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut in Tübingen ausgeführt unter Leitung von Herrn Prof. Lehmann. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Lehmann meinen herzlichen Dank aussprechen für die vielen wertvollen Ratschläge bei den Untersuchungen, und die freundliche Unterstützung bei der Beschaffung des Materials.

Literatur-Verzeichnis.

Bateson, W., On Variations in the floral Symmetry of certain Plants having irregular Corollas. Journ. of the Linnean Soc. 28. 1892. Botany. S. 386. Bateson and Pertz, Notes on the inheritance of Variations in the corolla of

V. Buxbaumii. Proc. Cambr. Philos. Soc. 10. Pt. II. 1898. S. 78.

Bentham, Sciophulariaceen in De Candolles Prodromus. 10, 457.

Braun, A., und Schimper, C., Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung nebst Andeutung der hauptsächlichen
Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maße. Flora. 1835. 1, 145.

Bruhin, Th. A., Teratologische Beiträge. Verh. d. k. k. zool. botan. Gesellschaft in Wien. 1867. 17.

Camus, Les Véroniques et leurs altérations morphologiques. Revue de Bot. 1886. Celakovsky, Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitzgsber. k. böhm. Ges. 1894.

Chatin, Sur l'organogénie de l'androcée des Scrophularinées. Bull. soc. bot. France. 1873. 20. Compt. rend. 1874.

Dedecek, Botanische Betrachtungen im Jahre 1873. Österr. bot. Zeitschr. 1874. 24, 174.

Duchartre, Note sur des fleurs monstrucuses de Veronica teucrium. Bull. soc. bot. France. 1856. 3, 365.

Duvau, Considérations générales sur le genre Veronica et sur quelques genres des familles ou sections voisines. Ann. sc. nat. Bot. 1826. S. I. Sér.

Eichler, Blütendiagramme. 1875.

Freyhold, Über Symmetrieverhältnisse und Zygomorphismus der Blüten. Jahresber. über die höhere Bürgerschule zu Eupen. 1874.

Goebel, Organographie. 1898; 2. Aufl., 1913-1915.

 Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenks Handbuch der Botanik. 1884.

Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. 1868.

Juel, O., Studier öfver Veronica Blomman. Acta horti Bergiani. 1891.

Klebs, Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. 42.

Kraft, Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceenblüten. Flora. 1917. 109, 283.

Lang, Zur Blütenentwicklung der Labiaten, Verbenaceen und Plantaginaceen. Bibl. Bot. 1906. Heft 64.

Lehmann, E., I. Über Zwischenrassen in der Veronicagruppe agrestis. Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1909.

-, 2. Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veionicagruppe agrestis. Ebenda. 1914.

—, 3. Vererbungsversuche mit Veronica syriaca Roem u. Schultes. Ber. d. d. bot. Ges. 1917.

-, 4. Variabilität und Blütenmorphologie. Biol. Centralbl. 1918. 38.

—, 5. Die Pentasepalie in der Gattung Veronica und die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918.

Murbeck, Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulatiaceenblüte. Inaug. Dissertation.

Fünfstücks Beiträge z. wissensch. Bot. 1899. 3.
Noll, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte. Inaug.-Dissertation. Marburg. 1883.

Nuttal, Genera of Amer. Plants. Philadelphia. 1818.

Payer, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. 1857.

Penzig, Pflanzenteratologie. 1890, 1894.

Rafinesque, Ann. Génér. des Sciences phys. 6, 97.

Schlechtendal, Monstrositäten. Bot. Zeitg. 1846. S. 492.

Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. 1890.

Schuepp, Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel des Vegetationspunktes. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. 57.

Schwendner, Mechanische Theorie der Blattstellung. 1878.

Trachsel, Botanische Bemerkungen. Flora. 1827. S. 481.

Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 1910.

Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. 31, 391.

Walpers, Repert. Botanices system. 1845. 3, 354.

Watzl, V. prostrata, tencrium u. austriaca S. Abh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. 1910. 5_{\bullet}

Wettstein, Scrophnlariaceen in Engler-Prantls Nat. Pflanzenf.

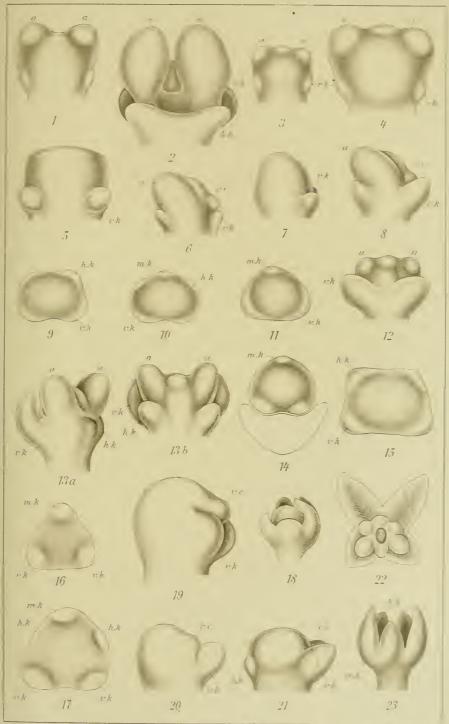
Tafelerklärung.

Die in der Tafel gebrauchten Buchstaben sind folgendermaßen zu deuten:

- v. k. = vordere Kelchblätter.
- h. k. = hintere Kelchblätter.
- m. k. = medianes Kelchblatt.
- v. c. = vorderes Kronblatt.
 - a = Anthere:
 - g = Gynäceum.
- Abb. 1. Blütenprimordium von V. hederifolia; Antheren treten schon stark hervor, die Kelchblätter beginnen sich anzulegen.
- Abb. 2. Eine etwas weiter entwickelte Blitte von V. hederifolia; sämtliche Teile der Blüte sind bereits angelegt.
- Abb. 3, 4 und 5. Drei gleichalte Entwicklungsstadien von V. syriaca, das verschiedene Verhalten von Antheren und Kelchblättern in der Entwicklung zeigend.
 - Abb. 6. Blütenprimordium von V. syriaca von der Seite gesehen.
 - Abb. 7. Blütenprimordium von V. Tournefortii mit vorderen Kelchblättern.
- Abb. 8. Blütenprimordium von V. Tournefortii mit vorderen und hinteren Kelchblättern, Antheren und vorderem Blumenblatt.
- Abb. 9. Primordium von V. tubingensis von oben gesehen mit vorderen und hinteren Kelchblättern.
- Abb. 10. Primordium von V. tubingensis von oben gesehen mit vorderem und medianen Kelchblatt.
- Abb. 11. Primordium von V. tubingensis von oben gesehen mit vorderen und medianem Kelchblatt.
- Abb. 12. Blütenprimordium von V. chamaedrys, die vorderen Kelchblätter (hintere waren noch nicht vorhanden) und Antheren zeigend.
- Abb. 13a und 13b. Eine etwas weiter entwickelte Blüte von V. chamaedrys von der Seite und von vorne gesehen.
- Abb. 14. Blütenprimordium von V. fruticans, Rasse II, mit vorderen und medianem Kelchblatt.
- Abb. 15. Blütenprimordium von V. fruticans, Rasse I, mit vorderen und hinteren Kelchblättern.
 - Abb. 16. V. virginica mit vorderen und medianem Kelchblatt.
 - Abb. 17. V. virginica mit vorderen, hinteren und medianem Kelchblatt.
 - Abb. 18. Dasselbe Stadium von der Seite gesehen.
- Abb. 19. Primordium von V. gentianoides mit vorderen Kelchblättern und vorderen Kronblättern.
- Abb. 20. Primordium von V. incana mit vorderen Kelchblättern und vorderen Kronblättern.
- Abb. 21. Primordium von V. incana mit vorderen und hinteren Kelchblättern. und vorderen Kronblättern.
- Abb. 22. Primordium von V. incana mit sämtlichen Blütenteilen; Kelch eine große Hülle bildend.
 - Abb. 23. Kelch von Paederota Churchillii.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
 - 1. Die fertige Veronicablüte.
 - 2. Bisherige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte.
- II. Entwicklungsgeschichtliche eigene Untersuchungen.
 - 1. Material und Methode.
 - Einzeldarstellungen: V. hederifolia. V. syriaca. V. Tournefortii. V. polita, arvensis, glauca, chamaedrys, beccabunga. V. gentianoides. V. teucrium, prostrata, austriaca, multifida, armena. V. fructicans. V. Ponae. V. longifolia, spicata. V. maritima, grandis. V. incana. V. virginica. V. (Paederata) Churchillii.
 - Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen: Gesamtscheitel. Blütenprimordium-Gesamtbild. Kelchentstehung. Kronblattentstehung. Staubblätter und Fruchtknoten. Zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Blütenwirtel.
- III. Untersuchungen über die inneren Bedingungen der Blütengestaltung der Gattung Veronica.
 - 1. Das Zustandekommen von Zygomorphie und der Reduktionen im Kelch.
 - 2. Entwicklungsgeschichte und Größe des hinteren Kelchblattes.
 - 3. Die Blumenkrone.
 - 4. Korrelationen: Fruchtblattkreis. Staubblattkreis. Kron- und Kelch blattkreis.
- IV. Zusammenfassung.



Jan Frider

finet v Fis r

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Fischer Julius

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der

Veronicablüte. 113-162