PRESLIA (PRAHA)
42 : 249—255, 1970

Die Spornentwicklung der Blüte von *Delphinium* TOURN. (*Ranunculaceae*)

Ontogenetický vývoj květní ostruhy u rodu *Delphinium* TOURN. (*Ranunculaceae*)

Lothar Benzing*

Eingegangen am 17. Januar 1970

Abstrakt — Die Entwicklungsgeschichte des *Delphinium*-Spornes wird am Beispiel von *Delphinium elatum* beschrieben. 1. Kelch- und Nektarsporn bilden sich zu einem synorganisierten System aus, ohne im Laufe der Ontogenese räumlich-mechanisch miteinander Kontakt zu bekommen. 2. Die histologische Untersuchung der beiden Spornarten ergibt, dass der nektarogene Petalensporn sich durch ungerichtete Teilungen der Mesophyllzellen vergrössert, während das gespornte Sepalum durch antiklinale und nur wenige periklinale Teilungen einen Grössenzuwachs erfährt. 3. Im Zusammenhang mit der Tätigkeit der Nektar-Sezernierung behalten die Mesophyllzellen des Petalenspornes auch im ausdifferenzierten Zustande eine polyedrische Struktur und verharren in einer aktiven Form, während die Zellen des Kelches sich abrunden und so ± grosse Interzellularen entstehen lassen. 4. Eine neue Zählung für Diagramme der *Delphinium*-Blüte mit octomerer Korolle wird vorgeschlagen: Richtet man sich nach der chronologischen Entstehungsfolge und nicht nach dem 3/8-Zyklus, so erhält man für derartige Blüten dieselbe Zählung wie für pentamere.

Einleitung

Ein gutes Untersuchungsobjekt für Fragestellungen nach koaptativen Beziehungen und korreliertem Wachstum im Blütenbereich bieten die drei zygomorphen Ranunculaceen-Gattungen *Aconitum* TOURN. ex L., *Consolida* S. F. GRAY und *Delphinium* TOURN., bei denen die Korrelationen der einzelnen Blütenteile relativ leicht überschaubar sind. Uns soll hier besonders die *Delphinium*-Blüte interessieren, deren Sporn aus zwei Blättern besteht, die genau ineinander passen und sich zu einer funktionellen Einheit zusammenfügen. Die beiden gespornten Phyllome sind aber phylogenetisch verschiedener Herkunft; das äussere Blatt hat sich — nachweisbar noch bei vielen Ranunculaceen — aus Hochblättern, das innere aus Staubblättern modifiziert. Möglicherweise hat sich das harmonische Zusammenwirken der Blätter zu einem einheitlichen Organsystem auf zwei Wegen abgespielt. Einerseits könnte das Wachstum durch Mechanomorphose erfolgt sein; das würde bedeuten, dass der innere Sporn den äusseren zu einer bestimmten Ausgestaltung induziert, und zwar durch Berührungsreize. Auffallend ist, dass sich nicht nur an den Flanken des Sepalenspornes, sondern auch an dessen Spitze ein Abdruck der darunterliegenden Petalensporne abzeichnet, obwohl die inneren Sporne nicht bis in die Spitze des äusseren reichen (Abb. 2: d—f). Andererseits ist es aber auch vorstellbar, dass eine solche komplexe Organisation nicht allein durch Berührungsimpulse erreicht wird, sondern es läge dann

* Adresse: 65 Mainz, Am Gonsenheimer Spiess 10, Bundesrepublik Deutschland.

ein koaptatives Wachstum vor, das auf einer von vorneherein oder durch gegenseitige physiologische Induktion koordinierten Determination beruht. Durch Eingriffe in die Blütenorganisation im Laufe der Ontogenese kann man Aufklärung über das Zustandekommen derartiger Organsysteme erwarten. Bevor man an solche Experimente herangeht, ist es notwendig, die einzelnen Phasen der Ontogenese genau zu kennen. Dazu soll die vorliegende Arbeit beitragen.

Die Familie der Ranunculaceen hat schon oft das Interesse der Systematiker erweckt, weil sie „. . . infolge der Eigentümlichkeiten ihres Blütendiagrammes eine besondere Stellung im Systeme der Phanerogamen einnimmt . . ." (TRAPL 1912 : 277). Besonders eingehend untersucht wurden die zygomorphen Gattungen *Aconitum*, *Delphinium* und *Consolida*, die man in die Subtribus *Delphiniinae* einreiht. Die systematische Stellung dieser drei Gattungen hat sich allerdings mehrfach geändert. Das heute vorherrschend anerkannte System von JANCHEN (1949) geht auf das von PRANTL (1894) zurück.

Ein weiteres wichtiges Merkmal ausser der Zygomorphie, das zu einer Abgliederung führte, ist das Vorkommen von Nektarblättern, die man bei allen drei Genera findet. Die Bezeichnung für diese Blätter ist heute noch nicht einheitlich. SCHLEIDEN (1861 : 448) spricht von einer Nebenkrone (Paracorolla), PRANTL (1888 : 232) aber schreibt den Delphinien „. . . ein einfaches, bald mehr kronenartiges, bald mehr kelchartiges Perigon mit Honigblättern . . ." zu. Dass diese Blätter im Dienste der Sekretion stehen, hatte auch schon TREVIRANUS (1817 : 5) erkannt, der sie als Nectarien ansprach.

Um künftighin zu einer einheitlichen Benennung zu gelangen, schlägt HIEPKO (1965 : 371) vor, die Nektarblätter als Petala und den sie umgebenden äusseren Kreis als Sepala zu bezeichnen. Den Ausdruck Petala findet man bereits bei DE CANDOLLE (1818 : 340), SPRENGEL (1825 : 616), ENDLICHER (1836 : 849) und EICHLER (1878 : 164).

Die drei Gattungen unterscheiden sich ganz deutlich im Bau der Petalen: *Aconitum* besitzt nur zwei entwickelte Petalen, die nach oben, also adaxial gerichtet sind; *Delphinium* hat deren vier und *Consolida* nur eines. Über die Herkunft der Petala war man sich lange Zeit im Unklaren. „Unumstritten ist im allgemeinen . . . die staminale Herkunft der ‚Kronblätter' bei einer Reihe von Ranunculaceen . . .", schreibt NELSON (1954 : 132), und auch SCHRÖDINGER (1909) hatte in ihnen Staminalglieder gesehen. Doch wurden auch Stimmen laut, die bei den Petalen Hinweise für deren Hochblattnatur gefunden haben wollten (DUCHARTRE 1877, GLÜCK 1919, NEUMAYER 1924).

Die Stellung der Petalen im Gesamtblütenaufbau gab ebenfalls zu Diskussionen Anlass. BRAUN (1858) vertrat die Ansicht, dass die Petalen in der Verlängerung der Staubblattzeilen stehen. Ihm schliesst sich SCHRÖDINGER (1909) an, wenn er von „episepalen" Kronen bei *Nigella*, *Aconitum* und *Delphinium* spricht. EICHLER (1878 : 165) hingegen war der Auffassung, dass die 5 Petalen bei *Consolida* mit den 5 Sepalen alternierten.

Material und Methoden

Es wurden Blüten folgender *Delphiniinae* untersucht: *Delphinium elatum* L., *D. staphisagria* L. *D. ajacis* L., *Consolida regalis* S. F. GRAY und *Aconitum napellus* L. Das Frischmaterial der Pflanzen stammte aus dem Botanischen Garten der Universität Mainz. Um Komplikationen zu vermeiden, wurden die Blüten der verschiedenen Arten jeweils aus einer einzigen Gartenrasse genommen.

Die Schnitte von *D. elatum* für die histologischen Untersuchungen wurden nach der Paraffinmethode hergestellt und mit Haematoxylin nach DELAFIELD gefärbt. Ein Teil der Zeichnungen wurde nach Mikrophotographien mit Ortholux und Leica angefertigt.

Blütenontogenese von *Delphinium elatum*

Präpariert man etwa 200 bis 300 µm grosse Blütenprimordien von *Delphinium elatum* auf, so erkennt man nach Entfernung der beiden Vorblätter drei kleine Vorwölbungen, die den äusseren Sepalenkreis darstellen. Das erste Kelchblatt entsteht abaxial, das zweite adaxial und das dritte neben dem ersten, also wiederum abaxial. Bei einer Grösse von 350 µm erscheint über einem Vorblatt zwischen Sepalum 1 und 3 das vierte und diesem opponiert

das fünfte Sepalum (Abb. 1: a, b). Von ihnen ist das zweite Kelchblatt zur Abstammungsachse hin orientiert, während das erste und dritte ihm gegenüber in einem Vorblattzwischenraum nebeneinander liegen. Erst wenn das Blütenprimordium etwa 2 mm gross ist, bemerkt man an der Basis des Sepalums eine schwache Aussackung, die sich dann langsam vergrössert. Bis zum Beginn der Spornbildung wird das Wachstum des Kelchblattes allein von der Spreite bestritten. Die Sepalen verlängern und verbreitern sich stark im Laufe des Wachstums, bleiben dicht auf den darunterliegenden Petalen liegen und neigen an der Blütenspitze zusammen. Erst bei der Efflorescence entfalten sie sich.

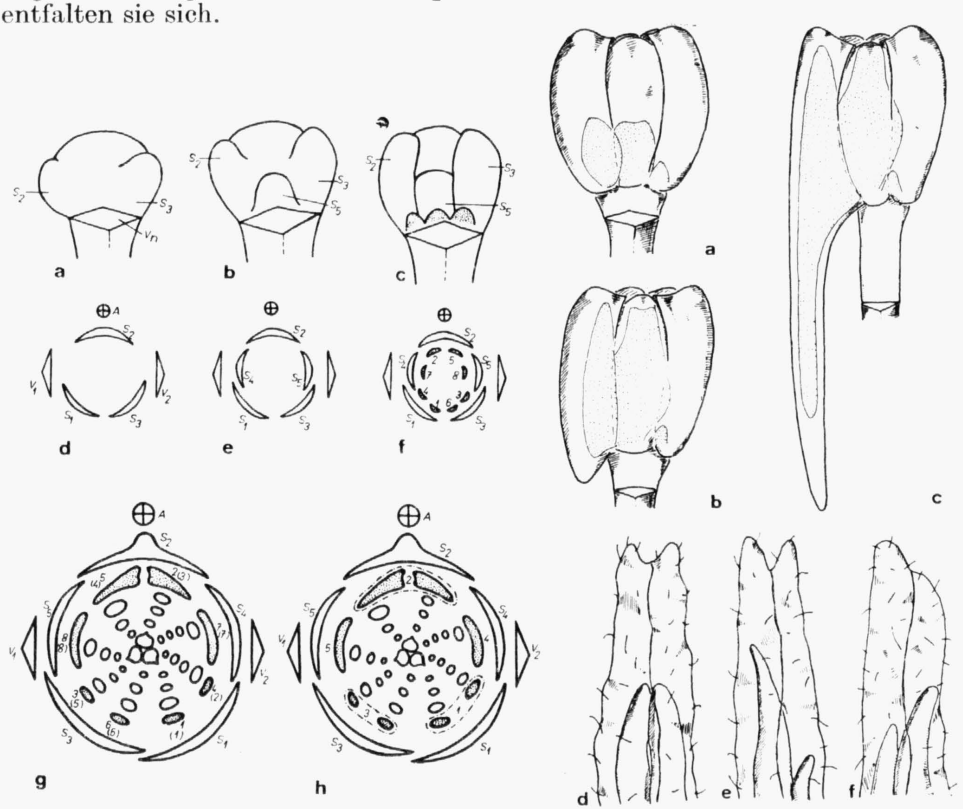


Abb. 1. — a—f. — Anlegung der Sepalen und Petalen von *Delphinium elatum*. Der äussere (a, d) und der innere Sepalenkreis (b, e) werden angelegt, sowie die Petalen (c, f). A Achse, Vn Vorblattnarbe, V_1, V_2 Vorblätter, S_{1-5} Sepalen, 1—8 Petalen (punktiert). Blütengrössen: a = 0,3 mm, b = 0,35 mm, c = 0,4 mm; g und h Diagramme: Zählung nach 3/8-Zyklus (g), in Klammern „chronologische" Numerierung der Petalen und „ontogenetische" Zählung (h).

Abb. 2. — a—c. — Entwicklung der Petalen (punktiert); d—f. — Spornspitzen. Die darunter liegenden Petalensporne durch Aufhellen mit Methylbenzoat sichtbar gemacht; d: Normalfall, e : 2 gleichgrosse Aussackungen beim Sepalensporn, 2 ungleiche Petalensporne, f : der Sepalensporn hat nur eine Aussackung

Die Entstehung der ersten Petalen erfolgt bei einer Primordiengrösse von 400 bis 500 µm. Nachdem alle fünf Sepalen etwas herangewachsen und inzwischen 350 bis 400 µm gross geworden sind, erkennt man über dem ersten Kelchblatt zwei Wulste, die die Anlagen des ersten und vierten Petalums

darstellen. Die Wulstbildung schreitet dann sukzessive fort, und es lassen sich die nächsten Anlagen über dem zweiten Sepalum beobachten. Die Entwicklung geht weiter bis 8 Petalen angelegt sind, so dass schliesslich je 2 Petalen-Anlagen über dem äusseren und je eine Anlage über dem inneren Sepalenkreis vorzufinden sind. Die Reihenfolge ist so: Über dem ersten Sepalum bilden sich P 1 und 4 aus, über dem zweiten P 2 und 5, über dem dritten P 3 und 6, über dem vierten P 7 und über dem fünften P 8 (Abb. 1: e, f). Nach allgemein herrschender Auffassung erfolgt die Stellung der Nektarblätter nach dem 3/8-Zyklus. Das Diagramm Abb. 1:g stellt eine linksumläufige Blüte dar, bei der P 2 das dritte Blatt ist, wenn man bei P 1 zu zählen anfängt. Als drittes Blatt auf P 2 folgt P 3, dazwischen liegen P 5 und 8. SCHRÖDINGER's (1909) Beobachtung liess sich bestätigen, dass die Anlegung der Petalen P 1/P 4, P 2/P 5 und P 3/P 6 simultan erfolgt. Richtet man sich nach der Reihenfolge der ontogenetischen Entstehung, so wählt man besser eine andere Zählung der Petalen. Eine der Wirklichkeit eher entsprechende Numerierung als die Zählung nach dem 3/8-Zyklus ist auf zwei Arten möglich: Entweder gibt man den beiden ersten Petalen die Ziffern 1 und 2 und fährt so chronologisch fort (Abb. 1: g), oder — was den tatsächlichen Verhältnissen entspricht — man benennt das erste, simultan entstehende Petalenpaar mit der Zahl 1, das darauffolgende mit der Zahl 2 usf. (Abb. 1: h). Man gelangt mit dieser Zählweise nur bis 5, da die ersten 6 Petalen paarweise zusammengefasst werden. Von hier aus ist es nicht mehr schwer sich vorzustellen, dass die drei simultan angelegten Petalenpaare kongenital verwachsen. Dadurch wird die Ausgestaltung von *Consolida* erreicht, bei der tatsächlich nur noch 5 Anlagen zu erkennen sind.

Die Anlagen der 8 Nektarblätter von *Delphinium elatum* sehen morphologisch durchweg gleich gestaltet aus. Sie wachsen gemeinsam bis zu einer Grösse von 700 bis 900 µm heran, ohne dass sich etwas von der später so verschiedenen Gestaltung zu erkennen gibt. Doch ab dieser Grösse macht sich ein unterschiedliches Wachstum geltend, und zwar in der Weise, dass die vier abaxialen Petalen eine Verlangsamung des Wachstums zeigen, während die vier adaxialen gleichmässig weiterwachsen, um sich erst bei einer Grösse von 1 bis 1,1 mm zu differenzieren. Bis hierhin haben sich nur die Spreitenteile der Petalen entwickelt. Während nun die vier abaxialen Petalen das Spreitenwachstum einstellen, erkennt man in der Profilansicht von P 2 und P 5 auf der Aussenseite einen kleinen Höcker, dem auf der Innenseite eine schwache Aushöhlung entspricht; der spätere Sporn macht sich bemerkbar (Taf. XVII : a). P 7 und P 8 zeigen keinerlei Aussackungen oder Einbuchtungen. Ihre Spreiten wachsen heran, bis die Blüten etwa 15 mm gross sind. Dann setzt bei ihnen ein verstärktes Wachstum des Nagels ein, der zudem noch kurz vor der Anthese tordiert. Die weitere Ausgestaltung der beiden hinteren Nektarblätter ist besonders gekennzeichnet durch das mächtige Heranwachsen des Petalenspornes, der bei adulten Blüten bis 18 mm lang werden kann (Abb. 2 : a—c).

Nach Anlegung des achten Petalums wird man der ersten Stamina gewahr, deren äusserster Kreis aus 8 Primordien besteht. Die Staubblätter stehen jedoch nicht genau vor den Petalen, sondern sind seitlich etwas versetzt, und zwar bei rechts- und linksumläufigen Blüten entsprechend verschieden. Bei *D. elatum* bilden sich 8 Staubblattzeilen vor den 8 Petalen aus, bei *Consolida* nur 5 Zeilen vor den 5 Petalen-Anlagen. Erst nach Entstehung der innersten Stamina differenzieren sich drei Carpelle bei *D. elatum* heraus.

In ähnlicher Weise verläuft das Wachstum bei den anderen Vertretern der Subtribus *Delphiniinae*. Unterschiede sind nur in der äusseren Form der einzelnen Blätter zu sehen. Die beiden median-adaxialen Petalen von *Delphinium staphisagria*, deren Sporne sich bei der reifen Blüte annähernd rechtwinklig nach unten biegen, bleiben in den Dimensionen hinter den anderen zurück. Bei *Consolida* wird nur noch ein gesporntes Petalum entwickelt, das aber aufgrund seiner zweigipfeligen Spitze und seiner flächigen Seitenlappen seine Doppelnatur noch zu erkennen gibt.

Eine Eigentümlichkeit der Spornspitzen verdient besonders hervorgehoben zu werden. Bei Blüten mit zwei gespornten Petalen zeigen die Spitzen der Kelchblattsporne eine doppelte Ausbuchtung, bei solchen mit einem Sporn dementsprechend nur eine Aussackung. Manchmal jedoch

ist ein verschiedenartiges Verhalten zu beobachten, und man sieht dann, dass der Kelchblattsporn nur eine Ausbuchtung hat, obwohl zwei Petalen darinnen liegen (Abb. 2 : d—f).

Ein weiteres Indiz für die unabhängige Entwicklung der beiden Spornarten liefert der histologische Aufbau. In ganz jungen Blütenprimordien ist noch kein Unterschied im anatomischen Bau der beiden Spornblätter zu erkennen; auch dann noch nicht, wenn die Aushöhlungen sich gerade bilden. Das ist verständlich, denn die Zellen der Kelch- und Nektarsporne sind noch mehr oder weniger embryonal und in der Ausdifferenzierung begriffen. Die primordiale, oberflächenparallele Orientierung der Zellreihen wird im weiteren

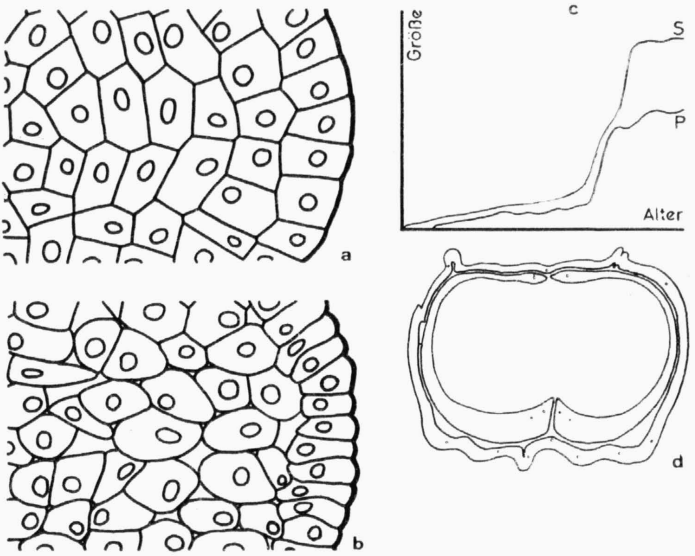


Abb. 3. — a — Petalensporn, b — Sepalensporn im Längsschnitt; im letzteren treten viele Interzellularen auf; c — Wachstumskurven der gespornten Sepalen (S) und Petalen (P). Mittelwerte aus 30 Blütenprimordien; d — Querschnitt durch einen reifen Blütensporn (Petalen punktiert).

Wachstumsverlaufe des Petalenspornes aufgegeben, und lebhafte, nach allen Richtungen erfolgende Zellteilungen vergrössern den Sporn dieses Blattes. Beim Sepalum hingegen ist dies nicht zu beobachten. Die Zellen behalten hier ihren geordneten Aufbau, und nur gelegentlich erfolgt ein Wachstum durch periklinale Teilungen (Taf. XVII : b). Durch Streckung gehen sie schliesslich in ein Dauergewebe über. In der Spornspitze strecken sich die Zellen nicht, sondern runden sich ab, so dass mehr oder weniger grosse Interzellularen entstehen. Vergleicht man dagegen hiermit die Spitze eines Sepalenspornes, so erkennt man, dass auch im ausdifferenzierten Zustande die Zellen teilungsfähig und aktiv bleiben, da sie im Dienste der Nektar-Sekretion stehen (Abb. 3: a, b); siehe auch Feldhofen 1933 : 521.

Diskussion

Die blütenontogenetischen Untersuchungen zeigen, dass das Wachstum der Sepalen- und Petalensporne parallel in gleicher Richtung verläuft, aber ohne gegenseitige, räumlich-mechanische Beeinflussung. Die

Wachstumskurven beider Blätter zeigen, dass im Laufe der Entwicklung keine Berührung beider Blütenteile erfolgt (Abb. 3: c). Erst bei reifen Blüten nähert sich der Petalensporn dem Kelchblatt und liegt ihm dann rundum an den Seiten dicht an. Die Fältelung des Kelchblattes und die Vorwölbungen im Spitzenbereich des Spornes sind aber nicht durch die darunterliegenden Sporne entstanden, sondern durch bullates Wachstum der Interkostalfelder des Sepalums (Abb. 3: d). Im Spitzenteil des äusseren Spornes erfolgt keine Berührung durch den inneren; beide Sporne sind stets etwas voneinander entfernt, in Extremfällen bis zu 11 mm.

Wir haben es also bei den Delphinien mit einem typischen koaptativen Wachstumsverhalten zu tun, wobei sich einzelne Blütenteile scheinbar unabhängig voneinander bilden, später aber eine Funktionseinheit darstellen. Zwar handelt es sich bei den Delphinien noch um verhältnismässig einfache, synorganisierte Systeme, doch gerade deswegen sind diese Blüten für derartige Fragestellungen gut geeignet. Die letzten Endes in ihnen realisierten Gestaltungsprinzipien sind weder physiologisch noch morphologisch deutbar. Versuche, bei denen einmal nur der äussere Sporn, dann nur der innere exstirpiert werden, können vielleicht die Klärung der Frage näher bringen, in welcher Weise sich die beiden Sporne gegenseitig beeinflussen.

Auch ohne Kenntnis der Ergebnisse derartiger Versuche dürfte NELSON's Vermutung (1954 : 428), dass die Kelchsporne von *Aconitum*, *Delphinium* und *Consolida* „. . . vollkommen funktionslos . . ." seien, etwas zu einseitig ausgedrückt sein, denn immerhin fungieren sie zum mindesten als Schutz der weitgehend im Knospenzustande verharrenden gespornten Petalen und verhüten so die Verdunstung des Nektars.

Um zu einer Klarheit bei der Zählung der Petalen im Blütendiagramm zu gelangen, ist es angebracht, sich nicht nach der 3/8-Stellung zu richten, sondern nach der ontogenetischen Entstehungsfolge. Man fasst die simultan entstehenden Petalen paarweise zusammen und gibt den Blattpaaren 1/4 die Nr. 1, 2/5 die Nr. 2 und 3/6 die Nr. 3 und erhält so für Blüten mit 8 Petalen genau dieselbe Zählung wie für solche mit 5 Blütenblättern.

Dass die *Delphinium*-Blüte sich noch in einer bestimmten Entwicklung und Evolution befindet „. . . und dass bei ihr wirklich das Diagramm sehr labil ist . . ." (TRAPL 1912 : 279), zeigen besser die Staubblätter noch als die Petalen. Denn das androeceale Organsystem ist derjenige Komplex, der — wie bei allen hemizyklischen Blüten — den anderen Blütenteilen gegenüber die grösste Variabilität besitzt. Bei *Delphinium elatum* findet man alle Übergänge von 24—32 Staubblättern, bei *D. staphisagria* 25—30 und bei *Consolida* 14—17. Ob die unterschiedliche Staminazahl auf ein Erschöpfen des Primordiums zurückzuführen ist oder ob sie genetisch fixiert ist, lässt sich nicht entscheiden. Man kann aber auch die Variationsbreite des Androeceums als ein „atavistisches" Merkmal deuten, was im vorliegenden Falle bedeuten würde, dass es noch auf eine Festlegung seiner einzelnen Glieder hinstrebt.

Souhrn

V práci je popsána ontogeneze květní ostruhy u rodu *Delphinium* na příkladě *D. elatum*.

1. Kališní i korunní ostruha vytvářejí vzájemně organizovaný systém, v průběhu ontogeneze zůstávají však prostorově i mechanicky odděleny.

2. Z histologického studia obou ostruh plyne, že při růstu kališní ostruhy se buňky mezofylu dělí převážně antiklinálně (jen zřídka periklinálně), zatímco u nektaronosné ostruhy koruny není dělení pravidelně orientováno.

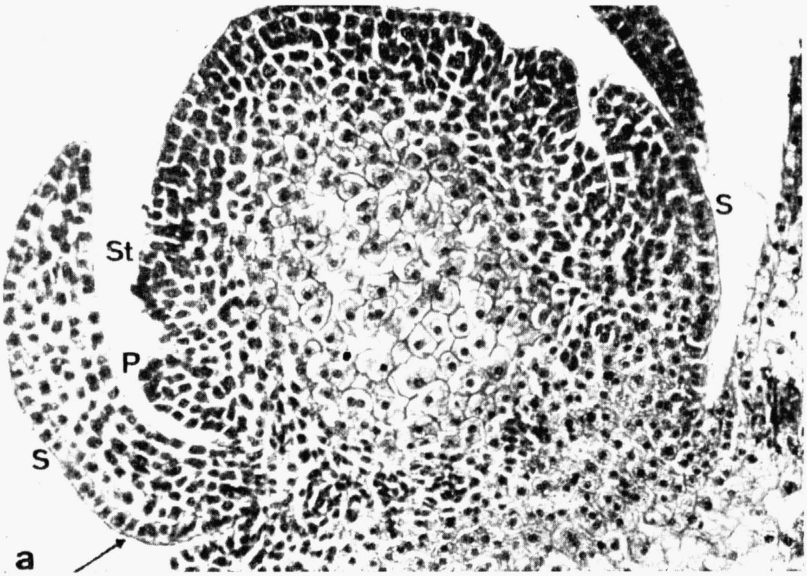
3. V souvislosti se svou sekreční funkcí si mezofylové buňky korunní ostruhy zachovávají i v diferencovaném stavu polyedrický tvar; buňky kališní ostruhy se naopak zakulacují, čímž v diferencovaném pletivu vznikají ± velké interceluláry.

4. Autor navrhuje, aby osmičetná koruna květu v r. *Delphinium* byla na základě své ontogeneze chápána jako pětičetná.

Braun A. (1858): Über den Blütenbau von Delphinium. — Jahrb. wiss. Bot. 1 : 307—370.
Busse A. (1914): Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter der Ranunculaceen. — Diss. Kiel.
De Candolle A. P. (1818): Regni vegetabilis systema naturale. — Paris.
Duchartre P. (1877): Éléments de Botanique. — 2. Aufl., Paris.
Eckardt Th. (1963): Zum Blütenbau der Angiospermen in Zusammenhang mit ihrer Systematik. Ber. deutsch. bot. Ges. 76 : 38—49.
Eichler A. W. (1878): Blüthendiagramme. — II. Teil, Leipzig.
Endlicher St. (1836): Genera plantarum secundum ordinis naturales disposita. — Wien.
Feldhofen E. (1933): Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen. — Beih. bot. Cbl. 50, Abt. I : 459 — 634.
Glück H. (1919): Blatt- und blütenmorphologische Studien. — Jena.
Hiepko P. (1965): Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. — Bot. Jahrb. 84 : 359—508.
Huth E. (1895): Monographie der Gattung Delphinium. — Englers bot. Jahrb. 20 : 322—499.
Janchen E. (1949): Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 108 : 1—82.
Munz P. A. (1967): A synopsis of the African species of Delphinium and Consolida. — Journ. Arn. Arbor. 48 : 30—55.
— (1967—68): A synopsis of the Asian species of Delphinium s. str. — Journ. Arn. Arbor. 48 : 249—302, 476—545 (1967); 49 : 73—166, 233—259 (1968).
Nelson E. (1954): Gesetzmässigkeiten der Gestaltswandlung im Blütenbereich. — Chernex-Montreux.
— (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer usw. — Chernex-Montreux.
Neumayer H. (1924): Die Geschichte der Blüte. — Abh. zool.-bot. Ges. Wien 14 (1).
Payer J. B. (1857): Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris.
Prantl K. (1888): Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. — Englers bot. Jahrb. 9 : 225—273.
— (1894): Ranunculaceae. — In Engler—Prantl: Die nat. Pflanzenfam., III. T., 1. Hälfte, 2. Abtlg., p. 43—66. — Leipzig.
Schaffnit K. (1904): Über die Nektarien der Ranunculaceen unter Berücksichtigung der kronartig gefärbten Blütenteile. — Diss. Erlangen.
Schleiden M. J. (1861): Die Botanik als inductive Wissenschaft. — Leipzig.
Schöffel K. (1932): Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. — Planta 17 : 315 — 371.
Schrödinger R. (1909): Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceae und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen. — Abh. zool.-bot. Ges. Wien 4 : 1—63.
Sprengel C. (1825, ed.): Linnaeus C.: Systema vegetabilium. — 16. Aufl., Göttingen.
Tamura M. (1963—64): Morphology, Ecology and Phylogeny of the Ranunculaceae. — Sci. Rep. Osaka Univ., T. I, 11 (2) : 115—126; T. II, 12 (2) : 141—156; T. III, 13 (1) : 25—38.
Trapl S. (1912): Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceenblüte. — Beih. bot. Cbl., Abt., I, 28 : 247—281.
Treviranus L. C. (1817): De Delphinio et Aquilegia. — Breslau.
Troll W. (1928): Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. — Berlin.
— (1957): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. — Jena.
Troll W. et Weber H. (1964): Morphologie einschliesslich Anatomie. — Fortschr. Bot. 26 : 19 — 38.
Vogel S. (1959): Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen mit Bemerkungen zum Koaptationsproblem. — Wiesbaden.
Wang W. T. (1964): Duo genera ranunculacearum sinensium. — Acta phytotax. sinica 9 : 103 — 109.
Weber H. (1939): Blauer Eisenhut und Scharbockskraut, ein Beitrag zu ihrer Morphologie. — Deutsche Heilpfl. 4.

Recensent: E. Daumann

Als Anlage zu dieser Arbeit s. noch Tafel XVII.





Taf. XVII. — a — Blütenprimordium, das den Beginn der Spornbildung anzeigt (Pfeil); b — Längsschnitt durch ein älteres Primordium. Im Petalensporn (P) erfolgen ungerichtete Zellteilungen. Sepalensporn, St Stamina. — 160-fach vergr.