

Aus dem Institut für Systematische Botanik der Universität Graz

**Blütenbau und Fortpflanzungsbiologie von
Valerianella und *Fedia* (Valerianaceae)***

Von

Detlef Ernet, Graz

(Eingegangen am 4. Dezember 1976)

**Flower Morphology and Reproductive Biology of
Valerianella and *Fedia* (Valerianaceae)**

Key Words: *Valerianaceae*, *Valerianella*, *Fedia*.—Comparative morphology, systematic anatomy, flowers, flower development, flower biology, reproductive biology, character phylogeny.

Abstract: The flowers of *Valerianella* and *Fedia* are compared in regard to their morphology and anatomy. Characters are typified and utilized for an improved systematic grouping. Informations on flower development, flower and reproductive biology are summarized and supplemented. The phylogeny of several traits is discussed.

Die vorliegende Arbeit setzt die Studien an *Valerianella* MILLER und *Fedia* GAERTN. fort (vgl. ERNET 1977a) und hat die Ergebnisse der Untersuchungen im Blütenbereich und Fragen der Fortpflanzungsbiologie zum Inhalt. Die Notwendigkeit einer umfassenden Merkmalsanalyse der Blüten erschien besonders deswegen gegeben, da einige Blütenmerkmale bei der inter- und infragenerischen Systematik der beiden Gattungen eine nicht unbedeutende Rolle gespielt haben. Darüber hinaus sollten diese Untersuchungen unter Einbeziehung der bisher vorliegenden Daten über die Blütenentwicklung und Blütenbiologie auch dazu beitragen, die Kenntnisse von den Fortpflanzungssystemen der beiden Gattungen zu erweitern.

Material und Methode

Über das für die Untersuchungen verwendete Pflanzenmaterial, dessen Herkunft und Kultur vergleiche man ERNET (1977a). Bezüglich eines Ver-

* 2. Teil einer Publikationsserie „Beiträge zur Systematik und Evolution von *Valerianella* und *Fedia* (Valerianaceae)“ (vgl. ERNET 1977a).

zeichnisses der untersuchten Arten von *Valerianella* und *Fedia* muß ebenfalls auf ERNET (1977a) verwiesen werden. Genaue Angaben über die untersuchten *Valerianella*- und *Fedia*-Herkünfte sind in ERNET (1976) enthalten. Kopien des dort (l. c.) vorhandenen Herkunftsverzeichnis können an Interessenten abgegeben werden.

Die Anfertigung der Blütenkronen-Zeichnungen erfolgte zumeist an aufgekochtem Herbarmaterial mit der „Binokularen Prismenlupe für starke Vergrößerungen“ und der „Großen Zeicheneinrichtung für das stereomikroskopische Binokularmikroskop“ von Leitz.

Bei der Durchführung der Selbstungstests wurde über jede Einzelpflanze ein mit einem engmaschigen Plastiknetz überzogener Drahtkorb gestülpt. Darin blieben die Pflanzen sich selbst überlassen.

Blütenbau

Die meisten *Valerianella*-Arten besitzen kleine unscheinbare Blüten. Nur bei einigen nordamerikanischen *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* treten vergleichsweise viel größere langkronröhrige Blüten auf (vgl. Abb. 1, 2 und 4).

Verteilung der Geschlechter. In der Regel sind die Blüten von *Valerianella* und *Fedia* zwittrig. Bei zwei nordamerikanischen *Valerianella*-Arten (*V. amarella*, *V. umbilicata*) sollen nach EGGERS (1969) jedoch gelegentlich auch „male-sterile individuals“ mit kleineren Blüten vorkommen.

Symmetrie. Die Blüten sind bei den Vertretern beider Gattungen stets asymmetrisch. Die eine durch die Krone legbare Symmetrieebene deckt sich nicht mit der, die sich durch das Gynoeceum und manchmal auch den Kelch legen läßt (vgl. WICHURA 1846, EICHLER 1875).

Kelch. Bei *Valerianella* besitzt nur ein kleinerer Teil der Arten einen deutlich entwickelten Kelch. Bei der Mehrzahl der Arten machen sich Reduktionstendenzen bemerkbar, die bis zum vollständigen Ausfall des Kelches führen. Auch bei *Fedia* ist der Kelch entweder deutlich entwickelt oder ebenfalls mehr oder weniger stark reduziert. In

Abb. 1. Blütenkronen. *Valerianella*, Gruppe A a—j: a *V. cymbicarpa*, b *V. dufresnia*, c *V. lipskyi*, d *V. oxyrryncha*, e *V. sclerocarpa*, f *V. szovitsiana*, g *V. tripteris*, h *V. tuberculata*, i *V. turkestanica*, j *V. uncinata*; Gruppe B: k *V. dactylophylla*; Gruppe C l—t: l *V. brachystephana*, m *V. coronata*, n *V. discoidea*, o *V. hirsutissima*, p *V. kotschyi*, q *V. lasiocarpa*, r *V. obtusiloba*, s *V. pumila*, t *V. vesicaria*; Gruppe D u—v: u *V. echinata*, v *V. orientalis*; Gruppe E w—za: w *V. carinata*, x *V. costata*, y *V. locusta*, z *V. martinii*, za *V. turgida*; Gruppe F zb—zg: zb *V. dentata*, zc *V. eriocarpa*, zd *V. microcarpa*, ze *V. muricata*, zf *V. puberula*, zg *V. rimosa*; *Fedia*: zh *F. cornucopiae* s. str.

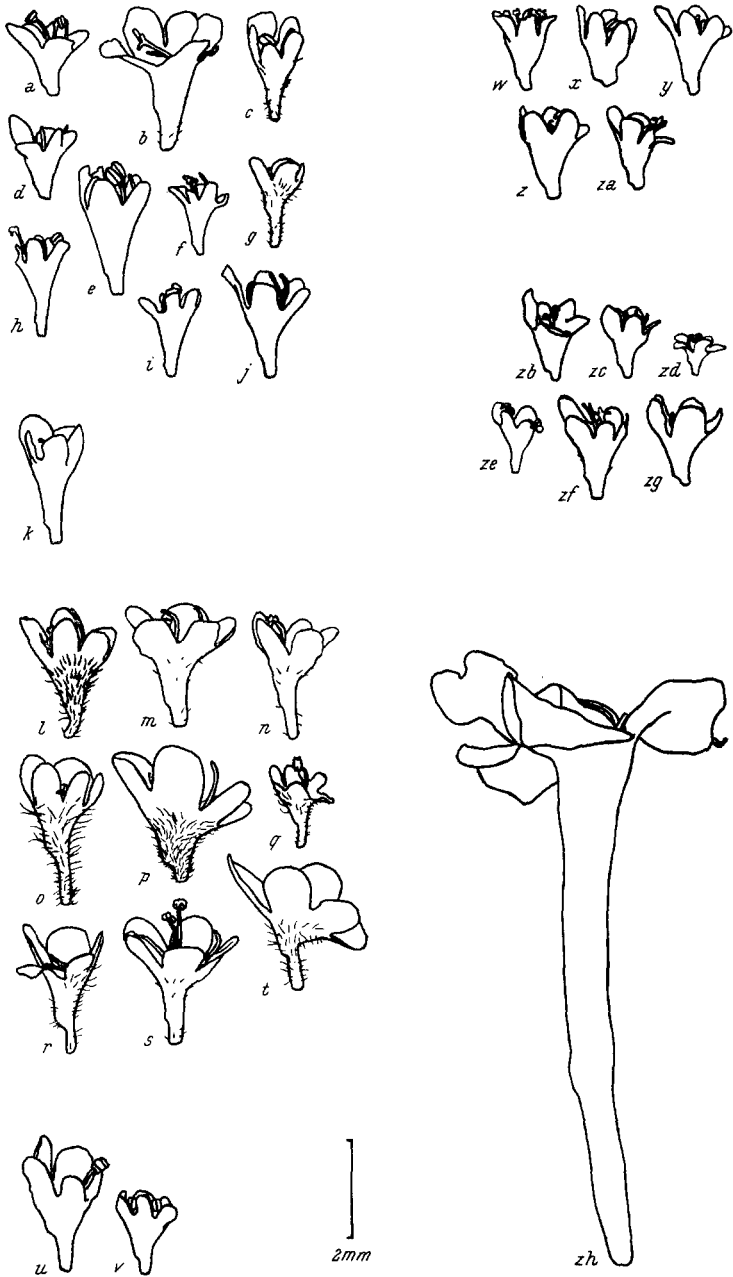


Abb. 1

beiden Gattungen persistieren der Kelch oder die Kelchreste und erreichen erst zur Fruchtreife ihre endgültige Größe und anatomisch-histologische Differenzierung (vgl. ERNET 1977 b).

Der Kelchsaum ist gewöhnlich in Zipfel oder Lappen gegliedert, bei einigen *Valerianella*-Arten sogar regelmäßig sechsgliedrig. Ein regelmäßig fünfzähliger Kelch tritt bei den Vertretern beider Gattungen jedoch niemals auf (vgl. im Gegensatz hierzu VIDAL 1903). Ist der Kelch mehr oder weniger regelmäßig gegliedert, so stehen die Glieder jeweils über und zwischen den Fruchtknotenfächern (bei EICHLER 1875 ist die Stellung der sechs Kelchzipfel von *Valerianella coronata* zu den Fruchtknotenfächern daher falsch dargestellt).

Krone. Die Kronblätter sind bei *Valerianella* zu einer kurzen bis sehr langen, bei *Fedia* stets zu einer sehr langen Kronröhre verwachsen. Im unteren Teil der Kronröhre befindet sich unter dem unpaaren vorderen Kronsaumlappen eine höckerförmige Aussackung (vgl. Abb. 1, 2 und 4). Der kurze bis mehr oder weniger lange, von der Basis bis zur Aussackung reichende Abschnitt der Kronröhre ist schmal zylindrisch ausgebildet. Über der Aussackung öffnet sich die Kronröhre bei den meisten *Valerianella*-Arten mehr oder weniger deutlich trichterförmig. Bei einigen *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* ist jedoch auch dieser Abschnitt langgestreckt zylindrisch. Bei *V. nuttallii* folgt über der Aussackung zuerst ein mehr oder weniger kurzer zylindrischer und dann ein kurzer trichterförmiger Abschnitt (vgl. Abb. 2e, f und 4c). Bei *Fedia* erweitert sich die lange Kronröhre nach oben zu etwas (vgl. Abb. 1zh und 4f).

Der Kronsaum ist sowohl bei *Valerianella* als auch bei *Fedia* in der Regel fünfgliedrig (vgl. Abb. 1, 2, 3 und 4). Er ist bei *Valerianella* leicht, bei *Fedia* deutlich zweilippig ausgebildet. Die Oberlippe wird von den paarigen hinteren, die Unterlippe von den paarigen vorderen und dem unpaaren vorderen Kronsaumlappen gebildet (vgl. auch EICHLER 1875). Der unpaare vordere Kronsaumlappen ist in der Regel der breiteste und/oder längste. Die paarigen vorderen sind meist kürzer und schmaler als der unpaare vordere, die paarigen hinteren wiederum gewöhnlich kürzer und schmaler als die paarigen vorderen. Von den paarigen vorderen und hinteren Lappen ist der auf der Seite des geförderten β -Vorblattes stehende etwas breiter als der α -ständige. Bei *Valerianella* haben alle fünf Kronsaumlappen, bei *Fedia* nur die paarigen hinteren und vorderen eine mehr oder weniger gleichartig verkehrt eiförmig-längliche Gestalt. Der unpaare vordere Kronsaumlappen von *Fedia* zeigt eine abweichende Form. Er verbreitert sich nach einem länglichen Abschnitt distal plötzlich in einen kurzen, mehr oder weniger deutlich zwei- bis dreilappigen Abschnitt (vgl. Abb. 3g und 4f). Die

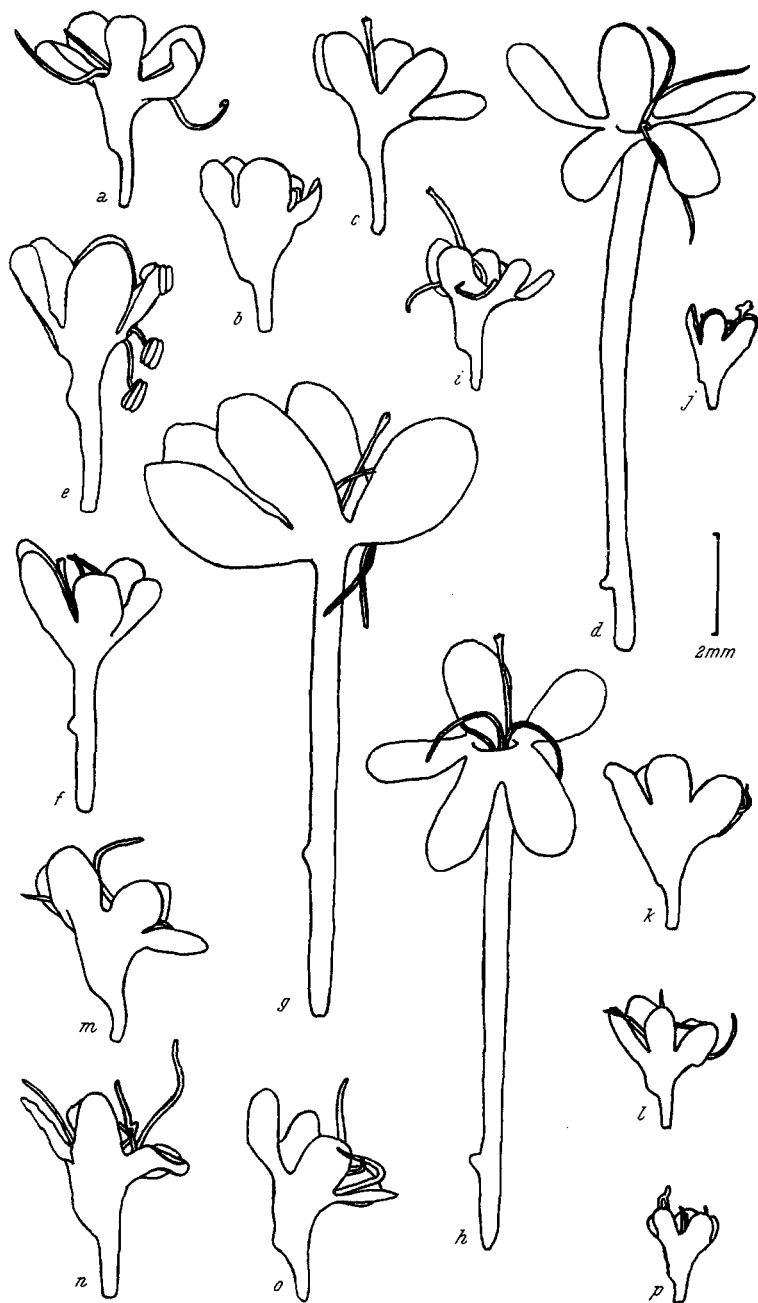


Abb. 2. Blütenkronen. *Valerianella*, Gruppe G a—p: a *V. amarella*, b *V. chenopodiifolia*, c *V. florifera*, d *V. longiflora* f. *longiflora*, e *V. nuttallii* f. *nuttallii*, f *V. nuttallii* f. *inexpansa*, g *V. ozarkana* f. *ozarkana*, h *V. ozarkana* f. *bushii*, i *V. palmeri*, j *V. radiata* f. *radiata*, k *V. stenocarpa*, l *V. texana*, m *V. umbilicata* f. *umbilicata*, n *V. umbilicata* f. *intermedia*, o *V. umbilicata* f. *patellaria*, p *V. woodsiana*

Kronsaumlappen stehen bei den *Valerianella*-Arten mit einem trichterförmigen Kronröhrenabschnitt schräg nach oben und verlängern und erweitern dadurch den trichterförmigen Teil der Kronröhre. Bei den Arten mit langgestreckt zylindrischen Kronröhren und bei *Fedia* stehen sie senkrecht zur Kronröhre. Auf Grund der Kronenform können somit bei *Valerianella* zwei Typen, nämlich trichterförmige und stieltellerförmige unterschieden werden (vgl. auch GRAY in TORREY & GRAY 1841, SMALL 1903 und EGGERS 1969). *Fedia* hat durchwegs stieltellerförmige Kronen.

Stichprobenartige Untersuchungen der Ästivation der Kronsaumlappen ergaben, daß bei *Valerianella* häufig quincunciale, weniger häufig cochleare Deckung vorkommt. Bei quincuncialer Deckung steht meist einer der paarigen hinteren und einer der paarigen vorderen Lappen mit ungedeckten Rändern ganz außen. Seltener wurden auch andere Deckungsweisen beobachtet. Bei cochlearer Ästivation ist die absteigende Variante die häufigste. Bei *Fedia* ist die Deckung quincuncial, wobei die beiden paarigen vorderen Lappen außen stehen. Die von EICHLER (1875) dargestellte Deckungsweise (die paarigen vorderen Lappen zuinnerst) konnte nicht beobachtet werden.

Die Kronen der meisten *Valerianella*-Arten zeigen eine blaß rötliche oder blaß bläuliche Färbung. Bei den nordamerikanischen Arten mit trichterförmigen Kronen sind sie dagegen mit gelegentlichen Ausnahmen vollkommen weiß (vgl. Abb. 4c, e). Die rötliche oder bläuliche Färbung beschränkt sich bei den *Valerianella*-Arten mit trichterförmigen Kronen in der Regel auf die Kronsaumlappen und den angrenzenden Teil der Kronröhre. Der untere Teil der Kronröhre ist gewöhnlich weiß (vgl. Abb. 4a, b). Bei den Kronen der Arten mit stieltellerförmigen Kronen ist demgegenüber eine umgekehrte Farbverteilung vorhanden: Bei ihnen ist gewöhnlich nur die Kronröhre mit Ausnahme ihres obersten Teiles rötlich gefärbt, die Kronsaumlappen und der angrenzende Kronröhrenbereich sind dagegen weiß (vgl. Abb. 4d). Bei *V. nuttallii* ist entweder die ganze Krone weiß oder nur die Kronröhre rötlich gefärbt. Bei einigen nordamerikanischen *Valerianella*-Arten mit großen trichterförmigen Kronen kann nach DYAL (1938) und EGGERS (1969) die sonst weiße Krone auch blaß rötlich gefärbt sein. Bei zunehmendem Alter der Blüten kann oft ein Ausblassen der rötlichen oder bläulichen Färbung und (oder) ein Wechsel von rötlicher zu bläulicher Färbung bzw. umgekehrt festgestellt wer-

Abb. 3. Blütenkronen (längs aufgeschnitten und ausgebreitet, Innenansicht). *Valerianella*, Gruppe A: a *V. uncinata*; Gruppe C: b *V. kotschyi*; Gruppe F: c *V. puberula*; Gruppe G d—f: d *V. amarella*, e *V. ozarkana* f. *ozarkana*, f *V. radiata* f. *demareei*. *Fedia*: g *F. cornucopiae* s. str.

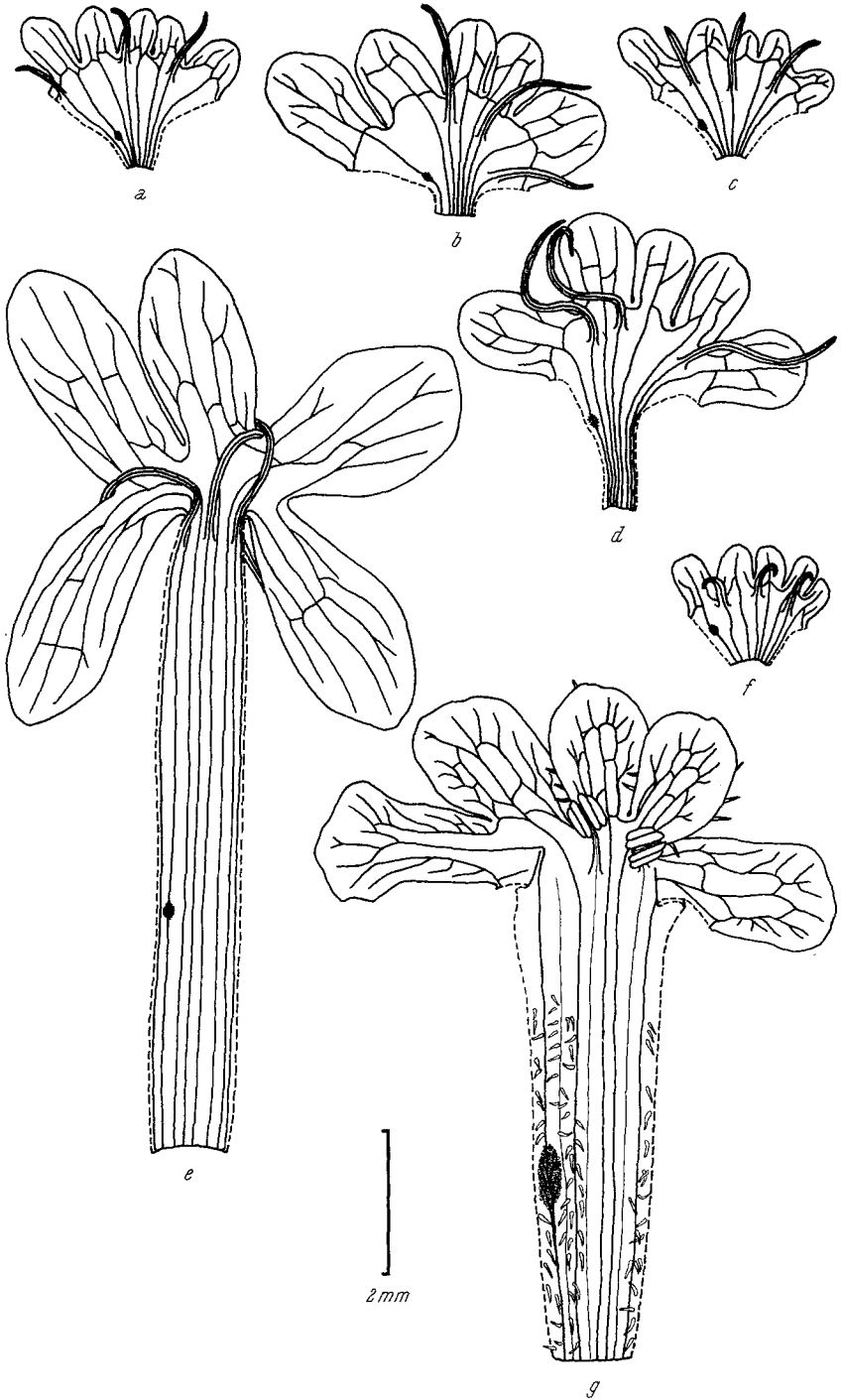


Abb. 3

den. Bei *Fedia* ist die ganze Krone rötlich gefärbt. Die Kronröhre mit Ausnahme des untersten Teiles sowie ein Saftmal auf der Unterlippe sind intensiv, die Oberlippe, die peripheren Teile der Unterlippe und der unterste Teil der Kronröhre nur blaß gefärbt (vgl. Abb. 4f).

Staubblätter. Die Blüten aller *Valerianella*-Arten besitzen drei, jene von *Fedia* zwei mit introrsen bithecischen Antheren versehene Staubblätter. Ihre Filamente sind der Kronröhre eingefügt und werden erst im oberen Teil von dieser frei. Bei *Valerianella* befinden sich zwei Staubblätter in der Position zwischen den paarigen hinteren und vorderen Kronsaumlappen und eines zwischen dem β -ständigen der paarigen vorderen und dem unpaaren vorderen Lappen. Bei *Fedia* sind nur die beiden Staubblätter zwischen den paarigen hinteren und vorderen Kronsaumlappen vorhanden, wobei das Filament des α -ständigen Staubblattes kürzer ist als das des β -ständigen. Das vermutliche Rudiment eines dritten Staubblattes ist manchmal vorhanden: Ein dünnes Gefäßbündel, das zwischen dem β -ständigen der paarigen vorderen und dem unpaaren vorderen Kronsaumlappen in der Kronröhre verläuft (vgl. S. 12).

Stempel. Der unterständige, sehr unterschiedlich geformte Fruchtknoten ist bei *Valerianella* und *Fedia* meist deutlich dreifächrig. Nur das vor dem geförderten β -Vorblatt stehende Fach ist fruchtbar und enthält nach ASPLUND (1920) eine einzige hängende anatrope Samenanlage, die sich aus einem Höcker am obersten Teil der Zentralsäule des Fruchtknotens entwickelt. Die den Vorblättern zugewandten Seiten des fertilen Faches sind mehr oder weniger deutlich abgeflacht. Im Querschnitt zeigt das fertile Fach meist einen elliptisch-länglichen Umriß. Manchmal ist jedoch die gegen das α -Vorblatt (seltener auch die gegen das β -Vorblatt) gewandte Seite mehr-minder deutlich gewinkelt, so daß sich ein annähernd rhombischer Querschnitt ergibt. Die sterilen Fächer sind meist deutlich entwickelt und kleiner, gleich groß oder größer als das fertile Fach; seltener sind sie zu schmalen, englumigen Schläuchen reduziert. Auch sie sind mehr oder weniger deutlich an zwei Seiten abgeflacht und erscheinen im Querschnitt meist annähernd elliptisch-länglich. Die längeren Querdurchmesser stehen dabei schräg oder senkrecht zum fertilen Fach in der Mediane.

Abb. 4. Blüten: Verteilung und Intensität der Kronenfärbung. *Valerianella*, Gruppe A: a *V. sclerocarpa*; Gruppe E: b *V. locusta*; Gruppe G c—e: c *V. nuttallii* f. *nuttallii*, d *V. ozarkana* f. *bushii*, e *V. radiata* f. *radiata*. *Fedia*: f *F. caput-bovis*. Locker punktiert: blaß; dicht punktiert: intensiv rötlich oder bläulich gefärbt; nicht punktiert: weiß

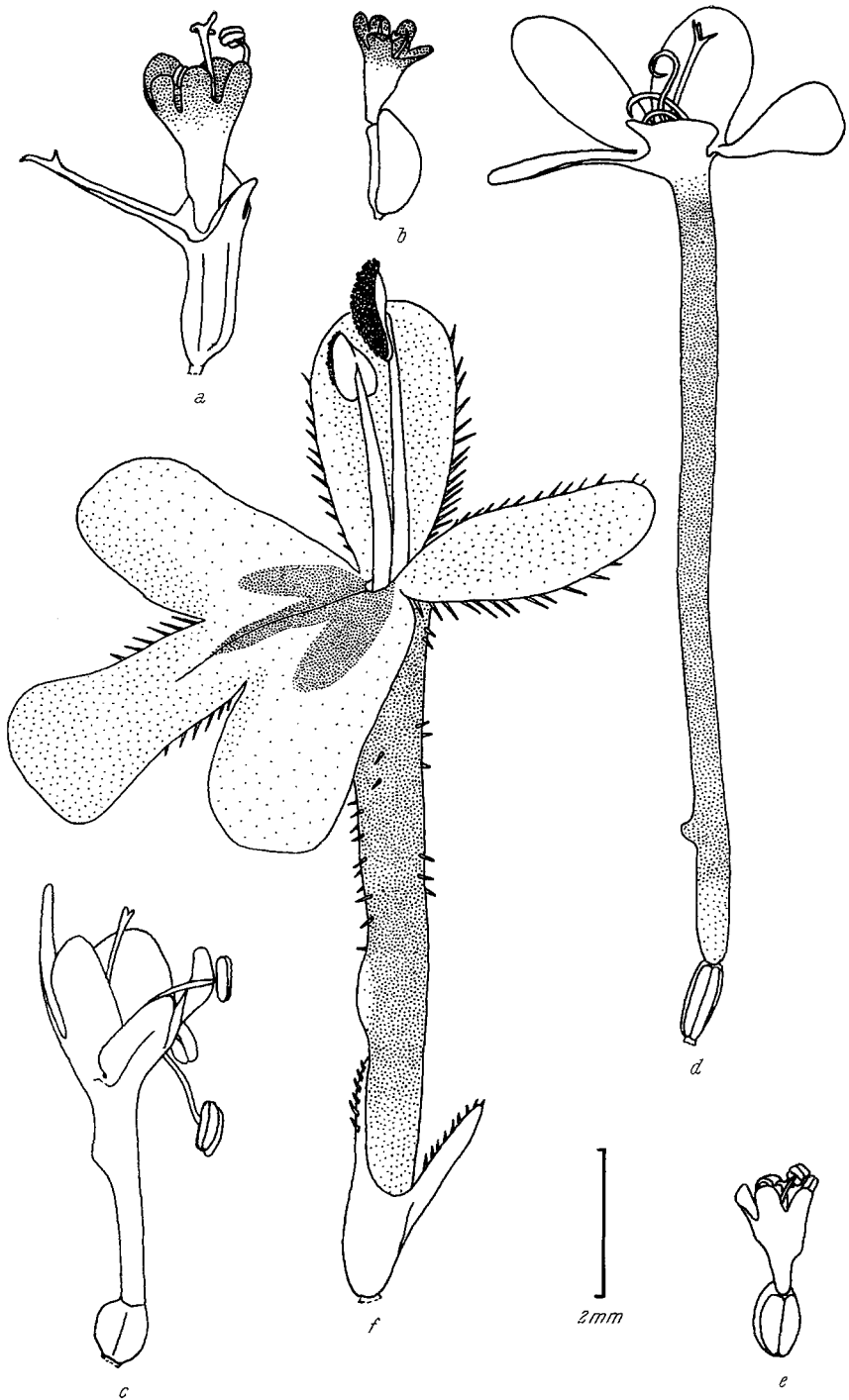


Abb. 4

Nach VIDAL (1903) und ASPLUND (1920) enthalten die sterilen Fächer bei den von ihnen untersuchten *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* je eine rudimentäre Samenanlage.

Der Griffel variiert in seiner Länge entsprechend der Kronröhrenlänge. Die Narbe ist sowohl bei *Valerianella* als auch bei *Fedia* in der Regel dreigeteilt. Die Narbenzipfel alternieren mit den Fruchtknotenfächern.

Blütentypen. Nach der Kronenform, der Kronröhrenlänge, dem Grad der Zweilippigkeit des Kronsaumes, der Kronfarbe und der Staubblattzahl können bei *Valerianella* vier und bei *Fedia* ein fünfter Blütentyp unterschieden werden (vgl. Abb. 5):

Blütentyp 1: Krone klein trichterförmig, mit rötlich oder bläulich gefärbtem Kronsaum oder vollständig weiß; Kronröhre weniger als 1 mm bis 2 mm lang; Kronsaum leicht zweilippig; Staubblätter 3 (vgl. Abb. 5a, b).

Blütentyp 2: Krone groß trichterförmig, in der Regel vollständig weiß; Kronröhre 2 bis 3 mm lang; Kronsaum leicht zweilippig; Staubblätter 3 (vgl. Abb. 5c).

Blütentyp 3: Krone kurz stieltellerförmig, in der Regel vollständig weiß; Kronröhre 3 bis 4 mm lang; Kronsaum leicht zweilippig; Staubblätter 3 (vgl. Abb. 5d).

Blütentyp 4: Krone lang stieltellerförmig, in der Regel mit rötlich gefärbter Kronröhre und weißem Kronsaum; Kronröhre 10 mm lang oder länger; Kronsaum leicht zweilippig; Staubblätter 3 (vgl. Abb. 5e).

Blütentyp 5: Krone lang stieltellerförmig, rötlich gefärbt mit dunkler rötlichem Saftmal auf der Kronsaumunterlippe; Kronröhre 10 mm lang oder länger; Kronsaum deutlich zweilippig; Staubblätter 2 (vgl. Abb. 5f).

Anatomie. VIDAL (1903) hat im Inneren der Krone von *Fedia* zwei Typen von Haaren vorgefunden, und zwar papillenartige einzellige Haare, die in der Kronröhrenaussackung auf einer polsterförmig gegen das Innere der Kronröhre verdickten Gewebepartie sitzen, und lange biegsame, gegen das Innere der Kronröhre und nach unten gerichtete, einzellige Haare mit dünnen Wänden. Die papillenartigen Haare der Kronröhrenaussackung sind mit einem stielartig verschmälertem Teil in die äußerste Zellschicht des Gewebepolster eingesenkt; ihr in die Kronröhre herausragender Teil enthält eine gelbe, etwas granulierende, süße Flüssigkeit. Die Kronröhrenaussackung stellt somit ein Nektarium mit papillösen, nektarabsondernden Drüsenhaaren dar. Inwieweit diese Verhältnisse auch für *Valerianella* zutreffen, wird

von VIDAL nicht ausdrücklich erwähnt. Nach eigenen Beobachtungen an aufpräparierten (aber nicht längs- oder quergeschnittenen) Kronröhren ist auch bei den Arten dieser Gattung die höckerförmige Ausstülpung der Kronröhre an der Innenseite mit derartigen Drüsenhaaren versehen. Die langen dünnwandigen, einzelligen Haare bedecken bei einer Reihe von *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* mehr oder weniger dicht stehend auch die Außenseite der Kronröhre. Bei *Fedia* sind außerdem die paarigen hinteren und der unpaare vordere Kronsaumlappen am Rande mit solchen Haaren bewimpert.

Über den Verlauf der Gefäßbündel in den Blüten von *Valerianella* und *Fedia* liegen bereits detaillierte Angaben von ASPLUND (1920) und DYAL (1941) vor. Nach den Beobachtungen der beiden Autoren werden die Blüten in folgender Weise mit Gefäßbündeln versorgt: Sechs periphär in einem Kreis angeordnete Gefäßbündel ziehen aus dem Blütenstiel in die Basis des Fruchtknotens ein. Dabei nehmen sie eine ganz bestimmte Position zu den drei Fruchtknotenfächern ein. Drei von ihnen liegen jeweils in der Ebene der drei Scheidewände (S-Gefäßbündel), die anderen drei dazwischen in den durch die Mitte der Fächer verlaufenden Ebenen (M-Gefäßbündel). Unterhalb der Fächer zweigt von den drei S-Bündeln jeweils ein waagrechter Strang gegen das Zentrum des Fruchtknotens ab. Diese waagrechten Stränge vereinigen sich zu einem einzigen, in der Mittelsäule des Fruchtknotens aufsteigenden Strang (Z-Gefäßbündel). Etwas unterhalb des Insertionspunktes der Samenanlage wird das Z-Bündel in zwei Bündel geteilt. Ein Bündel zieht in die Samenanlage, das andere (N-Gefäßbündel) teilt sich in drei Bündel auf, die dann durch die Scheidewände der oberen Region des Fruchtknotens in den Griffel und schließlich jeweils in einen der drei Narbenlappen verlaufen. Bei *Fedia* kann sich das N-Gefäßbündel auch nur in zwei Bündel teilen, worauf sich weiter oben eines von diesen nochmals teilt, wodurch die Dreizahl der in die Narben ziehenden Bündel wieder hergestellt ist.

Nach der Abgabe der waagrechten Stränge durchziehen die drei S- und auch die drei M-Bündel die Fruchtknotenwand bis zum obersten Teil des Fruchtknotens unverzweigt. Dort geben sie bei *Valerianella*-Arten mit großen Kelchzipfeln zuerst Gefäßbündel ab, die diese Zipfel versorgen. Bei anderen werden sie zwar abgegeben, treten aber nicht in Funktion oder fehlen überhaupt. Bei *Fedia* ist die Gefäßbündelversorgung des Kelches nach DYAL (1941) die für einen „fünfzipfeligen“ Kelch.

Im weiteren Verlauf ziehen die S- und M-Bündel bei *Valerianella* und *Fedia* gegen das Zentrum des Fruchtknotens und ordnen sich in einem engen Ring um die drei in den Griffel und die Narben ziehenden Bündel. Bei *Valerianella* teilen sich schließlich die M-Bündel der

sterilen Fächer in zwei Bündel auf, so daß insgesamt acht Stränge in die Basis der Kronröhre einziehen. Die drei S-Bündel versorgen die drei Staubblätter, während das M-Bündel des fertilen Faches und die vier Spaltprodukte der M-Bündel der sterilen Fächer die fünf Kronsaumlappen innervieren. Bei *Fedia* teilt sich nach DYAL nur das M-Bündel des hinteren sterilen Faches und es ziehen nur sieben Bündel in die Basis der Kronröhre ein, wobei die zwei hinteren S-Bündel die beiden Staubblätter, die Spaltprodukte des M-Bündels des hinteren und das M-Bündel des vorderen sterilen und des fertilen Faches sowie das vordere S-Bündel die fünf Kronsaumlappen versorgen. Nach VIDAL gelangen jedoch acht Bündel in die Basis der Kronröhre. Eines davon ist viel schmaler als die übrigen und endet frei im mittleren Teil der Kronröhre. Es verläuft in der Position zwischen dem β -ständigen der paarigen vorderen und dem unpaaren vorderen Kronsaumlappen und stellt nach VIDAL das rudimentäre Gefäßbündel des bei *Fedia* ausgefallenen dritten Staubblattes dar.

Der Gefäßbündelverlauf in der Krone wurde bei mehreren *Valerianella*-Arten und *Fedia cornucopiae* s. l. stichprobenartig überprüft. Dabei konnte festgestellt werden, daß die die Kronsaumlappen versorgenden Bündel in der Regel die Kronröhre bis knapp unterhalb der Kronsaumeinschnitte unverzweigt durchziehen und in medianer Position in die Lappen eintreten (vgl. Abb. 3). Knapp unterhalb der Basis der Kronsaumlappen oder manchmal erst in diesen geht von den Mittelnerven jederseits ein Seitennerv ab. Die Seitennerven benachbarter Mittelnerven fusionieren und bilden einen senkrecht zu den Mittelnerven stehenden Gefäßbündelring. Von diesem Ring ziehen gewöhnlich parallel zu den Mittelnerven verlaufende Bündel in die Kronsaumlappen ein. Durch Querverbindungen zwischen den parallelverlaufenden Bündeln und weiterer Verzweigung entsteht je nach Größe der Lappen ein mehr oder weniger dichtes Gefäßbündelnetz. Übereinstimmend mit VIDAL wurden bei *Fedia* im unteren Teil der Kronröhre acht Gefäßbündel beobachtet. Fünf stärkere versorgen die Kronsaumlappen, während zwei dünnere hintere die Staubblätter innervieren und ein besonders dünnes vorderes im oberen Teil der Kronröhre endigt. Letzteres nimmt genau die Position des einen Gefäßbündels ein, das bei *Valerianella* in das β -ständige vordere Staubblatt zieht. Der Mittelnerv des unpaaren vorderen Kronsaumlappens ist bei *Valerianella* etwas, bei *Fedia* deutlich dicker als die der übrigen vier Kronsaumlappen. Bei den *Valerianella*-Arten mit langen Kronröhren und bei *Fedia* teilt er sich im Bereich bzw. etwas unterhalb des Nektariums in zwei sich ihrerseits wieder aufspaltende Stränge auf. Bei *Valerianella* vereinigen sich diese Bündel am oberen Rande des Nektariums wieder zu einem Strang. Bei *Fedia* werden mehrere Seitenstränge gebildet, die

zur Peripherie des Nektariums ziehen und dort enden, während ein dünner mittlerer aus dem Nektarium nach oben zieht und den unpaaren vorderen Kronsaumlappen versorgt.

Blütenentwicklung, Blüten- und Fortpflanzungsbiologie

Entwicklung. Nach MÜLLER (1882) sind die kleinen trichterförmigen Blüten von *Valerianella locusta* homogam. Kurz nach Öffnung der Blüte ragen die Staubblätter mit ihren ringsum mit Pollen bedeckten Antheren gerade aus der Krone hervor, und die tieferstehende, ebenfalls schon entwickelte dreiteilige Narbe ist mit einzelnen, bereits Schläuche treibenden Pollen besetzt. Der Griffel streckt sich allmählich bis die Narbe in gleicher Höhe mit den Antheren zu stehen kommt. Ähnliche Beobachtungen machte EGGERS (1969) bei zwei *Valerianella*-Arten mit kleinen und einer Art mit großen Trichterblüten (*V. radiata*, *V. woodsiana*, *V. umbilicata* f. *patellaria*).

KERNER (1891) beschreibt die ebenfalls kleinen Trichterblüten von *V. carinata*, *V. dentata* und *V. rimosa* dagegen als proterogynisch. Wenn sich bei ihnen die Antheren öffnen, krümmt sich der Griffel abwärts oder seitlich weg und kehrt erst gegen Ende der Anthese in die ursprüngliche Lage zurück, wobei die Narbe an die noch immer mit Pollen bedeckten Antheren gedrückt wird. Auf Grund eigener Beobachtungen sind die Blüten von *V. rimosa* jedoch proterandrisch. Der Griffel ist bei jüngeren, aber schon geöffneten Blüten mit aneinanderliegenden Narbenzipfeln seitwärts oder auch nach unten gekrümmt, während die bereits geöffneten, mit Pollen bedeckten Antheren über der Mitte der Blüte zusammenneigen. Später richtet sich der Griffel auf und gelangt mit den auseinanderweichenden Narbenlappen in die Nähe der mit Pollen bedeckten Antheren. Wenn letztere abzufallen beginnen, erreicht der Griffel seine volle Austrittslänge und ragt mit weitgespreizten Narbenlappen deutlich aus der Krone hervor.

Die Blüten zweier *Valerianella*-Arten mit stieltellerförmigen Blüten (*V. ozarkana*, *V. longiflora*) sind nach EGGERS (1969) ebenfalls proterandrisch. Die Staubblätter richten sich kurz nach Öffnung der Krone vollends auf, wobei die Antheren fast sofort danach aufspringen. Erst am zweiten Tag, nachdem die Staubblätter begonnen haben, sich vom Zentrum der Blüte wegzukrümmen, schiebt sich der Griffel aus der schmalen Kronröhre hervor. Wenn er seine volle Austrittslänge erreicht hat, liegen die Staubblätter den Kronsaumlappen an oder haben sich zwischen oder unter diese geschoben. Erst nach einigen Tagen krümmen sich ein oder mehr Staubblätter so zurück, daß die Antheren in die Nähe der belegungsfähigen Narbenzipfel kommen. Die Blüten von *Fedia cornucopiae* sind proterandrisch, und es treten

nach DELPINO (1869) und eigenen Beobachtungen Entwicklungsvorgänge wie bei den soeben beschriebenen *Valerianella*-Arten mit langkronröhri gen Blüten auf.

Fremd-, Nachbar- und Selbstbestäubung. Größe, Bau, Nektarabsonderung, Farbe und Anordnung der ausschließlich chasmogamen Blüten im Blütenstand zielen bei allen untersuchten Vertretern von *Valerianella* und *Fedia* auf Anlockung und Besuch bestimmter Insekten als Bestäubungsvermittler ab. Fremdbestäubung ist daher bei Insektenbesuch nicht nur möglich, sondern wird bei den proterandrischen langkronröhri gen *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* durch Wegkrümmen der reifen Antheren von den bestäubungsfähigen Narben eindeutig gefördert.

Infolge des Zusammendrängens vieler gleichzeitig geöffnete r Blüten in scheidoldigen Teilblütenständen ist auch mit Nachbarbestäubung zu rechnen. Dies kann entweder durch Insektenbesuch oder durch spontane Kontakte zwischen Nachbarblüten geschehen.

Überwiegende (oder gar ausschließliche) Selbstbestäubung ist wohl bei den *Valerianella*-Arten mit homogamen Blüten zu erwarten. Hier rieselt der Pollen von den über dem Blütenzentrum stehenden Antheren auf die bestäubungsfähigen Narben herunter. Aber auch die Arten mit proterandrischen Blüten, bei denen in späteren Anthesephasen Krümmbewegungen bzw. Wachstumsvorgänge Staubblätter und Griffel aneinander bringen, kann schließlich Selbstbestäubung eintreten.

Bestäubungsvermittler. Die Blüten der meisten *Valerianella*-Arten gehören zu dem von KUGLER (1970) unterschiedenen Typ der entomogamen, kleinblütigen Trichterblumen, bei denen die verschiedensten Hymenopteren und Dipteren als Bestäuber auftreten. Diese Blütenbesucher wurden bei Feldbeobachtungen von MÜLLER (1882) auch tatsächlich vorwiegend beobachtet, daneben auch noch Coleopteren und Lepidopteren. Die langkronröhri gen Blüten einiger *Valerianella*-Arten und von *Fedia* müssen dem KUGLERSchen Typ der Stieltellerblumen mit außerhalb der Krone befindlichen Antheren und Narben zugeordnet werden. Als Bestäuber für diesen Blumentyp kommen wegen der Farbe und engen Kronröhre nach KUGLER vor allem nektarsaugenden Tagfalter und langrüsselige Dipteren (z. B. Bombyliiden und Nemestriniden), gelegentlich aber auch pollenfressende Syrphiden in Frage. Feldbeobachtungen liegen von diesen Arten allerdings noch nicht vor.

Selbstfertilität, Fremd- und Selbstbefruchtung. Von EGGERS (1969) wurden an Individuen mehrerer nordamerikanischer

Valerianella-Arten Selbstungstests vorgenommen. Trotz des Fernhaltens von Pollen anderer Individuen haben alle getesteten Pflanzen Früchte angesetzt. Eigene Selbstungstests an Individuen mehrerer altweltlicher *Valerianella*-Arten und von *Fedia* haben zu gleichen Resultaten geführt. Die getesteten Pflanzen setzten reichlich Früchte an, aus deren Samen wieder normal fruchtende Individuen gezogen werden konnten. *Valerianella* und *Fedia* umfassen daher offenbar nur selbstfertile Sippen.

Trotz der noch ziemlich lückenhaften Beobachtungen zeichnen sich innerhalb der Gattung *Valerianella* zwei Fortpflanzungssysteme ab: Vorherrschen von Fremdbefruchtung bei den Arten mit großen trichterförmigen und stieltellerförmigen Kronen, ausschließlich oder doch überwiegend Selbstbefruchtung dagegen bei den Sippen mit kleinen trichterförmigen Kronen. Da EGGERS (1969) nach Selbstungstests bei ersteren einen auffallend verringerten Fruchtausatz beobachten konnte, ist anzunehmen, daß die Selbst- bzw. Nachbarbestäubung fördernden Mechanismus hier erst schwach wirksam sind und somit das Balancesystem zwischen Fremd- und Selbstbefruchtung bei diesen Arten weitgehend zugunsten der ersteren verschoben ist. Bei *Fedia* dürften ähnliche Verhältnisse wie bei den soeben erwähnten *Valerianella*-Arten mit stieltellerförmigen Kronen vorherrschen. Da aber hier nach Selbstungstests stets reichlicher Fruchtausatz vorhanden war, scheint bei dieser Gattung ein ausgewogenes Verhältnis zwischen Fremd- und Selbstbefruchtung zu bestehen.

Diskussion

Einige der in diesem Abschnitt behandelten Merkmale haben bisher entweder bei der intragenerischen Gliederung von *Valerianella* oder bei der Abgrenzung gegen *Fedia* eine Rolle gespielt. Der systematische Wert dieser und einiger bisher noch unbeachtet gebliebener Merkmale soll im folgenden an Hand der Tab. 1 besprochen werden. Außerdem wird versucht, vermutete Merkmalsprogressionen aufzuzeigen und schematisch darzustellen (vgl. Abb. 5).

Systematik. Die stieltellerförmigen Kronen der neuweltlichen *Valerianella longiflora* und *V. nuttallii* (beide Gruppe G)¹ vermitteln in gewisser Hinsicht zwischen den bei altweltlichen Arten üblichen und den bei *Fedia* ausgebildeten Kronenformen. Dies hat GRAY in TORREY & GRAY (1841) veranlaßt, die Gattungen *Valerianella* und *Fedia* (unter *Fedia*) zu vereinigen. Er faßte die genannten beiden Arten

¹ Die infragenerische Gruppierung (Gruppen A bis G) ist aus Tab. 1 ersichtlich (vgl. dazu auch ERNET 1977a).

Tabelle 1. Blütenmerkmale bei *Valerianella* und *Fedia*

	Blütentyp ^a	Kronröhren- länge ^b	Kronfarbe ^c		Blütentyp ^a	Kronröhren- länge ^b	Kronfarbe ^c
Valerianella				Gruppe F			
Gruppe A				<i>dentata</i>	1	1	1
<i>antilibanotica</i>				<i>eriocarpa</i>	1	1	1
<i>cymbicarpa</i>	1	1	1	<i>microcarpa</i>	1	1	1
<i>dufresnia</i>	1	2	1	<i>muricata</i>	1	1	1
<i>lipskyi</i>	1	2	1	<i>pontica</i>			
<i>oxyrrhyncha</i>	1	1	1	<i>puberula</i>	1	2	1
<i>sclerocarpa</i>	1	2	1	<i>rimosa</i>	1	1	1
<i>stephanodon</i>				Gruppe G			
<i>szovitsiana</i>	1	1	1	<i>amarella</i>	2	3	2
<i>tripларis</i>	1	2		<i>chenopodiifolia</i>	2	3	2
<i>tuberculata</i>	1	2	1	<i>florifera</i>	2	3	2
<i>turkestanica</i>	1	2		<i>longiflora</i>			
<i>uncinata</i>	1	2	1	f. <i>longiflora</i>	4	5	3+
Gruppe B				<i>nuttallii</i>			
<i>dactylophylla</i>	1	2	1	f. <i>nuttallii</i>	2—3, 3	4	2+
Gruppe C				<i>ozarkana</i>			
<i>brachystephana</i>	1	2		f. <i>ozarkana</i>	4	5	3
<i>coronata</i>	1	2	1	f. <i>bushii</i>	4	5	3
<i>discoidea</i>	1	2	1	<i>palmeri</i>	1	2	2
<i>glomerata</i>			1	<i>radiata</i>			
<i>hirsutissima</i>	1	2	1	f. <i>radiata</i>	1	2	2
<i>kotschyi</i>	1	2	1	<i>stenocarpa</i>	2	3	2
<i>lasiocarpa</i>	1	1	1	<i>texana</i>	1	2	2
<i>obtusiloba</i>	1	2	1	<i>umbilicata</i>			
<i>pumila</i>	1	2	1	f. <i>umbilicata</i>	2	3	2+
<i>vesicaria</i>	1	2	1	f. <i>intermedia</i>	2	3	2+
Gruppe D				f. <i>patellaria</i>	2	3	2+
<i>echinata</i>	1	2	1	<i>woodsiana</i>	1	2	2
<i>orientalis</i>	1	2	1	Fedia			
Gruppe E				<i>cornucopiae</i> s.l.	5	5	4
<i>carinata</i>	1	2	1				
<i>costata</i>	1	1	1				
<i>locusta</i>	1	2	1				
<i>martinii</i>	1	2	1				
<i>turgida</i>	1	1	1				

^a Blütentypen: vgl. S. 10.

^b 1 weniger als 1 mm, 2 1 bis 2 mm, 3 2 bis 3 mm, 4 3 bis 4 mm, 5 ca. 10 mm oder mehr.

^c 1 nur Kronsaum rötlich oder bläulich gefärbt, 2 ganze Krone weiß, 3 nur Kronröhre rötlich gefärbt, 4 ganze Krone rötlich gefärbt (+ Ausnahmen vgl. S. 6 und S. 19).

in einer Sektion *Siphonella* zusammen und stellte diese den Sektionen *Valerianella* und *Fedia* als Übergangsform gegenüber. WALPERS (1843) hat dagegen *Valerianella* und *Fedia* weiter als eigene Gattungen geführt; er fügte *Siphonella* innerhalb von *Valerianella* den im wesentlichen von DE CANDOLLE (1830) begründeten Sektionen hinzu. In ähnlicher Weise verfuhr dann auch KROK (1864); er gab die drüsig-zähneartige Brakteenränder als weiteres Merkmal zur Abgrenzung der Sektion *Siphonella* an (vgl. ERNET 1977a, S. 271). Hierauf entschloß sich auch GRAY (1883), die beiden Gattungen wieder zu trennen, bemerkte aber, daß eigentlich nur die geringere Zahl der Staubblätter bei *Fedia* eine solche Vorgangsweise rechtfertigt. HÖCK (1891) stellte die Sektion *Siphonella* wegen ähnlicher Fruchtformen zur Gattung *Plectritis* und SMALL (1903) erhob sie schließlich sogar in den Rang einer eigenen Gattung. DYAL (1938) behandelt die erwähnten langkronröhrigen Arten aber wieder bei *Valerianella* und beschreibt zwei neue solche (*V. bushii*, *V. ozarka*). Ihrer Ansicht nach (vgl. ERNET 1977a, S. 271) wäre außer der unterschiedlichen Kronenform kein anderes Merkmal dazu geeignet, diese Arten in einer Sektion abzugrenzen. Auch EGGERS (1969) führt in einer Monographie der nordamerikanischen *Valerianella*-Arten die Arten mit stieltellerförmigen Kronen bei *Valerianella*, geht aber im systematischen Teil nicht auf eine subgenerische Gliederung ein. Zuletzt zweifelt auch WEBERLING (1961 und 1970) nicht an der Zugehörigkeit der Sektion *Siphonella* zu *Valerianella*.

Die Ähnlichkeiten in der Kronenform zwischen *Fedia* und den langkronröhrigen *Valerianella*-Arten der Gruppe G sind zweifelsohne verblüffend, doch zeigen die vorliegenden Untersuchungen auch einige bemerkenswerte Unterschiede: Der Kronsaum ist bei *Fedia* viel stärker zweilappig ausgebildet als bei den *Valerianella*-Arten mit stieltellerförmigen Kronen (vgl. auch EGGERS 1969). Weiters ist die Kronröhre bei *Fedia* robuster gebaut und erweitert sich nach oben zu allmählich etwas, während sie bei den betreffenden *Valerianella*-Arten sehr schlank und bis zum Schlund schmal zylindrisch geformt ist. Die nektarbergende Aussackung der Kronröhre ist bei *Fedia* nur wenig vorgewölbt und relativ großflächig, bei den genannten *Valerianella*-Arten dagegen deutlich vorgewölbt und kleiner (vgl. Abb. 3e, g und Abb. 4d, f).

Die Kronröhrenlänge bzw. Kronengröße reicht bei den altweltlichen *Valerianella*-Arten der Gruppen A bis F von weniger als 1 mm bis 2 mm. Bei den nordamerikanischen Arten der Gruppe G wurden dagegen viel größere Längenunterschiede festgestellt: Bei den Arten mit trichterförmigen Kronen erreicht die Länge der Kronröhren Werte von 1 bis 3 mm. *V. nuttallii* mit (\pm deutlich) stieltellerförmigen Kronen

schließt an diese Längenwerte mit 3 bis 4 mm noch recht eng an. Die übrigen Arten mit stieltellerförmigen Kronen besitzen dagegen wie *Fedia* 10 mm lange oder noch längere Kronröhren und weichen dadurch von den bei *Valerianella* vorherrschenden Größenverhältnissen deutlich ab.

Obwohl innerhalb der Gruppe G von *Valerianella* sowohl hinsichtlich der Kronenform als auch der Kronengröße auffallende Unterschiede bestehen, lassen sich dennoch keine systematisch brauchbaren Grenzen ziehen. Es sind nämlich bei *V. nuttallii*, die vergleichsweise kurze Kronröhren besitzt, Übergänge von mehr trichterförmigen zu deutlich stieltellerförmigen Kronen feststellbar (vgl. Abb. 2e, f). Zwischen den mehr trichterförmigen Kronen von *V. nuttallii* und den großen trichterförmigen von *V. florifera* und *V. umbilicata* sind wiederum nur graduelle Unterschiede erkennbar (vgl. Abb. 2e bzw. 2c, m, n, o), so daß sich nur die Arten mit sehr langen Kronröhren deutlicher von den übrigen der Gruppe G absetzen. Aber auch die Kronen dieser Arten unterscheiden sich von den stieltellerförmigen bei *V. nuttallii* nur dadurch, daß der schmal zylindrische Abschnitt zwischen Kronsaum und Aussackung stärker verlängert ist als bei jenen der letzteren (vgl. Abb. 2f bzw. 2d, g, h und EGGERS 1969). Berücksichtigt man nun noch, daß nach EGGERS zwischen *V. nuttallii* und *V. longiflora*, die sich nur durch Länge und Farbe der Kronen, nicht aber durch ihre Früchte unterscheiden lassen, hybridogene (?) Zwischenformen auftreten und daß im Verbreitungsgebiet von *V. ozarkana* Pflanzen mit *V. ozarkana* f. *ozarkana*-Früchten und *V. nuttallii*-Kronen gefunden wurden, so verliert auch das Merkmal der extrem langen Kronröhren an systematischer Bedeutung. Unzutreffend ist die Behauptung von GRAY in TORREY & GRAY (1841), SMALL (1903) und EGGERS (1969), daß bei *Siphonella* der Kronsaum leicht unregelmäßig zweilippig (fast zygomorph, stark unregelmäßig und nicht wirklich zweilippig), bei den übrigen *Valerianella*-Arten hingegen regelmäßig fünfrippig (fast regelmäßig) sei: Bei allen untersuchten *Valerianella*-Arten sind die Kronsaumlappen ungleich groß und leicht zweilippig angeordnet (vgl. Abb. 3 und 4). Die Merkmale des Kronenbaus liefern somit keine triftigen Argumente für eine Abgrenzung der *Valerianella*-Arten mit stieltellerförmigen Kronen in einer eigenen Sektion (oder gar Gattung).

Den Kronenfarben bzw. der Farbverteilung wurde bisher keine systematische Bedeutung beigemessen; das ist nicht gerechtfertigt. Bei den altweltlichen *Valerianella*-Arten (Gruppen A, B, C, D, E und F)¹ ist im wesentlichen nur der Kronsaum der kleinen trichterförmigen Kronen rötlich oder bläulich gefärbt und die Kronröhre größ-

¹ Siehe S. 15, Fußnote.

tenteils weiß. Bei den nordamerikanischen Arten (Gruppe G) ist entweder die ganze Krone weiß oder bei den Arten mit sehr langen Kronröhren (*V. longiflora*, *V. ozarkana*) nur die Kronröhre rötlich gefärbt und der Kronsaum einschließlich des obersten Teiles der Kronröhre weiß. In Mischpopulationen von *V. longiflora* und *V. nuttallii* hat EGGERS (1969) auch Individuen mit vollkommen weißen *V. longiflora*-Kronen und solche mit *V. nuttallii*-Kronen und rötlichen Kronröhren

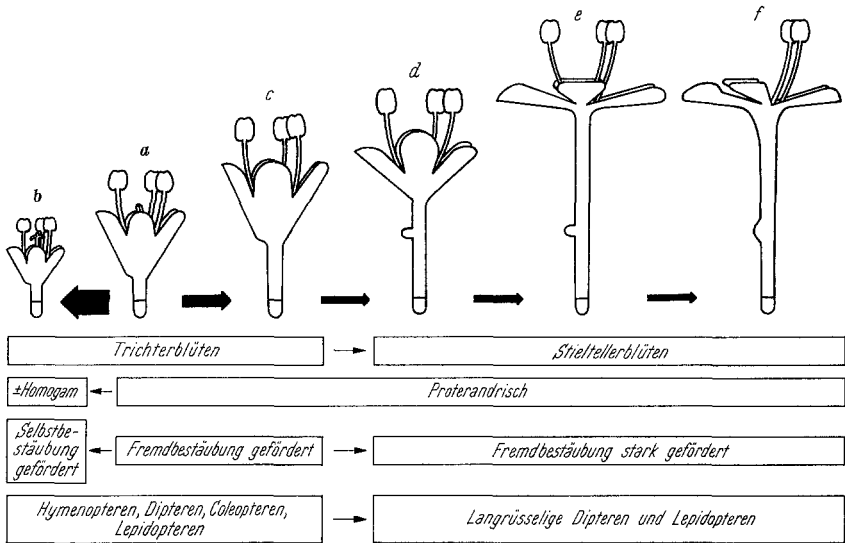


Abb. 5. Blütentypen, Blütenentwicklung, Bestäubung und Blütenbesucher; vermutete Progressionen. a—e *Valerianella*, f *Fedia*, a, b Blütentyp 1, c—f Blütentypen 2—5

gefunden. Bei *V. umbilicata* kann auch die (ganze?) Krone blaß rötlich gefärbt sein. Eine echte Sonderstellung der Arten mit stieltellerförmigen Kronen innerhalb der Gruppe G ist folglich auch hinsichtlich der Kronenfarbe und Farbverteilung nicht gegeben. Bei *Fedia* ist dagegen die ganze Krone rötlich gefärbt, wobei der obere Teil der Kronröhre und ein Saftmal auf der Unterlippe intensiv, die übrigen Teile der Krone nur blaß rötlich gefärbt sind (vgl. Abb. 4f).

Der Blütentyp 1 tritt in allen Gruppen von *Valerianella* auf (ausschließlich in den Gruppen A bis F und bei einigen Arten der Gruppe G). In der Gruppe G kommen neben dem Typ 1 außerdem noch die Typen 2 bis 4 vor; alle vier Typen sind durch Übergangs- und (hybridogene?) Mischformen miteinander verbunden. Der Blütentyp 5 von

Fedia ist dem Typ 4 von *Valerianella* sehr ähnlich, weicht aber von diesem vor allem durch den deutlich zweilippigen Kronsaum, die Färbung der Krone und die Staubblattzahl auffallend ab. Damit nimmt *Fedia* auch hinsichtlich einiger Merkmale im Blütenbereich eine isolierte Stellung ein.

Merkmalsphylogenie. Nach den gegenwärtigen Vorstellungen über die phylogenetische Abfolge der Blumentypen (vgl. z. B. KÜGLER 1970 und EHRENDORFER 1971) sind die bei *Valerianella* vorherrschenden kleinen, von verschiedensten Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren besuchten und daher wenig spezialisierten Blüten mit trichterförmigen Kronen als der ursprüngliche Blumentyp anzusehen.

Von diesem Typ ausgehend (vgl. Abb. 5) ist bei *Valerianella* eine deutliche Tendenz zur Ausbildung winziger, homo- und autogamer Blüten feststellbar. Bei einigen wenigen nordamerikanischen *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* sind jedoch auch größere trichterförmige und zuletzt stieltellerförmige allogame, an den Besuch langrüsseliger Dipteren und Lepidopteren (Tagfalter?) angepasste Blüten entstanden.

Summary

1. A comparative morphological and anatomical analysis of the flowers of the annual genera *Valerianella* and *Fedia* (54 resp. 4 species investigated) is presented.

2. Flowers differ greatly in regard to corolla shape (funnel- and salver-shaped in *Valerianella*, only salver-shaped in *Fedia*), corolla tube length, arrangement of corolla lobes (slightly bilabiate in *Valerianella*, strongly bilabiate in *Fedia*) and number of stamina (3 in *Valerianella*, 2 in *Fedia* (Figs. 1–5).

3. Informations on flower development and flower biology are summarized and supplemented. Funnel-shaped flowers predominate in *Valerianella*; they are either proterandrous or homogamous. Proterandry is conspicuous in the salver-shaped flowers of a few North American *Valerianella* species and in *Fedia*. In both genera flower morphology, nectar production, colour and disposition in the inflorescence tend to attract certain insects. Various kinds of *Hymenoptera*, *Diptera*, *Coleoptera* and *Lepidoptera* visit the funnel-shaped flowers, and certain long-tonged *Diptera* and *Lepidoptera* can be expected on the salver-shaped flowers. Cross-pollination therefore is possible in case of insect attendance and even promoted by movements of the stamina in the salver-shaped flowers. Neighbour-pollination may be caused by insect visitors or by spontaneous contacts of the flowers within the condensed

cymes. Self-pollination is strongly promoted in the small homogamous funnel-shaped flowers of many *Valerianella* species.

4. Self-fertility has been verified experimentally in several Old and New World taxa of *Valerianella* and in *Fedia*, and seems to be the rule in both genera.

5. Available informations on flower development and flower biology suggest two reproductive systems in *Valerianella* and *Fedia*: predominant allogamy in the few species of *Valerianella* and in *Fedia* with large funnel- and salver-shaped flowers, and predominant (or partly exclusive?) autogamy in the numerous species of *Valerianella* with small funnel-shaped flowers.

6. The long tubed salver-shaped corollas in *Fedia* and in some North American *Valerianella* species have induced some authors to separate the latter as a section (or even as a genus) *Siphonella*, or to unite both genera into one. Neither of this can be substantiated: Transitional (hybridogenous?) forms link the different *Valerianella* flower types in North America, while significant differences in other flower characters substantiate the separation from *Fedia*. On the whole, flower characters therefore confirm the species grouping in *Valerianella* and the close affinity but generic independence of *Fedia* (Tab. 1, ERNET 1977a).

7. Small funnel-shaped and unspecialized entomophilous flowers seem to have been the phylogenetic starting point of flower differentiation in the *Valerianella-Fedia* group. Reduction of size then has led to the homo- and autogamous flowers in many species of *Valerianella*, whereas enlargement and differentiation apparently has produced the funnel- and salver-shaped predominantly allogamous flowers of a few North American *Valerianellas* and of *Fedia* (Fig. 5).

Literaturverzeichnis

- ASPLUND, E., 1920: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. Kgl. Svensk. Vet. Handl. **61** (3), 1—66.
- DE CANDOLLE, A. P., 1830: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis . . ., **4**. Parisiis.
- DELPINO, F., 1869: Dipsaceae, Valerianaceae. In: Ulteriori osservazioni sulla dicogamina nel regno vegetabile, I. Atti Soc. Ital. Sci. Nat. **12**, 78—80.
- DYAL, S. C., 1938: *Valerianella* in North America. *Rhodora* **40**, 185—212.
- 1941: Studies in the family *Valerianaceae*. Thesis, Cornell Univ., Ithaca.
- EGGERS, D. M., 1969: A revision of *Valerianella* in North America. Thesis, Vanderbilt Univ., Nashville.
- EHRENDORFER, F., 1971: *Magnoliophytina*. In STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENK, H., und SCHIMPER, A. F. W.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 30. Aufl. (Neubearb. DENFFER, D. von, SCHUHMACHER, W., MÄGDEFRAU, K., und EHRENDORFER, F.). Stuttgart: G. Fischer.
- EICHLER, A. W., 1875: Blüthendiagramme **1**. Leipzig.

- ERNET, D., 1976: Beiträge zur Systematik und Evolution von *Valerianella* und *Fedia* (*Valerianaceae*). Dissertation, Univ. Graz.
- 1977a: Sproßaufbau und Lebensform von *Valerianella* und *Fedia* (*Valerianaceae*). *Plant Syst. Evol.* **127**, 243—276.
- 1977b: Fruchtbau und Verbreitungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia* (*Valerianaceae*). *Plant Syst. Evol.* **129** (im Druck).
- GRAY, A., 1883: *Valerianaceae*. In: Contributions to North American botany. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* **19**, 81.
- HÖCK, F., 1891: *Valerianaceae*. In ENGLER, A., & PRANTL, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien . . . **4** (4). Leipzig: W. Engelmann.
- KERNER, A. VON, 1891: Pflanzenleben, **2**. Leipzig und Wien.
- KROK, T. O. B. N., 1864: Anteckningar till en monografi öfver växtfamiljen *Valerianaceae*. 1. *Valerianella* Hall. *Kgl. Svensk. Vet.-Akad. Handl., N. F.*, **5** (1), 1—105.
- KUGLER, H., 1970: Blütenökologie, 2. Aufl. Stuttgart: G. Fischer.
- MÜLLER, H., 1882: Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten, III. *Verh. Naturh. Ver. Preuß. Rheinl. Westf.* **39**, 1—104.
- SMALL, J. K., 1903: *Flora of the Southeastern United States*. New York: Publ. by the author.
- TORREY, J., GRAY, A., 1841: *Flora of North America*, **2**. New York.
- VIDAL, L., 1903: Contribution à l'anatomie des Valérianacées. *Ann. Univ. Grenoble* **15**, 561—605.
- WALPERS, G. G., 1843: *Repertorium botanices systematicae*, **2**. Lipsiae.
- WEBERLING, F., 1961: Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Nat. Kl.* **1961** (5), 155—281.
- 1970: *Valerianaceae*. In HEGI, G.: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2. Aufl. (Hrsg. WAGENITZ, G.) **6** (2). München: C. Hanser.
- WICHURA, M., 1846: Beiträge zur Lehre von der Blatt- und Knospenstellung; III. Über den Blütenbau der Valerianeen. *Flora* **29**, 241—247.

Anschrift des Verfassers: Dr. DETLEF ERNET, Institut für Systematische Botanik der Universität Graz, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Österreich.