

Phyton (Austria)	Vol. 20	Fasc. 1—2	95—116	15. 2. 1980
------------------	---------	-----------	--------	-------------

Systematik, Variation und Entwicklungstendenzen der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* (Gramineae-Aveneae)

Von

Focke ALBERS *)

Mit 10 Abbildungen (5 Abb. auf Tafeln, 5 Abb. im Text)

Eingelangt am 29. März 1979

Key words: *Gramineae*, *Poaceae*, *Aveneae*, *Aristaveninae*, *Airinae*. — Anatomy, morphology, systematics

Summary

ALBERS F. 1980. Systematics, variation and evolutionary tendencies in the subtribes *Aristaveninae* and *Airinae* (Gramineae-Aveneae). — *Phyton* (Austria) 20 (1—2): 95—116, 10 figures. — German with English summary.

1. Light microscopy of leaf anatomy and studies of leaf surface patterns with the SEM support the classification proposed by ALBERS & BUTZIN 1977 for the subtribes *Aristaveninae* (2 genera with 9 species) and *Airinae* (7 genera with 22 species).

2. Studies of the roots have shown that endodermis cells in tertiary condition can be used as additional characteristic for differentiation of both subtribes.

3. The taxonomic classification is also supported by the morphology of the spikelets. Morphology and shape of spikelets and characteristics of the panicle can be used as an additional criterium for a distinction at the genus and species level.

4. Some evolutionary tendencies are discussed.

Zusammenfassung

ALBERS F. 1980. Systematik, Variation und Entwicklungstendenzen der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* (Gramineae-Aveneae). — *Phyton* (Austria) 20 (1—2): 95—116, 10 Abbildungen. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

1. Lichtmikroskopische Untersuchungen der Blattanatomie unterstreichen gemeinsam mit Oberflächendarstellungen mit dem REM an den Blättern die

*) Dr. habil. Focke ALBERS, Botanisches Institut der Universität, Biologiezentrum, Olshausenstr. 40—60, D-2300 Kiel.

von ALBERS & BUTZIN 1977 vorgeschlagene Gliederung der bearbeiteten Arten in den Subtriben *Aristaveninae* (2 Gattungen mit 9 Arten) und *Airinae* (7 Gattungen mit 22 Arten).

2. Wurzeluntersuchungen haben gezeigt, daß die Ausbildung der Endodermiszellen im tertiären Zustand ein weiteres Merkmal für die Differenzierung der beiden Subtriben darstellt.

3. Im floralen Bereich wird die taxonomische Einteilung durch die Ährchenmorphologie bestätigt. Gemeinsam mit Besonderheiten der Gesamtblütenstände führt sie darüber hinaus zu einer Differenzierung auf Gattungs- und Artebene.

4. Einige Entwicklungstendenzen werden diskutiert.

Einleitung

Die Gattungen der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* gehören nach der grundlegenden agrostologischen Literatur in die Tribus *Aveneae* NEES. PILGER 1954 reihte die Vertreter dieser Subtriben in die umfangreiche Subtribus *Aveninae* PILG. ein. HOLUB 1958 faßte die *Aveneae* wesentlich enger, indem er die *Danthoniinae*, dem Beispiel anderer Agrostologen folgend, ganz aus der Tribus ausschied und weitere Gattungen wegen bisher unzulänglicher Diagnose nicht in diese Gruppierungen aufnahm. Die verbliebenen 22 Gattungen teilte HOLUB fünf Subtriben zu, den *Aveninae*, den *Trisetinae*, den *Ventenatinae*, den *Gaudiniinae* und den *Deschampsinae*. BAUM 1968a stimmte zwar den hier zum Ausdruck gebrachten verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Subtriben untereinander nicht zu, ließ die Gruppierungen der Gattungen aber unangetastet.

Nach eigenen Arbeiten an einheimischen Vertretern der Gattung *Deschampsia* P. B. (ALBERS 1972) wurden die Untersuchungen auf alle Gattungen der letztgenannten Subtribus ausgeweitet. In diesem begrenzten Kreis, dessen Arten auf den europäischen Raum beschränkt sind oder als Kosmopoliten hier vorkommen, wurden noch am ehesten erkennbare natürliche verwandtschaftliche Beziehungen erwartet. Aus ihnen sollten sich Entwicklungstendenzen innerhalb der Gräser ablesen lassen.

Da sich jedoch nach morphologischen, anatomischen, palynologischen, karyologischen und phytogeographischen Untersuchungen die Unzulänglichkeit des HOLUBschen Entwurfs abzeichnete und die von HOLUB vorgeschlagene Subtribus außerdem nach den Nomenklaturregeln nicht gültig veröffentlicht worden war (BUTZIN 1973), wurde eine neue Einteilung vorgeschlagen (ALBERS & BUTZIN 1977). Unter Beibehaltung des gesamten Inhalts wurden an Stelle einer Subtribus zwei Subtriben geschaffen: die Subtribus *Aristaveninae* ALBERS & BUTZIN und die Subtribus *Airinae* FRIES emend. ALBERS & BUTZIN.

Die in der folgenden Liste enthaltenen Taxa wurden bearbeitet. Die Nomenklatur richtet sich nach DUVAL-JOUE 1865, ADAMOVIĆ 1904, HYLANDER 1953, MAIRE 1953, PAUNERO 1946, 1955a, b, EHRENDORFER 1973, KERGUELEN 1975 und ALBERS & BUTZIN 1977.

Aristaveninae ALBERS & BUTZIN

Aristavena ALBERS & BUTZIN

A. setacea (HUDSON) ALBERS & BUTZIN

Deschampsia P. B.

D. alpina (L.) ROEM. & SCHULT.

D. bottnica (WAHLENBG.) TRIN.

D. cespitosa (L.) P. B.

D. litoralis (GAUDIN) REUT.

D. media (GOUAN) ROEM. & SCHULT.

D. refracta (LAG.) ROEM. & SCHULT.

D. rhenana GREMLI

D. wibeliana (SONDER) PARL.

Airinae FRIES emend. ALBERS & BUTZIN

Aira L.

A. armoricana ALBERS

A. byzantina ALBERS

A. caryophyllea L.

subsp. *caryophyllea*

subsp. *edouardi* (REUT.) ALBERS

A. cupaniana GUSS.

A. elegans WILLD. ex GAUDIN

subsp. *elegans*

subsp. *scoparia* (ADAM.) ALBERS

A. intermedia GUSS.

A. multiculmis DUM.

A. praecox L.

A. provincialis JORD.

A. tenorei GUSS.

A. uniaristata LAG. & RODR.

Airopsis DESV.

A. tenella (CAV.) COSS. & DUR.

Antinoria PARL.

A. agrostidea (DC.) PARL.

Avenella PARL.

A. flexuosa (L.) PARL.

subsp. *flexuosa*

subsp. *montana* (L.) A. & D. LÖVE

A. mairei (SENNEN) ALBERS

A. stricta (HACK.) ALBERS

Corynephorus P. B.

C. articulatus (DESF.) P. B.

[= *C. divaricatus* (POURR.) BREISTR.]

subsp. *articulatus*

subsp. *fasciculatus* (BOISS. & REUT.) HUSNOT

subsp. *oranensis* (MURB.) MAIRE & WEILLER

C. canescens (L.) P. B.

Periballia TRIN.

P. involucrata (CAV.) JANKA

P. laevis (BROT.) ASCH. & GR.

P. minuta (L.) ASCH. & GR.

Vahlodea FR.

V. atropurpurea (WAHLENBG.) FR.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Gräser wurden auf eine wesentlich sicherere Grundlage gestellt, als zusätzlich anatomische und karyologische Gesichtspunkte in die Systementwürfe einfließen, wie es erstmals bei PILGER 1954 geschah, ohne daß die Ergebnisse der Morphologie im floralen Bereich in ihrer überragenden Bedeutung zurückgesetzt wurden. PRAT 1960 verband die Resultate eigener früherer blattanatomischer Untersuchungen mit weiteren anatomischen und morphologischen Befunden und entwickelte daraus seine Vorstellung über ein natürliches System der Gräser. Auch neueste Untersuchungen unter anatomischer Fragestellung können noch wertvolle Hinweise für die Einordnung bestimmter Taxa in das System beisteuern, wie die Untersuchungen an Gramineen-Wurzeln von GOLLER 1977 zeigen. Im folgenden wird deshalb zuerst einigen anatomischen und morphologischen Fragen im vegetativen Bereich der Pflanzen nachgegangen, an die sich Untersuchungen im Umfeld des Ährchens anschließen, die bisher wenig Berücksichtigung gefunden haben.

Material und Methoden

Das Pflanzenmaterial wurde auf verschiedenen Sammelreisen in Finnland, Norwegen, Schweden, Nord- und Mitteldeutschland, Frankreich und in der Schweiz zusammengetragen, oder es wurde mir von Kollegen, Sammlern und den Leitern Botanischer Gärten als Saat- oder Lebendmaterial von Wildstandorten zugesandt. Es ist leider nicht möglich, alle namentlich an dieser Stelle zu erwähnen. Stellvertretend bedanke ich mich bei einem der Senioren der Gräser-Taxonomie, Herrn Dr. C. H. HUBBARD, Kew Gardens.

Die erhaltenen Früchte wurden im Botanischen Garten in Kiel angebaut und die daraus gekeimten Pflanzen ebenso wie das erhaltene Lebendmaterial dort weiterkultiviert. Die oft ungenauen Bestimmungen der zugesandten Proben konnten anhand der kultivierten Pflanzen revidiert werden.

Die Fundorte sind einer Zusammenstellung in ALBERS 1978a zu entnehmen. Von allen untersuchten Pflanzen befinden sich Belegexemplare im Herbar des Verfassers, Dubletten in KIEL. Herbarmaterial stellten mir die Direktoren der Botanischen Institute B, HBG, KIEL, MPU und U (Index Herbariorum 1974) zur Verfügung. Auch ihnen sei an dieser Stelle gedankt.

Zur Untersuchung der Blattoberfläche mit dem Rasterelektronenmikroskop wurde größtenteils Material verwendet, das von im Botanischen Garten Kiel kultivierten Pflanzen stammte. Bei Vergleichen mit Pflanzen von Wildstandorten mußte z. T. auf Herbarpflanzen zurückgegriffen werden. Es wurden entweder Flächenschnitte oder ganze Blattstücke mit Leitsilber auf Probenteller geklebt. Bei den meisten Blättern reichte eine Lufttrocknung der stabilen epidermalen Gewebe aus, bei empfindlicheren, beispielsweise papillenreichen Epidermen, zeigte eine Dehydrierung nach der „Critical-Point-Method“ (COHEN *et al.* 1968, COHEN & SHAYKH 1973) sehr gute Ergebnisse. Zum Teil wurden die Objekte im Hochvakuum mit Kohle und Gold bedampft; eine gleichmäßigere Metallbeschichtung wurde nach dem Sputtering-Verfahren erzielt. Die Untersuchungen erfolgten am SEM S4—10 der Firma Cambridge Instruments (Zoologisches Institut der Universität Kiel) bei Beschleunigungsspannungen zwischen 15 und 25 kV und Vergrößerungen von 200- bis 2000fach.

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen der im AFE-Gemisch (Äthanol 70%ig:Formol 40%ig:Eisessig = 6:3:1) fixierten Blätter und Wurzeln wurden Paraffin- und Handschnitte angefertigt und über einen Zeichenspiegel am Leitz-Orthoplan gezeichnet. Freipräparierte Lodiculae wurden im Leitz-Orthoplan/Orthomat photographiert und deren Umrisse von Positivvergrößerungen durchgezeichnet.

Die Zellelemente der Epidermis und deren Lage zueinander werden in Dermatogrammen dargestellt. Auf der abaxialen Blattseite werden Flächen, unter denen sich Sklerenchyme befinden, als Costalfächen bezeichnet und von den sklerenchymfreien Intercostalfächen unterschieden. Die Beschreibung der Epidermiselemente erfolgt nach PRAT 1932: S = Kiesel-, Z = Korkkurzzellen, l_3 = undulierte Langzellen, P_2 = mittelgroßer Haartyp, X = Stoma, O = homogen, n = costale Variante.

Ich danke Fräulein Wiebke MARXSEN und Herrn Hans-Peter DREYER für die verantwortungsvolle Mitarbeit.

Anatomie und Morphologie der Laubblätter

Aristaveninae

Über die Anatomie der Grund- und Halmblätter einiger *Deschampsia*-Arten und von *Aristavena setacea* gibt es genaue Studien (ZEMANN 1906 1907, BREYMANN 1912, WEIHE & REESE 1968). Alle Arten sind durch meist flache Blätter gekennzeichnet, auf deren adaxialer Seite auffallend hohe Rippen sitzen (PAUNERO 1955a). BUSCHMANN 1948 hat bereits eine Grup-

pierung der Arten nach blattanatomischen Merkmalen versucht. Der vorgelegte Schlüssel kann nach den vorliegenden Ergebnissen weitgehend beibehalten werden. Darin wird *Aristavena setacea* (= *Deschampsia* s.) eindeutig von den *Avenella*-Arten unterschieden und die von HOLMBERG 1926 vorgeschlagene Eingliederung in *Deschampsia* (s. l.) Sektion *Campella* (zusammen mit den bei *Deschampsia* s. str. verbliebenen Arten) unterstrichen. In dieser Gattung steht sie den Arten *D. media* und *D. refracta* nahe. Außerdem wird eine „typische“ *D. cespitosa* von einer Gruppe mit *D. bottnica*, *D. litoralis*, *D. alpina* und z. T. *D. cespitosa* unterschieden. Hier fällt die Schwierigkeit auf, *D. cespitosa* einem bestimmten Typ zuzuordnen. *D. wibeliana* wurde von BUSCHMANN 1948 gesondert gestellt, jedoch trifft für diese Art die gegebene Beschreibung mit scharfen Rippen nicht zu (WEIHE & REESE 1968, ALBERS 1972). Gemeinsam mit *D. rhenana* muß sie in die *bottnica*-Gruppe eingereiht werden.

Die Anzahl der Rippen beträgt bei den Arten der Subtribus *Aristaveninae* gewöhnlich sieben, sie kann auch darüber liegen. In jeder Rippe befindet sich ein Leitbündel; die Anzahl kann sich durch Nebenleitbündel in besonders großen Blättern auf drei erhöhen. WEIHE & REESE 1968 messen gerade der Ausbildung der Blattrippen einen hohen differentialdiagnostischen Wert bei. Es zeigt sich, daß *D. cespitosa* durchwegs annähernd dreieckige Blattrippen aufweist, während bei *D. wibeliana* und *D. bottnica* Rand- und Mittelrippe zwar auch $\pm$ dreieckig, die übrigen der häufig sieben Rippen dagegen abgerundet oder gestutzt sind, vgl. Abb. 1 (ALBERS 1972). Ähnliche Querschnittsbilder weisen *D. litoralis*, *D. rhenana* und mit Einschränkungen auch *D. alpina* auf, die sich in manchen Fällen jedoch *D. cespitosa* nähert. *Aristavena setacea* ist mit *D. refracta* und *D. media* durch den hohen Sklerifizierungsgrad auf der Blattunterseite verbunden (Abb. 1). Zwar ist die Ausbildung des Festigungsgewebes variabel, es tritt bei den restlichen Arten jedoch niemals in so massivem Maße auf. Der Umfang des Sklerenchyms in den Rippenspitzen ist zwar auch veränderlich, gewöhnlich ist er aber in der *bottnica*-Gruppe voluminöser und großzelliger als bei *D. cespitosa*.

Die Flächenansichten der Epidermen enthalten bei allen Arten die gleichen Grundelemente. Elongierte tetra- bis hexagonale (Lang-)Zellen wechseln mit Kurzzellen verschiedener Prägung. Der Verlauf der Antiklinalwände der Blattunterseiten muß nach BARTHOLOTT & EHLE 1977 bei allen Arten als U- bis Omega-unduliert bezeichnet werden. Bis auf einige *D. cespitosa*-Pflanzen sind die Wände auf der adaxialen Seite gewöhnlich glatt. Dermatogramme der Blattunterseite von *D. cespitosa*, *D. wibeliana* und *D. bottnica* wurden schon entworfen (WEIHE & REESE 1968, ALBERS 1972). Vorhandensein und Verteilung einzelner Epidermiselemente führten zu deutlichen Unterschieden zwischen den Arten. Andererseits erkannten WEIHE & REESE 1968 bei Überflutungsversuchen von *D. wibeliana* eine Beeinflussung der epidermalen Ausbildung durch ökologische Faktoren.

Bei *D. wibeliana* ist gegenüber *D. cespitosa* das Fehlen von S-(Kiesel-) und P-(Haar-)Zellen sowie eine deutliche Vermehrung der X-(Stoma-) Zelleinheiten zu beobachten. Stomata fehlen auf den Blattunterseiten bei *D. cespitosa* aber keineswegs, wie METCALFE 1960 fälschlicherweise schreibt. Während bei *D. litoralis* und *D. rhenana* (selten) Haare auf den Intercostalflächen vorkommen, fehlen diese gänzlich bei *D. bottnica*. Dafür werden bei dieser Art Kieselzellen auf den Costalflächen gefunden. *D. alpina* ähnelt *D. cespitosa*. Bei *D. refracta* und *D. media* erstrecken sich auf der abaxialen Blattseite $P_2I_3P_2I_3$ - sowie SZI_3 -Zellreihen; die beiden Arten sind dadurch

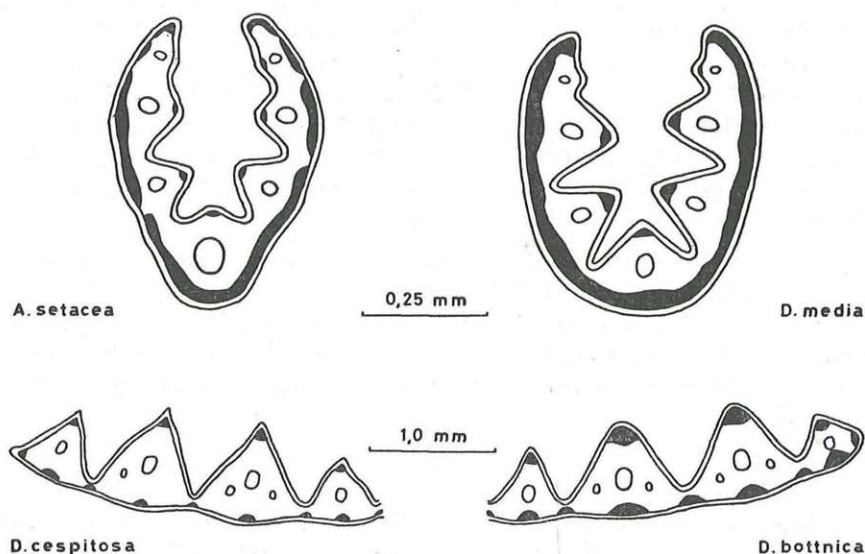


Abb. 1. Querschnitt von der Mitte der Grundblätter von Arten der Subtribus *Aristaveninae* (A. = *Aristavena*, D. = *Deschampsia*). Schwarze Bereiche entsprechen Festigungsgewebe, Ovale den Leitbündeln

sofort erkennbar. Die Blattunterseite von *Aristavena setacea* zeigt ein einfaches, einheitliches Dermatogramm: intercostal I_3OI_3O und costal $ZI_3n(P_2)$.

In der Regel kommen bei allen Arten auf der adaxialen Blattseite Stomata vor, unterschiedlich dagegen ist, ob Haare und/oder Papillen vorhanden sind.

Den Arten der *bottnica*-Gruppe und *D. alpina* fehlen fast immer Haare auf den Flanken der Rippen, bei *D. refracta* und *D. media* sowie *Aristavena setacea* sind stets Trichome vorhanden. Variabel ist wiederum *D. cespitosa*; es scheint jedoch so zu sein, daß beim Vorhandensein von Haaren Papillen fehlen bzw. umgekehrt. Auf den Langzellen aller anderen Arten erheben sich Papillen in unterschiedlichen Abmessungen. Für *D. wibeliana* werden die Angaben bestätigt (RAUNKIAER 1901, ALBERS 1972), während WEIHE &

REESE 1968 keine Papillenbildung feststellen konnten. Auf dem Grat der Blattrippen stehen bei *D. cespitosa* besonders große Haare, die ausgerichtet und eng hintereinander liegen. Der Blattrand ist ähnlich bewehrt. Bei den anderen Arten kommen diese Haare, nicht so dicht stehend, über die ganze Kuppe der Rippen verteilt vor.

Die REM-Abbildungen bestätigen die Dermatogrammanalysen und zeigen deutlich die Relationen der einzelnen über die Oberfläche hinausragenden Elemente (Abb. 2 und 3). Dabei tritt die konvexe Periklinalwand und die Undulation der Antiklinalen der Langzellen bei den meisten Arten deutlich hervor. Aus den tabular-konvexen Langzellen gehen durch partielle Aufwölbung Papillen hervor, die von *D. cespitosa* über *D. wibeliana* bis *D. media* an Höhe zunehmen. Bei den letzten muß nach BARTHOLOTT & EHLER 1977 bereits von Haarpapillen gesprochen werden. Das Fehlen bzw. die außerordentlich geringe Höhe der Papillen bei *D. cespitosa* ist offenbar genau so konstant wie die besonderen Dimensionen bei der *D. media/refracta*-Gruppe. Die Papillen von *Aristavena setacea* sind wie die der anderen Deschampsien von mittlerer Ausbildung.

Trotz zahlreicher Übergänge zwischen den Typen und unterschiedlicher Verteilung einzelner Zellelemente lassen sich insgesamt gesehen die Gruppierungen *D. cespitosa*—*D. bottnica*, *D. wibeliana*, *D. rhenana*, *D. litoralis*—*D. media*, *D. refracta*—*Aristavena setacea* aufrecht erhalten. Problematisch dagegen erscheint die Zuordnung von *D. alpina* zu einem dieser Formenkreise.

Airinae

Einzelne mehrjährige Arten der *Airinae* sind verschiedentlich anatomisch-histologisch behandelt worden (ZEMANN 1906, 1907, BUSCHMANN 1948, 1950, PAUNERO 1955a, JIRÁSEK & CHRTEK 1962, ALBERS 1973), lediglich annuelle *Corynephorus*-Arten wurden in den Vergleich mit einbezogen. In Abb. 4 sind die Blattquerschnitte der Gattungen dieser Subtribus schematisch dargestellt. Die zusammengefalteten, bis zu fünf Zentimeter langen, fadenförmigen Blattspreiten von *Aira* und *Airopsis* sind von fünf Leitbündeln durchzogen. Das flache Blatt von *Antinoria* wirkt durch die 11 Rippen deutlich gerieft. Die borstenförmigen, im Querschnitt fast runden Blätter der Arten der Gattung *Avenella* zeigen einen sehr einheitlichen Bau. Nahezu die gesamte Oberfläche ist der Blattunterseite zuzurechnen. Parallel zur abaxialen Seite liegt unter der Epidermis ein geschlossener Sklerenchymring, der nur im Bereich der eingesenkten Oberseite unterbrochen ist. *Corynephorus canescens*, eine perennierende Art, mit ebenfalls borstenförmigen und stielrunden Blättern, weist Ähnlichkeiten mit der Blattanatomie der *Avenella*-Arten auf. Im Querschnitt zeigt sich, daß auch hier die Unterseite die gesamte Oberfläche einnimmt, an deren Epidermis sich wiederum ein Sklerenchymring anschließt, der an der eingesenkten Oberseite

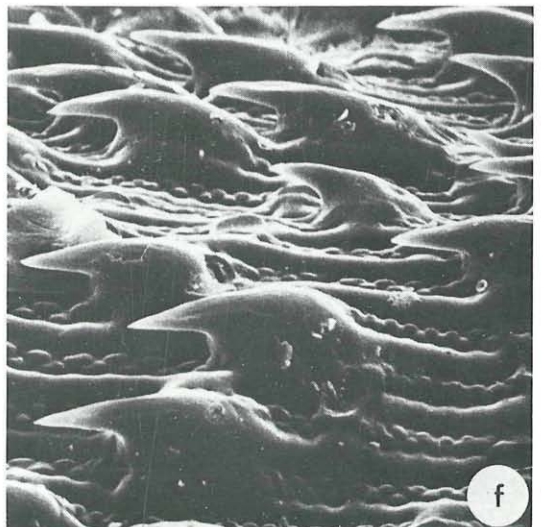
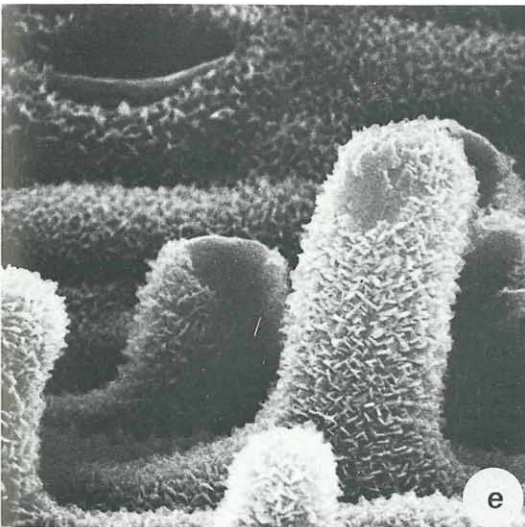
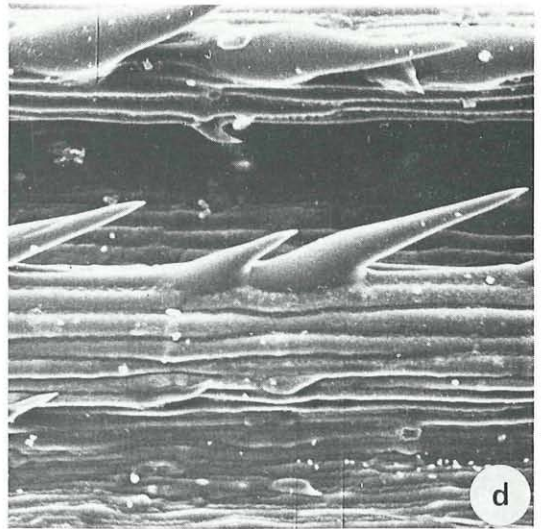
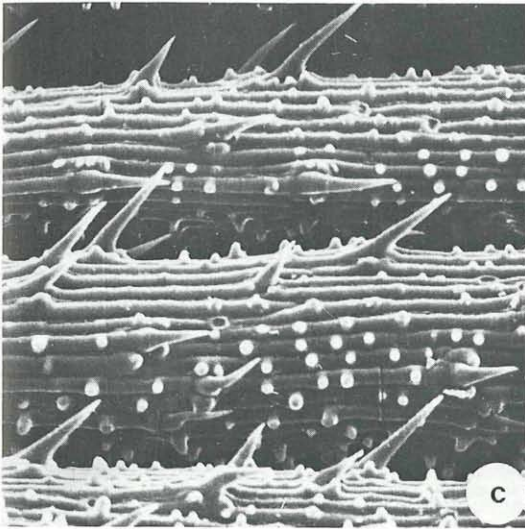
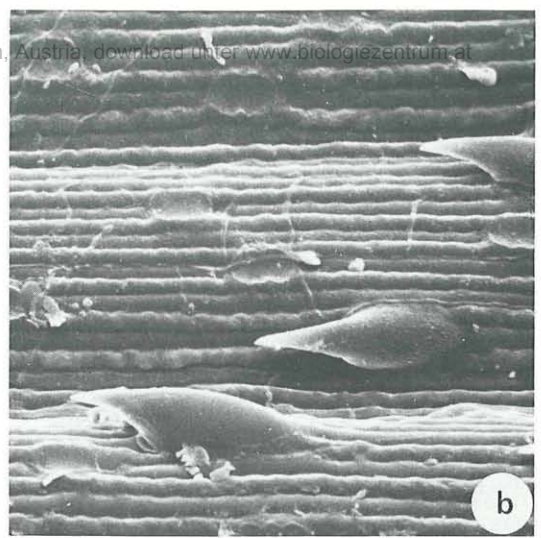
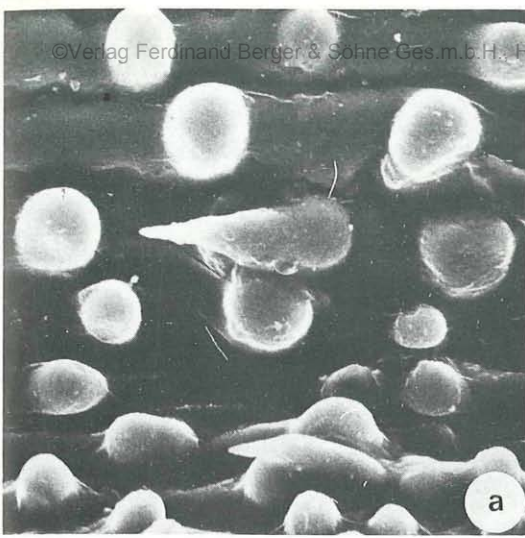


Abb. 2. Blattoberflächen. a—b *Aristavena setacea*, a adaxial 1000 $\times$, b abaxial 500 $\times$; c und e *Deschampsia refracta*, adaxial c 200 $\times$ u. e 2000 $\times$; d *D. cespitosa*, adaxial 200 $\times$; f *D. media* abaxial 500 $\times$

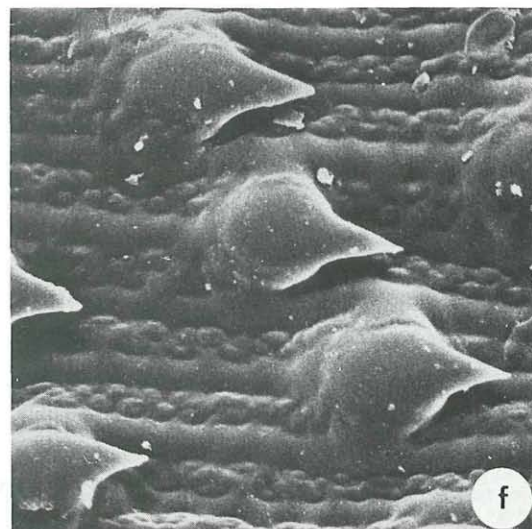
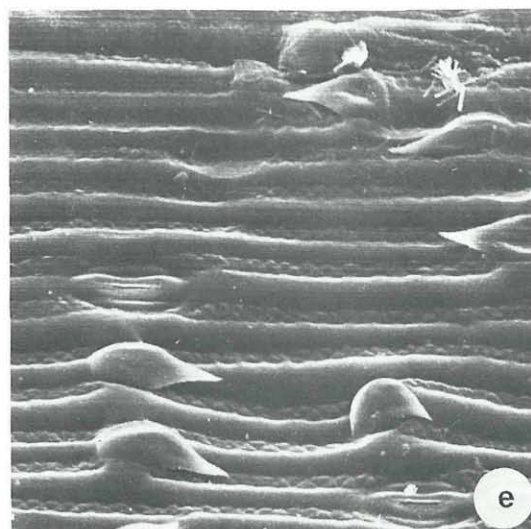
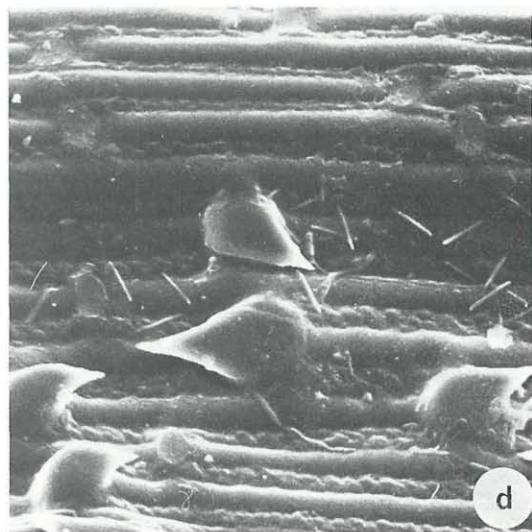
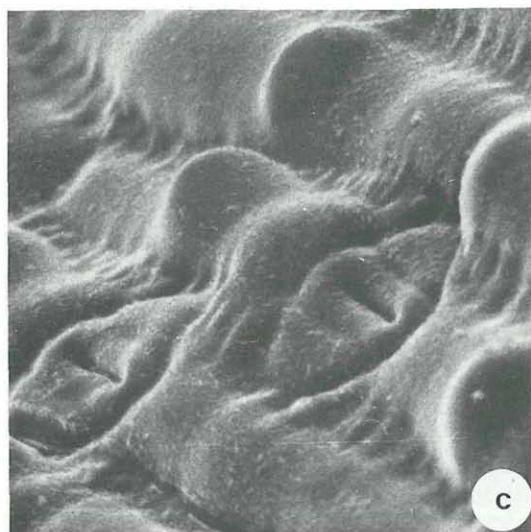
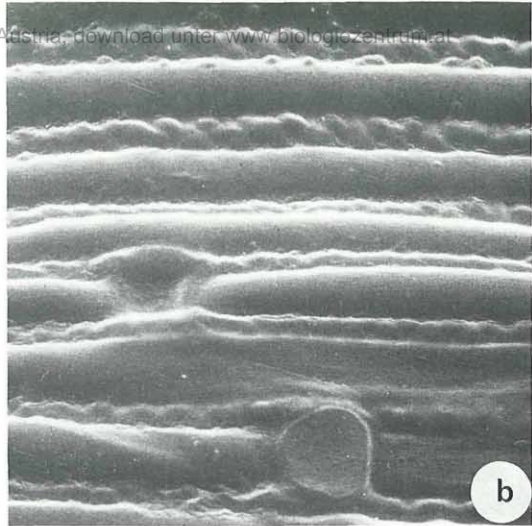
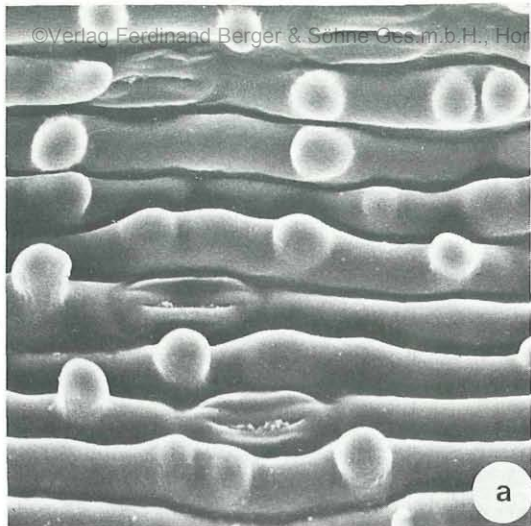


Abb. 3. Blattoberflächen. a—b *Deschampsia alpina*, a adaxial 500 $\times$, b abaxial 500 $\times$; c—f *D. cespitosa*, c adaxial 1000 $\times$, d abaxial 500 $\times$, e adaxial 500 $\times$, f abaxial 500 $\times$

unterbrochen ist. Deutlicher als bei *Avenella* lassen sich auf der adaxialen Seite noch Rippen erkennen, die bei den annuellen *Corynephorus*-Subspecies auf der flachen Blattoberseite stärker hervortreten. Die wenigen Zentimeter kurzen Blätter der *Periballia*-Arten haben eine flache, unge-
 rippte Blattspreite, die zusammengefaltet sein kann. Im Querschnitt sind

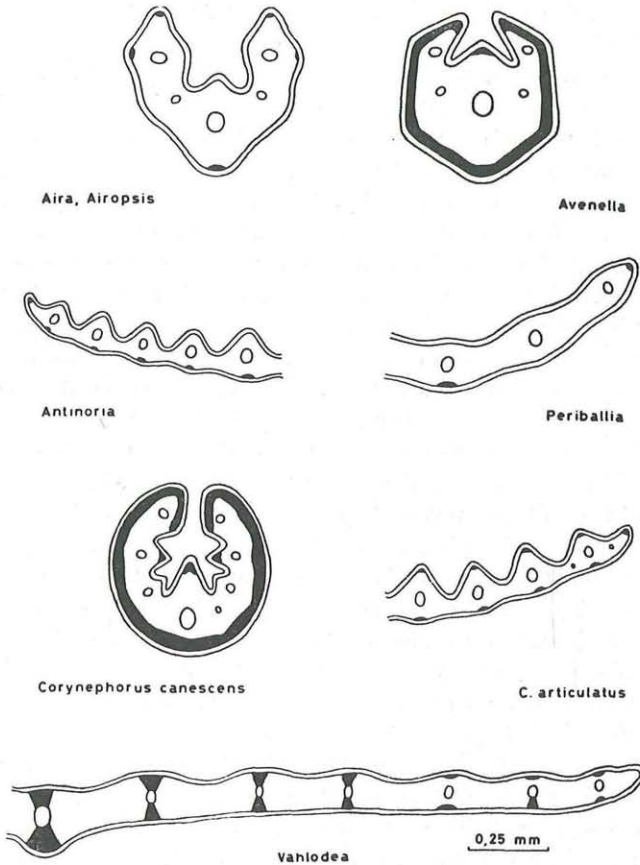


Abb. 4. Querschnitte von der Mitte der Grundblätter von Arten der Subtribus *Airinae* (Symbole wie in Abb. 1)

gewöhnlich fünf Leitbündel erkennbar. Ein verhältnismäßig breites Blatt, das bis zu 15 flache Rippen aufweisen kann, hat *Vahlodea*. Wie bei allen annuellen Arten dieser Subtribus befinden sich bei dieser perennierenden monotypischen Gattung Sklerenchyminseln ad- und abaxial der Leitbündel; bei *Vahlodea* treten sie allerdings in direkten Kontakt mit den Leitbündeln.

Die Leitbündel aller Gattungen dieser Subtribus sind von einer zur Blattunterseite geöffneten Parenchym- und einer geschlossenen Mestom-

scheide umgeben. In der adaxialen Epidermis kommen bei allen Blättern in den Riefen Gelenkzellen vor.

Die adaxialen Dermatogramme der epistomatischen Blattspreiten sind in Bezug auf die Zellelemente einheitlich. Neben den Spaltöffnungen kommen lediglich Haare, die auch ganz fehlen können, in unterschiedlicher Größe und bei *Antinoria* als Ausnahme blasenförmige Ausstülpungen der Langzellen vor. Papillen wie in der Subtribus *Aristaveninae* wurden ebenso wenig wie Kurzzellen beobachtet. Die Form der Langzellen ist bei *Avenella* als elongiert-tetragonal, bei allen anderen Species als elongiert und $\pm$ hexagonal zu beschreiben. Alle Antiklinalwände der adaxialen Seite sind gerade; das gilt bis auf die U- bis Omega-undulierten Wände von *Avenella* und *Corynephorus* — den Arten mit dem geschlossenen Sklerenchymring — ebenfalls für die Epidermiszellen der Blattunterseite. Bis auf *C. canescens*, der regelmäßig Korkkurzzellen eingestreut hat, überwiegen elongiert, tetragonale Langzellen. Die Ausnahme macht hier der annuelle *C. articulatus* mit hexagonalen Zellen. Die einzelnen Gattungen sind bis auf *Aira*/*Airopsis* durch die Blattquerschnitte deutlich gegeneinander abzugrenzen.

Rasterelektronenmikroskopisch lassen sich weitere Kriterien für die Differentialdiagnose anfügen. Neben den z. T. bereits in den Dermatogrammbeschreibungen erkennbaren Unterschieden werden die für die Morphologie einzelner Gruppen kennzeichnenden epidermalen Besonderheiten deutlich. Auf der Blattoberseite aller *Aira*-Arten kommen ein längerer und ein kurzer Haartyp vor; der kürzere gleicht dem auf der Unterseite (Abb. 5a—b). Bei *Airopsis* fehlt der längere Haartyp. Die Spitzen und Flanken der Rippen sind bei *Antinoria* dicht mit blasenförmig ausgebildeten Epidermisausstülpungen besetzt, zwischen die sich längere Haare schieben; die Unterseite erscheint papillös (Abb. 5c—d). Bei *Periballia involocrata* kommt nur ein großer Haartyp auf der Oberseite vor, der den beiden anderen Arten dieser Gattung fehlt (Abb. 6c). Einen sehr ähnlichen Haartyp besitzt auch *Vahlodea* (Abb. 6e). Die *Avenella*-Arten tragen auf der eingesenkten Blattoberseite kurze Haare, die im Gegensatz zu denen der anderen Gattungen ungerichtet stehen (Abb. 5e). Bei *Corynephorus canescens* lassen sich auf der eingesenkten Seite große und kleine Haare erkennen, während *C. articulatus* auf der Oberseite nur die kleinen trägt.

Die Blattunterseiten der ein- und der mehrjährigen *Corynephorus*-Art zeigen wesentliche Unterschiede, die JIRÁSEK & CHRTEK 1962 unter anderem dazu bewogen, die Arten zwei verschiedenen Gattungen zuzuordnen. Wie relativ solche Differenzen jedoch sind, zeigt ein Vergleich der abaxialen Seiten der blasig aufgetriebenen Rispenscheiden, die Blattcharakter haben und in ein Stengelblatt auslaufen. Zwar fehlt dem annuellen *C. articulatus* die Stachelbehaarung, im sonstigen Zellmuster stimmt er völlig mit dem perennen *C. canescens* überein (Abb. 6a—b).

Durch die Vielgestaltigkeit der Blatttypen lassen sich einzelne Gattungen aufgrund anatomisch-histologischer Kriterien bestimmen. Darüber

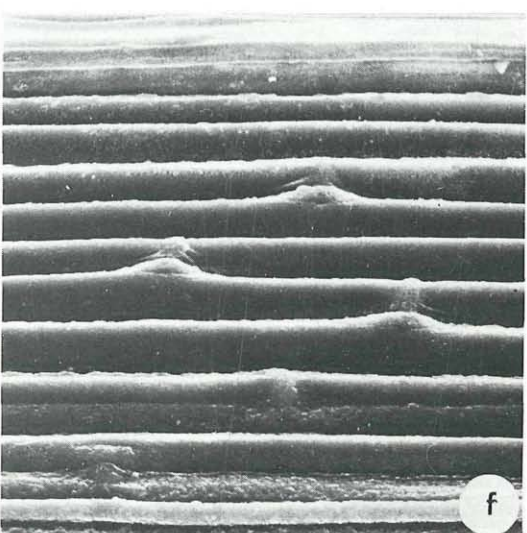
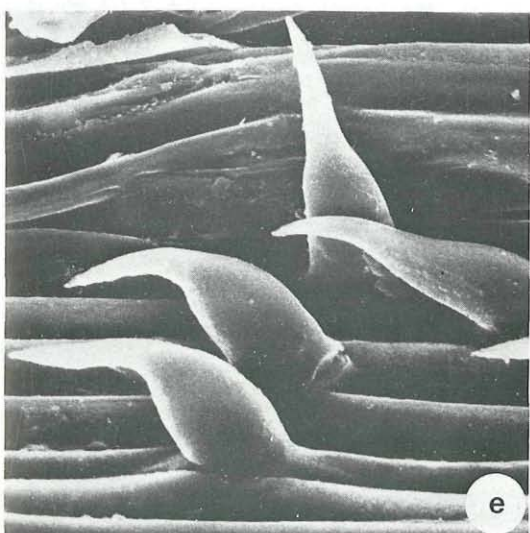
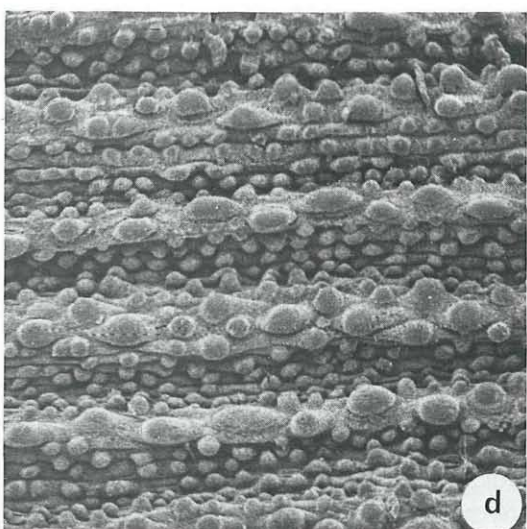
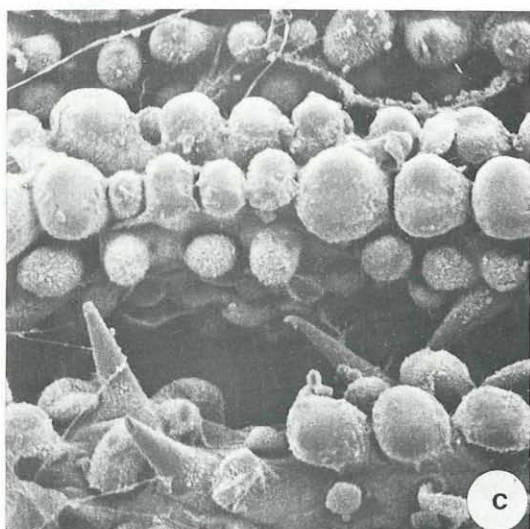
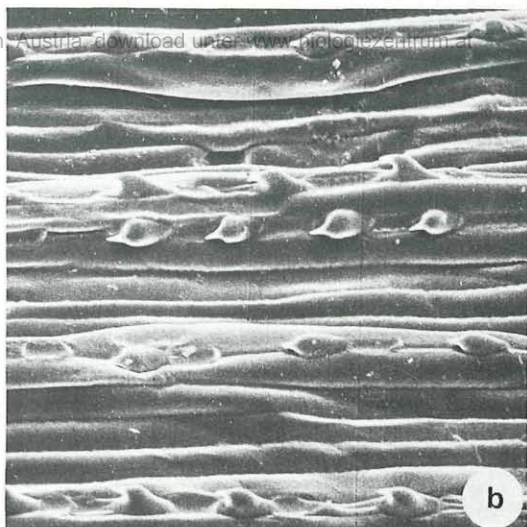
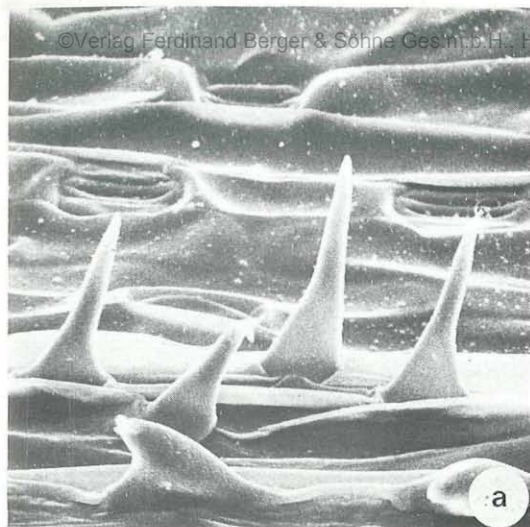


Abb. 5. Blattoberflächen. a—b *Aira caryophyllea*, a adaxial 500 $\times$, b abaxial 200 $\times$; c—d *Antinoria agrostidea*, c adaxial 1000 $\times$, d abaxial 200 $\times$; e—f *Avenella flexuosa*, e adaxial 1000 $\times$, f abaxial 500 $\times$

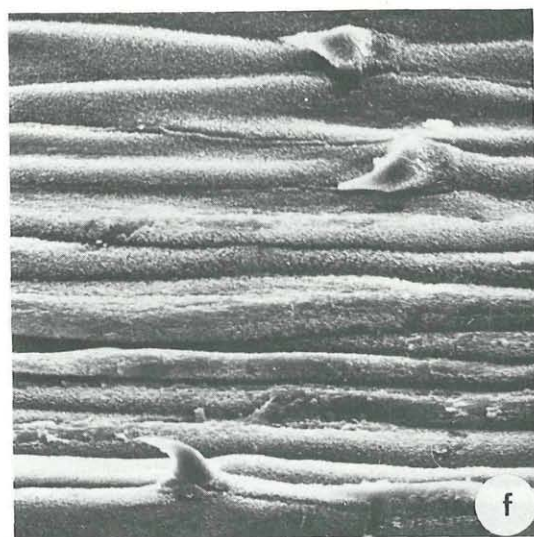
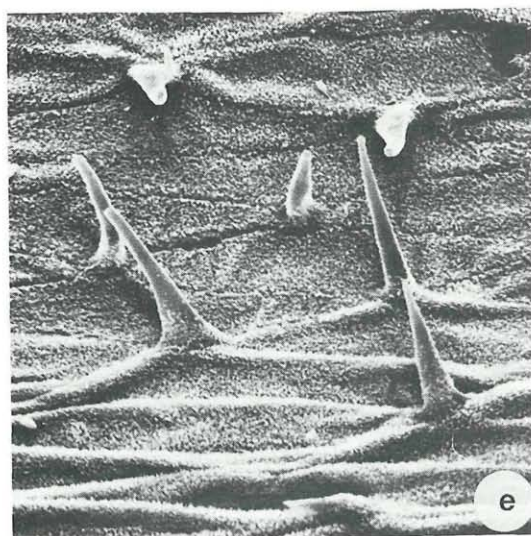
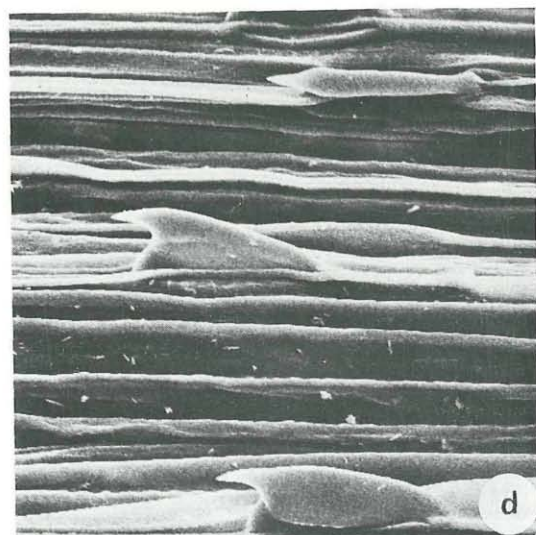
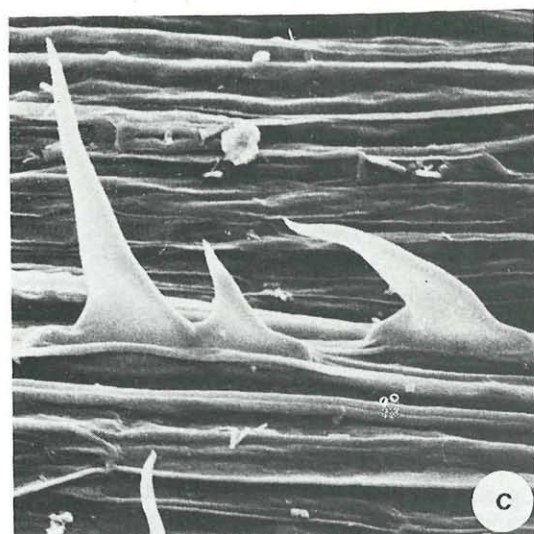
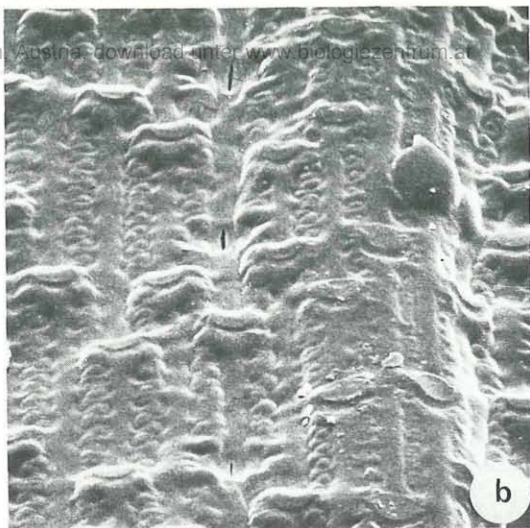
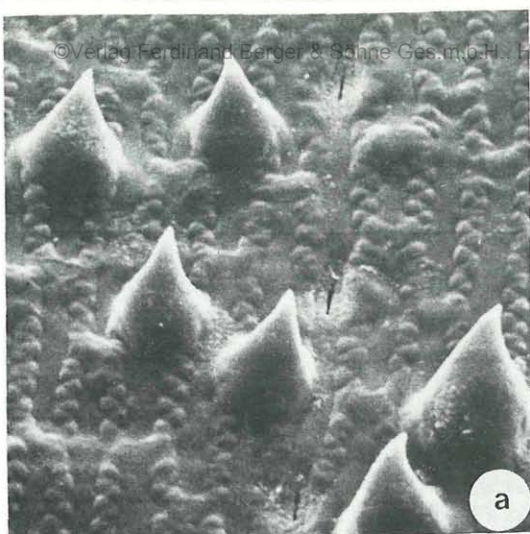


Abb. 6. Rispscheiden abaxial. a *Corynephorus canescens* 500 $\times$, b *C. articulatus* subsp. *articulatus* 500 $\times$. — Blattoberflächen. c—d *Periballia involucrata*, c adaxial 500 $\times$, d abaxial 500 $\times$; e—f *Vahlodea atropurpurea*, e adaxial 500 $\times$, f abaxial 500 $\times$

hinaus sind durch Einbeziehung morphologischer Gesichtspunkte auch intergenerische Differenzierungen zu treffen.

Aber auch die übergeordnete systematische Bedeutung anatomisch-morphologischer Kriterien, die von POTZTAL 1953 unterstrichen wird, kommt durch die bei allen Gattungen ähnliche Ausbildung und Anordnung der Zellelemente zum Ausdruck. Die von PRAT 1936 für *Aira*, *Deschampsia* und *Corynephorus* angegebenen festucoiden Merkmale treffen für alle bearbeiteten Taxa zu.

Bei höheren REM-Vergrößerungen treten verschiedentlich besondere Oberflächenkulpturen hervor, die von den epicuticularen Wachsen gebildet werden. Diese liegen in sehr unterschiedlicher Dichte sowohl auf den Epidermiszellen als auch auf deren Ausstülpungen und treten manchmal gehäuft auf den Schließzellen auf. Die hier beobachteten Wachse sind nach BARTHLOTT & EHLER 1977 lokale Abscheidungen, die sehr vielgestaltig sein können. Am häufigsten begegnet man aufrechtstehenden, abgeflachten Schuppen, die ihrerseits wieder zu größeren Einheiten zusammenzufließen scheinen. Selten wurden die wie zerstreute Streichhölzer auf der Oberfläche liegenden Stäbchen gefunden (Abb. 3d). Da diese Skulpturen aber sowohl bei den verschiedenen Arten der *Aristaveninae* als auch bei denen der *Airinae* vorkommen, sind sie hier taxonomisch unbrauchbar.

Cuticulare Faltungsmuster sind auf den Epidermiszellen bei diesen Gramineen-Gattungen nicht vorhanden. Damit bestätigt sich ein weiteres Mal die Mutmaßung BARTHLOTT & EHLERS, daß sich Muster und epicuticulare Wachse offenbar ausschließen, weil bei vermutlich gleicher ökologischer Funktion zur Erhöhung der Unbenetzbarkeit ein gleichzeitiges Auftreten funktionell sinnlos wäre.

Anatomie der Wurzeln

Die Bewurzelung ist bei den kleinen annuellen Arten meistens auf wenige kurze Wurzeln beschränkt, während die mehrjährigen ein z. T. mächtiges Wurzelsystem entwickeln. Durch diese unterschiedlichen Dimensionen ergeben sich neben einigen artspezifischen Besonderheiten histologische Unterschiede im Wurzelbau. Diese Unterschiede resultieren aus dem Verhältnis des gesamten Wurzelquerschnitts zum Durchmesser des Zentralzylinders, dem Bau der Wurzelrinde und der Anordnung und Größe der Gefäße im Zentralzylinder (JIRÁSEK 1964). Vor allem aber können die Zellen der als Mantel den Zentralzylinder umfassenden Endodermis im Querschnitt wesentliche Unterschiede zeigen, die als diakritische Merkmale bereits früh in die Gräserntaxonomie Eingang fanden (VUKOLOV 1928). Dabei erweist sich die Form der Endodermiszellen als verhältnismäßig konstant; wesentlich ist aber die Art der Auflagerungen im tertiären Zustand, nach der bei allseitiger Verdickung von einer O-, bei einer dreiseitigen Verdickung, bei der auf der dem Rindenparenchym zugewandten Seiten kaum eine Auflagerung erfolgt, von einer U-Endodermis gesprochen wird.

In einer Studie, die eine größere Zahl perennierender Arten der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* beinhaltet, fand BUSCHMANN 1948 bereits wesentliche Unterschiede zwischen den Taxa im Wurzelbau, die später auch zu einer eindeutigen Zuordnung makaronesischer Arten beitrugen (BUSCHMANN 1950). Danach haben die jetzt der Subtribus *Aristaveninae* zuzurechnenden Gattungen *Aristavena* und *Deschampsia* eine O-Endodermis, wobei die Zellen der ersten, monotypischen Gattung im Querschnitt mehr tangential und die der Gattung *Deschampsia* mehr radial gestreckt erscheinen. Während CHRTEK & JIRÁSEK 1965a sowie GOLLER 1977 diese Ausbildung für *D. cespitosa* bestätigen, sprechen WEIHE & REESE 1968 fälschlicherweise von U-förmigen Wandverdickungen bei *D. wibeliana*. Dieser U-Endodermis-Typ wird von BUSCHMANN 1948 für die Gattungen *Avenella* und *Vahlodea* und von JIRÁSEK & CHRTEK 1962 sowie CHRTEK & JIRÁSEK 1965b für *Corynephorus*-Arten beschrieben. Außer Hinweisen bei CHRTEK & JIRÁSEK 1965b und GOLLER 1977 auf die Form der Endodermiszellen von *Aira* gab es bisher jedoch keine Untersuchungen über den Wurzelbau der anderen zu dieser Subtribus zählenden annuellen Arten. Es zeigte sich bei diesen Arten eine außerordentliche Gleichförmigkeit und Streckung der Endodermiszellen in tangentialer Richtung. Die Ergebnisse sind als Schemata in Abb. 7 dargestellt und entsprechen dem U-Typ, den CHRTEK & JIRÁSEK 1965b und GOLLER 1977 für *Aira*-Arten publizierten.

Die Untersuchungen der *Deschampsia*-Arten *D. bottnica*, *D. litoralis*, *D. rhenana* und *D. wibeliana* bestätigen die von BUSCHMANN 1948 an anderen *Deschampsia*-Arten gewonnenen Ergebnisse. Bei allen Species sind die Endodermiszellen vorwiegend radial gestreckt und allseitig verstärkt. Die dem Zentralzylinder zugewandte Seite ist in vielen Fällen allerdings stärker ausgebildet als die dem Rindenparenchym anliegende (Abb. 7). Das mag WEIHE & REESE 1968 dazu bewogen haben, diesen Typ als U-förmig zu beschreiben. Gemeinsam mit *Aristavena* haben aber offensichtlich alle Arten dieser Subtribus eine O-Endodermis.

Die Größe der Endodermiszellen und die Stärke der Auflagerungen sind sehr variabel, weil eine Abhängigkeit vom Alter der Wurzel und nach JIRÁSEK & CHRTEK 1962 auch von edaphischen Faktoren besteht. GOLLER 1977 betont dagegen den geringen Einfluß ökologischer Faktoren. Zwar stimmen besonders die annuellen Arten der *Airinae* und *Corynephorus* in der Form der Endodermiszellen überein, aber die Zellform ist auch Veränderungen unterworfen wie ein Vergleich der *Vahlodea*-Endodermis in Abb. 7 mit der bei BUSCHMANN 1948 zeigt. Bei *Aristavena* kann die vorwiegend tangential gestreckte in eine quadratische Form übergehen. Niemals wurde jedoch eine grundsätzliche Veränderung des Charakters der Auflagerungen in den Endodermiszellen beobachtet. Es treten auch keine Übergänge zwischen den Typen wie bei Arten der Gattung *Poa* auf (CHRTEK & JIRÁSEK 1965b), so daß die Ausbildung der Endodermiszellen im tertiären Zustand ein gutes differentialdiagnostisches Merkmal darstellt, dessen

Bedeutung in der gerade erschienenen umfassenden Darstellung GOLLERS 1977 unterstrichen wird. Ein geringerer Wert ist der Form der Zellen beizumessen. Die Subtribus *Aristaveninae* nimmt mit ihrem Endodermis-Typ eine Sonderstellung innerhalb der Tribus *Aveneae* ein (CHRTEK & JIRÁSEK 1965 b). Unter Berücksichtigung weiterer Komponenten der primären Rinde, die nach Auffassung GOLLERS 1977 durch den weitaus variableren Bau

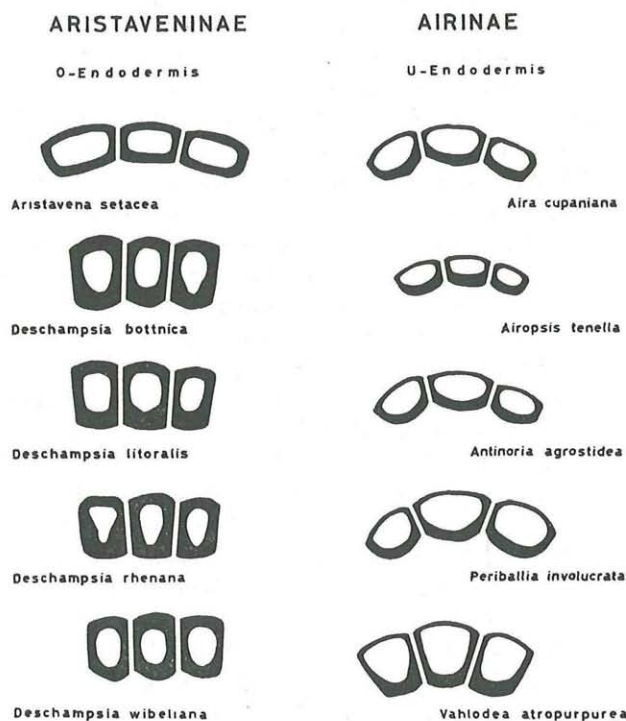


Abb. 7. Schematische Darstellung von Querschnitten der Endodermiszellen der *Aristaveninae* und *Airinae*, 500×

wesentliche Hinweise für die systematische Gliederung übergeordneter Einheiten liefern können, stellt dieser Autor bei den Aveneen allgemein einen festucoiden Wurzelbau fest.

Gesamtblütenstände

Die in den beiden Subtriben zusammengefaßten Arten tragen als Gesamtblütenstände gewöhnlich locker ausgebreitete Rispen, in wenigen Fällen ist die Rispe durch Verkürzung der Rispenäste stark zusammengezogen.

Die Gesamtblütenstände der *Deschampsia*-Arten stellen sich in einer Variationsbreite dar, die innerhalb von *D. cespitosa* zur Aufgliederung der

Art, allerdings bei unterschiedlicher taxonomischer Bewertung, geführt hat (CHRTEK & JIRÁSEK 1965a, ALBERS 1972). Zwar sind Hochgebirgsformen (*alpicola*) deutlich von Pflanzen von feucht humosen Waldstandorten (*parviflora* und *altissima*) unterschieden, nach mehrjähriger Kultur lassen sich die Taxa jedoch nicht mehr trennen. Als pyramiden- bis eiförmig läßt sich auch der Umriß der *Aristavena*-Rispe beschreiben, wenn sie auch nicht die Ausmaße der bis zu 30 Zentimeter langen *Deschampsia*-Blütenstände erreicht.

Formenreicher sind die Gesamtblütenstände der *Airinae*-Arten, wobei in der Gruppe der Annuellen die Ausbildung art- oder gattungsspezifisch sein kann. Bei der Gattung *Aira* trug der Charakter der Rispe in Verbindung mit den Ährchenstielchen zur Einteilung in drei Sektionen bei. Neben die Sektionen *Trichodaera* und *Aira* („*Euaera*“) mit ausgebreiteten Rispen (Abb. 8a—c) stellen ASCHERSON & GRAEBNER 1899 die Sektion *Pycnaera* mit der einzigen Art *A. praecox*, die durch eine länglich zusammengezogene, ährenförmige Rispe gekennzeichnet ist. Im Gegensatz zu den Vertretern der beiden ersten Sektionen, bei denen die langen Rispenäste absteilen, liegen die stark verkürzten bei *A. praecox* eng an. Innerhalb der Sektion *Aira* wird die oft nur schwer von *A. caryophyllaea* zu trennende und deshalb auch häufig als Unterart von dieser betrachtete *A. multiculmis* durch eine knickig hin- und hergebogene Rispenachse unterschieden (Abb. 8b). In den Verzweigungspunkten der Äste an der Hauptachse befinden sich häufiger als bei den anderen Arten sterile Rispenäste. Ebenso wie *A. praecox* ist die monotypische Gattung *Airopsis* durch eine ährenförmige Rispe charakterisiert (Abb. 8d). Die Arten der Gattung *Periballia*, die ASCHERSON & GRAEBNER 1899 den Untergattungen „*Euperiballia*“ (*P. involucrata*) und *Molineria* (*P. laevis* und *P. minuta*) zuteilen, sind nicht nur durch die Verteilung der Ährchen, sondern vor allem durch den Wirtel steriler Ästchen an der Basis von *P. involucrata* unterschieden (Abb. 8e). Dieses Merkmal trifft nur für diese Art zu, charakterisiert aber keineswegs die gesamte Gattung, wie PILGER 1954 schreibt. Die Rispe von *Antinoria agrostidea* ist der der Arten der Untergattung *Molineria* sehr ähnlich. Abgesehen von den zusammengezogenen Gesamtblütenständen sind die Rispen der annuellen *Airinae* und die von *Avenella* sowie *Vahlodea* überwiegend eiförmig oder so lang wie breit. Als Ausnahme beschreiben JIRÁSEK & CHRTEK 1962 für den perennierenden *Corynephorus canescens* und die annuellen *Corynephorus*-Taxa zwei unterschiedliche Blütenstandstypen. Der bei *C. canescens* dichte, spitz-pyramidenförmige Typ lockert seine Form nur während der Blüte auf. Die Rispen des einjährigen *C. articulatus* sind locker ausgebreitet und oft so lang wie breit.

Morphologie der Ährchen und Blüten; Anthesezeiten

Wesentliche Untersuchungen zum Bau des Ährchens liegen bereits vor. Unter anderem geben die ausgezeichneten morphologischen Darstellungen

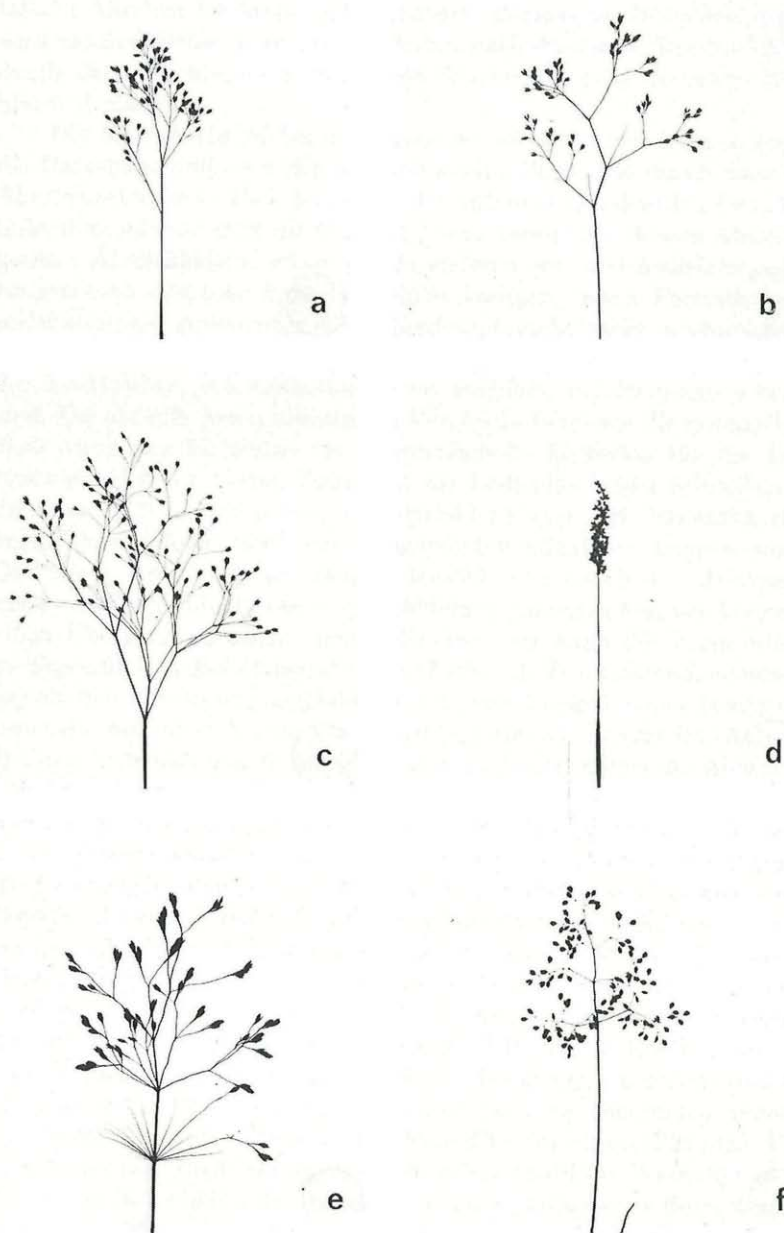


Abb. 8. Gesamtblütenstände. a *Aira caryophyllea*, b *Aira multiculmis*, c *Aira elegans*, d *Airopsis tenella*, e *Periballia involucrata*, f *Periballia minuta*. $\frac{1}{2} \times$

von PAUNERO 1955a, b und HUBBARD 1972 einen Überblick über die Vielfalt der Ährchen der Arten und Gattungen. Bei genauer Betrachtung jedoch wird die Aufgliederung in zwei Subtriben nach ALBERS & BUTZIN 1977 und damit die Berechtigungen der vorgeschlagenen supragenerischen Nomenklatur deutlich.

Die Rhachilla ist bei den Arten der *Aristaveninae* halb so lang wie die Deckspelze und setzt sich über die zweite Blüte, die durch diese lange Ährchenachse wesentlich höher als die untere steht, deutlich fort. In der Subtribus *Airinae* zeigt die Gattung *Corynephorus* mit diesem Ährchenbau gewisse Ähnlichkeiten, während alle anderen ein- und mehrjährigen Gattungen eine nur sehr kurze Rhachilla besitzen, deren Fortsatz bei den meisten Arten rudimentär oder überhaupt nicht mehr nachweisbar ist.

Als ebenso bedeutsam erwiesen sich Untersuchungen zur Morphologie der Lodiculae, die andeutungsweise ebenfalls bei PAUNERO erkennbar sind. Die auf alle Arten erweiterten Vergleiche bewiesen die grundsätzliche Bedeutung der Lodiculae als morphologische Kriterien für die Lösung taxonomischer Probleme. Zwar sind die Lodiculae beider Subtriben nach JIRÁSEK 1969 dem pooiden (= festucoiden) Typ (vgl. STEBBINS 1956b) zuzurechnen, doch durch den ausgeprägten adaxialen Lappen sind die Gattungen der Subtribus *Airinae* deutlich von denen der *Aristaveninae* unterschieden (Abb. 9). Die in der Abbildung gezeigten Umrisse können nur einen Überblick verleihen; innerhalb einer Art kann die Form erheblich variieren und die Behaarung stark wechseln. Die *D. cespitosa*-Lodiculae sind gewöhnlich unbehaart; abgebildet wurde eine Lodicula einer Hochgebirgsform, die mit einer Anzahl von einzelligen Haaren besetzt ist (Abb. 9 B). Bei den Lodiculae von *D. litoralis* war in mehreren Fällen der Ansatz eines adaxialen Lappens erkennbar, niemals war er jedoch so deutlich ausgebildet wie bei den Arten der anderen Subtribus. Tracheiden wurden in keiner der untersuchten Lodiculae gefunden. Dieser negative Befund stimmt mit den Beobachtungen PISSAREKS 1971 an einigen Arten der Tribus *Aveneae* überein. Weil die *Pooideae* (= *Festucoideae*) die veränderlichsten Lodiculae besitzen (JIRÁSEK 1969), wurden sie auf Gattungs- oder supragenerischen Niveau zusammen mit anderen morphologischen Blütenmerkmalen erfolgreich zur Zusammenfassung oder Abgrenzung bestimmter Taxa verwandt (STEBBINS 1956a, HOLUB 1962, DECKER 1964, BAUM 1968b). Bei diesen untersuchten Lodiculae handelte es sich stets nur um Varianten eines Typs, die JIRÁSEK 1969 terminologisch in den Griff zu bekommen versuchte.

Neben der Morphologie der Deck- und Vorspelzen (PAUNERO 1955a, b, BUSCHMANN 1948) erwies sich die unterschiedliche Beschaffenheit der Grannen dieser beiden Subtriben bei feinmorphologischer Betrachtung als wertvolle Hilfe zur Charakterisierung der Gattungen *Aristavena*, *Deschampsia*, *Corynephorus* und *Vahlodea*, aber auch als übergreifendes Indiz für die Zusammengehörigkeit der Gattungen *Aira*, *Periballia* und *Avenella* (ALBERS 1976). Die Deckspelzen der Gattungen *Airopsis* und

Antinoria sind grannenlos, die Gattungen können deshalb auf dieser Grundlage nicht in den Vergleich einbezogen werden.

Es konnte ebenfalls bereits gezeigt werden, daß die feinskulpturierten Pollenkörner bis zu einem gewissen Grade in Verbindung mit quantitativen Merkmalen zur Abgrenzung von Gattungen wie *Deschampsia* und *Avenella* beitragen können (ALBERS 1975).

Beobachtungen über den Zeitpunkt der Anthese, besonders bei

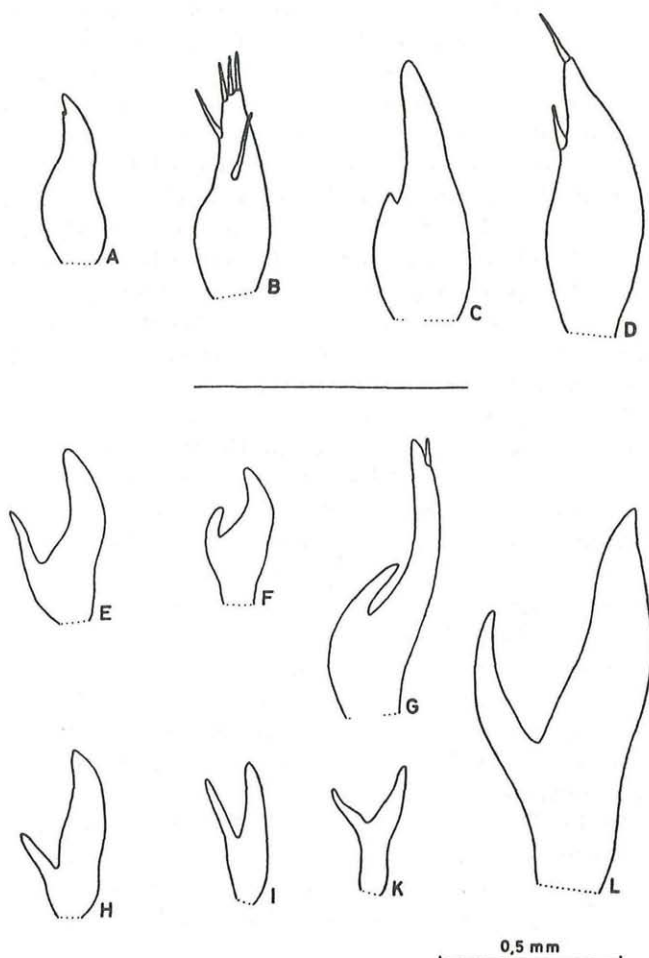


Abb. 9. Lodiculae-Umriss von Arten der Subtriben *Aristaveninae* (A—D) und *Airinae* (E—L). A *Aristavena setacea*, B *Deschampsia cespitosa*, C *D. litoralis*, D *D. wibeliana*, E *Aira tenorei*, F *Aiopsis tenella*, G *Vahlodea atropurpurea*, H *Corynephorus canescens*, I *Corynephorus articulatus*, K *Periballia minuta*, L *Avenella flexuosa*

sympatrischem Vorkommen nahverwandter Arten, sind von einiger Bedeutung. Nach mehrjähriger Kultur im Freiland wurden die Angaben verschiedener Autoren über die Blütezeiten der perennierenden allogamen *Deschampsia*-Arten bestätigt und ergänzt (ALBERS 1972). Wie am Beispiel aus der Vegetationsperiode 1976 in Abbildung 10 erkennbar ist, kommt es bei den Blütezeiten von *D. bottnica* und *D. wibeliana* kaum zu Überschneidungen mit der ebenfalls in diesem Areal vorkommenden *D. cespitosa*. Keine Unterschiede sind zwischen ihr und *D. media/refracta* zu beobachten. Als erste blühte in Kultur jeweils *D. rhenana*, während *D. litoralis* erst im Juli zur Anthese kam, für die HESS & al. 1967 mit dem späten Frühjahr eine abweichende Blütezeit angeben. Einflüsse durch veränderte ökologische Bedingungen sind aber offenbar aufgrund vergleichender Beobachtungen am natürlichen Standort von geringer Bedeutung.

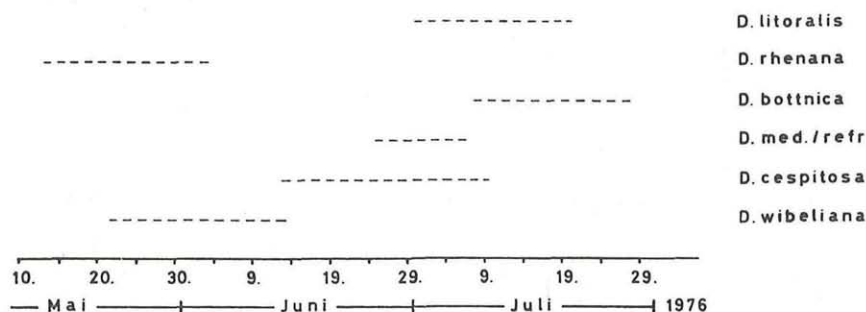


Abb. 10. Anthesezeiten von Arten der Gattung *Deschampsia* in Kultur

Entsprechende Untersuchungen konnten an annuellen Arten der Gattung *Aira* bisher nicht durchgeführt werden, da die auf die Mediterraneis beschränkten sympatrischen Arten im Freiland zu sehr auswintern. Es lassen sich ohnehin nur Provenienzen vergleichend betrachten, die in einem eng begrenzten Areal vorkommen, weil ihre Entwicklungsdauer von Süden nach Norden außerordentlich zunimmt. Einheimische Arten sind winterannuell, im Frühjahr ausgesäte *A. caryophyllea*-Pflanzen aus Schleswig-Holstein kommen spärlich oder überhaupt nicht zur Blüte. Beobachtungen an verschiedenen *Aira*-Arten in den Les Maures (Provence) zeigten, daß auch die autogamen *Aira*-Arten *A. cupaniana*, *A. tenorei* und *A. elegans* in dieser Reihenfolge etwa Mitte April beginnend im Abstand von 14 Tagen zur Blüte kommen (ALBERS & ALBERS 1973).

Entwicklungstendenzen

Die Zusammenstellung wesentlicher differentialdiagnostischer Kriterien in Tabelle 1 soll die Übersicht über die Merkmale der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* erleichtern.

HOLUB 1958 vertrat die Ansicht, daß die morphologische Entwicklung in den verschiedenen Subtriben der *Aveneae* u. a. in die Richtung der Zusammenziehung der Rispe, der Verkleinerung der Ährchengröße und der Verminderung der Blütenzahl pro Ährchen zeigt. BAUM 1968a weist diese Tendenzen für die Gattung *Avena* zurück, während sich bei den Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* entsprechende morphologische Progressionen beobachten lassen. Wie die folgende Zusammenstellung zeigt, sind darüber hinaus in diesen Subtriben weitere Entwicklungsrichtungen erkennbar.

Tabelle 1

Differentialdiagnostische Kriterien der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae*

	annuell ♂ oder perenn. ♀	Blüten pro Ährchen	Rachilla sehr kurz - oder 1/2 Länge der Deckspelze +	Rachilla- fortsatz sehr kurz - oder deutlich +	Lodicula ohne - oder mit + axialem Fortsatz	Blatt adaxial ohne - oder mit + Papillen	Anzahl der Hauptleit- bündel im Grundblatt	Wurzel U-Endodermis O-Endodermis	
Aristaveninae	Aristavena	4	2	+	+	-	+	7	0
	D. cesp.	4	2 - (3)	+	+	-	(+)	7 (9)	0
	D. alpina	4	2 - 3 apomiktisch	+	+	-	+	7 (9)	0
	D. bott.- bering.-Gr.	4	2 - 3 - (4) [einige Arten partiell apomiktisch]	+	+	- (+)	+	7 (9 - 11)	0
	D. mod./refr.	4	2	+	+	-	+	7	0
Airinae	Aira	⊙	2	-	-	+	-	5	U
	Airopsis	⊙	2	-	-	+	-	5	U
	Antinoria	⊙	2	-	-	+	(+)	9	U
	Pariballia	⊙	2	-	-	+	-	5	U
	Corynephor.	⊙ 4	2	(+)	-	+	-	7	U
	Avenella	4	2	-	-	+	-	5	U
	Vahlodea	4	2	-	-	+	-	13 - 15	U

A. Betrachtet man annuelle Arten als von perennierenden abgeleitet (HUTCHINSON 1960), so ist in der Gattung *Corynephorus* der Übergang vom horstförmigen Wuchs zur Einzelpflanze vollzogen.

B. Die Entwicklung des Gesamtblütenstandes von der Rispenform zu einer ährenförmigen Rispe ist bei *Aira praecox* und *Aiopsis tenella* verwirklicht. Die Tendenz ist auch innerhalb der *Deschampsia cespitosa*-Sippen (*alpicola*) sichtbar.

C. Bei den beiden Arten mit der ährenförmigen Rispe geht mit dem Zusammenziehen eine Verkürzung der Ährchenstielchen einher.

D. Die Reduktion von Organen, einer der Hauptprozesse in der Entwicklung (THORNE 1958), zeigt sich bei Ährchen und Blüten der einjährigen *Airinae*. Ein Vergleich der großjährigen Arten des *Deschampsia bottnica*-Formenkreises mit *D. cespitosa* zeigt, daß mit der Verkleinerung gleichzeitig eine Verringerung der durchschnittlichen Blütenzahl pro Ährchen verbunden ist.

E. Die gewöhnlich länglich zugespitzte Form der verschiedenen Spelzen erreicht bei den Annualen ein hohes Maß an morphologischen Differenzierungen.

F. Über die Entwicklungstendenzen der Grannen an den Deckspelzen wurde bereits berichtet (ALBERS 1976). Unbewehrte Deckspelzen sind nur bei verschiedenen einjährigen Gattungen zu beobachten. Hier handelt es sich wohl um die Anpassung an veränderte Ausbreitungsvoraussetzungen, wie sie auch MAZE & al. 1966 für *Stipa*-Arten annehmen.

G. Die Verkleinerung der Antheren bei einjährigen Arten der *Airinae* ist mit der Änderung des Bestäubungsmechanismus verknüpft. Nur die autogamen Annualen können sich diese ökonomischere Pollenproduktion leisten. In einigen Fällen führt der Prozeß bei *Aira caryophyllea* bis zur partiellen Kleistogamie, während die mehrjährigen Arten dieser Subtribus ausnahmslos allogam und hochgradig selbststeril sind.

In verschiedenen Fällen zeigt sich, daß morphologische und karyologische Merkmalsprogressionen korreliert sind. In der Subtribus *Airinae* sind die mehrjährigen Arten durch nahezu symmetrische Karyotypen ausgezeichnet, während bei den einjährigen diverse abgeleitete Karyotypen auftreten (ALBERS 1978b). Die bei *Aira praecox* und *Aiopsis tenella* vollzogene Kontraktion der Rispe geht mit zwei unterschiedlichen und stark abgeleiteten Karyotypen einher. Ebenso trifft die Reduktion der Blüten- und Antherengröße sowie die Veränderung der Spelzenmorphologie bei *Aiopsis* mit einem abgeleiteten Karyotyp zusammen. Entsprechende Entwicklungen lassen sich auch bei *Periballia* Sektion *Molineria* mit absteigender Dysploidie im Vergleich zu *Periballia involucrata* beobachten.

Die Pollenkörner von verschiedenen Gattungen zeigen mit steigender Polyploidievalenz dieselben Tendenzen in der Veränderung der Oberfläche und des Wandaufbaus (ALBERS 1975). Vor allem der Sporodermaufbau

wurde inzwischen transmissionselektronenmikroskopisch bestätigt und weiter aufgeklärt (ALBERS & PAMBOR).

Literatur

- ADAMOVIĆ L. 1904. Beiträge zur Flora von Macedonien und Altserbien. — Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss., math.-naturw. Cl. (Wien) 74: 115—118.
- ALBERS F. 1972. Cytotaxonomie und B-Chromosomen bei *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. und verwandten Arten. — Beitr. Biol. Pflanzen 48: 1—62.
- 1973. Cytosystematische Untersuchungen in der Subtribus *Deschampsieae* HOLUB (Tribus *Aveneae* NEES). I. Zwei Arten der Gattung *Corynephorus* P. B. — Preslia 45: 11—18.
- 1975. Pollenmorphologie und Chromosomenzahlen der Poaceen-Subtribus *Deschampsieae* HOLUB. — Grana 15: 7—17.
- 1976. REM-Untersuchungen an Grannen der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* (*Gramineae*—*Aveneae*). — Bot. Jb. Syst. 97, 414—424.
- 1978a. Beitrag zur Taxonomie, Systematik und Evolution der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* (*Gramineae*—*Aveneae*). — Habil.-Schr. Fachber. Math.-Naturwiss., Kiel.
- 1978b. Karyologische und genomatische Veränderungen innerhalb der Gräser-Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae*. — Ber. deutsch. bot. Ges. 91: 693—697.
- & ALBERS I. 1973. Diploide und tetraploide Sippen von *Aira* (*Poaceae*) im Massif des Maures (Provence). — Österr. bot. Z. 122: 293—298.
- & BUTZIN F. 1977. Taxonomie und Nomenklatur der Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* (*Gramineae*—*Aveneae*). — Willdenowia 8: 81—84.
- & PAMBOR L. *Aristaveninae* and *Airinae* (*Poaceae*—*Aveneae*). — World Pollen and Spore Flora. (In Vorbereitung).
- ASCHERSON P. & GRAEBNER P. 1899. Synopsis der mitteleuropäischen Flora, 1 (1). — Leipzig.
- BARTHOLOTT W. & EHLE N. 1977. Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. — Trop. subtrop. Pflanzenwelt 19: 1—105.
- BAUM B. R. 1968a. Delimitation of the genus *Avena*. — Canad. J. Bot. 46: 121—132.
- 1968b. On some relationship between *Avena sativa* and *A. fatua* (*Gramineae*) as studied from Canadian material. — Canad. J. Bot. 46: 1013—1024.
- BREYMANN O. 1912. Der anatomische Bau der Halmblätter der mitteleuropäischen Tieflandgräser und dessen Bedeutung für die Systematik. — Diss. Univ. Göttingen.
- BUSCHMANN A. 1948. Charakteristik und systematische Stellung von *Deschampsia setacea* (HUDSON) HACKEL. — Phytion (Austria) 1: 25—41.
- 1950. Die makaronesischen *Deschampsia*-Arten. — Phytion (Austria) 2: 276—287.
- BUTZIN F. 1973. Die Namen der supragenerischen Einheiten der *Gramineae* (*Poaceae*). — Willdenowia 7: 113—168.

- CHRTEK J. & JIRÁSEK V. 1965a. Studie über die Variabilität der Gemeinen Rasenschmiele — *Deschampsia caespitosa* (L.) PAL.—BEAUV. — in der Tschechoslowakei. — Acta Univ. carol., Biol. 1965: 193—210.
- & — 1965b. Über den Bau der Wurzelendodermiszellen bei Gräsern (*Poaceae*) in der Tschechoslowakei. — Preslia 37: 396—406.
- COHEN A. L., MARLOW D. P. & GARNER G. E. 1968. A rapid critical point method using fluorocarbons ("Freons") as intermediate and transitional fluids. — J. Microscopie 7: 331—342.
- & SHAYKH M. 1973. Fixation and dehydration in the preservation of surface structure in critical point drying of plant material. — Proc. 6th ann. SEM Symp. 24: 371—378.
- DECKER H. F. 1964. An anatomic-systematic study of the classical tribe *Festuceae* (*Gramineae*). — Amer. J. Bot. 51: 453—463.
- DUVAL-JOUVE M. J. 1865. Étude sur les *Aïra* de France. — Bull. Soc. bot. Fr. 12: 83—92.
- EHRENDORFER F. 1973. (Hrsg.) Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Stuttgart.
- GOLLER H. 1977. Beiträge zur Anatomie adulter Gramineenwurzeln im Hinblick auf taxonomische Verwendbarkeit. — Beitr. Biol. Pflanzen 53: 217—307.
- HESS H. E., LANDOLT E. & HIRZEL R. 1967. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete, 1. — Basel u. Stuttgart.
- HOLMBERG G. 1926. Gruppindelningen inom släktet *Deschampsia* med särskild hänsyn till *D. setacea*. — Bot. Notiser 1926: 259—262.
- HOLUB J. 1958. Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* BESS. — In: KLÁŠTERSKÝ J. & al.: Philipp Maximilian OPÍZ und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie, p. 101—133. — Prag.
- 1962. Ein Beitrag zur Abgrenzung der Gattungen in der Tribus *Aveneae*: die Gattung *Avenochloa* HOLUB. — Acta Horti bot. prag. 1962: 75—86.
- HUBBARD C. E. 1972. Grasses. 2. Aufl. — Harmondsworth.
- HUTCHINSON J. 1960. The families of flowering plants. 2. Aufl., 1. — Oxford
- HYLANDER N. 1953. Nordisk kärlväxtflora, I. — Uppsala.
- Index Herbariorum. Part 1. The herbaria of the world. 6. Aufl. (Comp. by HOLMGREN P. K. & KEUKEN, W. 1974). — Regn. veg. 92. — Utrecht.
- JIRÁSEK V. 1964. Beiträge zur Erkenntnis des histologischen Wurzelbaues der Gräser (*Poaceae*). — Acta Univ. carol., Biol. 1964: 61—88.
- 1969. Morphologie der Schüppchen (*Lodiculae*) von Gräsern und ihre Terminologie. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis des Baues der *Lodiculae*. — Acta Univ. Carol., Biol. 1968: 321—344.
- & CHRTEK J. 1962. Systematische Studie über die Arten der Gattung *Corynephorus* PAL.—BEAUV. (*Poaceae*). — Preslia 34: 374—386.
- KERGUELEN M. 1975. Les *Gramineae* (*Poaceae*) de la flore française. Essai de mise au point taxonomique et nomenclaturale. — Lejeunia 75: 1—343.
- MAIRE R. 1953. Flore de l'Afrique du Nord, 3. — Encyclopédie Biologique 45. — Paris.
- MAZE J., DENGLE N. G., HILDRETH W. R. & MYATT R. 1966. The reduced awns of some members of the genus *Stipa* and their possible relationship to dispersal mechanisms. — Amer. J. Bot. 53: 632.
- METCALFE C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. — Oxford.

- PAUNERO E. 1946. Acerca de *Aira uniaristata* LAG. et RODR. — Anal. Jard. bot. Madrid 6: 497—502.
- 1955a. Las Avenas españolas. I. — Anal. Inst. bot. Cavanilles 13: 149—229.
 - 1955b. Las Avenas españolas. II. — Anal. Inst. bot. Cavanilles 14: 187—235.
- PILGER R. 1954. Das System der *Gramineae*. — Bot. Jb. 76: 281—384.
- PISSAREK H.-P. 1971. Untersuchungen über Bau und Funktion der Gramineen-Lodiculae. — Beitr. Biol. Pflanzen 47: 313—370.
- POTZTAL E. 1953. Die Anatomie der Gräser und ihre Bedeutung für die Systematik. — Ber. deutsch. bot. Ges. 66: (19)—(21).
- PRAT H. 1932. L'épiderme des Graminées: étude anatomique et systématique. — Ann. Sc. nat., 10^e Sér., Bot. 14: 117—324.
- 1936. La systématique des Graminées. — Ann. Sc. nat., 10^e Sér., Bot. 18: 165—258.
 - 1960. Vers une classification naturelle des Graminées. — Bull. Soc. bot. France 107: 32—79.
- RAUNKIAER C. 1901. Om Papildannelsen hos *Aira caespitosa*. — Bot. Tidsskr. 24: 223—237.
- STEBBINS G. L. 1956a. Taxonomy and the evolution of genera, with special reference to the family *Gramineae*. — Evolution 10: 235—245.
- 1956b. Cytogenetics and evolution of the grass family. — Amer. J. Bot. 43: 890—905.
- THORNE R. F. 1958. Some guiding principles of angiosperm phylogeny. — Brittonia 10: 72—77.
- VUKOLOV V. A. 1928. Srovnávací studie kořenů československých druhů lipnic se zřetelem na její závislost od podmínek stanovištních. — Sbor. čs. Akad. zeměd., Praha, 3. odd. A, č. 40: 265—287.
- WEIHE K. von & REESE G. 1968. *Deschampsia wibeliana* (SONDER) PARLATORE. — Bot. Jb. 88: 1—48.
- ZEMANN M. 1906, 1907. Die systematische Bedeutung des Blattbaues der mitteleuropäischen *Aira*-Arten. — Österr. bot. Z. 56: 429—436, 457—461; 57: 1—4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [20_1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Albers Focke

Artikel/Article: [Systematik, Variation und Entwicklungstendenzen der Subtriben Aristaveninae und Airinae \(Graminae-Avenae\). 95-116](#)