© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate.

Von

E. Hackel.

(Vorgelegt in der Versammlung am 5. Februar 1890.)

Die Thatsache, dass zahlreiche ausdauernde Gräser den regenlosen Sommer des Mediterran-, Steppen- und selbst des Wüstengebietes in Nordafrika, sowie der klimatisch verwandten Gebiete Südafrikas, Nordwestamerikas und Australiens überdauern, ohne die Assimilation, Transpiration, ja selbst die Bildung neuer Sprosse einzustellen, hat bereits mehrfach Anlass gegeben, den Einrichtungen nachzuforschen, welche solche Leistungen ermöglichen. Man hat dieselben bisher ausschliesslich im anatomischen Bau des Blattes gesucht und in der That eine Reihe von Eigenthümlichkeiten desselben aufgedeckt, welche sich nur bei „Steppengräsern", wie man cumulativ die Gräser trockener Klimate zu nennen pflegt, vorfinden und dieselben befähigen dürften, einerseits die Transpiration zeitweise sehr einzuschränken oder ganz aufzuheben, andererseits aber jeden kleinsten Niederschlag von Wasser (Thau etc.) aufzunehmen und aufzuspeichern. Es ist heute nicht meine Absicht, in dieser Richtung einen Beitrag zu liefern und ich verweise daher auf die darüber existirende Literatur;[1]) ich wünsche vielmehr die Aufmerksamkeit auf andere, bisher unbeachtet gebliebene Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate zu lenken, die vielleicht mit gleichem Rechte wie die bisher bekannten der Blattstructur als Anpassungen an die klimatischen

[1]) Duval-Jouve, Histotaxie des feuilles de Graminées (Ann. Scienc. natur., sér. 6, Vol. I, p. 294 [1875], an verschiedenen Stellen).

Hackel, Die Lebenserscheinungen der Gräser (Separat-Abdr. aus dem Programm der Ober-Realschule zu St. Pölten, 1878, S. 8—11).

Tschirch, Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter (Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 13, Heft 3 [1882]).

Güntz, Unters. über die anatom. Structur der Gramineenblätter in ihrem Verhältniss zu Standort und Klima (Leipzig, 1886, Rossberg).

Volkens, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste (1887).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verhältnisse betrachtet werden dürfen. Solche Eigenthümlichkeiten zeigen sich besonders an den untersten Internodien der Halme und Laubsprosse (Innovationen), sowie an deren Bekleidung mit Blattscheiden. Ich bringe demnach die hieher gehörigen Fälle in zwei Hauptgruppen: 1. Knollen- und Zwiebelgräser, 2. Tunika-Gräser.

1. Knollen- und Zwiebelgräser.

Den meisten mitteleuropäischen Botanikern wird die eigenthümliche Verdickung am Grunde der Halme und Innovationen von *Poa bulbosa* L., *Phleum pratense* var. *nodosum* Gaud. (*Phleum nodosum* L.) und *Arrhenatherum avenaceum* var. *nodosum* (*Avena nodosa* L., It. scan.) bekannt sein. Wir haben in diesen drei Pflanzen gleich zwei verschiedene Typen der Verdickung vor uns: das *Phleum* und *Arrhenatherum* sind Knollengräser, *Poa bulbosa* ist ein Zwiebelgras. Bei letzterem verdickt sich die Basis der grundständigen Blattscheiden; ihr Gewebe wird dort mehrschichtig und saftreich, es entsteht durch deren Uebereinanderlagerung eine Zwiebel, sehr ähnlich der von *Allium ursinum,* wo gleichfalls die Basis der Scheiden der Laubblätter zu den Zwiebelschalen wird. Auch die kleinen Laubtriebe, in welche sich die Aehrchen der *Poa bulbosa* so häufig verwandeln, erscheinen an der Basis stark verdickt und können als Bulbillen bezeichnet werden. Bei den oben erwähnten knolligen Varietäten von *Phleum pratense* und *Arrhenatherum avenaceum* hingegen verdicken sich die basalen Internodien des Halmes und der Innovationen, bei *Phleum* gewöhnlich nur eines, bei *Arrhenatherum* häufiger drei bis vier; bald sind sie blos tonnenförmig, bald fast kugelig, ja bei *Arrhenatherum* oft von oben zusammengedrückt-ellipsoidisch und stellen so einen bis vier übereinandergestellte Knollen vor. In Mitteleuropa sind diese knollentragenden Varietäten der erwähnten Arten weit seltener als die mit unverdickten Halmgliedern, auch sind sie selten recht typisch ausgeprägt zu finden, vielmehr kommen, besonders bei *Phleum pratense,* zahlreiche Uebergangsformen von ganz schwach tonnenförmiger bis zu kugeliger Ausbildung vor. Da nun mit diesen Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Halmbasis keine solchen in den anderen Organen Hand in Hand gehen, so kommen alle neueren Autoren darin überein, die erwähnten Formen nur als Varietäten gelten zu lassen. Anders verhalten sich dieselben im Mediterrangebiete. Hier ist die knollige Varietät beider Arten entschieden häufiger, meist auch viel typischer ausgebildet; die knollenlose Form ist weit seltener; im südlichen Spanien fand ich sie nirgends, im mittleren und nördlichen nur an feuchteren oder etwas schattigen Orten. Es scheint also das Mediterrangebiet die eigentliche Heimat der knolligen Form zu sein, die gegen Norden zu immer selteneren Vorkommnisse in Mitteleuropa also vielleicht auf Einwanderung von Süden her zu beruhen. Auch *Poa bulbosa* ist im Mediterran-, besonders aber im Steppengebiete weit häufiger als bei uns und mag sich von Süden und Osten her nach Mitteleuropa verbreitet haben. Noch zwei andere Mediterrangräser mit verdickter Basis dringen, jedoch viel beschränkter, in das mitteleuropäische Gebiet ein: der knollige *Alopecurus bulbosus* L., von Italien und Süd-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

frankreich längs der atlantischen Küste bis England verbreitet, und die zwiebelige *Festuca spadicea* L., in den Gebirgen Nordafrikas, der pyrenäischen Halbinsel und Südfrankreichs in verschiedenen Varietäten weit verbreitet, selten auf sonnigen, trockenen Grasplätzen der Centralalpen und der bosnischen und macedonischen Gebirge.

Mit den erwähnten fünf Formen ist aber auch die Liste der Knollen- und Zwiebelgräser Mitteleuropas geschlossen; wir haben gesehen, dass sie in diesem Gebiete relativ selten vorkommen und dass ihre Herkunft nach Süden und Osten weist. In der That ist das Mediterrangebiet daran viel reicher, denn es zählt 17 derartig ausgestattete Gräser. Fortgesetzte Beschäftigung mit exotischen Grässersammlungen hat mich aber gelehrt, dass diese Erscheinung einen viel weiteren Verbreitungskreis hat, als ich ursprünglich wusste, und so will ich denn zunächst eine Liste aller mir bekannt gewordenen Knollen- und Zwiebelgräser, geographisch geordnet, zusammenstellen.

I. Mediterrangebiet (Nr. 4, 5, 8, 14 und 15 auch noch in Mittel- und Westeuropa verbreitet).

a) Knollengräser:

1. *Phalaris caerulescens* Desf. Westliches Mediterrangebiet bis jonische Inseln und Tunis; Canaren.
2. *Phalaris tuberosa* L. (*Phalaris nodosa* L.). Wie vorige, aber auch im östlichen Mediterrangebiet, bis Transcaucasien und Mesopotamien.
3. *Phalaris truncata* Guss. Zerstreut im europäischen und afrikanischen Mediterrangebiete.
4. *Phleum pratense* var. *nodosum* Gaud. Gemein im europäischen Mediterrangebiete, Kleinasien, Armenien. In Mittel- und Nordeuropa seltener.
5. *Alopecurus bulbosus* L. Italien, Südfrankreich, Nordspanien, West- und Nordfrankreich, Belgien, südliches England.
6. *Alopecurus macrostachyus* Poir. Algerien.
7. *Holcus lanatus* var. *tuberosus* Coss. (*Holcus tuberosus* Salzm., *Holcus Reuteri* Boiss.). Algerien, Marocco, Südspanien.
8. *Arrhenatherum avenaceum* var. *nodosum* Parl. (*Avena nodosa* L.), *Arrhenatherum avenaceum β. bulbosum* Mey., Chl. hannov. Südeuropa, Algerien, Marocco, Kleinasien bis Transcaucasien und Kurdistan, Mitteleuropa, England, Südschweden, Litthauen.
9. *Arrhenatherum avenaceum β. palaestinum* Boiss., Flor. Or. (*Arrhenatherum palaestinum* Boiss., Diagn.). Kreta, Rhodus, Phrygia, Palästina, Mesopotamien.
10. *Arrhenatherum avenaceum γ. erianthum* (*Arrhenatherum erianthum* Boiss. et Reut.). Spanien, Rumelien (*Arrhenatherum rumelicum* Velen.).
11. *Arrhenatherum Kotschyi* Boiss. Persien, Kurdistan, Syrien.
12. *Poa trivialis* var. *silvicola* (*Poa silvicola* Guss., *Poa attica* Heldr. exsicc., vix Boiss. et Heldr., Diagn.), ausgezeichnet durch die Verdickung

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

einer ganzen Reihe von basalen Internodien, besonders der ausläuferartigen Innovationen, die dadurch rosenkranzförmig aussehen, findet sich (besonders in Oberitalien) in allen Abstufungen von kaum leise angedeuteten bis stark verdickten Internodien, so dass die specifische Verschiedenheit von *Poa trivialis* ebenso wenig haltbar ist wie die des *Phleum nodosum* von *pratense*. Die Verbreitung reicht von Andalusien (Cadiz), Südfrankreich (St. Dalmas) über ganz Italien, Istrien, Albanien, Griechenland bis zur Krim und Lazistan.

13. *Hordeum bulbosum* L. Ganzes Mediterrangebiet, Orient bis Persien, Transcaucasien, Turkestan.

b) Zwiebelgräser:

14. *Poa bulbosa* L. Fast ganz Europa, Nordafrika, Canaren, Orient bis Indien, Sibirien.
15. *Festuca spadicea* L. Die var. *Durandii* in Algier und Portugal, die var. *baetica* in Südspanien, die var. *genuina* in Central- und Nordspanien, den Pyrenäen, der Auvergne, den Westalpen, seltener in den östlichen Alpen, Apenninen, auf der Balkan-Halbinsel, in den transsylvanischen Alpen; im Himalaya.
16. *Festuca caerulescens* Desf. Nordafrika, Südspanien, Sicilien.
17. *Festuca triflora* Desf. Nordafrika, Südspanien. (Hat nur schwach verdickte Scheiden.)

II. Steppengebiet.

1. *Beckmannia eruciformis* Host (knollig). Mittel- und Südrussland, Sibirien, Nordchina. Strahlt von diesem Verbreitungscentrum einerseits über Caucasien, Kleinasien, nach Griechenland, Italien, Dalmatien bis Südungarn und Rumänien aus, andererseits nach Japan, Californien, Colorado, Washington Territory und Indian Territory. Die knollige Verdickung ist nicht völlig constant.
2. *Colpodium bulbosum* Trin. (zwiebelig). Südrussland, Armenien, Persien. Das persische *Colpodium parviflorum* Boiss. et Buhse, das ich nicht selbst gesehen habe, scheint dieselbe Einrichtung zu besitzen, wenngleich es in Boissier, Flor. or., 5, p. 578 heisst: *culmis basi nodoso-incrassatis*, was irrthümlich ebenso bei *Catabrosa humilis (Colpodium bulbosum)* angegeben ist.
3. *Poa bulbosa* L. (s. oben) und die verwandten
4. *Poa sinaica* Steud. (peträisches Arabien bis Persien) und
5. *Poa Reuteriana* Boiss. et Buhse (Ostpersien).

III. Capland.

Ehrharta Mnematea L. fil., *E. aemula* Schrad., *E. Trochera* Steud., *E. varicosa* Nees, *E. Ottonis* Kunth, sämmtliche fünf Arten mit Einem oft recht ansehnlichen Knollen am Grunde des Halmes.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

IV. Australien.

Poa nodosa Nees (Süd- und West-Australien). Halm am Grunde mit 1—3 übereinander stehenden kugeligen oder ovalen Knollen.

V. Californien und Plateaux der westlichen Vereinigten Staaten.

Sechs Arten von *Melica*, sämmtlich mit Einem Knollen am Grunde des Halmes: *Melica bulbosa* Gey. (Oregon, Washington Territory, Nevada, Utah, Montana); *M. Californica* Scribn. (Californien); *M. spectabilis* Scribn. (Montana, Colorado, Utah, Idaho); *M. fugax* Bol. (Californien, Oregon, Washington Territory); *M. bromoides* Gray (Californien, Oregon); *M. subulata* Scribn. (Californien, Oregon, Washington Territory).

VI. Hochplateaux von Mexiko.

Drei Arten von *Panicum* mit 1—3 basalen Knollen: *Panicum bulbosum* Kunth (nach Norden bis Arizona, nach Süden bis Ecuador, aber immer nur auf Plateaux); *P. scaberrimum* Lag. und *P. Torreyi* Fourn., beide in Mexiko.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, dass Knollen- und Zwiebelgräser bisher nur aus Gebieten mit periodischen Trockenzeiten bekannt sind, oder doch nur in geringer Zahl sich von solchen aus auch nach benachbarten Gebieten mit gleichförmigerem Regenfall verbreiten. Aus feucht-tropischen Gebieten kennt man bisher keine solchen Arten, ebensowenig aus den atlantischen Staaten Nordamerikas. In dem trockenen Australien sind sie allerdings sehr schwach vertreten; dafür werden wir daselbst eine Mehrzahl von Tunika-Gräsern antreffen. Interessant ist es zu sehen, wie fast in jedem der verschiedenen Gebiete andere Gattungen von der Zwiebel- oder Knollenbildung betroffen werden, und wie gewöhnlich gleich eine ganze Gruppe von Arten derselben Gattung in ein und demselben Gebiete (die drei *Phalaris* im Mediterrangebiete, die fünf *Ehrharta* im Capland, die sechs *Melica* in Nordwestamerika, die drei *Panicum* in Mexico) davon ergriffen werden, während andere Arten derselben Gattung in denselben Gebieten davon frei sind. Es weist dies darauf hin, dass die Knollenbildung älter sein mag als die Differenzirung einer Stammart in mehrere mehr weniger nahe verwandte Arten.

Es obliegt uns nun, die Bedeutung der Knollen- und Zwiebelbildung für den Haushalt jener Gräser zu erörtern. Zunächst möchte sich die Analogie mit den morphologisch gleichwerthigen Bildungen anderer Monocotyledonen und mancher Dicotyledonen aufdrängen, bei denen solche Organe bekanntlich als Speicher von Reservestoffen fungiren. Allein dagegen spricht zunächst die Thatsache, dass ja jene Gräser nicht wie andere Knollen- und Zwiebelgewächse eine Unterbrechung der Vegetation während der trockenen Jahreszeit erfahren, die man doch als den Hauptgrund für die Entstehung solcher Reservestoffbehälter anzusehen berechtigt ist. Noch sicherer aber wird die Annahme einer Analogie mit jenen Reservestoffbehältern abgewiesen durch die Untersuchung des Zellinhaltes jener verdickten Stengelglieder und Scheiden der erwähnten Gräser.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wären sie Reservestoffspeicher, so müsste man optisch oder chemisch nachweisbare geformte oder im Zellsaft gelöste Stoffe (Stärke, fettes Oel, Zucker) darin finden, besonders zu jener Zeit, wo sie in eine Periode relativer Ruhe eintreten, also beim Beginn des Winters. Da Herbarmaterial hier nicht entscheidend ist, so habe ich die Untersuchungen bisher nur an einigen wenigen Arten machen können, welche mir lebend zu Gebote standen, nämlich *Phalaris caerulescens, Hordeum bulbosum* (beides Knollengräser), *Poa bulbosa, Festuca spadicea* (Zwiebelgräser). Ich habe dieselben (mit Ausnahme der jederzeit wildwachsend zu beschaffenden *Poa bulbosa*) im Garten cultivirt. Zu keiner Zeit des Jahres fand ich in den Zellen der Knollen oder Zwiebelschalen dieser Gräser irgend welche geformte Reservestoffe (Stärke, Fett); Eiweisskörper in körniger Form fanden sich in irgend erheblicher Menge nur bei *Poa bulbosa;* ebenso ergab die Reaction auf gelöste Zuckerarten (nach der bekannten Sachs'schen Methode) stets negative Resultate. Auch zeigen die Zellwände des Parenchyms niemals jene eigenthümlichen, periodisch auftretenden und wieder verschwindenden Verdickungen, die für *Paspalum distichum* L. von Duval-Jouve (Bull. Soc. bot. France, 16, p. 110) angegeben und als Cellulosespeicherung betrachtet werden. Es sind allerdings auch noch andere Reservestoffe bei Gräsern gefunden worden, z. B. Triticin im Rhizom von *Agropyrum repens,* auf welches nicht Rücksicht genommen werden konnte, weil dafür keine mikrochemischen Reactionen bekannt sind; allein es ist nicht wahrscheinlich, dass dasselbe eine weite Verbreitung habe. Und da ich keinen Grund habe, anzunehmen, dass sich die übrigen Knollen- und Zwiebelgräser anders verhalten werden, als die von mir untersuchten, so glaube ich als wahrscheinlich hinstellen zu dürfen, dass die Knollen und Zwiebeln der damit versehenen Gräser keine Reservestoffbehälter, dass sie also den gleichnamigen Organen der Iridaceen, Liliaceen etc. zwar morphologisch, aber nicht physiologisch gleichwerthig sind. Da nun die Knollen- und Zwiebelgräser zum allergrössten Theile in Ländern mit trockenem, oft ganz regenlosem Sommer wachsen, da ferner die grosse Mehrzahl derselben trotzdem nicht jenen anatomischen Bau des Blattes aufweisen, der nach Tschirch und Anderen für „Steppengräser" charakteristisch ist und sie zur Einschränkung der Transpiration und zum Aufspeichern von Wasser in den Blättern befähigt, so vermuthe ich, dass eben jene Knollen und Zwiebeln als Wasserspeicher fungiren dürften. Dafür spricht der anatomische Befund, der reichlich vorhandene Zellsaft, der meist keine Reactionen auf bestimmte Inhaltsstoffe gibt, die Nachbarschaft der jungen Triebe und Knospen, welche sich gewöhnlich an der Basis jener knolligen Internodien entwickeln und anfangs jedenfalls reichlicher Wasserzufuhr bedürfen. Möglich, dass auch der Wassergehalt der Blätter von diesen Speichern aus regulirt werden kann, und es sollte mich freuen, wenn der hier nur als Vermuthung hingestellte Gedanke Anregung geben sollte, dass im Mediterrangebiete während der regenlosen Zeit Untersuchungen darüber gemacht würden, ob z. B. der Zellinhalt der Knollen beträchtliche Turgorschwankungen zeigt, je nachdem am frühen Morgen nach Thaufall oder in den heissesten Nachmittagsstunden untersucht wird. Auch wären in solchen Gegenden Parallelculturen der beiden Varietäten von *Phleum pratense*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und *Arrhenatherum avenaceum* von Interesse, weil man aus denselben leicht ersehen könnte, ob die knollige Varietät unter gleichen Umständen der Trockenheit besser widersteht als die knollenlose, was ich für wahrscheinlich halte.

An dieser Stelle muss ich noch eines Culturversuches erwähnen, den ich mit *Poa bulbosa* anstellte. Ein ganz junges Pflänzchen, eben aus einer Bulbille im Freien aufgesprosst, erst aus einem einzigen Spross bestehend, wurde in einen Topf mit lehmiger Gartenerde verpflanzt, der am Zimmerfenster halbschattig stand und reichlich begossen wurde, so dass der Boden stets feucht blieb. Im Laufe von zwei Monaten war daraus ein üppiger, lang- und schlaffblätteriger Rasen erwachsen, dessen Laubsprosse (Halme erschienen nicht) an der Basis nur unmerklich verdickt waren; die Basis des Sprosses besass etwa $1^1/_2$ des Durchmessers desselben an der Stelle, wo die Blattspreiten abgingen, während sie an normalen Exemplaren vielmals dicker ist. Die Zwiebelbildung war also nahezu unterdrückt worden. Leider habe ich damals, da der Versuch zu einem anderen Zwecke angestellt worden war (es sollte der Einfluss der abgeänderten Bedingungen auf die Blattform ermittelt werden, der sich in der That durch Verlängerung bis auf 17 *cm*, vollkommen flache Spreite von beträchtlicher Breite zeigte), unterlassen, eine anatomische Untersuchung zu machen und zu constatiren, auf wie viele Zellschichten das Parenchym am Grunde der Scheiden reducirt worden war. Aeusserlich erschienen sie fast gleichförmig dünn. Dieses Resultat überraschte mich; ich hätte nicht erwartet, dass die scheinbar so fest vererbte Zwiebelbildung schon in der ersten Generation so stark rückgebildet werden würde; es wird aber ganz verständlich unter der Annahme, dass die zwiebelförmige Verdickung als Wasserspeicher fungirt. Da diese Function durch die beständige Bewässerung überflüssig geworden war, wurde auch die Bildung der betreffenden Zellschichten stark reducirt.

2. Tunika-Gräser *(Gramina tunicata).*

Es ist bekannt, dass bei den perennirenden Gräsern die untersten Internodien jedes Halmes, sowie alle Internodien der Innovationen sehr kurz bleiben, so dass die Scheiden der daselbst entspringenden Blätter, da sie vielmal länger sind als jene Internodien, ineinander geschachtelt erscheinen. Von diesen grundständigen Blättern sind aber gewöhnlich nur die 2—3 obersten (resp. innersten) zur Zeit lebend, die nach aussen gelegenen älteren hingegen im Absterben begriffen oder bereits abgestorben und im Zerfall begriffen. Dieser tritt umso rascher ein, je zartwandiger das Zellgewebe der Scheiden ist, umso langsamer, je stärker verdickt die Oberhautzellen, je reicher die Scheiden an verholzten Elementen (Bastfasern, die theils unter der Epidermis geschlossene Lagen bilden, theils den einzelnen Gefässbündeln strangförmig anliegen) sind. Bei den Gräsern der fruchtbaren Wiesen des mittleren Europa, Nordasiens u. s. w. herrschen zarte, bald nach dem Absterben zerfallende Scheiden vor; gewöhnlich enthält jeder Laubtrieb ausser 2—3 lebenden Scheiden nur eine, sehr selten zwei abgestorbene, im Zerfall begriffene, zarte, gewöhnlich braun gefärbte. Ebenso sind

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

an der Basis der Halme nur 1—2 bräunliche, zartwandige abgestorbene Scheiden als Umhüllung zu finden. So verhält sich die Sache z. B. bei *Phleum pratense* und *alpinum, Alopecurus pratensis, fulvus, geniculatus, Agrostis alba* und *vulgaris, Koeleria cristata* (zwei Scheiden), *Poa pratensis, trivialis, palustris, nemoralis, Anthoxanthum odoratum, Deschampsia caespitosa, Avena pubescens, Holcus lanatus, Arrhenatherum avenaceum, Trisetum pratense, Briza media, Cynosurus cristatus, Festuca elatior, rubra* und *gigantea, Lolium perenne* etc. Ebenso verhalten sich alle Waldgräser (*Milium effusum, Melica uniflora, nutans* etc.) und in noch höherem Grade (was Zartheit und raschen Zerfall der alten Scheiden betrifft) die Sumpf- und Wassergräser, wie *Catabrosa aquatica, Glyceria fluitans* etc.

Ganz anders finden wir die Beschaffenheit der abgestorbenen Scheiden schon an jenen mitteleuropäischen Gräsern, welche trockene Standorte bewohnen, und besonders lehrreich wird der Vergleich, wenn wir zwei nahe verwandte, aber abweichende Standorte bewohnende Arten nebeneinander stellen, z. B. *Avena pubescens* und *pratensis*. Erstere bewohnt fruchtbare, oft etwas feuchte Wiesen; man findet an ihr immer nur Eine abgestorbene, zarte, braune Scheide an jedem Spross; *Avena pratensis* hingegen, welche die trockenen, sonnigen Grasplätze besonders auf Hügeln und Bergabhängen liebt, zeigt stets eine Anhäufung von mindestens drei strohartigen, graubräunlichen, derben abgestorbenen Scheiden an jedem Sprosse, von denen die äusserste oder deren zwei auch schon die Blattspreite abgeworfen haben. Aehnlich, wenn man *Festuca rubra genuina,* eine Pflanze guter Wiesen, mit *Festuca ovina,* besonders deren Varietäten *duriuscula* und *vaginata* vergleicht. Bei der letztgenannten, die auch auf reinem Flugsande (z. B. in Ungarn) üppig und massenhaft zu gedeihen vermag, hat diese Bildung bereits einen ganz auffallenden Grad erreicht: die Basis jedes Halmes und jeder Innovation oder wenigstens jedes kleineren Büschels von Innovationen erscheint stark verdickt, denn sie steckt in einer Hülle aus 3—4 abgestorbenen, strohartigen, derben, eng anliegenden Scheiden, die meist alle ihre Spreiten schon verloren haben.

Abgestorbene Hüllscheiden, wie die eben beschriebenen, werde ich nunmehr als Tuniken (tunicae) bezeichnen, und jene Gräser, welche in typischer Ausbildung mit mindestens drei derselben ausgerüstet sind, *Gramina tunicata,* Tunika-Gräser nennen. In Mitteleuropa ist eine solche typische Ausbildung selten. Ausser der oben erwähnten *Festuca vaginata* Kit. findet sie sich bei *Stipa Calamagrostis* Wahlenb., weniger typisch bei *Stipa pennata,* wieder sehr deutlich bei *Sesleria sphaerocephala,* besonders bei deren Varietät *leucocephala,* welche die heissen Kalk- und Dolomitfelsen der Südalpen bewohnt, weniger ausgeprägt bei *Sesleria caerulea* Ard., welche nämlich die alten Blattspreiten nicht oder sehr spät abwirft. Bezüglich der letztgenannten Art ist eine merkwürdige Beobachtung zu erwähnen. Der Typus derselben, die Pflanze Scopoli's und Arduino's, ist bekanntlich eine Felspflanze oder eine Bewohnerin sehr trockener Wälder; die subsp. *uliginosa* Čelak. in Sitzungber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wissensch., 1888, S. 466 (*Sesleria uliginosa* Opiz = *Sesleria caerulea* Wettst.) hingegen be-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wohnt meist feuchte Wiesen, selbst Moore.[1]) Trotzdem kommt ihr ganz dieselbe Tunika-Bildung zu, wie der felsbewohnenden Varietät, und sie sticht dadurch gar auffallend von den meisten übrigen Gräsern der feuchten Wiesen ab. Nur Einen Genossen hat sie, der sich in dieser Hinsicht ähnlich verhält, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Pflanzen des trockenen und des feuchten Standortes auch nicht als Varietäten unterscheidbar sind, es ist dies das Borstengras, *Nardus stricta,* ein sehr ausgezeichnetes Tunika-Gras. In den Alpenländern findet sich dieses Gras hauptsächlich auf feuchtem, oft moorigem Boden; allein in den Haidelandschaften des nordböhmischen Quadersandsteingebietes ist es der stete Begleiter der *Calluna vulgaris* selbst auf trockensandigem Humus, und ich vermuthe, dass es sich in Norddeutschland, wo ich es nicht selbst gesehen habe, auch auf trockenen Haiden ebensogut wie in den Mooren finden wird. Nach meinen später zu besprechenden Anschauungen von der biologischen Rolle solcher Tuniken kann es dieselben nur an trockenen Standorten erworben haben; diese wären hiemit als seine ursprüngliche Bildungsstätte zu betrachten, von welcher aus es sich auch die moorigen Standorte erobert hat, denen ja auch die *Calluna* selbst nicht fremd ist. Dieselbe Betrachtung auf die Seslerien angewendet, würde ergeben, dass die *Sesleria caerulea* Ard. var. *genuina* (*Sesleria calcarea* Opiz, *Sesleria varia* Wettst.) als die ursprüngliche, die var. *uliginosa* als eine später entstandene Form zu betrachten sei. Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unseren mitteleuropäischen Tunika-Gräsern zurück, so wäre im Anschluss an *Sesleria caerulea* zunächst die im südlichen Ungarn und Siebenbürgen vorkommende *Sesleria rigida* Heuff. zu erwähnen, die sehr typische Tuniken aufweist; noch schöner sind dieselben an den verwandten Mediterran-Arten *Sesleria nitida, Sesleria elongata, Sesleria argentea* entwickelt. Wenn wir früher die *Sesleria sphaerocephala* der Alpen als ein typisches Tunika-Gras hingestellt haben, so bietet uns dafür die verwandte *Sesleria microcephala,* welche im Gegensatze zu ersterer den feuchten Gesteinsgrus, feuchte, schattige Felsspalten besonders der Nordabhänge bewohnt, ein Gras mit sehr zarten, leicht zerfallenden Scheiden. Ueberhaupt kann man in den Alpen sehr deutlich bemerken, wie die Beschaffenheit der abgestorbenen Scheiden mit dem Standorte zusammenhängt: die Gräser der guten Alpenweiden (*Phleum alpinum* und *Michelii, Poa alpina* etc.) verhalten sich wie die oben beschriebenen Arten fruchtbarer Wiesen; die der sonnigen, südlich exponirten und felsigen Abhänge (z. B. *Festuca varia, pumila, laxa, Poa violacea, Sesleria sphaerocephala* etc.) zeigen mehr oder weniger ausgeprägte Tunika-Bildung.

Immerhin ist die Zahl der typischen Tunika-Gräser in Mitteleuropa nur sehr gering, wenn wir sie vergleichen mit der Zahl derselben im Mediterrangebiete.

---

[1]) Wettstein (in Verhandl. der k. k. zool.-botan. Gesellsch., 1888, S. 553) hat das Verdienst, auf die Verschiedenheit dieser beiden Formen (er betrachtet sie als Arten) neuerdings hingewiesen zu haben; Čelakovský hat a. a. O. gezeigt, dass schon Opiz (1852) beide Pflanzen als Arten unterschieden hat, ihre Unterscheidung reicht aber noch weiter zurück. Schon Wulfen hat in seiner „Flora norica phanerogame", die freilich erst 1858 von Fenzl und Graf herausgegeben worden ist, (p. 105) die beiden Formen als Arten geschieden, der nordischen Wiesenpflanze den Namen *Cynosurus caeruleus* L. gelassen und die Felsenpflanze *Cynosurus rupestris* genannt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wir können sogar nach sorgfältiger Durchsicht aller hier wachsenden Arten den Satz aussprechen, dass mit Ausnahme der im vorigen Capitel behandelten Knollen- und Zwiebelgräser kaum ein einziges perennirendes Gras in Gegenden mit ausgeprägtem Mediterranklima (selbstverständlich an nicht von stehendem oder rieselndem Wasser feucht gehaltenen Standorten) existirt, welches nicht die Tunika-Bildung in mehr oder weniger ausgeprägter Weise zeigen würde. Bezüglich der Ausbildung der Tuniken haben wir aber im Mediterrangebiete zwei Typen zu unterscheiden: Strohtuniken und Fasertuniken; erstere sind viel häufiger als letztere.

Strohtuniken bestehen aus dicht übereinander geschachtelten, derben, oft glänzenden, ungetheilten, strohartigen Scheiden. Aus der grossen Zahl der Arten des Mediterrangebietes, welche mit solchen ausgerüstet sind, will ich hier nur einige typische Beispiele herausheben: *Lygeum Spartum, Stipa tenacissima, arenaria, parviflora, Avena filifolia, compacta, sempervirens* Vill. (non Koch), *Koeleria crassipes, splendens, Ampelodesmos tenax, Festuca ampla, atlantica, dimorpha, elegans, granatensis, Pseudo-Eskia, scaberrima.* Sind dabei die äusseren Tuniken stufenweise kürzer als die inneren (*Lygeum* etc.), so gewinnt die Basis des Halmes oder der Innovation ein nach abwärts verdicktes, scheinbar zwiebeliges Aussehen.

Zwischen den Stroh- und Fasertuniken gibt es eine (jedoch seltene) Uebergangsform, wie sie z. B. bei *Alopecurus Gerardi, textilis, vaginatus, lanatus* vorkommt. Hier sind die Tuniken mehr häutig, bald sich bräunend; was ihnen an Festigkeit abgeht, ersetzen sie durch grosse Anzahl, so dass die Sprossbasis trotzdem stark verdickt erscheint. Vermöge der zarteren Textur zerfällt das Parenchym rascher als die Gefässbündel und diese werden daher schliesslich als Fasern isolirt, so besonders bei *Alopecurus Gerardi* und *textilis.* Dieser Vorgang leitet uns hinüber zu der so merkwürdigen Bildung der echten Fasernetz-Tuniken, als deren Repräsentanten wir die Verhältnisse bei *Sesleria tenuifolia* eingehender beschreiben wollen. Die Innovationen und Halme dieses Grases sind am Grunde mit mehreren übereinanderliegenden Schichten von dichten, braunen Fasernetzen umkleidet und erscheinen dadurch stark verdickt. Diese Netze sind sehr zierlich und bestehen aus geschlängelten und sich kreuzenden Fasern. Sie entstehen auf folgende Weise: Schon in der noch lebenden, jugendlichen Scheide findet man zwischen den 7—9 Gefässbündeln, welche dieselbe in der Längsrichtung parallel durchziehen, zahlreiche Anastomosen, die aber nicht, wie dies sonst bei Gräsern üblich, unter rechten Winkeln von einem zum anderen Gefässbündel ziehen, sondern in schiefer Richtung, etwa unter einem Winkel von 30° oder weniger, ansetzend. Dabei zeigen sich zwei Systeme solcher Anastomosen zwischen je zwei Längsnerven, das eine von links nach rechts aufsteigend, das andere von rechts nach links, und zwar wechselt immer eine Anastomose der ersteren Art mit einer solchen der zweiten Art ab, wobei meistens der obere Ansatzpunkt der unteren Anastomose zugleich der untere der oberen ist, die sämmtlichen primären Anastomosen zwischen zwei Längsnerven also eine Zickzacklinie beschreiben. Mit zunehmendem Alter der Scheide gesellen sich dazu

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

secundäre Anastomosen, welche durch Verzweigung der primären entstehen, indem diese von ihrer Mitte aus feine Aestchen nach dem nächsten Längsnerv senden. Zugleich entwickeln sich diese zahlreichen Anastomosen immer kräftiger, während die Längsnerven und das Parenchym in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit verharren. Während dieser Zeit haben sich bereits in dem Winkel der 1—2 äussersten Scheiden junge Sprosse gebildet, welche innerhalb derselben („intravaginal") heranwachsen. Da nun die Scheide bei *Sesleria* ein ringsum vollkommen geschlossenes Rohr vorstellt, so muss dasselbe durch die innerhalb desselben heranwachsenden neuen Sprosse gedehnt werden. Dieser peripherische Zug hat zur Folge: 1. Zerreissung des zarten Parenchyms der Scheide, daher Absterben desselben; 2. Zerrung der Anastomosen in der Weise, dass sie unter immer stumpferen Winkeln vom Längsnerv abgehen, ihre Zickzacklinie immer gedrückter erscheint; 3. Schlängelung der bisher gerade verlaufenden Längsnerven, bewirkt durch den Zug, den die Anastomosen auf ihre Ansatzpunkte ausüben. Schliesslich verschwindet das Parenchym durch Verwitterung fast ganz, die allein übrig gebliebenen Fasern bräunen sich und bilden die oben beschriebenen zierlichen Netze aus geschlängelten und sich kreuzenden Fasern.

Ganz ebenso charakteristisch wie bei *Sesleria tenuifolia* sind die Fasernetz-Tuniken bei *Koeleria setacea* ausgebildet. Bei den in Spanien und Südfrankreich gesammelten Exemplaren fand ich an den ganz abgestorbenen Scheiden die Anastomosen fast horizontal ausgezogen, so dass also das Netz grösstentheils aus quer verlaufenden Fasern besteht. Die Form *valesiaca* zeigt dies weniger deutlich, hier nähert sich das Netz mehr der bei *Sesleria tenuifolia* beschriebenen Beschaffenheit. Genau wie *Koeleria setacea* verhält sich auch die spanische *Koeleria castellana,* und ähnlich, wenn auch mit etwas weniger regelmässiger Netzbildung, die südfranzösische *Koeleria alpicola* Gren. et Godr.

Auf ganz andere Weise kommen hingegen die Fasertuniken von *Festuca Clementei* und *Festuca plicata,* beide in den Hochgebirgen Andalusiens heimisch, zu Stande. Diesen Arten fehlen die Anastomosen der Gefässbündel in den Scheiden vollständig. Mit zunehmendem Alter bildet hier die Scheide eine Reihe von schwachen Querfalten, die sowohl durch das Parenchym als durch die Gefässbündel gehen und der Scheide ein quergerunzeltes Aussehen verleihen. Bei der nun folgenden Verwitterung brechen die Falten an den scharfen Biegungsstellen und es löst sich die Scheide in schmale Querbänder aus gebräuntem Parenchym mit losgelösten Gefässbündeln, die bei der oben beschriebenen Faltung natürlich geschlängelt worden waren, auf.

So wie *Sesleria tenuifolia* verhalten sich: *Bromus variegatus* M. B., *tomentellus* Boiss., *cappadocicus* Boiss. und *fibrosus* Hack., sämmtlich orientalische Arten, von denen die letztgenannte noch bis nach Siebenbürgen reicht und ein viel weniger ausgiebiges Fasernetz aufweist als *Bromus variegatus* und *tomentellus.* Es überwiegen bei ihr nämlich die Längsfasern; die Anastomosen sind nicht zahlreich und setzen unter sehr spitzen Winkeln an. Bei *Bromus erectus* endlich kommen nur mehr gelegentlich unregelmässige Faserbildungen an den alten Scheiden vor, aber keine Fasernetze.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Eine typische Ausbildung der Fasernetz-Tuniken nach dem Muster von *Sesleria tenuifolia* zeigt *Agropyrum sanctum* vom Athos und Pindus.[1]) Parallelfaserige Tuniken zeigen *Festuca caerulescens* und *Festuca spadicea* var. *fibrosa*, die also eine Combination solcher Bildung mit Zwiebelbildung aufweisen.

Gräser mit ausgeprägten Fasernetz-Tuniken kommen also, wie wir gesehen haben, fast nur im Mediterrangebiete vor; die wenigen Standorte von *Koeleria setacea* und *Bromus fibrosus* ausserhalb desselben sind eben nur vorgeschobene Posten des südlicheren Verbreitungsgebietes. Es ist mir auch aus keinem anderen Florengebiete ein Gras mit ähnlicher Einrichtung bekannt geworden; wohl aber findet sie sich an nicht wenigen Arten von *Crocus* und *Allium* im östlichen Mediterran- und angrenzenden Steppengebiete (vergl. Boissier, Flor. or., 5, p. 100—105, 245—246 etc.). Hingegen sind Gräser mit Strohtuniken in allen Gebieten mit ähnlichem Klima zu finden; hieher gehören z. B. zahlreiche Danthonien und sämmtliche Tristachyen des Caplandes; mehrere Triodien, Eragrostis und Stipen Australiens, manche *Panicum*- und *Paspalum*-Arten der Campos Brasiliens etc. Aber sowie das Mediterrangebiet daneben, wenn auch an einer beschränkteren Zahl von Arten, seine eigenthümlichen Fasernetz-Tuniken zur Ausbildung gebracht hat, so haben Australien und das Capland wieder eine andere, ganz besondere Einrichtung ins Leben gerufen, nämlich die Woll- und Filztuniken, die sich freilich auch bei einzelnen Gräsern Vorderindiens, Brasiliens und sogar der Prairieen Nordamerikas wiederfinden.

Als Typus der hieher gehörigen australischen Gräser wollen wir *Eragrostis eriopoda* Benth. näher beschreiben. Die Basis des sonst sehr schlanken Halmes, sowie der Innovationen erscheint fast zwiebelförmig verdickt. Diese Verdickung kommt aber ausschliesslich auf Rechnung der mächtigen Filzlagen an den basalen Scheiden. Letztere sind an und für sich zart, aber mit langen, fein gekräuselten, innig verwebten Wollhaaren bekleidet, die über jeder Scheide einen etwa 1 *mm* dicken Ueberzug bilden. Aber nur die grundständigen Scheiden tragen einen solchen Filz; die höher am Halme stehenden sind ganz kahl oder zerstreut behaart. Dieselben Verhältnisse wiederholen sich, den Beschreibungen in Bentham's Flora Austral. nach zu urtheilen, an *Eragrostis laniflora* Benth., schwächer bei *Eragrostis chaetophylla* Stend., wiederum typisch bei *Stipa eriopus* Benth., *Danthonia bipartita* F. Müll. Aus eigener Anschauung kenne ich sie auch bei *Panicum papposum* Brown und *Panicum divaricatissimum* Brown. Unter den zahlreichen Capgräsern, welche die beschriebene Einrichtung in mehr oder weniger ausgeprägter Form zeigen, hebe ich *Danthonia lanata* Schrad. hervor, deren Tunikenfilz (wiederum nur an den hier sehr gehäuften grund-

[1]) Janka, der Entdecker dieser merkwürdigen Art, hat sie Anfangs richtig zu *Triticum* (inclus. *Agropyrum*) gestellt, später aber als *Brachypodium* beschrieben, worin ihm Boissier gefolgt ist. Nach der Beschaffenheit der Vorspelze ist die Art zu *Agropyrum* zu stellen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ständigen Scheiden vorkommend) an Dicke jenem von *Eragrostis eriopoda* gleicht, denselben aber durch die regelmässig wellige Beschaffenheit (er sieht wie frisirt aus) an Zierlichkeit übertrifft. Sehr typisch finden sich die Filztuniken wieder bei *Ischaemum angustifolium* Hack. (*Spodiopogon angustifolius* Trin., *Pollinia eriopoda* Hance) in Vorderindien; merkwürdig ist die dunkel-purpurbraune Wolle an den Tuniken von *Pollinia phaeothrix* Hack., einer im Nilgiri und dem Innern Ceylons vorkommenden Art. In den westlichen Prairieen Nordamerikas findet sich die *Bouteloua eriopoda* Torr. mit etwas schwächerer Ausprägung der beschriebenen Einrichtung.

Fragen wir nun nach der Bedeutung der verschiedenen Tunika-Bildungen für das Leben jener Gräser, so muss uns zunächst die Thatsache der geographischen Verbreitung der Tunika-Gräser darauf leiten, dass sie mit der periodischen Trockenheit der Standorte und des Klimas des Verbreitungsgebietes zusammenhängen muss. Es lässt sich recht gut denken, dass die gehäuften und dicht anliegenden Strohtuniken mit ihrer stark cuticularisirten Oberhaut und den oft mächtigen Sclerenchymlagen einen wirksamen Schutz gegen die Verdunstung des am Grunde des Rasens in seinem Innern angesammelten Wassers abgeben werden. Leider liegt mir darüber nur eine einzige positive Beobachtung vor. In einem Briefe meines Freundes C. v. Grimburg (ddo. Bozen, 18. April 1883), worin er mir anzeigt, dass er die von mir erbetenen lebenden Rasen von *Andropogon contortus* var. *Allionii* ausgegraben und abgesendet hat, berichtet er Folgendes: „Der Standort ist so trocken, dass sich beim Ausgraben alle den Rasen umgebende Erde loslöste. Ich habe dabei die Beobachtung gemacht, dass die zerfaserten Scheiden am Grunde von der ganzen Pflanze allein noch etwas Feuchtigkeit enthielten, somit wahrscheinlich vermöge ihrer schwammigen Beschaffenheit und dicht gedrängten Stellung dazu dienen, das wenige Wasser zurückzuhalten, welches der Pflanze auf diesem sehr sterilen Standorte zur Verfügung steht". Dass insbesondere die Fasernetz-Tuniken vorzüglich geeignet sind, Wasser zurückzuhalten, davon habe ich mich durch einen vorläufigen Versuch überzeugt: Ich nahm aus meinem Herbar ein Büschel von *Koeleria setacea*, bestehend aus sechs Sprossen (einem Halm und fünf Innovationen); ein aus der gleichen Zahl von Sprossen bestehendes Büschel von *Poa pratensis* wurde zum Vergleich gewählt. Beide Büschel wurden eine Viertelstunde lang in Wasser gelegt, dann oberflächlich abgetrocknet und nun in trockener Zimmerluft von 14—15° R. liegen gelassen. Schon nach vier Stunden war das Büschel von *Poa pratensis* für das Gefühl, selbst beim starken Pressen ganz trocken; aus der Basis des Büschels der *Koeleria setacea* hingegen liess sich durch den Druck der Finger noch ein Tropfen Wasser auspressen. Genauere Versuche mit Wägungen konnte ich wegen Mangels an genügendem Materiale nicht ausführen. Die Fasertuniken stellen ein so ausgiebiges Netz von Capillarräumen vor, dass sie eine sehr grosse Menge von Feuchtigkeit

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kräftig einsaugen und lange zurückhalten können. Dass dies für Gräser trockener Klimate von grossem Nutzen sein muss, kann wohl nicht bezweifelt werden; und dass auch die Stroh- und Wolltuniken in ähnlichem Sinne (wenn auch nicht aufsaugend, so doch Wasser zurückhaltend) wirken können, scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein. Hoffentlich werden in der Zukunft Beobachtungen über den Wassergehalt im Innern der Rasen, an entsprechenden Orten des Mediterrangebietes angestellt, näheren Aufschluss geben und die oben aufgestellte Ansicht auf ihren Werth zu prüfen erlauben. Hiezu anzuregen ist vornehmlich der Zweck dieser kleinen Studie gewesen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Hackel Eduard [Ede]

Artikel/Article: Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate. 125-138