titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witten

Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Echinodorus* L.C. Rich.

1. Die Blütenstände

HELMUT MÜHLBERG

Zusammenfassung: MÜHLBERG, H. 2000: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Echinodorus* L.C. Rich. 1. Die Blütenstände. Schlechtendalia 4: 41-48.
Die vorliegende Arbeit ist eine Untersuchung über die morphologische Struktur der Blütenstände in der Gattung *Echinodorus*. Die korrekte Bezeichnung für die Blütenstände ist Thyrsus. Der neue Begriff „Infloreszenzstolon" wird vorgeschlagen.

Abstract: MÜHLBERG, H. 2000: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Echinodorus* L.C. Rich. 1. Die Blütenstände. Schlechtendalia 4: 41-48.
In the present paper, the morphological structure of inflorescences in the genus *Echinodorus* is examined. The correct denotation of the inflorescences is thyrsus. The new term „inflorescence stolon" is proposed.

In der Gattung *Echinodorus* der Familie Alismataceae gibt es mittelgroße bis große Rosettenstauden mit Rhizomen in der Untergattung *Echinodorus* sensu FASSETT (1955) und RATAJ (1975) und kleine Rosettenstauden mit Ausläufern in der Sektion *Tenelli* Fassett der Untergattung *Helianthium* (Engelm.) Fassett sensu FASSETT (1955) und RATAJ (1975). Die Blütenstände schließen die einzelnen die Blattrosetten aufbauenden Sympodialglieder endständig ab. Die Fortsetzung des Rosettenwachstums erfolgt akroton gefördert jeweils durch einen Seitensproß aus der Achsel des obersten Laubblattes unterhalb eines Blütenstandes. Zu Verzweigungen der Rosetten kommt es, wenn rückwärtige Achselknospen austreiben.
In den älteren, noch in lateinischer Sprache abgefaßten umfassenden taxonomischen Bearbeitungen der Gattung *Echinodorus* von MICHELI (1881) und BUCHENAU (1903) bezeichnen die Autoren bei der Charakterisierung der Gattung die Blütenstände der Rosettenstauden mit Rhizomen als „inflorescentia racemosa" bzw. „inflorescentia verticillatim-racemosa", wenn sie nur aus einer Hauptachse bestehen (Abb. 1b), und als „inflorescentia paniculata" bzw. „inflorescentia verticillatim-paniculata", wenn die Hauptachse basal verlängerte Seitenäste besitzt (Abb. 1a). Bei den Arten wendet MICHELI (1881) diese Termini aber noch nicht konsequent an, so daß sich auch Beschreibungen wie „scapus simplex" oder „scapus erect ... basi ... ramosus" finden.
In der ersten Revision in englischer Sprache von FASSETT (1955) werden zur Beschreibung der Blütenstände keine Fachtermini verwendet, sondern sie werden als „simple", „branched" oder „compound" charakterisiert. Erst in den jüngeren englischsprachigen Bearbeitungen der Gattung von RATAJ (1975) und HAYNES & HOLM-NIELSEN (1994) werden die Blütenstände konsequent als t r a u b i g (inflorescence racemose) und als r i s p i g (inflorescence paniculate) bezeichnet. Die Autoren knüpfen damit an MICHELI (1881) und BUCHENAU (1903) an. Eine T r a u b e (Racemus, Botrys) ist eine einfache offene

titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witten

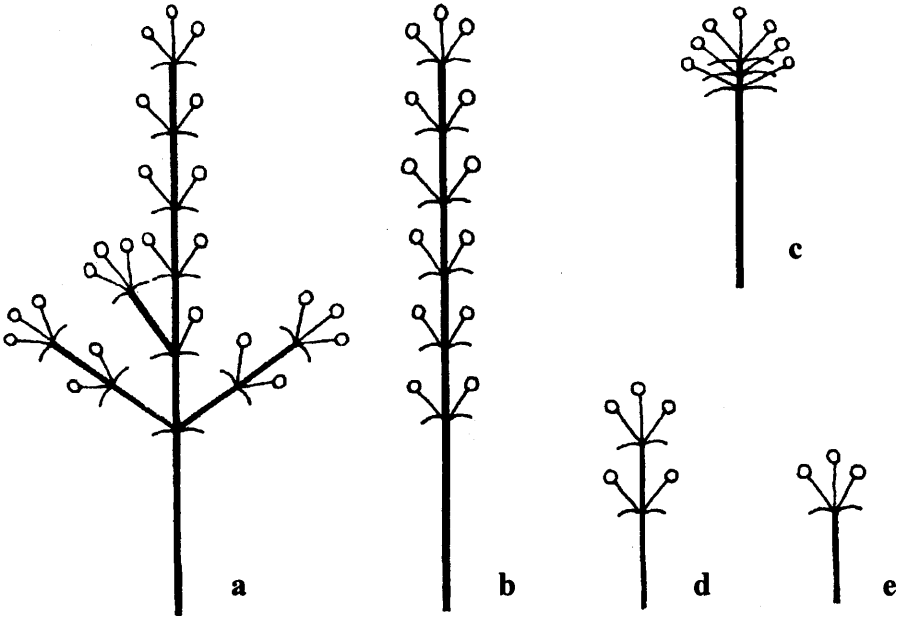


Abb. 1: Die Blütenstände in der Gattung *Echinodorus* (schematisch); a – Doppelthyrsus; b – Thyrsus; c – kopfiger Thyrsus; d, e – reduzierte Thyrsen; H. Mühlberg del.

Infloreszenz und eine Rispe (Panicula) eine zusammengesetzte geschlossene Infloreszenz von kegelförmigem Umriß mit racemösen Partialinfloreszenzen.

Bei den *Echinodorus*-Arten schließen die Blütenstände mit einer präkursiven Endblüte ab, gehören also dem geschlossenen Infloreszenztyp an. Dies gilt für die meisten Gattungen der Alismataceae, ist aber nach WEBERLING (1981) für die Gesamtheit der Monokotylen (Liliatae) selten. Die Hauptachsen der Blütenstände tragen wie auch die basalen verlängerten Seitenäste 3-zählige Hochblattquirle unterschiedlicher Anzahl. Lediglich bei *E. martii* Mich. [= *E. major* (Mich.) Rataj] ist die Zahl der Hochblätter pro Quirl höher. CHARLTON (1973) bezeichnet diese Quirle als „pseudowhorls".

Bei den Blütenständen mit nur einer Hauptachse (Abb. 1b) entwickeln sich in den Achseln aller Hochblätter, die als Tragblätter fungieren, sich cymös monochasial verzweigende Teilblütenstände. Somit liegt keine traubige Struktur vor. Auf Grund der cymösen Verzweigung dieser Partialinfloreszenzen handelt es sich bei dieser Blütenstandsform um einen Thyrsus. Dieser ist einfach, also homoeokladisch aufgebaut.

CHARLTON (1973) glaubt bei den Partialinfloreszenzen der Alismataceen-Blütenstände eine spiralige Abfolge der Blüten erkannt zu haben und bezeichnet sie als Schraubel.

titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witten

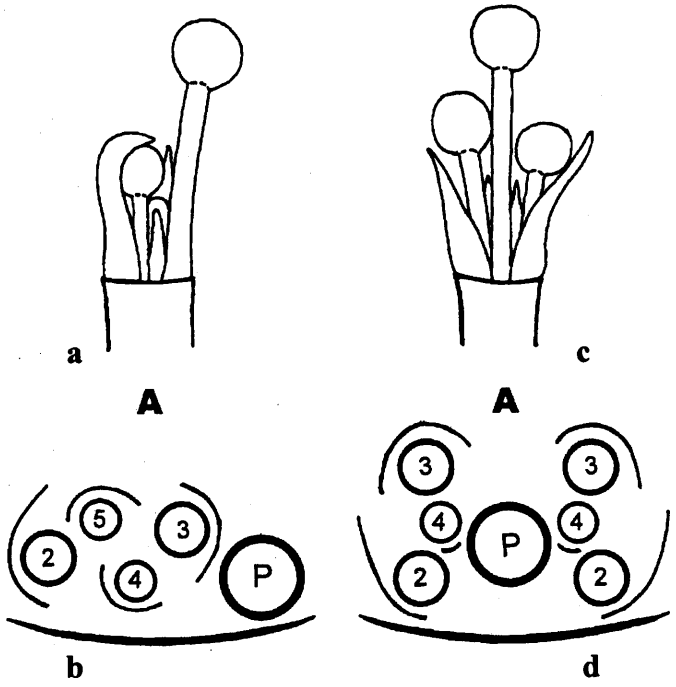


Abb. 2: a – Aufbau einer Partialinfloreszenz mit seitlich verschobener Primanblüte (ohne Tragblatt); b – Diagramm einer Partialinfloreszenz mit seitlich verschobener Primanblüte; c – Partialinfloreszenz von *E. gabrieli* (ohne Tragblatt); d – Diagramm einer Partialinfloreszenz von *E. gabrieli;* (A = Lage der Blütenstandsachsen, P = Primanblüten, 2–5 = Blüten höherer Ordnung); H. Mühlberg del.

Die Primanblüten der Partialinfloreszenzen stehen in der Regel nicht in der Mitte der Tragblätter, sondern sind deutlich nach rechts oder links verschoben (Abb. 2a, b). Ihre basalen Vorblätter zeigen keine adossierte Stellung, vielmehr sind sie entgegen der Verschiebungsrichtung der Primanblüten leicht seitlich angeordnet. Die Verschiebung der Primanblüten dürfte also mit einer Drehung verbunden sein. Durch die Stellung der Primanblüten und ihrer Vorblätter sind die Partialinfloreszenzen nicht median zu Tragblatt und Blütenstandsachse orientiert, sondern transversal.

Wie das Vorblatt der primanen Blüte sind auch die Vorblätter der nachfolgenden Blüten höherer Ordnung gegenüber der Mediane der Partialinfloreszenz leicht seitlich verschoben. Daraus resultiert eine Blütenanordnung, wie sie bei EICHLER (1875) in Abb. 20 A und bei MÜLLER-DOBLIES (1977) in Abb. 3 A wiedergegeben ist. Somit handelt es sich bei den Partialinfloreszenzen um eine Übergangsform zwischen Fächel (Rhipidium) und Schraubel (Bostryx), die MÜLLER-DOBLIES (1977) ausführlich diskutiert und als s t e i l e S c h r a u b e l bezeichnet hat (Abb. 3).

Bei einer Anzahl von Arten wird früher oder später in den Partialinfloreszenzen die jeweils letzte Blüte durch eine vegetative Knospe ersetzt, die zu einer Adventivpflanze auswächst.

titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witter

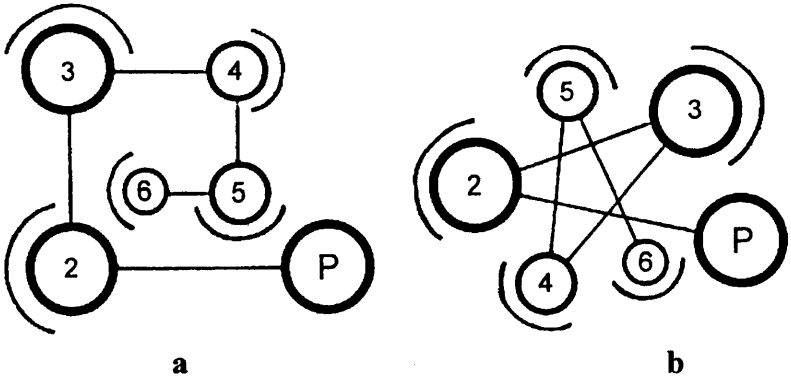


Abb. 3: a – Diagramm einer Schraubel; b – Diagramm einer steilen Schraubel; H. Mühlberg del.

Die Bildung vegetativer Knospen in den Blütenständen ist artspezifisch, also genetisch bedingt, und nicht wie CHARLTON (1973) meint, in der Regel mit submersem Wuchs verbunden. Einen vom regelmäßigen Verhalten abweichenden Bau zeigt der Blütenstand von *E. gabrieli* Rataj. Die Internodien der Infloreszenzachse sind stark gestaucht, so dass ein gedrungener kopfiger Thyrsus vorliegt (Abb. 1c). Die Primanblüten der Partialinfloreszenzen stehen in der Mitte der Tragblätter und besitzen 2 Vorblätter, die aus ihrer seitlichen Lage leicht zum Tragblatt hin verschoben sind (Abb. 2c, d). Daraus resultiert, dass der Aufbau der cymösen Partialinfloreszenzen dichasial beginnt, sich aber monochasial fortsetzt.

Bei den Blütenständen mit verlängerten Seitenästen im proximalen Bereich (Abb. 1a), den so genannten rispigen Infloreszenzen der Autoren, tragen diese Seitenäste in den Hochblattachseln ebenfalls cymös monochasiale Partialinfloreszenzen. Die Seitenäste sind also auch thyrsisch gebaut und wiederholen die Struktur der Hauptachsen. Somit sind diese Blütenstände heterokladische Thyrsen und als Doppelthyrsen oder Dithyrsen zu bezeichnen. Die Bildung von Seitenästen beschränkt sich auf die unteren 3 Quirle, ihre Anzahl und Länge ist unterschiedlich und nimmt von unten nach oben ab. Dennoch erfolgt der Übergang zwischen dem Abschnitt mit Seitenästen an der Hauptachse und dem oberen Abschnitt mit cymösen Teilblütenständen abrupt. Dieses Verhalten wird als disjunkt-heterokladisch bezeichnet.

Bei Quirlen mit Seitenästen können pro Quirl 3 Seitenäste oder 2 Seitenäste und eine Partialinfloreszenz oder ein Seitenast und 2 Partialinfloreszenzen auftreten. In der Regel stehen die Seitenäste in der Mitte der Tragblätter. Sie besitzen 2 basale Vorblätter (Abb. 4a, b) oder ein basales Vorblatt (Abb. 4c). Selten sind die Seitenäste aus ihrer Mittelstellung seitlich verschoben (Abb. 4d), so z.B. bei *E. ovalis* Wrigth. In den Achseln der Vorblätter der Seitenäste entwickeln sich monochasiale Partialinfloreszenzen.

Bei den Rosettenstauden mit Rhizomen ist die Wuchsrichtung der Blütenstände unterschiedlich. Sie können orthotrop orientiert sein und aufrecht stehen bleiben oder schräg aufsteigend wachsen und dann oft früher oder später umfallen oder von vorn herein

titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witten

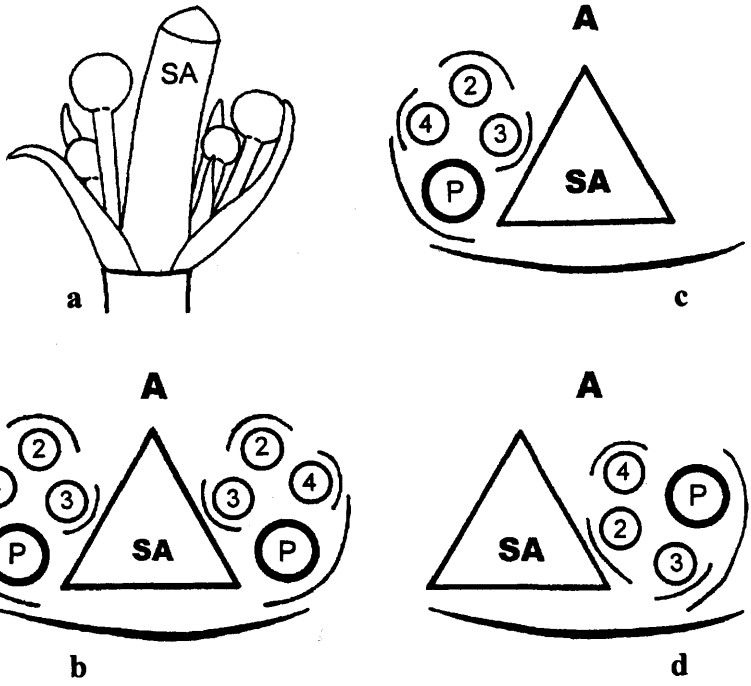


Abb. 4: a – Seitenast eines Doppelthyrsus (SA) mit 2 Partialinfloreszenzen (ohne Tragblatt); b - Diagramm eines Seitenastes (SA) mit 2 Partialinfloreszenzen; c – Diagramm eines Seitenastes (SA) mit einer Partialinfloreszenz ; d – Diagramm eines seitlich verschobenen Seitenastes eines Doppelthyrsus (SA) mit einer Partialinfloreszenz. (A = Lage der Blütenstandsachsen, P = Primanblüten, 2–4 = Blüten höherer Ordnung); H. Mühlberg del.

plagiotrop auf dem Boden kriechend wachsen und dann manchmal Längen bis zu 2 m erreichen.

Als taxonomisches Merkmal ist die Ausbildung einfacher Thyrsen oder Doppelthyrsen nur eingeschränkt verwendbar. Arten, die in der Regel Doppelthyrsen bilden, können auf nährstoffarmem Substrat durchaus unverzweigte Thyrsen hervorbringen. Umgekehrt können bei Arten mit vorwiegend einfachen Thyrsen auf nährstoffreichen Standorten basale Seitenäste auftreten.

Weiterer Klärung bedarf der Bau des Blütenstandes von *Echinodorus nymphaeifolius* (Griseb.) Buch. von Kuba und der Halbinsel Yukatan, der in seiner Struktur an die Infloreszenzen in der Gattung *Alisma* erinnert. Die Art wird zum Teil innerhalb der Gattung *Echinodorus* in eine eigene Sektion, Sektion *Nymphaeifolii* Fassett, gestellt, oder sogar in den Rang einer selbständigen Gattung, *Albidiella* Pichon, erhoben (PICHON 1946). Obwohl durch zahlreiche Herbarbelege nachgewiesen, konnte die Art in jüngerer Zeit nicht lebend gesammelt und kultiviert werden.

titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witten

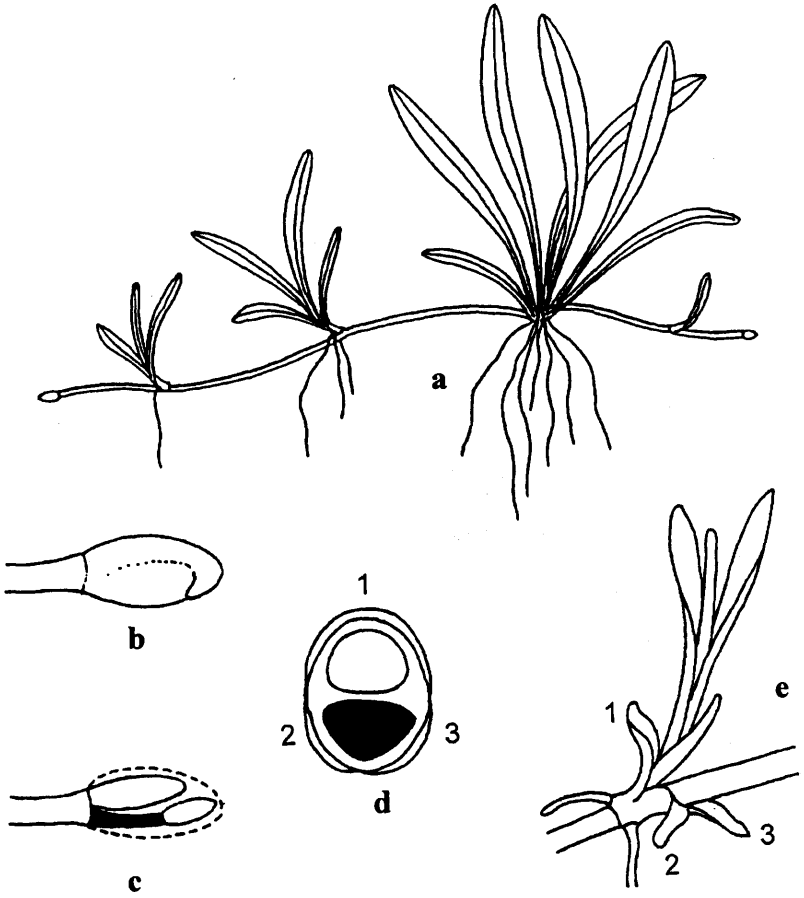


Abb. 5: a – Rosettenstaude mit Ausläufern (Infloreszenzstolonen); b – Spitze eines Ausläufers mit der aus 3 Hochblättern verwachsenen Hülle; c – Hochblatthülle entfernt (gestrichelte Linie), oben Seitensproßknospe, unten Fortsetzungsglied des Ausläufers mit Internodium und Spitzenknospe; d – Querschnitt durch eine Ausläuferspitze, 1-3 = Blätter der Hochblatthülle, oben Seitensproßknospe, unten Internodium des Fortsetzungsgliedes; e – austreibender Seitensproß, 1-3 = Blätter der Hochblatthülle; H. Mühlberg del.

Bei den Rosettenstauden mit Ausläufern (Abb. 5a) charakterisiert MICHELI (1881) die Blütenstände durch „flores umbellati vel rarius in verticillos 2-3 dispositi" und BUCHENAU (1903) durch „inflorescentia plerumque umbelloides, verticillo unico, ... , rarius verticillis 2 vel 3 remotis". FASSET (1955) sagt entsprechend „inflorescence of one or few whorls" und RATAJ (1975) „a single whorl (umbel or coil)" bzw. „racemose, composed from 2 whorls". Auch HAYNES & HOLM-NIELSEN (1994) sprechen von „inflorescence umbelliform"

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

und „racemose and of 2 whorls". Bei CHARLTON (1973) findet sich der Begriff „umbellate inflorescences".

Der morphologische Aufbau der auch bei den Rosettenstauden mit Ausläufern in den Quirlen der Blütenstände vorhandenen cymösen Partialinfloreszenzen entspricht den oben geschilderten Verhältnissen. Somit sind diese Blütenstände nicht „doldig" oder „traubig", sondern als r e d u z i e r t e T h y r s e n anzusehen (Abb. 1d, e). Die von den Autoren als „doldig" bezeichneten Infloreszenzen bestehen nur aus der Endblüte und einem Quirl mit Partialinfloreszenzen.

Bei den Rosettenstauden mit Ausläufern sind die Blütenstände und Ausläufer homolog. Beide Strukturen gehen aus den Endvegetationskegeln der Sympodialglieder der Rosetten hervor. Bei submersem Wuchs werden immer nur Ausläufer gebildet, also milieuabhängig. Bei emerser Lebensweise wird die Ausbildung von Blütenständen oder Ausläufern photoperiodisch gesteuert. Es gibt Sippen die im Kurztag blühen und im Langtag Ausläufer bilden und umgekehrt, aber auch tagneutrales Verhalten kommt vor. Tagneutrale Sippen bilden emers keine Ausläufer. CHARLTON (1973) sieht die Ausbildung von Blütenständen und Ausläufern nur durch emerse oder submerse Lebensweise bedingt. Entsprechend meinen HAYNES & HOLM-NIELSEN (1994), daß die Meristeme der Infloreszenzen in Streßsituationen („under water stress") zu vegetativen Meristemen umgewandelt werden.

Wir empfehlen für diese Ausläufer die Bezeichnung I n f l o r e s z e n z s t o l o n e n, da sie sich von den Blütenständen ableiten. DEN HARTOG (1957) hat dafür den Begriff „pseudostolons" geprägt, der von CHARLTON (1968, 1973) übernommen wurde. HAYNES & HOLM-NIELSEN (1994) sprechen dagegen von „pseudoinflorescences", obwohl sie sich auf CHARLTON (1973) beziehen.

Die Infloreszenzstolonen wachsen durch interkalare Internodienstreckung. Die jeweilige Ausläuferspitze wird von drei verwachsenen Hochblättern, die den Tragblättern der Blütenstandsquirle entsprechen, gebildet. In der Achsel eines der Hochblätter ist eine Knospe angelegt. Außerdem schließt die Hochblatthülle das Fortsetzungsglied des Ausläufers ein (Abb. 5b, c, d). Nach Abschluß der Internodienstreckung reißt die Hochblatthülle auf und die Knospe wächst zu einem sich sproßbürtig bewurzelnden Seitensproß, einer neuen Rosette aus (Abb. 5e). Die Infloreszenzstolonen sind also monopodial aufgebaut und unbegrenzt wachstumsfähig.

Literatur:

BUCHENAU, F. 1903: *Echinodorus* (pp. 23-35). In: ENGLER, A. (Ed.) Das Pflanzenreich 16. Leipzig.

CHARLTON, W.A. 1968: Studies in the Alismataceae. I. Developmental morphology of *Echinodorus tenellus*. Canadian Journal of Botany **46**: 1345-1360.

CHARLTON, W.A. 1973: Studies in the Alismataceae. II. Inflorescences of Alismataceae. Canadian Journal of Botany **51**: 775-789.

DEN HARTOG, C. 1957: Alismataceae. Flora Malesiana Bulletin, Ser. 1, **5**: 317-334.

EICHLER, A.W. 1875: Blüthendiagramme 1. Leipzig.

FASSETT, N.C. 1955: *Echinodorus* in the American tropics. Rhodora **57**: 133-156, 174-188, 202-212.

HAYNES, R.R. & HOLM-NIELSEN, L.B. 1994: The Alismataceae. In: Flora Neotropica, Monograph 64. New York.

titut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Witten

MICHELI, M. 1881: *Echinodorus* (pp. 44-60). In: DE CANDOLLE. A. & C. (eds.): Monographiae Phanerogamarum 3. Paris.

MÜLLER-DOBLIES, D. 1977: Über den geometrischen Zusammenhang der monochasialen Verzweigungen am Beispiel einiger Liliifloren. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **90**: 351-362.

PICHON, M. 1946: Sur les Alismatacées et les Butomacées. Notulae Systematicae (Paris) **12**: 170-183.

RATAJ, K. 1975: Revizion [sic!] of the genus *Echinodorus* Rich. Studie Československé akademie věd 1975, č. 2. Praha.

WEBERLING, F. 1981: Morphologie der Blüten und Blütenstände. Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Helmut Mühlberg, Martin-Luther-Universität, FB Biologie, Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Neuwerk 21, D-06099 Halle/Saale, BR Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schlechtendalia

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Mühlberg Helmut

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Echinodorus L.C. Rieh. 1. Die Blütenstände 41-48