Über die Morphologie der Grasblüte.

Von **Julius Schuster.**

(Mit Tafel II—V und 35 Abbildungen im Text.)

Trotzdem die Morphologie der Grasblüte im vorigen Jahrhundert eines der meist umstrittenen Probleme der speziellen Morphologie war, gehen die Ansichten der Morphologen wie der Systematiker in der Deutung der einzelnen Blütenteile der Gramineen auch jetzt noch weit auseinander. Selbst der so glücklich beschrittene Weg der Entwicklungsgeschichte führte manche Forscher zu irrigen Ansichten. Aus diesem Grunde war ein neuerliches Eingehen auf die morphologischen Verhältnisse der Grasblüte und Grasinfloreszenz auf entwicklungsgeschichtlicher Basis erwünscht und dementsprechend zerfällt die vorliegende Arbeit in einen entwicklungsgeschichtlichen speziellen, einen theoretischen allgemeinen und einen experimentellen Teil. Der erste Teil beschäftigt sich mit: 1. dem abweichenden Verhalten der nicht wie gewöhnlich lateral, sondern transversal stehenden Glumae von Hordeum, Elymus und Asprella sowie der Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen und Blüten dieser Gräser mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach den Fruchtblättern; 2. Untersuchungen über das Terminalwerden der Blüten, namentlich über die pseudoterminalen und Übergänge zu terminalen; 3. entwicklungsgeschichtlichen und vergleichenden Untersuchungen über verschiedene Typen der Grasblüte. Der zweite Teil handelt von der Deutung der einzelnen Blütenteile und der phylogenetischen Entwicklung der Grasblüte, während im letzten Abschnitt Kulturversuche mit viviparen Gräsern besprochen werden.

Zur Untersuchung diente der Hauptsache nach nur frisches oder Alkoholmaterial, dessen Überlassung ich teilweise Herrn Geheimrat von Goebel verdanke. Hierfür sowie namentlich für die Einführung in das Gebiet der Morphologie spreche ich meinem verehrten Lehrer den ergebensten Dank aus, desgleichen Herrn Geheimrat Radlkofer, der mir, wo Herbarmaterial nicht zu umgehen war, dieses bereitwilligst zur Verfügung stellte.

I. Spezieller und entwicklungsgeschichtlicher Teil.

1. Hordeum.

Von der Gattung Hordeum wurden untersucht H. bulbosum, H. distichum, H. hexastichum und H. zeocrithon. Die folgenden Angaben

beziehen sich auf H. distichum: die übrigen Arten verhalten sich entsprechend.

Die erste Anlage des Ährchenkomplexes erfolgt als eine zur Infloreszenzachse (Fig. 1) senkrechte, stark in die Breite gestreckte, halbwulstartige Hervorragung (Fig. 2), an deren Basis rechts und links als bedeutend kleinere Seitenwülste bald simultan die Primordien der Seitenährchen entstehen (Fig. 3). Schon hier ist der von Schumann übersehene dorsiventrale Bau, der an den fertigen Infloreszenzen so deutlich in die Erscheinung tritt, wahrnehmbar. Nachdem sich die Gesamtanlage der Haupt- sowie der beiden Seitenährchen derartig differenziert hat, bleibt die Entwicklung der Seitenährchen erheblich zurück. Noch vor der vollständigen Trennung derselben erscheinen rechts und links an der Basis der Anlage des Hauptährchens zwei seitliche Lappen, die Glumae (Fig. 4). Gleichzeitig erscheint oberhalb der letzteren als ein zuerst schwacher Ringwall die Anlage der Palea inferior (Fig. 5). Ferner wird der Beginn der Anlage der Stamina (Fig. 5) dadurch eingeleitet, daß an dem Vegetationskegel des Hauptährchens das Wachstum weniger in der Mitte als in der Richtung der späteren Stamina erfolgt. Trennt man nun in einem derartigen Stadium das Primordium eines Drillings von der Hauptachse der Gesamtinfloreszenz ab, so sieht man unterhalb der Palea inferior eine einheitliche, nach vorn vereinigte, stark in die Breite gestreckte und beiderseits blattartige Abgliederung (Fig. 10), deren seitliche Hälften alsbald, nachdem auch in den Seitenährchen in analoger Weise die Anlage der Glumae und der Palea inferior erfolgt ist (Fig. 6, 17—19), wie Blätter weiter wachsen, während sich das Mittelstück häutig entwickelt und später dann in der Regel zerreißt (Fig. 11). Die sog. Hüllspelzen von Hordeum entstehen also als eine unter der rasch wachsenden Hauptanlage verdeckte einheitliche Abgliederung, eine Tatsache, die für die nachher zu erörternde morphologische Deutung der transversal stehenden Hüllspelzen von Hordeum nicht ohne Belang ist.

Nur wenig später nach der vollständigen Ausgliederung der Palea inferior erscheint die Palea superior (Fig. 5). Sie entsteht aus zwei simultan auftretenden Höckern, die im Laufe der weiteren Entwicklung gegeneinander wachsen und dann verschmelzen. Während die erwähnten Teilprimordien der Palea superior entstehen, tritt in der Mitte ein breites, annähernd kugeliges Gebilde auf, der Achsenhöcker, der das nicht zur Blütenbildung verbrauchte Stück der Ährchenachse darstellt (Fig. 7, 13). Die Entwicklung der Palea superior aus zwei Primordien erwähnt zwar auch Schumann, wenn er sich aber dabei auf seine

Figur 19, Tafel III bezieht, so kann ich der hier gegebenen Deutung der Organe nicht beistimmen; denn was hier als Palea superior bzw. als deren Teilprimordien bezeichnet wird, sind schon die Lodiculae, der Achsenhöcker *Ck* ist das hintere Staubblatt, der gebogene Teil zwischen den beiden vorderen Stamina die wirkliche Palea superior, Achsenhöcker und Fruchtknoten fehlen. Während des weiteren Wachstums der Palea superior verlängert sich auch der Achsenhöcker, den die beschreibende Botanik teilweise mit dem unpassenden Namen Basalborste bezeichnet, rasch und läßt über seinem Ende nur einen schmalen Raum für die verschmelzenden Primordien der Palea superior frei. Indem derjenige Teil des Vegetationskegels, der zum Fruchtknoten wird, im Wachstum zurückbleibt, entstehen als drei scharfe Protuberanzen die Stamina, von denen nicht selten die beiden vorderen in der Entwicklung vorauseilen. Nachdem die Konnektivbildung der Stamina begonnen hat, treten die Lodiculae rechts und links zu beiden Seiten des Konnektivs des hinteren Staubblattes ziemlich deutlich hervor und zwar als getrennte selbständige Anlagen, die auch späterhin getrennt bleiben (Fig. 8, 9, 12). Was die Anatomie der Lodiculae betrifft, so bestehen die Zellen des Innengewebes aus ziemlich isodiametrischen, nur wenig längeren als breiten Zellen; Leitbündel sind zahlreich, vorhanden, die in zwei Reihen stehen, aber sehr schwach ausgebildet sind: sie bestehen oft nur aus wenigen Kambiformzellen, enthalten aber bisweilen Spiralgefäße.

Die Blütenentwicklung schließt mit der Bildung des Fruchtknotens ab (Fig. 14). Dieser entsteht als ein schalenförmig die Fruchtknotenhöhle umfassender Wall (Textfig. 1), der auf dem Querschnitt gegen die Palea superior gekrümmt ist. Dieser Wall zeigt in den beiden nach vorn gekrümmten und später mit Leitbündeln versehenen Partien ein bedeutendes Wachstum, während der hintere Teil zurückbleibt. Zu einer eigentlichen Differenzierung der Samenanlage ist es in diesem Stadium noch nicht gekommen. Erst wenn die Stamina deutlich entwickelte Konnektive besitzen, wachsen die beiden mit den Leitbündeln versehenen Teile des Fruchtknotens über die mittlere Partie hinaus und es tritt mit der Bildung des ersten Integumentes auch eine deutlichere Differenzierung der Samenanlage ein, die jetzt als Wärzchen an der Verwachsungsstelle des nunmehr vollständig geschlossenen Fruchtknotens entspringt. Die beiden mit je einem Leitbündel versehenen

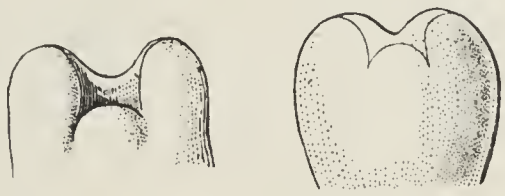


Fig. 1. Hordeum distichum. Anlage des Fruchtknotens, links von vorn, rechts von hinten.

Teile des Fruchtknotens, die überhaupt früher schon ein stärkeres Wachstum als die hintere Partie zeigten, wachsen jetzt sehr bedeutend und an ihrer Spitze treten die ersten papillösen Erhebungen der späteren Narbe auf; gleichzeitig sind in der Regel beide Integumente angelegt. Was die Leitbündel des Fruchtknotens (Textfig. 2) anlangt, so sind deren auch im fertigen Zustand nur zwei seitliche vorhanden, nicht aber noch ein zweites Paar nach der Peripherie des Fruchtknotens hin, wie dies Holzner angibt. Die beiden vorhandenen seitlichen Leitbündel ziehen an der Seite der Fruchtknotenhöhle abwärts gegen die Insertion der Samenanlage, wo sie sich vereinigen, und laufen oben rechts und links in die beiden Narben aus. Diese Leitbündel bestehen aus langgestreckten Zellen, die ziemlich lange Kambiform bleiben und erst später mehrere radial stehende runde Gefäße mit spiraliger Verdickung zeigen. Außer den beiden lateralen schwächer ausgebildeten Leitbündeln läuft im Fruchtknoten noch ein drittes stärkeres Leitbündel, das durch den Ansatzpunkt des Fruchtknotens eintritt, in der Verwachsungsstelle der Fruchtblätter aufwärts läuft und am oberen Ende der Samenanlage endigt: in diesem Leitbündel sind bei vorgeschrittener Entwicklung in der unteren Partie zahlreiche Gefäße mit Spiralverdickung sichtbar. Für die theoretische Erklärung des Fruchtknotens ist ein gelegentlich auftretendes rudimentäres dorsales Leitbündel von Interesse, das dem letztgenannten auf dem Fruchtknotenquerschnitt gegenüber liegt und sogar noch etwas schwächer entwickelt ist als die beiden lateralen Leitbündel.

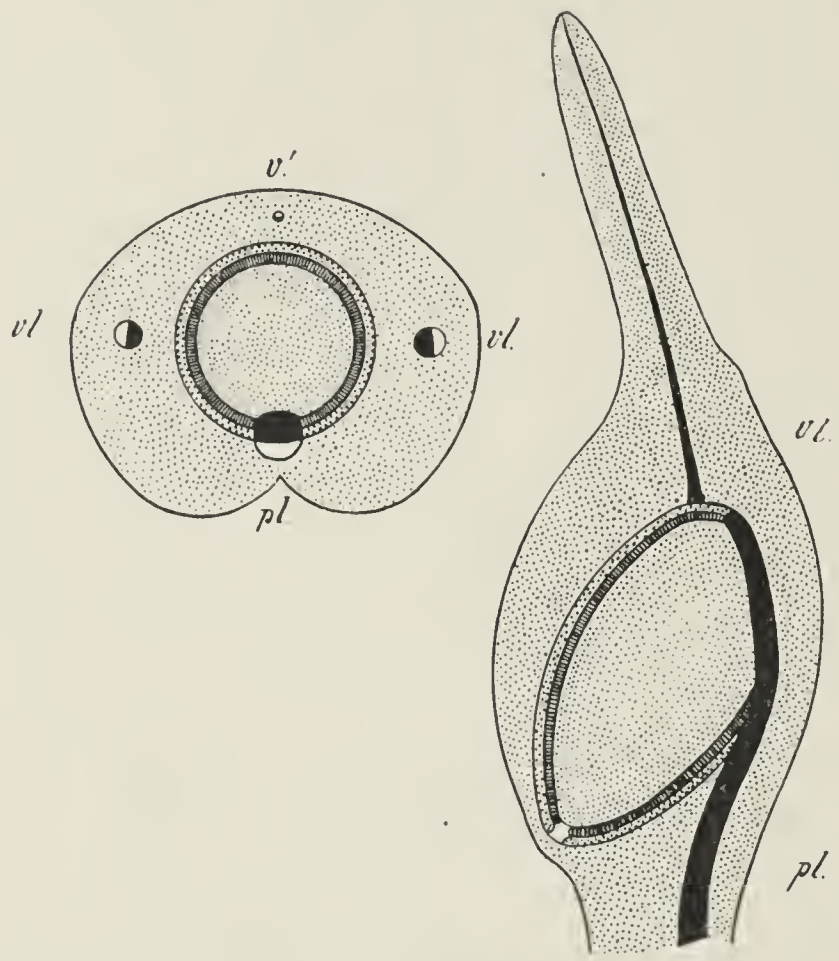


Fig. 2. Links Quer-, rechts Längsschnitt durch den Fruchtknoten von Hordeum distichum; *pl* = Placentarleitbündel, *vl* Leitbündel der beiden lateralen Fruchtblätter, *v'* rudimentäres Leitbündel des dorsalen Fruchtblattes.

Was das weitere Schicksal der Seitenährchen (Fig. 6, 17—19) betrifft, so hält ihre Entwicklung nach Anlage der Palea inferior ziemlich gleichen Schritt mit der Entwicklung der Staubblätter in dem Haupt-

ährchen. Im allgemeinen besitzen die Seitenährchen nur verkümmerte Blüten; gelegentlich treten aber an kräftiger entwickelten Pflanzen auch in den Seitenährchen als Geschlechtsorgane drei allerdings meist nur klein bleibende Staubblätter auf, nicht selten auch ein Fruchtknoten. In den Seitenährchen sind die einzelnen Teile stark verschoben; an

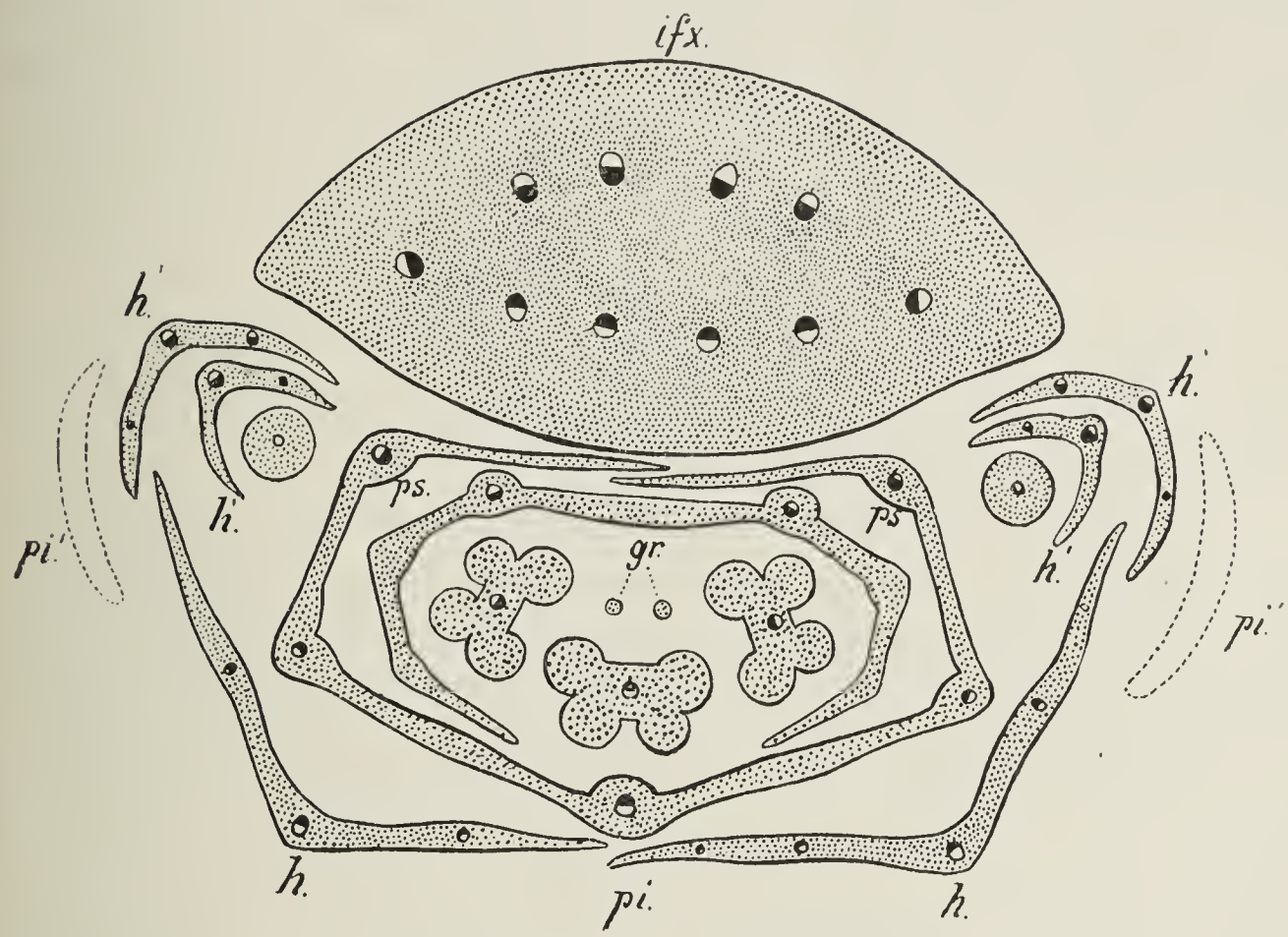


Fig. 3. Hordeum distichum, hoch geführter Schnitt durch die Infloreszenz; *ifx* = Infloreszenzachse, *h* = Hüllspelzen, *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior, *gr* = Griffeläste, *h'* Hüllspelzen der verkümmerten Seitenährchen, *pi'* = Palea inferior des nächst unteren Ährchens.

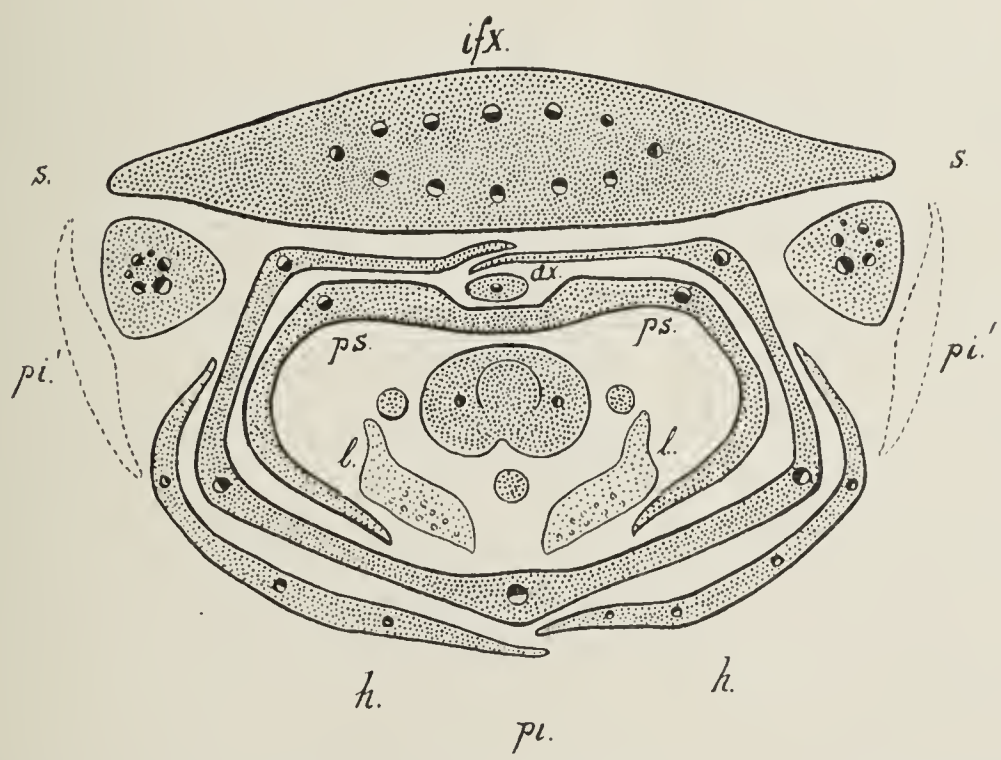


Fig. 4. Hordeum distichum, tiefer geführter Schnitt; *l* = Lodiculae, *s* = Seitenährchen, *ax* = Achsenhöcker.

Mikrotomschnitten (Textfig. 3 und 4) zeigt sich, daß eine durch die Seitenährchen gelegte Mittellinie die Mediane des Hauptährchens unter einem Winkel von 65—75° schneidet, nicht rechtwinkelig, wie Schumann angibt. An der Insertion der drei auf jedem Gelenk sitzenden Ährchen ist sehr oft eine rudimentäre Braktee in Form eines stärkeren oder schwächeren Wulstes erkennbar, gelegentlich auch an den Seitenährchen (Fig. 20), für die auch von Goebel (vergl. dessen Diagramm Tafel I, Fig. 5) eine rudimentäre Braktee angenommen, aber von Schumann bezweifelt worden war.

2. Elymus und Asprella.

Während bei Hordeum der Gipfel der Infloreszenz verkümmert (Fig. 15, 16), sind bei Elymus und Asprella, wie schon Döll hervorhob, Endährchen entwickelt.

Was die Entwicklung der Glumae anlangt, so fällt Elymus arenarius vollständig aus dem gewöhnlichen Hordeumtypus heraus. Wie auch die Entwicklungsgeschichte (Fig. 25—27) zeigt, stehen die Hüllspelzen in der Richtung der Deckspelzen; sie haben also hier die normale Stellung, etwa wie bei Triticum, konvergieren aber stark nach vorn und bilden dadurch eine gewisse Annäherung an Elymus und Asprella. Es ist daher Elymus arenarius sowohl von Elymus und Asprella als auch von Triticum verschieden und daher am besten als Vertreter einer besonderen Gattung zu betrachten, wie dies schon Hochstetter getan hat, als er für die Pflanze die Gattungsbezeichnung Leymus vorschlug. Im übrigen bietet die Entwicklungsgeschichte wenig Bemerkenswertes. Die Blüten sind pseudoterminal wie bei Hordeum, d. h. sie scheinen terminal zu entstehen, später jedoch erscheint das nicht zur Blütenbildung verbrauchte Stück der Ährchenachse als ein der Palea inferior gegenüberstehender Achsenhöcker. Zu erwähnen ist noch, daß sich an dem Endährchen in der Achsel der Glumae hier und da ein kleiner Höcker befindet (Fig. 25), der offenbar das Rudiment einer axillären Sprossung darstellt und ein Analogon zu dem von Goebel abgebildeten Terminalährchen von Glyceria spectabilis (Tafel IV, Fig. 66) bildet, wo in der Achsel der beiden Hüllspelzen je ein Höcker auftritt.

Dagegen schließen sich — von der Ausbildung eines Endährchens abgesehen — ganz an die bei Hordeum geschilderten Verhältnisse an Elymus europaeus und Asprella hystrix. Wie bei Hordeum entstehen ihre Hüllspelzen aus einem gemeinsamen Primordium an der stark dorsiventralen Infloreszenz. Bei Elymus europaeus sind auch an den entwickelten Ähren die Hüllspelzen der Ährchen stets durch ein häu-

tiges Mittelstück verwachsen (Textfig. 8), das an getrocknetem Material allerdings weniger gut zu beobachten ist. An den Endährchen dagegen haben die Glumae wieder die normale Stellung. Sie sind bei Elymus stets gleich stark entwickelt, bei Asprella dagegen ist an den fertigen Endährchen in der Regel nur eine und zwar die untere Gluma ausgebildet. Bei Asprella hystrix habe ich aber an kräftiger entwickelten Pflanzen die fehlende Gluma des Endährchens öfters entwickelt gefunden und die Entwicklungsgeschichte zeigt (Fig. 22—23), daß sie der Anlage nach stets vorhanden ist. Die Anlage der oberen Gluma bleibt aber auf einem sehr frühen Stadium zurück in Gestalt eines

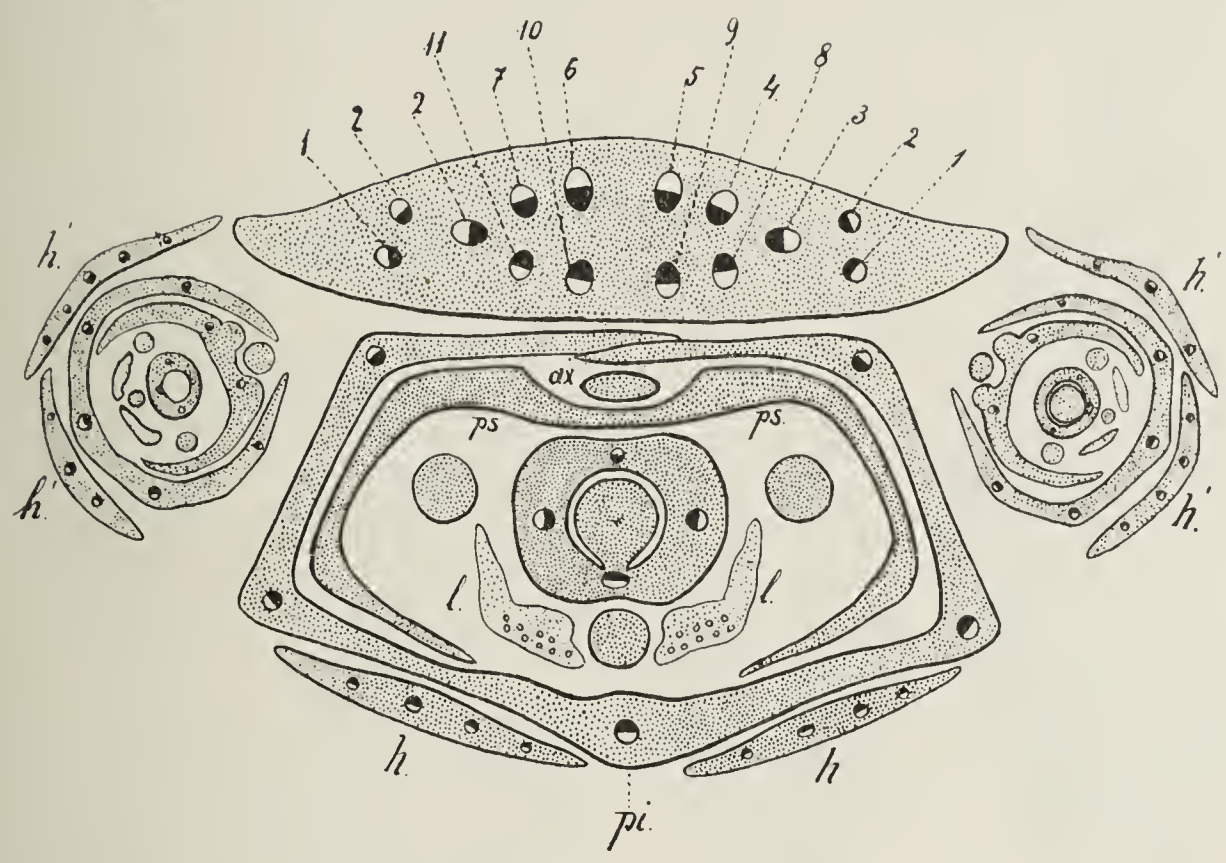


Fig. 5. Asprella hystrix. Mikrotomschnitt von einer stark entwickelten Pflanze mit verkümmerten Zwitterblüten in den Seitenährchen: *1* = Leitbündel des zweitoberen Seitenährchens, *2* = Leitbündel des nächstoberen Seitenährchens, *3—8* = Leitbündel des nächstoberen Hauptährchens, *8—11* = Leitbündel des zweitoberen Hauptährchens. Die übrigen Bezeichnungen wie gewöhnlich.

wulstförmigen Rudimentes, während sich die untere Gluma um so kräftiger entwickelt, ja, wie ich in einem Falle beobachten konnte, sogar in zwei Hälften gespalten war. Es ist daher auch auf Grund der Entwicklungsgeschichte Koernicke beizustimmen, wenn er Asprella mit Elymus vereinigt.

Die Entwicklung der Seitenährchen (Fig. 24) wechselt, an gut ernährten Pfanzen kommt es stets zur Ausbildung von verkümmerten Zwitterblüten. Die Blüten sind wieder pseudoterminal. Zu erwähnen ist noch, daß der Fruchtknoten auf dem Querschnitt gegenüber der Insertion der Samenanlage nicht selten ein drittes rudimentäres dorsales Leitbündel zeigt, wie ich es schon für Hordeum angegeben habe (Textfig. 5).

Morphologische Erklärung der Hüllspelzen von Hordeum und Elymus.

Die transversale Stellung der Hüllspelzen bei Hordeum und Elymus hat hauptsächlich zwei Erklärungsversuche gefunden. Nach der einen Deutung — Hochstetter 1848 und Koernicke 1882 — stellen die Hüllspelzen nur die in zwei Hälften zerfallene untere Gluma dar, die obere wird als abortiert gedacht. Der zweiten von Hochstetter 1847 begründeten und Ende 1848 wieder angenommenen Deutung, daß die Hüllspelzen von Hordeum abortierte Seitenährchen seien, schloß sich auf Grund näherer Untersuchungen 1907 Martin Schenck an und

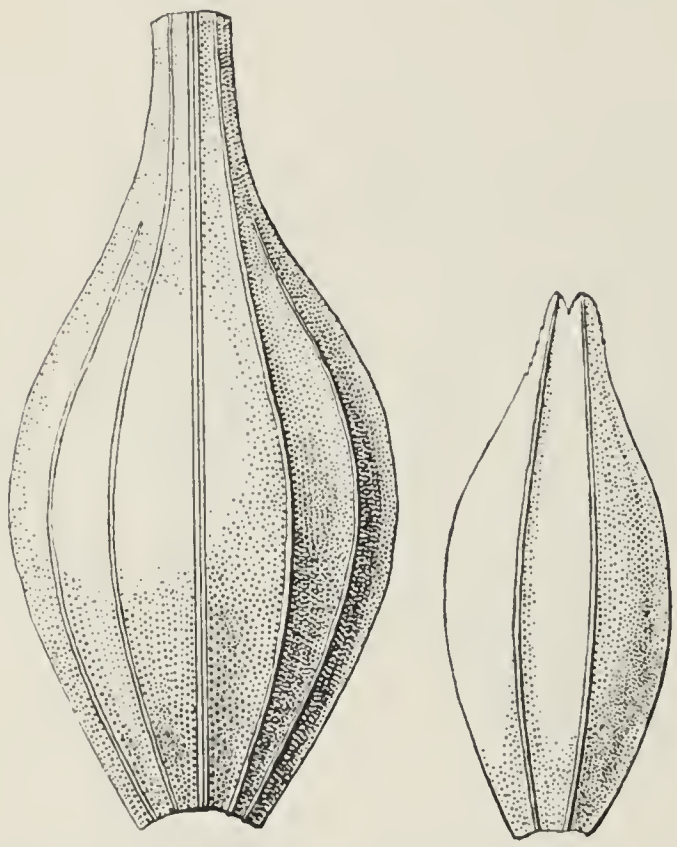


Fig. 6. Hüllspelzen von Hordeum distichum mit den am Grunde getrennten Leitbündeln; links geförderte Spelzenhälfte eines Hauptährchens, rechts die weniger entwickelte Spelzenhälfte.

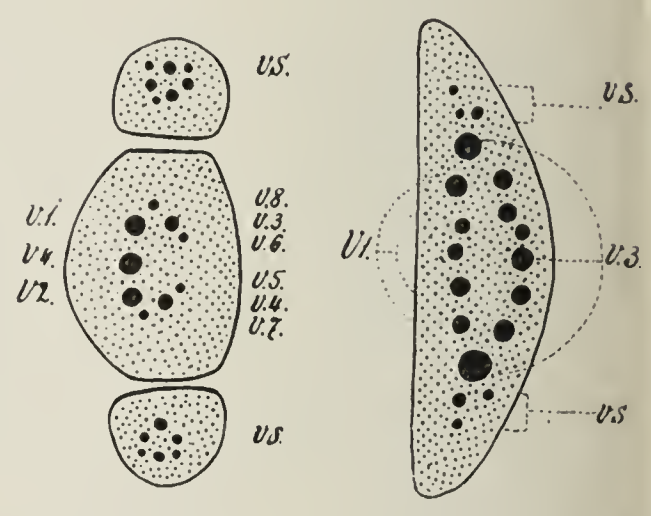


Fig. 7. Hordeum distichum. Gefäßbündelverlauf im Ährchenkomplex, tiefe Schnitte. *v 1—v 5* Spelzengefäßbündel der geförderten Glumahälfte; *v 6—v 7* Spelzenleitbündel der schwächeren Glumahälfte; *v 8* Leitbündel der Paleae; *vs* Leitbündel der Spelzen der Seitenährchen.

stellte die Theorie auf, daß die Hüllspelzen von Hordeum und Elymus basiläre gegenständige Seitenzweige der Ährenstiele sind, die aus einem unteren axilen Teil und einer ihm unvermittelt aufsitzenden rudimentären Deckspelze bestehen. Diese Theorie ist jedoch aus folgenden Gründen nicht haltbar: 1. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß die Hüllspelzen von Hordeum und Elymus entstehen als eine einheitliche, nach vorn vereinigte, beiderseits blattartige Abgliederung (Fig. 10). 2. Die anatomische Untersuchung ergibt für Hordeum distichum, daß die geförderte Spelzenhälfte der Haupt- sowie der Seitenährchen von fünf Leitbündeln bogenförmig durchzogen wird, wobei sich hier und da ein

Ast dem Mittelnerv, ein anderer dem Randnerv anlegt; die weniger entwickelte Spelzenhälfte wird von zwei Hauptnerven durchzogen (Textfig. 6). Diese Leitbündel vereinigen sich jedoch nicht innerhalb des blattartigen Teiles der Hüllspelze, sondern ziehen samt den Mittelnerven der Paleae zur Achse des Hauptährchens herab und sind auf dessen Querschnitt erkennbar (Textfig. 7). Auch bei den Seitenährchen kommen die entsprechenden Spelzenleitbündel in die Achse derselben herab, verschmelzen aber teilweise schon innerhalb der Seitenährchenachse, ein Bündel jedoch (Mittelnerv der stärker geförderten Spelzenhälfte) erreicht in allen Fällen die Infloreszenzhauptachse (Textfig. 7). Nach Durchlaufen der kurzen Ährchenachse biegen sich die Stränge schief einwärts gegen die Hauptachse. Es treten zwischen ihnen horizontale Stränge auf, wodurch Knotenstruktur entsteht. Von den Leitbündeln einer Ährchengruppe laufen fünf, sieben, acht oder neun durch den Knoten hindurch in die nächste Infloreszenachse hinab und endigen hier. 3. Bei Pariana (siehe unter 16) sitzen die beiden transversalen Glumae der männlichen Ährchen einem auf beiden Seiten geflügelten Stiele an; würden diese Flügel dem axilen Teil der Leerspelze entsprechen, so müßten sich in demselben die drei Spelzenleitbündel vereinigen: diese ziehen aber wie bei Hordeum getrennt die Achse der Seitenährchen herab (Textfig. 25). 4. Zwischen den Hüllspelzen findet sich kein als metamorphosiertes Vorblatt aufzufassendes Füllgewebe, sondern lediglich ein trockenhäutiges Gewebe ohne Leitbündel, das mit den beiden Spelzenhälften zusammenhängt und das Mittelstück ihrer beiden Primordien darstellt (Fig. 11 und Textfig. 8 und 9). 5. Blättchen, aus deren Achseln die Hüllspelzen als Sprosse hervorgehen könnten, wurden, weder entwicklungsgeschichtlich noch an entwickeltem lebenden Material wahrgenommen. 6. Die äußere Gestalt der Hüllspelzen ist diejenige von Blättern und nicht von Sprossen. 7. Eine einzige breitere Hüllspelze findet sich auch bei den Seitenährchen von Hordeum distichum var. abyssinicum und anderen Hordeaceen. 8. Bei Oropetium Thomaeum bleibt die untere äußere Gluma ziemlich lange ungeteilt (Fig. 21), außerdem ist hier auch die obere innere Gluma entwickelt. 9. Letzteres ist auch stets am Endährchen von Elymus und entwicklungsgeschichtlich an dem von Asprella nachweisbar.

Diese Gründe dürften genügen, um zu beweisen, daß die Hüllspelzen von Hordeum, Elymus, Asprella, Oropetium und Pariana die Hälften der unteren Gluma sind, während die obere abortiert ist. Die Gründe für dieses Abortieren sind wohl darin zu suchen, daß bei den Ährchen dieser Gattungen durch die starke Ausbildung der Infloreszenz-

achse, an der sie sitzen, die Entwicklung der oberen Gluma gehemmt bzw. ganz unterdrückt (vgl. das Diagramm von Asprella) (Textfig. 5) und der hinlängliche Schutz der Ährchen durch die gespaltene und stark entwickelte untere Gluma erreicht wird; bei dem freistehenden Endährchen dagegen, wo diese Faktoren fehlen, kommen beide Glumae normal zur Entwicklung. Daß bei Asprella die eine Gluma des Endährchens, bzw. die eine Glumahälfte der Seitenährchen stärker entwickelt ist, ist wohl auf Ernährungskorrelationen, wie sie durch den stark dorsiventralen Bau bedingt sind, zurückzuführen.

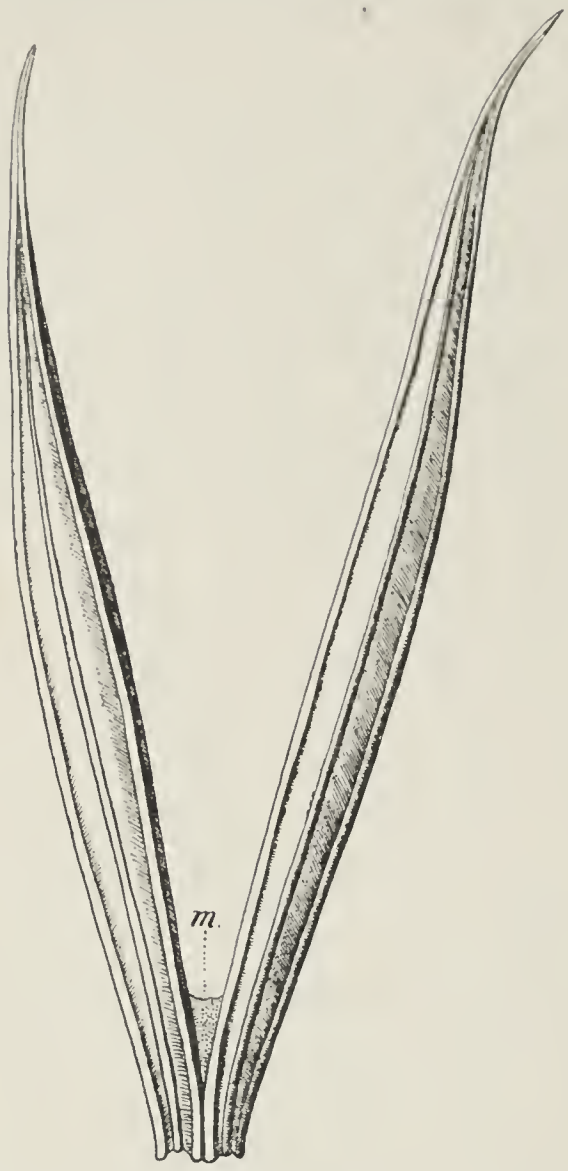


Fig. 8. Die sogen. Hüllspelzen von Elymus europaeus; *m* = häutig entwickeltes, parenchymatisches Mittelstück, Spelzenleitbündel getrennt.

An die pseudoterminalen Blüten der Hordeaceen seien einige andere Übergänge von seitlicher zu terminaler Blütenanlage angeschlossen und zwar zunächst ein Fall, bei dem das Achsenrudiment im Gegensatz zu den bisher angeführten Beispielen in der entwickelten Blüte nicht mehr vorhanden ist.

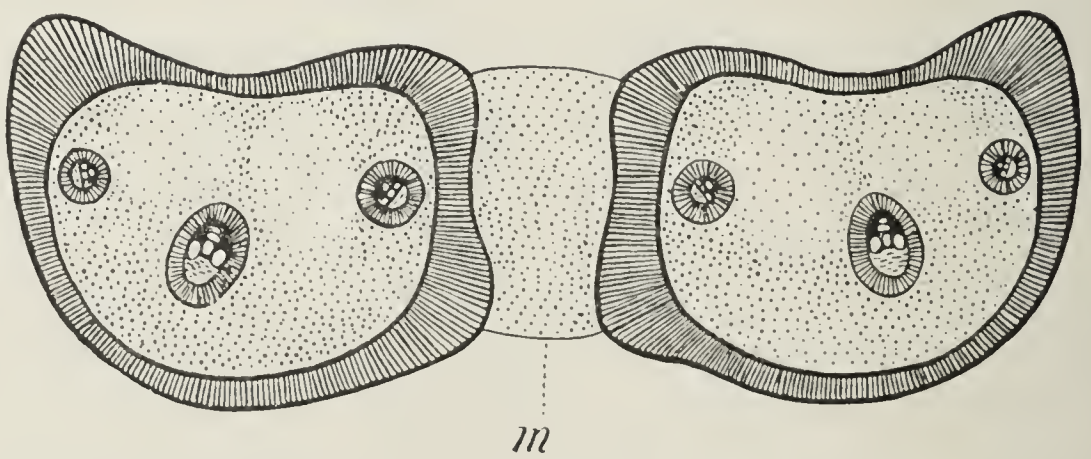


Fig. 9. Tief geführter Querschnitt der vorigen Figur; die drei Spelzengefäßbündel vollständig getrennt; *m* = parenchymatisches Mittelstück.

3. Phalaris canariensis.

Die Blüte ist hier gleich von Anfang an am Ende der Blütenachse inseriert. Trotzdem ist sie nach Goebel, der Phalaris arundinacea untersuchte, nicht wirklich endständig. „Es wird nämlich", sagt

Goebel, „zur Bildung der Blüte nicht die ganze Masse des Vegetationspunktes aufgebraucht, ein kleines, aber beim ersten Auftreten der Blütenachse nicht als gesondert erkennbares Stück des Vegetationspunktes bleibt übrig und ist dann später als Rudiment der Ährchenachsenspitze kenntlich.“ Ich habe darauf in zahlreichen Blüten, bei denen die Palea superior, die auch hier in zwei gegeneinander wachsenden Primordien auftritt, schon angelegt oder entwickelt, sowie Stamina und Fruchtknoten schon differenziert waren, nach dem Achsenrudiment gesucht, aber keines gefunden: es schien, als ob hier tatsächlich der ganze Vegetationspunkt zur Blütenbildung verbraucht würde. Die gewünschte Auskunft gaben einige jüngere Stadien, bei denen die Palea superior sehr frühzeitig aufgetreten, bzw. ihre Primordien verschmolzen waren, ohne daß der Vegetationskegel schon weitere Differenzierungen zeigte. Hier sah ich nun deutlich, daß zur Bildung der Palea superior nicht die ganze Breite des Vegetationspunktes verbraucht wird, sondern seitlich, der Palea inferior gegenüber ein kleines Stück des Vegetationspunktes gesondert bleibt (Fig. 54), das aber später nicht mehr als Rudiment sichtbar ist; es wächst dann offenbar nicht weiter und ist darum an späteren Entwicklungszuständen überhaupt nicht mehr kenntlich. An so jungen Stadien, wie Goebel eines auf Fig. 13, Tafel II abbildet, wo noch kein Primordium einer Palea superior zu erkennen ist, läßt sich eine Differenzierung am Vegetationspunkt auch anatomisch nicht nachweisen; man kann nicht sagen, was daraus wird. Damit haben wir in Phalaris einen weiteren Übergang zur terminalen Blütenstellung gefunden: nur einen kleinen Schritt weiter und die echte Terminalstellung wäre erreicht.

Ähnliches gilt auch für Ischaemum, von dem ich das nach meinem verehrten Lehrer benannte Ischaemum Goebelii aus Java, das im hiesigen Victoria regia-Haus kultiviert wird, untersuchen konnte und gleiches ließe sich von Coix, Andropogon und Milium anführen.

An Phalaris läßt sich das Verhalten der Paniceen anschließen. Ähnlich wie bei Phalaris wird bei den meisten Paniceen in der Achsel der Palea inferior ein scheinbares Achsenrudiment angelegt, das aber das Primordium einer unteren Blüte ist.

4. Setaria.

Bei dieser Paniceen-Gattung, von der ich S. italica und S. viridis untersuchte, ist namentlich die Frage nach dem Achsenende der oberen der beiden Blüten von Interesse. Dieses entsteht nach Goebel nahe der Achsenspitze, letztere bleibt jedoch auch später noch kenntlich,

wenngleich zur Seite gedrängt. Schumann widerspricht dieser Auffassung und sieht in dem von Goebel (Tafel I, Fig. 12) mit *Ax* bezeichneten Körper kein Achsenende, sondern das Primordium der zweiten Blüte, während der in Goebels Fig. 12 über diesem Höcker hervortretende Saum die Palea superior der ersten Blüte darstellen soll. Schumann folgert, daß nach seinen Erfahrungen ein wirkliches steriles Achsenende bei den Paniceen nicht vorhanden sei. Ich habe zur Klärung dieser Frage zahlreiches Material der genannten Setaria-Arten untersucht und gefunden, daß aus dem scheinbaren Achsenende der unteren Blüte (Fig. 34) eine verkümmerte männliche Blüte wird, die obere Blüte entwickelt sich scheinbar terminal, wobei der Fruchtknoten manchmal vorauseilt und allenfalls ein Achsenende vortäuschen könnte. Nun ist aber ein solches doch unleugbar vorhanden; ich habe nämlich unter den im Botanischen Garten kultivierten Setaria viridis-Pflanzen Exemplare gefunden, welche — die richtige Bestimmung kann ich verbürgen — tatsächlich in der oberen Blüte einen deutlichen Achsenhöcker hatten, der zu derselben Zeit sichtbar wird, wo die beiden Teilprimordien der Palea superior gegeneinander wachsen, um später zu einem einheitlichen Gebilde zu verschmelzen. Es ist dies ein interessanter Fall dafür, daß ein rudimentäres Organ nicht bloß innerhalb einer Gattung, sondern sogar innerhalb einer Art teils gänzlich verschwunden ist, teils noch auftritt. Aber auch in den Fällen, wo das Achsenende spurlos unterdrückt ist, weist das Unsymmetrischwerden des Vegetationskegels bei der Blütenentwicklung sowie die unsymmetrische Anlage der Blütenteile darauf hin, daß hier die Blütenanlage noch keine echt terminale ist, sondern wenigstens die latente Anlage eines Achsenendes vorhanden ist. Daß dieses Unsymmetrischwerden des Blütenvegetationspunktes weniger mit der überhaupt bei den Gräsern stark ausgesprochenen Dorsiventralität zusammenhängt, geht wohl daraus hervor, daß Setaria, wie Goebel nachwies, radiäre Infloreszenzen besitzt. Wie bei S. viridis fand ich teilweise einen zweifellosen Achsenhöcker auch bei S. italica. Wenn also Schumann auch in der Deutung der Goebelschen Figuren das Richtige traf, so entbehrt doch seine Angabe, daß die Paniceen überhaupt kein Achsenende besitzen, der allgemeinen Giltigkeit. Von weiteren Paniceen wurden hinsichtlich des Terminalendes der Blüten untersucht

5. Panicum, Paspalum, Pennisetum.

Bei Panicum sanguinale ist die eine Gluma bedeutend kürzer und wird von der anderen eingeschlossen. Meine Beobachtungen stimmen im übrigen mit denen von Payer über Panicum aduncum überein.

Was das zeitliche Erscheinen der Lodiculae (Fig. 40) betrifft, das Payer offen läßt, so treten diese hier auf, wenn die Teilprimordien der Palea superior verschmolzen und die beiden vorderen Stamina abgegliedert sind. Die Lodiculae treten hier im Vergleich mit Setaria und Pennisetum sehr frühe auf; dort kommt es erst zur Anlage der Lodiculae, wenn die Konnektivbildung der Staubblätter vor sich gegangen ist. Auch bei Panicum sind, wie Payer in ausgezeichneten Abbildungen darstellt, die Lodiculae bei ihrer Entstehung vollständig getrennt und verwachsen auch später nicht durch ein Mittelstück. Einen Achsenhöcker habe ich nie beobachtet, es zeigt sich aber bei der Entwicklung der Blüte ein Unsymmetrischwerden des Vegetationspunktes der Ährchenachse, was in Analogie mit Setaria auch hier die Anlage der Blüte als eine pseudoterminale erscheinen läßt.

Das gleiche gilt für die Gattung Paspalum, von der ich P. stoloniferum und P. distichum untersuchte (Fig. 37—39). Schumann glaubte hier zwar ein Achsenrudiment in der Gestalt eines breit dreiseitigen Höckerchens gefunden zu haben, allein was er als solches auf Tafel III, Fig. 30 abbildet, kann schon deshalb keines sein, weil es auf der Palea superior steht. Paspalum soll sich nach Schumann von Panicum dadurch unterscheiden, daß eine sterile Gluma fehlt; ich fand aber immer zwei Glumae, von denen die eine zwar etwas kleiner, aber immer noch größer, als bei Panicum ist und von der größeren Gluma eingeschlossen wird (Fig. 37). Die Palea superior entsteht wieder aus zwei gegeneinander wachsenden Stücken, das hintere Staubblatt eilt stark voraus; die Ährchen sind einblütig.

Mehr der Gattung Setaria nähert sich wieder Pennisetum, von dem ich P. verticillatum untersuchte. Auch bei dieser Art (Fig. 41), die durch ihre langen Borsten charakterisiert ist, ließ sich kein Achsenende nachweisen. Wie Goebel gezeigt hat, werden nur die Enden der Achsen II. Ordnung fertil, während sich aus ihren steril bleibenden Seitenzweigen die Borstenhülle bildet.

6. Zea mays.

Bei Zea erscheint, wie bei den Paniceen, nachdem die Palea inferior angelegt ist, in ihrer Achsel ein breit-halbkugeliger Körper, der wie ein Achsenende aussieht, jedoch, wie die weitere Entwicklung der Blüte bald zeigt, das Primordium der zweiten unteren Blüte darstellt (Fig. 28, 29). Da sonst beim Mais kein Achsenende nachweisbar ist, hat die erste Blüte scheinbar eine echt terminale Stellung. Aber der Umstand, daß, trotzdem auch hier die Infloreszenz radiär ist, der Vege-

tationskegel bei der Anlage der Blütenorgane mehr oder weniger stark unsymmetrisch wird, und die Analogie von Setaria weisen darauf hin, daß auch Zea mays keine echt terminalen Blüten besitzt. Was das weitere Schicksal des Primordiums der zweiten unteren Blüte anlangt, so wird aus ihr eine Blüte von ganz normaler Anlage, die nur etwas gedrückt wird durch die Entwicklung der über ihr stehenden ersten Blüte. Bemerkenswert ist das nach der Abgliederung der Palea inferior erfolgende Auftreten der Palea superior in zwei weit voneinander getrennten Primordien (Fig. 30—32), die gegeneinander wachsen, bis sie später, wenn die drei Stamina, der Fruchtknoten und die Lodiculae entwickelt sind, verschmelzen (Fig. 33). Die beiden vorderen Stamina erscheinen zuerst (Fig. 30), das dritte hintere Staubblatt verspätet (Fig. 31), erst nachdem schon die Lodiculae weit voneinander entfernt angelegt worden sind. Die Lodiculae nähern sich im Laufe des weiteren Wachstums, ja sie können sogar zusammenstoßen und bewirken dann eine Verschiebung des hinteren Staubblattes (Fig. 32), sind aber stets getrennt. Im fertigen Zustand sind sie gehöhlt (Fig. 33), muschelförmig und von mehreren schwachen Leitbündeln durchzogen.

Die Entwicklungsgeschichte von Zea wurde zwar schon von Wigand beschrieben, doch sind diesem bei seinen Untersuchungen der Maisblüte verschiedene Irrtümer unterlaufen. Was Wigand auf Tafel V Figur 22 als *p i* und *p s* bezeichnet, sind die beiden sterilen Glumae; der Höcker *b*, den Wigand für das hintere Glied eines zweiten Staminalkreises hielt, ist das Primordium der zweiten unteren Blüte, die mit *a* bezeichneten und gleichfalls als Staubblätter aufgefaßten Höcker das Primordium der Palea inferior und das vermeintliche Achsenende *t* ein Staubblatt. Einiger Korrekturen bedarf auch Wigand's Figur 24. Tafel V, wo der genannte Forscher in der Deutung der einzelnen Organe selbst nicht ganz sicher war. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß hier *p i* die Palea inferior, $v + y$ die verschmelzenden Teilprimordien der Palea superior und *q* das Primordium der unteren männlichen Blüte ist, während das mit *Z* bezeichnete und von Wigand als hinteres Staubblatt eines zweiten Kreises aufgefaßte Organ, wenn es überhaupt vorhanden war, nur die dritte vordere Lodicula sein kann, die hier ausnahmsweise entwickelt wäre; die beiden hinteren Lodiculae sind nämlich auf Wigand's Figur durch den breiten Karpellrand des Fruchtknotens ($c\,p + t$) verdeckt.

Die Entwicklung des Pistills von Zea mays ist im einzelnen von Wigand verfolgt und richtig abgebildet worden (Tafel V, Fig. 25—34). Der Querschnitt durch den Fruchtknoten (Textfig. 10) zeigt zwei deut-

lich ausgebildete, nach der Verwachsungsstelle hin konvergierende laterale Leitbündel, gelegentlich wieder zwischen beiden ein drittes rudimentäres dorsales, das der Insertion der hier sehr großen Samenanlage gegenüber liegt. Äußerst zahlreiche in breitem Halbkreis stehende Gefäße mit spiraliger Verdickung sind an der Insertionsstelle der Samenanlage entwickelt. Die beiden lateralen Leitbündel setzen sich in den lang fadenförmigen, nur an der Spitze gegabelten Griffel fort, wie schon Wigand anführt.

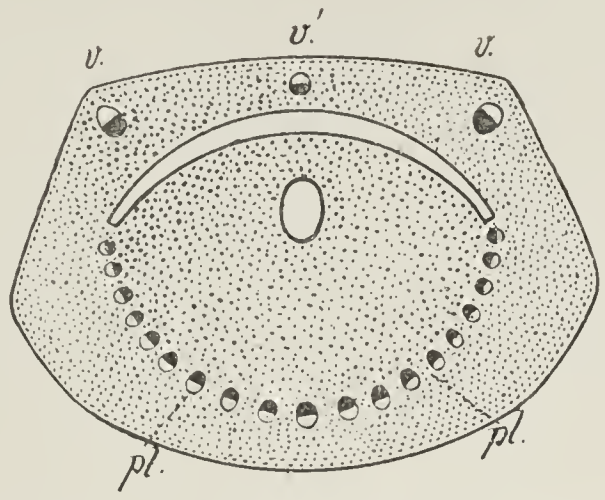


Fig. 10. Fruchtknotenquerschnitt von Zea mays; v = die beiden lateralen nach der Verwachsungsstelle des Fruchtknotens hin konvergierenden Leitbündel, v' = rudimentäres dorsales Leitbündel, pl = Placentarleitbündel im Halbkreis stehend.

7. Alopecurus.

An den walzenförmigen Blütenständen hat Schumann die von Goebel behauptete Dorsiventralität nicht wahrnehmen können. Nun ist allerdings hier die Dorsiventralität durch die dichte Stellung der Verzweigungssysteme ziemlich verdeckt, aber an den jüngeren Entwicklungsstadien, die ich an Alopecurus geniculatus untersuchte, ist die dorsiventral-zweizeilige Anlage nicht zu verkennen: es läßt sich deutlich eine geförderte Seite beobachten (Fig. 42, 43) und demnach ist auch Alopecurus nur scheinbar radiär. Von der Blüte ist hervorzuheben, daß keine Palea superior gebildet wird. An der Vegetationsachse erscheinen in normaler Distichie die beiden Glumae und die Palea inferior, dann folgen die der letzteren abgewendeten beiden vorderen Stamina, die im Wachstum gegenüber dem später auftretenden hinteren Staubblatt stark gefördert sind. Von einem Achsenhöcker ist in keinem Stadium etwas zu sehen. Ich habe Vegetationskegel in verschiedenen Stadien bis auf das Zellnetz durchsichtig gemacht, um zu ermitteln, ob sich nicht etwa als letztes Rudiment des Achsenhöckers eine Gruppe inaktiver Zellen gegenüber der Palea inferior erhalten hat; trotzdem dies nicht der Fall ist, kann ich die Blüte nicht als eine echt terminale bezeichnen. Denn deutlich läßt sich bei der Entwicklung ein Unsymmetrischwerden des Vegetationspunktes der Ährchenachse beobachten, und daß die Blüte nicht echt terminal ist, zeigt auch die Tatsache, daß das Gewebe von Anfang an seitlich ist. Als letzten Rest einer ursprünglich vorhandenen Palea superior, die nach Ascherson zuweilen

nur schwierig als kurzes lodiculaartiges Häutchen erkennbar ist, ist ein Höcker zu deuten, der an den jungen Stadien über dem zur Palea inferior werdenden Primordium auftritt und der Lage nach kein Achsenhöcker sein kann (Textfig. 11). Dieser Höcker entsteht durch perikline Teilungen des Dermatogens; der Umstand, daß sich hier das Dermatogen anders verhält als in den normalen Fällen, zeigt, daß es sich hier offenbar um eine aufgegebene Palea superior handelt, einen verlassenen Posten, indem sich auch das Gewebe abweichend verhält.

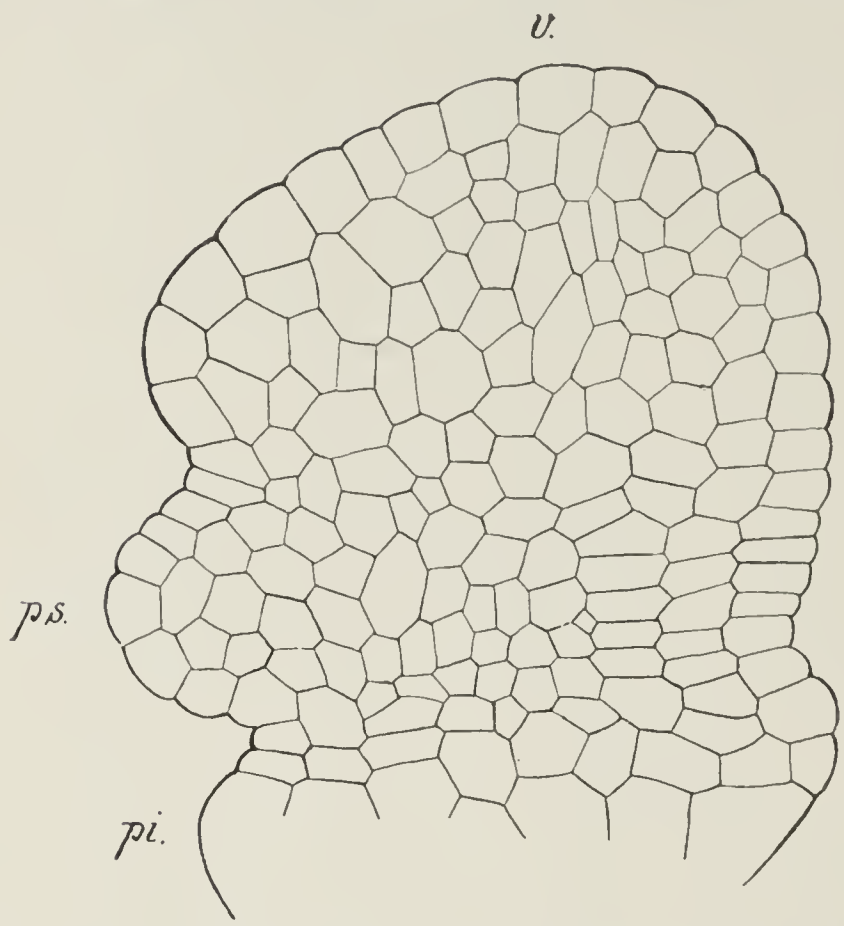


Fig. 11. Alopecurus geniculatus (die Glumae nicht gezeichnet). Unsymmetrischer Vegetationspunkt *v*; *ps* = Rudiment einer Palea superior, durch perikline Teilungen des Dermatogens entstehend.

Es sind jetzt solche Blüten zu betrachten, die meist nur zwei Staubblätter haben und zwar

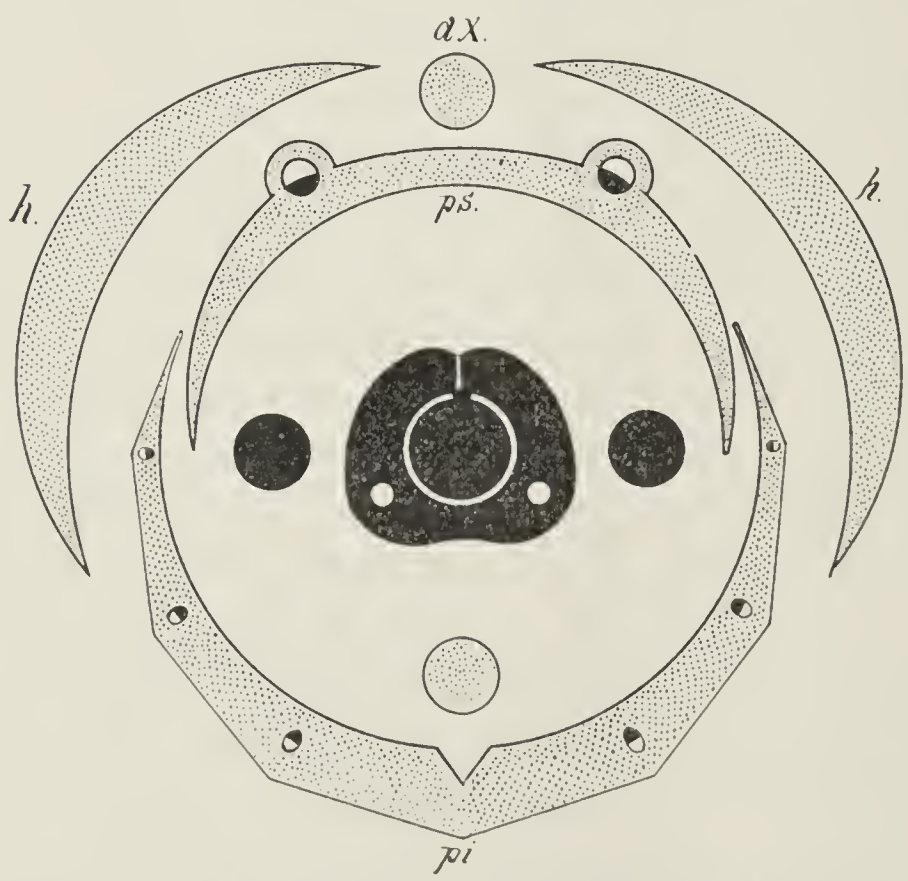


Fig. 12. Diagramm von Phippsia algida; *h* = Hüllspelzen; das dritte hintere (punktiert gezeichnete) Staubblatt abortiert zuweilen.

8. Phippsia und Coleanthus.

Die arktische Phippsia algida ist gegenüber dem nachher zu besprechenden Coleanthus charakterisiert durch das Vorkommen zweier mit den Paleae gekreuzter Glumae, die aber, wie die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte lehrt (Fig. 51, 52), wieder nichts anderes dar-

stellen als die Hälften einer einzigen, gespaltenen Gluma, während die zweite offenbar abortiert ist. Die Entstehung der Palea superior erfolgt auch hier aus zwei Primordien und nach ihrer Verschmelzung habe ich deutlich unterhalb ein kleines Höckerchen wahrgenommen, das nichts anderes als ein Achsenrudiment sein kann. Es konnte aber nicht an allen Blüten beobachtet werden, so daß hier ein analoger Fall vorliegt wie bei Setaria, wo das Achsenrudiment gelegentlich auftritt oder ganz verschwindet. Die Stellung der Staubblätter ist bei Phippsia, wenn deren, wie gewöhnlich, nur zwei vorhanden sind, die, daß sie in der normalen Stellung zu den Narben stehen, nicht gekreuzt; die Narben haben transversale Stellung zur Palea inferior. Dies wäre eine auffallende Stellung der Stamina, würde nicht die Entwicklungsgeschichte dartun, daß nicht selten auch das dritte hintere Staubblatt auftritt, das dann, wie üblich, zur Palea inferior orientiert ist, so daß alle drei Stamina die normale Lage einnehmen (Textfig. 12). Es braucht kaum betont zu werden, daß die Blüte von Phippsia dementsprechend als eine pseudoterminale zu betrachten ist. Die Anlage der Infloreszenz ist dorsiventral-zweizeilig und mehr oder weniger gestaucht.

Von Phippsia ergibt sich die Ableitung des Coleanthus eigentlich von selbst. Coleanthus ist eine monotypische Gattung, deren systematische Stellung zweifelhaft ist. Eigentlich ist aber Coleanthus subtilis nichts anderes als eine Phippsia algida, bei der auch die eine gespaltene Gluma abortiert ist. Demnach sind die beiden Hüllblätter, die bei Coleanthus mit den Staubblättern gekreuzt stehen, nicht als Glumae, sondern als Paleae aufzufassen und zwar das obere, das aus zwei Teilprimordien entsteht und später ausgerandet-zweispaltig erscheint, als Palea superior, das untere mehr zugespitzte als Palea inferior. Stamina erscheinen bei Coleanthus allerdings normal nur zwei, aber diese stehen, wenigstens an den jüngeren Stadien, nicht mit den Narben gekreuzt, sondern normal und erst in der fertigen Blüte tritt eine leichte Verschiebung ein, die dann eine schief transversale Stellung der Staubblätter zu den Narben bedingt. Übrigens fand schon Schumann gelegentlich das dritte hintere Staubblatt, das wir auch bei Phippsia nachweisen konnten, entwickelt und zwar in der normalen Lage des trimeren Typus, so daß hier von einer Dimerie der Blüte nicht die Rede sein kann. Von einem Achsenhöcker habe ich zu keiner Zeit eine Spur gefunden; er ist hier wohl ebenso abortiert wie die Gluma der Phippsia, aus deren Typus offenbar Coleanthus durch Reduktion entstanden ist. Das Abortieren bei Coleanthus — es bildet sich zuweilen sogar nur ein einziges der vorderen Staubblätter aus — hängt wohl

damit zusammen, daß die Blüten hier noch kleiner sind, als bei Phippsia und der ganze Blütenstand vor der Anthese in eine Blattscheide eingeschlossen ist. Durch die Analogie mit Phippsia gewinnt die Vermutung Goebels erheblich an Wahrscheinlichkeit, daß Coleanthus Annäherungen an die Hordeaceen zeige, zu denen ich auf Grund der Entwicklungsgeschichte Coleanthus und Phippsia stellen möchte. In Analogie mit letzteren rechne ich auch Coleanthus zu den Gräsern mit pseudoterminalen Blüten.

9. Maillea crypsoides.

Maillea crypsoides ist ein einjähriges Zwerggras, das nur auf einigen griechischen Inseln wächst und hinsichtlich seiner Verwandtschaft von den Systematikern mit Phleum und Phalaris verglichen wurde. Der Entdecker dieser Graminee, der Konteradmiral Dumont D'Urville nannte sie Phalaris crypsoides und auf Grund der Entwicklungsgeschichte muß ich ihm hierin insofern beistimmen, als diese in der Tat auffallend an Phalaris erinnert (Fig. 57). Die Zahl der Glumae ist dieselbe wie bei Phalaris, d. h. durch Verkümmerung zweier Seitenblüten vier. In der Achsel des dritten und vierten Hüllblattes findet sich gelegentlich je ein Höcker, offenbar das Rudiment einer verkümmerten Blütenanlage. Die Entstehung der Palea superior erfolgt hier, nicht wie dies bisher der Fall war, aus zwei getrennten Teilprimordien, sondern diese sind vom Anfang an miteinander verwachsen. Dementsprechend ist auch die Palea superior bei Maillea später nicht zweikielig. Bemerkenswert ist die Stellung der Stamina; sind deren, wie gewöhnlich, zwei vorhanden, so kreuzen sie sich mit den Narben, wobei das der Palea inferior gegenüberstehende manchmal verkümmern kann, ohne daß deshalb das gegenüberliegende Staubblatt seine Stellung verändert (Textfig. 13). Von einem dritten Stamen ist zu keiner Zeit etwas auch nur in der Anlage sichtbar; der auf Fig. 57 wahrnehmbare runde Körper *l* ist der Form und Stellung nach

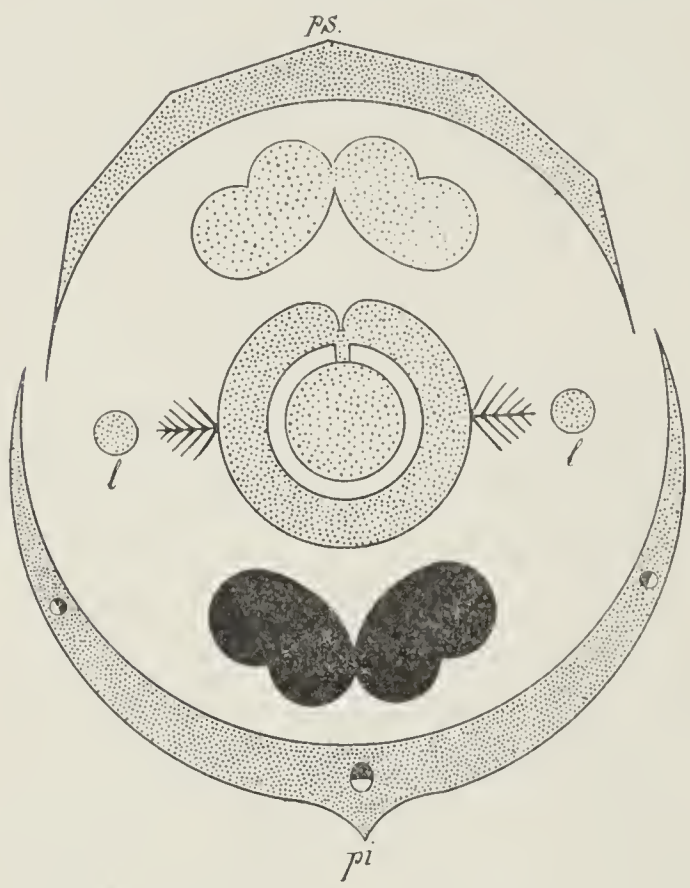


Fig. 13. Diagramm von Maillea crypsoides; *l* = Lodiculae, das eine (punktiert gezeichnete) Staubblatt abortiert zuweilen.

eine Lodicula, die ihr gegenüberliegende hintere Lodicula ist abortiert. Da auch niemals ein Achsenrudiment sichtbar ist, so liegt eine echte dimere Terminalblüte vor, die sich von Anthoxanthum, dem ich Maillea auch systematisch anschließen möchte, nur dadurch unterscheidet, daß Palea inferior und superior nicht auf der gleichen Achse, sondern normal stehen.

10. Anthoxanthum odoratum.

Bei Anthoxanthum finden sich alle Eigenschaften einer dimeren Terminalblüte. Die beiden mit den Narben schräg gekreuzten Stamina erscheinen stets simultan an dem vollständig symmetrischen Vegetationskegel. Die Lodiculae, von denen schon bei Maillea nur eine in der Anlage nachweisbar ist, sind hier spurlos unterdrückt. Die Palea superior entsteht, wie bei Maillea aus einem einzigen Primordium und ist dementsprechend gleichfalls später nicht zweikielig. Diese Analogie mit Maillea läßt keinen Zweifel darüber bestehen, daß das oberste Hüllblatt von Anthoxanthum tatsächlich als Palea superior aufzufassen ist, wenn hier auch die Palea inferior auf der gleichen Achse inseriert ist. Es handelt sich hier offenbar nur um eine weitere durch die echt terminale Stellung bedingte Verschiebung; denn wo ein Achsenrudiment entwickelt ist, können die beiden Paleae natürlich nicht auf derselben Achse stehen. Im Einzelnen ist die Entwicklung der terminalen Blüten von Goebel eingehend untersucht und von Schumann bestätigt worden, so daß es genügt, auf die Figuren, die diese Forscher gegeben haben, hinzuweisen (Goebel, Tafel III und IV Fig. 55—56; Schumann, Tafel IV Fig. 6—8).

An Anthoxanthum wurde von jeher von den Systematikern und Morphologen angeschlossen die Gattung

11. Hierochloa.

Hierochloa unterscheidet sich von Anthoxanthum bekanntlich dadurch, daß die beiden oberen Hüllblätter in ihren Achseln eine männliche Blüte tragen, während die Endblüte dimer und terminal sein soll. Goebel konnte bei spärlichem Material von Hierochloa borealis kein steriles Achsenende auffinden und sah infolgedessen kein Hindernis, die Endblüte von Hierochloa der von Anthoxanthum gleichwertig anzusehen. Auch Schumann fand in der Gipfelblüte von Hierochloa kein Achsenende. Es würde sich also bei Hierochloa die scheinbare Anomalie vorfinden, daß Seiten- und Gipfelblüten nach zwei verschiedenen Typen gebaut sind. Demgegenüber stehen die bestimmten

Angaben von Doell 1870 — er hatte 1868 die Blüten von Hierochloa gleichfalls für terminal erklärt — und von Eichler. Doell sagt l. c. pag. 60, er habe bei Hierochloa australis an der Basis des Rückens des fünften Hüllblattes ein deutliches Höckerchen beobachtet und bei einem zweiten Ährchen habe sich das Höckerchen zu einem kurzen Stielchen ausgebildet. Auch Eichler beobachtete das sterile Achsenende und schloß daraus, daß die für terminal gehaltene Zwitterblüte von Hierochloa nichts als die oberste Seitenblüte ist. Mir selbst stand zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Hierochloa australis zu Gebote. Die Infloreszenzen des schon im März blühenden Grases sind samt den Blüten bereits im November angelegt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun hier äußerst labile Verhältnisse, die bei geringem Material leicht zu Täuschungen führen könnten. Was zunächst die Seitenblüten anlangt, so zeigen diese den normalen Gramineen-Typus: sie haben drei Staubblätter, von denen gelegentlich eines der beiden vorderen verkümmert, wie auch sonst getrennt entstehende Lodiculae, die in der Regel etwas größer sind als in der Endblüte und sehr frühzeitig auftreten, ferner ein Achsenende in der normalen Stellung. Die größte Mannigfaltigkeit zeigen aber die Endblüten. Bei allen wurde ein Achsenende unzweifelhaft beobachtet, und zwar in den verschiedensten Abstufungen (Fig. 45 – 50): bald ist es nur ein kleines Höckerchen, bald eine kurze Achse wie bei Hordeum, bald lang stiftförmig, dabei bald höher hinaufgerückt, bald horizontal hinausgestreckt, ja es entwickelt sich an ihm nicht selten eine rudimentäre Blüte. Bemerkenswert ist ferner, daß auch trimere Endblüten vorkommen. Die Ausnahme, daß der Achsenhöcker bei Hierochloa gelegentlich ganz verschwindet, hat bei einem derartigen rudimentären Organ durchaus nichts Unwahrscheinliches, aber man wird Hierochloa aus der an und für sich so geringen Zahl der echten Terminalblüten streichen müssen.

Dimerie, Kontakt und Pseudoterminalität.

Der Fall von Hierochloa ist deshalb interessant, weil er durch die Analogie mit Anthoxanthum zeigt, daß die dimeren Terminalblüten als ursprünglich axilläre zu betrachten sind, bei denen der zweite Staminalkreis vollständig ablastiert ist. Die Dimerie entsteht durch Abort eines der vorderen Blätter des ersten Staminalkreises, wobei dann eine leichte Verschiebung eintritt, so daß die Stamina eine schräg transversale Stellung zu den Narben einnehmen. Ich kann daher Čelakovsky nicht beistimmen, wenn er auf Grund des von ihm aufgestellten freilich nicht allgemein gültigen Reduktionsgesetzes der Blüten bei der Ent-

stehung der Dimerie vollständigen Ablast des ersten Staminalkreises und Abort des vorderen Gliedes des zweiten Staminalkreises annimmt; das Verhalten von Hierochloa, wo an den dimeren Blüten gelegentlich das dritte hintere Staubblatt wieder auftritt, beweist das Gegenteil. Auch eine Ableitung des dimeren vom tetrameren Typus, etwa nach der Analogie von Majanthemum, wäre untunlich, denn die tetrameren Grasblüten sind von den hexameren Urtypus offenbar durch Ablast der beiden vorderen Staubblätter des ersten Staminalkreises entstanden. Wollte man die dimeren Blüten unmitelbar von den tetrameren ableiten, so käme man zu der ebenso künstlichen als uneinheitlichen Auffassung, daß von den beiden dimeren Stamina das eine dem ersten und das andere dem zweiten Staminalkreis angehört. Von der terminalen Dimerie sind natürlich zu unterscheiden die pseudoterminalen diandrischen Blüten von Phippsia und Coleanthus, die durch Abort des vorderen Staubblattes des ersten Staminalkreises zustande kommen und durch weitere Reduktion auch monomer werden können.

Schumann erklärte die terminale Dimerie als Wirkung mangelnden Druckes des Kontaktkörpers. Dieser Forscher vertrat nämlich unter dem Einfluß der mechanischen Blattstellungstheorie die Anschauung des Kontaktes, der nach seiner Meinung allein die Änderungen der Blüten erklären könne. Er erklärte daher die lateralen Blüten mechanisch bedingt durch Dorsalkontakt, die terminalen durch mangelnden Kontakt. Als Organ zur Hervorrufung dieses Kontaktes deutete Schumann das Achsenrudiment und nannte es dementsprechend Kontaktkörper. Diesen Kontakt denkt sich Schumann als einen dorsal auf die Mitte der Palea superior wirkenden und sieht darin die Ursachen aller jener Bedingungen, welche die Entstehung einer normalen Grasblüte mit drei Staubblättern zuwege bringen. Auch wo die Sichtbarkeit des Kontaktkörpers für die sinnliche Wahrnehmung ganz verschwunden ist, denkt sich Schumann die Einwirkung der Stelle, wo er erscheinen sollte, durch das Vorhandensein einer inaktiven Zellzone vor sich gehen, welche sich gegenüber der lebhaften Zellvermehrung in der Nachbarschaft erheblich bemerkbar machen muß. Als weitere Folgerung seiner Kontakttheorie zieht Schumann den Schluß, daß die Palea superior durch Dorsalkontakt des Achsenrudimentes um so tiefer eingeschnitten, als letzteres stark entwickelt sei. Diese Kontakttheorie ist indes aus folgenden Gründen nicht genügend gestützt: 1. Trotzdem bei Coleanthus weder ein Achsenhöcker, noch eine besondere nicht zur Blütenbildung verbrauchte Zellzone entwicklungsgeschichtlich nachweisbar ist, hat die Palea superior doch eine zweispaltige Ausgestaltung;

2. die Endblüte von Hierochloa ist bald trimer, bald dimer, teils mit einem stiftartigen Achsenhöcker versehen, teils nur mit einem äußerst kleinen Rudiment desselben — trotzdem ist die Palea superior stets ungeteilt; 3. das Achsenrudiment ist oft so minimal entwickelt, daß der Druck, den es gemäß seiner Lage auf die Rückenseite der Palea superior ausübt, eine ganz untergeordnete Rolle spielt und nicht die Anlage der ganzen Blüte bedingen kann; 4. in den Fällen, wo auch entwicklungsgeschichtlich kein Achsenhöcker mehr nachweisbar ist, ist auch keine inaktive Zellzone an seiner Stelle wirkend: trotzdem entwickeln sich diese Blüten trimer mit zweispaltiger Palea superior oder Verkümmerung derselben wie z. B. bei Alopecurus; auch die untere Blüte in dem zweiblütigen Ährchen von Zea und den Paniceen ist kein Kontaktkörper im Sinne Schumann's: diese untere Blüte wird nur etwas gedrückt durch die starke Entwicklung der oberen, nicht aber die letztere durch die untere „mechanisch" bedingt; 6. die lateralen Blüten sind durch reihenweise Übergänge mit den terminalen verbunden.

Was den letzteren Punkt anlangt, so haben wir folgende Typen der Grasblüte: I. Laterale Blüten: diese entsprechen dem ursprünglichen Typus; II. Pseudoterminale Blüten: 1. das Achsenrudiment ist an der fertigen Blüte als deutlicher Fortsatz noch sichtbar (z. B. Hordeum); 2. das Achsenrudiment ist nur mehr entwicklungsgeschichtlich nachweisbar (z. B. Streptochaeta); 3. ein eigentliches Achsenrudiment ist auch entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachweisbar, aber ein kleines, später nicht mehr als gesondert sichtbares Stück des Vegetationspunktes wird nicht zur Blütenbildung verbraucht (z. B. Phalaris); 4. in der Regel ist auch entwicklungsgeschichtlich kein Achsenrudiment mehr auffindbar, aber die latente Anlage hierzu noch vorhanden (Setaria); 5. in keinem Stadium ist irgend ein Achsenrudiment nachweisbar, aber der Blütenvegetationspunkt zeigt auch bei radiären Infloreszenzen ein Unsymmetrischwerden und ungleichmäßige Anlage der Organe (z. B. Paniceae, Zea, Alopecurus). III. Terminale Blüten: der ganze Vegetationspunkt wird restlos zur Blütenbildung verbraucht, Anlage vollständig symmetrisch, Palea superior niemals gespalten, aus einem gemeinsamen Primordium hervorgehend (Maillea, Anthoxanthum).

Daraus ergibt sich ferner: 1. die von Schumann behauptete Beziehung zwischen Kontaktkörper bzw. Achsenrudiment und der Zweispaltigkeit der Palea superior besteht nicht regelmäßig (vgl. Coleanthus, Hierochloa); 2. pseudoterminale Blüten können eine gespaltene (Hordeaceen usw.) oder eine einfache Palea superior haben (Hierochloa); terminale Blüten haben eine ungespaltene aus einem einheitlichen Primordium

hervorgehende Palea superior; 4. der Achsenhöcker ist ein funktionslos gewordenes rudimentäres Organ; ausnahmsweise entwickelt sich an ihm eine Blüte.

Es ist nun noch der Typus von Gramineen zu besprechen, bei denen sechs Stamina ausgebildet werden, wie dies beim Reis der Fall ist.

12. Oryza sativa.

Die Entwicklungsgeschichte stimmt im wesentlichen mit den Angaben von Wigand (Tafel VI, Fig. 35—38) überein. Das Diagramm hat Eichler in den Blütendiagrammen mitgeteilt (Fig. 61). Wenn hier sechs Blätter vor den Staubblättern gezeichnet sind, so bedarf dies nicht, wie Schumann meint, einer Korrektur, denn jene von Eichler als 1 und 2 bezeichneten kleinen Hüllblätter sind tatsächlich unterhalb der beiden normalen Glumae an den jüngeren Stadien als zwei Blättchen vorhanden und als verkümmerte Hüllspelzen aufzufassen. Von einem Achsenende, das Eichler theoretisch annahm, habe ich gleich Schumann nichts wahrnehmen können. Wenn dagegen Schumann behauptet, daß von den sechs Stamina, die des zweiten Kreises zuerst angelegt werden, so ist dies nach seiner Zeichnung Tafel V, Fig. 3 zwar nicht zu bezweifeln, aber sicher nur ein abnormer Fall, wie mir auch daraus hervorzugehen scheint, daß die Stamina des nach Schumann später erscheinenden ersten Kreises anfangs kleiner sein sollen, namentlich ist das hintere Staubblatt des genannten Staminalkreises

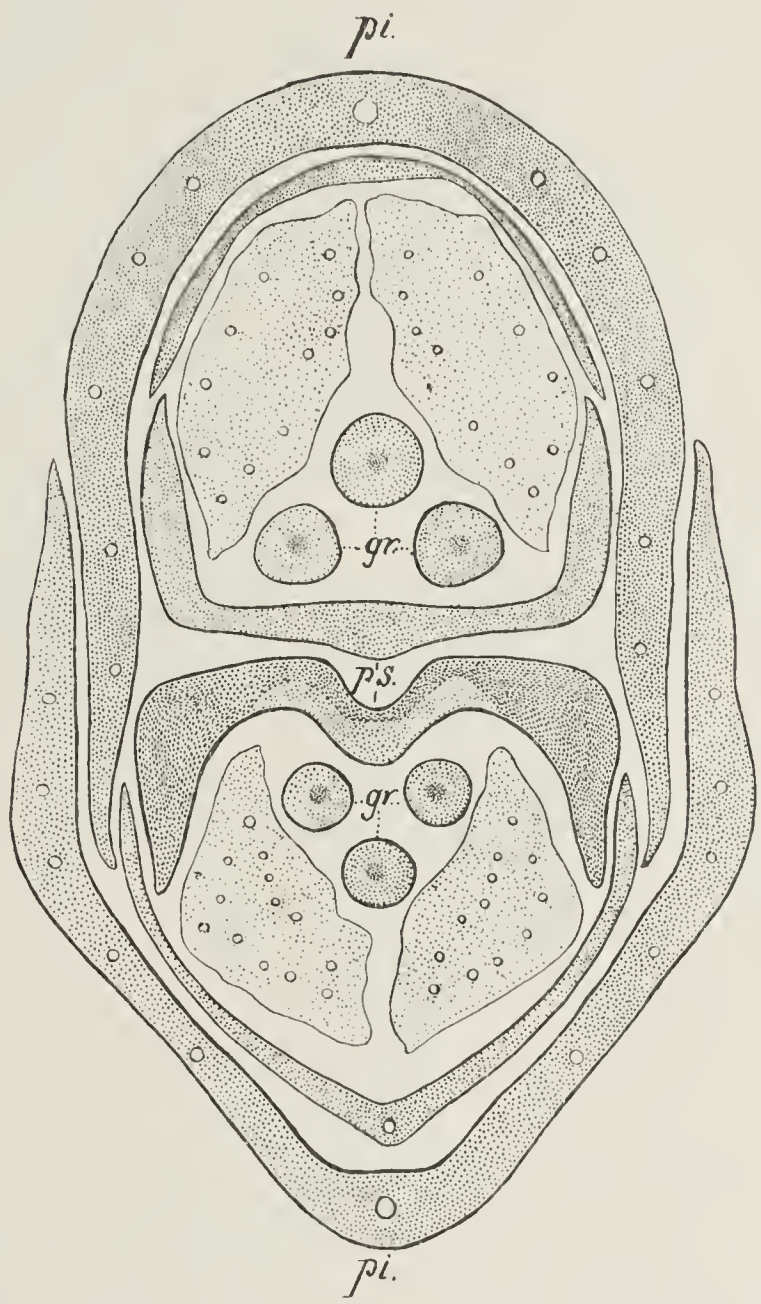


Fig. 14. Hoch geführter Querschnitt durch ein zweiblütiges Ährchen von Oryza sativa; *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior, *gr* = Äste des dreigriffeligen Fruchtknotens, Lodiculae stark entwickelt.

nach Schumann Tafel VI, Fig. 5 auffallend klein. Ich fand stets gleich Wigand (vgl. dessen Fig. 36, Tafel V), daß die Staubblätter des ersten Kreises primär entstehen, wobei die beiden vorderen etwas vor-

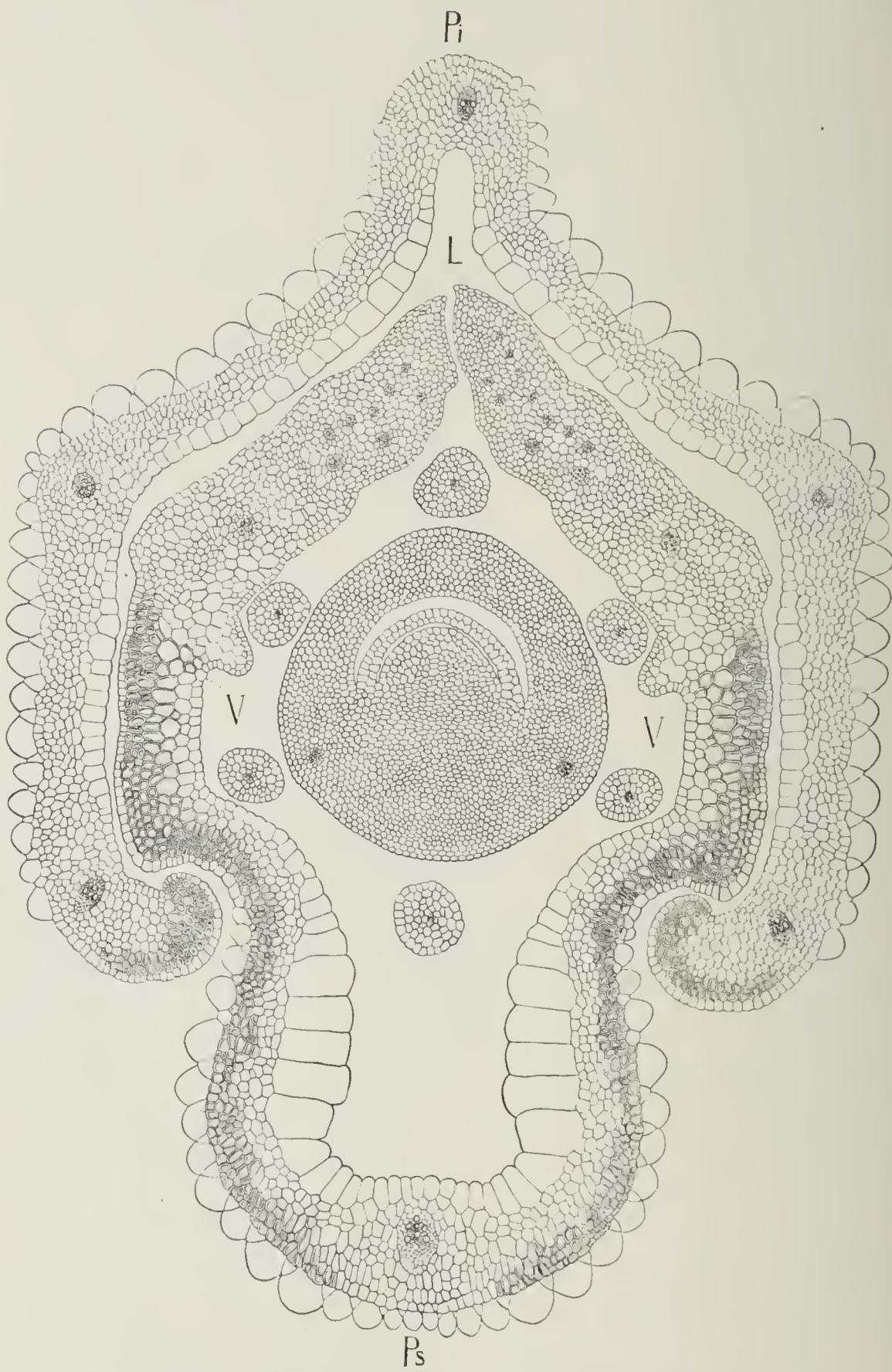


Fig. 15. Tiefer geführter Querschnitt durch ein einblütiges Ährchen von Oryza sativa: Lodiculae *L* und Palea superior *Ps* miteinander verwachsen; *V* = Verwachsungsstelle, *Pi* = Palea inferior; den 2 Griffeln entsprechend im Fruchtknoten 2 Leitbündel.

auseilen; die sekundär auftretenden Stamina des zweiten Kreises sind zwar anfangs etwas kleiner als die äußeren, doch nicht so erheblich als dies bei der von Schumann gezeichneten, offenbar abnormen Blüte der Fall

ist. Nach Schumann's Zeichnung würden auch die Stamina des zweiten Kreises tiefer stehen, was normal gleichfalls nicht vorkommt. Auf welche Abwege Schumann durch konsequentes Verfolgen seiner Vorstellung kam, zeigt seine Deutung der übrigen Blütenteile; er kehrte nämlich das Eichler'sche Diagramm um und hielt die Palea inferior für eine Gluma, die Palea superior für eine Palea inferior, die Palea superior denkt er sich wie bei Alopecurus abortiert, eine Auffassung, deren Unrichtigkeit schon daraus erhellt, daß die Palea inferior eine Borste hat. Trotzdem kein Achsenhöcker, auch anatomisch nicht nachweisbar ist, rechne ich auch den Reis zu den Gräsern mit pseudoterminalen Blüten, zu denen ihn das unsymmetrische Auftreten der Organe an der Vegetationsachse weist, wie es besonders in den von Schumann abgebildeten, aber freilich falsch gedeuteten Fällen deutlich in die Erscheinung tritt; für die pseudoterminale Anlage spricht auch die zweikielige Beschaffenheit der Palea superior. Wie Schumann hat sich aber auch Wigand durch eine bei Oryza nicht gerade seltene Anomalie zu einem Irrtum verleiten lassen, indem er die Lodiculae (Textfig. 14) als stipulare Anhängsel der Palea superior erklärte und auch so auf Fig. 40 seiner Tafel V darstellte. Das ist natürlich nicht zutreffend. Auch beim Reis entstehen die Lodiculae stets getrennt, aber ziemlich spät, werden dann auffallend groß und sind von zwei Reihen starker Leitbündel durchzogen; der Form nach sind die Lodiculae etwas ausgehöhlt, jedoch nicht so stark wie beim Mais. Nun kommt es aber tatsächlich vor, daß die Lodiculae mit der Palea superior vollständig verwachsen, wie ich in mehreren Fällen deutlich beobachtete (Textfig. 15).

Interessante Verhältnisse bietet auch das Pistill. Der Reis hat nämlich gewöhnlich nicht zwei Griffel, sondern man findet fast immer hinter den beiden Griffeln ein kurzes, mit einem rudimentären Leitbündel versehenes Spitzchen, welches Schenck auch von Brizopyrum Siculum, Phragmites, Calamagrostis, Aira, und Lamarckia beschrieb und für Analoga zu den bei verwachsenen Scheidenrändern gegenüber der Blattmitte vorkommenden grannenförmigen Fortsätzen hielt, eine Deutung, deren Unwahrscheinlichkeit sofort einleuchtet, wenn man bedenkt, daß dieses Spitzchen beim Reis nicht allzuselten ein dritter hinterer Griffel wird, wie er bei den meisten Bambuseen stets vorhanden ist, daß ferner das Leitbündel dieses Spitzchens dieselbe Lage hat, wie das von mir in vielen zweigriffeligen Fruchtknoten beobachtete dritte rudimentäre dorsale Bündel gegenüber der Insertion der Samenanlage und daß auch bei zweigriffeligen Gräsern oft eine Reduktion des einen Griffels auf ein derartiges Spitzchen erfolgt, wie

ich solches z. B. bei Cynosurus echinatus beobachtete (Textfig. 16). Andererseits kommt es beim Reis vor, daß einer der beiden vorderen Griffel auf ein Spitzchen reduziert, der dritte hintere dagegen entwickelt ist (Textfig. 17). Der dreigriffelige Reis stellt übrigens keine besondere Rasse dar, sondern man findet an ein und derselben Pflanze die verschiedensten Variationen der Griffelausbildung.

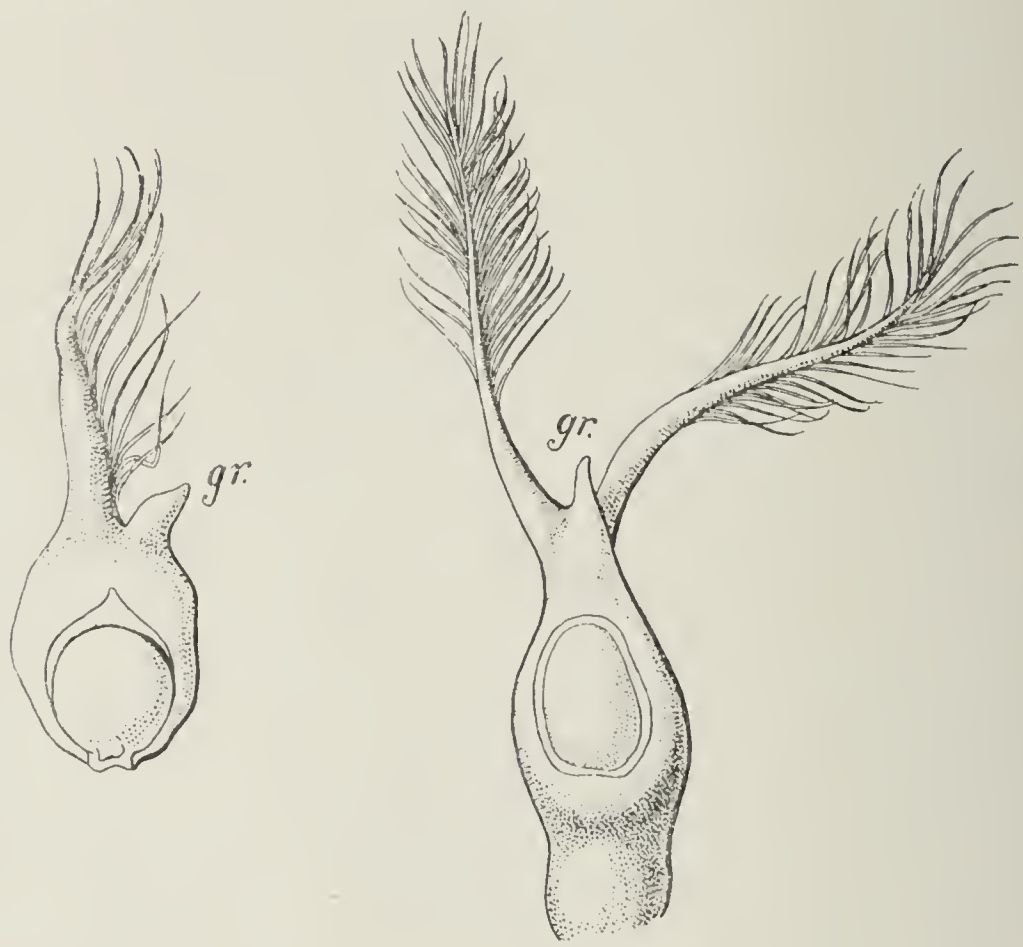


Fig. 16. Fig. 17.

Fig. 16. Cynosurus echinatus; der eine Griffel auf ein Spitzchen *gr* reduziert.

Fig. 17. Pistill von Oryza sativa; der eine der beiden vorderen Griffel auf ein Spitzchen *gr* reduziert.

Von weiteren hexandrischen Gräsern wollen wir einige Formen aus der Unterfamilie der Bambusoideae besprechen und zwar

13. Arundinaria und Schizostachyum.

Arundinaria, von der ich die in unseren Gärten häufige Arundinaria Simonii untersuchte, möchte ich hier deshalb anführen, weil Eichler das Diagramm (Fig. 58 b) mitgeteilt hat. Das von Eichler gegebene Diagramm stellt eigentlich keine echte Bambusa, sondern das einer Arundinaria dar, die ja früher auch teilweise zu Bambusa gestellt wurde. Die Gruppe Euarundinaria ist dadurch charakterisiert, daß sie nicht, wie die übrigen Bambuseen sechs, sondern nur drei Staubblätter hat. Das Eichlersche Diagramm bedarf insofern einer Richtigstellung, als hier neben den Lodiculae, die bei den Bambuseen bekanntlich in

Dreizahl auftreten, nebenblattartige Anhängsel der Palea superior angegeben werden. Diese Stipularlodiculae, wie sie Eichler nennt, sind in Wirklichkeit nicht vorhanden, die Palea superior entsteht hier, wie bei den übrigen Gräsern aus zwei Primordien und ist vollständig frei. Besonders stark ist bei Arundinaria das Achsenende entwickelt, das auftritt, wenn die zwei Teilprimordien der Palea superior gegeneinander zu wachsen beginnen. Nach der Verschmelzung der Palea superior und der Ausgliederung des Staminalkreises entstehen auch die drei blattartigen Lodiculae, wobei die beiden hinteren im Wachstum voraus eilen; die vordere Lodicula ist dementsprechend auch im fertigen Zustand etwas schmäler. Sämtliche Lodiculae sind mit einer Reihe zahlreicher, wohl ausgebildeter Leitbündel versehen. Der Fruchtknoten zeigt den drei Narben entsprechend zwei laterale und ein dorsales Leitbündel (Textfig. 18).

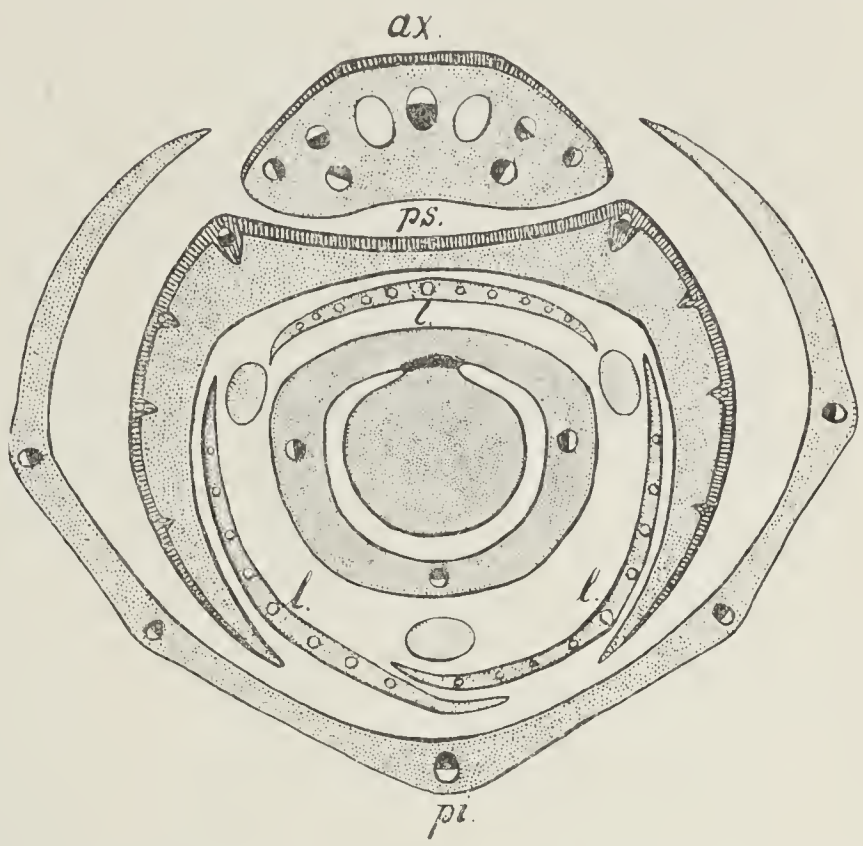


Fig. 18. Arundinaria Simonii; Querschnitt, drei Lodiculae und drei Leitbündel im Fruchtknoten.

Den echten Bambusoiden-Typus mit sechs Stamina zeigt ein Querschnitt durch Schizostachyum elegantissimum. Hier folgen auf die zwei Glumenpaare die Paleae und dann drei Lodiculae, die zu den größten gehören, die wir kennen. Sie sind von fünf bis acht starken Leitbündeln durchzogen, die sich unter der Mitte der Lodicula auch teilen, von breit dreieckiger Gestalt, vorn akuminat und mit zahlreichen langen, steifen, einzelligen Haaren besetzt (Textfig. 19); die dritte vordere Lodicula ist wieder etwas schmäler. Das Mesophyll der Lodiculae besteht aus parenchymatischen, langgestreckten und dünnwandigen Zellen, die Epidermiszellen sind ebenso, nur etwas schmäler. Ein Achsenende konnte ich an den Blüten nicht finden, ob in den jüngeren Stadien ein solches vorhanden ist, vermag ich nicht anzugeben, da das Material zu entwicklungsgeschichtlichen Studien keine Gelegenheit bot. Bemerkenswert ist jedoch die einkielige Palea superior, die wahrscheinlich wie bei Anthoxanthum aus einem einheitlichen Primordium hervorgeht und die Möglichkeit einer Terminalblüte nahelegt. An dem Fruchtknoten be-

finden sich drei getrennte Griffel und dementsprechend auf dem Querschnitt wieder die drei dazugehörigen Leitbündel (Textfig. 20 und 21).

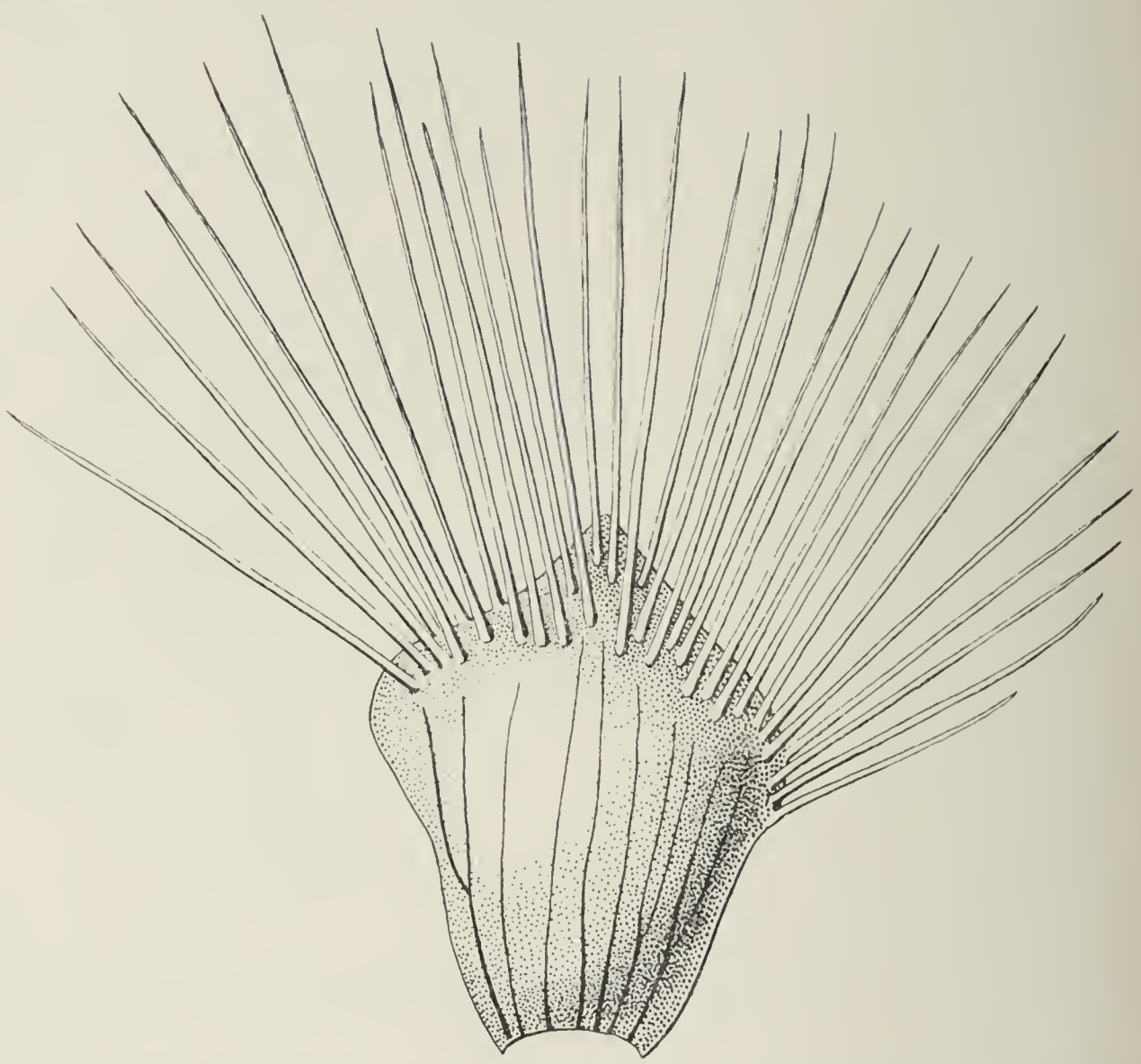


Fig. 19. Eine der beiden hinteren Lodiculae von Schizostachyum elegantissimum mit den Leitbündeln, stark vergrößert.

Von tetrameren Grasblüten stand mir leider fast gar kein Material zu Gebote; es sei hier nur ein Fall im Zusammenhange betrachtet, nämlich die brasilianische Anomochloa.

14. Anomochloa marantoidea.

Von dieser seltenen Gramineе, die in den wenigsten Sammlungen vertreten ist, erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit Eduard Hackels ein Ährchen, von dem sukzessive Mikrotomschnitte hergestellt wurden. Die Ährchen sind bei Anomochloa in die Achsel einer Spatha eingeschlossen. Nach Brongniart, dem Autor der Pflanze, fehlen die Glumae, die beiden Paleae schließen eine terminale Blüte ein. Lodiculae sind nicht vorhanden, dagegen im Inneren um die vier voneinander gleich weit abstehenden Stamina ein ziemlich weiter, am Grunde durch eine dünne Membran verwachsener und oben in zahlreiche dichte Haare zerteilter Ring; der Griffel ist lang fadenförmig und ungeteilt. Doell erhielt ein Exemplar aus dem Pariser Garten, wo die Pflanze aus Samen,

die Morel aus der Provinz Bahia gesandt hatte, kultiviert wurde, und bestätigte die terminale Stellung der Blüten. Die Querschnitte (Textfig. 22), die ich durch die Blüte nach Abtrennung der Spatha machte, zeigten mir nun ein etwas anderes Bild, als es Brongniarts Diagramm wiedergibt. Den vier Staubgefäßen, bezüglich deren Stellung ich auf die An-

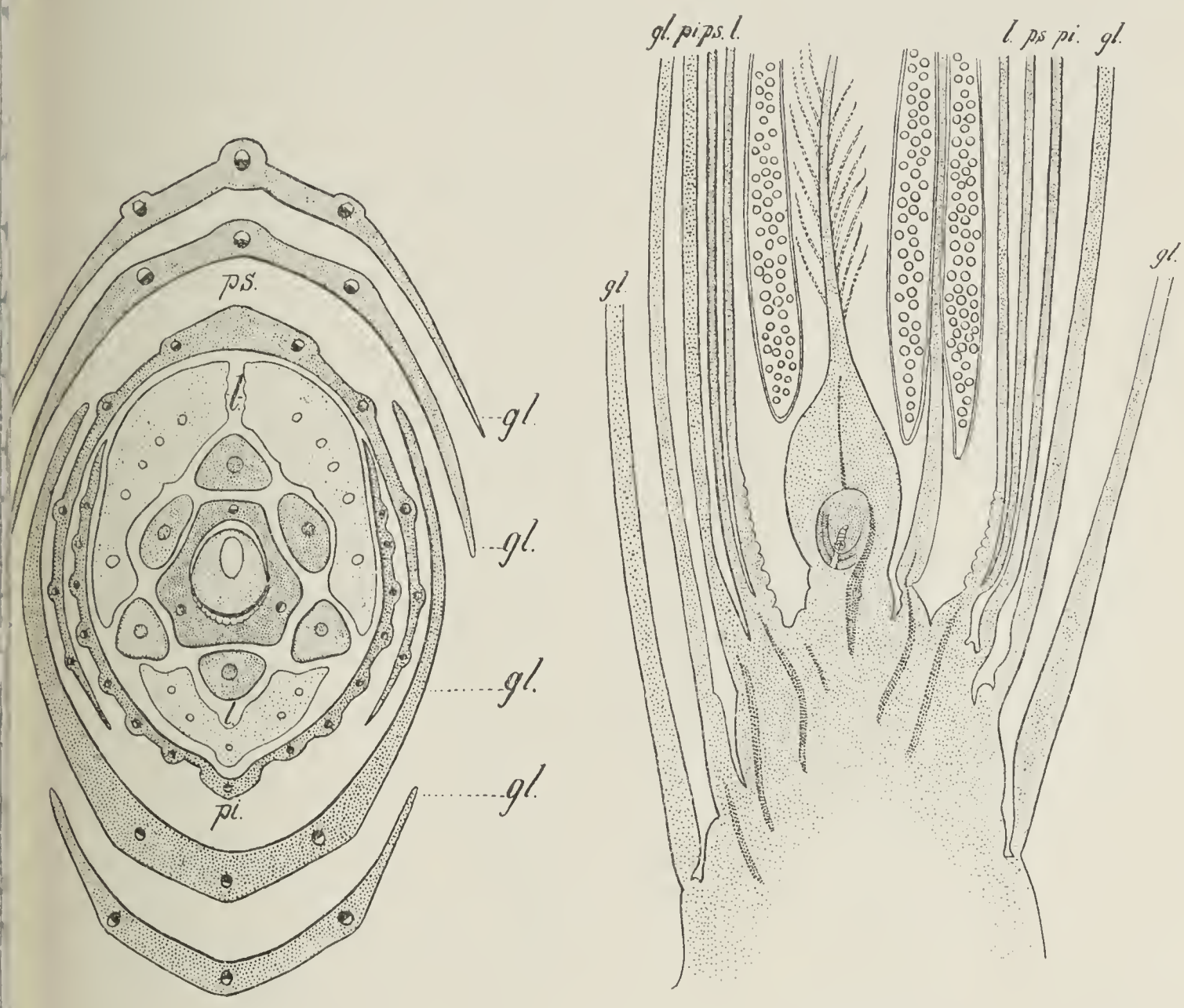


Fig. 20. Fig. 21.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Ährchen von Schizostachyum elegantissimum; *gl* = Glumae, *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior, *l* = Lodiculae; Fruchtknoten mit drei Leitbündeln.

Fig. 21. Längsschnitt durch ein Ährchen von Schizostachyum elegantissimum; Samenanlage normal.

gaben Brongniarts angewiesen bin, gehen zwei Blätter voraus, die aber nicht, wie Brongniart will, als Palea inferior und Palea superior gedeutet werden können, da beide nicht miteinander alternieren, sondern hintereinander liegen. Auch in der Struktur dieser Hüllblätter finden sich Anhaltspunkte für ihre Deutung. Das obere dieser Hüllblätter weist nämlich einen charakteristischen Bau auf. Die beiden Ränder greifen übereinander und zwar derart, daß der übergreifende Rand krumm-

stabförmig gebogen ist, der untere dagegen amboßförmige Gestalt hat, wodurch, da beide Ränder aus stark verdickten Zellen bestehen und fest aufeinander liegen, ein eigenartig verzahnter Verschluß zustande kommt (Textfig. 23), der sein Analogon — nur in schwächerem Grade — in der Palea inferior von Oryza findet, wo wir in dem einblütigen Ährchen gleichfalls die beiden Ränder krummstabförmig gebogen sehen. Ich halte demnach das obere Hüllblatt für eine zweifellose Palea inferior, das untere aber, das ja weder eine Borste noch Granne hat, für eine innere Gluma, während die entsprechende äußere abortiert ist, offenbar im Zusammenhange damit, daß ja hier die große einhüllende Spatha den Schutz der Blüte übernommen hat. Dafür, daß mit dem Überflüssigwerden eines Organs eine Verkümmerung desselben eintritt, liefert Anomochloa noch einen weiteren Beleg in dem Fehlen der Lodiculae, die ja hier vollständig zwecklos wären. Der Haarring vor den Stamina ist demnach kaum etwas anderes, als das äußere Perigon, das wir sonst nirgends mehr in dieser Form einer verwachsenen Blütenhülle bei den Gräsern antreffen; für diese Deutung würde auch eine gewisse Analogie mit dem nachher anzuführenden Lygeum sprechen, doch läßt sich ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nichts Bestimmtes sagen und es wäre auch möglich, daß dieser pappusähnliche Haarring eine der Fruchtverbreitung angepaßte Neubildung darstellt. Der Fruchtknoten zeigt auf dem Querschnitt drei starke Leitbündel von derselben Stellung wie bei Bambus, die Samenanlage ist normal. Von jenen drei Leitbündeln gehen die beiden lateralen in den fadenförmigen ungespaltenen Griffel, der auch hier wie bei Zea, Nardus und Lygeum aus zwei Teilen verwachsen ist.

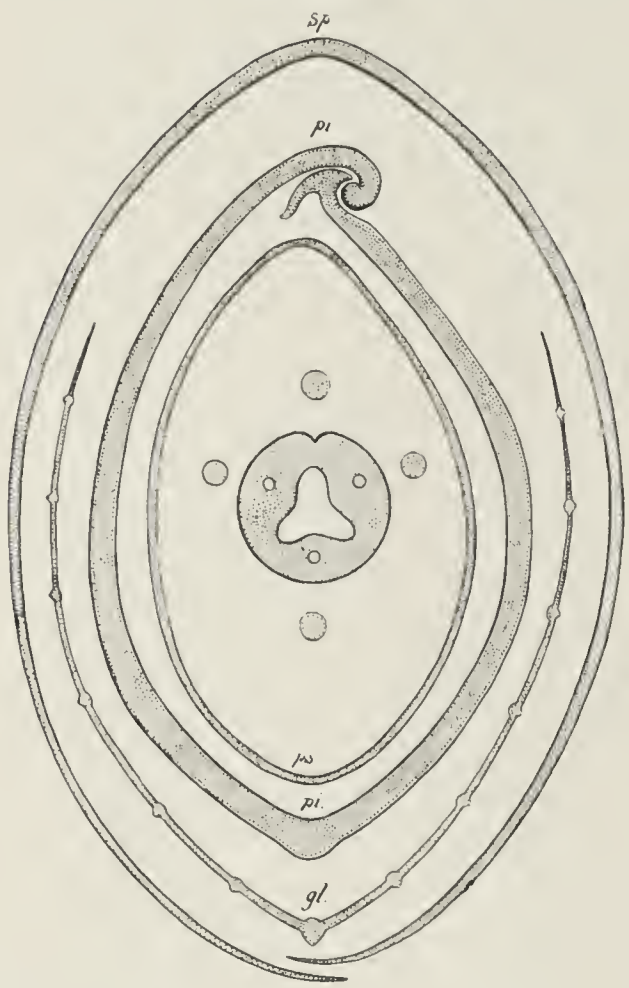


Fig. 22. Mikrotomschnitt durch ein Ährchen von Anomochloa marantoidea; *sp* = Spatha, *pi* = Palea inferior, *ps* = verwachsene Palea superior.

15. Lygeum spartum.

Lygeum erinnert in mehrfacher Beziehung an Anomochloa. Wie bei dieser sind die Ährchen eingeschlossen in eine große derbe Spatha.

die Palea superior ist mit dichten langen Haaren bedeckt und gleicht bei äußerlicher Betrachtung etwa einer größeren Lodicula, der Griffel ist einfach und fadenförmig, auf dem Querschnitt wieder drei Leitbündel zeigend. Staubblätter sind aber nur drei vorhanden, wobei die beiden vorderen stark nach rückwärts verschoben sind, was hier damit in Zusammenhang zu bringen ist, daß bei Lygeum zwei Ährchen innerhalb der gemeinsamen Spatha und auch die Paleae inferiores mit breitem Rande verwachsen sind (Textfig. 24).

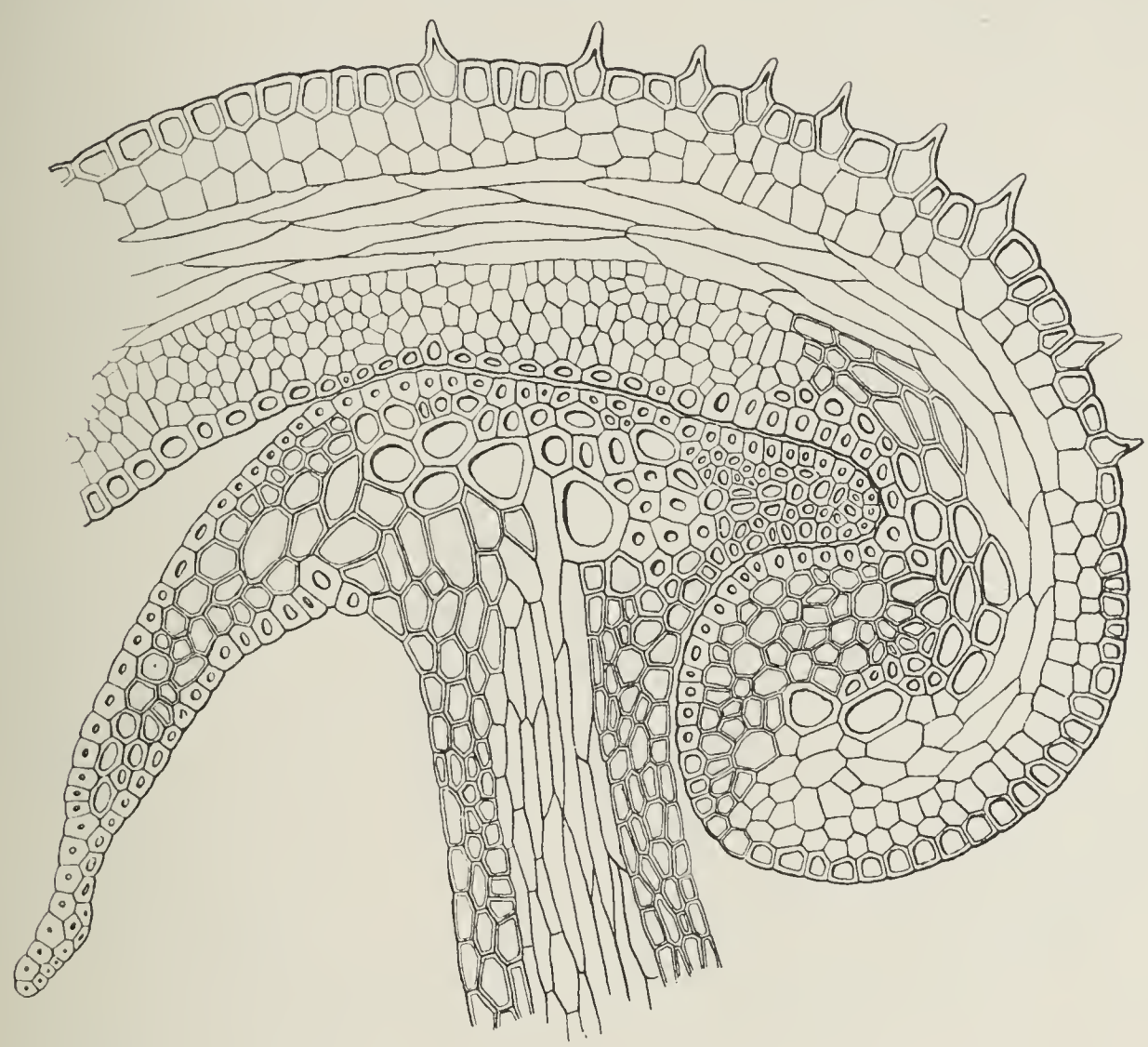


Fig. 23. Eigenartiger verzahnter Verschluß der Palea inferior bei Anomochloa marantoidea.

Es sind noch einige Beispiele von solchen Gräsern zu besprechen, die eine größere Zahl von Staubblättern, nämlich zwölf und mehr entwickeln, weil man in diesem Verhalten einen Beweis zu erblicken geglaubt hat, daß man bei den Gramineen mit einem gemeinsamen Grundplandiagramm nicht auskommen könne.

16. Pariana.

Pariana ist, wie wir längst wissen, ein monözisches Gras, das in einem Wirtel sechs Ährchen enthält; das mittlere ist weiblich und wird von den fünf männlichen umgeben (Textfig. 25). Die transversalen

Hüllspelzen derselben wurden schon bei Hordeum besprochen. Die männlichen Blüten (Textfig. 26 u. 27) sollen nach Angabe der Floren 10—40 Staubblätter haben, doch ist bei den höheren Zahlen nicht bekannt, ob sich nicht mehrere dieser Stamina, vielleicht je drei, am Grunde vereinigen. Bei dem mir vorliegenden Material wurden 12 bis 13 Staubblätter beobachtet und da Goebel, der zuerst Pariana genauer morphologisch untersuchte, fand, daß in der weiblichen Blüte sechs Staubblattrudimente auftreten, so sind auch die 12 bzw. noch zahlreicheren Stamina von Pariana auf die beiden normalen Staubblattkreise der Gramineen zurückzuführen. Die Annahme derartiger Spaltungen ist durchaus naheliegend, denn einerseits treten schon in der normalen, trimeren Gramineenblüte derartige Spaltungen ein — ich beobachtete dies z. B. bei dem dritten hinteren Staubblatt von Paspalum — andererseits handelt es sich ja bei Pariana um ein monözisches Gras, wo in der männlichen Blüte auch keine Rudimente eines Fruchtknotens mehr vorhanden sind, also offenbar mehr Raum für derartige Spaltungen vorhanden ist, und daß mit der Getrenntgeschlechtigkeit eine Neigung zur Vermehrung der Staminalzahl eintritt, dafür bietet die nachher kurz anzuführende Luziola ein weiteres Beispiel. Solange sich keine Gelegenheit zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bietet, bleibt es freilich offen, ob diese zwölf Staubblätter, die jedenfalls nicht in vier dreizählige Kreise angeordnet sind, durch Dédoublement oder, was mir wahrscheinlicher erscheint, durch Spaltung jedes Staubblattes der beiden Staminalkreise entstehen. Die für Pariana angenommenen Spaltungen der Staubblätter gehen aus den nebenstehenden Figuren deutlich hervor. Je

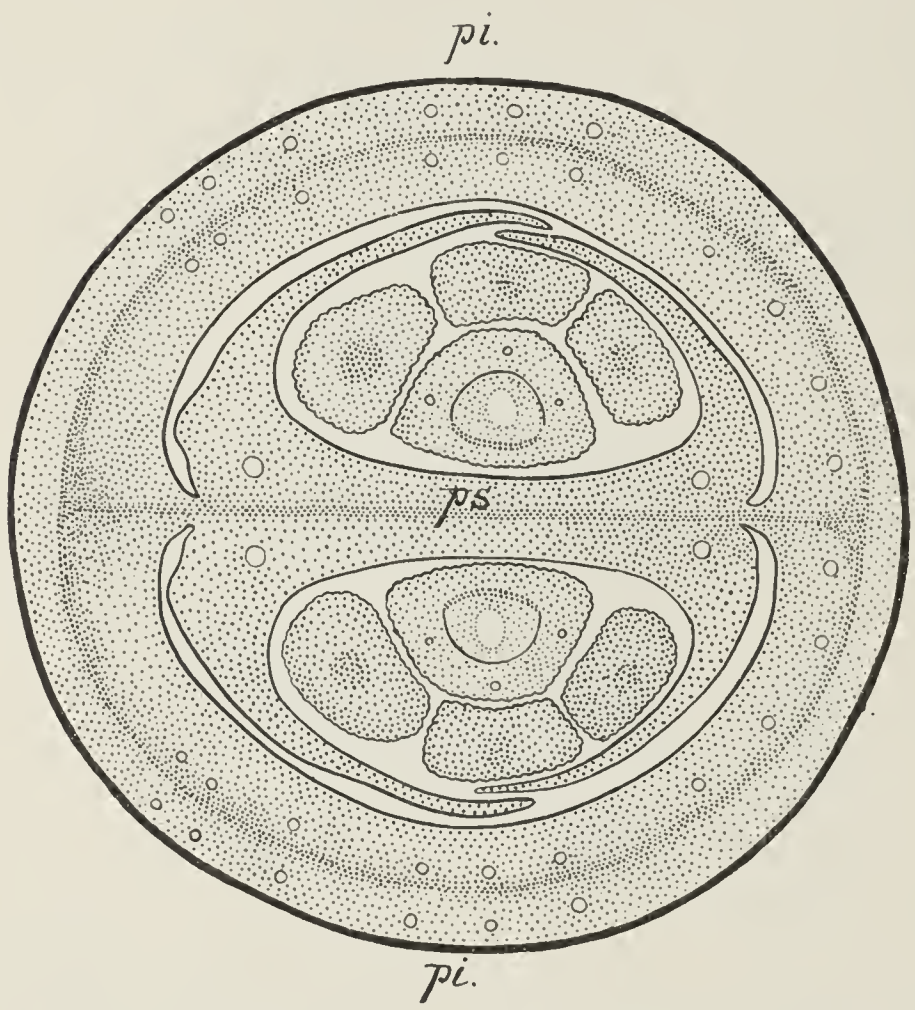


Fig. 24. Querschnitt durch das zweiblütige Ährchen von Lygeum spartum (Spatha wegpräpariert); Palea inferior *pi* mit breitem Rande verwachsen.

nachdem nun einzelne dieser einmal gespaltenen Stamina eine weitere Spaltung eingehen, erhöht sich natürlich ihre Gesamtanzahl. Im übrigen sind bei Pariana vor allem, worauf namentlich Goebel mit Nachdruck hinwies, die wohlentwickelten drei Lodiculae hervorzuheben, von denen die beiden hinteren breiter und mit einer Reihe von Leitbündeln versehen sind, während die vordere schmälere in den männlichen Ährchen fehlende Lodicula deren entbehrt. Der Fruchtknoten zeigt auf dem Querschnitt meist zwei, bei manchen Arten, wie z. B. Pariana inter-

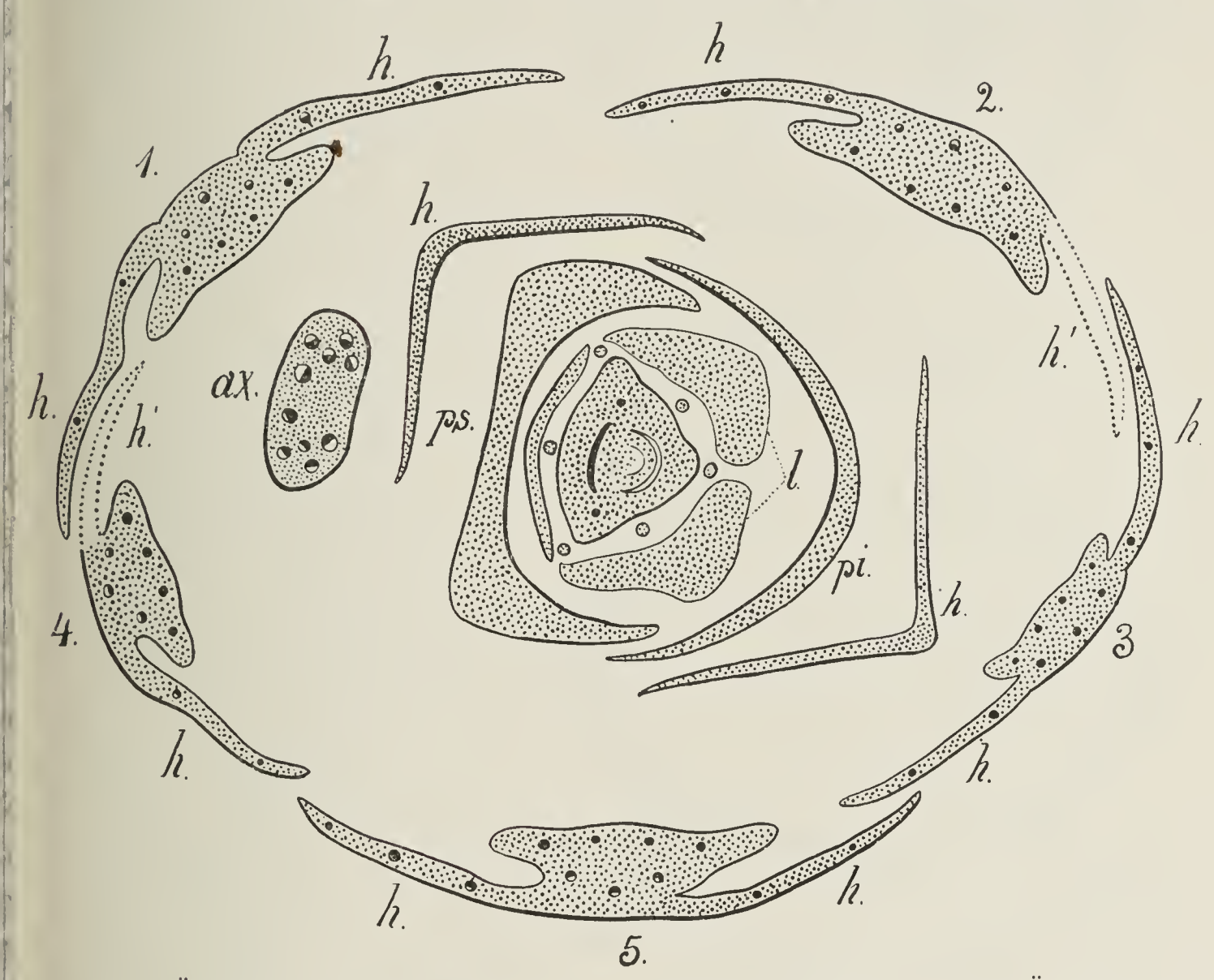


Fig. 25. Ährchenkomplex von Pariana spec. (leg. Goebel). 1—5 ♂ Ährchen mit den Hüllspelzen *h*, in der Mitte ein ♀ Ährchen; in Ährchen 2 und 3 abortierte die in der Anlage vorhandene Spelzenhälfte *h'*.

media, auch drei wohlausgebildete Leitbündel. 7—14 Stamina werden angegeben von

17. Luziola.

Ich untersuchte von dieser monözischen Gattung Luziola peruviana. Die männlichen Blüten enthalten hier 14 Staubblätter. Wir kommen aber auch hier zu der normalen Disposition des Monocotyledonentypus, wenn wir annehmen, daß sich die drei Stamina des äußeren Kreises dreimal gespalten haben, die beiden vorderen des inneren Kreises zweimal, während das hintere Staubblatt des inneren Kreises als einziges

ungespalten blieb (Textfig. 28). Daß diese Teilungen kleine Verschiebungen in der Lage zur Folge haben, versteht sich von selbst, doch wird die Annahme dieser Spaltung auch dadurch gestützt, daß, wie die aufeinander folgenden Mikrotomschnitte zeigen, die von mir als Spaltungen aufgefaßten Stamina an den tieferen der Basis entsprechenden Schnitten genähert erscheinen, ohne sich aber zu vereinigen. Außer den Staubblättern sind an der männlichen Blüte von Luziola nur noch zwei Hüllblätter entwickelt, die ihrer Ausbildung nach nur die Palea inferior und superior darstellen können. Die weiblichen Blüten, die ebenso einfach gebaut sind, zeigen keine Andeutung von Staubblattrudimenten.

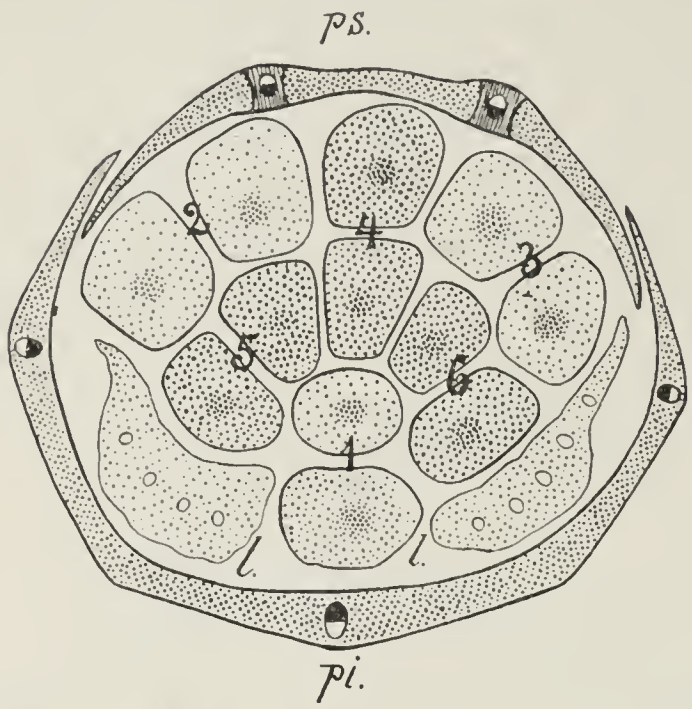


Fig. 26. Männliches Ährchen von Pariana spec. 12 stamina; l = Lodiculae.

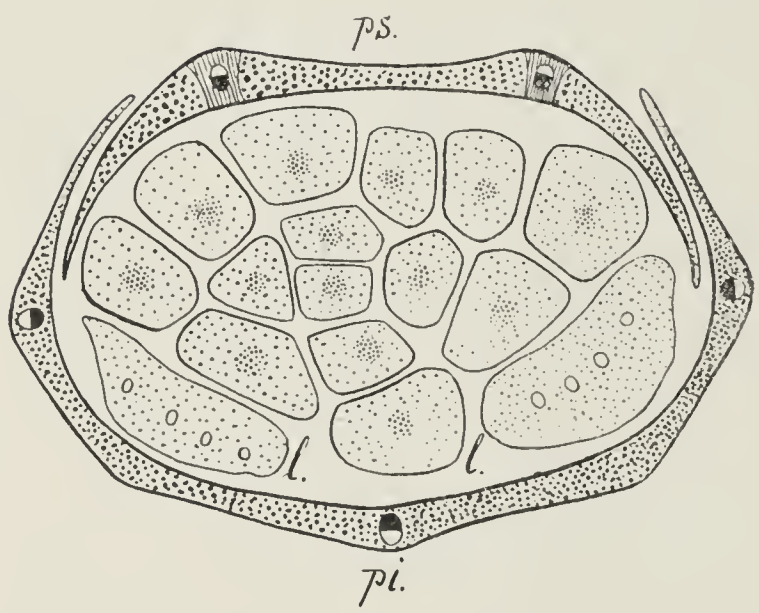


Fig. 27. Männliches Ährchen von Pariana spec. mit 13 Stamina.

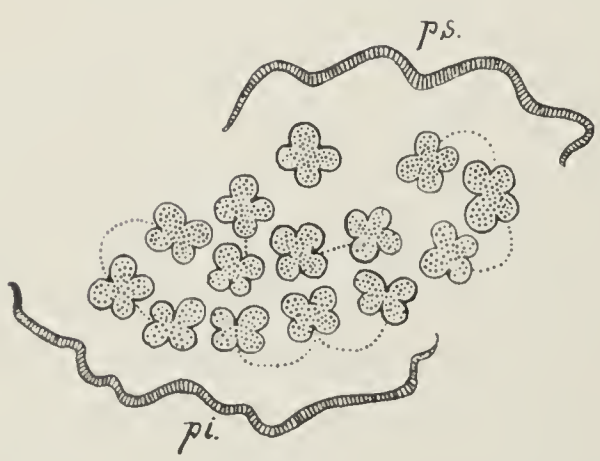


Fig. 28. Querschnitt von Luziola peruviana mit 14 Stamina.

Unter den polymeren Gramineen gibt es interessanterweise auch solche, bei denen die Staubblätter zu einer langen Röhre verwachsen sind, in die der Griffel eingeschlossen ist. Eine der merkwürdigsten hierher gehörigen Formen ist

18. Ochlandra travancorica.

Von dieser Bambusee, die in den indischen Bergen in 900—1500 m Höhe vorkommt, erhielt ich Alkoholuntersuchungsmaterial dank dem Entgegenkommen des Herrn Dr. O. Stapf. Leider konnte die Ent-

wicklungsgeschichte nicht näher ermittelt werden; ein einziges jüngeres Ährchen zeigte, daß die Staubblätter als neun Höcker angelegt werden, die Staubröhre selbst durch nachträgliches Wachstum entsteht (Textfig. 30). Auch die Staubröhre zeigt, soweit ich an dem untersuchten Material beobachten konnte, stets neun Leitbündel an den tiefer geführten Schnitten. Doch vereinigen sich diese Leitbündel später nicht (Textfig. 29). Der Fruchtknoten ist teilweise mit der Staubröhre verwachsen und besteht aus zwei Fruchtblättern. Nach einer alten Zeichnung von Beddome (Fl. sylr. CCXLIV) soll der Griffel 5—6 feder-

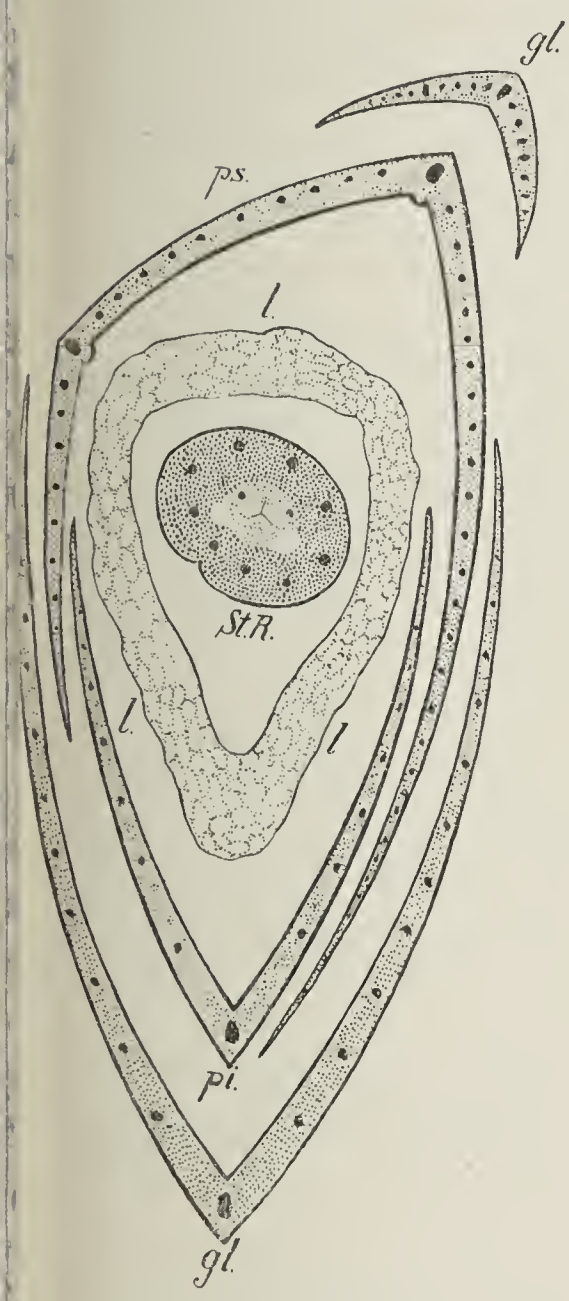


Fig. 29.

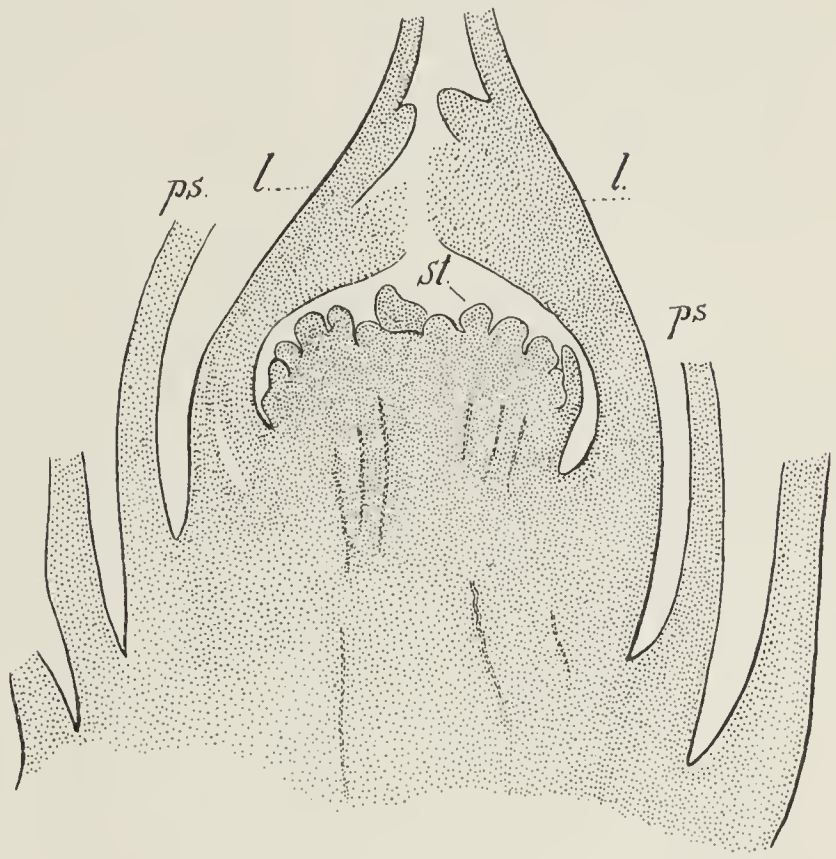


Fig. 30.

Fig. 29. Tiefer Querschnitt durch ein Ährchen von Ochlandra travancorica; die Lodiculae *l* verwachsen; in der Mitte die Staubblattröhre *str* mit 9 Leitbündeln, zum Teil mit dem Fruchtknoten verwachsen.

Fig. 30. Ochlandra travancorica; nicht ganz medianer Längsschnitt durch ein junges Ährchen mit 9 Staubblattanlagen *st* und den oben gespaltenen Lodiculae *l*.

artige Narben besitzen. Bei den untersuchten Griffeln war dies nicht der Fall, es kann aber kein Zweifel bestehen, daß es sich hier um eine nachträgliche Zerteilung handelt, denn stets zeigt sich der fadenförmige, in die Staubröhre eingeschlossene, auf dem Querschnitt zwei Leitbündel zeigende Griffel an der Stelle der Narben gedreht und fadenförmig endigend; dieses gedrehte Ende kann sich nun leicht in mehrere Teilstücke auflösen und keinesfalls entsprechen die scheinbaren

5—6 Narben etwa ebensovielen Fruchtblättern. Glumae sind 2—3 vorhanden, die Palea superior ist zweikielig, ein Achsenhöcker auf tiefer geführten Schnitten als der dargestellte Querschnitt stets sichtbar. Die Ährchen sind einblütig oder zweiblütig mit verkümmerter unterer Blüte. Bemerkenswert sind noch die drei zweispaltigen Lodiculae, die aus weitwandigem Parenchym bestehen und an der Basis vollständig miteinander verwachsen sind; man kann in ihnen manchmal mehrere schwache Leitbündel erkennen. Die Zahl der Antheren, deren Filamente zur Röhre verwachsen sind, kann sehr beträchtlich werden und steigt bis zu 120. Aber soweit sich diese Art dadurch scheinbar vom Gramineentypus entfernt, so läßt sie sich doch auf den hexameren Grundplan zurückführen; darauf weist schon die Neunzahl der Leitbündel der Staubröhre hin, vor allem aber die Analogie von

19. Oxythenanthera abyssinica.

Von dieser Art, dem sog. Reisbambus, stand mir nur getrocknetes Material aus Lindi in Deutsch-Ostafrika zu Gebote, auf das Herr Dr. Pilger im Berliner Herbar mich aufmerksam zu machen die Güte hatte. Oxythenanthera hat zweiblütige Ährchen. Bei der oberen Blüte sind nun die sechs Antheren zu einer langen Staubröhre verwachsen, in die der mediane Griffel vollständig eingeschlossen ist (Fig. 58), während die untere Blüte eine kurze Staubröhre und einen langen Griffel aufweist (Fig. 59). Es handelt sich bei dieser Heterostylie offenbar um bestimmte Korrelationen, denn die obere Blüte blüht eher auf und hat keine zweikielige Vorspelze, ist also wahrscheinlich echt terminal, die untere blüht später auf und besitzt eine stark zweikielige Palea superior.

Zum Schluss der speziellen Betrachtung sei noch angeführt die altertümlichste Grasgattung, die bis jetzt bekannt ist, nämlich Streptochaeta.

20. Streptochaeta.

Ein Querschnitt durch die Blüte von Streptochaeta (Textfig. 31) zeigt den Fruchtknoten wie bei den Bambuseen mit drei Leitbündeln versehen, sechs Staubblätter, drei gleichwertige Lodiculae, die aber nicht als Schwellkörper, sondern als innere Perigonblätter ausgebildet sind, alternierend mit den beiden hinteren Lodiculae und, der sonst zu einem Doppelblatt verwachsenen Palea superior entsprechend, zwei äußere Perigonblätter, endlich die Palea inferior in der normalen Stellung. Der von Goebel erbrachte Nachweis eines dritten supponierten äußeren Perigonblattes, dessen Vorhandensein Čelakovsky aus theoretischen Gründen an-

genommen hatte, darf als ein Triumph der entwicklungsgeschichtlichen Methode bezeichnet werden. Goebel fand durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte nicht nur das von Čelakovsky angenommene Achsenrudiment, sondern auch das supponierte hintere über die Palea inferior fallende Perigonblatt, das aber nicht über das Stadium der Anlage hinauskommt.

Daß die polymeren Gramieen einen frühzeitig von dem Urtypus abgeleiteten Seitenzweig darstellen und nicht etwa als die primitiven Formen zu betrachten sind, ergibt sich: 1. aus dem Vorkommen von sechs Staubblattrudimenten in den weiblichen Blüten von Pariana; 2. aus dem Vorhandensein von sechs Stamina in der zweifellos als phylogenetisch alt anerkannten Gattung Streptochaeta; 3. die ältesten, sicher zu den Gramineen gehörigen fossilen Reste aus dem Eocän haben bambusartigen Charakter. Demnach kann die Auffassung, daß die hexamere Grasblüte als Grundtypus zu betrachten ist, von dem die übrigen Vorkommnisse erst Ableitungen darstellen, kaum mehr Widerspruch finden.

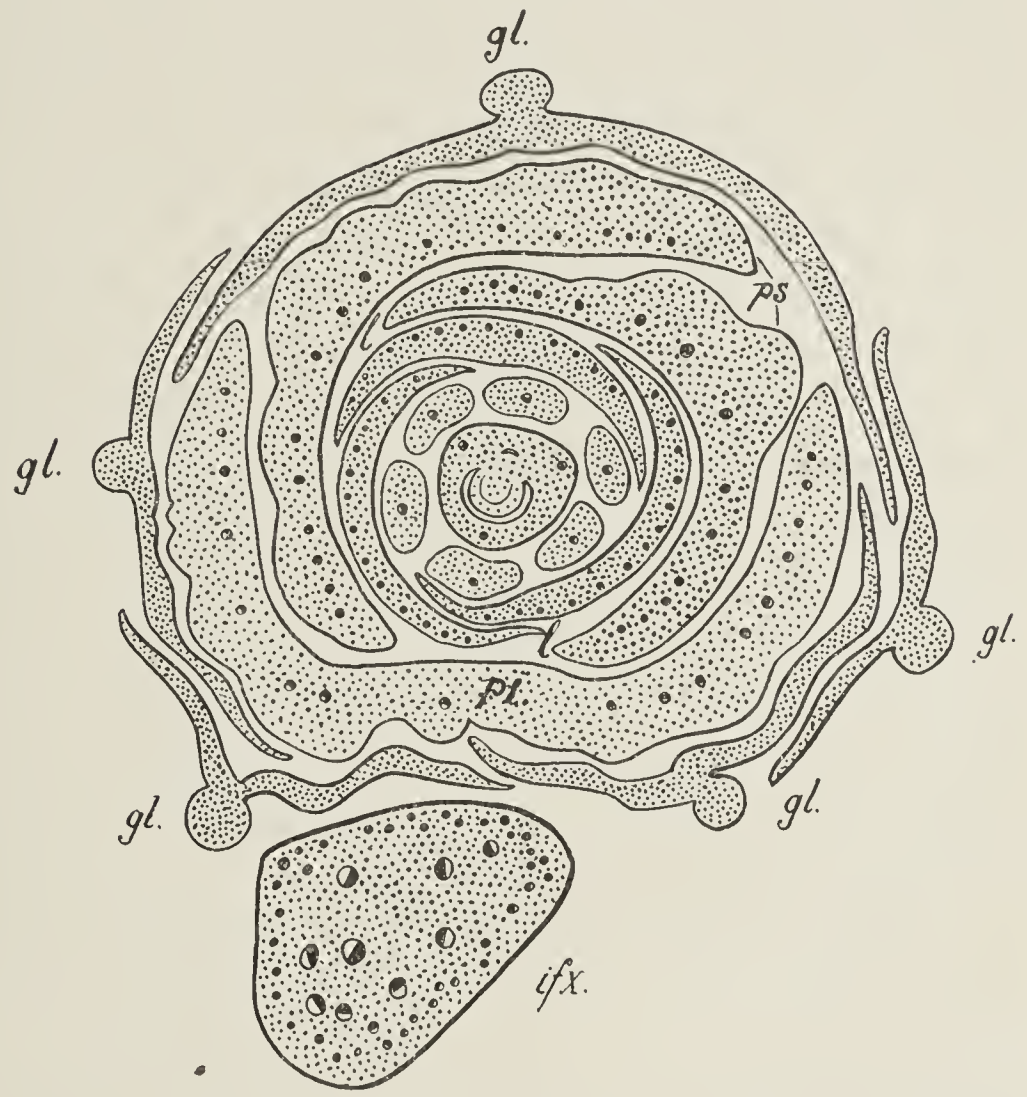


Fig. 31. Streptochaeta brasiliensis; *ifx* = Infloreszenzachse, *gl* = Glumae, *pi* Palea inferior, *ps* = Palea superior, *l* = Lodiculae.

II. Theoretischer Teil.

1. Lodiculae.

Die Lodiculae sind stets von der Mehrzahl der Morphologen für ein Perigon gehalten worden, dessen drittes Blatt abortiert ist. Kunth und Wigand hielten die Lodiculae für Nebenblätter, deren Hauptblatt

die Palea superior sei. Eine endgültige Lösung der Frage schien die Untersuchung Hackels zu bedeuten, der zufolge die hinteren Lodiculae die Seitenhälften eines mit der Vorspelze alternierenden Blattes sind, dessen Mittelstück selten zur Entwicklung gelangt, während die vordere Lodicula die Distichie der Vorspelze und der hinteren geteilten Lodicula fortsetzt; Hackel glaubte daher, die Lodiculae als Hochblattgebilde auffassen zu müssen, eine Anschauung, die auch unter den Morphologen z. B. von Schumann Zustimmung fand und heute noch in den meisten Lehr- und Handbüchern vorgetragen wird. Noch eine weitere Ansicht wird gegenwärtig und zwar von Schenck vertreten, daß nämlich die vorderen Abschnitte die Seitenteile eines medianen äußeren Perigonblattes, die hinteren dagegen, eventuell mit der dritten Lodicula, einem inneren Perigonkreis angehören.

Diese Ansichten sind aus folgenden Gründen nicht richtig: 1. Die hinteren Lodiculae sind nicht von Anfang an durch einen gleichzeitig entstehenden flachen Wulst miteinander verbunden, sondern entstehen stets getrennt als selbständige Blattbildungen; später können sie zuweilen unter sich oder mit der Palea superior verwachsen; 2. bei den Bambuseen finden sich drei nach Gestalt und Größe fast vollständig gleichartige Lodiculae, die mit dem ersten Staminalkreis alternieren; 3. bei Streptochaeta sind diese drei Blätter nach Gestalt und Größe vollständig gleich und als Perigon entwickelt; 4. Nees beobachtete bei Panicum viviparum, daß die drei Lodiculae die Metamorphose der Staubblätter mitmachen; 5. in der normalen Grasblüte kommt gelegentlich die bei Stipa und den Bambuseen stets ausgebildete dritte vordere Lodicula zur Entwicklung, während die eine hintere abortiert. Man wende gegen die Perigonnatur der Lodiculae nicht ein, daß die drei inneren Blätter bei Streptochaeta nur den Ansatz zu einer Perigonbildung darstellen; im Gegenteil sind diese zweifellos gegenüber dem normalen inneren dreizähligen Perigon der Monokodyledonen als eine Reduktion aufzufassen, die wohl durch die Einhüllung der Blüten durch die Palea inferior in die Wege geleitet wurde. Die Ausbildung der Lodiculae als Schwellkörper ist eine spätere Anpassung, die offenbar dadurch entstanden ist, daß durch die Verwachsung der ursprünglich aus zwei getrennten Blättern bestehenden Palea superior, wie wir sie noch bei Streptochaeta finden, die Blüte vollständig eingehüllt wird und jetzt durch die veränderten biologischen Verhältnisse das Perigon eine veränderte Funktion annimmt, indem es durch die Schwellung das Auseinanderspreizen der Spelzen und das Öffnen der Blüte bewirkt. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Lodiculae als

selbständige Blattbildungen und zwar als inneres Perigon aufzufassen sind. Ganz anderer Natur als die Lodiculae sind die Anhängsel der Deckspelze, wie sie am schönsten bei der Gattung Ichnanthus zu beobachten sind: hier handelt es sich um echte Stipularbildungen, die von Anfang an mit der Palea inferior verwachsen sind.

Was die Biologie der Lodiculae betrifft, so hat zuerst Hackel auf die plötzliche Anschwellung der Lodiculae zur Zeit des Aufblühens hingewiesen, aber wodurch diese kleinen Gebilde das starke Auseinandertreiben der harten, zum Teil stark kieselsäurehaltigen Spelzen bewirken, war bisher nicht genauer bekannt, und wie sehr man früher über die Funktion der Lodiculae im Unklaren war, beweist die Tatsache, daß sie der alte Sprengel als Saftdrüsen bezeichnete. Ich habe zur näheren Untersuchung die jederzeit leicht zu beschaffenden und relativ großen Lodiculae von Arundinaria Simonii benützt und darin zwar spärliche kleine runde Stärkekörner gefunden, aber bei der Prüfung auf Zucker gab weder die gröbere Methode mit Fehling'scher Lösung noch die empfindlichere mit Phenylhydrazin eine Reaktion; letzteres beweist, daß Zucker in größeren Mengen jedenfalls nicht vorhanden ist. Die stark auseinandertreibende Wirkung der Lodiculae aber wird klar aus dem Verhalten der Zellen in verschiedenprozentigen Salpetersäurelösungen; es trat nämlich stets in einer 8 %igen Salpetersäurelösung eine deutlich wahrnehmbare Plasmolyse ein, so daß der Turgordruck, der hier wirkt, etwa 25 Atmosphären beträgt. Nach diesem Verhalten kann man dem Gedanken, der teilweise in der Literatur ausgesprochen wurde, daß die Lodiculae als Reservestoffbehälter für die sich entwickelnde Samenanlage dienen, nicht beistimmen.

2. Palea superior.

Seitdem die Verhältnisse bei Streptochaeta durch Goebel richtig erkannt wurden, kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Palea superior das äußere Perigon der Gramineen darstellt, das in seiner ursprünglichen, dreizähligen, mit dem inneren Perigonkreis alternierenden Ausbildung bei Streptochaeta noch entwicklungsgeschichtlich nachweisbar ist. Schacht will dasselbe auch bei Triticum rigidum beobachtet haben, doch ergab die Nachprüfung bei anderen Triticum-Arten keinerlei Bestätigung dieser Angabe. Man kann folgende sich aneinander reihende Typen in der Ausbildung des äußeren Perigons bzw. der Palea superior unterscheiden: 1. die beiden der Palea superior entsprechenden äußeren Perigonblätter sind auch an der fertigen Blüte vollständig getrennt, das dritte hat rudimentären Charakter und kommt

nicht über das Stadium der Anlegung hinaus (Streptochaeta); 2. das dritte Perigonblatt ablastiert, die beiden vorderen entstehen aus getrennten Primordien, verwachsen aber später zur Palea superior (die Mehrzahl der Gramineen, wie Zea usw.); 3. die beiden Primordien der Palea superior entstehen als eine einheitliche Anlage (z. B. Anthoxanthum); 4. äußeres Perigon abortiert, nur das Rudiment einer Palea superior entwicklungsgeschichtlich nachweisbar, Blüten nackt (Alopecurus).

Außer Streptochaeta sind bis jetzt Gramineen, bei denen die Primordien der Palea superior auch im fertigen Zustand getrennt bleiben, nicht bekannt. Es wird zwar teilweise in der Literatur, namentlich von Behrens, von Triachyrum und Diachyrium behauptet, daß die Palea superior vollständig in zwei oder gar drei einkielige Stücke gespalten sei; demgegenüber kann ich auf Grund meiner Untersuchungen nur mit dem alten Nees sagen: „maturescente fructu valvula superior in duas partes finditur, quo fit, ut flosculus triphyllus ab incauto observatore dici possit“.

3. Pistill.

Am umstrittensten ist in der Deutung von allen Organen der Grasblüte das Pistill. In den Lehrbüchern findet man allerdings fast stets unter dem Einflusse Eichler's und Engler's die Angabe, daß bei den Gramineen von Anfang an nur ein Karpell vorhanden ist, welches sich zum Pistill ausbildet. Dieser Ansicht, die zuerst von Schleiden ausgesprochen wurde, haben sich namentlich Payer und Hackel angeschlossen. Dagegen hat eine große Anzahl von Forschern und unter ihnen bedeutende Morphologen wie Doell, Roeper, Naegeli, Čelakovsky und Goebel das Gynäceum als trikarpellar aufgefaßt.

Daß letztere Theorie die richtigere ist, erhellt aus folgenden Gründen: 1. Die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens zeigt, daß die mit einem Leitbündel versehenen Partien, die später zu den Narben werden, nicht erst nachträglich als seitliche stipulaartige Auswüchse an dem schon vorher differenzierten Fruchtknoten entstehen, analog einer dreiteiligen Deckspelze, sondern schon bei der ersten Anlage des Fruchtknotens ein bedeutendes Wachstum zeigen, das allerdings später noch erheblich gesteigert wird. 2. Die scheinbar einheitliche Entstehung kommt dadurch zustande, daß die beiden Fruchtblätter, die, um einen analogen Fall anzuführen, bei der Ranunculacee Garidella nigellastrum nur in ihrem unteren Teile miteinander vereinigt sind, bei den Gramineen vollständig zu einem Doppelblatt vereinigt sind, als welches die

weigriffeligen Pistille der meisten Gramineen entstehen. 3. Das ursprüngliche ist aber die Entstehung aus einem Tripelblatt, als welches das Pistill der dreigriffeligen Gräser, wie Streptochaeta, der Bambuseen, usw. entsteht: alle drei Fruchtblätter entwickeln sich hier gleich stark. 4. Zwischen den drei- und zweigriffeligen Fruchtknoten vermitteln diejenigen, wo das dritte Fruchtblatt in der Entwicklung des oberen Teiles stark zurückbleibt und nur noch als kurzes Spitzchen ausgebildet ist (z. B. Brizopyrum); bei Oryza können an ein und derselben Pflanze dreigriffelige Pistille, sowie zweigriffelige mit rudimentärem hinterem Griffel vorkommen. 5. Den drei Fruchtblättern der dreigriffeligen Pistille entsprechen auf dem Fruchtknotenquerschnitt zwei laterale und ein dorsales Leitbündel; letzteres tritt in rudimentärer Form als letzter Rest des ursprünglichen dritten Fruchtblattes auch bei verschiedenen zweigriffeligen Gräsern auf (Hordeum, Asprella, Zea, Lygeum usw.). 6. Dieses dorsale Leitbündel, das oft nur zwei bis drei mit der Immersion sichtbare Gefäße enthält, liegt dem mit Spiralverdickung versehenen starken Leitbündel bzw. Leitbündelkomplex, an dem die Samenanlage inseriert ist, dem sog. Placentarleitbündel, gegenüber; Elda Walker hat beide Leitbündel miteinander konfundiert und daher geglaubt, das gewöhnlich verschwundene dritte Fruchtblatt müsse an der Insertion der Samenanlage stehen. 7. Eingriffelige Gramineen entsprechen nicht einem einzigen Karpell, sondern zwei Fruchtblättern (Nardus) bzw., wie aus dem Vorhandensein des dritten dorsalen Leitbündels hervorgeht, einem Tripelblatt (Anomochloa, Lygeum); die beiden lateralen Fruchtblattleitbündel konvergieren dabei stark nach der Verwachsungsstelle (Zea). 8. Die drei Fruchtblätter bzw. ihre Leitbündel stehen in regelmäßiger Alternation mit dem zweiten Staminalkreis und dem inneren Perigonkreis.

Diese Gründe führen zu der Ansicht, daß das Pistill der Gramineen aus dreizähliger Zusammensetzung entstanden ist; die drei urspünglichen Karpiden vereinigten sich zu einem Tripelblatt, wobei frühzeitig die Neigung zu einem vollständigen Aufgehen des dritten Karpides in dem Tripelblatt auftrat und so die Entwicklung wie bei einem Doppelblatt vor sich geht (Textfig. 32).

Auch teratologische Fälle haben zum Teil zur unrichtigen Deutung des Pistills Anlaß gegeben.

Hier ist in erster Linie zu nennen die viel besprochene Monstrosität, die Nees von Esenbeck an Schoenodorus elatior beobachtet hat. Nees fand nämlich bei dieser Pflanze dreizählige Früchte und erblickte darin entgegen seinen früheren Ansichten eine besondere Stütze

für die Dreizahl der Karpelle. Nun ist aber dieser teratologische Fall zu weitergehenden Schlüssen so gut wie gar nicht verwertbar; denn die Stellung der drei Fruchtblätter widerspricht hier vollständig der normalen Anordnung, indem das dritte Fruchtblatt, das Nees hier entdeckt zu haben glaubte, der Palea superior zugekehrt ist und nicht, wie dies nach der Analogie der Monokotyledonen der Fall sein müßte, der Palea inferior. Die Abbildung von Nees und seine An-

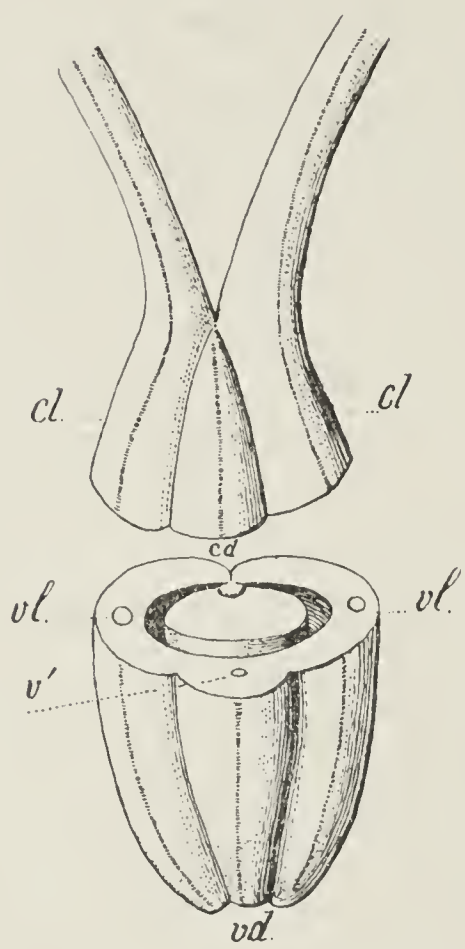


Fig. 32. Fruchtknotenschema für die Gramineen; *cl* = laterale Carpelle, *vl* die dazu gehörigen Leitbündel, *cd* = dorsales Carpell, *v'* = rudimentäres Leitbündel desselben.

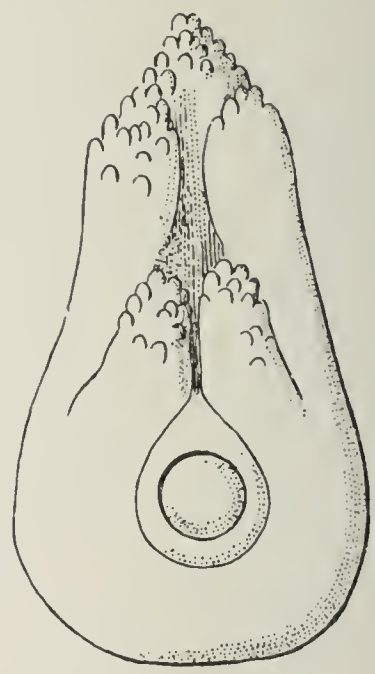


Fig. 33.

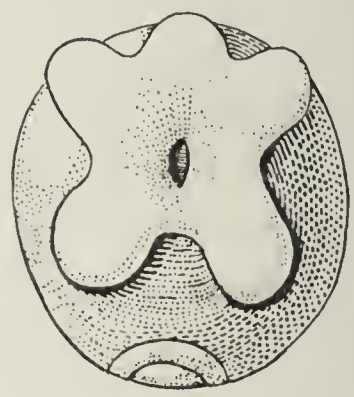


Fig. 34.

Fig. 33 u. 34. Fünfgriffeliges Pistill von Hordeum spec. (nach Schmalhausen), unten die Oberansicht.

gabe, daß jeder der 3 Höcker, welche die anormale Frucht zusammensetzten, einen besonderen Griffel mit 2 Narben trug, läßt keinen Zweifel darüber aufkommen, daß wir es hier lediglich mit einer vermehrten Fruchtknotenbildung zu tun haben, aus der Schlüsse für die morphologische Auffassung des Pistills nicht gezogen werden können. Die von Hackel bei Hierochloa australis beobachteten Zwitterblüten mit dreinarbigen Pistillen können, nachdem wir die Blüten von Hierochloa als pseudoterminal und gelegentlich trimer kennen gelernt haben, gleich-

lls nicht dazu benützt werden, um die Einheit des Karpells der ramineen zu stützen. Einen fünfgriffeligen Fruchtknoten bildet chmalhausen von Hordeum ab (Textfig. 33); hier ist aber die Fünfahl, wie aus der Obenansicht hervorgeht, wohl dadurch zustande gekommen, daß sich der Griffel des dritten hier ausnahmsweise entwickelten ruchtblattes in drei Teile gespalten hat und durch diese abnorme örderung eines sonst unterdrückten Gliedes die beiden vorderen Fruchtlätter mit ihren Narben im Wachstum etwas zurückblieben.

In der Zusammensetzung des Pistills zeigen die Gramineen ähnche Verhältnisse, wie die Lauraceen, deren Pistill auch von den meisten s nur aus einem Fruchtblatt bestehend gedeutet wurde, während irande neuerdings gezeigt hat, daß es deren 3 sind, von denen ch eines zum Griffel verlängert, während sich die beiden anderen hlgeschlagenen Karpelle an der Basis des einen Griffels erkennen ssen. Während aber bei den Lauraceen gelegentlich, wie dies Nees hon 1833 für Persea Meyeniana nachgewiesen hat, noch 2 Samenlagen auftreten, findet sich bei den Gramineen stets nur eine einzige, ch bei den primitivsten Formen, was beweist, daß schon die Urform r Gramineen nur eine Samenanlage besaß und die Verkümmerung r ursprünglich zweifellos vorhandenen beiden anderen Samenanlagen fenbar gleichzeitig erfolgte, als die Blüten in die Achsel von Spelzen rlegt wurden, wodurch eben diejenigen Veränderungen der ursprünghen Blüte entstanden sind, die den Gramineentypus ins Leben riefen.

4. Zur Phylogenie der Grasblüte.

Wie wir sahen, leitet sich die Urform der Gramineen offenbar n einer normalen entomophilen Monokotyledonenblüte mit drei Samenlagen ab. Wo diese hypothetische Stammform, aus der höchstwahrheinlich als parallele Entwicklungsreihen auch die Cyperaceen und ncaceen hervorgegangen sind, zu suchen ist, läßt sich nicht angeben, denfalls aber ist eine Ableitung der Gramineen von den Liliaceen ler von den Iridaceen, wie sie von Schumann angenommen wurde, cht wahrscheinlich, da die Iridaceen durch ihre spezialisierten, dem sektenbesuch angepaßten Blüten eine besondere Organisation zeigen. ie Entwicklung der Gramineen selbst läßt deutlich drei parallele eihen erkennen: 1. Blüten lateral, Perigon doppelt, inneres und äußeres erigon aus drei getrennten Blättern entstehend, Androeceum hexamer, arpelle drei; Streptochaeta ist ein derartiger phylogenetisch primitiver ypus; 2. von diesem haben sich zwei Hauptlinien abgezweigt: die olymeren, die aber mit der Entstehung der Getrenntgeschlechtigkeit

Morphogenetischer Stammbaum der Gramineen.

Formation	Typus	Art der Befruchtung	Stellung der Blüten	Perigon	Äußeres Perigon (Palea superior)	Inneres Perigon (Lodiculae)	Androeceum	Karpelle	Samenanlagen
Untere bis mittlere Kreide	Hypothetische Vorfahren der Gramineen	Entomophil	Lateral	Doppelt	Drei getrennte Blätter	Drei getrennte Blätter	Hexamer	3	3
	Streptochaetaartige Urform der Gramineen	Anemophil							1
Obere Kreide bis Eocän	Polymere		Auftreten der pseudoterminalen	Auftreten des einfachen	Ablast des dritten Blattes und spätere Verwachsung der beiden vorderen	Als Schwellkörper ausgebildet; das vordere Blatt abortiert, zuweilen auch alle	Polymer; hexamer bis tetramer	3—2	
	Monözische								
	Hexamere								
	Tetramere								
	Trimere			Auftreten nakter Blüten			Trimer bis monomer	2	
Oligocän bis Rezent	Dimere		Auftreten der terminalen		Einheitliche Entstehung der beiden vorderen Blätter				
	Monomere								

bald an die Grenze ihrer Entwicklung gelangten (Ochlandra, Pariana, Luziola) und die tetrameren, die sich gleichfalls nur spärlich entwikkelten; charakteristisch ist für diese Entwicklungsreihe, die gewissermaßen den Kampf zweier großer Entwicklungsreihen, der polymeren und hexameren bzw. reduzierten Gramineen darstellt, das Auftreten der pseudoterminialen Blütenstellung, im äußeren Perigon der Ablast des dritten Blattes und die spätere Verwachsung der beiden anderen zur Palea superior, im inneren Perigon die Ausbildung der Perigonblätter als Schwellkörper und der Abort des dritten Blattes bzw. des ganzen Kreises, das Schwanken der Karpellzahl zwischen drei und zwei. Die dritte große Entwicklungsreihe setzt gewaltig ein, mit der Entwicklung des trimeren Typus, aus dem rasch die dimeren und monomeren Blüten entstehen; das Auftreten der echten Terminalstellung, die Verschmelzung der zwei Primordien der Palea superior zu einer einheitlichen Anlage, das Auftreten nackter Blüten und das vorherrschende Vorhandensein nur zweier Karpelle sind die Hauptkennzeichen dieser letzten Entwicklungsreihe.

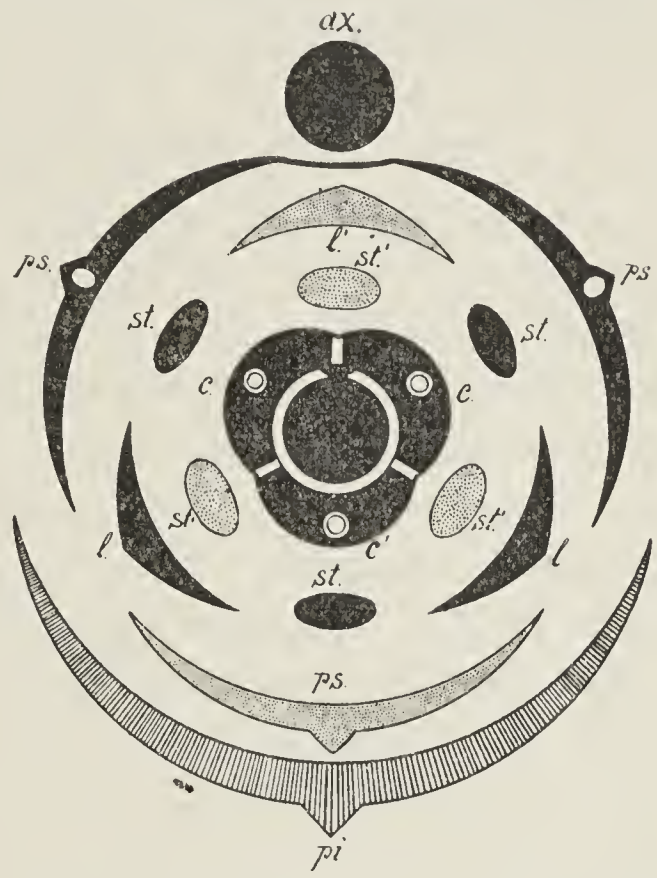


Fig. 35. Diagramm der Grasblüte nach der Ansicht des Verfassers. *ax* = Achsenende der Ährchenachse, *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior = äußeres Perigon, *l* = Lodiculae = inneres Perigon, *st* äußerer Staubblattkreis, *st'* = innerer Staubblattkreis, *c* = laterale Carpelle, *c'* = dorsales Carpell. Die nicht persistierenden Teile punktiert gezeichnet.

Was das Alter der Gramineen anlangt, so wurde schon erwähnt, daß die ältesten im Eocän auftretenden Gräser bambusartigen Charakter haben, also der zweiten Gruppe der obigen Entwicklungsreihen entsprechen; daraus darf geschlossen werden, daß diese auch schon in der oberen Kreide vorhanden war, die erste Gruppe demnach in die untere oder mittlere Kreide zu verlegen wäre. Die dritte Entwicklungsreihe würde, da trimere Typen wie Panicum erst vom Oligocän an bekannt sind, in die Zeit vom Oligocän bis zur Gegenwart fallen. Bemerkenswert ist auch hier wieder die Tatsache, daß die nackten Blüten wie z. B. auch bei den Araceen und anderen Monokotyledonen durch Reduktion entstanden und die mit einem doppelten Perigon versehenen die ursprünglicheren sind (vgl. die Tabelle pag. 256).

5. Theorie der Grasblüte.

Blüte mit doppeltem Perigon: äußeres Perigon aus zwei selbstständigen Blättern — das dritte ist abortiert — entstehend, welche später zur Palea superior verschmelzen; inneres Perigon aus drei selbstständigen Blättern (Lodiculae) bestehend, von denen häufig das vordere abortiert ist. Zwei trimere Staubblattkreise, deren innerer bei einer größeren Gruppe ablastiert ist. Karpell durch Vereinigung dreier ursprünglich getrennter Blätter ein Tripelblatt bzw. bei vollständigem Aufgehen des dritten Fruchtblattes ein Doppelblatt (Textfig. 35).

III. Kulturversuche mit viviparen Gräsern.

Der erste, der umfassendere Versuche über die Erblichkeit viviparer Gräser anstellte, war Hunger. Dieser untersuchte Poa bulbosa und Poa alpina vivipara und sein Hauptergebnis, daß die Viviparie nicht in allen Fällen erblich sei, war interessant genug, um neue Experimente in dieser Richtung vorzunehmen. Die Ergebnisse, zu denen Hunger kam, sind kurz folgende: 1. bei Topfkultur wird die Viviparie der Bulbillen nicht vererbt; 2. aus den Samen normaler Pflanzen werden in der Topfkultur wieder samentragende Pflanzen; 3. die ganzen Pflanzenstöcke viviparer Gräser vererben in der Topfkultur die Viviparie. Nun waren aber diese Ergebnisse, wie Hunger auch selbst hervorhebt, insofern keine ganz eindeutigen, als von den in Töpfe verpflanzten Bulbillen der Poa alpina vivipara zwar die Mehrzahl fruchtbare Pflanzen ergab, in einem Falle aber die Viviparie trotz der Topfkultur vererbt wurde. Anderseits beobachtete Goebel bei einer im Rostocker Garten freikultivierten Poa bulbosa, daß von den von ihr abstammenden Infloreszenzbulbillen alle daraufhin beobachteten vivipare Individuen ergaben. Weitere Versuche, die auf Veranlassung Schroeters auf dem Versuchsfeld der Samenkontrollstation in Zürich und auf der Fürstenalp mit Poa alpina vivipara gemacht wurden, erwiesen die Erblichkeit der Infloreszenzbulbillen; aus den Bulbillen gingen immer wieder bulbillentragende Exemplare hervor. Dagegen kam Weinzierl zu dem Resultat, daß bei den Kulturen auf der Sandlingalpe bei Aussee die bulbillentragenden Individuen im Laufe der Jahre auch Früchte hervorbrachten. Von meinen eigenen Kulturversuchen, die mit zahlreichen viviparen Gräsern gemacht wurden, möchte ich folgende erwähnen.

1. Poa alpina und andere Poae.

Samen und Bulbillen, die von der Samenkontrollstation Zürich erhalten waren, wurden im freien Gartenland auf gut gedüngter Erde

kultiviert: sie blieben in der Tochter- und Enkelgeneration samenfest bzw. vererbten die Bulbillen die Viviparie und zwar sowohl im Münchener Garten als auch in dem Alpengarten am Schachen. Das gleiche war der Fall bei 12 Versuchspflanzen der Poa alpina vivipara von verschiedenen Standorten der bayerischen Alpen; auch diese blieben, unter normalen Verhältnissen kultiviert, konstant. Die auf dem freien Gartenland kultivierten Bulbillen dieser Pflanzen sowie derjenigen der Züricher Samenkontrollstation vererbten die vegetative Fortpflanzung stets.

Es wurden nun verschiedene Kulturen stark veränderten Bedingungen ausgesetzt und zwar Poa alpina vivipara vom Kramer (ca. 1800 m) bei Garmisch, die auf fettem, tiefgründigem und feuchtem Almboden gewachsen waren, wo den Pflanzen auch durch den durch das weidende Vieh niederfallenden Dünger ein hoher Gehalt an Stickstoff zu Gebote stand. Diese Pflanzen wurden nun in Töpfen auf einem sandigen und zugleich humusarmen Substrat trocken kultiviert, jedoch täglich begossen; als Substrat diente ein Gemisch von Quarzsand und zerstoßenem Schotterkies. Zur Kontrolle wurden Pflanzen von demselben Standort auf stark mit Rindermist versetzter Gartenerde kultiviert und den gleichen Bedingungen auch Bulbillen ausgesetzt. Die Pflanzen hatten am Kramer Anfang Juni geblüht bzw. gesproßt. Die in Töpfen kultivierten Exemplare blieben in der ersten Generation um einen Monat zurück, hatten aber auf dem sandig-kiesigen Boden die Viviparie vollständig aufgegeben und setzten später auch Samen an, allerdings in reduzierter Zahl. Auch die Zahl der Blüten in den Ährchen war geschwächt; während deren normal fünf bis zehn vorkommen, finden sich bei den aus den viviparen Formen gezüchteten samentragenden Formen nur fünf, seltener auch nur vier Blüten in den Ährchen. Die Kontrollversuche auf dem stickstoffreichen Substrat, die teilweise auch feuchter gehalten wurden, hatten die Viviparie sämtlich vererbt mit Ausnahme eines einzigen Exemplars, das trotz der Kultur auf stark gedüngtem Boden die Viviparie aufgab, also offenbar schon am Standort durch irgendwelche hemmende Faktoren beeinflußt war. Gegenüber den im Freiland kultivierten Pflanzen zeigten die Topfpflanzen eine etwas schwächlichere Entwicklung, sie waren also dadurch an sich schon gehemmt. Ebenso verhielten sich die Bulbillen, die von den betreffenden Pflanzen im Juli in Töpfen auf den beiden genannten Substraten (sandiger Kies und Rindermist) kultiviert wurden. Sie entwickelten sich bis im September zu schmächtigen Pflänzchen, die, soweit sie auf dem nährstoffarmen Substrat kultiviert wurden, normale Blütenstände trieben, deren Ährchen vier bis fünf Blüten enthielten, auf dem stickstoffreichen

Boden aber die Viviparie beibehielten. Die Bulbillen dieser Pflanzen entwickelten sich, auf freiem Gartenland unter günstigen Bedingungen kultiviert, zu üppigen viviparen Stöcken. Poa alpina vivipara im blauen und roten Häuschen kultiviert, gediehen nicht weiter, sondern zeigten durch Horstbildung denselben Schutz, den die Pflanzen gegen Austrocknung zur Verfügung haben, es ist also, wenn auch die Anpassung der Poa alpina vivipara an verschiedene Lichtintensitäten, wie die Beobachtung in der freien Natur lehrt, ziemlich groß ist, doch kein bestimmtes Lichtquantum bei dieser vegetativen Vermehrung notwendig. Dagegen gelang es nicht, eine Poa alpina seminifera durch irgendwelche Kulturbedingungen, wie Feuchtkultur, Zufuhr von Stickstoff oder Phosphatdüngung, in eine Vivipara zu verwandeln, sondern was durch Änderung der Kulturbedingungen erzielt wurde, waren nur Rückschläge der viviparen zur samentragenden Form, die auch in günstigen Kulturbedingungen die normale Fortpflanzung beibehielt.

Auch bei Poa annua, von der in der Literatur von Master's Viviparie angegeben wird, gelang es nicht, durch Mistdüngung, Phosphatbehandlung und Feuchtkultur Viviparie zu erzeugen. Besonders die Phosphatdüngung, die durch Behandlung einiger Pflanzen mit von der Crone'scher Nährlösung versucht wurde, hatte keinen günstigen Einfluß auf Poa annua: die Rispen wurden lockerer, die Pflanzen grüner und das Wachstum gehemmt, die vegetative Entwicklung nicht im geringsten gefördert und die im Warmhaus unter den gleichen Bedingungen sehr feucht kultivierten Pflanzen nahmen etwa die Form an, die Ascherson als Var. aquatica bezeichnet hat. Es ist noch zu bemerken, daß Poa annua nicht, wie ihr Name sagt, einjährig ist, sondern das ganze Jahr hindurch blüht; der Halm bildet nach dem Verblühen ein bis mehrere Zweige, die bald zur Blüte kommen, so daß sich Poa annua wie ein perennierendes Gras verhält.

Bei Poa bulbosa ist meist die bulbillentragende Form die häufigere. Ich kultivierte vivipare Poa bulbosa von Sandboden aus Kulmbach in Töpfen auf gut gedüngtem Boden und auf trockenem Kiesschotter; im ersteren Falle blieb die Pflanze vivipar, im letzteren nicht. Von Goebel in Orvieto 1906 gesammelte Poa bulbosa blieb, auf dem nährstoffreichen Substrat im Topf kultiviert, seitdem vivipar.

2. Dactylis glomerata.

Vivipare Dactylis glomerata findet sich als Begleitpflanze der biologisch-merkwürdigen Pflanzenformation am Ufer des Bodensees bei Wasserburg, die von Schroeter und Kirchner als Grenzflora be-

zeichnet wurde; es ist dies die schmale Zone zwischen mittlerem Niederwasser- und Hochwasserstand, die alljährlich überschwemmt und täglich von den anspritzenden Wogen überflutet wird. Von anderen Gräsern findet man dort Agrostis alba, Poa alpina und Aira caespitosa var. rhenana, und zwar sämtliche vivipar. Was die Erblichkeit dieser viviparen Gräser betrifft, so behielten die auf dem Felde der Samenkontrollstation Zürich kultivierten Arten allerdings die Viviparie bei, aber die Pflanzen wurden nicht irgendwelchen extremen Bedingungen ausgesetzt. Ich kultivierte diese Arten in Töpfen, und zwar auf zerstoßenem, nur wenig mit Erde versetztem Kiesschotter und auf einem Gemisch von Lehm und Mist. Auf ersterem Substrat gaben Dactylis glomerata und Poa alpina vivipara schon im ersten Jahre die Viviparie auf und kamen Anfang Juni zur Blüte, auf dem nährstoffreichen Boden dagegen blieben sie vivipar.

3. Phleum pratense.

Eine vivipare Form wurde zwischen Trudering und Haching östlich von München auf einem stark lehmhaltigen, durch die Ableitung des Münchener Leitungswassers in den Hachinger Bach zeitweise überschwemmten Boden seit 1899 beobachtet, wo sie im Herbst, in den Monaten September bis Oktober, zur Entwicklung kommt. Die im September 1906 gesammelten viviparen Pflanzen wurden in große Töpfe eingepflanzt, und zwar in den Originalboden, dem nur wenig Pferdemist beigemengt wurde. Sie kamen im September 1907 zum Blühen und hatten sämtlich die Viviparie vererbt. Jetzt wurde das Substrat gewechselt und das Phleum ohne Zusatz von Dünger in einem Gemisch von Heideerde und Quarzsand kultiviert, jedoch regelmäßig gegossen. Auf diesem Substrat kam das Phleum Anfang Juli 1908 zur Blüte und hatte die Viviparie vollständig aufgegeben. Keimfähige Samen wurden freilich nur wenige angesetzt und die ausgesäten kamen nicht zur Keimung. Ich wollte nun die so entstandene samentragende Form wieder in die vivipare umwandeln und kultivierte sie zu diesem Zweck auf Lehmboden, wobei der Topf in seiner halben Höhe in dem Bassin des Victoria regia-Hauses stand; dies war aber offenbar zu viel Feuchtigkeit für die Pflanze, denn sie zeigte deutlich ein gehemmtes Wachstum und ging im Frühjahr 1909 ganz ein.

4. Festuca ovina.

Eine von Goebel 1905 in Norwegen gesammelte Festuca ovina vivipara behielt, in Töpfen kultiviert, auf günstigem Nährboden die Viviparie seitdem bei, ebenso die auf dem gleichen Substrat kultivierten Bulbillen.

Allgemeines über die viviparen Gräser.

Was ich durch Änderung der Kulturbedingungen, Kultur auf stickstoffarmen und trockenen Substraten bei den viviparen Gräsern und ihren Bulbillen sowohl in der Topfkultur als auf dem freien Lande erzielte, sind nur Rückschläge der viviparen zur samentragenden Form; auch bei der Topfkultur kommt es nur auf die Kulturbedingungen an, die Topfkultur an sich veranlaßt noch nicht, wie Hunger anzunehmen geneigt war, das Aufgeben der Viviparie. Man muß daher Schroeter beistimmen, wenn er sagt, die bulbillentragenden Formen seien erbliche und mehr oder weniger konstante Mutationen, sogenannte Zwischenrassen im de Vries'schen Sinne. Wir können uns diese Mutationen in der sogenannten Prämutationsperiode ursprünglich entstanden denken in Anpassung an eine sehr günstige physikalische Bodenbeschaffenheit, speziell reichliche Stickstoffzufuhr verbunden mit starker Feuchtigkeit, die durch den Boden aufgespeichert wird. Für diese Hypothese sprechen folgende Gründe: 1. durch Kultur auf stickstoffarmen und trockenen Substraten wird die Viviparie unterdrückt und es treten Rückschläge zur samentragenden Form ein; 2. die gelegentlich vivipar beobachteten Gräser wachsen fast stets an sehr feuchten oder überfluteten Stellen, die viviparen Poen namentlich auf gedüngten, reich bewässerten Mähewiesen; 3. je mehr sich die jährlich überflutete Grenzzone des Bodensees der terrestren nähert, um so häufiger werden die samentragenden Formen. Dagegen scheinen die Jahreszeit und die klimatischen Faktoren nicht von Einfluß auf die Viviparie zu sein. Denn die Tatsache, daß bei dem angeführten Phleum pratense die viviparen Pflanzen am Standort stets erst im September und Oktober zu sprossen beginnen, ist offenbar eine durch die periodische Überschwemmung bedingte Hemmungserscheinung, die auch in der Kultur, wo die Pflanze schon im Juli sproßte, bzw. blühte, aufgegeben wurde. Was die klimatischen Faktoren betrifft, so steigt die Poa alpina vivipara in den Alpen, soweit mir bekannt, nicht höher als die Seminifera und wenn in Grönland die vivipare Form häufiger sein soll, so ist nicht zu vergessen, daß in Grönland noch unter 60° warme Quellen vorkommen; vor allem aber müßte dann bei den nie auf höheren Gebirgen vorkommenden viviparen Gräsern wie Poa bulbosa die Viviparie durch ganz andere Faktoren bedingt sein und daß eine derartige Erscheinung durch wesentlich differente Faktoren bedingt sein soll, ist nicht sehr wahrscheinlich. Daraus geht aber auch hervor, daß die Viviparie nicht ein bei der kurzen Vegetationsperiode der Hochalpen die Art erhaltendes nützliches Speziesmerkmal

darstellt; nützlich wird dagegen diese vegetative Fortpflanzung für die an periodisch überschwemmten Stellen wachsenden Gräser, wo sich die samentragenden Formen nicht halten könnten und das Fortbestehen der Art in Frage gestellt wäre.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß unter den viviparen Mutationsformen der Gräser — es sind deren etwa 20 bekannt — drei verschiedene Abstufungen zu konstatieren sind: Nur gelegentlich vivipar auftretende Formen wie z. B. Phleum; 2. vivipare und samentragende Mutation in annähernd gleicher Verteilung, wobei natürlich je nach dem Standort auch die eine Form überwiegen kann; Beispiel Poa alpina; 3. allgemeines starkes Dominieren der viviparen Form, wie dies bei Poa bulbosa der Fall ist. Letzteres hängt offenbar damit zusammen, daß die Pflanze in der zwiebelartigen Bildung am Grunde der Achse ein Reservestoffmaterial besitzt, das z. B. der Poa alpina fehlt, und daher auf trockenen und nährstoffarmen Substraten noch nicht auch zur Aufgabe der vegetativen Vermehrung gezwungen wird.

Zusammenfassung.

1. Die sog. Hüllspelzen von Hordeum und verwandten Gattungen sind die Hälften der unteren Gluma.

2. Die lateralen Blüten sind durch reihenweise Übergänge mit den terminalen verbunden.

3. Die Änderungen der Grasblüte sind nicht durch Kontakt bedingt.

4. Die Lodiculae sind selbständige Blattbildungen und stellen das innere Perigon dar.

5. Das äußere Perigon ist die Palea superior.

6. Der Urtypus der Gramineen ist hexamer und entspricht dem Grundplan der Monokotyledonen; die polymeren Gräser sind Ableitungen dieses Typus.

7. Der dimere Typus ist durch Ablast des zweiten Staminalkreises und Abort eines der vorderen Blätter des ersten Kreises entstanden.

8. Das Pistill der Gramineen ist trikarpellar; es ist durch Vereinigung dreier ursprünglich getrennter Blätter ein Tripelblatt, bzw. bei vollständigem Aufgehen des dritten Fruchtblattes ein Doppelblatt.

9. Die viviparen Gräser sind erbliche, mehr oder minder konstante Mutationen, sog. Zwischenrassen.

10. Bei Kultur auf stickstoffarmen und trockenen Substraten treten Rückschläge der viviparen Formen zu den samentragenden ein.

Literatur.

Ascherson und Graebner, Synopsis, II, 1, 1898.

Behrens, Notiz zur Kenntnis der Grasblüte. Bot. Zeitung 1877, XXXV.

Brongniart, Description d'un nouveau genre de graminées du Brésil. Ann. sc. nat. 1851, XVI, 3. sér.

Čelakovsky, Über den Ährchenbau der brasilianischen Grasgattung Streptochaeta Schrad. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. d. Wiss. 1889.

Ders., Das Reduktionsgesetz der Blüten. l. c. 1894.

Doell, Untersuchungen über den Bau der Grasblüte. Jahresbericht Mannheimer Ver. f. Naturk. 1868, XXXIV und 1870, XXXVI.

Eichler, Blütendiagramme, I, 1875 und Nachtrag, II, 1878.

Engler, Die systematische Anordnung der monocotyledoneen Angiospermen. Abh. K. Preuß. Akad. 1892.

Gamble, The Bambuseae of British India 1896.

Goebel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. Pringsh. Jahrb. 1883, XIV.

Goebel ~~Ders.~~, Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora 1895, Ergänzungsband.

Hackel, Über das Aufblühen der Gräser. Bot. Zeitung 1880, XXXIII.

Ders., Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser. Engler's Jahrb. 1880, I.

Ders., Zwei Bildungsabweichungen am Pistill von Gräsern. Bot. Zentralbl. 1881.

Ders., Gramineae in Engler und Prantl. Nat. Pflanzenfam. 1887, II, 2.

Hochstetter, Die Graspflanze. Württemb. naturwissenschaftl. Jahresh. 1847 und 1848.

Ders., Nachträglicher Kommentar zu obiger Abhandlung. Flora 1848.

Hunger, Über einige vivipare Pflanzen. Rostocker Dissertation 1887.

Koernicke, Die Gattung Hordeum in bezug auf ihre Klappen und auf ihre systematische Stellung zu Elymus. Flora 1883.

Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntnis der Gerste 1888.

Nägeli, Über die Grasblüte (zur Kritik Roepers) in Schleiden und Nägeli, Zeitschr. f. wissenschaftl. Botanik 1846.

Nees von Esenbeck, Etwas über die Anlage einer dreizähligen Frucht bei den Gräsern. Linnaea 1830, V.

Ders., Über die Bedeutung der Schüppchen in der Grasblüte. l. c. 1833, VIII.

Payer, Traité d'Organogénie de la fleur 1857.

Roeper, Zur Flora Mecklenburgs 1844, II.

Rowlee, The morphological significance of the lodiculaes of grass. Bot. Gaz. 1898, XXV.

Schenck, Untersuchungen des Baues der Grasblüte. Verhandl. naturwissenschaftl. Ver. Preuß. Rheinlande 1867, XXIV.

Ders., Über die sog. Hüllspelzen und Elymus. Engler's Jahrb. 1907, XL.

Schmalhausen, Über die Grasinfloreszenzen (russisch).

Schroeter und Kirchner, Die Vegetationsverhältnisse des Bodensees 1902, II.

Schroeter, Das Pflanzenleben der Alpen 1906, 3. Lief.

Schumann, Blütenanschluß 1890.

Wakker, Viviparie bij grassen. Nederl. kruidk. Arch. 1891, V.

Walker, On the structure of the pistills of some grasses. Dissertat. der Univ. Nebraska.

Wigand, Beiträge zur Morphologie der Grasblüte aus deren Entwicklungsgeschichte in Botanische Untersuchungen 1854.

Tafelerklärung.

Fig. 1—9. **Hordeum distichum.**

Fig. 1. Dorsiventrale Anlage der Infloreszenz.

Fig. 2. Anlage des Ährchenkomplexes mit den Halbwülsten *d*, aus denen sich später Haupt- und Seitenährchen abgliedern.

Fig. 3. Primordien der Seitenährchen *s*.

Fig. 4. Anlage der Hüllspelzen *h*.

Fig. 5. Anlage der Palea inferior *pi*, der Palea superior bezw. ihrer Teilprimordien *ps* und der stamina *st*.

Fig. 6. Weiter entwickelte Infloreszenz mit den Seitenährchen; *fr* = Fruchtknoten, *Ar* = verkümmertes Ährchen; *Ar'* Seitenährchen des verkümmerten Ährchens.

Fig. 7. Hauptährchen mit dem Achsenhöcker *ax*, der Palea superior *ps* und den Staubblättern *st* von oben, die Hüllspelzen wegpräpariert.

Fig. 8 u. 9. Getrennte Anlage der Lodiculae *l*.

Fig. 10. Abgetrenntes Primordium eines Drillings von **Hordeum bulbosum;** *h* die einheitliche, den Hüllspelzen entsprechende Abgliederung.

Fig. 11. Weiter entwickelter Drilling von **Hordeum bulbosum;** Anlage der Hüllspelzen *h'* in den Seitenährchen, *h* seitliche Hälften der den sog. Hüllspelzen entsprechenden einheitlichen Gluma, *m* Mittelstück, das sich später häutig entwickelt.

Fig. 12. Hauptährchen von **Hordeum bulbosum** mit den getrennten Lodiculae *l* von oben gesehen; *h* = Hüllspelzen, hier durch Zerreißung des Mittelstückes vollständig getrennt, *ax* = Achsenhöcker.

Fig. 13. Hauptährchen von **Hordeum distichum** mit dem Achsenhöcker *ax* von vorne; Lodiculae noch nicht angelegt.

Fig. 14. Weiter entwickelter Ährchendrilling von vorne; Bezeichnungen wie oben, die mit ' bezeichneten Organe beziehen sich auf die Seitenährchen.

Fig. 15. Gipfel der Infloreszenz von der Seite; *gl r* = rudimentäre Gluma; *ps* = Palea superior.

Fig. 16. Desgleichen in einem weiter entwickelten Stadium; die Ausbildung eines Endährchens unterbleibt.

Fig. 17—19. Entwicklung der Seitenährchen; *v* = Vegetationspunkt; *h* = Hüllspelzen, *pi* = Palea inferior.

Fig. 20. Weiter entwickeltes Seitenährchen mit einer rudimentären Braktee *br*.

Fig. 21. **Oropetium Thomaeum;** *h* = untere äußere Gluma ungeteilt.

Fig. 22—24. **Elymus (Asprella) hystrix.**

Fig. 22. Endährchen; Glumae in normaler Stellung: *gl i* = untere Gluma, *gl s* = Rudiment der oberen Gluma.

Fig. 23. Dasselbe Endährchen von hinten gesehen.

Fig. 24. Seitenährchen mit den Hüllspelzen *h*.

Fig. 25—27. **Leymus (Elymus) arenarius.**

Fig. 25. Die Glumae *gl* in der normalen lateralen Stellung, aber mit starker Konvergenz nach vorne; Endährchen mit dem Rudiment einer axillären Sprossung *sp*.

Fig. 26. Seitenährchen von vorne.

Fig. 27. Dasselbe Ährchen von hinten.

Fig. 28—33. **Zea mays.**

Fig. 28 u. 29. Anlage und Entwicklung der zweiten unteren Blüte *fl* 2.

Fig. 30. Anlage der Palea superior *ps* in zwei weit voneinander getrennten Primordien *ps*; in der unteren Blüte *l* = Lodiculae.

Fig. 31. Anlage des dritten Staubblattes.

Fig. 32. Annäherung der beiden getrennt entstehenden Lodiculae *l*.

Fig. 33. Verschmelzung der beiden gegen einander wachsenden Teilprimordien der Palea superior *ps*.

Fig. 34—35. **Setaria viridis.**

Fig. 34. *fl* 2 = Primordium der unteren verkümmernden ♂ Blüte; kein Achsenhöcker sichtbar.

Fig. 35. Eine Blüte mit deutlichem Achsenhöcker von oben.

Fig. 36. **Setaria italica;** *fl* 2 = Anlage der unteren Blüte, *ax* = Achsenrudiment, *b* = Borsten, *f* = fertiles Ende einer Achse zweiter Ordnung.

Fig. 37—39. **Paspalum distichum.**

Fig. 37. *gl* die beiden Gluma, von denen die eine kleinere von der anderen eingeschlossen wird.

Fig. 38 u. 39. Blüten in zwei verschiedenen Stadien von oben gesehen; kein Achsenende sichtbar.

Fig. 40. **Panicum sanguinale;** Blüten von oben, die getrennte Anlage der Lodiculae zeigend.

Fig. 41. **Pennisetum verticillatum;** *fl* 2 = untere Blüte, *f* = fertile Enden der Achsen zweiter Ordnung; *b* = Borsten.

Fig. 42—43. **Alopecurus geniculatus.**

Fig. 42—43. Dorsiventral-zweizeilige Anlage der Infloreszenz in zwei verschiedenen Entwicklungsstadien.

Fig. 44. Blüte von **Melica altissima** mit den nahe aneinander liegenden, aber getrennten Lodiculae *l*.

Fig. 45—50. **Hierochloa australis.**

Fig. 45—46. Dimere Endblüten mit verschiedener Ausbildung des Achsenendes *ax*.

Fig. 47. Trimere Endblüte mit Achsenhöcker *ax*.

Fig. 48. Endblüte mit Achsenhöcker, dimer, Seitenblüten normal.

Fig. 49 u. 50. *ax* und *flax* = rudimentäre Blüten an dem Achsenrudiment.

Fig. 51—52. **Phippsia algida.**

Fig. 51. *h* = Hüllspelzen, *ax* = Achsenrudiment; auch das dritte hintere Staubblatt ist entwickelt.

Fig. 52. Ein ähnliches Ährchen von hinten.

Fig. 52. **Coleanthus subtilis;** zwei Stamina *st*, kein Achsenhöcker keine Glumae.

Fig. 54—56. **Phalaris canariensis.**

Fig. 54. *ax* = nicht zur Blütenbildung verbrauchtes Stück des Vegetationspunktes, das aber später nicht mehr sichtbar ist.

Fig. 55. Scheinbar terminale Blüte mit unsymmetrischem Vegetationspunkt.

Fig. 56. Blüte von oben mit ausnahmsweise entwickelter dritter Lodicula *l* 3; die eine der beiden hinteren Lodiculae abortiert.

Fig. 57. **Maillea crypsoides;** dimere Terminalblüte, *l* = die eine der beiden hinteren Lodiculae, die andere ist abortiert.

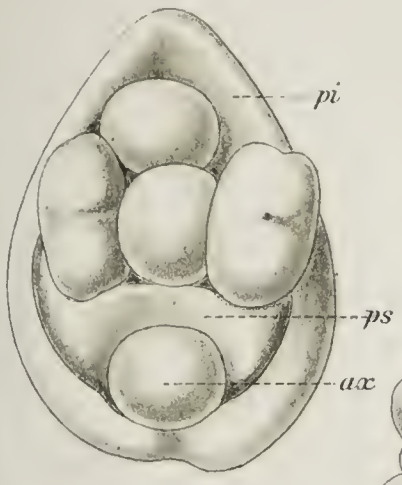
Fig. 58—59. **Oxythenanthera abyssinica.**

Fig. 58. Staubblattröhre *t* der oberen Blüte: Griffel *gr* völlig eingeschlossen.

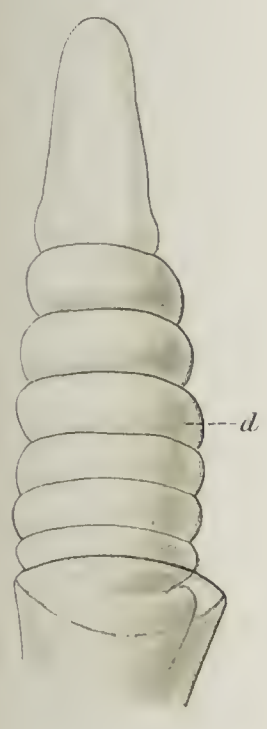
Fig. 59. Desgleichen von der unteren Blüte mit kurzer Staubblattröhre *t* und langem Griffel *gr*.

Künstlerische Ausführung sämtlicher Zeichnungen von Dr. G. Dunzinger, München.

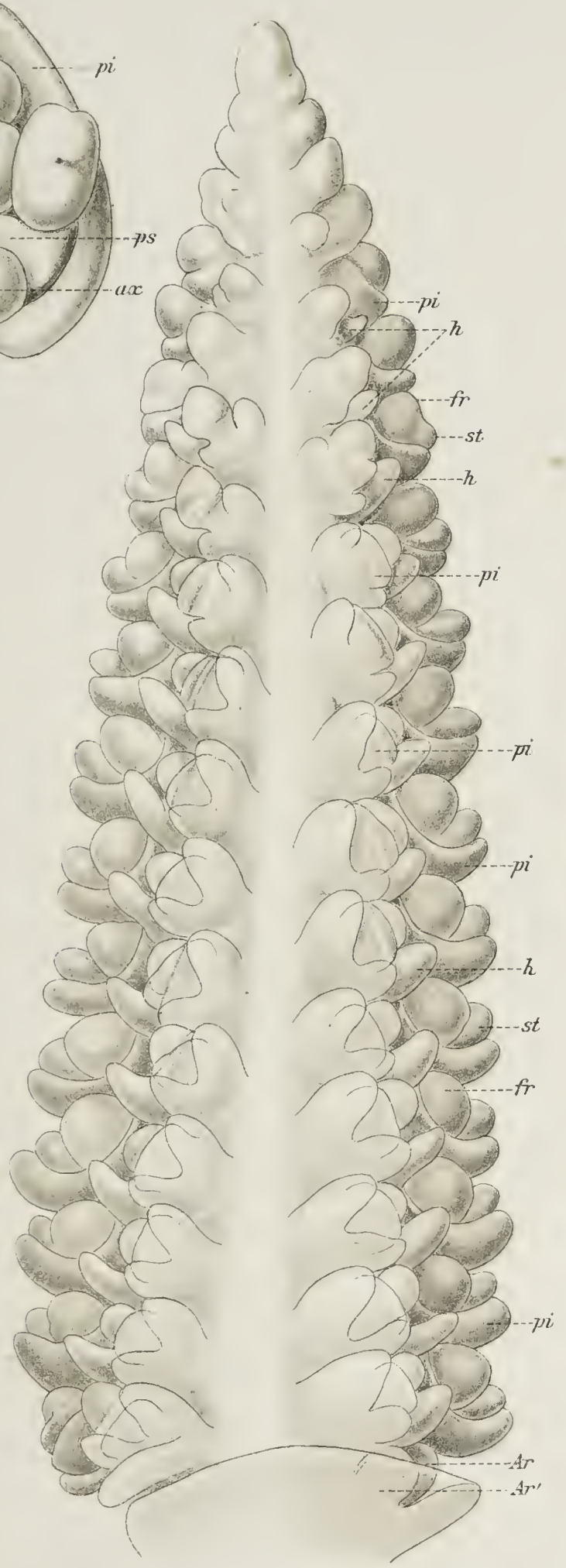
1.



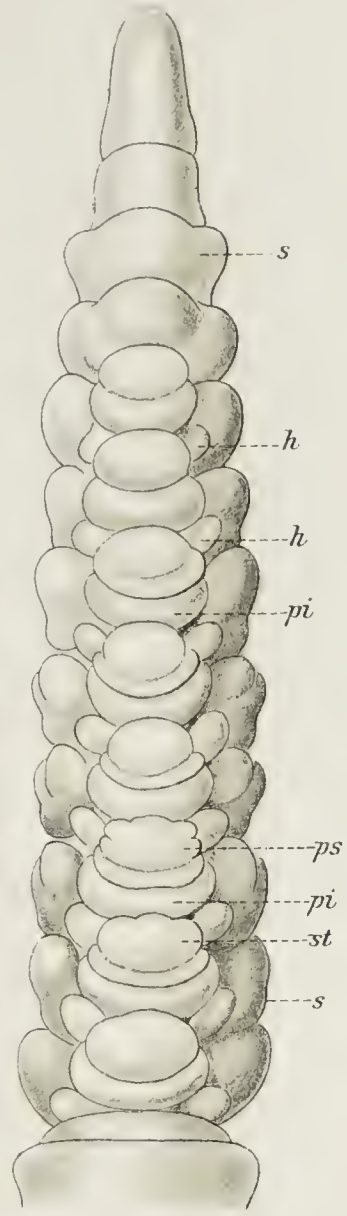
7.



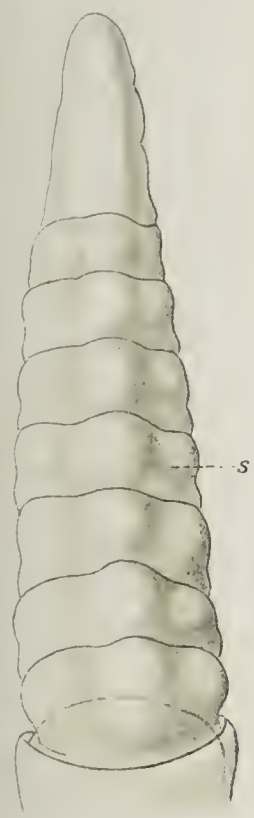
2.



6.

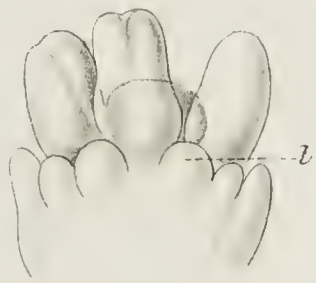


5.

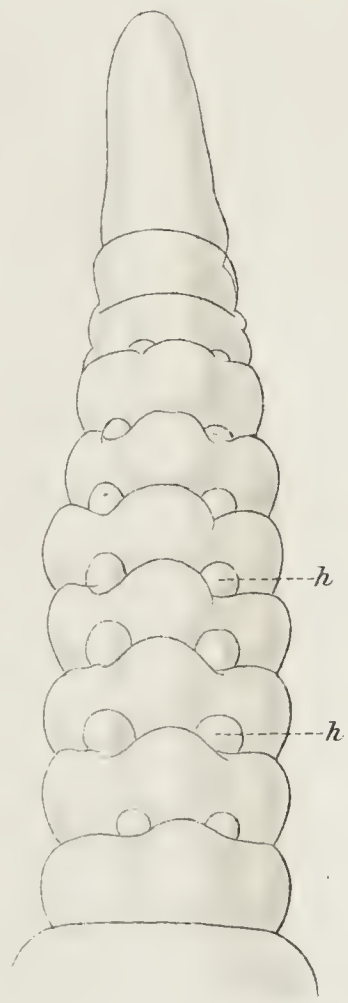


3.

8.



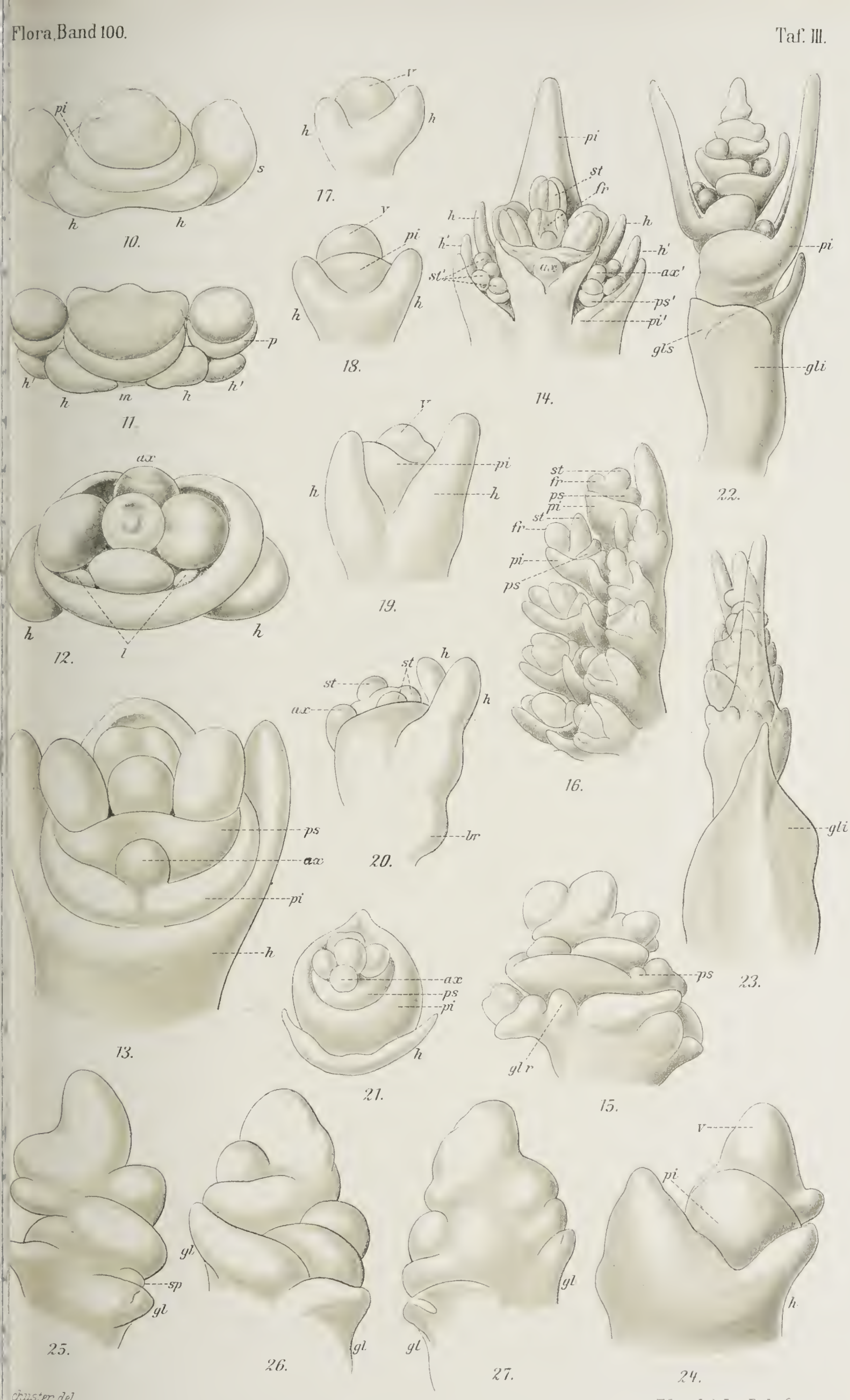
9.



4.

Schuster del. E. Lange, Lith. Inst. Berlin S.

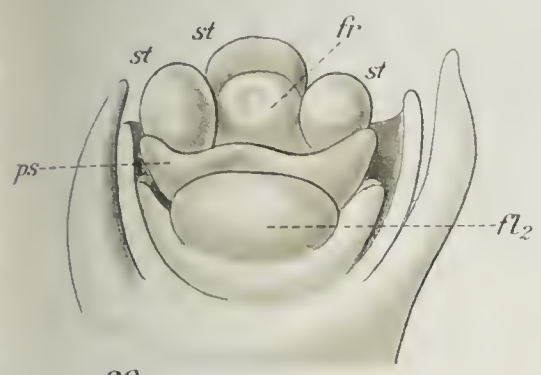
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



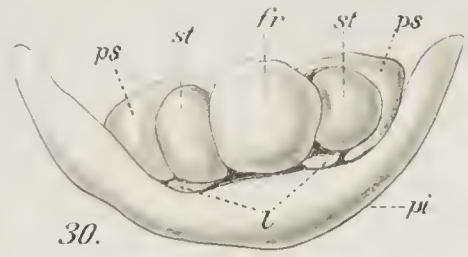
chuster del

E. Laue, Lith. Inst. Berlin S.

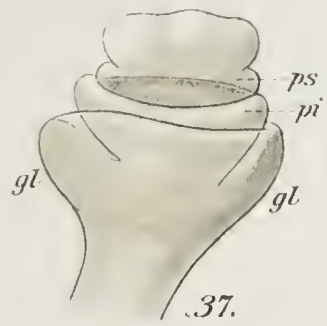
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



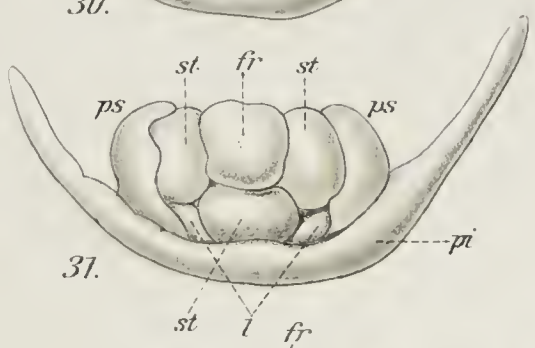
28.



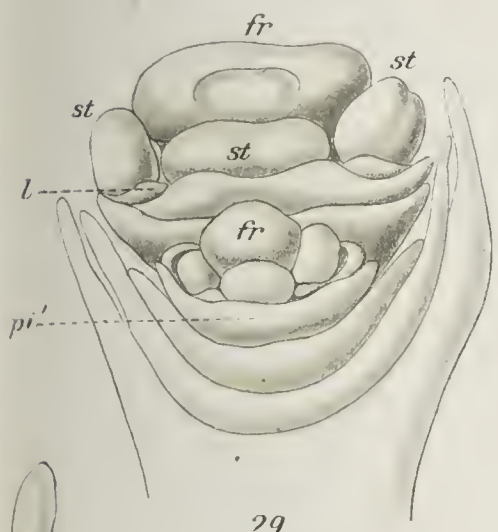
30.



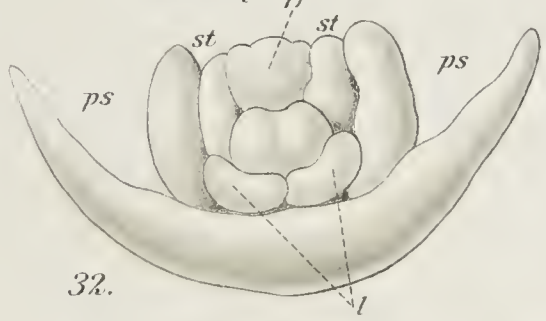
37.



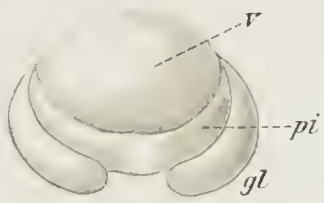
31.



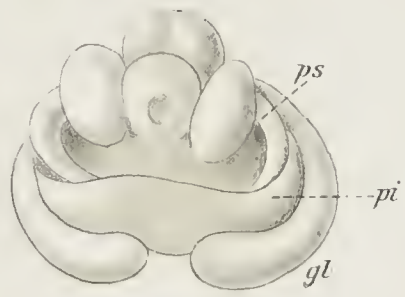
29.



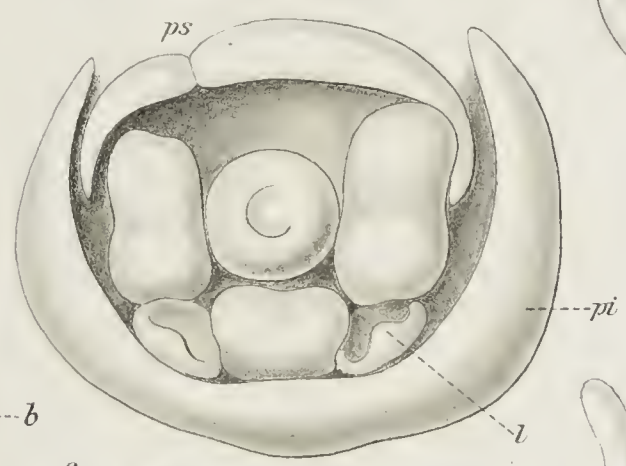
32.



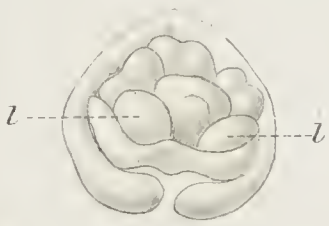
38.



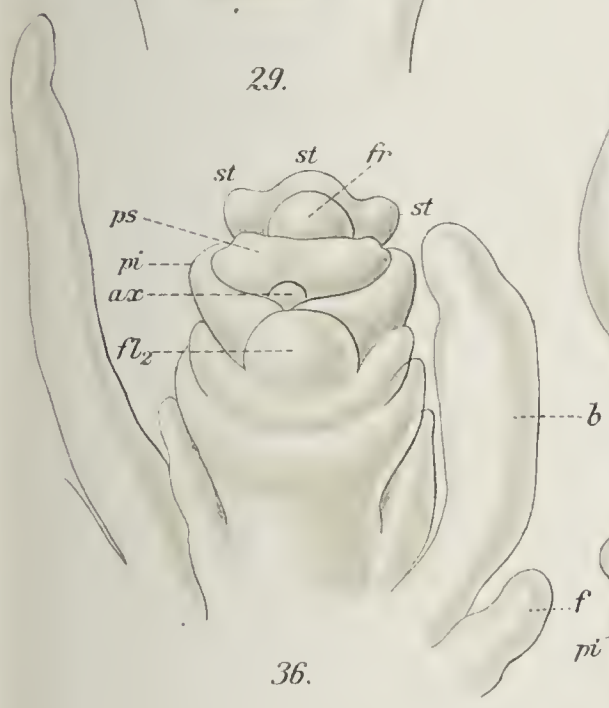
39.



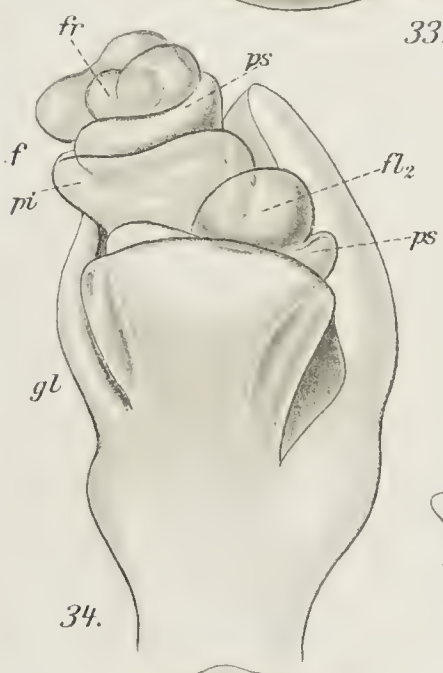
33.



40.

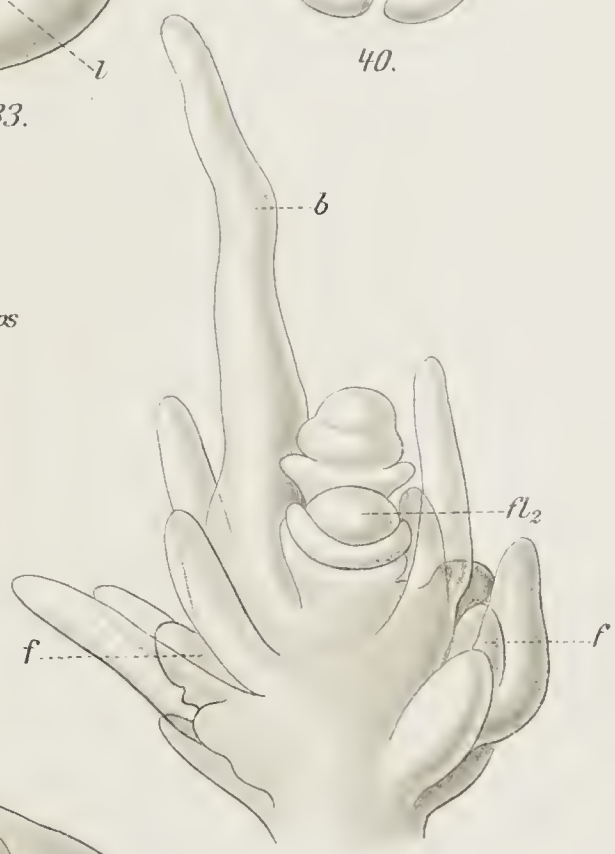


36.

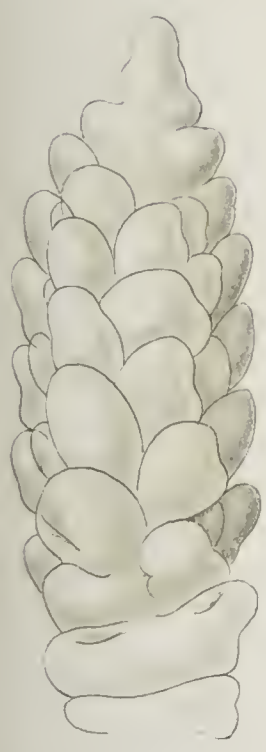


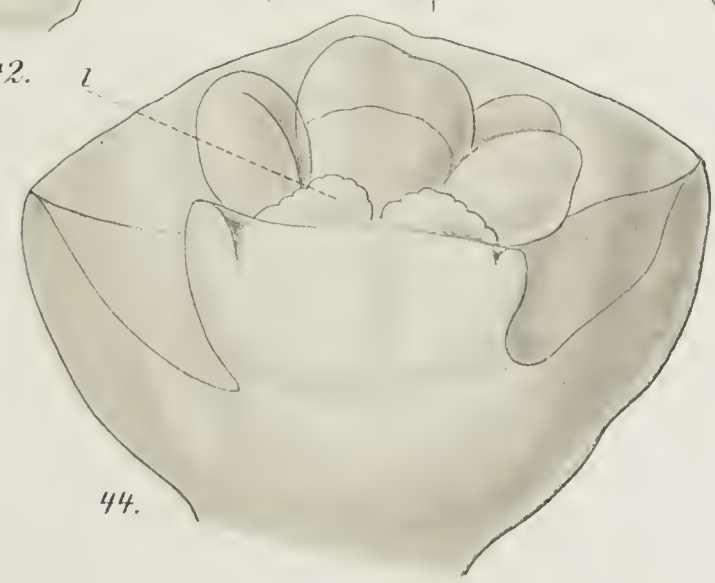
34.

42.

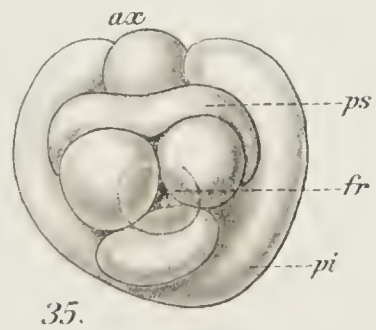


41.


43.



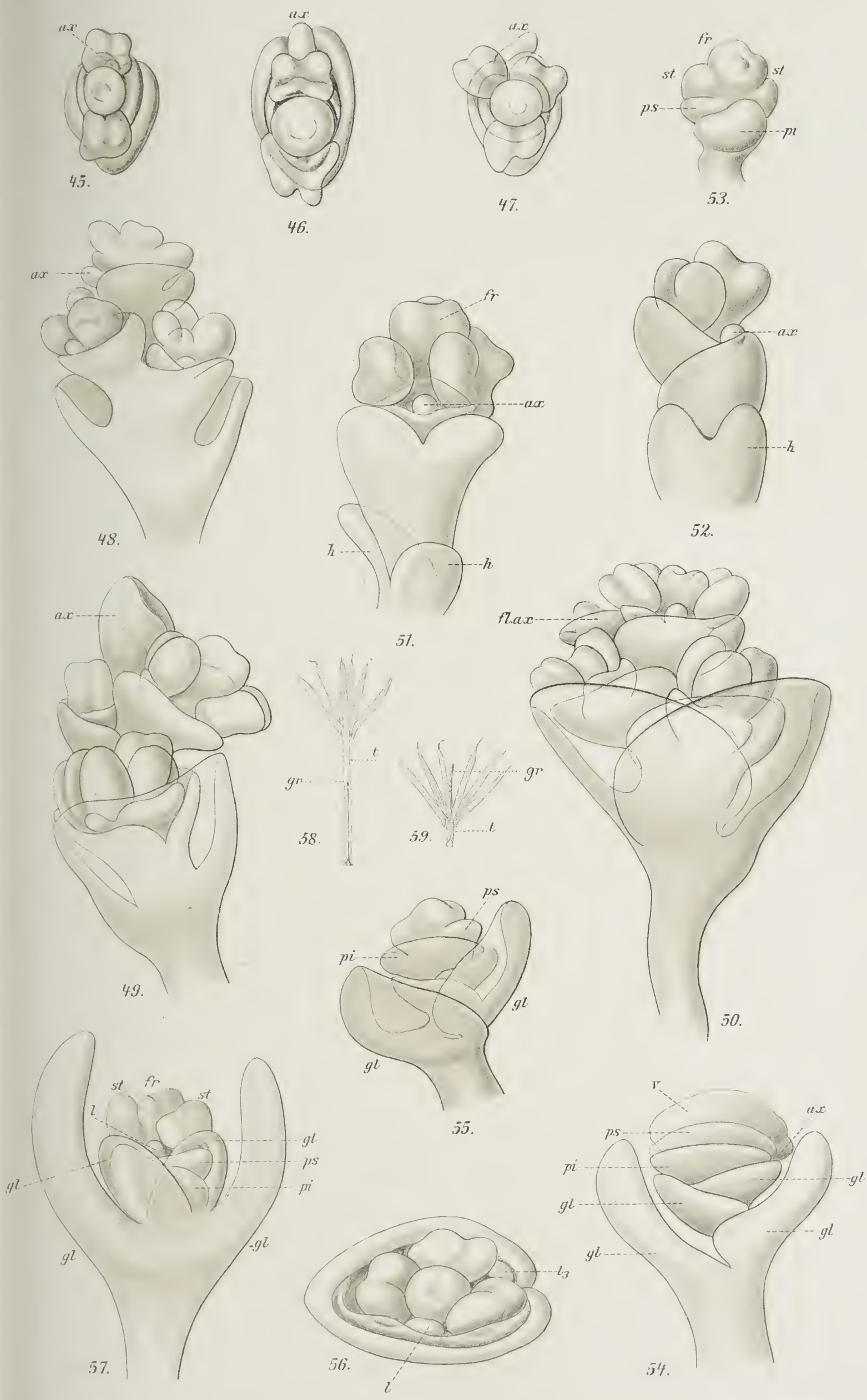
44.



35.

Schuster del. E. Laue, Lith. Inst. Berlin S.

Verlag von Gustav Fischer in Jena



Schuster del. E. Laue, Lith. Inst. Perthr. S.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.