

Bemerkungen über System, floristisches Vorkommen und Gliederung der Wuchsformen bei den Cyperaceengattungen auf Grund des Werkes: J. BEWS, Studies in the ecological evolution of the Angiosperms¹⁾

Von H. PFEIFFER

Über die Gliederung und die Grundgedanken dieses Werkes habe ich bereits kurz referiert²⁾. Danach hat Verf. seine genetischen Untersuchungen an der süd-afrikanischen Flora³⁾ nunmehr in den Grundlinien auf die übrige Vegetationswelt übertragen. Schon früher betrachtete er als ursprüngliche Formationen den feuchten, tropischen Regenwald sowie die Ufer- und Sumpfvvegetation, in etwas geringerem Grade auch die ganze montane Pflanzenwelt. Dagegen sollen xerophile Gebüschformen sowie die Pflanzen der Halbwüsten, Wüsten und Steppen neuere Bildungen darstellen, ebenso wie die als jüngste Progression aufgefaßten Annuellen. Die mehr xerophilen Gramineen werden in dieser Hinsicht mit den meistens hygrophilen Cyperaceen verglichen. In dem neuerdings entstandenen Buche⁴⁾ wird der synthetische Weg zum ökologisch begründeten Pflanzensystem weiter ausgebaut⁵⁾. Über die statischen Vergleiche der fossilen mit rezenten Typen nach Größe, Randbeschaffenheit und Wassergehalt der Blätter, sowie nach der Holzstruktur (S. 1—21) mag hier nicht geurteilt werden. Ebenso seien die Kapitel über die klimatische Differenzierung infolge trockenerer und kälterer Bedingungen, bei relativ beständigen Verhältnissen auch infolge der Einflüsse von der umgebenden Organismenwelt („biota“) hier nicht nochmals inhaltlich wiedergegeben. Schließlich seien die parallelen Entwicklungslinien bei Archichlamydeen, Sympetalen und Monokotylen (S. 22—61)⁶⁾, ebenso wie der Versuch des Verf. (S. 63—163), im Anschlusse an RAUNKIAER⁵⁾ ein System der pflanzlichen Wuchsformen zu bekommen, von mir nicht beachtet. Auch auf die Besprechung der pflanzlichen Habitusformen und die Gliederung der LINNÉ'schen Spezies in habituell verschiedene Oekotypen⁶⁾ kann ich hier nur kurz hinweisen, da ich auf diesen Teil des Werkes später noch zurückzukommen beabsichtige. Dafür aber seien das ökologische Differenzierungsprinzip in seiner Anwendbarkeit auf die dem Ref. am besten bekannten Verhältnisse bei den *Cyperaceen* und die Gliederung nach Wuchsformen bei derselben Familie untersucht.

Die nicht nur vom Verf., sondern häufig in der Literatur angenommene *Differenzierung durch klimatische Faktoren* ist, wie vorausgesetzt werden mag, natürlich nur so zu verstehen, daß die daraus resultierende Formbildung nicht in einem Neuerwerb der betr. Merkmale, sondern in einer Umstellung eines bereits vorhandenen Mechanismus besteht. Das gilt allgemein für das Wesen

der klimatischen Formbildung durch Eroberung trockenerer und kälterer Standorte überhaupt, wie für die Erhaltung an montanen Wohnplätzen⁷⁾.

Schon nach oberflächlicher Beurteilung scheint Verf. zu seinem Urteil: „The history of the Glumiflorae illustrates our general theory of response to increasing aridity and lower temperatures exceedingly well in all its details“⁸⁾ hauptsächlich durch Hinzunahme der sehr viel größeren Fam. der Gramineen gekommen zu sein. Die bekannte Ansicht⁹⁾, nach welcher die Monokotylen durch Selbstanpassung an einen „moist or aquatic habit“ entstanden seien, läßt die durchgängig hygrophilen Cyperaceen gegenüber den echten Gräsern als mindestens relativ primitiv erscheinen, obgleich dazu die weitgehende Sexualdifferenzierung nach Achsen verschiedener Ordnung¹⁰⁾ eigentlich schlecht passen will. Gegenüber den Juncaceen, welche sich erst wenig vom Typus der Monokotylen entfernt haben können, sind die Cyperaceen in phytographischer Hinsicht offenbar reduzierte Typen und müssen sohin unter den Monokotylen eine phylogenetisch fortgeschrittene Stufe, entsprechend der Geschlechtertrennung sogar eine höhere als die *Gramineen* bekommen¹¹⁾. Mag nun aber auch die verwandtschaftlich Stellung der beiden großen Glumiflorenfamilien heute noch nicht genügend erforscht sein¹²⁾, um auf Grund der herrschenden Anschauungen einen Maßstab für die Theorie des Verf. zu bekommen, so erkennt doch letzterer selber längst³⁾, daß „marschige und Wasserpflanzen“, als welche uns die Cyperaceen häufig entgegentreten, bis zu einem gewissen Grade von klimatischer Differenzierung unabhängig bleiben¹³⁾. Der Grund für die zu erschließende *Gruppierung der beiden Glumiflorenfamilien*, wie sie aus manchen Stellen des Werkes herausgelesen werden könnte, entfällt aber auch, da Verf.¹⁴⁾ die umstrittenen Urtypen der Cyperaceen selbst nicht unter Gramineen suchen will. Es muß uns daher genügen, innerhalb der Cyperaceen selbst Anklänge an die ökologische „Entwicklungstendenz“ aufzusuchen.

In dieser Hinsicht möge zuerst die *systematische Gliederung einiger Gattungen* betrachtet werden. Die Arten von *Cyperus* (s. lat.) und verwandter Genera gelten dem Verf. wegen ihrer Bevorzugung der tropischen und feuchten Gebiete als relativ primitiv. Die Gattung *Cyperus* s. lat. (einschließlich *Pycneus* Beauv., *Juncellus* C. B. Clarke, *Mariscus* Gaertn. und *Torulinium* Desv.) umfaßt meist ausdauernde, ziemlich selten einjährige Pflanzen, die nur in geringer Zahl auch in gemäßigten und überhaupt nicht in kalten Regionen auftreten. Die Vertreter von *Pycneus* Beauv. finden wir¹⁵⁾ an den Rändern von Gewässern, in austrocknenden Sümpfen und auf nassen Feldern, seltener (*P. Mundtii* Nees) auf Waldwiesen. Aber schon die Arten von *Cyperus* s. str. sind gesammelt worden teils in Sümpfen oder fließendem Wasser (*C. radiatus* Vahl, *C. exaltatus* Retz., *C. grandis* C. B. Clarke, *C. auricomus* Spreng.) — oft dort Polster (*C. nudicaulis* Poir.) oder schwimmende Inseln (*C. colymbetes* Kotschy et Peyr.) bildend — oder am Meeresstrande (*C. prolifer* Lam.), in Sümpfen oder als Dünenpflanze (*C. maritimus* Poir.), teils auf feuchten Äckern (*C. amabilis* Vahl, *C. uncinatus* Poir., *C. Haspan* L., *C. compressus* L., *C. esculentus* L., *C. longus* L.), auf feuchten Felsen (*C. Teneriffae* Poir.) oder grasigen Abhängen (*C. tenax*

Boeck., *C. rigidifolius* Steud.), teils aber auch auf sonnigem Waldboden, am Strande und in der Steppe (*C. compactus* Lam., *C. Fenzlianus* Steud.) oder sogar auf den trockenen, buschigen Weidesteppen (*C. sphaerocephalus* Vahl). Vertreter von *Mariscus* Gaertn. finden wir wiederum in Flüssen und Sümpfen (*M. hemisphaericus* C. B. Clarke) oder Gräben (*M. Sieberianus* Nees, *M. macer* Kth.) oder auf Bergwiesen oder an feuchten Grasplätzen (*M. Dregeanus* Kth., *M. Kerstenii* C. B. Clarke) bzw. im feuchten Gebüsch (*M. Schimperi* Hochst.) oder an Waldrändern (*M. vestitus* C. B. Clarke). Diese Beispiele ließen sich nun noch beliebig vermehren. Besonders auffällig ist die Unmöglichkeit einer systematischen Gliederung der Arten nach einem Prinzip der ökologischen Differenzierung bei den von den Tropen bis in gemäßigte und teilweise sogar arktische Gebiete versprengten Gattungen *Heleocharis* R. Br. und *Scirpus* L. (s. lat.) zu erkennen. Dahin gehört aber z. B. auch, wenn innerhalb der Gattung *Scleria* Berg., deren meiste Arten auf feuchten Wiesen und hier besonders am Laufe von Gewässern und oft in Sümpfen, auch im Gebirge allgemein an sehr feuchten Plätzen wachsen, andererseits auch Formen keiner besonders hohen Differenzierung an trockeneren Stellen und im lichten Buschwalde (*Scl. foliosa* A. Rich.) zeigen. Ebenso ist denn auch die Gattung *Carex* nicht immer hygrophil (nach ihrer Organisationshöhe sollte sie das eigentlich überhaupt nicht mehr sein!), sondern tritt auch an trockenen Plätzen und dann oft als Waldpflanze (*C. echinoclhoe* Kunze) auf, ohne daß in solcher Hinsicht gerade höher stehende Arten abweichen. Mag nun in seltenen Fällen dafür die fehlende Einmütigkeit in der Begrenzung der Gattungen die Schuld tragen können¹⁶⁾, so finden sich doch auch bei engerer Fassung der Gattung *Fimbristylis* Vahl neben vielen hygrophilen Arten feuchter Wiesen, freilich auch sandiger Flußufer (*F. dichotoma* Vahl), austrocknender Sümpfe (*F. complanata* Link) und Lagunen (*F. ferruginea* Vahl) auch Vertreter meso- oder gar xerophiler Örtlichkeiten, wie bei den dahin gehörigen Pflanzen von Dünen und relativ dünnen Sandfeldern (*F. obtusifolia* Kth.), und ähnlich verschiedene und beinahe häufig trockene Standorte bevölkern die Arten der verwandten Gattung *Stenophyllus* Raf. (hier auch Formen mit xerophiler Tracht an feuchten Standorten!), *Tetraria* Beauv., *Eriospora* Rich., *Schoenodendron* Engl. u. a. Auch bei der großen Mehrzahl der *Cyperaceen*, die hygrophil leben, braucht die Tracht nicht immer den Standort zu kennzeichnen. In dieser Hinsicht ist wohl am bemerkenswertesten die Gattung *Fuirena* Roth., von der die meisten Formen trotz Vorkommens in Sümpfen oder an deren Rande ein dichtes Haarkleid tragen (beinahe ein Gattungsmerkmal!). Recht deutliche Verhältnisse ergeben sich auch bei Betrachtung der von G. KÜKENTHAL¹⁶⁾ besorgten Gliederung der größten Gattung, *Carex* L., von welcher ganze Sektionen eine deutliche Bevorzugung bestimmter Örtlichkeiten zeigen, ohne daß daraus auf ihre systematische Folge geschlossen werden könnte. So gibt es in sumpfigen Niederungen die meisten Vertreter der *Acutae* Fries, sowie der *Physocarpae* Drejer und *Paludosae* Fries. Viele Arten der *Atratae* Kth. und der entfernt stehenden *Frigidae* Fries leben nahezu sämtlich alpin oder subalpin. Zahlreiche Formen der weit auseinander stehenden Sektionen *Muchlenbergianae* Tuckerm.,

Montanae Fries und *Hymenochlaenae* Drejer bevorzugen trockenen Waldboden. und eine große Reihe von Typen der *Physodeae* Christ wie einzelne der verwandten *Divisae* Christ, aber auch viele Arten der entfernt aufgeführten *Lamprochlaenae* Drejer und der *Spirostachyae* Drejer sind Steppenbewohner.

Da wir also innerhalb der Gattungen durch Anwendung des einfachen Prinzips der ökologischen Differenzierung nicht zu einer Gliederung nach der natürlichen Verwandtschaft gelangen, müssen wir schon an die *von den Gattungen zumeist bewohnten Örtlichkeiten* denken. Da fällt uns dann anfangs die Gleichförmigkeit der meisten Arten der Familie mehr als eine gegnerische Scheidung auf. Daß eine solche in großen Zügen überhaupt erkennbar wird, ist bei der weiten Verbreitung der Cyperaceen nicht so verwunderlich. Als teilweise tropisch oder teilweise subtropisch und zugleich hygrophil, d. h. primitiv i. S. des Verf., sind etwa zu nennen: *Cyperus* s. lat., *Fimbristylis* Vahl, *Lipocarpa* R. Br., *Pleurostachys* Brongn., *Remirea* Aubl., *Oreograstis* K. Schum., *Ptychocaryum* R. Br., *Diplasia* Rich., *Capitularia* Valck.-Sur., *Syntrinema* Radlk. et H. Pfeiff., *Mapania* Aubl., *Thoracostachyum* Kurz, *Hypolytrum* Rich., *Mapaniopsis* C. B. Clarke, *Scleria* Berg., *Acriulus* Ridl., *Schoenodendron* Engl., *Lagenocarpus* Nees s. lat.¹⁷⁾, *Becquerelia* Brongn.¹⁸⁾, *Trilepis* Nees u. a., d. h. mit Ausnahme der *Cladieae* Nees und *Cariceae* Nees (ampl. Koch) finden wir an jenen Örtlichkeiten *einzelne Gattungen sämtlicher Triben*. Schon die zuletzt genannten *Sclerieen* wollen nicht recht in die schematische Auffassung passen, und kein Phytograph wird die Gruppe der *Mapanieae* C. B. Clarke (mit *Mapaniinae* H. Pfeiff., *Syntrinemiinae* H. Pfeiff. und *Chrysitrichiinae* Nees)¹⁹⁾ für primitiv halten wollen, mag auch die Literatur über die Zurechnung bestimmter Gattungen (*Hypolytrum* L. C. Rich.) noch Ungleichheiten aufweisen. Andererseits zeigen allerdings gegenüber den *Mapaniengattungen* die auf Steppen und verwandten Örtlichkeiten Australiens und Südafrikas²⁰⁾ beschränkten Gattungen *Chorisandra* R. Br. und *Chrysithrix* L. und in kaum geringerem Maße die monotypische *Exocarya* Benth. auch in phytographischer Hinsicht progressive Eigentümlichkeiten¹⁹⁾. Zu einem großen Teile tropisch oder subtropisch ist aber auch *Rhynchospora* Vahl. im tropischen und außertropischen Gebiete Nordamerikas mannigfaltig entwickelt *Gahnia* J. R. et G. Forst. und die verwandte Gattung *Cladium* P. Br., sowie *Lepidosperma* Labill. und *Tricostularia* Nees, die sämtlich ihr Hauptverbreitungsgebiet in der Australischen Pflanzenprovinz haben, freilich in einzelnen Arten auch bis ins tropische Asien reichen, können auch wegen phytographischer Eigentümlichkeiten als fortgeschritten gelten. Auch die Stufenfolge innerhalb der *Scirpeen* von den tropischen *Fimbristylis* Vahl und *Stenophyllus* Raf. zu den südafrikanischen und nur teilweise tropischen Arten von *Ficinia* Schrad. (s. lat.)²¹⁾ und *Fuirena* Rottb. und weiter zu den Formen der gemäßigten Zone bei *Eriophorum* L. — hier auch einzelne in Mooren und Bächen montan bis zum Himalaja und nach Malakka — läßt sich phytographisch stützen, wenn man einmal die von den Tropen bis ins arktische Gebiet verbreiteten Gattungen *Heleocharis* R. Br. und *Scirpus* L. (s. lat.) nicht beachten will. Damit würde dann auch die Stellung der tropisch weit verbreiteten *Lipocarpa* R. Br. zu der ebenfalls dort

heimischen, aber mit der Sekt. *Kyllingioides* Benth. auch das wärmere und gemäßigtere Amerika bevölkernden Gattung *Ascolepis* Nees stimmen. Auf die Möglichkeit der Anwendung des ökologischen Prinzips auf die *Cariceengattungen* hat Verf. selber aufmerksam gemacht¹⁹⁾.

Zusammenfassend ist also festzustellen: das *Auftreten tropischer oder subtropischer Gattungen fast in allen Triben* der Familie; das *Vorkommen fortgeschrittener Gattungen* einzelner Gruppen zuweilen *an weniger hygrophilen Standorten und außerhalb der Tropen*; die *Zurechnung der meisten Gattungen feuchter und tropischer Standortbedingungen zu den primitiveren Triben* — d. h. im ganzen eine beschränkte Bestätigung des ökologischen Prinzips. Aber die zahlreichen Unstimmigkeiten, die wohl auf den zumeist hygrophilen Charakter der *Cyperaceenformen* zurückzuführen sind, tragen doch ein derartiges Unsicherheitsmoment hinein, daß schwerwiegende Schlüsse besser nicht auf das Prinzip gegründet werden. Man kann deshalb verschiedener Meinung sein, ob man die *Mapanieen*¹⁸⁾ zwischen die *Sclerieen* s. lat. (incl. *Bisboeckeleriinen*) und die *Cariceen* stellen soll, wofür sich auch andere Gründe beibringen lassen. Nach der ökologischen Differenzierung dürften aber sicher die *Sclerieengattungen* primitiver sein als manche *Rhynchosporoideen* der Triben *Cladieae* und *Lepidospermeae*. Doch wird auch BEWS die Anwendung des Prinzips nicht überspannen wollen, muß man doch damit rechnen, daß in dieser wie in vielen andern Hinsichten die Pflanzen auch einmal den rückläufigen Weg beschritten haben könnten, indem es unter relativ zureichenden Bedingungen zu einer erneuten Besiedelung von Gelände gekommen sein könnte, das mit vorangeschrittener Progression bereits verlassen worden war²²⁾.

Interessant wäre es gewesen, wenn man durch das ökologische Gruppierungsprinzip eine *Entscheidung in der umstrittenen Stellung* von *Oreobolus* R. Br.²³⁾ hätte treffen können. Deren Infloreszenzen kommen wegen der spelzenartigen, spät abfallenden „Blütenhülle“ phytographisch dem hypothetischen Schema der *Cyperaceenblüte* außerordentlich nahe. Wir finden die Arten jedoch als Polsterpflanzen wohl ziemlich mesophilen Untergrundes in den südamerikanischen Anden, auf den Hawaii-Inseln und in Australien nebst Neu-Seeland. Die Unsicherheit der systematischen Stellung, die sich auch in der Zurechnung zu einem besonderen Tribus äußert²⁴⁾, wird somit nicht behoben. Einen Aufschluß durch das ökologische Anordnungsprinzip möchte man auch für die Stellung der monotypischen Gattung *Dulichium* L. u. C. Rich. wünschen, die heute nur von „wet places“ im östlichen Nordamerika (von Neuschottland bis Ontario und Minnesota), daneben aber aus interglazialen Torf von Dänemark und Norddeutschland bekannt ist; die richtige Stellung der Gattung²⁵⁾ kann aber nicht durch Untersuchung der ökologischen Verhältnisse entschieden werden.

Von viel allgemeinerer Anwendbarkeit ist aber die von BEWS gegebene *Klassifizierung der pflanzlichen Wuchstypen*, insbesondere der Grasformen. Gerade weil sich dieser Pflanzentypus erfolgreich bis zur völligen Beherrschung ausgedehnter Gebiete der Erdoberfläche entwickeln konnte, ist die Analyse der

floristischen und ökologischen Differenzierung der Graswuchsformen von so großer Bedeutung. Bei der vorangehenden Übersicht über die *allgemeine Verbreitung der Grasgebiete auf der Erde* ist die Scheidung zwischen den beiden Glumiflorenfamilien nicht vorgenommen worden, hat Verf. auch in erster Linie an die *Gramineen* gedacht¹⁶). Eine ähnliche Übersicht der *Cyperaceen* steht wohl überhaupt noch aus trotz gewisser Ansätze dazu (hauptsächlich bei den mitteleuropäischen Vertretern) in der Frage der Verteilung auf die gewöhnlich unterschiedenen Pflanzenvereine. Wenn nämlich auch das eigentliche Gebiet der Familie die zu den Pflanzengemeinschaften mit langsamwüchsigen Formen gerechneten Heidemoore oder — soweit nährstoffreicherer Boden vorliegt, der ein schnelleres Wachstum der Pflanzentypen ermöglicht — die Wiesenmoore und Sümpfe mit feuchtigkeitsreichem Boden bilden, so finden wir *Cyperaceen* doch auch an kahlen Ufern und ausgetrockneten Teichen, sowie stark untermischt auf mäßig feuchtem Boden selbst guter Futterwiesen und trockener Weiden, schließlich vereinzelt in lichten Wäldern und außerhalb Mitteleuropas selbst auf Steppen und Savannen. Im einzelnen aber ist die *Cyperaceenflora* der einzelnen Landstriche kaum schon genügend verglichen, um gewissen Regionen bestimmte Gattungen als die überwiegenden zuzuweisen; Einzelheiten zu dieser Frage seien einer späteren Untersuchung vorbehalten. Unterscheiden wir nach einem stark vereinfachten Schema 1. die *Wiesen* hauptsächlich der gemäßigten Zone, die erst infolge geselligen Vorkommens von rasenbildenden *Gramineen* zustande kommen, 2. die *Savannen* der warmen und heißen Länder mit eingeschlossener spärlicher Baumvegetation und 3. die *Grassteppe*, die wegen der Trockenheit des humusarmen Bodens und wegen der Kürze der Vegetationszeit relativ grasarm ist, mindestens keine rasenbildenden Formen aufweist, so ist der erste Formationstypus relativ reich an *Cyperaceen* (in Mitteleuropa hauptsächlich: *Heleocharis palustris* R. Br., *Scirpus maritimus* L., *Blymus compressus* Panz., *Carex intermedia* Good., *C. contigua* Hoppe, *C. vulpina* L., *C. caespitosa* L., *C. glauca* Murr. und *C. pallenscens* L.), der zweite besteht in Afrika und Asien zwar größtenteils aus *Gramineen*, weist aber in Südamerika auffallend oft auch *Cyperaceen* (vielfach Vertreter von *Kyllinga* Rottb.) auf, wie denn auch der dritte Typus solche kennt.

Eine sehr geringe Mannigfaltigkeit kennzeichnet die *Wuchsformen des Sauergrasstypus*. Bei den *Gramineen* unterscheidet BEWS holzige Formen, Schilfrohrtypen, wuchernde Hygrophyte, mesophyte und schließlich xerophyte Straußgräser einerseits, sowie bodenbildende Formen, psammophile Typen, schattenliebende und dabei kletternde Kriecher und schließlich Annuelle als die jüngste Progression. Die holzigen und Schilfrohrformen sind ebenso wie die bodenbildenden und in wenig geringerem Grade die psammophilen Typen die primitiveren, die mesophyten und erst die xerophyten Straußgräser gleich den kletternden Kriechern die fortgeschritteneren Wuchsformen. Bei dieser Auffassung wäre die große Mehrzahl der *Cyperaceen* gegenüber dem *Gramineentypus* primitiv (s. dazu die obigen Ausführungen über die Stellung der beiden Familien zueinander!). An holzigen Formen sind freilich nur *Schoenodendron* Engl. sowie die von mir¹⁷) zu *Lagenocarpus* Nees (s. emend.) gezogene Gattung *Cephalocarpus* Nees zu

nennen; als primitiv aber können beide keineswegs gelten. Den Schilfrohrtypus finden wir schon bei sehr vielen Gattungen, auffällig z. B. bei manchen Arten von *Cyperus* s. str., ferner bei gewissen Formen von *Mariscus* Gaertn., *Torulinium* Desv., *Scirpus* L., *Cladium* P. Br., *Lagenocarpus* Nees, *Scleria* Berg, *Carex* L. (in der KÜKENTHALschen¹⁶⁾ Begrenzung!) usw. Zwischen jenen beiden Grenztypen stehen zahlreiche Arten von *Mesomelaena* Nees, *Tetraria* Beauv., *Cladium* P. Br., *Lepidosperma* Labill., *Tricostularia* Nees, *Costularia* O. B. Clarke, sowie die *Idleria hexandra* H. Pfeiff.²⁷⁾, soweit man nicht einige von deren Vertretern bereits zu den xerophyten Straußformen rechnen soll. Ziemlich primitiv müßten dann auch die meisten in den Hochgebirgen der nördlichen Halbkugel heimischen Arten von *Cobresia* Willd. (sodenbildende Formen) sein, und auch von *Carex* L. gehören noch viele dazu oder zu den kaum höher stehenden psammophilen Typen, während sich nur ganz vereinzelte Arten als schattenliebende Kriecher und Pflanzen des Waldrandes finden. Ob man also die phytographisch angenommene Gliederung der Familie durch einen Vergleich der Wuchsformen bestätigen kann, scheint fraglich. Die Gründe dafür dürfen wir wohl (außer in der mangelnden Übertragbarkeit der von den *Gramineen* zu übernehmenden Klassifizierung) in dem überwiegend hygrophilen Charakter der meisten *Cyperaceen* und in einer viel geringeren Formenmannigfaltigkeit der vegetativen Organe im Vergleiche zu der großen Variationsfähigkeit durch die Geschlechterdifferenzierung der Infloreszenzen suchen. Bei Verwendung einer anderen Klassifizierung, die möglichst die gesamten Faktoren der Umweltsbedingungen einschließlich der mit der Bestäubungsbiologie vermutlich zusammenhängenden Blütenvariation erfaßt, möchte vielleicht noch eine bessere Übereinstimmung der unterschiedenen Wuchsformen mit dem System erkennbar sein. Ermutigend wirkt in dieser Hinsicht mindestens der Hinweis bei BEWS¹³⁾, nach welchem unter den *Gramineen* die *Bambuseen* unter Aufgabe des alten HACKELschen Systems²⁸⁾ an den Anfang zu stellen sind, wozu man sich neuerdings zu entschließen beginnt²⁹⁾. Indessen wird prinzipiell doch auch damit gerechnet werden müssen, daß Xerophyten „aus historischen Gründen an Wohnplätze verschlagen“ werden, „wo sie sich ohne besondere Anpassungen daran haben mit ihren morphologischen und physiologischen Eigenschaften halten können, etwa deshalb, weil ein scharfer Wettbewerb mit andern, besser ausgerüsteten Formen fehlte“²²⁾.

Anmerkungen.

¹⁾ New Phytologist Reprint 16. London (Wheldon & Wesley Ltd.) 1927. VIII, 134 Seit.

²⁾ H. PFEIFFER in Bot. Centralbl. N. F. 12, 83—85 (1928).

³⁾ J. W. BEWS, Plant forms and their evolution in South Africa. London (Longmanns, Green & Co.) 1925: 199 Seit., 31 Fig., 1 Karte. — S. auch: The growth forms of Natal plants, Trans. Roy. Soc. South Afr. 5, 605—636 (1916); An account on the chief types of vegetation in South Africa, with notes on the plant succession, Journ. of Ecol. 4, 129—159 (1917).

⁴⁾ Denen zumeist zugestimmt werden wird.

⁸⁾ C. RAUNKIAER, Formationsundersøgelser og Formationsstatistik, Kjøbenhavn 1909; 110 Seit., 20 Illustr. — S. darüber auch W. G. SMITH, Journ. of Ecol. **1**, 16—26 (1913), sowie Anm. 3.

⁹⁾ G. TURESSON, The species and the varieties as ecological units, Hereditas **3**, 100—113; 6 Fig. (1922); The genotypical response of the plant species to the habitat, ibid. **3** 211—350; 79 Abbild. (1922); The plant species in relation to habitat and climate, Contribution to the knowledge of genecological units, ibid. **6**, 147—236; 50 Fig. (1925); Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Beih. zu Feddes Rept. **41**, 15—37 (1926).

⁷⁾ K. STRFITZ, Kritik der Theorien über die Entstehung der Hochgebirgspflanzen, Bot. Arch. **8**, 405—449 (1924).

⁸⁾ BEWS, Studies in the ecological evolution, S. 55.

⁹⁾ HENSLow, The origin of Monocotyledons from Dicotyledons through selfadaption to a moist or aquatic habit, Ann. of Bot. **25**, 717—744 (1911).

¹⁰⁾ FERD. PAX, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen. Englers Bot. Jahrb. **7**, 287—318, Taf. II (1886).

¹¹⁾ Zu dem gleichen Ergebnis wie PAX kam vorher schon ED. HACKEL. (Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser, Englers Bot. Jahrb. **1**, 336—361, Taf. III [1881]), dessen Theorie voraussetzt, daß die *Gramineen* noch nicht zur Bildung eines Perigons vorgeschritten sind, während die *Cyperaceen* dieses in der phylogenetischen Entwicklung größenteils durch Abort verloren haben müssen.

¹²⁾ J. P. LOTSy (Vorträge über botanische Stammesgeschichte, **3**, 1, Jena 1911) leitet beide Familien bekanntlich von einer Liliiflorengruppe ähnlich den *Juncaceen* ab, R. v. WETTSTEIN (Handh. d. systemat. Bot., 2. Aufl. **2**, Leipzig und Wien 1911) von Formen ähnlich den *Helobieen*. K. SCHUMANN (Zingiberaceae, in A. Engler, Das Pflanzenreich, **4** 46, Leipzig 1904, S. 3) hebt die Ähnlichkeit mancher vegetativen Merkmale der *Gramineen* mit solchen gewisser Formen unter den *Scitamineen* hervor, und C. MEZ (mit H. ZIEGENSPECK, Sero-diagnostischer Stammbaum des Pflanzenreiches, Bot. Arch. **13**, 483—485, dazu eine Stammbaumtafel [1926]) betrachtet mit seinen Mitarbeitern beide Glumiflorenfamilien als abstammend von fortgeschrittenen Liliifloren aus dem Verwandtschaftskreise der *Scitamineen*. Die Untersuchung der Samen-anatomie (E. SARGENT und A. ARBER, The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineae, Ann. of Bot. **20**, 161—222, m. 2 Taf. [1915]) ergibt die Abstammung beider Familien von sehr alten Liliiflorentypen. Die Ausbildung der Verkieselungen (Duval-Jouvesche Kegelzellen) bei den *Cyperaceen*, die nur bei sehr wenigen (ca. 15), im Infloreszenzaufbau stark reduzierten Arten unter ca. 3000 nachweislich fehlen (H. PFEIFFER, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **39**, 353—364 [1921]; Beih. z. Bot. Centralbl., [1]. **44**, 90—176, Taf. IV—VIII [1927] und die dortige Literatur; s. auch Verh. I. Internat. Cytologenkongr. in Budapest, Jena 1928, S. 417—433), dafür der gänzliche Mangel dieses Merkmals bei den *Gramineen*, bei denen andersartig gebaute Verkieselungen reichlich auftreten, lassen erkennen, daß danach keine Schlüsse auf die gegenseitige Stellung der beiden Familien (außer der Hervorhebung der scharfen Scheidung zwischen beiden!) gezogen werden können.

¹³⁾ BEWS, Studies in the ecological evolution, S. 94, 103 u. a.

¹⁴⁾ BEWS, l. c. S. 54. — Andererseits verliert die Zusammenfassung beider Familien als Glumifloren weiter an Berechtigung.

¹⁵⁾ Zur besseren Beleuchtung wähle ich als Beispiele vorwiegend afrikanische Arten, um nicht durch noch längere Namenlisten die Übersichtlichkeit dieser

Untersuchung zu erschweren. Dasselbe ließe sich natürlich auch von andern Formen etwa an den mir genauer bekannten *Cyperaceen* Südamerikas oder an den soeben bearbeiteten Typen Borneos (Mitteil. Instit. f. Allgem. Bot. Hamburg 7, 166—176, 1 Fig.-Gruppe [1928]) und des Australisch-Asiatischen Gebietes erweisen.

¹⁶⁾ Das gilt freilich wohl kaum noch von *Carex* L. und seinen Verwandten, nachdem die *Cariceen* von G. KÜKENTHAL (Englers Pflanzenreich 4, 20, Leipzig 1909) monographisch dargestellt worden sind, und ließe sich höchstens für die in ihrem Umfange umstrittene Gattung *Scirpus* (s. lat.), die wohl fast ausschließlich hygrophile Arten umfaßt, und evtl. für einige andere (*Heleocharis* R. Br., *Scleria* Berg.) anführen.

¹⁷⁾ In der vorläufigen Monographie (H. PFEIFFER, Additamenta ad cognitionem generis *Lagenocarpus* III, Feddes Rept. 18, 72—93 [1923]); s. ebenso IV, ibid. 20, 42—45 [1924]; ebenso V, Zwei vermeintlich neue Cyperaceengattungen, ibid. 21, 34—36 [1925]) ist zu *Lagenocarpus* Nees auch *Cryptangium* Schrad. nebst *Acrocarpus* Nees, sowie *Cephalocarpus* Nees, schließlich (l. c., 21, 34) *Neosenaeca* K. Schum. und *Eriochogyne* C. B. Clarke hinzugezogen worden.

¹⁸⁾ Umfang der Gattung nach H. PFEIFFER, De novis et criticis speciebus generum saepe ignotorum Scleriearum, pars I et II, Feddes Rept. 18, 375—383 (1922), wo *Calyptracarya* Nees eingezogen wird.

¹⁹⁾ Vgl. H. PFEIFFER, Vorarbeiten zur systematischen Monographie der Cyperaceae-Mapanieae, Bot. 12, 446—472 (1925).

²⁰⁾ Auf die Verhältnisse Südafrikas brauche ich nicht näher einzugehen, da schon S. SCHÖNLAND (South African Cyperaceae, Bot. Survey of South Afr. 3, 1—72, Taf. I—LXXX [1922]) gezeigt hat, daß dort außer vier endemischen Gattungen fast nur tropisch-afrikanische oder sogar pantropische neben den borealen Arten von *Eriophorum* L. vorkommen. — Vgl. auch Anm. 3!

²¹⁾ H. PFEIFFER (Revision der Gattung *Ficinia* Schrad., Bremen 1921, S. 50) folgt C. B. CLARKE (in THISELTON-DYER, Flor. Capensis 7, 237 [1898]) in der Einziehung von *Hemichlaena* Schrad.

²²⁾ HANS FITTING, Die ökologische Morphologie im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen, Jena 1926, S. 26.

²³⁾ H. PFEIFFER, *Oreobolus* R. Br., eine merkwürdige Cyperaceengattung? Feddes Rept. 23, 339—353, Taf. XXXVIII (1927).

²⁴⁾ H. BAILLON, Histoire des plantes 12, 348 (1894); H. PFEIFFER, Beih. z. Bot. Centralbl. (I), 44, 116 (1927); vgl. auch Anm. 23! — Bei G. BENTHAM und J. D. HOOKER (Genera plantarum 3, 2, 1057 [1883]) und FERDINAND PAX (Natürl. Pflanzenfam. 2, 2, 115 [1887]) steht die Gattung dagegen am Anfang, bei C. B. CLARKE (Kew Bull., Additional series 8, 128 [1908]) am Ende der *Rhynchosporoideae*.

²⁵⁾ Bei BENTHAM-HOOKER (l. c. 1046) zwischen den *Scirpeen*, bei PAX (l. c. 107) neben *Cyperus* s. lat., bei C. B. CLARKE (l. c. 117) am Anfang der *Rhynchosporoideae*.

²⁶⁾ Wegen der Einzelheiten der für gewisse Grasregionen charakteristischen Gattungstypen sei auf die Ausführungen von BEWS (S. 110—113) sowie auf A. G. TANSLEY (Types of British vegetation, Cambridge 1911; 416 S., 36 Taf., 21 Fig.) und H. L. SHANTZ (zusammen mit RAPHAEL ZON, Natural vegetation, Abt. I des Atlas of American Agriculture, Washington 1924: 29 S., 60 Fig., 1 Vegetationskarte) verwiesen.

²⁷⁾ H. PFEIFFER, Beih. z. Bot. Centralbl. (I), **44**, 142 (1927); Feddes Repert. **23**, 349 (1927).

²⁸⁾ ED. HACKEL, Gramineae, in Natürl. Pflanzenfam. **2**, 2, S. 1—97, 1 Taf. 108 Fig. (Leipzig 1887).

²⁹⁾ So nach Befunden über die Beschaffenheit der Stärkekörner; vgl. A. HAYEK, Zur Systematik der Gramineen, Österr. Bot. Ztschr. **74**, 249 bis 255 (1925).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Pfeiffer Hans H. (Heinrich)

Artikel/Article: [Bemerkungen über System , floristisches Vorkommen und Gliederung der Wuchsformen bei den Cyperaceengattungen auf Grund des Werkes : J. BEWS, Studies in the ecological evolution of the Angiosperms 263-272](#)