

die einer späteren Darstellung vorbehalten sind, sei hier bloß noch erwähnt, daß ich die Beobachtung H. Müllers auf Grund eigener, in der freien Natur angestellter Beobachtungen für Schwebfliegen der Gattungen *Syrphus*, *Melithreptus* und *Platycheirus* vollauf bestätigen kann.

Damit schließe ich die kursorische spezielle Übersicht und glaube auf Grund derselben zur Behauptung berechtigt zu sein, daß die Futterhaare eine Insektenlockspeise der Blüte darstellen, die sich bei histologischer Vertiefung der Blütenbiologie und genauerer Beobachtung der Tätigkeit der Insekten an den Blüten als sehr verbreitet herausstellen wird.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1 und 14: *Maxillaria marginata* Fenzl.

Fig. 1: Labellum, von oben gesehen, mit Futterhaarcallus. Vergr.

Fig. 14: Gruppe von Futterhaaren aus der mittleren Region des Callus, die verschiedenen Haartypen zeigend.

Fig. 2—13: *Maxillaria porphyrostele* Rehb. f.

Fig. 2—8: Die verschiedenen Haupttypen der Futterhaare dieser Art.

Fig. 9: Dreizelliges Futterhaar, von 10 „Stützzellen“ gestützt.

Fig. 10: Junges Futterhaar mit „Stützzellen“.

Fig. 11: Basalzelle eines erwachsenen Futterhaares mit Stützzellen, den Unterschied in der Membrandicke dieser und ersterer zeigend.

Fig. 12: Untere Hälfte der Basalzelle eines erwachsenen Futterhaares mit „Stützzellen“, welche zum Teil ein zweites Futterhaar stützen, von dem bloß der unterste Teil der Basalzelle noch erhalten ist.

Fig. 13: Epidermis- und Epithelzellen des Lippenrandes.

Sämtliche Konturen sind mit Zeichenapparat gezeichnet, bloß der Zellinhalt ist etwas schematisiert.

Über Kleistogamie bei den Gräsern.

Von E. Hackel (Graz).

(Schluß.¹⁾)

IV. Gruppe. Amphigame Arten.

Jedes Individuum erzeugt sowohl chasmogame als kleistogame Ährchen in gesonderten Infloreszenzen, die chasmogamen in einer endständigen Rispe, die kleistogamen in seitlichen, von den Blattscheiden ganz oder fast ganz verhüllten Rispen oder endlich an der Spitze grundständiger Ausläufer, die in den Boden dringen.

Panicum clandestinum L. (Nord-Amer.). Geschichtliches siehe Einleitung. Meine Herbar-Exemplare dieser Art zeigten zunächst nur die mehr oder weniger hervorragende oder gestielte

¹⁾ Vgl. Jahrgang 1906, Nr. 4, S. 143.

Gipfelrispe mit offenblütigen Ährchen, 1·5 mm langen, austretenden Antheren, 0·5 mm langen Lodiculae. In den Winkeln der Scheiden solcher Exemplare mit chasmogamer, eben blühender Endrispe findet man nun ganz kleine, noch sehr jugendliche Anlagen von Blütenständen mit ganz unentwickelten Ährchen, oder kurze beblätterte Sprosse mit einer sehr jungen Rispenanlage an der Spitze. Mr. Hitchcock in Washington, an den ich mich um Aufklärung dieses Umstandes wandte, schrieb mir, daß die Seitenrispen von *P. clandestinum* wie jene der meisten Arten der Gruppe des *dichotomum*, zu der es gehört, sich erst 1—2 Monate nach dem Blühen der Gipfelrispe vollständig entwickeln. Sie sind klein und bleiben bei dieser Art meist ganz in den Scheiden eingeschlossen oder ragen nur mit wenigen Ährchen daraus hervor. Die Proben solcher Seitenrispen, die er mir schickte und die von seiner Assistentin, Miß Agnes Chase, präpariert waren, zeigen schon halbreife oder reife Caryopsen, auf deren Scheitel die entleerten Antheren festangepreßt samt den verschrunpften Narbenresten zu finden sind. An jüngeren Ährchen fanden sich die verstäubten Antheren (0·5 bis 0·7 mm lang) neben den Narben, ohne von denselben umflochten zu sein, vor. Die Lodiculae messen 0·3 mm. Die Seitenrispen blühen also doppelt kleistogamisch. Miß Chase bemerkte, daß die Ährchen der Gipfelrispe nur selten Früchte reifen; meist fallen sie mit verschrunpften Ovarien ab.

Panicum clandestinum gehört, wie erwähnt, zur Verwandtschaft des *P. dichotomum* L., um welches sich in Nordamerika eine große Anzahl mehr oder weniger gut unterschiedener Arten scharen, die alle mit ihm darin übereinstimmen, daß sie im Sommer eine reichblütige Gipfelrispe mit durchaus chasmogamen Ährchen hervorbringen, nach deren Verblühen, oft erst nach dem Abfall der Ährchen, im Herbst in den Winkeln der Blattscheiden kurze Zweige erscheinen, die mit kleinen, armbblütigen, am Grunde oft noch eingeschlossenen Rispen endigen. Diese Zweige zeigen oft eine von dem des Haupttriebes verschiedene Beblätterung. Mr. Hitchcock sendete mir nun durch Miß Chase präparierte derartige Seitenrispen von *P. lanuginosum* Ell., *P. Scribnerianum* Nash und *P. latifolium* L. (*P. Walteri* Poir.), in denen sich neben der Caryopse eingeschlossene verstäubte Antheren fanden, die also wahrscheinlich kleistogam geblüht haben. Ich habe, dadurch angeregt, in meinem Herbar die Herbstformen einer großen Anzahl solcher Arten untersucht, fand aber in den meisten Fällen, daß die kleinen Rispen aus den Scheiden vollständig hervorragten und chasmogam geblüht hatten; nur bei *Panicum newanthum* Gris. (Cuba, L. Wright), bei *P. consanguineum* Kunth ex Chapm. Supplem. (Florida) und bei *P. perlongum* Nash fand ich mehr oder weniger in den Scheiden eingeschlossene, kleine Rispen mit anscheinend kleistogamen Ährchen; ihre Antheren maßen 0·3—0·4 mm, die Lodiculae waren noch kleiner, kaum sichtbar. Die Antheren waren nicht intrastigmatisch. Da mein Herbar von vielen Arten dieses Verwandt-

schaftskreises die Herbstformen nicht enthält, so überlasse ich es den Untersuchungen der nordamerikanischen Botaniker, festzustellen, in welchem Umfange die Kleistogamie in dieser Gruppe vorkommt; Mr. Hitchcock und Miß Chase bin ich für ihre wertvolle Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Amphicarpum Purshii Kunth. (Nordamerika). Vgl. S. 82 Gipfelrispe mit durchaus zwittrigen Ährchen, die sich öffnen und Staubgefäße und Narben austreten lassen. Antheren 1·5 mm, Lodiculae 0·5 mm. Nach A. Gray (Man. ed. 5 p. 644) fallen sie ab, ohne Früchte zu reifen. Die kleistogamen Ährchen, welche an der Spitze beschuppter, unterirdischer Ausläufer einzeln sitzen, sind bedeutend größer als die der Terminalrispe, ihre Antheren sind 0·5 bis 0·6 mm groß, intrastigmatisch; die Lodiculae 0·5 mm lang. Pursh beschreibt die kleistogamen Ährchen („flosculi feminei“) als primum erecti, dein reflexi, maturo semine magni subrotundi subterranei. Nach meinen Herbar-Exemplaren scheint es eher, daß die Ausläufer, an deren Spitze sie sitzen, gleich anfangs unterirdisch wachsen. Wenn die Gipfelrispe immer unfruchtbar bleibt (wie A. Gray angibt), so muß man sich fragen, wie diese Art sich verbreitet? Die unterirdisch reifende Frucht kann dann nur zufällig durch starke Regengüsse etc. weiterverbreitet werden.

A. Floridanum Chapm. verhält sich wie *A. Purshii*.

Leersia oryzoides Sw. (fast kosmopol.). Das Geschichtliche über die Kleistogamie dieser Art siehe Einleitung S. 82.¹⁾ Die verschiedenen Formen dieser Art sind zuerst von Koernicke (Corr. N. V. Rheinl. & Westf. 1890, p. 87) richtig dargestellt worden. Er unterscheidet deren 3: 1. Alle Rispen in den Scheiden verborgen, kleistogam, fruchtbar. 2. Endständige Rispe teilweise oder ganz aus der Scheide vortretend, ausgebreitet, aber mit kleistogamen, fruchtbaren Ährchen. 3. Endständige Rispe austretend, ausgebreitet, mit offenblütigen, unfruchtbaren Ährchen, die versteckten Seitenrispen kleistogam, fruchtbar. Nach meinen Beobachtungen im Freien und im Herbar ist die 3. Form die seltenste, ihre offenblütigen Ährchen haben 1·6 mm lange Antheren, 0·8 mm lange Lodiculae; in den geschlossenblütigen Ährchen sind die Antheren kleiner, 0·7 mm, in denen der Endrispe der 2. Form aber 0·9 bis 1 mm lang, die Lodiculae 0·3—0·5 mm. Duval-Jouve und Koernicke geben an, daß die Antheren der chasmogamen Blüten 3mal größer sind als die der kleistogamen; so groß fand ich den Unterschied nicht, überhaupt ist die Anpassung an die Kleistogamie nicht so vollkommen wie bei *Diplachne serotina*. Die Antheren sind nicht mit den Narben verflochten. Nach Duval-Jouve (in Bull. Soc. bot. France X, 104) ist zur Zeit der Befruchtung der Innenraum des Ährchens mit einer klebrigen Flüssigkeit erfüllt.

¹⁾ Eine ausführliche Darstellung der Geschichte dieser Art, ihrer geographischen Verbreitung und eine Zusammenfassung alles über das Blühen Bekannten gab Buchenau in Botan. Zeitung. LII, 1894.

Stipa amphicarpa Phil. Diese Art ist mir nur aus der Beschreibung und Abbildung in Ann. Mus. Nac. Chile 1892, Botan. pag. 11, tab. III, Fig. 2, bekannt, aus welcher hervorgeht, daß dieselbe nebst der Gipfelrispe, welche 15 cm lang ist und 7 mm lange, lanzettliche Ährchen vom gewöhnlichen Bau der Gattung trägt, aus der Basis des Halms eine nur 2·2 cm lange, traubige Infloreszenz mit etwa sechs Ährchen hervorbringt, deren Blüten von denen der Gipfelrispe sehr abweichend gebaut sind: die Hüllspelzen fehlen oder sind auf eine reduziert; die Deckspelze, etwa 4 mm lang, ist breit eiförmig, zugespitzt oder ganz kurz begrannt und umschließt zur Blütezeit der Gipfelrispe bereits eine reife Frucht von ähnlicher Gestalt wie die der Deckspelze, auf der einen Seite flach, auf der andern stark gewölbt. Der Autor spricht nicht ausdrücklich davon, daß diese Früchte aus kleistogamen Blüten hervorgehen, beschreibt auch keine Staubgefäße in denselben, doch ist dies nach der Analogie mit *Amphicarpum* und *Chloris clandestina* (s. u.) nicht zweifelhaft.

Sporobolus vaginiflorus Wood. Amphigame Form: Gipfelrispe 1—2 cm von der obersten Blattscheide entfernt, zusammengezogen, ihre Ährchen 3 mm lang, öffnen sich zur Blütezeit und lassen die 2 mm langen Antheren austreten. Lodiculae deutlich, 0·5 mm lang. Die Rispen in den Winkeln der unteren Blattscheiden oft klein, manchmal fehlend, immer eingeschlossen, ihre Ährchen nur 2 mm lang, kleistogam, in der Entwicklung denen der Gipfelrispe weit vorausseilend, mit 0·2 mm langen Antheren, die seitlich von der Frucht (nicht mit den Narben verflochten) zu finden sind; manchmal finden sich nur 2. Lodiculae 0. Diese Form, welche selten zu sein scheint, habe ich aus Ames (Jowa) und aus Boston im Herbar.

Chloris clandestina Scribn. et Merr. in U. S. Dep. Agric. Div. Agrost. Bull. nr. 24, p. 25 (1900)¹⁾. Dieses merkwürdigste aller kleistogamen Gräser ist zuerst von Vasey in U. S. Dep. Agric. Div. Agrost. Contrib. I, p. 284 (1893) als *Chloris longifolia* beschrieben und (tab. XIX) abgebildet worden, welcher Name wegen des älteren Homonymes Steudels geändert werden mußte. Sie verhält sich ähnlich wie *Amphicarpum*, geht aber in der Differenzierung der beiderlei Ährchen und Infloreszenzen so weit, daß die kleistogamen, wenn ihr Zusammenhang mit den chasmogamen nicht sichergestellt wäre, nicht bloß zu einer anderen Gattung, sondern auch zu einer anderen Tribus der Gräser gestellt werden müßten²⁾. Sie haben auch habituell nicht die geringste Ähnlichkeit miteinander. Die Gipfelinfloreszenz besitzt zahlreiche lange Ähren von dem bei

¹⁾ Diese Art fehlt in der historischen Einleitung, weil ich sie erst während des Druckes kennen lernte.

²⁾ Herr Prof. Dr. Fritsch (Graz) hat mich darauf aufmerksam gemacht, daß ein analoger Fall bei *Cordamine chenopodiifolia* Pers. vorliegt, deren chasmogame Blüten Schoten, die kleistogamen subterrane, nicht aufspringende Schötchen hervorbringen.

Chloris gewöhnlichen Bau; die Ähren sind schmal-lanzettlich, einblütig, mit einem gestielten Spelzenrudiment einer zweiten Blüte, die Deckspelze der fruchtbaren Blüte ist sehr schmal, lang begrannt, die Antheren sind 2·5 mm lang; ich fand sie an dem einen Exemplar zwischen den wenig auseinander tretenden Blütenspelzen vorragend, an einem anderen die entleerten bei der halb-reifen Caryopse eingeschlossen. Jedenfalls bringt die Gipfelrispe, wie auch Vasey betont, reife Samen. Die kleistogamen Ährchen sitzen an den Enden der Verzweigungen oberirdischer Ausläufer, welche von der Basis der Halme ausgehen, an der Oberfläche des Bodens, ohne zu wurzeln oder einzudringen, hinkriechen und zahlreiche, zweizeilig angeordnete Zweige ersten und zweiten Grades hervorbringen. Alle Internodien, sowohl der Ausläufer als ihrer Zweige, sind mit bleichen, schuppenförmigen Niederblättern besetzt. Die Mehrzahl der Zweige endet steril, nur verhältnismäßig wenige tragen an ihrer Spitze Ährchen von ganz anderer Form und anderem Bau als die der Gipfelrispe, welche in ihrer Entwicklung den letzteren vorausseilen. Im fruchttragenden Zustande sind sie breit eiförmig, zugespitzt, beiderseits stark gewölbt, 6 bis 7 mm lang, strohfarbig, streng einblütig. Die Hüllspelzen sind etwa ein Drittel kürzer als die Deckspelze, eiförmig, 9—11nervig. Die breit eiförmige Deckspelze ist plötzlich zugespitzt und zeigt die von Vasey nicht erwähnte Eigentümlichkeit, daß ihre Ränder auf der Bauchseite verwachsen, so daß sie einen vollkommen geschlossenen Schlauch darstellt, wohl die extremste Anpassung an Kleistogamie bei den Gräsern! Die Vorspelze hat freie Ränder, nur an der Spitze bilden sie durch Übereinandergreifen einen kegelförmigen Hohlraum. Vasey konnte in diesen Ährchen niemals Staubgefäße finden, und wenn er sie in der Figurenerklärung als kleistogam bezeichnet, so liegt darin eigentlich ein Widerspruch. In den wenigen Ährchen, welche mir auf meine Bitte aus dem Nationalherbarium zu Washington mitgeteilt wurden, fand ich das eine Mal zwei Staubgefäße, das andere Mal nur eines bei der Frucht eingeschlossen. Auch Miß A. Chase fand nur eines; ihre Zahl scheint also nicht konstant zu sein. Die verstäubten Antheren fand ich den Narben seitlich anliegend, linealisch, 0·5—0·8 mm lang. Die Narbenreste wiesen auf starke Verzweigung der Narben hin: Die Caryopse ist eiförmig, kurz geschwäbelt, dick, 4 mm lang, das Hilum punktförmig, nicht, wie Vasey sagt, „die Hälfte der Caryopse einnehmend“; letzteres gilt vom Embryo.

Diplachne serotina Link mit der Subspezies *bulgarica* Borm. (Europa, Asien). Geschichtliches siehe S. 82. Gipfelrispe mit abstehenden (bei *bulgarica* wenig abstehenden) Ästen; Ährchen 3—4blütig (bei *bulgarica* 2—3blütig), mit austretenden, 2 mm langen Antheren und 0·5 mm langen Lodiculae; ob sie fruchtbar sind, konnte noch nicht festgestellt werden; an meinen zahlreichen Heibar-Exemplaren sind sie meist gerade in Blüte, während die kleistogamen, in den Scheiden ganz verborgenen Seitenrispen schon

fruchtreif sind. Diese Rispen sind sehr kurz, bestehen nur aus wenigen, stets einblütigen, etwas gekrümmten Ährchen, deren Spelzen etwas größer sind als an den chasmogamen, die Antheren sind nur 0·1 mm lang, sie sind nicht intrastigmatisch, sondern seitlich neben der Frucht zu finden. Die Lodiculae sind fast ebenso groß wie in den chasmogamen Blüten. Balansa hat bei Trapezunt eine Form beobachtet, bei welcher auch die Gipfelrispe in die oberste Scheide eingeschlossen war, die also der Gruppe 3 angehören würde.

Diplachne squarrosa Richt. (Südostrußland, Zentralasien) verhält sich ganz wie *serotina*. Durch die bogigen Krümmungen, welche die Internodien des Halmes machen, treten die Scheiden häufig so weit vom Halme weg, daß die in ihnen eingeschlossenen kleinen Rispen teilweise sichtbar werden.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die hier beschriebenen Fälle von Kleistogamie und versuchen wir dieselben von systematischen und pflanzengeographischen Gesichtspunkten aus zu ordnen, so fällt zunächst auf, daß diese biologische Erscheinung sehr ungleich über die einzelnen Tribus der Familie verteilt ist.

Die große Tribus der *Andropogoneen* hat bisher nur ein Beispiel, die noch größere der *Panicen* deren 2¹⁾ geliefert, und unter den *Bambuseen* ist noch gar keines bekannt geworden. Allerdings konnte ich von letzteren nicht einmal die Hälfte untersuchen, aber Abbildungen und Beschreibungen geben in den meisten Fällen genügenden Aufschluß. Die meisten *Bambuseen* verraten schon durch die mächtig entwickelten Lodiculae, die langen, meist in der Sechszahl vorhandenen Antheren die Chasmogamie, aber es gibt unter ihnen auch nicht wenige, denen die Lodiculae fehlen (*Gigantochloa*, *Dendrocalamus*, *Schizostachyum*). Bei den von mir untersuchten Arten dieser Gattungen konnte ich durchwegs klisanthische Blüten feststellen, d. h. Antheren und Narben schieben sich an der Spitze der Deckspelze und Vorspelze vorbei nach außen, die erstere etwas zur Seite drängend. Das Movens dabei sind wahrscheinlich die kräftigen, stark wachsenden Staubfäden. Nur bei *Dinochloa Tjankorrek* Buse konnte ich über den Vorgang des Blühens keine Klarheit gewinnen. Gamble sagt von ihr: „stamens enclosed“. Das wäre also doch möglicherweise eine kleistogame Bambuse. Von anderen Tribus sind die *Maydeae* schon durch ihre eingeschlechtigen Blüten von der Kleistogamie ausgeschlossen; die kleinen Tribus der *Arundinelleae*, *Zoysiaeae* und *Phalarideae* haben auch noch kein Beispiel davon geliefert. Es konzentriert sich also diese Erscheinung auf die *Agrostaeae*, *Aveneae*, *Chlorideae*, *Festuceae* und *Hordeae* und ist auch in letzterer Tribus auf einige *Hordeum*-Arten beschränkt. Manche große Gattungen, wie *Poa* und *Agrostis*,

¹⁾ Hiera kommen noch 6 weitere aus der Verwandtschaft des *Panicum dichotomum* L. (siehe bei *P. clandestinum*), aber deren Verhalten noch genauere Untersuchungen nötig sind.

scheinen ganz frei davon zu sein. Warum gerade die *Andropogoneen* und *Panicen* so außerordentlich selten kleistogam blühen, kann ich zwar nicht erklären, möchte aber doch eine Andeutung geben, in welcher Richtung die Erklärung liegen könnte: in diesen Tribus sind die Ährchen typisch 2blütig, mit einer oberen ♀ und einer unteren ♂ Blüte, welche allerdings bei der Mehrzahl der Arten rückgebildet ist, oder von der sich nur die Vorspelze erhalten hat. Immerhin ist die Tendenz zur Ausbildung eingeschlechtiger Blüten bei diesen Tribus wenigstens latent vorhanden, und diese scheint sich nicht mit der Kleistogamie zu vertragen, wie schon bei den *Maydenae* erwähnt wurde.

Interessant ist auch die geographische Verbreitung der kleistogamen Gräser. Sehr spärlich kommen sie in den Tropen vor (etwa 6 Arten in denen der alten und 6 in denen der neuen Welt); aus dem gräserreichen extratropischen Südafrika ist gar kein Fall bekannt (*Triodia decumbens* ist dort wahrscheinlich nur eingeschleppt), das extratropische Südamerika hat schon 9 Beispiele geliefert, auffallend viele aber Nordamerika (28), das darin selbst Europa samt dem gemäßigten Asien und dem mediterranen Nordafrika (zus. 20) weit übertrifft, vielleicht in noch höherem Maße, als mir dies jetzt bekannt ist, denn mein Herbarium enthält die nordamerikanischen Gräser nicht so vollständig wie die europäischen, orientalischen und nord- und ostasiatischen. Es ist doch auffallend, daß unter den 69 südafrikanischen *Danthonia*- (inkl. *Pentaschistis*, *Pentameris*, *Chaetobromus*) Arten keine einzige (*D. decumbens* stelle ich zu *Triodia*) kleistogam ist, während von den 10 nordamerikanischen die 6 in meinem Herbar vertretenen sämtlich wenigstens kleistogame Formen aufweisen. Die mir nicht näher bekannten *D. americana* Scrib., *D. epilix* Ser., *D. Parryi* Ser.¹⁾, *D. thermalis* Ser. sind nach dem Autor sehr nahe mit bekannten Arten verwandt und werden sich vielleicht ähnlich verhalten. *D. mexicana* Scrib. habe ich auch nicht untersuchen können. In den Beschreibungen aller dieser Arten werden die Staubgefäße nie erwähnt. Nordamerika ist auch das einzige Land, das kleistogame *Panicen* erzeugt hat. Die Ursachen dieses Reichtums an kleistogamen Arten sind uns völlig dunkel, aber er ist gewiß nicht zufällig. Manche Autoren wollten der zur Blütezeit herrschenden niedrigen Temperatur bei der Entstehung kleistogamer Formen einen Einfluß zuschreiben, das trifft gewiß nicht zu für die an solchen Formen reichen Steppen des westlichen und südwestlichen Nordamerika; auch würde man dann berechtigt sein, in der arktischen Zone und auf den Hochgebirgen kleistogame Gräser zu erwarten, wo sie aber vollständig fehlen. Vielleicht, daß sorgfältig geleitete Kulturversuche dereinst einiges Licht in die Ursachen dieser Erscheinung bringen werden.

¹⁾ Diese Art habe ich nachträglich untersuchen können und habe sie chasmogam gefunden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische
Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische
Botanische Zeitschrift = Plant Systematics](#)

and Evolution

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 056

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

Artikel/Article: Über Kleistogamie bei den
Gräsern. 180-186