

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXXIV. Jahrgang, Nr. 11—12.

Wien, November—Dezember 1925.

Zur Systematik der Gramineen.

Von **August Hayek** (Wien).

Bekanntlich hat die althergebrachte, schon bei Koch¹⁾ sich findende und auch von Hackel²⁾ übernommene systematische Anordnung der Tribus und Gattungen der Gramineen in den letzten Jahren eine immer mehr sich allgemeine Geltung schaffende Umänderung erfahren. Die alte Anordnung beginnt mit den zweihäusigen Maydeen, an die sich die nahe verwandten Andropogoneen anschließen; dann folgen die Gruppen mit einblütigen Ährchen, hierauf die mit mehrblütigen, u. zw. erst die mit rispigen, dann die mit ährenförmigen Gesamt-Infloreszenzen; und an den Schluß des Systems werden die Bambuseen gestellt.

Die ersten, die diese Anordnung modifizierten, waren Ascherson und Graebner³⁾. Diese teilen die ganzen Gramineen in zwei Unterfamilien, die *Panicoideae* mit meist mehr als zwei Hüllspelzen und einer einzigen Zwitterblüte, unter, selten auch ober der mitunter 1—2 männliche Blüten stehen, und die *Poaceoidae* mit 2 (selten 0—1) Hüllspelzen und einem oder mehreren Ährchen, mit oft über die oberste Blüte hinaus verlängerter Ährchenachse. Innerhalb der *Panicoideae* werden nicht die *Maydeae*, sondern die *Coleantheae*, *Oryzeae* und *Phalarideae* an die Spitze gestellt; die *Bambuseae* stehen nach wie vor am Ende des Systems.

Eine wesentlich andere Anordnung der Tribus der Gramineen finden wir bei Fritsch⁴⁾. Bei ihm erscheint die bisherige Anordnung im großen und ganzen umgedreht; die Bambuseen stehen an der Spitze des Systems, auf diese folgen erst die Gruppen mit mehrblütigen Ährchen, die *Festuceae*, *Hordeae*, *Chlorideae*, *Aveneae*, und auf diese die mit einblütigen Ährchen; die *Andropogoneae* und die eingeschlechtliche Blüten besitzenden *Maydeae* machen den Schluß. Ein ganz

¹⁾ Synopsis florae Germanicae et Helveticae, Ed. 1., 1837.

²⁾ Gramineae in Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, I., 1., 1887.

³⁾ Synopsis der mitteleuropäischen Flora, II., 1., 1898—1902.

⁴⁾ Wiesner, Organographie und Systematik der Pflanzen, 3. Aufl., bearbeitet von K. Fritsch. 1909.

ähnliches System hat auch Lamb¹⁾ entworfen. Diese Anordnung entspricht weit mehr unseren heutigen systematischen Anschauungen als die frühere, da wir heute wohl als sicher annehmen können, daß die Formen mit mehrblütigen Ährchen als die ursprünglicheren, die mit einblütigen (die so oft Rudimente weiterer Blüten enthalten!) als abgeleitet anzusehen sind, daß ferner die Eigengeschlechtlichkeit bei *Euchlaena* und *Mays* gewiß eine sekundäre ist, und daß endlich die Bambuseen den ursprünglichsten Typus unter den heutigen Gramineen darstellen.

Kurz darauf hat Hackels Ansicht über den Bau der Grasblüte durch J. Schuster²⁾ eine wesentliche Modifikation erfahren. Schuster leitet die Grasblüte vom gewöhnlichen Liliaceen-Typus ab, woraus folgt, daß jene Formen, welche sechs Staubblätter haben, als relativ ursprünglich anzusehen sind, demnach neben den Bambuseen auch die Oryzeen. Auf Grund dieser Erkenntnis hat Schellenberg³⁾, fußend auf Anschauungen von Bessey⁴⁾, ein System der Gramineen entwickelt, das in vieler Hinsicht mit dem von Fritsch entworfenen übereinstimmt. Schellenberg sieht in den Bambuseen und Oryzeen primitive Seitenzweige, die sich von einer hypothetischen Urform ableiten lassen; der Urform sehr nahe stehen ferner die *Festuceae*, von denen er einerseits die *Aveneae* (*Agrostae*) und *Hordeae*, andererseits die *Paniceae* ableitet, an welche letztere sich die *Phalarideae*, *Andropogoneae* und *Maydeae* anschließen; die *Chlorideae* hält Schellenberg für eine unnatürliche, aufzuteilende Gruppe. Schellenbergs System wurde auch von Wettstein⁵⁾ übernommen und entspricht gewiß am besten unseren heutigen phylogenetischen Anschauungen.

Hat so die Anordnung der Tribus innerhalb der *Gramineae* eine gewaltige Änderung erfahren, so blieb andererseits die Umgrenzung der einzelnen Tribus seit Hackel im wesentlichen unverändert. Daß natürlich einzelne Details einer Korrektur bedurften, ist natürlich; schon Hackel hat ja z. B. *Gaudinia*, die früher bei den *Hordeae* stand, ihren richtigen Platz unter den *Aveneae* angewiesen; Vierhapper hat⁶⁾ gezeigt, daß *Triodia* oder zum mindesten deren Sektion *Sieglingia* mit *Danthonia* zunächst verwandt und zu den *Aveneae*, nicht zu den *Festuceae* zu

¹⁾ The phylogeny of Grasses. The plant world, XV., 1912.

²⁾ Über die Morphologie der Grasblüte. Flora, C., 1910.

³⁾ Die systematische Gliederung der Gramineen. Botan. Archiv, I., 1922.

⁴⁾ The Phylogeny of the *Gramineae*. 19. Ann. Rep. Michigan Acad. of Science, 1917.

⁵⁾ Handbuch der system. Botanik, 3. Aufl., 1924.

⁶⁾ Neue Pflanzenhybriden. 1. *Danthonia breviaristata* Beck. Österr. Botan. Zeitschr., LIII., 1903.

stellen ist, und schließlich hat auch, wie erwähnt, Schellenberg an der Natürlichkeit der Tribus der *Chlorideae* gezweifelt.

Betrachten wir die einzelnen Tribus bei Hackel¹⁾, so zeigt sich, daß die Mehrzahl derselben sehr natürliche Gruppen darstellen, so die *Bambuseae*, *Andropogoneae*, *Paniceae*, *Aveneae* und vielleicht auch die *Agrosteae*, obwohl bei letzteren eventuell eine weitere Teilung das Richtige wäre. Betrachten wir hingegen die *Festuceae* und *Hordeae*, so gewinnt man den Eindruck, daß hier mancherlei Unzusammengehöriges zusammengeworfen wurde. Unter den *Festuceae* z. B. nehmen die *Pappophorinae* eine recht isolierte Stellung ein, *Koeleria* scheint mit *Trisetum* nahe verwandt zu sein und eher zu den *Aveneae* zu gehören, und über die nahe Verwandtschaft von *Festuca* und *Bromus* obwalten ebenfalls Zweifel, über die unten gesprochen werden soll. Bei den *Hordeae* finden wir einerseits *Lolium* mit der Kante gegen die Spindel gestellten Ährchen, das sicher mit *Festuca* eng verwandt ist und mit dieser Gattung sogar Bastarde bildet, neben *Triticum* mit der Breitseite gegen die Spindel gestellten Ährchen, die kaum so nahe miteinander verwandt sind, als es den Anschein hat.

Die zur Abgrenzung der einzelnen Tribus und Gattungen benützten Merkmale beziehen sich einerseits auf den Aufbau der Infloreszenzen, u. zw. sowohl der Gesamtinfloreszenz als der einzelnen Ährchen, andererseits auf die Morphologie der Spelzen und deren Grannen, und drittens endlich auf den Bau des Andröceums (Zahl der Staubblätter) und des Gynöceums (Bau der Narbe, Form des Hilum). Im wesentlichen zum mindesten zur Abgrenzung der Tribus nicht verwendet wird ein weiteres Merkmal, nämlich der Bau der Amylumkörner. Bekanntlich haben manche Gramineen nur einfache Amylumkörner, während andere zusammengesetzte (und daneben oft noch kleine, einfache) besitzen. Diese Charaktere sind nach Hackel „innerhalb der meisten Gattungen, ja selbst ganzer Tribus, konstant, daher systematisch wertvoll, doch nicht ohne Ausnahmen.“ Diese letztere Bemerkung ist wohl die Ursache, daß keiner der späteren Autoren es gewagt hat, dieses Merkmal weiter zu beachten.

Inwieweit der Bau der Stärkekörner innerhalb ein und derselben Gattung nicht konstant wäre, ist mir nicht bekannt. Hackel erwähnt keinen diesbezüglichen Fall; bei anderen Autoren findet man hierüber überhaupt nichts und ich glaube fast, daß Hackel sich nur darum so vorsichtig ausdrückte, weil er naturgemäß nicht alle Arten aller Gattungen diesbezüglich untersuchen konnte.

¹⁾ A. a. O.

Anders steht es mit den Tribus. Die meisten derselben sind hinsichtlich des Baues der Stärkekörner einheitlich; einfache Stärkekörner haben die *Bambuseae*, *Maydeae*, *Andropogoneae*, *Paniceae*, *Zoysieae*, zusammengesetzte die *Oryzeae*, *Phalarideae*, *Agrostideae*, *Aveneae*, *Chlorideae*, durchwegs — vielleicht mit Ausnahme der letzteren — sehr natürliche Gruppen.

Nicht konstant ist das Verhalten der Amylumkörner nur in den Tribus der *Festuceae* und *Hordeae*, also gerade in jenen Gruppen, die, wie schon erwähnt, nicht vollständig homogen sind.

Sehen wir uns in dieser Hinsicht zuerst einmal die *Hordeae* an, so finden wir folgendes: Zusammengesetzte Stärkekörner hat *Lolium* und die zunächst verwandten Gattungen (*Kralikia*, *Kerinozoma*, *Monerma* etc.) und die *Lepturinae* (*Lepturus*, *Scribneria*, *Psilurus*), Gattungen, die gewiß mit *Lolium* nahe verwandt sind, und endlich *Nardus*, ein hochgradig abgeleiteter Typus mit stark reduzierten Hüllspelzen. Einfache Stärkekörner hingegen haben einerseits die mit *Triticum* eng verwandten Genera, wie *Agropyrum*, *Haynaldia*, *Aegilops*, andererseits die *Elyminae* (*Hordeum*, *Elymus* etc.), die, wenn auch von den *Triticinae* durch die zu mehreren an der Ährenspindel sitzenden Ährchen gut verschieden, doch diesen nahestehen. Wie man sieht, würde es also nur den natürlichen Verhältnissen entsprechen, wenn man die Tribus der *Hordeae* auf Grund der Beschaffenheit der Amylumkörner in zwei Tribus zerlegen würde, in *Triticeae* mit einfachen und *Lolieae* mit zusammengesetzten Stärkekörnern.

Anders steht die Sache bei den *Festuceae*. Bei diesen sind die Stärkekörner durchwegs zusammengesetzt und nur *Bromus* und *Brachypodium* mit zwei verwandten kleinen Gattungen machen eine Ausnahme und haben einfache Stärkekörner, so daß Hackel diese Gattungen auf Grund dieses Merkmals in eine eigene Subtribus der *Brachypodiinae* zusammenfaßt. Eine wirkliche Sonderstellung der Gruppe scheint bei der anscheinend sehr nahen Verwandtschaft von *Bromus* mit *Festuca* allerdings untunlich.

Es ist nur die Frage, ob diese Verwandtschaft wirklich eine so enge ist, wie es den Anschein hat. Sicher ist es, daß die Diagnosen beider Gattungen in vielen Punkten miteinander übereinstimmen und nach unseren gangbaren Bestimmungsbüchern oft nur schwer durch die bei *Festuca* endständigen, bei *Bromus* an der Vorderseite sitzenden Narben zu unterscheiden sind, daß ferner in manchen Fällen auch eine habituelle Ähnlichkeit zwischen Arten beider Gattungen besteht, z. B. zwischen *Festuca gigantea* und *Bromus ramosus*. Andererseits muß man aber wieder bedenken, daß wir es in beiden Fällen mit Gattungen

zu tun haben, die hinsichtlich des Baues der Infloreszenzen und der Spelzen sehr wenig spezialisiert sind, wenig auffallende Merkmale besitzen und gewissermaßen dem idealen Urtypus der Gräser nahestehen, also jedenfalls ziemlich alte, ursprüngliche Typen, bei denen dann Unterschiede, wie die verschiedene Insertion der Narben und der verschiedene Bau der Amylumkörner denn doch sehr wesentlich sein können.

Betrachten wir noch die verwandtschaftlichen Beziehungen, die zwischen den genannten Gattungen und den Arten der *Hordeae* bestehen, so ergibt sich, daß *Festuca* mit *Lolium* eng verwandt ist, so eng, daß sogar Bastarde zwischen Arten beider Gattungen nicht gerade selten sind. An *Bromus* hingegen schließt sich die, streng genommen, generisch kaum verschiedene Gattung *Brachypodium* an, und an diese wieder *Agropyrum*. Wir sehen also auch hier, daß die zusammengesetzte Stärkekörner aufweisenden *Festuceae* mit den in dieser Hinsicht mit ihnen übereinstimmenden Gattungen der *Hordeae* (im weiteren Sinne) verwandt sind, *Bromus* und *Brachypodium* mit ihren einfachen Stärkekörnern mit den ebenfalls einfache Stärkekörner besitzenden *Triticeae*. Es ergeben sich also folgende Verwandtschaftsreihen:

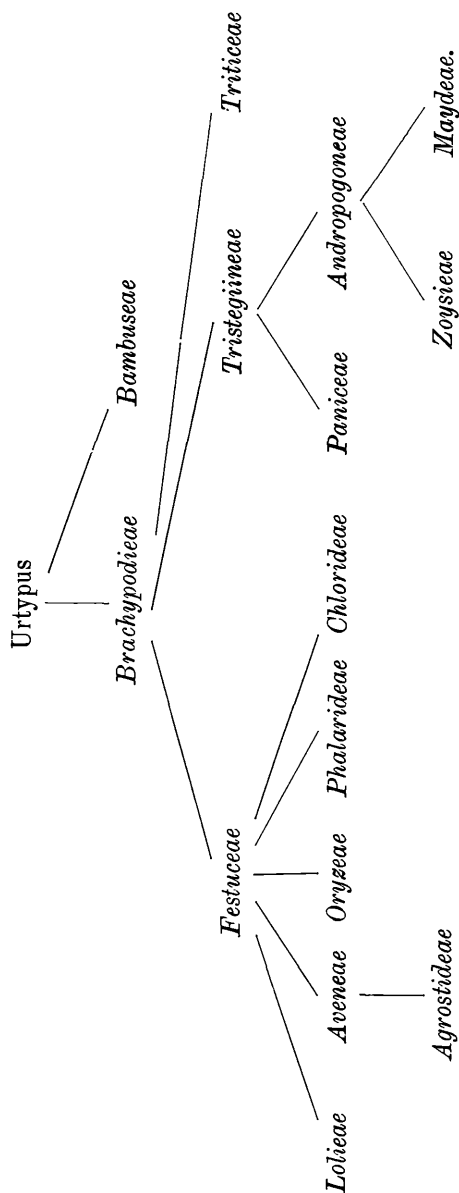
1. *Festuca*—*Lolium*—*Lepturus*—*Psilurus*—*Nardus*.
2. *Bromus*—*Brachypodium*—*Agropyrum*—*Triticum*—*Hordeum*.

Will man diesen verwandtschaftlichen Verhältnissen im System Rechnung tragen, müssen demnach unbedingt die *Brachypodiinae* als eigene Tribus aus den *Festuceae* ausgeschieden werden. Eine andere Frage ist die, ob das Merkmal der reduzierten Seitenäste der Rispe, also der Umstand, ob der Gesamtblütenstand eine Ähre oder Rispe ist, zur Trennung von Tribus genügt. Ist man dieser Ansicht (was speziell bei den *Triticeae* und *Elymeae* wohl gerechtfertigt ist), sind letztere als *Triticeae* an die *Brachypodieae* anzuschließen, die *Lolieae* aber an die *Festuceae*; ist man anderer Ansicht, so wären sie mit den *Brachypodieae*, bzw. *Festuceae*, zu vereinigen.

Aus obigen Darlegungen ergibt sich, daß das Verhalten der Stärkekörner, ob einfach oder zusammengesetzt, auch für die Tribus der Gramineen konstant ist, wenn man letztere richtig abgrenzt.

Auf Grund dieses Merkmales zerfallen nun die Gramineen in zwei parallele Reihen: a) Mit einfachen Stärkekörnern: *Bambuseae*, *Brachypodieae*, *Triticeae*, *Andropogoneae*, *Maydeae*, *Panicaceae*, *Zoysieae*, *Tristegineae*. b) Mit zusammengesetzten Stärkekörnern: *Festuceae*, *Lolieae*, *Oryzeae*, *Phalarideae*, *Aveneae*, *Agrostideae* (einschließlich *Coleantheae*), *Chlorideae*.

Es fragt sich nun, ob diese Differenzierung nur einmal stattfand, also tatsächlich diese zwei Reihen als parallele Entwicklungsreihen,



bzw. Unterfamilien anzusehen sind, oder ob öfter sich aus Formen mit einfachen Stärkekörnern solche mit zusammengesetzten Stärkekörnern

abgespalten haben. Darüber wage ich kein definitives Urteil abzugeben. Dafür, daß diese Unterschiede keine sehr tiefgreifenden sind, spricht der Umstand, daß Wiesner¹⁾ im *Amylum* von *Triticum* unter den sonst einfachen Stärkekörnern, allerdings sehr vereinzelt, auch zusammengesetzte nachweisen konnte; überdies bestehen ja auch noch andere Differenzen im Bau der Stärkekörner (Gestalt, Größe), über die leider noch viel zu wenig Untersuchungen vorliegen. Dafür, daß die einfachen Stärkekörner der ursprünglichere Typus sind, spricht der Umstand, daß nicht nur die *Bambuseae*, der ursprünglichste jetzt lebende Gramineentypus, solche aufweist, sondern auch die zwei vorwiegend in den Tropen und Subtropen verbreiteten Tribus der *Andropogoneae* und *Paniceae*, während die in den gemäßigten Zonen in größter Formenmannigfaltigkeit auftretenden *Festuceae* zusammengesetzte Stärkekörner haben. Solche haben allerdings auch die nach Schellenberg sehr ursprünglichen *Oryzeae*, doch erweisen sich letztere im Bau der Ährchen als ein trotz der sechs Staubblätter hochgradig abgeleiteter Typus.

Ich stelle mir die verwandtschaftlichen Beziehungen der Tribus der Gramineen untereinander etwa so vor, wie dies aus nebenstehender Zusammenstellung zu ersehen ist.

Wie man dieses System in linearer Aufeinanderfolge zur Darstellung bringt, sei dem Geschmack der Autoren überlassen.

¹⁾ Mikroskopische Untersuchungen, ausgeführt im Laboratorium für Mikroskopie und technische Warenkunde am k. k. polytechn. Institute in Wien. (Stuttgart, 1872.) S. 71 ff.

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: 1925

Band/Volume: [074](#)

Autor(en)/Author(s): Hayek August von

Artikel/Article: [Zur Systematik der Gramineen 249-255](#)