

(Abteilung Spezielle Botanik (Biologie V), Universität Ulm)

## Zur Funktion und Evolution köpfchenförmiger Blütenstände, insbesondere der *Eriocaulaceen*\*

VON THOMAS STÜTZEL

(Mit 20 Abbildungen)

### Summary

Functional reasons for the formation of head-shaped inflorescences are discussed. It is evident that the structure of the heads of the *Eriocaulaceae* is important for their specialized self-pollination mechanism (Geitonogamie). Self-pollination within the *Eriocaulaceae* is reported for the first time. Moreover, the mechanism of seed-distribution is described for *Paepalanthus tatei* Mold. These relations may be of essential importance with respect to the systematics of the *Eriocaulaceae*.

### Einleitung

Korb- und köpfchenförmige Infloreszenzen kommen in den unterschiedlichsten Verwandtschaftskreisen vor. So unter anderem bei *Compositen*, *Dipsacaceen*, *Eriocaulaceen*, *Globulariaceen*, *Plumbaginaceen*, *Campanulaceen*, *Rhamnaceen*, *Amaryllidaceen*, *Liliaceen*, *Rosaceen* und *Valerianaceen*. Die morphologische Analyse zeigt, daß diese Köpfchen auf sehr verschiedene Weise gebildet werden können. Bei *Compositen*, *Dipsacaceen* und *Eriocaulaceen* findet man einen einfach traubigen Bau, bei *Amaryllidaceen*, *Rhamnaceen*, *Valerianaceen* und *Dipsacaceen* thyr-sisch aufgebaute Köpfchen vor, wobei der Verzweigungsgrad der Köpfchen sehr verschieden sein kann.

Wenn wir aber von der „Evolution köpfchenförmiger Blütenstände“ oder von Köpfchenbildung sprechen, so enthält dies implizit bereits die Behauptung, die Einzelblüte sei die ursprüngliche Form, das Köpfchen aber die abgeleitete. Dies bedarf jedoch einer Begründung, die nicht rein morphologischer Natur sein kann, da morphologische Reihen grundsätzlich in beiden Richtungen gelesen werden können. Um zu zeigen,

---

\* Erweiterte Fassung eines Vortrages beim 6. Symposium Morphologie, Anatomie und Systematik der Pflanzen, Ulm, 8. - 13. März 1981.

welche Risiken in der phylogenetischen Interpretation einer morphologischen Reihe liegen, soll mit Hilfe der Vergleichenden Morphologie die Evolution eines Merkmals untersucht werden, dessen historische Entwicklung uns genau bekannt ist. Wir wählen dazu ein Beispiel aus der Technik und untersuchen „Die Evolution des Radschutzes (Kotflügel) bei vierrädrigen Motorfahrzeugen“.

Wir können feststellen, daß die große Mehrzahl der Fahrzeuge über einen solchen Radschutz verfügt. Bei Baumaschinen und Ackerfahrzeugen fehlt er oft, während er bei Lkws meist nur an den Vorder- rädern voll entwickelt ist. Bei einer im Aussterben begriffenen Fahrzeuggruppe mit besonders komplizierter Morphologie sind nur schwach ausgebildete Kotflügel in Form einfacher gebogener Bleche vorhanden. Die Beantwortung der Frage, ob der Kotflügel nun das abgeleitete oder das ursprüngliche Merkmal darstellt, beginnt mit der Definition des Kotflügels. Wir können den Kotflügel nicht nach seiner Funktion definieren, denn bei vielen Fahrzeugen fangen auch Karosserieteile Schmutz, die nach dem Lage- und Stetigkeitskriterium keinesfalls mit Schmutzfängern oder Kotflügeln homologisiert werden dürfen. Wir wollen also als Kotflügel nur Karosserieteile bezeichnen, die sich in einer definierten relativen Lage zum Rad befinden. Es läßt sich dann die morphologische Reihe Baufahrzeug—Ackerfahrzeug—Lkw—Oldtimer—Pkw aufstellen. Für die Leserichtung gibt es nun zwei Möglichkeiten. Man kann den Pkw mit seiner einfachen Gestalt als ursprünglich betrachten. Dies paßt auch gut zu der Feststellung, daß in dieser Gruppe die größte Formenmannigfaltigkeit herrscht und sie außerdem die weiteste Verbreitung und größte Häufigkeit aufweist. Die einfacheren Kotflügel der Oldtimer wären dann das Ergebnis einer Rudimentation. Beim Lkw sind die hinteren Kotflügel bis auf Gummilappen reduziert. Bei Ackerschleppern sind sie gelegentlich, bei Baumaschinen immer bis zum Ablast (vollständigen Fehlen) rudimentiert. Die andere Möglichkeit wäre, das Fehlen von Kotflügeln als ursprünglich zu sehen. Bei Traktoren treten dann bereits erste Anzeichen auf, der Lkw hat bereits vorne wohlentwickelte Schmutzfänger und das Endglied der Reihe stellt der Pkw dar.

Die Beobachtung in der Natur zeigt aber hier, daß offensichtlich ein Zusammenhang zwischen der maximal erreichten Umfangsgeschwindigkeit auf der Reifenoberfläche und der Ausbildung von Kotflügeln besteht. Eine Entwicklung von langsamen zu schnellen Fahrzeugen ist demnach positiv mit dem Auftreten von Schmutzfängern korreliert.

Diese Vermutung basiert auf der Beobachtung von Funktionen und bedarf einer Bestätigung durch die Untersuchung von Motor und Getriebe, da wir auch dort Anpassungen an die jeweilige Fahrtgeschwindigkeit erwarten. Dies ist jedoch bereits Physiologie. Setzt man nun die Kotflügelausbildung in Beziehung zur erreichbaren Höchstgeschwindigkeit, so zeigt sich, daß die aufgestellte Reihe keinesfalls eine Abfolge im Sinne eines natürlichen Systems darstellen kann, sondern daß nur der Oldtimer als Vorläufer des Pkws aufgefaßt werden darf.

Das Modell zeigt deutlich, daß bei phylogenetischen Fragestellungen eine methodische Dreigliederung der Frage angeraten ist, wie sie von WAHLERT (1970) vorschlägt. Wir wollen also bei der Untersuchung köpfchenförmiger Blütenstände seinem Konzept folgen und nach der Form, nach der Funktion und nach der Rolle (d. h. der biologischen Bedeutung einer Form oder Funktion) fragen. Welche große Bedeutung diese Dreigliederung für die Systematik haben kann, zeigt uns ein einfaches Beispiel: Viele Säugetiere können ihre Ohren bewegen. Bei ihnen spielt dies im Zusammenhang mit der Form der Ohrmuscheln i. A. eine wichtige Rolle beim Richtungshören. Daß manche Menschen „mit den Ohren wackeln“ können, zeigt, daß die Funktion der Ohrenbewegung beim Menschen zwar vorhanden ist, andererseits wissen wir jedoch, daß ihre Beweglichkeit beim Menschen biologisch keine Rolle spielt. Der Vergleich von Funktion und Rolle gibt somit wichtige Anhaltspunkte für den Selektionswert eines Merkmals und damit auch für die Leserichtung einer morphologischen Reihe.

Wenn ich im Folgenden hinter allen morphologischen Merkmalen funktionelle Anpassungen suche, so soll dies nicht bedeuten, daß ein funktioneller Wert für die Selektion eines Merkmals zwingend notwendig wäre. Ich gehe zwar davon aus, daß das darwinistische Prinzip der natürlichen Auslese das einzige zur Verfügung stehende naturwissenschaftliche Modell zur Beschreibung einer Entwicklung im Sinne der Evolutionstheorie darstellt, rechne jedoch trotzdem mit der grundsätzlichen Möglichkeit einer Selektion bei gleichwertigen Partnern. Ein einfaches Kugelspiel als Modell für diesen Fall führen EIGEN und WINKLER (1975) an:

Ein Spielfeld mit  $6 \times 6$  Feldern ist mit 18 roten und 18 grünen Kugeln besetzt. Nun wird mit zwei Würfeln gewürfelt. Das erwürfelte Feld ist dann durch seine Koordinaten eindeutig gekennzeichnet. Beim ersten Wurf wird die Kugel vom erwürfelten Feld entfernt und kommt in ein Reservoir, das zu Spielbeginn mindestens 18 Kugeln jeder Farbe enthält. Beim nächsten Wurf wird die Kugel vom erwürfelten Feld verdoppelt, d. h. man nimmt eine Kugel der jetzt erwürfelten Farbe aus dem Reservoir und setzt sie auf das zuvor freigewordene Feld. Fährt man so fort, dann ist nach jedem ungera-

den Wurf ein Feld frei, nach jedem geraden ist das Spielfeld voll besetzt. Dieses Spiel verläuft nun immer deterministisch, d. h. es endet damit, daß sich nur noch eine Farbe auf dem Spielfeld befindet. Dies ist insofern zunächst erstaunlich, als eine Selektion stattfindet, ohne daß eine Farbe zu Beginn einen Vorteil hat und ohne daß sich vorhersagen läßt, welche Farbe gewinnt.

Wir wollen nun kein konkretes Beispiel aus dem Pflanzenreich hierfür suchen. Wir wollen jedoch festhalten, daß es grundsätzlich möglich ist, in einem konkreten Fall Merkmale anzutreffen, deren Evolution weder auf formale noch auf funktionelle Ursachen zurückgeführt werden kann, sondern rein zufällig erfolgt.

Bei meinen Überlegungen zur Evolution köpfchenförmiger Blütenstände habe ich diesen Aspekt jedoch ganz außer Acht gelassen, da ich ein kausales Verständnis der uns begegnenden Formenvielfalt anstrebe, dem sich zufällige Einzelereignisse der oben genannten Art jedoch grundsätzlich entziehen.

Wenn wir einer Struktur keine Funktion zuordnen können und sie auch nicht in einen ursächlichen Zusammenhang mit einer funktionellen Struktur gebracht werden kann, so waren unsere Bemühungen nicht etwa ein Beweis, daß diese Struktur keine Funktion hat, sondern sie waren einfach erfolglos<sup>1</sup>. Glauben wir, die Funktion einer Struktur gefunden zu haben, so ist die Gefahr groß, daß es sich nur um ein vor schnelles „Hineininterpretieren“ handelt. Ob aber eine Struktur oder Gestalt in Zusammenhang mit einer bestimmten Funktion oder einem Funktionsprinzip steht, darüber kann der Vergleich mit anderen köpfchenbildenden Sippen Aufschluß geben. Ich erwarte dann dort konvergente Erscheinungen im weitesten Sinn. Einen weiteren Hinweis erhält man aus der Betrachtung nichtköpfchenbildender Sippen. Hier erwarte ich dann Alternativlösungen, die eine Anpassung an die anders gearteten Anforderungen des grundlegend anderen Blütenstandsbaues darstellen.

Diese Überlegungen sollen im Folgenden an zwei einfachen Beispielen, den Scheidenblättern verschiedener Familien und dem Schaftwachstum von *Allium giganteum* erprobt und dann auf das wesentlich komplexere Problem der Biologie der Eriocaulaceen-Infloreszenzen angewendet werden.

---

<sup>1</sup> D. h. es ist nach meiner Auffassung prinzipiell unmöglich, nachzuweisen, daß eine Struktur auf dem durch das zitierte Kugelspiel aufgezeigten Weg selektioniert wurde und somit in jeder Beziehung funktionsneutral ist.

### Material und Methoden

Die Eriocaulaceenarten *Paepalanthus tatei* Moldenke, *Paepalanthus costaricensis* Moldenke und *Eriocaulon striatum* Lamarck stammen aus dem Botanischen Garten München. Dieses Material wurde von H. MOLDENKE bestimmt. Von *Eriocaulon striatum* wurde auch Material aus dem Botanischen Garten Tübingen verwendet. Alle drei Arten werden z. Z. in Ulm weiterkultiviert. *Armeria plantaginea* (All.) Willd. wurde in Südfrankreich (Plateau de Vaucluse) gesammelt und in Ulm kultiviert. *Allium giganteum* stammt aus einer Versandgärtnerei. *Paepalanthus ramosus* (Wilkstr.) Kunth wurde von Prof. Dr. F. Weberling am Standort gesammelt.

Die genannten Arten wurden vergleichend morphologisch und vergleichend biologisch untersucht. Als methodische Leitlinien dienen dabei die „Konstruktionsmorphologie“ von H. WEBER (1958) und die von von WAHLERT (1970) erarbeiteten methodischen Grundsätze der Evolutionsbiologie. Beide Methoden zeichnen sich dadurch aus, daß sie kausale und finale Fragestellungen zulassen.

Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden mit einem Zeiss-Novascan 30 ausgeführt. Die Objekte wurden frisch und unbesputtert gerastert. Lediglich die Infloreszenzanlage in Abb. 17 wurde am kritischen Punkt getrocknet und mit Gold besputtert.

### Ergebnisse und Diskussion

Charakteristikum aller köpfchenförmigen Blütenstände ist, daß sie für den unbefangenen Betrachter (auch das bestäubende Insekt) wie eine Einzelblüte wirken. Man kann daher annehmen, daß die Signalwirkung der Einzelblüten nichtköpfchenbildender Sippen der köpfchenförmiger Blütenstände gleichwertig sein kann. Dies bedeutet gleichzeitig, daß der Evolutionsvorteil der köpfchenförmigen Infloreszenz an anderer Stelle zu suchen ist. Da die Einzelblüte i. d. R. nur in einer relativ kurzen Zeit effektiv (mit Aussicht auf Befruchtung) bestäubt werden kann<sup>2</sup>, ist es ökonomisch, innerhalb desselben Schauapparates nacheinander verschiedene Blüten dem Bestäuber anzubieten. Bei Orchideenarten, die ohne Bestäubung wochenlang blühen können, ist eine den Blütenköpfchen vergleichbare Aggregatbildung nicht zu beobachten. Bei vielen Blüten wird durch einmalige Bestäubung die Befruchtung aller Samenanlagen erreicht. Tritt eine Fremdbestäubung nicht ein, so erfolgt Selbstbestäubung. Dies hat für eine

<sup>2</sup> Bei der Apfelblüte ist die Narbe ca. 8 Tage belegungsfähig, die Samenanlage 12 Tage befruchtungsfähig. Der Pollenschlauch benötigt ca. 6 Tage um bis zur Samenanlage vorzudringen. Die Zeit für eine effektive Bestäubung beträgt maximal 6 Tage. (LORENZEN 1972, Physiologische Morphologie der Höheren Pflanzen. S. 188.)

köpfchenbildende Sippe ganz andere Konsequenzen als für solche, die keine Köpfchen bilden. Beim Köpfchen wird die (zufällige) Entscheidung für Selbst- oder Fremdbestäubung immer nur für die wenigen Samen einer einzigen Blüte getroffen, in dem häufigen Fall einsamiger Früchte sogar nur für einen Samen. Bei Arten, die keine Köpfchen bilden, betrifft dieselbe Entscheidung u. U. viele tausend Samen. Berücksichtigt man außerdem noch, daß dieser Zufallsentscheid in einem Köpfchen sich bei sehr vielen Blüten über einen langen Zeitraum ständig wiederholt, so zeigt sich, daß in einer köpfchenbildenden Population das für die Artbildung wichtige Verhältnis von Fremdbestäubung zu Selbstbestäubung viel genauer festgelegt werden kann, als in nichtköpfchenbildenden Sippen. Die Festlegung dieses Verhältnisses kann dabei ausschließlich durch den Zeitraum erfolgen, in dem eine effektive Fremdbestäubung möglich ist. Die Abweichung von einem Mittelwert ist dabei um so geringer, je weniger Samen pro Blüte gebildet werden, je mehr Blüten gebildet werden und je länger der Zeitraum ist, in dem bestäubungsfähige Blüten zur Verfügung stehen.

Damit ein Blütenstand als morphologische Einheit (Köpfchen) wirken kann, müssen innerhalb des Blütenstandes die Blattorgane reduziert und die Internodien gestaucht sein. Die Wirkung wird noch verstärkt, wenn das Köpfchen durch ein schaftartiges Internodium oder durch eine Hemmungszone aus dem vegetativen Bereich herausgehoben wird<sup>3</sup>. Unter einer Hemmungszone soll dabei zunächst eine Zone verstanden werden, in der die seitliche Verzweigung — zumindest bis nach der Blüte — unterdrückt ist. Bei Arten, deren Hemmungszone fruchtbiologisch überflüssig ist, kann die Verzweigung bereits nach der Befruchtung (Bestäubung?) einsetzen. Spätestens nach der Verbreitung der Diasporen ist eine Hemmungszone frucht- und blütenstandsbiologisch nicht mehr erforderlich. Die Hemmung kann daher u. U. aufgehoben werden, wie dies bei *Euphorbia polychroma* zu sehen ist (Abb. 1). Die seitlichen Triebe können hier zwar als sterile Parakladien aufgefaßt werden, dies ändert jedoch nichts an der Tatsache, daß sie einem Bereich entspringen, der bis nach der Blüte gehemmt war. Die Innovation erfolgt hier in der für Stauden typischen Weise an der Basis. Bei *Rhododendron ponticum* werden direkt unter der terminalen Blütenstands-

<sup>3</sup> Die Bedeutung einer solchen Hervorhebung darf aber nicht nur blüten- oder blütenstandsbiologisch gesehen werden. Beispiele wie *Pulsatilla* oder *Petasites*, bei denen erst nach der Blüte eine Internodienstreckung eintritt, zeigen, daß in besonderem Maße auch die Fruchtbio-logie berücksichtigt werden muß.



Abb. 1. Fruchtstand von *Euphorbia polychroma* mit sterilen Parakladien.

knospe vegetative Knospen gebildet, die unmittelbar nach der Blüte austreiben. Da sie im folgenden Jahr an ihrem Ende einen Blütenstand ausbilden, müssen sie als Innovationstrieb bezeichnet werden. Gehemmt ist und bleibt bei *Rhododendron ponticum* der Bereich unterhalb der Innovationszone. Dasselbe, an einige Polsterpflanzen erinnernde Verhalten zeigt auch *Nerium oleander*. Daß andererseits bei vielen Stauden die Hemmung überhaupt nicht aufgehoben wird, ist wohl darin begründet, daß die Samen- bzw. Fruchtverbreitung auch (oder sogar hauptsächlich) während der Vegetationsruhe (Herbst und Winter)

erfolgt. Betrachtet man die Hemmungszone als Anpassung an blütenstands- und fruchtbiologische Erfordernisse, so leuchtet unmittelbar ein, weshalb durch Entfernen abgeblühter Infloreszenzen in vielen Fällen eine Nachblüte ausgelöst werden kann. (Wo Anlegung und Aufblühen der Infloreszenz in verschiedenen Vegetationsperioden stattfinden, ist dies i. A. nicht möglich.) Die offensichtliche Zweckmäßigkeit dieses Steuerungsmechanismus darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß seine Struktur und stoffliche Basis immer noch in wesentlichen Teilen unbekannt sind.

Wenn anstelle einer Hemmungszone ein schaftartiges Internodium ausgebildet ist, wird die Köpfchenanlage vor dem Streckungswachstum des Schaftes (noch im Schutz der Laubblätter) gebildet. Bei manchen Arten wächst der Schaft auch interkalar weiter, wobei das Wachstum des Schaftes oft nicht nur durch Zellstreckung, sondern auch durch ein interkalares Meristem erfolgt. Das interkalare Meristem liegt erwartungsgemäß an der Basis des Schaftes, weil die umgebenden Blätter dort dem noch nicht ausdifferenzierten Gewebe den nötigen Halt geben. Je weniger Blätter einen Schaft stützen, desto besser muß das einzelne Blatt dieser Funktion angepaßt sein. Die Anpassung ist um so besser, je weiter das Blatt mit seiner Basis die Sproßachse bzw. den Schaft umgreift. Als ideale Lösung erscheint das Blatt der *Gramineen*, welches in seinem proximalen Teil als Scheide, in seinem distalen Abschnitt als flächiges Assimilationsorgan ausgebildet ist.

Die *Eriocaulaceen* verfügen fast alle über eine Scheide. Diese ist immer geschlossen und hat nie eine deutliche Spreite. Bei *Eriocaulon striatum* und *Paepalanthus tatei* wächst das Köpfchen erst dann aus der Scheide heraus, wenn diese bereits weitgehend ausdifferenziert ist und damit ihre Stützfunktion voll wahrnehmen kann. Andererseits gibt es jedoch verschiedene *Eriocaulaceen*, die über keine Scheide verfügen. Wenn die obigen Ausführungen über die Funktion der Scheide glaubhaft sein sollen, so ist es erforderlich, nachzuweisen, daß eine Scheide bei diesen Arten funktionell überflüssig ist. Diese Frage soll vorerst jedoch zurückgestellt werden und zusammen mit der Erörterung des Infloreszenzbaues der Untergattung *Platycaulon* behandelt werden.

Obwohl es den vorausgegangenen Überlegungen zufolge ohne weiteres logisch erscheint, daß sich eine Zone interkalaren Wachstums immer an der Basis des Internodiums befindet, wollen wir an Beispielen suchen, die ein interkalares Wachstum am distalen Ende eines Schaftes zeigen. Dies erscheint notwendig, da es immerhin möglich ist, daß auch

eine zunächst einleuchtende Hypothese sich plötzlich als mit den Fakten unvereinbar erweist.

Markieren wir junge Köpfchenschäfte von *Armeria plantaginea* im Abstand von 5 mm (z. B. mit Filzschreiber Edding 3000), so sehen wir, daß auch hier interkalares Wachstum vorliegt. Es findet hier jedoch ausschließlich am distalen Ende des Schaftes statt<sup>4</sup>. Sind damit die Überlegungen zur Funktion und Evolution der Scheide widerlegt?

Was die Funktion der Scheide anbelangt, trifft dies sicher nicht zu, denn wir finden bei *Armeria* den seltenen Fall einer nach rückwärts gerichteten anliegenden Scheide (Abb. 2). Das Längenwachstum findet praktisch ausschließlich innerhalb der Scheide statt und funktionell besteht somit eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den *Eriocaulaceen*. Während jedoch bei den *Eriocaulaceen* die Scheide als



Abb. 2. Köpfchen von *Armeria plantaginea* mit rückwärts gerichteter Scheide.

---

<sup>4</sup> Auf am distalen Ende des Internodiums gelegene Zonen interkalaren Wachstums hat bereits TROLL (1937) hingewiesen. Er bezeichnet die rückwärts gerichtete Scheide bei *Armeria* in Anlehnung an MAURY und ROMANOW als Spornröhre, da sie den genannten Autoren zufolge als Verwachsungsprodukt spornartiger Emergenzen aufzufassen sei.

das Ergebnis einer kontinuierlich fortschreitenden Verbesserung und zeitlichen Verlängerung der Schutz- und Stützfunktion der Knospe aufgefaßt werden kann, ist diese Betrachtungsweise bei *Armeria* offenbar unmöglich. Zwischenformen von normal orientierten Laubblättern zu rückwärts gerichteten Scheiden können unmöglich funktionell interpretiert werden. Da das Beispiel *Armeria* evolutionsbiologisch unverstänlich ist und damit möglicherweise schwerwiegende Kritik an der evolutionsbiologischen Darstellung der Eriocaulaceenscheide beinhaltet, ist es notwendig, die Ontogenie der *Armeria*-Scheide genauer zu untersuchen.

Ein vollständig anderes Schaftwachstum können wir bei *Allium giganteum* beobachten. An einem bereits ca. 50 cm hohen Schaft wurden im Abstand von 1 cm Markierungen angebracht (Abb. 3 e). Es zeigte sich zunächst im mittleren markierten Stengelabschnitt ein starkes Längenwachstum (Abb. 3 g). Der Bereich, in dem das Längenwachstum stattfand, verschob sich aber immer mehr zur Infloreszenz hin (Abb. 3 i). In Abb. 3 ist dieses Beobachtungsergebnis dargestellt und interpretiert. Berücksichtigt man, daß das Gewebe des Schaftes seine endgültige Festigkeit erst nach Abschluß des Längenwachstums erreichen kann, so läßt sich diese Wachstumsweise als Anpassung an die hier besonders große und entsprechend schwere Infloreszenz auffassen. Zum leichteren Verständnis betrachten wir den Teil des Schaftes, der das Längenwachstum bereits abgeschlossen hat, als starr (schwarzer Bereich). Die Hebelkräfte, die durch die Bewegung (Wind) der Infloreszenz im untersten noch nicht ausdifferenzierten Schaftabschnitt (an der durch ► gekennzeichneten Stelle) auftreten können, sind nun abhängig vom Gewicht der Infloreszenz und von der Länge des noch nicht ausdifferenzierten Schaftabschnittes. Durch eine fortschreitende Verkürzung dieses Hebelarmes (H) wird hier also die Zunahme der mechanischen Belastung durch die schwerer werdende Infloreszenz kompensiert.

Das Schaftwachstum von *Allium giganteum* und die Scheidenbildung bei verschiedenen *Eriocaulaceen* und bei *Armeria* machen deutlich, daß das Auffinden einer Funktion zugleich auch das Auffinden des Selektionsdruckes bedeuten kann, der die Evolution der betr. Struktur bedingt. In wenigen Fällen, wie z. B. bei den basalen Scheiden von *Gramineen* oder *Eriocaulaceen*, scheint auch der Weg, auf dem sich die Struktur stammesgeschichtlich entwickelt hat, einigermaßen klar ersichtlich zu sein.

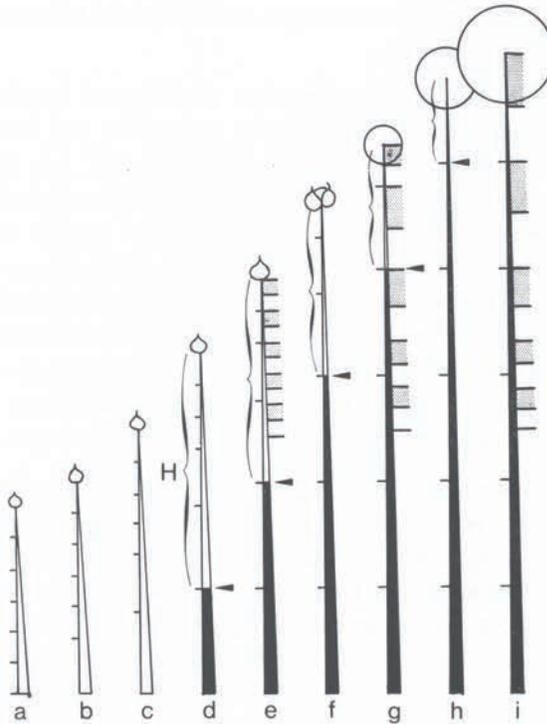


Abb. 3. Bei einem im Abstand von 1 cm markierten Schaft von *Allium giganteum* (Fig. e) verschieben sich die Markierungen zunächst so, daß die mittleren Abschnitte die größte Längenzunahme zeigen (Fig. g). Wenn kein weiteres Längenwachstum mehr erfolgt, ist der Zuwachs unter der Infloreszenz am größten und nimmt nach unten kontinuierlich ab (Fig. i). Die Markierungen auf der linken Seite von Fig. a - i stellen eine mögliche Interpretation für diese Beobachtung dar: Der ursprünglich auf der ganzen Länge im gleichen Differenzierungszustand befindliche Schaft (Fig. a) beginnt sein Längenwachstum im basalen Bereich. Das Längenwachstum schreitet dann in apikaler Richtung fort, wobei die endgültige Ausdifferenzierung in den einzelnen Bereichen frühestens dann erfolgen kann, wenn kein weiteres Längenwachstum mehr stattfindet. (Es ist dabei gleichgültig, ob es sich um ein reines Streckungswachstum handelt oder ob noch Zellteilungen erfolgen.) Der ausdifferenzierte Bereich ist jeweils schwarz dargestellt. Die auftretende mechanische Belastung im untersten noch nicht ausdifferenzierten Bereich wird bei dieser Art des Wachstums durch die Verkürzung des Hebelarmes H reduziert. Auf diese Weise wird die Belastungszunahme durch die wachsende Infloreszenz an der mit ◀ bezeichneten Stelle kompensiert.

Bei der Untersuchung der Köpfchen und Köpfchenstände der *Eriocaulaceen* soll nun in derselben Weise vorgegangen werden, wie dies am Beispiel des Schaftwachstums von *Eriocaulon striatum*, *Armeria plantaginea* und *Allium giganteum* gezeigt wurde. Auf diese Weise

soll nach überprüfbaren Beziehungen zwischen den beobachteten Sachverhalten gesucht werden.

Die zu Anfang erwähnten, möglichen Vorteile der Köpfchenbildung, nämlich 1. „Reduktion der Samenzahl pro Blüte zur Steuerung des Verhältnisses Fremd- zu Selbstbestäubung“ und 2. (als Folge davon) „Bildung von Aggregaten zur Einsparung von Schauorganen“ sind für die *Eriocaulaceen* wenig einleuchtend. Auffällige Farben kommen hier nicht vor. Die Köpfchen sind meist weiß (sogar Antheren und Pollen können weiß sein), gelegentlich kommt grüne oder braune bis schwarze Färbung von Blütenorganen vor. Bis jetzt ist nicht einmal mit Sicherheit bekannt, ob Zoophilie oder Anemophilie vorliegt. Wegen der durchweg eingeschlechtigen Blüten (aber monoecischen Köpfchen!) wurde Selbstbestäubung bisher nicht in Erwägung gezogen.

Als Ausgangspunkt für Untersuchungen zur Funktion der Köpfchen (und damit auch zur Funktion der die Köpfchen bildenden Blüten) kann die hervorragende<sup>5</sup> blütenmorphologische Bearbeitung der Familie durch KOERNICKE (1821), HIERONYMUS (1888), RUHLAND (1903) u. a. dienen. Die systematisch wichtige Frage, ob ein Perigon oder eine in Kelch und Krone gegliederte Blütenhülle vorliegt, soll zunächst ausgeklammert bleiben. Wo die Blüte von zwei Blattwirteln gebildet wird, bezeichne ich den äußeren als Kelch, den inneren als Krone, um sonst notwendige umständliche Formulierungen zu vermeiden.

Um erste Anhaltspunkte für die Funktionsweise der Eriocaulaceenköpfchen zu erhalten, wurden die Köpfchen von *Eriocaulon striatum* und *Paepalanthus tatei* untersucht.

Bei allen *Eriocaulaceen* zeigen die Köpfchen traubigen Aufbau. Bei *Eriocaulon striatum* sind drei Zonen von Blüten zu beobachten. Die erste (unterste bzw. äußerste) ist eine schmale männliche Zone, darauf folgt eine deutlich breitere weibliche Zone; zuletzt werden wieder männliche Blüten gebildet, bis das Köpfchen schließlich terminal proliferiert. Die erste männliche Zone kommt jedoch verspätet oder überhaupt nicht zur Anthese, so daß ein protogynes Köpfchen vorliegt. Bei voll entwickelten weiblichen Blüten ist auf den Kronblättern ein

<sup>5</sup> Die gesamte Blüte ist oft kleiner als 2 mm. Als Einteilungskriterium wird u. a. sogar die Struktur der inneren Oberfläche der Blütenhaare verwendet. Wenn Hess (1954) schreibt „die Präparation und Untersuchung ist nur mit Hilfe der besten Binokularlupen befriedigend möglich“, so zeigt dies, daß die Leistungen von RUHLAND, KOERNICKE und anderen nicht hoch genug eingeschätzt werden können.

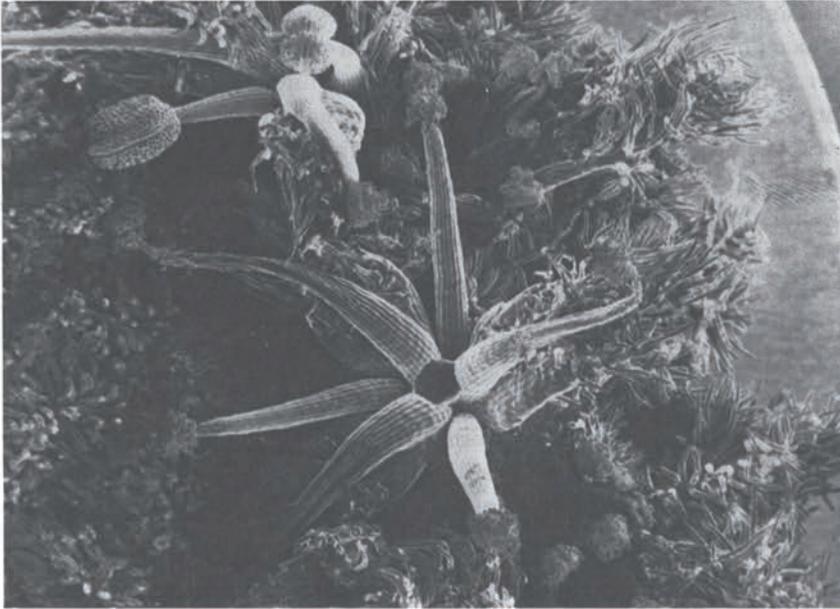


Abb. 4. Männliche Blüte von *E. striatum*. In der Mitte ist der Nektartropfen zu sehen.

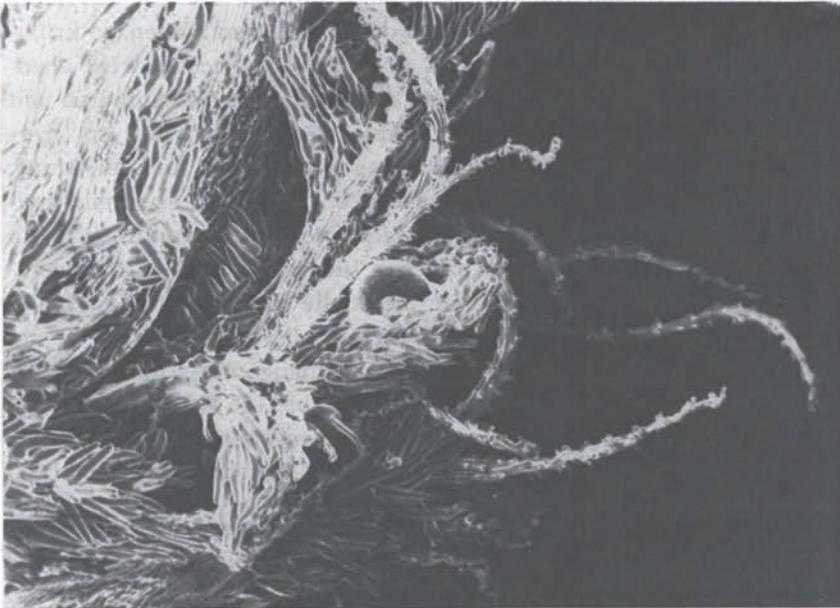


Abb. 5. Weibliche Blüte von *E. striatum*. Der Nektartropfen wird von einer Drüse auf der Kronblattlamina gebildet.

Flüssigkeitstropfen zu sehen, der offenbar von den in der Gattung *Eriocaulon* verbreiteten epipetalen Drüsen abgesondert wird (Abb. 5). Bei den später erscheinenden männlichen Blüten wird vom rudimentären Gynoeceum ein Flüssigkeitstropfen gebildet, der an der Basis zwischen den Filamenten zu sehen ist (Abb. 4). Männliche und weibliche Phase sind in der Regel so deutlich getrennt, daß eine „Selbstbestäubung“<sup>6</sup> schon aus rein räumlichen Gründen nur in seltenen Fällen möglich erscheint. Obwohl *E. striatum* in Kultur viele Köpfchen bildet, konnte bisher nur ein reifer Same gefunden werden. Auflauende Saat wurde überhaupt noch nicht beobachtet.

Bei *Paepalanthus tatei* hingegen findet man regelmäßig Keimpflanzen. Das Köpfchen wird hier nicht nur von drei, sondern von einer sehr großen Zahl männlicher und weiblicher Zonen aufgebaut. Ältere Köpfchen haben im unteren Teil reife Samen, nach oben folgen fertig ausdifferenzierte Blüten und zuletzt junge Blütenanlagen. Offene männliche Blüten findet man täglich in der Zeit von 12.00 bis 17.00 Uhr. Die Filamente spannen dabei die vollständig kahle, verwachsene Krone trichterförmig aus (Abb. 6 und 8). Das rudimentäre Gynoeceum bildet an den freien Karpellspitzen je ein Flüssigkeitströpfchen. Die Bildung der Tröpfchen beginnt erst kurz vor dem Aufreißen der Pollensäcke; nach ca. einer Stunde sind sie so groß geworden, daß sie zu einem Tropfen zusammenfließen. Verwelken die männlichen Blüten, so krümmen sich die Antheren nach innen und der Krontrichter wird ebenfalls nach innen gefaltet. Auf diese Weise werden die Antheren mit dem noch anhaftenden Pollen eingeschlossen (Abb. 9). Der so „verpackte“ Pollen steht für die Bestäubung nicht mehr zur Verfügung. Der untere Teil der Kronröhre schrumpft ebenfalls und es scheint zwischen Kelch und Krone ein relativ langes Internodium vorzuliegen. Ab ca. 16.00 Uhr sind die ersten Anzeichen für das Aufblühen der weiblichen Blüten zu sehen. Auch hier bleibt die Karpellspitze kurz und bildet einen Flüssigkeitstropfen. Beiderseits der Karpellspitze ist ein langer fädiger Anhang ausgebildet, die Anhänge benachbarter Karpelle verwachsen an der Basis miteinander (Abb. 12). An diesen Appendices findet man bei *Paepalanthus tatei* regelmäßig Pollenkörner (Abb. 10). Die aufblühenden weiblichen Blüten folgen den aufgeblühten

<sup>6</sup> Selbstbestäubung ist bei den *Eriocaulaceen* wegen der eingeschlechtlichen Blüten nur in Form von Geitonogamie möglich. Der Pollen kann dabei entweder durch direkten Kontakt von Anthere und Narbe verschiedener Blüten oder durch Ausschleudern der Pollen beim Aufreißen der Pollensäcke übertragen werden.

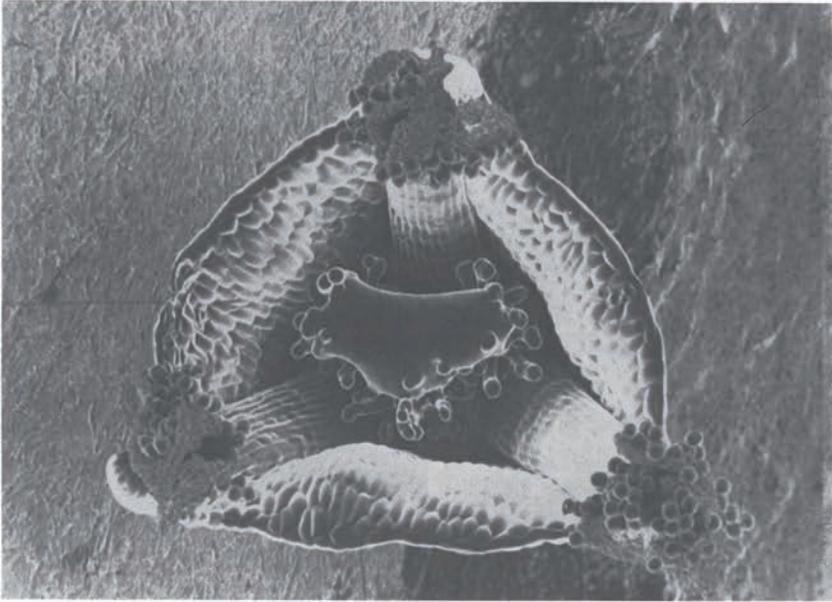


Abb. 6. Kronröhre von *P. tatei*. Innerhalb des Androeceums ist der vom rudimentären Gynoeceum gebildete Nektartropfen zu sehen.



Abb. 7. *P. tatei*. An der Grenze zwischen zwei Zonen verschiedenen Geschlechts erfolgt Geitonogamie (Selbstbestäubung).

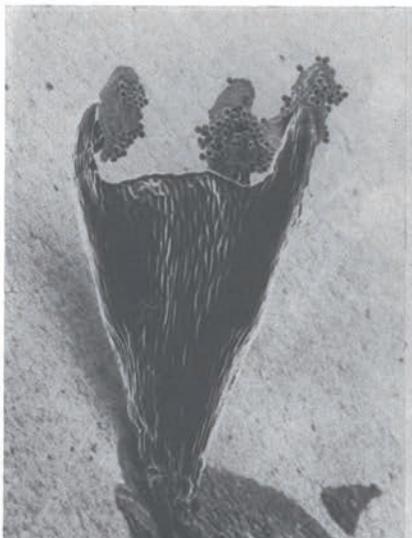


Abb. 8. Kronröhre und Androeceum von *P. tatei*.

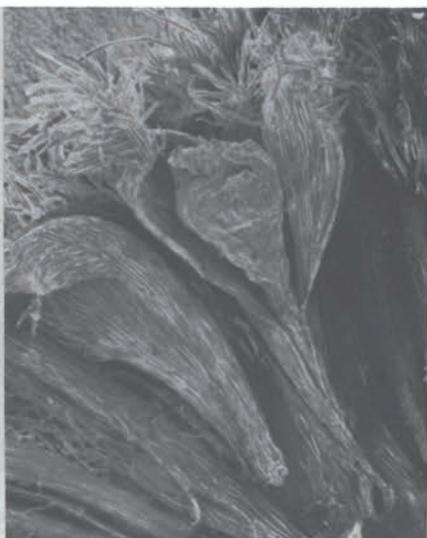


Abb. 9. Welke männliche Blüte von *P. tatei*.



Abb. 10. An den Appendices von *P. tatei* haftender Pollen.

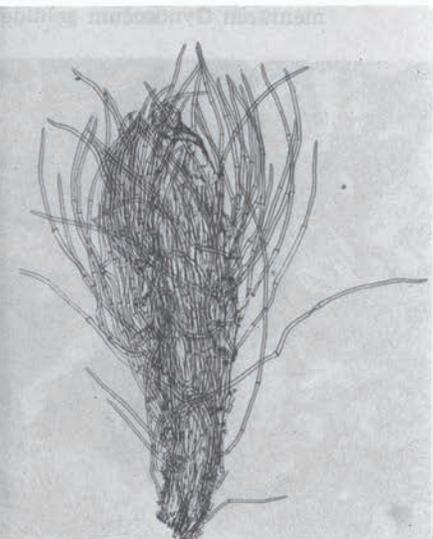


Abb. 11. Kronblatt der weiblichen Blüte von *P. tatei*.

männlichen stets in acropetaler Richtung. Da sich die Blühzeit männlicher und weiblicher Blüten deutlich überlappt und direkter Kontakt zwischen Antheren und Appendices möglich ist (männliche und weibliche Blüten sind einander oft direkt benachbart, s. Abb. 7), erfolgt offenbar regelmäßig Geitonogamie.

Zur Kontrolle für diese Vermutung wurde in die Torfbeete der Eriocaulaceen *Drosera capensis* gepflanzt. Die von den Sonnentaubläthern gefangenen Insekten waren ausschließlich die üblichen Gewächshauschädlinge wie Trauermücken, Weiße Fliege und verschiedene Blattlausarten, die wegen ihrer Lebensweise als Bestäuber kaum in Frage kommen. Es konnte auch bei rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen kein Pollen an ihnen gefunden werden.

Bei der Fruchtreife krümmen sich die in der Mediane deutlich verdickten Kelchblätter zurück. Der Pedicellus reißt unterhalb des Kelchblattwirtels ab und die Blüte wird dadurch plötzlich über die Köpfchenoberfläche emporgehoben (Abb. 13). Bei diesem Vorgang wird gleichzeitig der Kelchblattwirtel vom Kronblattwirtel getrennt. Die Kelchblätter bleiben dabei jedoch untereinander verbunden. Kronblattwirtel und Gynoeceum bilden ebenfalls eine Einheit. Auf diese Weise wird der Kelchblattwirtel gewissermaßen zur Startrampe für die der Windverbreitung dienende Diaspore aus Kronblättern und Frucht. Die Kelchblätter krümmen sich später noch weiter ein und der Kelch fällt schließlich als Ganzes ab. Bei den Kelchblättern männlicher Blüten kommt eine solche Bewegung trotz der großen Ähnlichkeit in der äußeren Morphologie nicht vor. Die hautartig dünnen, am Rand und auf der Fläche mit mehrzellig unverzweigten Haaren besetzten Kronblätter (Abb. 11) sind eine hervorragende Anpassung an diese Verbreitungsweise. Da sich in jedem Karpell nur ein Same entwickelt und die Frucht eine dorsicide Kapsel darstellt, können die Samen einzeln ausgestreut werden. Die Einkrümmung der Kelchblätter wird durch Gewebespannung in den trocknenden Blättern verursacht. Bringt man den abgesprengten, aufgespreizten Kelch ins Wasser, so schließt er sich wieder. Dieser Vorgang kann beliebig oft wiederholt werden.

Diese Beobachtungen wurden alle im Juli 1981 aufgezeichnet. Es ist daher möglich, daß unter Kurztagbedingungen gewisse Verschiebungen auftreten. So gibt es z. B. Anzeichen dafür, daß die äußere männliche Zone bei *Eriocaulon striatum* im Kurztag breiter ist und die Köpfchen dann u. U. protandrisch sind. Unabhängig davon kann festgestellt werden, daß bei den Köpfchen der Eriocaulaceen Selbstbestäubung,



Abb. 12. Aufgeblühte weibliche Blüte von *P. tatei*. Die 6 Appendices und der von den Karpellspitzen gebildete Nektartropfen sind deutlich zu sehen.



Abb. 13. Durch die Kelchblätter in Startposition gebrachte Diaspore von *P. tatei*.

in Form von Geitonogamie vorkommt. Für diese Art der Selbstbestäubung ist aber nicht mehr nur die Morphologie und Biologie der Einzelblüte maßgebend, sondern in ganz besonderem Maße die des gesamten Köpfchens. Der Anzahl weiblicher und männlicher Zonen kommt dabei eine entscheidende Bedeutung zu, da nur an der Grenze zwischen zwei Zonen eine Selbstbestäubung erfolgen kann. In diesem Zusammenhang verdient auch die Morphologie der Narben bzw. deren Appendices besondere Aufmerksamkeit. Ich folge hier ganz der Darstellung von BONGARD und EICHLER, betrachte die zwispaltigen oder ungeteilten Kommissuralnarben der Paepalanthoideae als akzessorische Organe und bezeichne sie als Appendices. Die in eine Drüse umgewandelte Karpellspitze ist der Narbe der Eriocauloideae homolog. Dabei ist zu beachten, daß bei BONGARD, EICHLER und in der vorliegenden Arbeit der Begriff „Appendices“ für andere Organe verwendet wird als bei KOERNICKE, HIERONYMUS und RUHLAND! Die Flüssigkeitstropfen enthalten bei beiden Arten Kohlenwasserstoffe (Nachweis mit Naphthol und Schwefelsäure). Sowohl diese Nektarproduktion, als auch das Einschließen des Pollens in die verblühten männlichen Blüten bei *Paepalanthus tatei*, spricht bei diesen beiden Arten gegen eine Anemophilie.

RUHLAND hat den Verwachsungen im Blütenbereich großen systematischen Wert beigemessen. Er betrachtet den bei *Eriocaulon* häufigen Fall freier Kelch- und Kronblätter als ursprünglich. Die Verwachsungen im Kronblattkreis werden von ihm als abgeleitetes Merkmal betrachtet und von *Leiothrix* und *Syngonanthus* sagt er, daß die männlichen Blüten „vielfach wieder zum Freiwerden der Petalen neigen“. Das Beispiel *Paepalanthus tatei* zeigt aber, daß gerade bei der Krone der weiblichen Blüte Skeziananpassungen an die Samenverbreitung erwartet werden dürfen. Da wir solche Spezialanpassungen üblicherweise als abgeleitet betrachten, erscheint es von diesem Standpunkt aus günstiger, die männlichen Blüten der Untergliederung der Familie zu Grunde zu legen. Da bei ihnen freie Kronblätter viel seltener sind als verwachsene und außerdem auch der als „frei“ bezeichnete Kelchblattwirtel an seiner Basis eine zwar schmale, jedoch u. U. funktionell notwendige Verwachsungszone aufweist, kann man ohne Schwierigkeit verwachsene Kelch- und Kronblattwirtel als ursprünglich, freie Perianthkreise dagegen als abgeleitet betrachten.

Die bei *Paepalanthus tatei* gemachten Beobachtungen genügen nun freilich nicht, um die Interpretation aller von RUHLAND, KOERNICKE und

anderen zur systematischen Gliederung verwendeten Merkmale auf den Kopf zu stellen, es wird jedoch deutlich, daß das System dieser Familie möglicherweise doch künstlicher ist, als bisher allgemein angenommen wurde.

Da bei den *Eriocaulaceen* außer einfachen Köpfchen auch zum Teil kompliziert aufgebaute Köpfchenstände vorliegen, muß auch mit Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Köpfchen gerechnet werden. Diese Möglichkeit ist besonders dann gegeben, wenn die Köpfchen so eng beieinander stehen, wie bei *Paepalanthus costaricensis*.

In der Evolutionsbiologie soll eine Veränderung von Form, Funktion oder (und) Rolle als kontinuierliche Anpassung an andere Lebensbedingungen aufgefaßt werden können. Das Stetigkeitskriterium gilt somit nicht nur für die Form, sondern vor allem auch für die Rolle! Da von WAHLERT (1970) ausdrücklich darauf hinweist, daß es gleichgültig ist, welche Beziehung als Ausgangspunkt für eine Analyse dient, soll im folgenden die am leichtesten zugängliche Beziehung als Ausgangspunkt dienen. Da eine Untersuchung der Rolle, d. h. einer Beziehung zwischen Funktion und Umwelt, ohne detaillierte Kenntnis des natürlichen Standorts unmöglich ist, wollen wir mit der Analyse der Form beginnen und versuchen, die Entstehung der Köpfchenstände in morphologischen Reihen darzustellen.

Besonders auffällige Köpfchenstände finden wir in der Untergattung *Platycaulon*. Hier befinden sich auf einem abgeflachten Schaft mehrere Köpfchen dicht beieinander (Abb. 14). Für die Entstehung<sup>7</sup> dieser Infloreszenzen werden bei RUHLAND (1903) und HIERONYMUS (1888) verschiedene Modelle vorgeschlagen, RUHLAND übernimmt die Auffassung von MARTIUS, der die bandartig flachen, mehrköpfigen Schäfte als das „Verwachsungsprodukt mehrerer gleichwertiger Schäfte“ (= kollateraler Beispresse) auffaßt. HIERONYMUS hält hingegen die Schäfte für „Glieder eines sitzenden cymösen Blütenstandes (Doppelsichel oder Doppelwickel)“ und nicht für gleichwertige Achselprodukte ein und desselben Blattes.

---

<sup>7</sup> Unter „Entstehung“ verstehe ich hier zunächst eine rein typologische Ableitung. Ich glaube aber, daß im vorliegenden Fall eine typologische Entscheidung zwischen den beiden Modellen getroffen werden kann, daß diese Entscheidung an ontogenetischen Kriterien überprüfbar ist und daß diese Entscheidung bestimmte phylogenetische Betrachtungsweisen ausschließt.

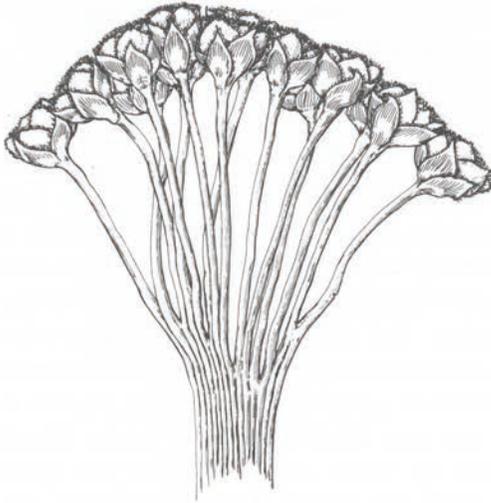


Abb. 14. *Paepalanthus villosulus* Mart.

Erste Untersuchungen an *Eriocaulon striatum* und *Paepalanthus tatei* zur Stellung der Schäfte im Gesamtaufbau zeigten bereits, daß die Schäfte keineswegs immer in der Achsel von Tragblättern stehen, sondern daß sie auch terminal an beblätterten Sprossen vorkommen können. Dies wurde zuerst für *Eriocaulon striatum* (STÜTZEL/WEBERLING 1981) nachgewiesen. Inzwischen konnte gezeigt werden, daß die Köpfchenstände von *Paepalanthus tatei* ebenfalls eine die Hauptachse abschließende Infloreszenz aufweisen. Bevor wir uns jedoch weiter mit der Typologie dieser Blütenstände beschäftigen, erscheint es notwendig, zu begründen, wofür und weshalb es überhaupt interessant ist, zu wissen, ob die Köpfchen nur axillär oder auch terminal stehen können<sup>8</sup>. Es erscheinen dabei zunächst zwei Gesichtspunkte wesentlich:

Zum Ersten wird im Zusammenhang mit der ursprünglich angenommenen ausschließlich axillären Stellung der Köpfchen behauptet, daß die die Schäfte an der Basis umgebenden Scheiden „die adossierten Vorblätter der im übrigen blattlosen Schäfte“ (RUHLAND 1903) seien. Unter einem adossierten Vorblatt wird entweder einfach ein adaxial stehendes Blatt verstanden, oder aber ein Blatt, welches als Verwach-

<sup>8</sup> Vgl. K. POPPER: „Es ist also nicht so, wie der naive Empirist, der Induktionslogiker glaubt: daß wir unsere Erlebnisse sammeln, ordnen und so zur Wissenschaft aufsteigen; ... auch eine noch so reiche Sammlung solcher Sätze würde nie zu einer Wissenschaft führen. Wir brauchen Gesichtspunkte, theoretische Fragestellungen (POPPER, 1976, S. 71).

sungsprodukt von ursprünglich zwei Blättern (phylogenetisch den beiden Vorblättern der Dikotylen entsprechend) gilt.

Die ontogenetische Untersuchung der Scheidenentwicklung bei *Eriocaulon striatum* und *Paepalanthus tatei* liefert jedoch keine Anhaltspunkte für eine Entstehung der Scheide aus zwei Blättern. Da es allerdings denkbar wäre, daß die Verschmelzung der beiden Vorblätter bereits so früh erfolgt, daß sie nicht mehr beobachtbar ist, könnte man an dieser Auffassung trotzdem festhalten. Manche Botaniker würden dies zwar als „idealistische Morphologie“ verdammen, logisch falsch ist es deshalb nicht. Bei den Scheiden terminaler Schäfte hat aber auch der „idealistische Morphologe“ keinen Grund, eine Entstehung aus zwei Blättern anzunehmen, denn die Scheide steht hier genau an der Stelle vor dem Köpfchen, an der in der Blattfolge ein Laubblatt zu erwarten ist. Wenn an der Scheide ein spreitiger Abschnitt ausgebildet ist, zeigt die Spitze dieses Spreitchens die ursprüngliche Stellung des die Scheide bildenden Blattes an. Da es widersinnig erscheint, in einer Familie für ein und dasselbe Organ ohne ersichtlichen Grund zwei unterschiedliche Entstehungsweisen (aus zwei Blättern bei axillärer Stellung, aus einem bei terminaler Stellung), anzunehmen, wird auch der „idealistische Morphologe“ zugeben müssen, daß ein aus zwei Blättern entstandenes adossiertes Vorblatt wie es A. WEBER (1980) für das Vorblatt der Blüten von *Nicolaia elatior* nachweisen konnte, bei den *Eriocaulaceen* nicht vorkommt.



Abb. 15. Habitusbild von *Paepalanthus ramosus*. Die abgebildete Pflanze war ca. 70 cm hoch.

Zum anderen muß bei der Frage nach der Bedeutung von terminalen Köpfchen auf die schon im Zusammenhang mit der Endblüte diskutierten Argumente verwiesen werden (HAGEMANN 1973, WEBERLING 1961, TROLL 1964). Wird eine Achse mit der Ausbildung einer Endblüte abgeschlossen, so bedeutet dies eine Einschränkung für den Aufbau der blühenden Region, die bei offenen Blütenständen in dieser Form nicht besteht. Außerdem durchläuft der Vegetationsscheitel beim monotelten Typ (mit Endblüte) zuerst eine vegetative Phase, um sich dann in einen, eine Blüte bildenden Scheitel umzuwandeln<sup>9</sup>. Diese Umstimmung ist beim polytelen Typ nicht erforderlich.

Das bedeutet, daß sich monoteler und polyteler Infloreszenztyp möglicherweise auch physiologisch durch die Steuerungsmechanismen unterscheiden. Untersuchungen, die einen solchen Schluß zulassen würden, liegen bisher nicht vor; es muß jedoch in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen werden, daß die zum Florigen-Konzept führenden Untersuchungen an Familien durchgeführt worden sind, die üblicherweise als typisch monotel betrachtet werden.

Eine ähnliche Einschränkung für den Aufbau der reproduktiven Region wie die Endblüte stellt auch ein Endblütenstand dar, wenn dieser einen „in sich geschlossenen Aufbau“ zeigt, wie z. B. das Cyathium der *Euphorbiaceen* oder das Köpfchen der *Eriocaulaceen*. Von einem „in sich geschlossenen Aufbau“ soll in diesem Zusammenhang dann die Rede sein, wenn eine Erweiterung oder Bereicherung in diesem Endblütenstand nicht erfolgt.

Wenden wir uns nun aber wieder den flachen, mehrköpfigen Schäften der Untergattung *Platycaulon* zu. Wenn diese, wie bei RUHLAND durch Verwachsung kollateraler Beispresse erklärt werden sollen, so bereitet die Scheide, die auch den flachen Schaft von *Platycaulon* umgibt, gewisse Schwierigkeiten. In Abb. 16 b ist ein Beispiel für kollaterale Köpfchen gezeichnet. Beobachtungen an *Cyperus papyrus* (SANDT 1925) und an *Musa nana* zeigten, daß bei kollateralen Beispresen die Stellung der einzelnen Beispresse zur Hauptachse jeweils dieselbe ist. Dies heißt, die Anlegung der Scheide müßte von einem adaxial stehenden Primordium ausgehen, wie dies bei einzeln axillär stehenden Köpfchen der Fall ist (Abb. 16 c). Daß diese Scheidenanlagen während der pri-

<sup>9</sup> Daß es nicht darauf ankommt, ob ein Blütenstand mit letzter Kraft noch eine Endblüte zustande bringt, oder ob diese fehlt, darauf haben bereits WEBERLING (1961) und MÜLLER-DOBLIES et al. (1975) hingewiesen. Vielmehr ist es für die Definition entscheidend, daß in einer Infloreszenz solche umgestimmten Vegetationsscheitel vorkommen.

mären Morphogenese auf der adaxialen Seite miteinander verschmelzen, ist durchaus vorstellbar (Abb. 16 d). Ein Verwachsen kollateraler Schäfte ist in diesem Fall denkbar. Daß die beiden randlichen Scheidenanlagen aber die ganze kollaterale Schar auf der abaxialen Seite umgreifen und so die Scheide des Platycaulonschaftes bilden, ist mit den bisherigen Kenntnissen der primären Morphogenese kollateraler Beisprosse nur schwer zu vereinbaren (Abb. 16 e, f).

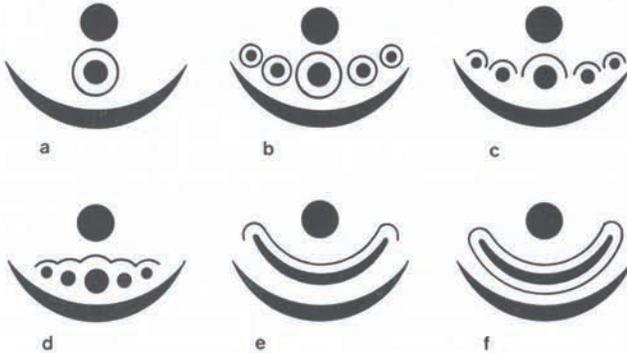


Abb. 16. Entstehung der flachen, mehrköpfigen Schäfte nach MARTIUS. Fig. a zeigt ein axilläres Einzelköpfchen, Fig. b eine kollaterale Schar. In Fig. c - f sind die zu postulierenden ontogenetischen Schritte dargestellt. Da der Schritt von Fig. e nach Fig. f mit den bisherigen Kenntnissen der primären Morphogenese kollateraler Beisprosse schwerlich in Einklang zu bringen ist, erscheint die ganze Theorie äußerst unwahrscheinlich.

HIERONYMUS geht dagegen von einem Köpfchenstand aus, wie er in Abb. 17 a gezeigt ist. (Den Ergebnissen von STÜTZEL/WEBERLING folgend wurde ein Endköpfchen hinzugefügt.) Er muß das völlige Schwinden der Tragblätter und Scheiden annehmen und muß ferner unterstellen, daß die Scheide von einem Laubblatt gebildet wird, das dem ganzen Köpfchenstand vorausgeht. Ein bandartig flacher Schaft entsteht außerdem nur bei einer zweizeiligen Anordnung der Köpfchen. Wir müssen nun nach Hinweisen suchen, die diese Anhäufung von Hypothesen etwas wahrscheinlicher macht, als dies auf den ersten Blick erscheint.

Das Fehlen der Tragblätter ist nun in manchen Gruppen von *Paepalanthus* durchaus die Regel. Abb. 18 zeigt einen jungen Köpfchenstand von *Paepalanthus ramosus*. Zwischen den vielen Köpfchenanlagen, deren Scheiden bereits erkennbar sind, ist nur ein einziges Tragblatt

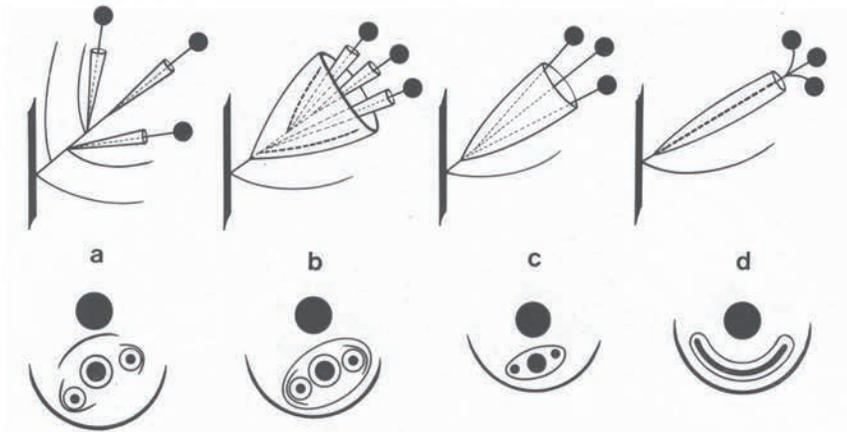


Abb. 17. Entstehung der flachen mehrköpfigen Schäfte in der Unterart *Platyclaulon* nach HIERONYMUS (verändert). Bildet auch ein tiefer stehendes Blatt eine Scheide aus (b), so werden die Scheiden der einzelnen Köpfchen funktionell überflüssig und können rudimentieren (c). Die Verwachsung der einzelnen Schäfte ist damit möglich (d).

ausgebildet (schwarzer Pfeil). Bei *Paepalanthus tatei* findet man gelegentlich eine Abnormität, die im Hinblick auf die Theorie von HIERONYMUS ebenfalls von Bedeutung sein kann. Es tritt hier an der Peripherie der Köpfchen-„dolde“ (Sciadodium) gelegentlich der Fall ein, daß innerhalb einer Scheide zwei Köpfchen mit je einer eigenen Scheide angelegt werden. Dies bedeutet, daß eine Scheide nicht zwingend das letzte Blatt vor dem Schaft darstellen muß, sondern auch von einem anderen, tiefer stehenden Blatt gebildet werden kann.

Betrachtet man bei *Paepalanthus ramosus* die Beblätterung der mit einer Köpfchendolde abschließenden Triebe, so fällt auf, daß hier eine Spirodistichie vorliegt, die unmittelbar vor der Infloreszenz in eine schraubige Beblätterung übergeht. Bei *Paepalanthus tatei* beobachten wir beim Übergang in die köpfchentragenden Bereiche eine zur Distichie hin tendierende Veränderung der Blattstellung. Die für die Infloreszenzbildung bei *Platyclaulon* geforderte Zweizeiligkeit liegt somit im Bereich des Möglichen. Die Frage, ob diese Zweizeiligkeit im Infloreszenzbereich tatsächlich gefordert werden muß, kann für *Paepalanthus villosulus* (Abb. 14) sicher bejaht werden; die Köpfchen liegen hier alle in einer Ebene nebeneinander. (Eine Scheide fehlt bei dieser Art.) Bei *Paepalanthus costaricensis* ist dies anders. Im Querschnitt durch den Köpfchenstand sehen wir ein zentrales Köpfchen (Abb. 19),



Abb. 18. Junge Köpfcendolde von *Paepalanthus ramosus*. Der schwarze Pfeil zeigt das einzige Tragblatt eines Köpfchenschaftes. Die ringförmigen Wülste sind die Anlagen der späteren Scheiden. Der weiße Pfeil bezeichnet ein Haar.

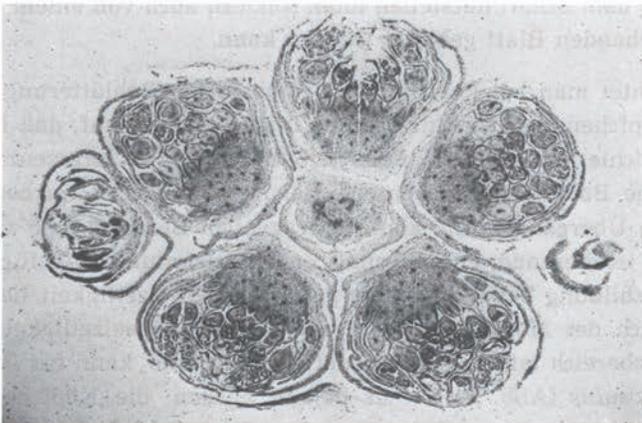


Abb. 19. Querschnitt durch einen Köpfchenstand von *Paepalanthus costaricensis*. Das zentrale Köpfchen ist im Bereich des untersten Hüllblattes getroffen.

das von einer von Fall zu Fall verschiedenen Anzahl weiterer Köpfchen umgeben ist. Auch der Achsenquerschnitt (Abb. 20) gibt keinen Hinweis auf ursprünglich in einer Reihe nebeneinander liegende Schäfte. Die Abplattung des Schaftes (wichtigster Grund für die Annahme zweizeiliger Anordnung!) ist offenbar weniger ein Indiz für die Verzweigungsverhältnisse, sondern sie spiegelt vielmehr die Platzverhältnisse im Bereich des interkalaren Meristems an der Basis des Schaftes wider. Die räumlichen Verhältnisse sind so eng, daß die Scheide als Stütze des Schaftes überflüssig erscheint, wie dies bei *Paepalanthus villosulus* der Fall ist. Bei sehr kurzen Schäften, wie sie bei *Paepalanthus sessiliflorus* und *Philodice hofmanseggii* vorkommen, sind Scheiden funktionell ebenso überflüssig, wie bei submersen Arten (z. B. *Tonina fluviatilis*), bei denen die Köpfchen vom Wasser getragen werden.

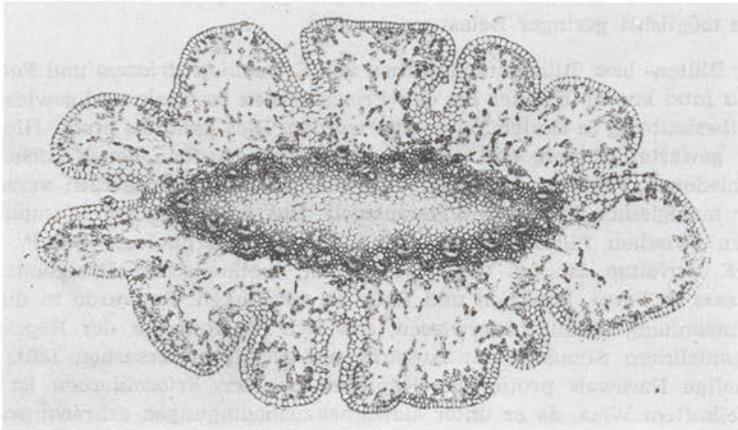


Abb. 20. Querschnitt durch den Schaft des Köpfchenstandes aus Abb. 19.

Berücksichtigt man diese Beobachtungen, so erscheint die mit der größeren Anzahl von Hilshypothesen belastete Theorie von HIERONYMUS die zutreffendere zu sein. Ontogenetische Untersuchungen könnten hier vermutlich eine sicherere Entscheidung ermöglichen. Diese waren jedoch bisher nicht möglich, da nur *Paepalanthus costaricensis* zur Verfügung stand. Hier wird in Kultur meist nur eine Infloreszenz gebildet. Sobald jedoch erkennbar wird, daß eine Pflanze zur Blüte gelangt, sind die entscheidenden Prozesse bereits abgelaufen.

### Zusammenfassung

Anhand eines technischen Beispiels (Kraftfahrzeug), bei dem die Entwicklung (Evolution) historisch belegt ist, wurde gezeigt, daß die phylogenetische Interpretation morphologischer Daten u. U. mit einem großen Fehlerisiko behaftet ist. Es wurde an diesem Beispiel auch deutlich, daß das Hinzunehmen von funktionellen bzw. biologischen Aspekten dieses Risiko verringern kann. Dies gilt vor allem dann, wenn auf diesem Weg gezeigt werden kann, daß zunächst unabhängig erscheinende Merkmale zwingend korreliert sind.

Solche Korrelationen wurden am Beispiel des Schaftwachstums verschiedener köpfchenbildender Arten gezeigt. Daß ein solcher Schaft, solange er noch wächst, nicht auf seiner ganzen Länge starr sein kann, erwies sich dabei als ein statisches Problem, das von den drei Arten *Eriocaulon striatum*, *Armeria plantaginea* und *Allium giganteum* auf verschiedene Weise gelöst worden ist. Bei *Eriocaulon striatum* und *Armeria plantaginea* treten Scheidenbildungen zur Stützung interkalar wachsender Schäfte auf, bei *Allium giganteum* wird dasselbe Ziel durch die Verlagerung des Wachstums in Bereiche möglichst geringer Belastung erreicht.

Der Blüten- bzw. Blütenstands Aufbau von *Eriocaulon striatum* und *Paepalanthus tatei* konnte mit der bei den Eriocaulaceen erstmals nachgewiesenen Selbstbestäubung in Beziehung gesetzt werden. Dies kann als erster Hinweis dafür gewertet werden, daß der unterschiedliche Aufbau der Köpfchen in verschiedenen Familien möglicherweise die Lösung grundsätzlich verschiedener biologischer Probleme widerspiegelt. Das Auffinden von Zusammenhängen zwischen Blütenbiologie und Infloreszenzmorphologie bei *P. tatei* und *E. striatum* ist im wesentlichen der methodischen Dreigliederung WAHLERTS in Form, Funktion und Rolle zu verdanken. Es wurde in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß sich die Rolle in der Regel nur am natürlichen Standort mit Aussicht auf Erfolg untersuchen läßt. Der erstmalige Nachweis protogynen Köpfchen bei den *Eriocaulaceen* ist von zweifelhaftem Wert, da er unter Gewächshausbedingungen erbracht wurde.

Am Beispiel der Fruchtbiologie von *Paepalanthus tatei* konnte gezeigt werden, daß die bisher als reine Organisationsmerkmale verstandenen Verwachsungen im Bereich der Blüte wahrscheinlich richtiger als Anpassungsmerkmale zu werten sind. Es wurde darauf hingewiesen, daß dies für die Binnensystematik der Familie von großer Bedeutung sein kann. Am Beispiel der Eriocaulaceenblüte wurde nochmals gezeigt, daß die Bewertung eines Merkmals (Organisations- oder Anpassungsmerkmal) erst nach einer ausreichenden biologischen Untersuchung möglich ist.

Daß die sogenannte „Idealistische Morphologie“ in der modernen Morphologie kein Problem darstellt, wurde bei der Erörterung der Scheide und des Vorblattes der *Eriocaulaceen* deutlich. Es konnte dabei auch gezeigt werden, daß das adaxial stehende Vorblatt der *Eriocaulaceen* nicht als Verwachsungsprodukt von zwei Blättern aufgefaßt werden kann.

Beim Versuch einer Interpretation der bandartig flachen Schäfte in der Untergattung *Platycaulon* zeigt sich, welche wesentliche Hilfe die typologische Methode für die Entscheidung zwischen zwei konkurrierenden Theorien darstellen kann. Es wird in diesem Zusammenhang eine Überprüfung der Entscheidung für die Auffassung von HIERONYMUS anhand ontogenetischer Untersuchungen gefordert. Für die verschiedenen anderen Formen von Köpfchenständen in der Familie der *Eriocaulaceen* liegen noch keine typologischen Analysen vor. Diese sollen zusammen mit Untersuchungen zur Funktion und Rolle durchgeführt werden.

### Literatur

- BONGARD, M.: Essai monographique sur les espèces d'Eriocaulon du Brésil. Mém. Acad. Petersb. sc. math. sér. VI, I, II (1831 etc.).
- EICHLER, A. W.: Blütendiagramme I. Leipzig 1875.
- EIGEN, M. und R. WINKLER: Naturgesetze steuern den Zufall. Piper 1975.
- HAGEMANN, W.: Typologie und Phylogenie. Aufsätze u. Red. senkenb. naturf. Ges. 24, S. 47 - 61 (1973).
- HAMANN, U.: Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae. Willdenowia Bd. 2, Heft 5 (1961).
- HESS, H.: Zur Kenntnis der Eriocaulaceae von Angola und dem unteren Belgischen Kongo. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 65, 115 - 204 (1955).
- HIERONYMUS, G.: Eriocaulaceae. In ENGLER, A. und K. PRANTL (Hrsg.): Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1888.
- KOERNICKE, F.: Eriocaulaceae. In MARTIUS (Hrsg.): Flora Brasiliens II/1. München 1821.
- LORENZEN, H.: Physiologische Morphologie der Höheren Pflanzen. UTB 1972.
- MÜLLER-DOBLIES, U., G. ALBERT und D. MÜLLER-DOBLIES: Der Blütenstand von *Euphorbia fulgens* Karw. ex Klotzsch und seine variablen Größen. Bot. Jahrb. Syst. 96 (1 - 4) S. 290 - 323 (1975).
- POPPER K. R.: Die Logik der Forschung. 6. Aufl. Tübingen 1976.
- RUHLAND, W.: Eriocaulaceae. In ENGLER, A. (Hrsg.): Das Pflanzenreich. 13. Heft (IV. 30.) Reprint Weinheim/Bergstr. 1903 (1966).
- Eriocaulaceae. In ENGLER, A. und K. PRANTL (Hrsg.): Die Natürlichen Pflanzenfamilien. II. Aufl. Leipzig 1930.
- SANDT: Zur Kenntnis der Beiknospen. Bot. Abhandlungen Heft 7 Jena 1925.
- STÜTZEL, T. und F. WEBERLING: Untersuchungen über Verzweigung und Infloreszenzaufbau von Eriocaulaceen. Flora 171, 583 - 590 (1981).
- TROLL, W.: Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Fischer Stuttgart Bd. I 1964, Bd. II/1 1969.
- Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin 1937.

- WAHLERT, G. v.: Ziele und Frageweisen der Evolutionsbiologie. Erlanger Forsch. Reihe B, 4 S. 58 - 75 (1970).
- WEBER, A.: Die Homologie der Zingiberaceen. Ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie des Monocotylen-Perigons. Pl. Syst. Evol. 133 S. 149 - 179 (1980).
- WEBER, H.: Konstruktionsmorphologie. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere 68, S. 1 - 112 (1958).
- WEBERLING, F.: Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihr systematischer Wert. Abh. Akad. wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl. Nr. 5 (1961).
- Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart 1981.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. THOMAS STÜTZEL

Abteilung Spezielle Botanik (Biologie V)  
Universität Ulm  
Oberer Eselsberg  
D-7900 Ulm

## Hinweise für Autoren

1. Die „Beiträge zur Biologie der Pflanzen“ stehen Arbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik offen. Um eine rasche Publikation zu gewährleisten, erscheinen sie in einzelnen Heften, die zu Bänden vereinigt werden. Jeder Band besteht in der Regel aus drei Heften.
2. Die Manuskripte werden an einen der Herausgeber erbeten: Prof. Dr. Dietrich von Denffer, Botanisches Institut der Universität, Senkenbergstr. 17 - 21, D-6300 Gießen, oder Prof. Dr. Helmut Schraudolph, Universität, Abt. für Allgemeine Botanik, Oberer Eselsberg, D-7900 Ulm.
3. Die Arbeiten können in deutscher, englischer oder französischer Sprache verfaßt sein. Für die sprachliche Korrektheit ist der Verfasser verantwortlich.
4. Die Arbeiten sollen in der Regel ausschließlich neue und originale Ergebnisse enthalten. Die mitgeteilten Daten dürfen also noch nicht an anderer Stelle publiziert oder zur Veröffentlichung eingereicht sein. Die bloße Bestätigung bereits allgemein anerkannter Fakten bei neuen Objekten genügt in der Regel nicht, um die Aufnahme eines Manuskriptes zu rechtfertigen. Die doppelte Darstellung ein und desselben Sachverhalts in Tabellen und Kurven kann nur in Ausnahmefällen gestattet werden.
5. Alle Ergebnisse müssen so dargestellt sein, daß sie reproduzierbar sind. Die ungenaue Mitteilung der methodischen Grundlagen rechtfertigt die Ablehnung der Arbeit. Rein methodische Arbeiten werden nicht aufgenommen.
6. Der Arbeit ist eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse voranzustellen. Die Zusammenfassung soll bei deutsch abgefaßten Manuskripten in englischer Sprache, bei englisch oder französisch abgefaßten Manuskripten in deutscher Sprache erfolgen.
7. Angenommene Manuskripte werden in der Reihenfolge ihrer Eingangsdaten veröffentlicht. Wird ein Manuskript, das dem Autor zur Überarbeitung zurückgesandt wurde, länger als zwei Monate zurückgehalten, so tritt als Eingangsdatum der Rücksendetermin des überarbeiteten Manuskriptes an die Stelle des ersten Eingangsdatums.
8. Im Interesse einer optimalen Dokumentation soll bereits der Titel der Arbeit nach Möglichkeit ihre Sachverhalts-Schwerpunkte wiedergeben. Um allzu lange und schwerfällige Titel zu vermeiden, besteht darüber hinaus die Möglichkeit, zusätzliche Schlagwörter zu benennen, die dem Titel in Klammern beizufügen sind.

### Technische Angaben für die Abfassung des Manuskripts

9. Die Manuskripte werden druckfertig in Maschinenschrift mit weitem Zeilenabstand und 4 cm breitem Rand erbeten. Abschnitte über „Material und Methoden“ sowie weniger wichtige Absätze sind im Interesse einer übersichtlichen Gliederung für Kleindruck vorzumerken und im Manuskript durch engen Zeilenabstand zu kennzeichnen.

10. Das Titelblatt soll die folgenden Angaben enthalten: 1. Titel der Arbeit, 2. Verzeichnis der zusätzlich erwünschten Schlüsselwörter (Sachgebiete), 3. Vornamen und Namen des Autors bzw. der Autoren, 4. Institut bzw. Institute, aus denen die Arbeit hervorgegangen ist, 5. Kolumnentitel (Seitenüberschriften) von nicht mehr als 65 Buchstaben und 6. Korrektur-Adresse.
11. Das Manuskript muß formal und inhaltlich so durchgearbeitet sein, daß nachträgliche Änderungen in den Korrekturabzügen unnötig sind, gegebenenfalls gehen sie zu Lasten der Verfasser. Die Manuskripte sind auszuzeichnen, d. h. die Autorennamen sind zu unterstreichen und die wissenschaftlichen Pflanzennamen (Art- und Gattungsnamen) durch Wellenlinien kenntlich zu machen.
12. Literaturhinweise im Text erfolgen durch Angabe der Autoren und der Jahreszahl. Im Literaturverzeichnis sind folgende Angaben erforderlich: 1. Initialen und Namen sämtlicher Autoren, 2. Der vollständige Titel der Arbeit, 3. Titel der Zeitschrift (Abkürzung nach internationaler Gepflogenheit), 4. Bandzahl, 5. Anfangs- und Endseitenzahl, 6. Erscheinungsjahr. Bücher werden mit: 1. Autoren-Namen, 2. vollem Titel, 3. Auflage, 4. Verlag, 5. Publikationsort und 6. Jahreszahl zitiert. Das Literaturverzeichnis ist alphabetisch nach den jeweils ersten Autoren-Namen zu ordnen; es soll nur im Text tatsächlich erwähnte Arbeiten enthalten.
13. Graphische Darstellungen sowie schematische Strichzeichnungen werden möglichst in doppelter Größe des endgültig erwünschten Klischees als schwarze Tusche-Zeichnungen erbeten. Die Beschriftungen sind reproduktionsreif oder — wenn dies nicht möglich ist — nur mit Bleistift einzutragen.
14. Fotografien sind in der erwünschten Publikationsgröße in kontrastreichen schwarzen Hochglanz-Abzügen vorzulegen. Beschriftungen in der Fotografie dürfen nicht selbst in die Abzüge eingezeichnet werden. Sie sind auf einem, über die Vorlage geklebten transparenten Deckblatt anzubringen, das durch zwei Markierungspunkte am Rande des Bildes eindeutig zu fixieren ist. Die Endpunkte eventueller Hinweislinien sind durch feine Nadelstiche zu kennzeichnen.
15. Anzustreben ist die Zusammenstellung von Bildgruppen; dabei ist der zur Verfügung stehende Satzspiegel zu berücksichtigen.
16. Alle Abbildungen sind fortlaufend zu numerieren. Für jede Abbildung ist eine knappe Legende vorzusehen. Die Legenden werden dem Manuskript auf einem besonderen Blatt in der Reihenfolge der Abbin-dungsnummern angefügt.
17. Als Unkostenvergütung erhalten die Autoren 30,— DM je Druckbogen; mehr als drei Druckbogen derselben Abhandlung werden nicht honoriert. Die Autoren erhalten ferner 60 Sonderdrucke kostenfrei. Über diese Zahl hinaus gewünschte Sonderdrucke werden gegen eine angemessene Entschädigung für die entstehenden Mehrkosten geliefert. Besonderer Umschlag mit Titel und Änderung der Paginierung werden ebenfalls berechnet. Es empfiehlt sich, die Kosten hierfür in jedem Fall vorher beim Verlag zu erfragen.