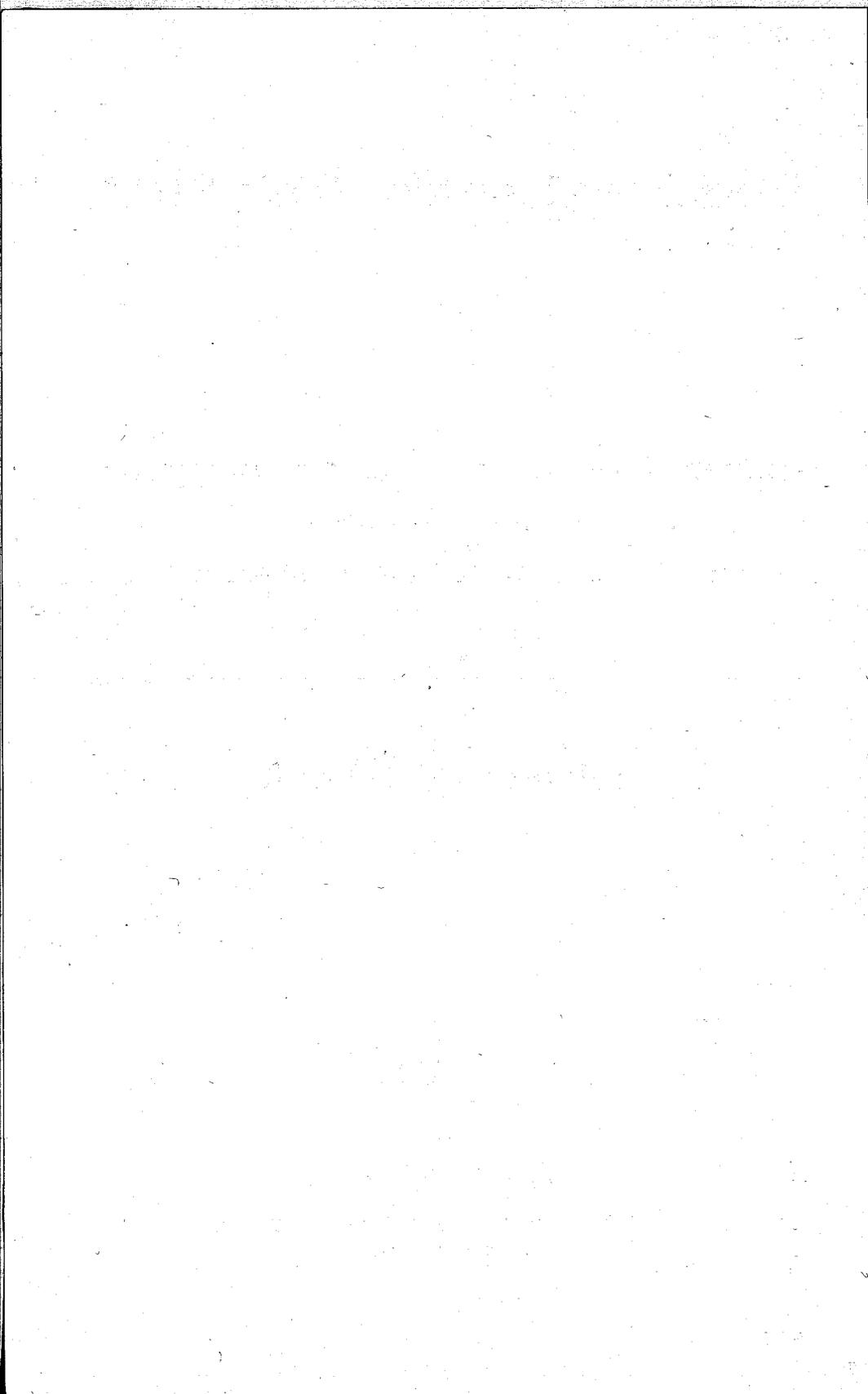


T. STÜTZEL
Zur Systematik der Eriocaulaceen



DISSERTATIONES BOTANICÆ

BAND 71

Blüten- und infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen

von

THOMAS STÜTZEL



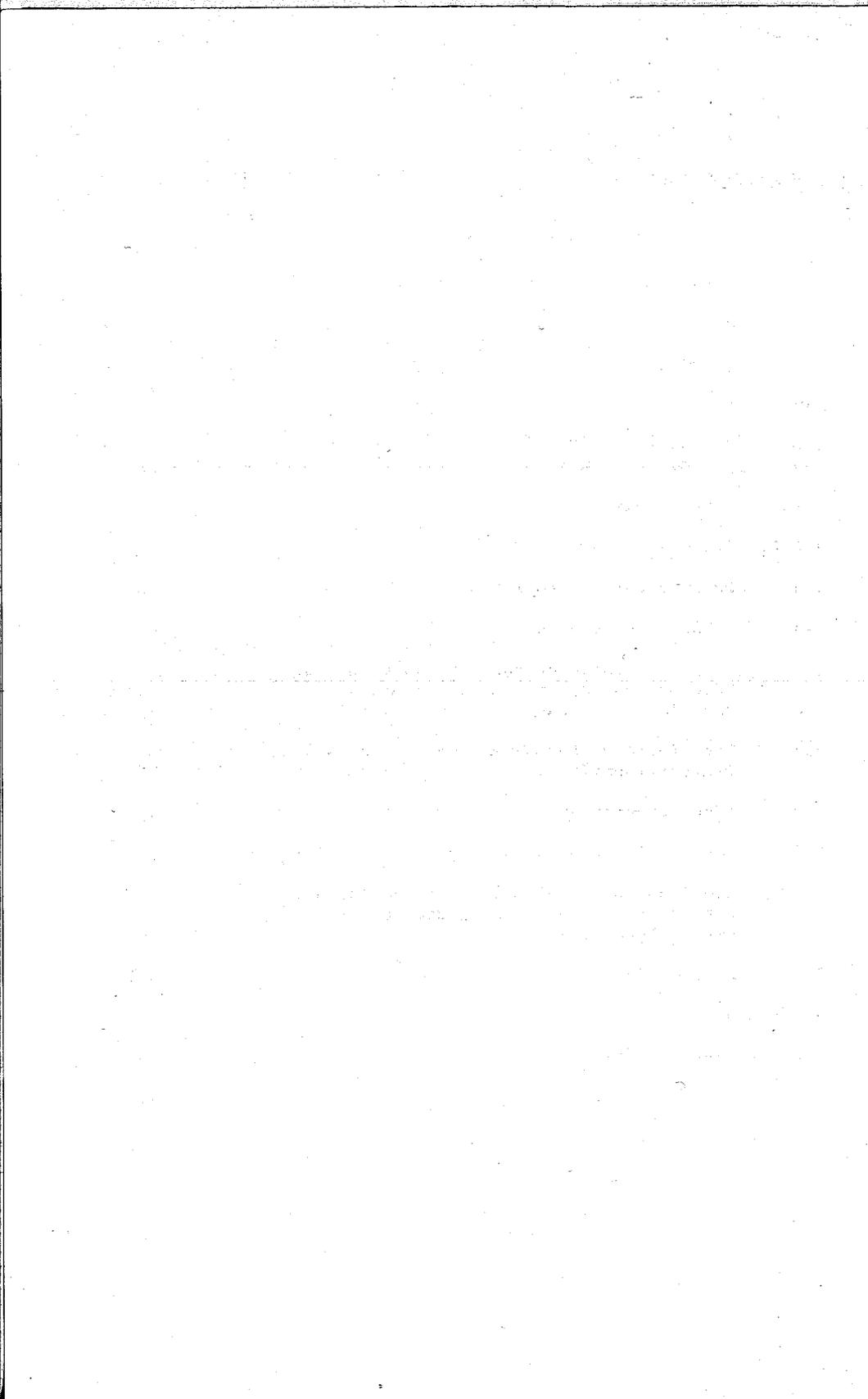
1984 · J. CRAMER

In der A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft

FL-9490 VADUZ

© 1984 A.R. Gantner Verlag K.G., FL-9490 Vaduz
Printed in Germany
by Strauss & Cramer GmbH, 6945 Hirschberg 2
ISBN 3-7682-1384-6

Die vorliegende Arbeit entstand im Anschluß an eine Diplomarbeit mit dem Thema: "Morphologisch-anatomische Untersuchungen über Verzweigung und Infloreszenzaufbau südamerikanischer Eriocaulaceen." Sie wurde wie diese von Herrn Prof. Dr. F. Weberling betreut. Herr Prof. Dr. F. Weberling stellte mir auch Alkoholmaterial von seinen Forschungsreisen in Südamerika zur Verfügung, wofür ich ihm an dieser Stelle herzlich danken möchte. Mein Dank gilt auch dem Botanischen Garten München, von dem ich lebendes Pflanzenmaterial erhielt und dem Botanischen Garten Tübingen, von dem ich ebenfalls Material erhielt und der für mich die Einfuhrformalitäten für meine Aufsammlungen aus Brasilien erledigte und das Material seither weiterkultiviert. Bei meinen Untersuchungen wurde ich auch von den Herbarien der Staatssammlung München, des Britischen Museums, von Kew Gardens, vom Herbario Barbosa Rodrigues in Itajai (SC Brasil) und vom Herbario ICN der UFRGS in Porto Alegre unterstützt. Mein sechsmonatiger Forschungsaufenthalt in Brasilien wurde vom DAAD unterstützt und die UFRGS, insbesondere das Departamento de Botanica und das NIDECO trugen wesentlich zu seinem erfolgreichen Verlauf bei. Nicht zuletzt möchte ich mich auch bei den Mitgliedern der Abteilung Spezielle Botanik der Universität Ulm für viele anregende Diskussionen, technische Hinweise und Literaturhinweise bedanken.



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	2
2. Material und Methoden	6
3. Ergebnisse und Diskussion	13
3.1. Die Blüte	13
3.2. Die Köpfchen (Floreszenzen bzw. Blütenstände I. Ordnung)	30
3.2.1. Morphologie	30
3.2.2. Blütenstandsbiologie	35
3.3. Proliferierende Köpfchen	42
3.4. Schaft und Scheide	44
3.5. Die Infloreszenzen (Blütenstände II. und höherer Ordnung bzw. Köpfchenstände I. und höherer Ordnung)	55
3.6. Die Köpfchenstände von <i>Paepalanthus</i> subgen. <i>Platycaulon</i>	72
3.7. Vegetationsorgane	90
3.8. Der Infloreszenzbau der Xyridacee <i>Xyris jupical</i>	96
3.9. Die Einordnung der Eriocaulaceen-Infloreszenzen in die von TROLL gegebene Typologie der Infloreszenzen	98
4. Zusammenfassung	101
Anmerkungen	103
Literaturverzeichnis	105
Tafeln	110

1. EINLEITUNG

Die Eriocaulaceen sind eine pantropisch verbreitete Familie. Durch ihre charakteristischen Blütenstände sind sie gegen andere Verwandtschaftskreise klar abgegrenzt. Die eingeschlechtigen Blüten sind zu weißen Köpfchen am Ende blattloser Schäfte zusammengefaßt. Die Schäfte sind an der Basis von einer geschlossenen Scheide umgeben. Sowohl die Binnensystematik der Familie als auch die Frage ihrer Stellung innerhalb der Monocotyledonen bereitet jedoch erhebliche Schwierigkeiten.

Bei der Gliederung der Familie wurde der letzte bedeutende Fortschritt durch RUHLAND (1903) erzielt, der die Gattungen *Leiothrix*, *Syngonanthus* und *Blastocaulon* beschrieb und sie anhand blütenmorphologischer Merkmale gegen die bereits bestehenden Gattungen *Eriocaulon* L., *Mesanthemum* KOERN., *Paepalanthus* MART., *Tonina* AUBL., *Lachnocaulon* KUNTH und *Philodice* MART. abgrenzte. Später wurden noch die Gattungen *Rondonanthus* (HERZOG 1931), *Comanthera* (SMITH 1937), *Carptotepala* (MOLDENKE 1951) und *Wurdakia* (MOLDENKE 1957) beschrieben. Von ihrer Artenzahl her sind diese vier Gattungen mit zusammen sieben Arten gegenüber den von RUHLAND beschriebenen Gattungen mit zusammen 115 Arten (*Leiothrix* 32, *Syngonanthus* 80, *Blastocaulon* 3) relativ unbedeutend.

Von vielen Arten der Familie ist nur das Typusexemplar bekannt. Ein vollständiger Bestimmungsschlüssel existiert nur für die bis zur Veröffentlichung der letzten Monographie der Familie (RUHLAND 1903) beschriebenen Arten. Für einige Gegenden gibt es regionale Bearbeitungen, die jedoch teilweise erhebliche Mängel aufweisen (MOLDENKE 1976). Auch die von RUHLAND erarbeiteten Bestimmungsschlüssel haben sich als wenig brauchbar erwiesen, da die verwendeten Merkmale vielfach nicht hinreichend konstant sind.

Die Frage des systematischen Anschlusses der Familie wurde seit ihrer Aufstellung mehrfach untersucht, ohne daß eine endgültige Klärung gelungen wäre. Eine vorbildliche Übersicht über die bisherigen Versuche und den derzeitigen Stand der Kenntnisse

gibt HAMANN (1961). Die unten stehende Abbildung zeigt, mit welchen anderen Familien die Eriocaulaceen bereits in engere Beziehung gebracht wurden.

In dieser Situation ergeben sich vor allem zwei Aufgaben:

1. Untersuchung der innerartlichen Variabilität und Suche nach geeigneten Merkmalen für die Artabgrenzung und Bestimmungsschlüssel.
2. Klärung der für eine Einordnung der Familie wichtigen und noch nicht untersuchten Fragen.

Nachdem durch TROLL (1962) und WEBERLING (1971) die Bedeutung der Infloreszenzmorphologie für die Systematik stark hervorgehoben wurde, liegt es nahe, zur Klärung dieser Fragen vor allem auch die bisher nur wenig untersuchten Blüten- und Köpfchenstände der Familie heranzuziehen.

Ein großer Teil der Untersuchungen wurde im Gegensatz zu den älteren Bearbeitungen nicht im Herbarium, sondern am natürlichen Standort durchgeführt. Daher war es erstmals möglich, die Blüten-, Blütenstands- und Fruchtstandsbiologie näher zu untersuchen. Zur Erweiterung der Vergleichsbasis wurde die meist mit Eriocaulaceen zusammen vorkommende Xyridacee *Xyris jupicai* mituntersucht. Von den bisher beschriebenen 13 Eriocaulaceen-Gattungen standen 4 zur Verfügung und zwar *Eriocaulon*, *Paepalanthus*, *Leiothrix* und *Syngonanthus*. Diese Gattungen sind zugleich die größten der Familie und umfassen zusammen über 90 % der beschriebenen Eriocaulaceen-Arten. Die vorliegenden Untersuchungen beginnen mit dem Kapitel "Blüte" wegen der zentralen Bedeutung der Blüte für die systematische und taxonomische Fragestellung. Die folgenden Kapitel sind in der Reihenfolge zusammengestellt, in der auch die behandelten Organe an der Pflanze aufeinanderfolgen. Den Blütenständen von *Paepalanthus* subgenus *Platycaulon* wurde dabei ein eigenes Kapitel gewidmet, da diese Infloreszenzen seit ihrer Entdeckung unterschiedlich gedeutet wurden und ihnen daher eine zentrale Bedeutung für die Interpretation der Köpfchenstände der Eriocaulaceen überhaupt zukommt.

Den längeren Abschnitten des Kapitels 3 schließen sich im Interesse einer besseren Übersichtlichkeit eigene Zusammenfassungen an. Die Bedeutung der Untersuchungsergebnisse für die Infloreszenzmorphologie wird im Kapitel 3.9 erörtert und ihre mögliche Auswirkung auf die Systematik der Familie im Kapitel 4 zusammengefaßt.

2. MATERIAL UND METHODEN

Für die vorliegende Arbeit standen folgende Arten zur Verfügung:

- Eriocaulon modestum* KUNTH
" *macrobolax* MART.
" *magnificum* RUHL.
" *megapotamicum* MALME
" *septangulare* WITH.
" *fenestratum* BOJ. ex KOERN.
Paepalanthus caldensis MALME
" *catharinae* RUHL.
" *planifolius* (BONG.) KOERN.
" *polyanthus* (BONG.) KUNTH
" *tatei* (MOLD.)
" *costaricensis* (MOLD.)
Leiostrix flavescens (BONG.) RUHL.
Syngonanthus caulescens (POIR) RUHL.
" *chrysanthus* (BONG.) RUHL.

Die genannten Arten wurden zum größten Teil von mir selbst während eines vom DAAD unterstützten Forschungsaufenthaltes in Südbrasilien am Standort untersucht und gesammelt. *Eriocaulon septangulare* habe ich im August 1982 in Westirland (Connemara) gesammelt, wo es sowohl emers als auch vollständig submers wächst. Die Arten *Eriocaulon fenestratum*, *Paepalanthus tatei* und *P. costaricensis* erhielt ich vom Botanischen Garten München. Außerdem hat mir Herr Prof. Dr. F. Weberling in FPA fixiertes Material von *Syngonanthus chrysanthus*, *Eriocaulon modestum*, *Paepalanthus catharinae* und *P. polyanthus* von seinen Sammelreisen in Südamerika zur Verfügung gestellt. Zitierte Herbarbelege wurden in den Herbarien der Staatssammlung München, des Britischen Museums in Kew Gardens und im Herbario Barbosa Rodrigues in Itajai (SC Brasil) eingesehen.

Zur Untersuchung der innerartlichen Variabilität wurden mehrere Standorte in Abständen von 3 bis 6 Wochen besucht und die vorkommenden *Eriocaulaceen*-Arten an Ort und Stelle makroskopisch und mikroskopisch (Stereomikroskop ZEISS SR) untersucht. Für

spätere Untersuchungen mit dem Raster-Elektronenmikroskop wurden die Proben am Fundort vorpräpariert und in FPA fixiert.

Zur Analyse der Wuchsform und der Verzweigungsmuster wurde Material in Porto Alegre (RS Brasilien) in einem Privatgarten kultiviert. Dazu wurden Plastikwannen bzw. bei größeren Arten Müllsäcke verwendet. Bei Verwendung von Plastiksäcken erfolgt die Kultur ähnlich wie dies in Baumschulen bereits verschiedentlich praktiziert wird, die Säcke dürfen jedoch für die Kultivierung von Eriocaulaceen nicht perforiert sein.

Von den Arten *Eriocaulon modestum*, *E. megapotamicum*, *E. magnificum*, *E. macrobolax*, *Paepalanthus catharinae*, *P. caldensis*, *P. planifolius*, *Syngonanthus chrysanthus*, *S. caulescens* und *Leiothrix flavescens* wurde lebendes Material vom Standort in den Botanischen Garten Tübingen gebracht. Die Arten wurden dazu auf einer ca. 800 km langen Fahrt von Itajai (SC Brasilien) nach Porto Alegre an einem Tag gesammelt und am darauffolgenden Tag mit Luftfracht von Porto Alegre nach Stuttgart geschickt. Infolge der sehr kurzen Transportzeit von nur 2 Tagen haben alle Pflanzen den Transport gut überstanden, obwohl sie als extrem empfindlich gelten und nur drei Arten bisher in deutschen Botanischen Gärten in Kultur waren (*Eriocaulon fenestratum*, *Paepalanthus costaricensis* und *P. tatei* in München, *E. fenestratum* in Heidelberg). Inzwischen werden diese Arten auch in Ulm kultiviert. Bei den Arten *Eriocaulon macrobolax*, *E. magnificum*, *Paepalanthus planifolius* und *P. tatei* gelang erstmals auch die Aufzucht aus Samen.

Nachdem frühere Versuche, Eriocaulaceen in Topfkultur zu halten mißlungen waren, erfolgt die Kultivierung nun in Kunststoffcontainern. Die Container müssen jedoch größer als allgemein üblich gewählt werden und müssen entweder ca. 3 cm tief im Wasser stehen oder dürfen nicht perforiert sein.

Da die Taxonomie der einzelnen Arten zur Zeit völlig unübersichtlich ist, ist es erforderlich, zu jeder Art die Grundlage der Bestimmung anzugeben. Außerdem sind Herbarbelege des von mir ge-

sammelten Materials zur Dokumentation in der Staatssammlung München und im Herbario ICN der Universidade Federal do Rio Grande do Sul in Porto Alegre hinterlegt.

Eriocaulon modestum KUNTH

Das von mir gesammelte Material stimmt in allen wesentlichen Merkmalen mit dem Typusexemplar von *E. hygrophilus* MART. (Schedula Nr. 689) und dem Typus von *E. steyermarkii* MOLD. (Harley Nr. 16068) überein. MOLDENKE hat Material vom selben Aussehen aus der Gegend von Tramandai als *Eriocaulon candidum* MOLD. bestimmt. Sowohl nach seinem eigenen Schlüssel in der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE, als auch nach dem Schlüssel RUHLANDs und der von RUHLAND gegebenen Diagnose muß es sich um *E. modestum* handeln. *Eriocaulon hygrophilus* MART. ist synonym mit *Eriocaulon modestum* KUNTH.

Über die von HERZOG beschriebene Form *Eriocaulon modestum forma viviparum* HERZOG heißt es bei MOLDENKE (1976): "Forma com algumas flores transformadas em pequenas plantas ainda nos capitulos." Das Typusexemplar (Lützelburg Nr. 1510) zeigt jedoch eine terminale Prolifcation der Köpfchenachse und keine "Umwandlung" mehrerer Blüten in einzelne Rosetten. Wo mehrere vegetative Sprosse in einem Köpfchen gebildet werden, ist dies das Ergebnis einer Verbänderung. Die von HERZOG beschriebene Prolifcation tritt auch in Kultur gelegentlich an einer Pflanze auf, ist jedoch nicht einmel für das Individuum konstant.

Eriocaulon macrobolax MART.

Das von mir gesammelte Material stimmt mit dem Typus (Mart. Nr. 275) überein. Auf dem Typusbogen ist jedoch von MARTIUS selbst handschriftlich der Hinweis "Cfr. Dupatya ligulata Vell" vermerkt. Ob MARTIUS diesen Vergleich angestellt hat, ist ungewiß. SMITH faßt *Dupatya ligulata*, *Eriocaulon vaginatum* und *Eriocaulon helichrysoides* mit *Eriocaulon kunthii* zusammen zu *Eriocaulon ligulatum* (VELL) SMITH. Das Typusexemplar von *E. vaginatum* KOERN. (Regnell Nr. II 291) unterscheidet sich in der Form der Köpfchen und der Ausbildung ihrer Hüllbrakteen signi-

fikant. Der Typus von *E. vaginatum* zeigt dagegen gute Übereinstimmung mit Material, das von MOLDENKE als *Eriocaulon beaverdii* MOLD. bestimmt wurde. In dem der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE zugrunde liegenden Material sind die Exemplare, die mit *E. macrobolax* übereinstimmen, zusammen mit anderen als *Eriocaulon ligulatum* (VELL) L. B. SMITH bestimmt. *E. macrobolax* hat auffallend disymmetrische Köpfchen (Abb. 55) und unterscheidet sich dadurch deutlich von den bei MOLDENKE (1976) unter die Synonymie von *E. ligulatum* (VELL) SMITH gestellten Arten *E. helichrysoides*, *E. kunthi* KOERN. und *E. vaginatum* KOERN. Diese Eigenheit von *E. macrobolax* ist in der Diagnose nicht erwähnt.

Eriocaulon magnificum RUHL.

Das der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE zugrunde liegende Material umfaßt zwei deutlich verschiedene Arten. Die eine hat weißfilzig behaarte Blätter, die andere kahle. Auch hinsichtlich ihrer Standortsansprüche und ihrer Blütezeit unterscheiden sich beide Arten deutlich. Die kahle Art wächst bevorzugt in flachem Wasser am Ufer von Flüssen oder in kleinen Tümpeln. Bei Morro Grande (SC Brasilien) bildete die Art ausgedehnte Schwinggrasen entlang einem kleinen Fluß. Sie blüht ab Januar; im September sind auch die Fruchtstände bereits verschwunden. Die behaarte Art bevorzugt torfige, nicht überflutete Böden. Ihre Blütezeit dürfte im August beginnen und endet im Dezember. Der Vergleich mit Material der Herbarien Kew und München legt nahe, daß es sich bei der kahlen Art um *Eriocaulon megapotamicum* MALME handelt. In den Köpfchen- und Blütenmerkmalen unterscheiden sich die beiden Arten nicht.

Eriocaulon megapotamicum MALME

Siehe *E. magnificum* RUHL.

Eriocaulon fenestratum BOJ. ex KOERN.

Von dieser Art stand Material aus dem Botanischen Garten München zur Verfügung, wo es unter dem Namen *Eriocaulon striatum* kultiviert wird. Von dieser Art unterscheidet es sich jedoch durch

das kahle Receptaculum.

Eriocaulon septangulare WITH.

Das Material stimmt mit allen eingesehenen Herbarbelegen überein. Eine Verwechslung ist auch deshalb ausgeschlossen, weil in Irland nur eine einzige Art vorkommt.

Paepalanthus catharinae RUHL.

Das Material ist sehr einheitlich, die Übereinstimmung mit dem der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE zugrunde liegenden Material ist gut. Die Art hat jedoch offensichtlich eine ungeteilte Kommissuralnarbe. Die entsprechende Abbildung in der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE ist falsch. Die Blattbreite wird bei MOLDENKE (1976) mit 6 - 8 mm angegeben. Es handelt sich dabei jedoch offensichtlich um eine fehlerhafte Korrektur der Angabe 6 - 81 mm bei RUHLAND. Gemeint war richtigerweise 6 - 18 mm. Die von MOLDENKE beschriebene Art Paepalanthus hatschbachii wurde von ihm selbst inzwischen wieder eingezogen und als P. catharinae var. hatschbachii MOLD. beschrieben. Anhand der von MOLDENKE angegebenen Merkmale ist die Varietät jedoch nicht einmal bei von MOLDENKE selbst bestimmtem Material von P. catharinae RUHL. var. catharinae zu unterscheiden.

Paepalanthus caldensis MALME

Die Übereinstimmung mit dem der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE zugrunde liegenden Material ist gut. Die Zahl der Rippen des Schaftes beträgt jedoch 3 und nicht 6, wie bei RUHLAND (1903) und MOLDENKE (1976) angegeben (vgl. dazu auch S. 46).

Paepalanthus polyanthus (BONG.) KUNTH

Ob es sich bei dem Exemplar MARTIUS (1829 ohne Sammelnummer) tatsächlich um den Typus handelt, ist ungewiß. Die Diagnosen bei RUHLAND (1903) geben ebensowenig wie das Herbarmaterial der Herbarien München, Kew und London einen Anhaltspunkt für die Unterscheidung der Arten Paepalanthus polyanthus (BONG.) KUNTH und P. ramosus (WILKSTR.) KUNTH. Auch die Diagnosen bei KUNTH

(1841) erlauben eine sichere Unterscheidung nicht.

Paepalanthus planifolius (BONG.) KOERN.

Das zum Vergleich herangezogene Material ist einheitlich, eine Verwechslung mit anderen Arten scheint ausgeschlossen. Lediglich das von mir bei Torres (RS Brasilien) gesammelte Material zeigt eine geringfügige Abweichung in der Form der Köpfchenstände und der Leitbündelanordnung im Infloreszenzschafte. Dieses Material weist Köpfchen mit Blüten mit zwei und dreizähligen Wirteln auf. Auch heteromere Blütenwirtel kommen vor.

Paepalanthus tatei MOLD.

Alles zur Verfügung stehende Material stammt von einer Aufsammlung (BOGNER, am Ayun tepui) und wurde von MOLDENKE bestimmt.

Paepalanthus costaricensis MOLD.

Das zur Verfügung stehende Material stammt aus dem Botanischen Garten München und wurde von MOLDENKE bestimmt.

Leiothrix flavescens (BONG.) RUHL.

Als Typus sind die Bogen 1011 ex. Hb. Kunth, Paepalanthus flavescens KÖRN., Rich. Schomburgh Nov. 1842 und Paepalanthus flavescens KÖRN. ex Herbario Paetropolitani Riedel (beide Herbarium Kew) und Martius, Hb. Fl. Bras. No. 882 (München) gekennzeichnet. Der Bogen Martius 882 soll zugleich Isotypus von Eriocaulon falcatum sein. Ob einer der genannten Belege tatsächlich der Typus ist, ist unklar. Das Material ist jedoch sehr einheitlich und stimmt mit meinen eigenen Aufsammlungen gut überein.

Syngonanthus caulescens (POIR.) RUHL.

Diese Art zeigt die größte Variabilität der hier verwendeten Arten. Besonders kleine Individuen wurden von MOLDENKE (1976) als Syngonanthus gracilis bestimmt. Die in der FLORA ILUSTRADA CATARINENSE genannten Unterscheidungsmerkmale treffen alle auf das zugrunde liegende Material nicht zu. Syngonanthus caulescens läßt sich anhand der Blattspitze und der Behaarung leicht

von *S. gracilis* unterscheiden. *S. caulescens* hat eine stumpfe, leicht gekerbte Blattspitze und nur spitze Haare. *S. gracilis* hat am Infloreszenzenschaft, seltener auf den Blättern am Ende keulenförmig verdickte Haare (Drüsenhaare?) und spitze Blätter. Der Typus von *S. gracilis* (Gardener 5270) wurde zum Vergleich herangezogen. Ob und wo der Typus von *S. caulescens* existiert, ist z. Z. nicht bekannt. (Abb. 25)

Syngonanthus chrysanthus (BONG.) RUHL.

Das Material ist habituell und in allen wesentlichen Merkmalen sehr einheitlich. Lediglich die Größe und die Anzahl der Köpfchen schwankt sehr stark. Da *S. chrysanthus* zusammen mit *Eriocaulon modestum* vorkommt, findet man beide auch gelegentlich unter einer Sammelnummer und einem Namen abgelegt. Eine Verwechslung ist jedoch ausgeschlossen.

3.1 DIE BLÜTE

Innerhalb der Familie kommen sehr unterschiedlich gebaute Blüten vor. Alle lassen sich jedoch von einer aus fünf trimeren Wirteln aufgebauten Blüte durch Reduktion ableiten. Dabei kommt sowohl eine Reduktion der Zahl der Wirtel, als auch eine Reduktion der Anzahl der Glieder innerhalb eines Wirtels vor. Aus dem allgemeinen Blütendiagramm der Eriocaulaceen ist die Unterfamilie der Paepalanthoideae durch das vollständige Fehlen des äußeren Staubblattkreises abzuleiten. (Abb. 2 und 3)

Die andere Möglichkeit, die Reduktion der Anzahl der Glieder innerhalb eines Wirtels, kommt in beiden Unterfamilien vor und führt von vollständig trimeren zu schließlich durchgehend dimeren Blüten. Zuerst wird offenbar der Kelch von dieser Reduktion betroffen, indem das bei manchen Arten ohnehin kleinere mediane Kelchblatt zum Ablast kommt. Blüten mit dimerem Kelch und trimerer Krone können bei einer ganzen Reihe von Arten beobachtet werden. Der umgekehrte Fall einer Blüte mit trimerem Kelch und dimerer Krone kommt offenbar nirgends in der Familie vor.

Als weiterer Schritt in einer Reduktionsreihe ist die Reduktion der Krone auf einen zweizähligen Wirtel bei bereits dimerem Kelch anzusehen. Diese Reduktion kann jedoch nicht wie beim Kelch durch Reduktion und schließlich Ablast eines Blattes des Wirtels interpretiert werden, da das zweite Blatt des dimeren Kronwirtels genau median hinten liegt, also genau dort, wo bei der trimeren Krone die Lücke zwischen den beiden hinteren Kronblättern liegt. Dieses Verhalten legt den Schluß nahe, daß das hintere Kronblatt der dimeren Eriocaulaceen-Blüte durch Verwachsung der beiden hinteren Kronblätter einer ursprünglich trimeren Blüte entstanden ist. Es gibt jedoch keinerlei Anhaltspunkte oder gar Übergangsformen, die eine solche Annahme stützen könnten. Es ergibt sich die paradoxe Situation, daß eine dimere Krone als primär (d. h. nicht aus einer trimeren Krone ableitbar) angesehen werden muß, der dimere Kelch jedoch als sekundär (d. h. durch Verlust des medianen Kelchblattes) entstanden zu

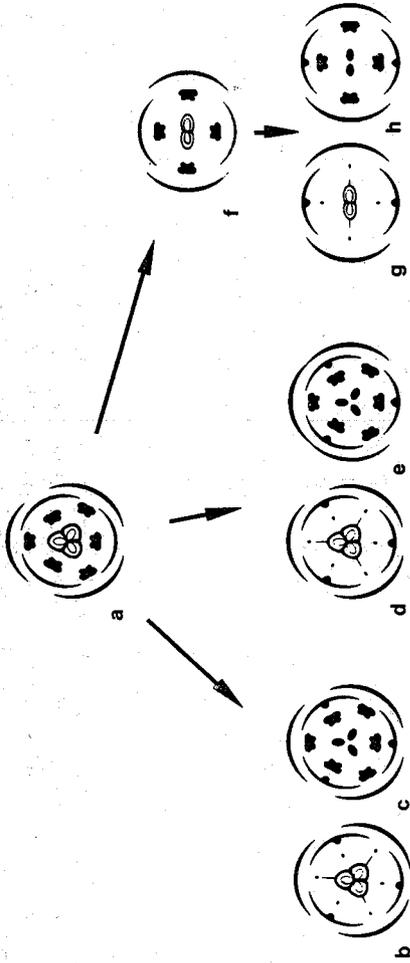


Abb. 2: Innerhalb der Eriocauloiden treten folgende verschiedene Abwandlungen des allgemeinen Blütendiagramms der Eriocaulaceen (a) auf: Der einfachste und wegen seiner Übereinstimmung mit dem allgemeinen Diagramm als ursprünglich betrachtete Fall ist in b (weibl. Blüte) und in c (männl. Blüte) dargestellt (z. B. Eriocaulon megapotamicum). Eine Reihe von Arten unterscheidet sich davon dadurch, daß im männlichen Geschlecht die Kelchblätter auf der adaxialen Seite zu einer spatulaähnlichen Bildung vereinigt sind. Diese Verhältnisse liegen z. B. bei Eriocaulon modestum (d und e) vor. Auch Blüten mit vollständig dimeren Wirbeln treten innerhalb der Eriocauloiden auf. Ein Beispiel hierfür stellt Eriocaulon septangulare (f und h) dar.

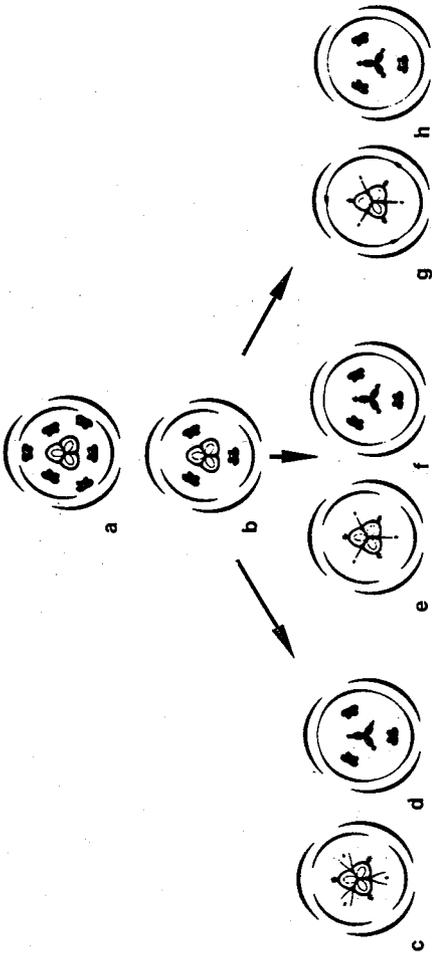


Abb. 3: Die Paepalanthoideen leiten sich aus dem allgemeinen Blütendiagramm der Eriocaulaceen (a) durch das Fehlen des äußeren Staubblattkreises ab (b). Die charakteristische Ausbildung der sekundären Narben dient der Untergliederung der Unterfamilie. Fig. c und d zeigen die Verhältnisse bei *Paepalanthus catharinae*, Fig. e und f bei *Paepalanthus tatei*. Die Gattung *Syngonanthus* (g und h) hat im weiblichen Geschlecht eine auffallende, teilweise verwachsene Krone.

betrachten ist.

Blüten mit dimerer Krone und trimerem Androeceum wurden bisher offenbar nicht beobachtet. CRONQUIST (1980) bildet eine Blüte von *Eriocaulon septangulare* WITH. ab, die in einer sonst dimeren Blüte ein trimeres rudimentäres Gynoeceum aufweist. Bei meinen eigenen Untersuchungen konnte ich ein solches Verhalten auch bei dieser Art nicht feststellen. Die Wirtel des Androeceums und Gynoeceums haben offenbar in der Regel (immer?) dieselbe Zahl von Gliedern wie der Kronwirtel.

Die Blüten der Eriocaulaceen sind grundsätzlich eingeschlechtig durch Abort, d. h. das jeweils andere Geschlecht ist in den Blüten noch als Rudiment vorhanden. Die Frucht ist immer eine dreifächerige, dorsicide Kapsel. Jedes Fach enthält nur einen geradläufig hängenden Samen.

Die genaue Analyse der Blüten ist für die Binnensystematik der Familie, aber auch für die systematische Gliederung der ganzen Familiengruppe der "Farinosae" ENGLERS von großer Bedeutung. Da in älteren Arbeiten neben großartigen Beobachtungsleistungen auch schwerwiegende Fehler enthalten sind, wird im Folgenden zuerst die Ontogenie der Blüten von *E. megapotamicum* MALME, *E. septangulare* WITH., *P. tatei* MOLD., *S. caulescens* (POIR) RUHL. und *L. flavescens* RUHL. beschrieben.

Eriocaulon megapotamicum

Als erstes werden an der jungen Blütenanlage die beiden seitlichen Kelchblätter sichtbar. Das dritte, mediane Kelchblatt wird erst später ausgegliedert (Tafel 1). Das Androeceum und die Krone werden gleichzeitig (d. h. ein Zeitunterschied ist nicht beobachtbar) angelegt. Dabei gliedert sich der untere Teil der Primordien des äußeren Staubblattkreises ab und entwickelt sich zu den Petalen. Zuletzt wird das Gynoeceum ausgegliedert. Erst von diesem Stadium an, in dem alle Blütenorgane angelegt sind, verläuft die weitere Entwicklung männlicher und weiblicher Blüten verschieden. Auffallend ist, daß bei weiblichen und männlichen Blüten die Kronblätter bis zur Anthese nur

Je einen kurzen, behaarten Hautlappen bilden und Androeceum bzw. Gynoeceum während der Entwicklung nie von der Krone eingehüllt werden. Die Schutzfunktion der Blütenknospe wird immer nur vom Kelch wahrgenommen. Die Kelchblätter sind stets nur auf der Dorsalseite behaart, die Kronblätter sind auf der Ventralseite behaart. Kron- und Kelchblätter sind also auf den einander zugewandten Seiten immer kahl, auf den anderen mehr oder weniger stark behaart.

Bei den männlichen Blüten schließt sich die weitere Differenzierung des Androeceums mit der Bildung der Theken und Pollensäcke an. Das Gynoeceum bleibt auf der Stufe von drei noch freien Karpellanlagen stehen. Diese fungieren später als Drüse (STÜTZEL, 1982). Die Filamente sind bis etwa zur Mitte des Kronblattes mit diesem kongenital verwachsen. Auf dem Petalum befindet sich oberhalb der Verwachsungsstelle von Filament und Petalum eine Drüse. Diese epipetalen Drüsen stimmen ebenso wie die drei zu Drüsen umgebildeten Karpellrudimente in Farbe, Größe und Oberflächenstruktur in auffallender Weise mit den schwärzlich-grünen Theken der Antheren überein. Zu Beginn der Anthese werden Krone und die darauf folgenden Blütenorgane durch ein starkes Längenwachstum des Internodiums zwischen Kelch und Krone aus dem schützenden Kelch herausgeschoben. Die Krone ist während der Anthese mehr oder weniger flach ausgebreitet.

In der weiblichen Blüte entwickelt sich das Gynoeceum sehr stark. Der Fruchtknoten ist später durch ein kurzes Stielchen vom Kronwirtel getrennt, an dem sich die Rudimente des Androeceums befinden. Eine Funktion dieser Rudimente konnte bisher nicht festgestellt werden. Das Internodium zwischen Kelch und Krone bleibt kurz. Dadurch bleibt die Frucht zwischen den Tragblättern des Köpfchenbodens verborgen, was einen gewissen Schutz vor Fraßschädlingen (v. a. Coleophoridenlarven) bedeutet. Die Krone der weiblichen Blüte kann sich also nicht flach ausbreiten, sondern öffnet sich meist nur so weit, daß die epipetalen Drüsen gerade sichtbar werden.

Eriocaulon septangulare

Bei *E. septangulare* unterbleibt die Bildung des dritten, medianen Kelchblattes. Auch die folgenden Wirtel werden bereits dimer angelegt und zwar in derselben Reihenfolge wie bei *E. megapotamicum*. Die männlichen Blüten bleiben nach dem Verblühen (Abfallen der Theken) geöffnet.

Paepalanthus tatei

Hier fehlen, wie bei allen Paepalanthoideen, die epipetalen Drüsen und der äußere (episepale) Staubblattkreis. Bis zu dem Stadium, in dem sich die Entwicklung männlicher und weiblicher Blüten zu unterscheiden beginnt, verläuft sie entsprechend den Verhältnissen bei *E. megapotamicum*. Der episepale Staubblattkreis wird nicht angelegt (ist ablastiert) und ist folglich auch nirgends als Rudiment nachzuweisen.

In der männlichen Blüte entstehen die Primordien der Kronblätter getrennt von denen des epipetalen Staubblattkreises und werden nach diesen ausgegliedert. Die Krone bildet durch kongenitale Verwachsung eine Kronröhre, die sich jedoch wie die freiblättrige Krone von *E. megapotamicum* erst spät entwickelt und das Androeceum bis zur Anthese nie umhüllt. Die Karpelle des rudimentären Gynoeceums sind im basalen Teil verwachsen, der distale Abschnitt ist kurz, frei und mit Papillen versehen, die denen der Narbe sehr ähnlich sind. Der mit Papillen versehene freie Abschnitt fungiert als Drüse. Dabei wird von jeder Karpellspitze zuerst ein eigener Sekrettropfen gebildet, die Tropfen fließen jedoch später zu einem einzigen Tropfen zusammen. Nach der Anthese schrumpfen die Filamente auf der Ventralseite und krümmen sich infolgedessen nach innen. Dadurch werden die Theken in den Krontrichter gebracht, der sich beim Welken über den zusammengekrümmten Antheren schließt, verklebt und so den übriggebliebenen Pollen einschließt. Antheren und Drüsen sind weiß. (Tafel 2 f)

In der weiblichen Blüte entwickelt sich das Gynoeceum stark.

Die Spitzen der drei Karpelle gliedern sich sehr früh in drei Teile. Der jeweils mittlere bildet später eine Drüse, die in Form und Funktionsweise mit der der männlichen Blüte übereinstimmt. Die seitlichen Teile benachbarter Karpelle verwachsen im unteren Teil miteinander und bilden die zweiästige Kommissuralnarbe (Tafel 2 a - e). Die Krone entwickelt sich ebenfalls erst spät, ist jedoch im Gegensatz zur männlichen Blüte frei und auf der Außen- und Innenseite und am Rand stark behaart. Die Haare sind mehrzellig unverzweigt. Bei der Fruchtreife krümmen sich die Kelchblätter durch Austrocknen rückwärts und reißen dadurch den Blütenstiel in Höhe des Kelchwirtels ab. Dadurch wird die Blüte über die Köpfchenoberfläche emporgehoben. Bei diesem Vorgang reißt außerdem die Verbindung zwischen Kelch und Krone, so daß der durch seine Haare auf dem Köpfchen verankerte Kelch als Startrampe für die der Windverbreitung dienende Diaspore aus Krone und Frucht fungiert (Tafel 9). Die drei Fruchtblätter haben sich zu diesem Zeitpunkt bereits lokulizid geöffnet und der einzige Same eines jeden Faches ist sichtbar. Der Kelch verbleibt auf dem Köpfchen und fällt später, durch andere Früchte emporgehoben, ab. Der Kelchwirtel bleibt dabei zusammenhängend und hat in der Mitte ein Loch, das bei der Ablösung der Diaspore entstanden ist.

Bei *P. tatei* konnte sehr häufig eine eigenartige Mißbildung des Gynoeceums beobachtet werden. Eine, gelegentlich zwei und sehr selten alle drei der üblicherweise geradläufig hängenden Samenanlagen kamen dabei bereits bei der Anlegung in eine aufrechte Position. Bei der weiteren Entwicklung des Gynoeceums werden solche Samenanlagen nicht vom Fruchtknoten eingeschlossen, sondern ragen zwischen den Narbenästen und Drüsen ins Freie. Solche quasi nackten Samenanlagen entwickeln sich bis zur Meiose normal. Über ihr weiteres Schicksal liegen bisher keine gesicherten Beobachtungen vor.

Syngonanthus caulescens

Die Entwicklung der männlichen Blüten verläuft wie bei *Paepal-*

anthus tatei. Auch der "Verpackungsmechanismus" für die Antheren der welkenden Blüten ist ausgebildet. Die Drüsen des rudimentären Gynoeceums sind hier jedoch keulenförmig verdickt und weisen je eine schüsselartige Eindellung auf, in der sich der Sekretröpfchen bildet. Die Tropfen bleiben getrennt und fließen nicht zusammen. Antheren und Drüsen sind weiß. (Abb. 4)

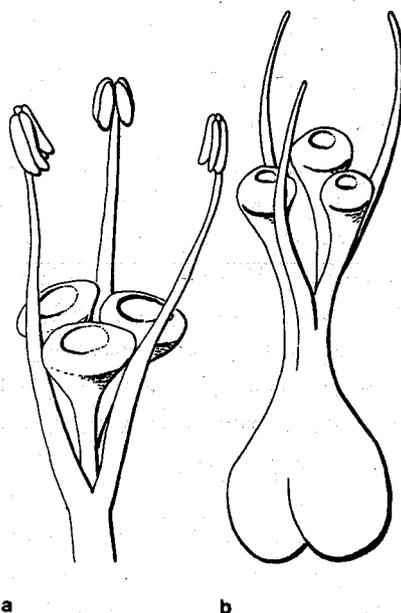


Abb. 4: *Syngonanthus caulescens*; männliche (a) und weibliche (b) Blüte nach Entfernen der Kelch und Kronblätter. Die schüsselförmige Ausbildung der vom Gynoeceum (bzw. reduzierten Gynoeceum) gebildeten Drüsen ist für die meisten Vertreter der Gattung typisch. Bei *S. caulescens* sind die Drüsen im männlichen Geschlecht größer und flacher als im weiblichen.

Bei der weiblichen Blüte fällt auf, daß die Kommissuralnarben nicht in zwei Äste gegliedert sind. Eine Dreigliederung der Karpellspitze ist zu keinem Zeitpunkt erkennbar. Die Kommissuralnarben entstehen aus einheitlichen Höckern, die sich gleichzei-

tig mit den Drüsenanlagen aus den bereits verwachsenen Karpellanlagen ausgliedern. Die Krone entwickelt sich zunächst gleich wie die der männlichen Blüte. Die Kronblattanlagen verschmelzen an ihren Rändern und bilden unter den sich vorwölbenden Fruchtfächern des Gynoeceums einen schmalen sympetalen Hautsaum. Dieser schiebt sich über die vorgewölbten Fruchtblätter hoch. Hat der Rand der Krone ungefähr die Höhe der Ansatzstelle der Narben erreicht, so taucht am unteren Ende der Kronröhre ein schmaler Spalt auf, der schizogen entsteht. Da das für das basiplaste Wachstum der Petalen verantwortliche interkalare Meristem im Bereich dieses Spaltes liegt, ist der von nun an gebildete Teil der Krone von vorneherein frei. Obwohl man von der Sachlage her dazu verleitet ist, diesen unter dem symperalen Abschnitt liegenden Teil der Krone als "primär frei", (d.h. nicht sekundär aus einem verwachsenen Abschnitt rhexigen oder schizogen entstanden) zu bezeichnen, empfiehlt es sich, auf die Bezeichnung "primär" hier zu verzichten. Phylogenetisch ist dieses Verhalten sicher als abgeleitet (von *Paepalanthus*) zu betrachten und damit sekundär. Ontogenetisch sind die freien Kronblattspitzen als primärer Zustand zu betrachten, die sympetale Wachstumsphase damit sekundär und die anschließende apopetale Phase damit als tertiär zu bezeichnen. Festzuhalten ist jedoch, daß eine solche Entwicklungsweise bisher noch nirgends beobachtet wurde und sogar bisher für unmöglich gehalten wurde (HARTL 1957). Das kurze Stielchen zwischen Kelch und Krone trägt im Gegensatz zu den vier anderen Arten lange unverzweigte Haare. (Tafel 3 und 4)

Leiothrix flavescens

Bis zu dem Stadium, in dem sich die Entwicklung männlicher und weiblicher Blüten zu unterscheiden beginnt, verläuft sie ähnlich wie bei *P. tatei*. Einziger Unterschied ist, daß ebenfalls getrennt entstehende Anlagen von Kron- und Staubblättern gleichzeitig ausgegliedert werden und auch gleich groß sind.

Die männlichen Blüten stimmen in ihrer weiteren Entwicklung mit denen von *Syngonanthus caulescens* überein. Dies gilt auch für

die Form der vom rudimentären Gynoeceum gebildeten Drüsen. Ein "Verpackungsmechanismus" für die Antheren welker Blüten, wie er bei *P. tatei* und *S. caulescens* ausgebildet ist, fehlt. Antheren und Drüsen sind weiß.

In der weiblichen Blüte entwickeln sich die Antherenanlagen weiter als bei den vier anderen Arten und bleiben erst auf der Stufe kleiner, schuppenförmiger Blättchen stehen. Diese sind allerdings so klein, daß sie bei lichtmikroskopischen Untersuchungen (Durchlicht, Hellfeld) von Totalpräparaten ebenso wie bei den vier anderen Arten nicht feststellbar sind. Am Gynoeceum sind zunächst nur die Anlagen der späteren Drüsen erkennbar. Die Anlagen der Kommissuralnarben werden erst viel später gebildet und bestehen wie bei *Syngonanthus caulescens* nur aus drei ungeteilten Ästen. Bei der Anthese haben die Drüsen des Gynoeceums eine schräg abgestutzte zylindrische Form und sind, deutlich unterhalb der Auszweigung der Äste der Kommissuralnarben, etwa in der Mitte des Griffels inseriert. Die Kronblätter der weiblichen Blüte sind schmal linealisch, frei und vollständig kahl.

Der Beschreibung der Blütenontogenie dieser fünf Eriocaulaceen-Arten soll hier noch die der Xyridacee *Xyris yupicai* L. C. RICH hinzugefügt werden. Dies erscheint vor allem deshalb zweckmäßig, weil der Vergleich mit dieser allgemein als den Eriocaulaceen sehr nahestehend betrachteten Familie für die Beurteilung der Besonderheiten der Eriocaulaceen besonders wertvoll ist.

Xyris yupicai

An der jungen Blütenanlage werden als erstes die Anlagen der beiden seitlichen Kelchblätter sichtbar. Das dritte, median vorne stehende wird deutlich später angelegt, schiebt sich jedoch bei seinem später sehr raschen Wachstum unter die seitlichen Kelchblätter und hüllt die weiter innen stehenden Blütenorgane bis zur Anthese vollständig ein (Tafel 5). Ungefähr gleichzeitig mit dem medianen Sepalum werden sechs weitere Anlagen sichtbar: Drei kleinere, epise pale und mit diesen alternierend drei größere. Der verbleibende Blütenscheitel hat somit bereits

eine leicht dreikantige Form, die sich bei der Ausgliederung der Karpelle noch verstärkt. Die drei größeren Anlagen werden danach in einen ventralen und einen dorsalen Teil untergliedert. Der ventrale entwickelt sich zur Anthere, der dorsale zum Sepalum. In der weiteren Entwicklung bleiben die episepalen Anlagen zunächst gegenüber allen anderen Blütenorganen stark zurück. Erst wenn das mediane Kelchblatt die junge Blüte vollständig ummantelt hat, entwickeln sie sich zu den für die Gattung typischen pinselförmigen Staminodien. Die Staminodienanlagen werden dabei am distalen Ende breiter und spalten sich dort in je zwei Äste auf. Diese Äste werden wiederum in zwei Teile geteilt, einen inneren, der sich zwischen die Anthere und das Gynoeceum schiebt und einen äußeren, der zwischen Anthere und Kronblatt zu liegen kommt. Alle vier Äste (Tafel 6 a bis c) bilden dann nach oben gerichtete perlschnurartige Haare. Die Pollensäcke öffnen sich noch vor der Anthese durch einen Längsriß und entleeren den Pollen in den zwischen der Anthere und dem Kronblatt liegenden Teil zweier benachbarter Staminodienpinsel. Erst dann wird die Blüte aus dem Tragblatt herausgeschoben, wobei das die Blüte mantel- oder kapuzenartig umhüllende mediane Kelchblatt an seiner schmalen Insertionsstelle abreißt und abfällt, sobald die Blüte ganz aus dem Tragblatt herausgewachsen ist. Bei diesem Entfaltungsvorgang kommt der zwischen Anthere und Narbe liegende Teil des Pinsels nicht mit dem Pollen in Berührung und isoliert praktisch die Narbe gegen den Pollen der eigenen Blüte. Nach der Anthese kehrt das Tragblatt wieder in die Knospenlage zurück und schließt die mit nur einer zarten, durchscheinenden Fruchtwand versehene Frucht gegen die Außenwelt ab. Nach der Samenreife öffnet sich die Frucht septizid und dorsizid und entläßt die Samen zunächst in die vom Tragblatt gebildete Kammer. Diese öffnet sich beim Austrocknen ähnlich einem Koniferenzapfen und die kleinen, sehr zahlreichen Samen werden durch passive Bewegung des Infloreszenzschafes ausgestreut.

Auf der Basis der Untersuchungen an diesen sechs Arten soll nun versucht werden, die in der Literatur angegebenen Beobachtungen und Interpretationen einer kritischen Würdigung zu unterziehen.

Aus praktischen Gründen soll damit beim Gynoeceum der weiblichen Paepalanthoideen-Blüte begonnen werden.

RUHLAND bezeichnet die von mir als Drüsen beschriebenen Bildungen der Karpelle als Appendices, weil er in der Absicht zweifelhafte Interpretationen zu vermeiden "in morphologischer Hinsicht die farbloseste Deutung" (RUHLAND, 1903) vorzog. BONGARD (1832) bezeichnet hingegen gerade die Drüsen als Narben und die Commissuralnarben als Appendices. RUHLAND weist diese Betrachtungsweise unter Hinweis auf "den anatomischen Befund (anhaftende Pollenkörner)" zurück. Dies ist jedoch wenig beweiskräftig, denn BONGARD weist ausdrücklich darauf hin, daß er Pollen an beiden Bildungen vorgefunden hat. Auskeimende Pollenkörner haben aber weder RUHLAND noch BONGARD beobachtet. Die unterschiedliche Verwendung der Begriffe "Narben" und "Appendices" hat im Folgenden verschiedentlich zu Mißverständnissen geführt. RONTE (1891) verwendet die beiden Begriffe wie BONGARD. RUHLAND unterstellt ihm daraufhin "daß die nicht näher nahhaft gemachte Paepalanthus-Art, ..., gar keine Appendices besessen haben kann", daß RONTE also über etwas geschrieben habe, was er garnicht gesehen haben kann. EICHLER (1875) schreibt zu dieser Frage: "Vielleicht läßt sich dies eigentümliche Verhalten am besten verstehen, wenn man annimmt, daß hier in den Fällen wo Dorsalanhängsel gemeint sind, die Drüsen und Commissuralnarben zugleich vorhanden sind, jedes Carpid an seinem Gipfel sich in drei Schenkel spaltet, einen mittleren und zwei seitliche, von denen die letzteren mit den Schenkeln der benachbarten Carpiden mehr oder weniger weit verwachsend die - ja häufig zweispaltigen - Commissuralnarben bildeten, während der mittlere zu einem funktionslosen Anhängsel wurde. Sind dagegen nur Dorsalnarben vorhanden, nun, so spaltet sich der Carpidgipfel nicht, sondern entwickelt sich wie bei den meisten anderen Pflanzen im Ganzen zur Narbe." Diese Vermutung stimmt so genau mit den von mir an Paepalanthus tatei durchgeführten Beobachtungen überein, daß man sie als den von RUHLAND geforderten "zwingenden thatsächlichen Beweis für die Eichler'sche etwas komplizierte Annahme" akzeptieren muß.

CARUEL (1868) hat an *Tonina fluviatilis* die Gliederung des Griffels in neun Teile bereits beobachtet. Da er die Rudimente des Androeceums jedoch nicht fand, interpretierte er die Drüsen als Narben und die zweigeteilten Kommissuralnarben als Reste zweier Staubblattkreise. Dieser Gegensatz zwischen hervorragender Beobachtung und mangelhafter Interpretation ist für wesentliche Teile der vorliegenden Arbeit CARUELS kennzeichnend. Daß der mittlere Teil des Karpells nicht etwa funktionslos ist, sondern eine Drüse bildet, konnte weder EICHLER noch RUHLAND, BONGARD oder RONTE feststellen, da sie alle mit Herbarmaterial oder Alkoholmaterial (RONTE) arbeiteten. Funktionen sind jedoch mit wenigen Ausnahmen (z. B. Samen- oder Fruchtschleudern bei *Paepalanthus* oder *Geranium*) spezielle Qualitäten des lebenden Organismus, über die man, wie das Beispiel der Träufelspitzen¹ zeigt, möglichst in der Natur und nicht im Herbarium untersuchen sollte.

Für die verschiedenen Ausbildungen des Gynoeceums innerhalb der Eriocaulaceen läßt sich folgende Reihe aufstellen: Ausgangspunkt ist die Gattung *Eriocaulon*. In der männlichen Blüte bildet das ganze rudimentäre Karpell eine Drüse, in der weiblichen Blüte bildet die Karpellspitze eine einheitliche Narbe. Bei *Paepalanthus tatei* bildet in der männlichen Blüte die Karpellspitze eine Drüse. Diese Funktion hat sie auch in der weiblichen Blüte (beibehalten?). Die Narbenfunktion wird von sekundären seitlichen Bildungen übernommen, die mit denen des benachbarten Karpells an der Basis verwachsen, jedoch getrennt angelegt werden. Bei *Syngonanthus caulescens* sind die Drüsen etwas anders geformt. Der Unterschied zu *Paepalanthus tatei* besteht darin, daß in der weiblichen Blüte die Kommissuralnarben zwar gleichzeitig mit den Drüsen angelegt werden, jedoch nur aus je einem Primordium gebildet werden, also kongenital verwachsen sind (Tafel 3). Bei *L. flavescens* sind die Drüsen in den weiblichen und männlichen Blüten verschieden gestaltet. Die Kommissuralnarben werden hier viel später angelegt als die Drüsen. Die Gattung *Paepalanthus* ist in bezug auf die Kommissuralnarben äußerst inhomogen. Wenn man diese einerseits zur Abgren-

zung von Gattungen verwendet (*Leiothrix*), so ist andererseits nicht einzusehen, weshalb die geteilte oder einheitliche Ausbildung der Kommissuralnarbe bei der Untergliederung der Gattung *Paepalanthus* überhaupt nicht berücksichtigt wird.

Beim *Androeceum* hat man sich mit den Interpretationen von CARUEL und RONTE auseinanderzusetzen. CARUEL (1868) interpretiert die epipetalen Drüsen der Gattung *Eriocaulon* als umgewandelte Staubblätter und bezeichnet das Petalum einschließlich der epipetalen Drüse als *Staminodium*. Außer der übereinstimmenden Oberflächenstruktur von Drüse und Theken (Abb. 5) gibt es hierfür jedoch keine Anhaltspunkte und die viel später erfolgende Anlegung der Drüse zeigt, daß es sich nicht um eine Bildung mit Organcharakter handeln kann. Die Deutung CARUELS ist somit sicherlich falsch; die epipetalen Drüsen müssen wohl blütenbiologisch interpretiert werden. Die von CARUEL richtig beobachteten strukturellen Ähnlichkeiten zwischen Drüsen und Theken lassen eine Signalkopie vermuten. Bisher liegen jedoch keine Hinweise für einen Signalcharakter der dunklen Antheren und eventueller Kopien (rudimentäres *Gynoeceum* und epipetale Drüsen) vor (vgl. S. 27). RONTE stellte bei seinen Untersuchungen fest, daß sich bei den *Eriocaulaceen* Kronblätter und Staubblätter des epipetalen Kreises aus einem gemeinsamen Primordium entwickeln. Er schließt daraus, daß beide als ein einziger Wirtel zu werten sind und bei *Eriocaulon* also nur vier und bei *Paepalanthus* nur drei Wirtel von Blütenorganen vorliegen. Dieses Ergebnis und seine Interpretation wird von RUHLAND bestätigt, er schreibt jedoch dazu: "Wir hätten demnach bei *Eriocaulon*, da innerer Staminalkreis und inneres Perigon als ein einziger Kreis aufzufassen sind, 5, bei *Paepalanthus* nebst Verwandten aber nur 4 miteinander alternierende Wirtel in der Blüte" (RUHLAND, 1903, S. 15). Offensichtlich hat er RONTEs Ausführungen mißverstanden. RONTE führt als weiteres Argument an, daß äußerer Staubblattkreis und der Komplex aus Petalen und innerem Staubblattkreis auf gleicher Höhe inserieren. Bei RONTEs Interpretationen handelt es sich jedoch ganz offensichtlich um voreilige Schlüsse aus unvollständigen Beobachtungen. Wie ich am Beispiel von

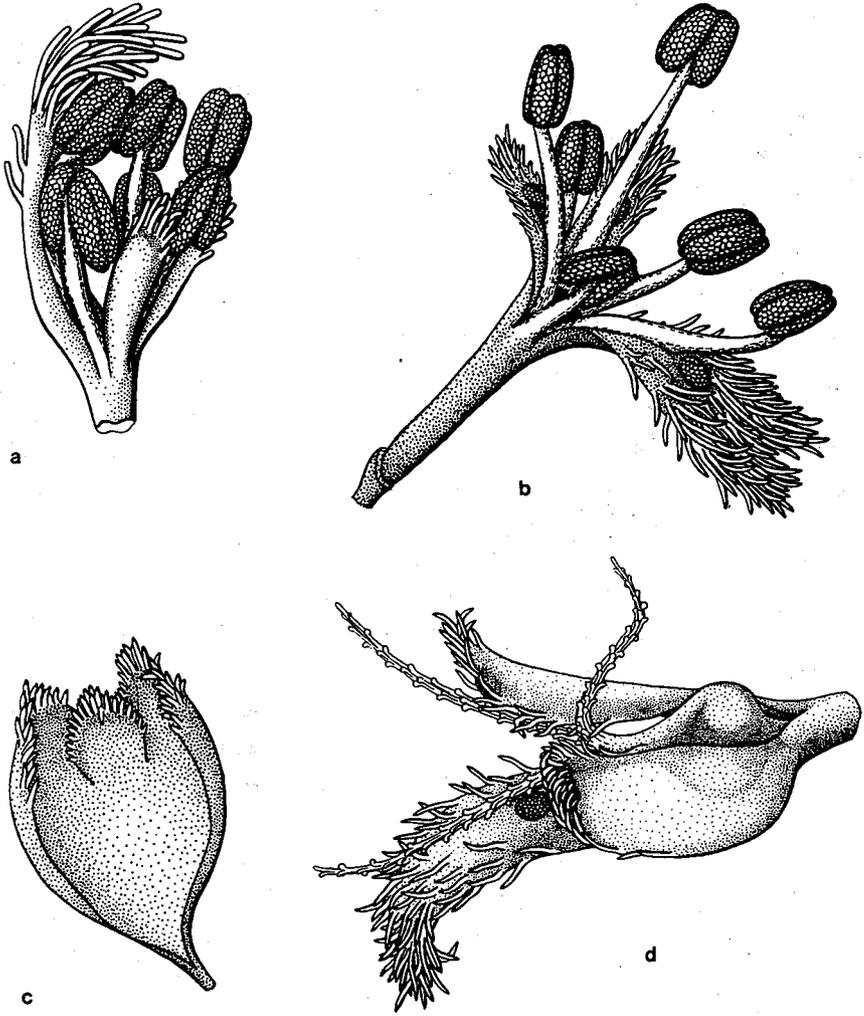


Abb. 5: *Eriocaulon modestum* KUNTH. a männliche Blüte kurz vor der Anthese, b bei der Anthese (a und b Kelch entfernt). c Kelch der männlichen Blüte, d weibliche Blüte. b und d zeigen die auffallende Übereinstimmung in Farbe und Struktur von epipetalen Drüsen und Antheren.

Paepalanthus tatei und Leiostrix flavescens zeigen konnte, wird das Kronblatt der Paepalanthoideen aus einem eigenen Primordium gebildet. Nur bei Eriocaulon spaltet sich das Kronblatt dorsal von der Anlage des Staubblattes bzw. von einer gemeinsamen Anlage ab. Dieser Unterschied ist im Zusammenhang damit zu sehen, daß bei Eriocaulon Kron- und Staubblatt ebenso wie bei Xyris yupicai im proximalen Teil kongenital verwachsen sind, während sie bei P. tatei und L. flavescens bis zur Basis frei sind. Bei Eriocaulon gomphrenoides und in der gesamten Gattung Mesanthe-mum bildet die Krone wie bei Paepalanthus eine Röhre, der episepale Staubblattkreis ist frei, der epipetale mit dem Kron-trichter wie bei Eriocaulon verwachsen. Diese seit KOERNICKE (1821) bekannte Tatsache steht ebenfalls in Widerspruch zu RONTEs Interpretation. Obwohl RONTEs Darstellung der Eriocaulaceenblüte so offensichtlich unzutreffend ist, scheint es doch erforderlich, sich ausführlicher mit ihr auseinanderzusetzen, denn dasselbe Interpretationsschema taucht in verschiedenem Zusammenhang immer wieder auf, so bei ROTH (1962) und bei MATTFELD (1938). Beiden Arbeiten liegt letztlich das Problem zugrunde, daß eine opponierte Stellung zweier Blattwirtel mit einer Hemmfeldtheorie, wie sie die Grundlage der morphologischen Blattstellungslehre darstellt, unvereinbar ist. Während ROTH ähnlich wie RONTE auf der Stufe einer bloßen und letztlich mangelhaften Umdeutung bekannter Tatsachen stehen bleibt, versucht MATTFELD die opponierte Stellung als nur scheinbar opponiert auf Stipularbildungen der Staubblätter und damit auf alternierende Stellung zurückzuführen. Bei den Paepalanthoideen ist diese Interpretation offenbar unmöglich und man kann die Alternanz (gedanklich) nur herstellen, indem man sich einen zweiten, vollständig reduzierten Staubblattwirtel "hinzudenkt". Es bleibt die Aufgabe, eine theoretische Grundlage in Form einer verfeinerten Hemmfeldtheorie oder eine Alternative zu diesem in der Systematik bewährten Verfahren zu erarbeiten.

Die Antheren der Eriocaulaceen sind intrors. Bei Eriocaulon und Mesanthe-mum sind die Antheren des äußeren Kreises kürzer als die des inneren, was die Verhältnisse in der Knospe widerspie-

gelt, in der die Staubgefäße des inneren Kreises stets vor (über) denen des äußeren liegen. Die diesbezügliche Angabe bei RUHLAND (1903, S. 15) ist falsch! Die Farbe der Antheren ist bei *Eriocaulon* immer dunkel (braun, olivgrün oder schwarz), bei *Paepalanthus*, *Syngonanthus* und *Leiothrix* bei der Anthese wie die der Krone rein weiß. Im welken Zustand verfärben sich hier die Antheren gelblich bräunlich.

Zusammenfassung

In der *Eriocaulaceen*-Blüte wird das hintere, mediane Kelchblatt auch dort, wo es ausgebildet ist, deutlich später angelegt als die beiden seitlichen. Die Kronblätter werden alle gleichzeitig ausgegliedert und zwar später als die Staubblätter (*Eriocaulon*, *Paepalanthus*) oder gleichzeitig mit diesen (*Leiothrix*). Die epipetalen Drüsen der *Eriocauloideae* haben keinen Organcharakter. Bei den *Paepalanthoideae* gliedern sich die Spitzen der Karpelle in drei Teile, von denen die mittleren sich zu Drüsen entwickeln, die seitlichen je zweier Karpelle zu Kommissuralnarben verwachsen bzw. verschmelzen. Die Bezeichnungen "Kommissuralnarben" und "Drüsen" sind dabei den Termini "Narben" und "Appendices" vorzuziehen, da letztere in der Literatur in entgegengesetzter Weise verwendet werden. Die Krone der weiblichen Blüte von *Syngonanthus* ist im distalen Teil kongenital verwachsen, im proximalen Teil frei. Diesen Verhalten wurde noch von HARTL (1957) als unmöglich betrachtet und ist bisher in keinem anderen Fall nachgewiesen worden.

3.2 DIE KÖPFCHEN (FLORESZENZEN BZW. BLÜTENSTÄNDE 1. Ordnung)

3.2.1 Morphologie

Die Blüten der Eriocaulaceen sind immer in Köpfchen am Gipfel meist sehr langer, immer blattloser Schäfte zusammengefaßt. Diese Köpfchen sind das auffälligste gemeinsame Merkmal aller Vertreter der Familie, was sich u. a. auch darin äußert, daß fast alle Bearbeiter der Familie das Kapitel "Blüten" mit einer Beschreibung der Köpfchen beginnen. Wegen der Ähnlichkeit dieser Köpfchen mit denen der Compositen wurden die Eriocaulaceen von EICHLER als "die Compositen unter den Monocotylen" bezeichnet. Die Köpfchen sind auch tatsächlich einem Sonnenblumenköpfchen analog aufgebaut. Die Blüten sind in einer um die Köpfchenachse laufenden Spirale angeordnet, bilden also eine (offene, d. h. endblütenlose) Traube oder Botrys. Wie bei den Compositen bilden die untersten Blattorgane der Köpfchen eine sterile Hülle bzw. ein Involucrum. Die spelzenartig trockenen Involucralblätter sind durch eine lückenlose Übergangsreihe mit den Tragblättern der Blüten verbunden. Sie werden von RUHLAND als nervenlos beschrieben, enthalten jedoch wie die Tragblätter ein, äußerlich allerdings nicht erkennbares, Leitbündel, das i. d. R. nur schwach entwickelt ist.

Die Hüllblätter werden fast überall (RUHLAND, MOLLENKE, RONTE, HIERONYMUS) als "sterile Involucralbrakteen" bezeichnet. Dies ist jedoch nur sinnvoll, wenn man Braktee und Tragblatt nicht als Synonyme verwendet, denn ein "steriles Tragblatt" wäre gewissermaßen ein "schwarzer Schimmel", also eine in sich widersprüchliche und damit unbrauchbare Bezeichnung.

In der Gattung Eriocaulon haben alle Blüten Tragblätter. Die Tragblätter sind hier im ursprünglichen Sinn des Wortes "Deckblätter" und überdecken die Blütenknospe bis zur Anthese (Tafel 1). Bei Paepalanthus und Leiothrix bleiben die Tragblätter der inneren Blüten so klein, daß sie diese nur bis zum Abschluß ihrer primären Morphogenese vollständig überdecken. Die Blüten sind dann unter einem dichten Haarfilz verborgen, der von der Behaarung der mehr oder weniger stumpfen Kelchblätter

gebildet wird. Vermutlich im Zusammenhang damit ist häufig die Behaarung des Kelches auf die Spitzen der Kelchblätter konzentriert (Tafel 7). Bei fast allen Arten von *Syngonanthus* (So auch bei den hier untersuchten Arten *S. caulescens* und *S. chrysanthus*) sind die inneren Blüten tragblattlos (Tafel 8). Die jungen Blütenanlagen sind bei diesen Arten ganz von den Haaren des Köpfchenbodens eingehüllt. Die Kelchblätter sind im Gegensatz zu den untersuchten *Paepalanthus*-Arten meist spitzig und bis auf eine feine, kaum sichtbare Bewimperung, des Blattrandes kahl. Eine Ausnahme davon bilden die männlichen Blüten von *S. chrysanthus* mit stumpfen und stark behaarten Kelchblättern.

In der Regel finden sich in einem Köpfchen sowohl weibliche als auch männliche Blüten. Die männlichen und weiblichen Blüten sind dann in einzelnen, um die Köpfchenanlage laufenden Zonen angeordnet. RUHLAND (1903) schreibt hierzu: "Stets jedoch finden sich untermischt mit weiblichen auch männliche, so daß die Sonderung nie eine strenge ist". Bisher liegt nur eine einzige vollständige (d. h. Anlegungsfolge und Geschlechterverteilung erfassende) Analyse eines *Eriocaulaceen*köpfchens vor (STÜTZEL/WEBERLING, 1982). Sie läßt vermuten, daß ein regelloses Durcheinander von männlichen und weiblichen Blüten nicht vorkommt, hat jedoch den Nachteil, daß sie an einem sehr kleinen Köpfchen mit nur 27 Blüten und drei Zonen (von denen eine nur aus drei Blüten besteht) durchgeführt wurde. In dieser Weise ein aus vielen hundert Blüten bestehendes Köpfchen zu analysieren stößt auf enorme praktische Schwierigkeiten, so daß das mögliche Ergebnis in keinem vernünftigen Verhältnis zum Aufwand steht. Es soll daher an einem aus 270 Blüten konstruierten Köpfchenmodell die Frage der untermischten Stellung nocheinmal erörtert werden. In Abb. 6 wurden alle Blüten in der Reihenfolge ihrer Anlegung nummeriert und je 21 in ununterbrochener Reihenfolge gebildete Blüten an der Peripherie des Köpfchens (Nr. 184 - 204) und im Zentrum (Nr. 1 - 21) besonders gekennzeichnet. Bei den inneren markierten Blüten ist jede mindestens einer weiteren markierten Blüte in einer Kontaktparastiche direkt benachbart, bei den äußeren sind alle den markierten Blüten in einer

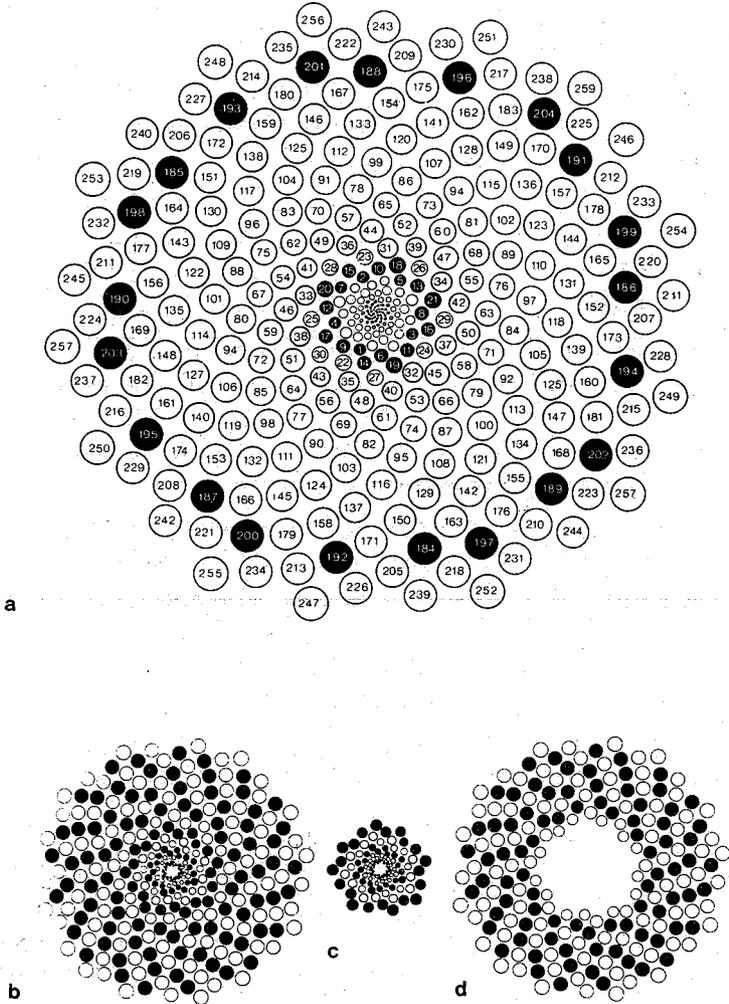


Abb. 6: Die relative Lage von 21 genetisch aufeinanderfolgenden Blüten zu den in Kontaktparasitischen benachbarten Blüten ändert sich im Lauf der Erstarkung der Köpfchenachse wesentlich. Das hat zur Folge, daß ein Köpfchen mit scheinbar regelloser Anordnung männlicher Blüten (b) in einen Bereich mit klarer Zonierung (c) und einen scheinbar ungeordneten Bereich (d) unterteilt werden kann. Die Anlegungsfolge in b - d ist jeweils: 21 männl. - 21 weibl. - 21 männl. - 21 weibl. - u. s. w..

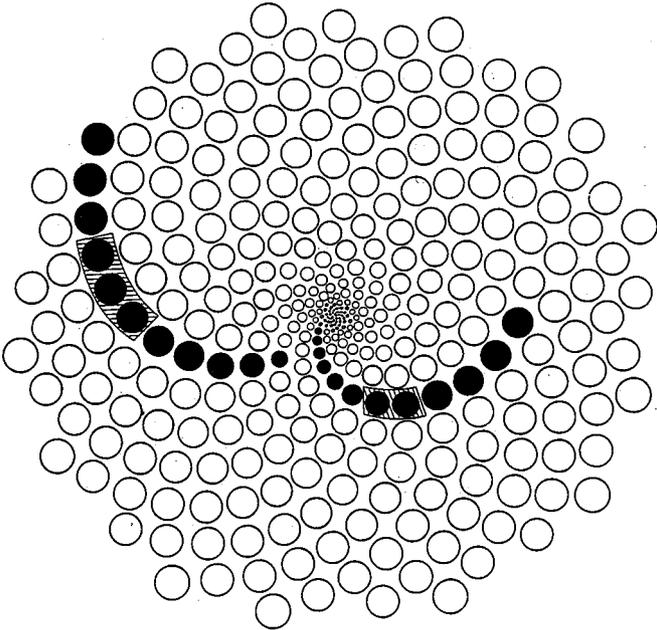


Abb. 7: Die relative Lage zweier in einer Kontaktparasitische benachbarter Blüten ändert sich im Laufe der Erstar-
kung deutlich. Während sie im Zentrum des Köpfchens
fast voreinander (in einer Medranebene des Köpfchens)
stehen, nehmen sie an der Peripherie eine nahezu trans-
versale Stellung ein. Selbstbestäubung wie sie für
P. tatei beschrieben wurde, ist wegen der Stellung
von Narben und Antheren nur in einem kleinen Bereich
des Köpfchens (hier schraffiert) möglich. Man beach-
te, daß dieser Bereich für die linkslaufende und die
rechtslaufende Parasitische verschieden groß und ver-
schieden weit vom Zentrum entfernt ist.

Kontaktparastiche benachbarten Blüten unmarkiert. Dies bedeutet, daß auch eine Blüte, die im Köpfchen nur von Blüten des anderen Geschlechts umgeben ist, einer um die Köpfchenachse laufenden Zone gleichgeschlechtlicher Blüten angehören kann. Jedenfalls deuten alle bisherigen Beobachtungen darauf hin, daß die Entscheidung, ob sich eine Blütenanlage zu einer weiblichen oder zu einer männlichen Blüte entwickelt, nicht für jede Blüte zufällig getroffen wird, sondern nach einer bestimmten Regel gesteuert wird. Die Anzahl der Blüten pro Zone sowie die Anzahl der Zonen pro Köpfchen ist nicht artkonstant, sondern schwankt sehr stark, in den von mir beobachteten Fällen sogar in weitaus stärkerem Maß als die Größe der Köpfchen (d. h. als die Gesamtzahl der Blüten pro Köpfchen). Sowohl das Zahlenverhältnis männlicher und weiblicher Blüten als auch deren Verteilung im Köpfchen scheint standortabhängig, also durch Außenfaktoren beeinflussbar zu sein. Untersuchungen an verschiedenen Populationen von *Syngonanthus chrysanthus* zeigten, daß der Köpfchenaufbau innerhalb einer Population relativ konstant ist, von Population zu Population jedoch sehr verschieden sein kann. Es liegt nahe, hierin genetisch unterschiedliche Rassen zu vermuten. Bei von mir am Standort gesammelten und später im Botanischen Garten Tübingen weiterkultivierten Pflanzen zeigte sich jedoch eine enorme Variabilität im Köpfchenaufbau. Mehrere Pflanzen von *E. ligulatum*, die am natürlichen Standort aus 3 bis 5 Zonen aufgebaute Köpfchen aufwiesen, bildeten in Tübingen Köpfchen mit ausschließlich weiblichen Blüten, die zudem alle gleichzeitig aufblühten. Sowohl die von RUHLAND, als auch die ältere, von HIERONYMUS gegebene Beschreibung lassen den Eindruck entstehen, es handele sich immer oder wenigstens i. d. R. nur um zwei Zonen pro Köpfchen, nämlich eine weibliche und eine männliche. Es heißt dort: "..., und zwar können die männlichen Blüten vorzugsweise aussen und die weiblichen innen oder umgekehrt stehen". (RUHLAND, 1903) oder: "Meist stehen die ♂ aussen, die ♀ innen im Köpfchen oder umgekehrt." (HIERONYMUS, 1888). Ich habe jedoch bei *E. ligulatum* bis zu 5 Zonen und bei *S. chrysanthus* bis zu 14 Zonen festgestellt. (Im letzten Fall hätte RUHLAND allerdings

wahrscheinlich von "untermischter Stellung" gesprochen.) Bei *S. chrysanthus* konnte ich außerdem feststellen, daß die Aufblühfolge nicht der Anlegungsfolge entspricht, sondern zwischen den Zonen alterniert. Wie oft dies geschehen kann ist noch unklar, jedenfalls konnte mehrfach festgestellt werden, daß gleichzeitig Blüten zweier durch eine männliche Zone getrennter weiblicher Zonen geöffnet waren, während die dazwischen liegende männliche Zone sowohl bereits verblühte, als auch noch im Knospenzustand befindliche Blüten enthielt. Letztere gelangten nach dem Verblühen der weiblichen Blüten zur Anthese.

Zur Frage der Verteilung männlicher und weiblicher Blüten in einem Köpfchen schreibt RUHLAND (1903): "Sehr schwankend ist das Zahlenverhältnis ♂ und ♀ Blüten, doch scheint es für die einzelne Art annähernd konstant zu sein. Beispiele für Köpfchen mit fast ausschließlich ♂ und nur sehr wenigen ♀ Blüten - und umgekehrt, finden sich im speziellen Teil (cfr. besonders die Gattung *Eriocaulon*). Zu einer vollständigen Trennung der Geschlechter auf besondere Köpfchen und Pflanzen ist es meines Wissens nur bei *Eriocaulon compressum* und *Hildebrandtii* [E. hildebrandtii] gekommen." Dieses von meinen Beobachtungen abweichende Resultat ist darauf zurückzuführen, daß RUHLAND offenbar verschiedene Köpfchen von ein und derselben Pflanze oder wenigstens von zur gleichen Zeit gesammelten Pflanzen eines Standorts verglichen hat.

3.2.2 Blütenstandsbiologie

Zur Bestäubungsbiologie der *Eriocaulaceen* liegen bisher offenbar keine Beobachtungen aus der Natur vor. Es wird zwar, meist unter Hinweis auf die epipetalen Drüsen der Gattungen *Eriocaulon* und *Mesanthemum*, eine Bestäubung durch Insekten vermutet, belegt ist diese Ansicht allerdings noch nicht. Bei meinen Untersuchungen in Strandbiotopen von Rio Grande do Sul konnte ich an *E. modestum*, *E. magnificum*, *E. metapotamicum*, *L. flavescens* und *S. chrysanthus* häufig winzige Dipteren (oft hatten sie kaum die Größe einer einzelnen Blüte) an den Köpfchen beobachten. An

Beinen, Kopf und Fühlern haftete meist reichlich Pollen. Gelegentlich besuchten auch größere Schwebfliegen die Köpfchen. Da sie aufgrund ihrer Größe auch ohne Lupe gut zu beobachten sind, war leicht feststellbar, daß sie von Eriocaulaceen-Köpfchen zu Eriocaulaceen-Köpfchen flogen und sich in den Köpfchen in der Zone mit geöffneten Blüten aufhielten. (Daraus auf Blumenstetigkeit dieser Schwebfliegen zu schließen ist jedoch unzulässig, denn diese Beobachtungen wurden in Beständen durchgeführt, in denen die Eriocaulaceen praktisch die einzigen zur Zeit blühenden Pflanzen waren. Es gab also keine Alternative zum Besuch der Köpfchen.) Vor allem an der Unterseite der Köpfchen sehr lange blühender Eriocaulaceen-Arten (*l. flavescens*, *P. catarinae*) hielten sich häufig Spinnen auf, in einigen Fällen war unter den zurückgeschlagenen äußeren Hüllblättern ein Einest verborgen. Es handelte sich offensichtlich immer um Arten, die keine Fangnetze bauen. In den Köpfchen fanden sich häufig auch zum Teil auffällig gefärbte Milben. Der Umstand, daß diese Milben nur in den Köpfchen und nie an vegetativen Teilen der Pflanze zu finden waren, spricht dafür, daß es sich um räuberische Arten handelt. Möglicherweise ernähren sich die Milben von den Larven von Sackträgermotten (Coleophoriden), die häufig an Eriocaulaceen und Xyridaceen zu finden sind. Bei diesen Sackträgermotten handelt es sich um Arten, die ihren Sack zeitweilig verlassen. Sie ernähren sich von den Samen. Lebende Milben und Coleophoriden-Larven findet man auch in den bereits abgestorbenen Fruchtständen der Eriocaulaceen, was ebenfalls für eine räuberische Lebensweise der Milben spricht.

Die habituell sehr stark an eine Umbellifere erinnernde Art *Paealanthus polyanthus* habe ich nur an einem Standort, einem viele Kilometer langen schmalen Streifen mit feuchtem bis nassem Sandboden entlang einer Aufforstung mit *Pinus illiotica* gefunden. Auf den Köpfchenständen waren neben Schwebfliegen und anderen Dipteren vor allem Käfer zu finden. Ähnlich wie auf großen Umbelliferen an Waldstandorten saßen auf den Blütenständen von *P. polyanthus* vor allem sich paarende Bockkäfer mehrerer Arten in großer Zahl. (Tafel 19)

Auffällig ist auch die besondere Blürrhythmik vieler Paepalanthoideen. So blühen z. B. bei *Paepalanthus tatei* männliche Blüten nur in den ersten Nachmittagsstunden, weibliche Blüten dagegen erst im Anschluß an die männlichen. Ein Köpfchen dieser Art kann mehrere Monate täglich einige Stunden blühen, obwohl jede Blüte nur ein einziges Mal für ca. 3-4 Stunden geöffnet ist. Es kommen (auch an einer Pflanze) Köpfchen vor, deren äußerste Blüten weiblich sind und solche, bei denen sie männlich sind. Da diese äußeren Blüten auch immer als erste aufblühen, gibt es sowohl protandrische als auch protogyne Köpfchen. Unabhängig davon blühen männliche und weibliche Blüten immer nur in dem für die Population und das jeweilige Geschlecht typischen täglichen Zeitraum. *Paepalanthus tatei* bildet also protandrische Populationen. (Die Untersuchungen an *P. tatei* wurden ausschließlich im Gewächshaus in Ulm durchgeführt.) Bei *Syngonanthus chrysanthus* liegen dieselben Verhältnisse vor wie bei *P. tatei*, die männlichen Blüten blühen jedoch vormittags von 8-11 Uhr, die weiblichen von 11-14 Uhr. (Diese Beobachtungen wurden am natürlichen Standort durchgeführt.) Bei *Leiostrix flavescens* liegen protogyne Populationen vor, d. h. die Art blüht täglich im gleichen Zeitraum wie *S. chrysanthus*, beginnt jedoch mit den weiblichen Blüten. Die einzelnen Köpfchen können jedoch ebenso wie bei den vorgenannten Arten protandrisch und protogyn sein.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, empfiehlt es sich jedoch, die für das Verhalten zwittriger Einzelblüten geprägten blütenbiologischen Begriffe protandrisch und protogyn nicht (wie bei RUHLAND) für morphologische Sachverhalte (protogyn = äußere Blüten des Köpfchens weiblich, protandrisch = äußere Blüten männlich) zu verwenden. Von der ursprünglichen blütenbiologischen Sicht her ist es zwar vertretbar auch bei monoecisch verteilten eingeschlechtigen Blüten von Protandrie und Protogynie zu sprechen, wenn eine Rhythmik vorliegt, wie sie hier beschrieben wird, es ist jedoch dabei zu beachten, daß als Vergleichs-

basis nicht die Tagesperiodik, sondern die Aktivitätsperiodik der Bestäuber herangezogen werden muß. Da es sich bei den Bestäubern der Eriocaulaceen nach meinen Beobachtungen um tagaktive Dipteren handelt, wurde der Bezug hier richtig gewählt.

Bei den untersuchten Eriocaulon-Populationen (*E. modestum* und *E. megapotamicum*) waren männliche und weibliche Blühphase zwar auch zeitlich getrennt, eine strenge Periodik wie bei den genannten Paepalanthoideen konnte jedoch nicht festgestellt werden. Zu verschiedenen Tageszeiten waren Populationen entweder im männlichen oder weiblichen Blühzustand zu finden. Der Begriff Population ist dabei nicht in zu kleinräumigem Sinn zu verstehen. Ich habe nie innerhalb eines Zeitraumes von 1 bis 2 Stunden eine Population in der jeweils andersgeschlechtlichen Blühphase gefunden, obwohl ich die Suche meist über mehrere Kilometer der Küste entlang ausgedehnt habe und die beiden Arten *E. modestum* und *E. megapotamicum* in diesem Gebiet häufig und verbreitet sind. Im Gegensatz zu den untersuchten Paepalanthoideen bleiben die Blüten der genannten Eriocauloideen nicht nur wenige Stunden, sondern mehrere Tage geöffnet. In allen untersuchten Fällen waren alle Blüten einer Zone gleichzeitig geöffnet. Ein Alternieren der Aufblühfolge wie es für *Syngonanthus chrysanthus* beschrieben wurde, kann daher hier nicht auftreten.

Bei vielen Arten kann sich die tägliche Blühzeit männlicher und weiblicher Blüten geringfügig überlappen. Es kann dann zu Selbstbestäubung (Geitonogamie) kommen. Sie kann ebenfalls durch die Köpfchen besuchende Insekten (bisher allerdings nicht beobachtet) oder durch direkten Kontakt der Narbe mit der geöffneten Anthere einer in einer Kontaktparastiche direkt benachbarten männlichen Blüte erfolgen (Abb. 7). Der letztere Fall wurde an *P. tatei* beobachtet. Er ist nur dort möglich, wo eine männliche Blüte einer weiblichen direkt benachbart ist und beide Blüten in einem ganz bestimmten, den Kontakt von Narbenast und Anthere ermöglichenden Winkel zueinander stehen. Da sich dieser Winkel in einer Parastiche mit dem Abstand der benachbarten Blüten vom Vegetationspunkt (= Mittelpunkt des Vege-

tationsscheitels) ändert, ist diese Art der Selbstbestäubung nur möglich, wenn die Blüten in dem Zeitraum, in dem sie die dafür geeignete Position einnehmen auch tatsächlich gleichzeitig blühen. Wenn die tägliche Blühperiode wie bei *Leiothrix flavescens* mit der weiblichen Phase beginnt, so bedeutet dies, daß hier auch für die äußerste weibliche Zone eines mit weiblichen Blüten beginnenden (protogynen) Köpfchens die Möglichkeit der Selbstbestäubung gegeben ist. Beginnt die tägliche Blühperiode mit der männlichen Phase, so ist die Bestäubung von protogynen Köpfchen nur durch Fremdbestäubung möglich. Diese Überlegung ist zunächst jedoch rein theoretischer Natur, da ich Selbstbestäubung für *Leiothrix* bisher nicht nachgewiesen habe.

Der Nachweis, daß tatsächlich Autogamie und nicht doch eine Bestäubung durch Insekten oder gar Apomixis vorliegt, ist nicht einfach. Im vorliegenden Fall ist nur ein indirekter Schluß möglich. Die Argumente für die Annahme von Autogamie sind im einzelnen:

1. Bestäuber sind unter den Kulturbedingungen nicht vorhanden. In die Kulturen gepflanzte *Drosera*-Arten (*D. capensis*, *D. binata*) fingen nur die verbreiteten Gewächshauschädlinge; an ihnen war bei REM-Untersuchungen kein Pollen zu finden.
2. Bei Köpfchen, die mit einer weiblichen Zone beginnen, war diese erste weibliche Zone, (der keine männliche Zone vorausgeht,) steril.
3. In den bisher untersuchten Fällen fand die Meiose in der Samenanlage immer statt.

Zur Exposition der Blüten kommen verschiedene Mechanismen vor. Der blütentragende Teil des Köpfchens kann entweder durch eine Streckung der Internodien im Bereich des sterilen Involucrum oder durch Zurückschlagen der Involucralbrakteen exponiert werden. Der erste Fall ist vor allem in den Köpfchenständen von *Platycaulon* § *Indivisii* verbreitet, wo ein Zurückschlagen der Hüllblätter aus Platzgründen nicht möglich ist (z. B. *Paepalanthus costaricensis*). Die männlichen Blüten werden bei der Anthese entweder durch ein interkalares Wachstum des Internodiums zwischen Kelch und Krone (*Eriocaulon*) oder des Blütenstiels (viele *Paepalanthoideen*) exponiert. Bei den weiblichen Blüten werden in allen Gattungen meist nur die lang ausgezogenen Narbenäste exponiert.

Die Verbreitung der Samen erfolgt in den einzelnen Gattungen in unterschiedlicher, teilweise charakteristischer Weise. Bei *Eriocaulon* schrumpft das Receptaculum des Köpfchens. Dadurch werden die Blüten einschließlich ihrer Tragblätter vom Köpfchenboden abgerissen und alle Blüten fallen ab. Am Receptaculum bleiben nur die sterilen Hüllblätter zurück (Tafel 9 c). Die Diaspore besteht aus der ganzen weibl. Blüte, deren Tragblatt ebenfalls noch hinzugehören kann. Bei dieser Art der Loslösung der Früchte kommen alle Samen eines Köpfchens gleichzeitig zur Verbreitung. Bei proliferierenden Köpfchen unterbleibt die Austrocknung des Receptaculums und die Samen können nicht freigesetzt werden. (Unter Gewächshausbedingungen an *E. striatum* ermittelt.) Bei *Paepalanthus caldensis* werden nach der Samenreife die Kelchblätter der weiblichen Blüten auseinandergespreizt und die Diaspore aus Krone und Frucht fällt heraus. Die einzelnen Fruchtfächer sind zu diesem Zeitpunkt bereits leicht geöffnet. Männliche Blüten, der Kelch der weiblichen Blüten und alle Tragblätter bleiben auf dem Receptaculum zurück. Die Diasporen werden sofort nach der Samenreife bei trockenem Wetter freigesetzt. Dies hat zur Folge, daß sich die Freisetzung der Diasporen eines Köpfchens über einen längeren Zeitraum erstrecken kann, denn während an der Peripherie sich bereits die ersten Diasporen herauslösen, werden im Zentrum des Köpfchens immer noch neue Blüten angelegt, die auch noch zur Anthese und zur Samenreife gelangen. (Am Standort bei Tainhas RS ermittelt.) Bei *Paepalanthus tatei* werden die Kelchblätter noch stärker nach rückwärts gekrümmt. Dabei reißt der Blütenstiel ab, Kelch und Krone lösen sich voneinander und die der Windverbreitung angepaßte Diaspore mit lang behaarten Kronblättern wird über die Köpfchenoberfläche emporgehoben (Tafel 9 a). (Im Gewächshaus Ulm ermittelt.) Bei *P. planifolius* wird die wenig behaarte Diaspore bis zu 2 m weit geschleudert. (Diese Wurfweite wurde in einem allseitig geschlossenen, zugluftfreien Innenhof in Porto Alegre ermittelt. Ein Strauß aus ca. 100 Köpfchenständen von *Paepalanthus planifolius* wurde dazu auf eine Ecke einer Tischtennisplatte gestellt und nach einigen Stunden die größte Wurfweite ausgemessen.) Diese maximale Wurfweite entspricht einer maximalen Wurfhöhe von ca. 1 m. Auf den kahlen, häufig

sehr stürmischen Hochflächen der Sierra do Mar ist dieser Mechanismus in gleicher Weise zur Vermehrung im Biotop als auch zur Verbreitung, d. h. Erreichung neuer Biotope geeignet. Bei *Paepalanthus polyanthus* gelangen die Samen in die Erde, indem die hier sehr kleinen und dafür sehr zahlreichen Köpfchen als Ganzes mit dem Schaft und meist auch noch mit der Scheide abfallen. Die Samen waren auch durch starkes Trocknen und anschließendes vorsichtiges Dreschen mit dem Pikierholz nicht aus dem Köpfchen herauszulösen. Bei *Leiothrix flavescens* werden die Kelche bei der Fruchtreife etwas abgespreizt und die Samen fallen einzeln aus dem Köpfchen heraus. Im übrigen verbleiben alle Blüten und Blütenteile auf dem Receptaculum. Das Abspreizen der Kelchblätter geschieht in einer Zone gleichzeitig, so daß eine um die Köpfchenachse laufende Furche entsteht (Tafel 9 b). Bei *Syngonanthus caulescens* und *S. chrysanthus* erfolgt die Ablösung der Blüten ähnlich wie bei *Eriocaulon*. Das Losreißen vom Köpfchenboden erfolgt hier aber zum Teil durch den steigenden Platzbedarf der sich beim Trocknen kräuselnden Haare des Receptaculums. Da vor allem bei *S. chrysanthus* die Hüllbrakteen wieder in die Knospelage zurückkehren, wird von diesen i. d. R. eine größere Anzahl von Samen eingeschlossen, die erst durch die vollständige Verrottung der Köpfchen freigesetzt werden können.

Die Blüten öffnen sich anscheinend nur bei geeigneten Lichtverhältnissen. Am natürlichen Standort öffnen sich die Blüten normal, ebenso im Botanischen Garten Tübingen, wo sie im Paramo-Haus zusätzlich künstliches Licht erhalten. In Ulm öffnen sich bei einigen Arten (*E. modestum*, *P. tatei*) die Blüten erst, seitdem dieselbe Zusatzbeleuchtung wie in Tübingen installiert ist (Mischlicht aus Philips TL 65/80 Watt 105 und Trulite-durolite 65 Watt (60''T-12) = 4835; die Leistungsaufnahme der Beleuchtungsanlage beträgt ca. 70 Watt pro qm Kulturfläche.) Bevor diese Beleuchtung installiert wurde, starben die Blüten ab, ohne sich geöffnet zu haben. Bei den kultivierten *Xyridaceen* ist dies trotz der Zusatzbeleuchtung sowohl in Ulm als auch in Tübingen immer noch so. Die Blüten werden hier zwar aus dem Köpfchen herausgeschoben, entfalten sich jedoch nie.

3.3 PROLIFERIERENDE KÖPFCHEN

Bei einigen Arten, vor allem in der Gattung *Eriocaulon*, kommen proliferierende Köpfchen vor (Tafel 10/1). Im Folgenden soll sowohl die Art der Prolifikation als auch die Veränderung des Köpfchenscheitels⁸ (Infloreszenz- bzw. Floreszenzscheitels) im Lauf der Ontogenie beschrieben werden. Als Beispiel hierfür dient *Eriocaulon fenestratum*. Beim Übergang zur Köpfchenbildung vergrößert sich der zuvor nur ca. 0,1 mm große Vegetationsscheitel auf etwa 0,3 mm. In dem Zeitraum, in dem diese Vergrößerung erfolgt, wird nur ein einziges Blatt, die spätere Scheide ausgegliedert. Der Scheitel vergrößert sich unter Ausgliederung weiterer Blattanlagen, die sich zu den Hüllbrakteen des Köpfchens entwickeln, weiter. Der beim vegetativen Wachstum gewölbte Scheitel wird dabei immer flacher. Hat er eine bestimmte Größe erreicht, so entwickeln sich in den Achseln aller ab diesem Zeitpunkt angelegten Brakteen Blüten. Der Scheitel vergrößert sich noch weiter bis zu einem Durchmesser von ca. 3 mm und ist dann leicht in die Köpfchenachse eingesenkt und etwas konkav. Parallel zur Vergrößerung des Vegetationsscheitels bleiben die neu gebildeten Brakteen auf einem immer jüngeren Entwicklungsstadium stehen, sind also im fertig ausgebildeten Zustand kleiner als die weiter außen stehenden. Es stellt sich dann ein Wachstumsgleichgewicht ein, bei dem der Scheitel seine Größe nicht mehr verändert und die neu gebildeten Brakteen alle gleich groß werden. Die zeitliche Dauer dieser Gleichgewichtsphase ist verschieden und die Größe der Köpfchen hängt von ihr ab. Im Anschluß an die Gleichgewichtsphase beginnt der Vegetationsscheitel wieder kleiner zu werden, dabei werden in gleichem Maß die neu angelegten Brakteen zuerst steril, die folgenden steril und immer größer als die jeweils vorhergehenden. Mit der Verkleinerung des Vegetationsscheitels geht gleichzeitig eine zunehmende Aufwölbung desselben einher, so daß er sich in seiner Geometrie immer mehr der eines vegetativen Scheitels annähert. Die Form und Größe des Köpfchenscheitels und die Form und Größe der von ihm ausgegliederten Blattorgane verändern

sich also konstituierlich zum vegetativen Zustand hin, das Köpfchen proliferiert terminal. In dem Bereich, in dem das Proliferat bereits grüne Blättchen bildet, ist es auch wie die vegetative Achse zur Bildung sproßbürtiger Wurzeln befähigt. Auf Grund seines immer größer werdenden Gewichts wird der Schaft zu Boden gebogen, das Proliferat wächst vegetativ weiter und ist nun seinerseits zur Bildung von Köpfchen befähigt. Ähnlich wie bei Stolonen stirbt der Schaft hier bei der Mutterpflanze beginnend und zum Proliferat hin fortschreitend ab. Bei nicht proliferierenden Köpfchen ist es genau umgekehrt; es vertrocknet zuerst das Köpfchen und der Schaft stirbt bei diesem beginnend und proximal fortschreitend ab.

Bei nicht proliferierenden Köpfchen anderer Arten kann der Abschluß des Scheitelwachstums auf zwei verschiedene Weisen erfolgen. Bis zu dem Stadium, in dem der Scheitel eine gewisse Zeit lang seine flache oder leicht konkave Form und seine Größe nicht ändert und fertile Brakteen ausgliedert, ist die Entwicklungsweise jeweils dieselbe. (Die vorher angegebenen Maße gelten nur für *E. fenestratum*, die Wachstumsrelationen sind aber auf alle anderen Arten übertragbar.) Der Scheitel kann sein Wachstum ohne erkennbare morphologische Veränderung einfach einstellen. Die zuvor ausgegliederten Brakteen und ihre Achselprodukte schließen ihre Entwicklung dann ebenfalls nicht ab, sondern bleiben auf dem erreichten Stadium stehen. Morphologisch ist also nicht nur der Scheitel selbst, sondern die ganze Scheitelregion mit der eines noch wachsenden Köpfchens völlig identisch. Die andere Möglichkeit ist, daß sich der Scheitel unter Ausgliederung weiterer Brakteen, jedoch unter Beibehaltung seiner konkaven Form zunächst verkleinert und erst dann seine Tätigkeit einstellt. Wie im vorhergehenden Fall folgen auf die letzten zur Entwicklung und Entfaltung kommenden Blüten zuerst Tragblätter mit in der Entwicklung stehen gebliebenen (= rudimentären) Blüten und dann zum erloschenen Scheitel hin junge sterile Tragblätter und Tragblattanlagen.

3.4 SCHAFT UND SCHEIDE

Die für die Eriocaulaceen typischen köpfbetragenden Schäfte sind mit wenigen Ausnahmen (*P. villosulus*, *P. scleranthus* und *P. leucocephalus*) an der Basis von einer mehr oder weniger engen, jedoch immer geschlossenen Scheide umgeben. Sowohl die Schäfte, als auch die Scheiden zeigen eine große Variabilität, die in allen bisherigen Arbeiten als wesentliches Bestimmungsmerkmal herangezogen wurde. Dazu sind jedoch unbedingt möglichst genaue Kenntnisse der innerartlichen Variabilität dieser Merkmale erforderlich. Untersuchungen hierzu sind jedoch bisher nicht einmal in Ansätzen vorhanden.

Der Schaft ist ein durch ein basal gelegenes interkalares Meristem gebildetes, langes Internodium. Dieses ist am distalen Ende durch die erste Involucralbraktee, am proximalen Ende durch die Scheide begrenzt. Der Schaft ist stets in Rinde, einen Ring von Leitbündeln und Mark gegliedert. Die Rinde ist von in Längsrichtung verlaufenden Aerenchymhöhlen durchzogen. Das Aerenchym ist entweder ungegliedert (z. B. *Syngonanthus chrysanthus*) oder in einschichtigen, senkrecht zur Längsachse verlaufenden Platten angeordnet. Im letzteren Fall erscheinen die Aerenchymhöhlen im Längsschnitt gekammert. Wo das Aerenchym des Schaftes in Platten angeordnet ist, ist es den Aerenchymhöhlen des Blattes sehr ähnlich und kann ebenfalls den Eindruck einer Fensterung erwecken. Die einzelnen Aerenchymhöhlen sind durch sklerenchymatische Gewebe, die auf Grund von Form (T-Träger) und Lage als Stützgewebe interpretiert werden dürfen getrennt.

Die Anzahl von Aerenchymhöhlen und Stegen ist in einigen Gruppen (nicht bei *Eriocaulon*!) artkonstant und daher ein wichtiges Bestimmungsmerkmal. Da am Schaft entweder die Stege oder die Gewebepartien zwischen den Stegen vorspringen, ist der Schaft in der Regel kantig oder gefurcht. Das Abzählen der äußerlich sichtbaren Kanten ist jedoch in einigen Fällen nicht ausreichend für eine sichere Bestimmung. *Paepalanthus caldensis* hat drei Aeren-

chymhöhlen, die im turgeszenten Zustand stark vorgewölbt sind. Beim Trocknen schrumpft das Aerenchym stärker als das umliegende Gewebe und auf Grund der Form der Stege ergibt sich eine Gliederung in sechs Rippen. Der Anteil von Festigungsgewebe und Aerenchym ist meist nicht über die ganze Schaftlänge gleich. Im oberen Teil überwiegt das Aerenchym, im basalen das Festigungsgewebe der Stege. Lediglich der Anteil des Marks und die Größe und Anordnung der Leitbündel ist über die ganze Länge des Schaftes konstant. (Abb. 8 und 9)

Die Aerenchymhöhlen und Stege verlaufen nicht genau senkrecht, so daß der Schaft leicht in sich gedreht ist. Der Grad dieser Drehung wird verschiedentlich als Bestimmungsmerkmal verwendet (MOLDENKE, 1976). Dies führt jedoch leicht zu Fehlern, da sich der Schaft beim Trocknen in sich verdreht. Um dies zu zeigen wurde ein 85 cm langer Schaft von *Eriocaulon magnificum* RUHL. am Köpfchen aufgehängt und in das untere Ende als Zeiger eine Nadel gesteckt. Die so gemessene Trocknungsdrehung des Schaftes ist im Diagramm in Abb. 10 gegen die Trocknungsdauer aufgetragen. Als der Versuch nach drei Wochen abgebrochen wurde, hatte die Nadel zehn volle Kreise beschrieben.

Vergleicht man bei *Eriocaulon macrobolax* die Verdrillung trockener und frischer Schäfte, so fällt auf, daß der Grad der Verdrillung nicht über die ganze Länge des Schaftes gleich ist, sondern in der Mitte am stärksten ist und sich dort bei Eintrocknen auch am deutlichsten verstärkt. In Abb. 11 ist das Ergebnis dieser Untersuchung dargestellt. Es ist jeweils der Winkel, um den der jeweilige Schaftabschnitt verdreht ist, gegen die Position des unteren Endes dieses Abschnittes aufgetragen.

Der Grad der Verdrehung ist direkt mit der Biegefestigkeit der Schäfte korreliert. Je stärker diese gedreht sind, desto geringer ist die Biegefestigkeit. Trägt man in die Diagramme jeweils die Mündung der hier querabgestutzten Scheide ein, so sieht man, daß die biegsamste Stelle des Schaftes direkt ober-

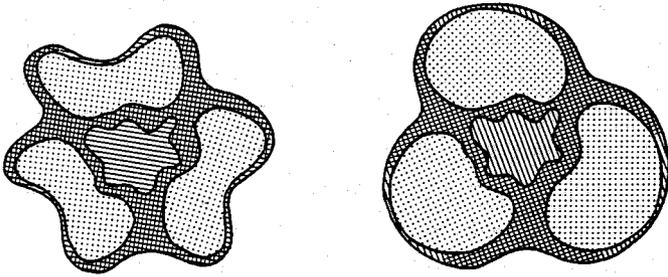


Abb. 8: *Paepalanthus caldensis*. Die Aerenchymhöhlen dieser Art sind im turgeszenten Zustand vorgewölbt und der Schaft erscheint dreirippig. Im trockenen Zustand kommt durch den stärkeren Schwund der Aerenchymhöhlen und Form und Lage des Festigungsgewebes ein sechsruppiger Querschnitt zustande.

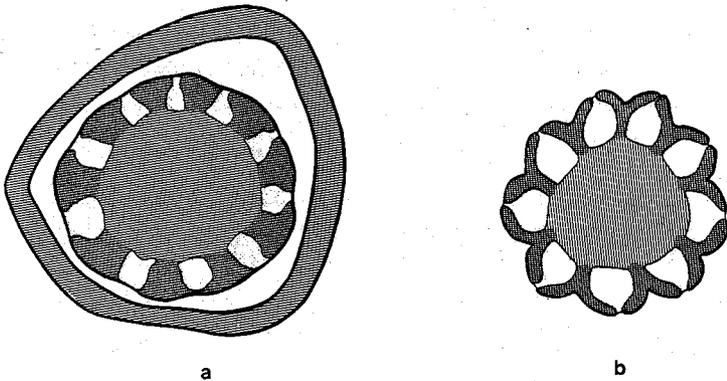


Abb. 9: *Leiostrix flavescens*. Der Anteil von Aerenchym und Festigungsgewebe in der Rindenschicht ist nicht über die ganze Schaftlänge gleich. Im unteren Teil (Fig. a, im Bereich der Scheide geschnitten,) ist das Festigungsgewebe stärker ausgebildet als unmittelbar unter dem Köpfchen (Fig. b).

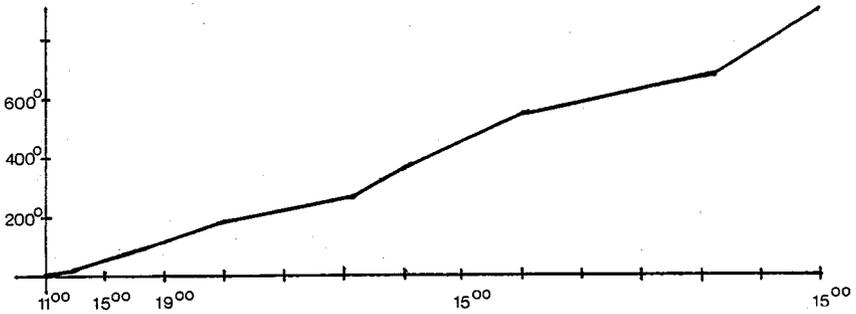


Abb. 10: Ein isolierter Schaft von *E. macrobolax* beginnt beim Austrocknen sofort sich in sich zu verdrehen. Gemessen wurde jeweils der Winkel, um den sich das obere gegen das untere Schaftende gedreht hatte.

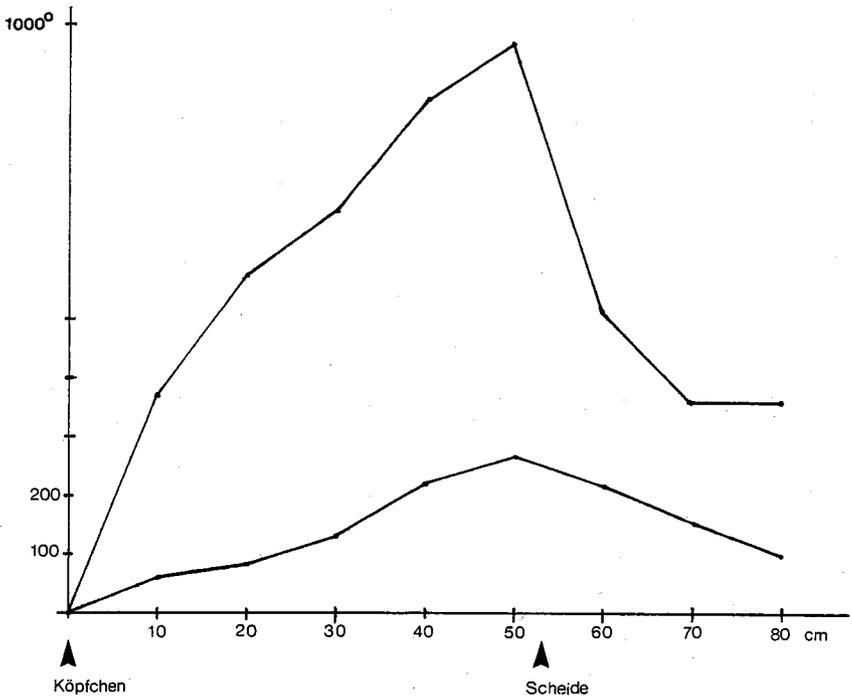


Abb. 11: Die Schäfte von *E. macrobolax* sind schon im turgeszenten Zustand direkt über der Scheidenmündung am stärksten gedreht (untere Kurve). Beim Austrocknen zum Zeitpunkt der Samenreife verstärkt sich diese Drehung so, daß dadurch eine die Ausschleuderung der Diasporen bewirkende Pendelbewegung der Schäfte begünstigt wird (obere Kurve). Die Lage von Köpfchen und Scheidenmündung ist markiert.

halb der Mündung liegt. Der Wind verursacht daher eine Pendelbewegung der Fruchtstände. Da auch bei *E. macrobolax* die Diasporen von den ganzen Blüten einschließlich Tragblatt gebildet werden, und keine besonderen Flugorgane ausgebildet sind, wird durch diese Pendelbewegung die Samenverbreitung unterstützt. Bei diesen Pendelbewegungen kann es leicht zu einer Verletzung der Scheidenmündung kommen. Die Scheide reißt dann gegenüber dem Medianus schlitzförmig ein. Wenn wie bei *E. macrobolax*, *E. megapotamicum* und *E. magnificum* die Scheide ganz oder teilweise mit Wasser gefüllt ist, wird die Trocknungstorsion im Bereich der Scheide weitgehend unterbunden und der Schaft behält in diesem Bereich seine ursprüngliche Steifheit. Es fällt jedoch auf, daß auch isolierte Schäfte vom distalen Ende her beginnend eintrocknen und das untere Ende auch dann zuletzt trocken wird, wenn die Schnittfläche nicht verschlossen wird (z. B. durch Wachs oder Siliconfett). Bei Arten mit proliferierenden Köpfchen beginnt der Schaft jedoch am proximalen Ende abzusterben.

Die Länge des Schaftes ist sehr variabel und u. a. von Größe und Ernährungszustand der Pflanze abhängig. Bei großwüchsigen Arten ist dort, wo Angaben über die Variabilität ausschließlich auf Grund von Untersuchungen an Herbarmaterial gemacht werden, die maximale Länge meist viel zu niedrig angegeben. Dieser auch bei Arten mit submersen Rosetten auftretende Effekt (die Schaftlänge hängt dort nur von der Wassertiefe ab; vgl. *Eriocaulon septangulare* WITH.) ist durch das Format der Herbarpresse bedingt und tritt besonders deutlich zutage, wenn der Sammler nicht zugleich auch Bearbeiter des Materials ist (RUHLAND 1903, MOLDENKE 1976).

Die Scheide der Eriocaulaceen wird immer nur von einem Blatt gebildet. Da die umscheideten Schäfte sowohl terminal an beblätterten Achsen, als auch einzeln axillär stehen können, kann die Scheide auch dann, wenn sie das erste (Vorblatt) einer Seitenachse ist, nicht als Verwachsungsprodukt von zwei (den Vorblättern der Dicotyledonen entsprechenden) Blättern aufgefaßt werden. Entsprechendes muß dann auch für nicht als röhriige Scheiden

ausgebildete Vorblätter gelten (STÜTZEL 1982).

Die Scheide kann am oberen Ende entweder quer abgestutzt erscheinen oder in ein mehr oder weniger deutliches Spreitchen auslaufen. Diese Verschiedenheit ist durch unterschiedliche Wachstumsverhältnisse während der primären Morphogenese der Scheide bedingt. Die Bildung der Scheide beginnt mit einem Primordium, dessen Ränder den später das Köpfchen bildenden Vegetationsscheitel umgreifen und auf der gegenüberliegenden Seite miteinander verschmelzen. An dieser, dem Medianus gegenüberliegenden Stelle ist die Scheide häufig über ihre ganze Länge dünner ausgebildet (z. B. *E. megapotamicum*) und reißt folglich bei Belastung hier besonders leicht ein. Es handelt sich jedoch nicht um eine Verwachsungsnaht wie sie etwa die Bauchnaht einer Balgfrucht darstellt, sondern um eine primäre Verwachsung. Die Lage einer solchen Einreißung ist daher nicht streng fixiert. Findet während des Umgreifungsvorganges ein Längenwachstum der bereits ausgegliederten Teile der Scheide statt, so entsteht eine Scheide mit Spreitchen (Abb. 12 b und c), unterbleibt ein solches Wachstum, so entsteht eine quer abgestutzte Scheide (Abb. 12 d). In vielen Fällen ist die Form der Scheide arttypisch (*S. caulescens*, *S. fischerianus*, *S. chrysanthus*) und liefert dann ein wertvolles Bestimmungsmerkmal. Bei manchen Arten ist die Variabilität allerdings so groß, daß die Scheidenform dort kein brauchbares Bestimmungsmerkmal sein kann (Abb. 13).

Außer der Form der Scheide liefern auch die häufig zu beobachtenden Einreißungen und Zerschlitzen wertvolle Bestimmungsmerkmale. Dies ist jedoch nur dort der Fall, wo solche Zerschlitzen oder Einreißungen durch eine artkonstante Korrelation des Wachstums von Schaft, Köpfchen und Scheide erfolgt. In Abb. 12 werden vier verschiedene Möglichkeiten für diese Wachstumskorrelationen gezeigt. Abb. 12 b zeigt den bisher bekannten und beschriebenen Fall (STÜTZEL/WEBERLING, 1982). Die Scheide eilt hier in ihrem Längenwachstum dem Schaft zunächst voraus. Das dicker werdende Köpfchen sprengt die Scheide am oberen Rand. Bei *E. magnificum* und *E. megapotamicum* eilt die

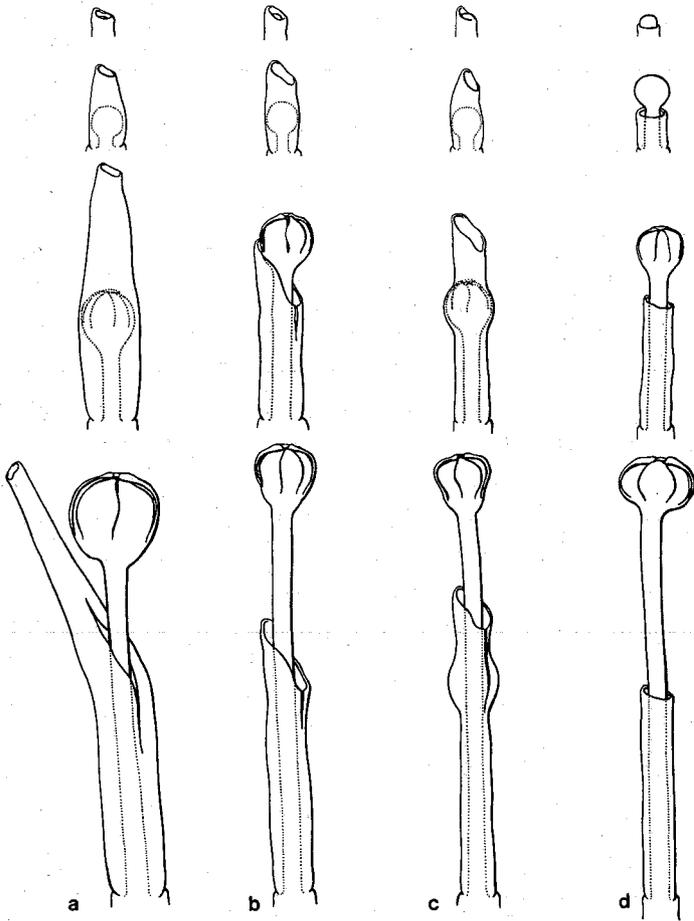


Abb. 12: Scheidenformen bei Eriocaulaceen

- a Das Köpfchen schlitzt die Scheide seitlich auf und tritt seitlich aus; die Scheidenmündung bleibt dabei unverletzt (*E. magnificentum*).
- b, c Die Scheide wächst anfangs rascher, das Köpfchen wächst dann durch die Mündung der Scheide heraus und verletzt diese dabei; bei c wachsen Schaft und Scheide eine Zeitlang synchron, so daß eine typische Auftreibung unterhalb der Mündung entsteht (b *E. modestum*, c *S. fischerianus*).
- d Der Schaft wächst zu Beginn schneller als die Scheide, das Köpfchen ist daher nie von der Scheide eingehüllt und verletzt daher die Mündung auch nicht (*E. macrobolax*).

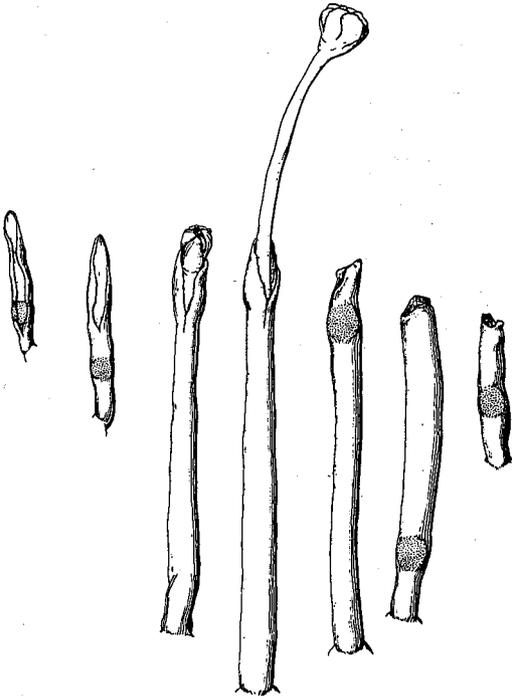


Abb. 13: Verschiedene Scheidenformen von einer Pflanze von *Paepalanthus tatei*. Wo die innerartliche Variabilität der Scheidenform so groß ist, kann sie als taxonomisches Merkmal nicht verwertet werden.

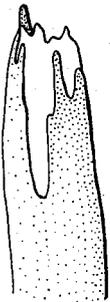


Abb. 14:

Scheidenmündung von *Leiothrix flavescens*. Kräftige Gewebepartien (punktiert) wechseln mit weit nach unten reichenden hautartig dünnen Bereichen ab. Beim Austrocknen zerreißen die dünnen Abschnitte weitgehend. Eine arttypische Schlitzung entsteht nicht, da Anteil und Verteilung der einzelnen Gewebe einer großen Schwankungsbreite unterliegt.

Scheide im Längenwachstum noch stärker voraus. Die Scheide hat bei diesen Arten eine leicht konische Form. Das dicker werdende Köpfchen wird durch das Wachstum des Schaftes in diesen Konus hineingepreßt. Dadurch reißt die Scheide an ihrer dünnsten Stelle (gegenüber dem Medianus) ein und das Köpfchen tritt seitlich aus der Scheide aus. Der obere, geschlossen bleibende Teil der Scheide wird zur Seite gedrückt und hat auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Vorläuferspitze (Abb. 12 a). Das REM-Bild dieser Spitze zeigt jedoch die dort liegende unverletzte Mündung der Scheide (Tafel 11). Von früheren Bearbeitern der Familie (RUHLAND 1903, MOLDENKE 1976) wurde diese Besonderheit nicht erkannt und der zur Seite abgedrängte Teil der Scheidenröhre als spreitenförmiger Abschnitt der Scheide interpretiert! Wenn die Scheide zwar zunächst im Längenwachstum dem Schaft vorausseilt, dann aber eine gewisse Zeit synchron mit dem Schaft wächst, so entsteht die in Abb. 12 c gezeigte Form der Scheidenmündung. Das dicker werdende Köpfchen bleibt während einer längeren Wachstumsphase an derselben Stelle der Scheide und weitet diese dort zu einer blasigen Auftreibung aus. Sobald der Längenzuwachs des Schaftes den der Scheide übertrifft, wird das Köpfchen aus der Scheide herausgeschoben. Dabei reißt die Scheidenmündung ein. Ein Beispiel für solche Verhältnisse stellt *Syngonanthus fischerianus* dar. Wird das Köpfchen während seiner ganzen Entwicklung wie dies in Abb. 12 d dargestellt ist, nie von der Scheide umhüllt, so kann eine Sprengung der Scheide durch das Köpfchen auch nicht eintreten. Die Lage und Art der Aufschlitzung der Scheide hängt also wesentlich von der Form der Scheidenmündung ab. Im Bereich der Scheidenmündung sind bei einigen Arten (*E. modestum*, *E. fenestratum*) anastomosierende Leitbündel zu beobachten. An normalen Laubblättern konnten anastomosierende Leitbündel bisher nicht nachgewiesen werden

Ob die Scheidenmündung nur an einer Stelle oder mehrfach einreißt, hängt außer von der Form der Mündung auch noch von den anatomischen Gegebenheiten in diesem Bereich ab. Ist die Schei-

de über ihren ganzen Querschnitt in ihrer Stabilität homogen, so sind mehrfache Einreibungen häufiger, als bei Arten, deren Scheide gegenüber dem Medianus besonders dünn ist und damit eine vorgegebene Einreißstelle haben.

Diese Zerreibungen treten im Verlauf der Ontogenese der Köpfchen zwangsläufig auf und werden daher im Folgenden als primäre Zerreibungen bezeichnet. Außer diesen konnten bisher noch zwei verschiedene Formen sekundärer Zerreibungen festgestellt werden. Ihnen ist gemeinsam, daß sie erst eintreten, nachdem das Köpfchen bereits aus der Scheide herausgewachsen ist. Zum einen handelt es sich um durch Pendelbewegungen der Schäfte verursachte Beschädigungen der Scheidenmündung, wie sie bereits für *Eriocaulon macrobolax* beschrieben wurden (S. 48), zum anderen um Austrocknungserscheinungen, wie sie z. B. bei *Leiothrix flavescens* zu beobachten sind. Die Scheidenmündung wird dort zwar durch das wachsende Köpfchen nicht verletzt, einige hautartig dünne Partien reißen jedoch beim Trocknen besonders leicht ein (Abb. 14). Dies tritt am Standort nach der Reifung der letzten Samen des Köpfchens, im Herbarium lagerungsabhängig zu beliebigen Zeiten oder auch garnicht ein.

Diese Ausführungen zeigen, daß Merkmale der Scheidenmündung nur sinnvoll ausgewertet werden können, wenn Köpfchen in vielen verschiedenen Entwicklungsstadien vorliegen. Wenn alle Köpfchen einer Pflanze sich mehr oder weniger synchron entwickeln, ist die Berücksichtigung mehrerer Pflanzen unumgängliche Voraussetzung für die Verwendung von Scheidenmerkmalen. Die Variabilität der Scheidenmerkmale ist von Art zu Art verschieden. Während sie bei *Paepalanthus tatei* unbrauchbar erscheinen (Untersuchungen wurden jedoch unter Gewächshausbedingungen durchgeführt!), ist ihre Konstanz bei *Eriocaulon macrobolax*, *E. magnificum*, *Syngonanthus caulescens*, *Paepalanthus catarinae* und *P. caldensis* so gut, daß sie hier als Bestimmungsmerkmal geeignet sind. (Diese Untersuchungen wurden mit gleichem Ergebnis an umfangreichem Material am natürlichen Standort und im Gewächshaus durchgeführt.)

Der Vollständigkeit halber sei noch darauf hingewiesen, daß bei *Paepalanthus villosulus* ein Schaft ausgebildet ist, eine geschlossene Scheide jedoch fehlt. Bei zwei Arten mit sitzenden Köpfchen (*Paepalanthus scleranthus* und *P. leucocephalus*) fehlt die Scheide ebenfalls. Das bedeutet nicht, daß das Scheidenblatt ausgefallen ist (also ein Blatt in der Blattfolge fehlt,) sondern daß dieses Blatt hier als normales Laubblatt ausgebildet ist.

Die Scheide kann ebenso wie der Schaft gedreht sein. Ist dies der Fall, so ist die Drehung von Schaft und Scheide gleichsinnig.

Zusammenfassung

Der Schaft von Eriocaulaceen weist eine in einzelne Aerenchymhöhlen unterteilte Rinde auf. Diese Höhlen können gekammert oder ungegliedert sein. Der Grad der Torsion der Schäfte verändert sich beim Eintrocknen und ist als Bestimmungsmerkmal daher unbrauchbar. Das Abzählen der äußerlich erkennbaren Rippen ist zur Bestimmung nicht ausreichend. Das Beispiel von *Paepalanthus caldensis* zeigt, daß die Anzahl der Aerenchymhöhlen auf dem Querschnitt bestimmt werden muß. Dies ist wegen der meist helleren Färbung der Aerenchymhöhlen auch im Gelände mit einer Handlupe (15x) ohne weiteres durchführbar. Die Länge der Schäfte ist wegen mangelnder Kenntnis der Variabilität ebenfalls als Bestimmungsmerkmal wenig geeignet.

Die Scheide weist für die Bestimmung geeignete Merkmale in größerer Zahl auf. Die noch unverletzte Scheide eines jungen Köpfchens weist häufig eine charakteristische Form auf. Später können noch charakteristische Einreißungen an der Mündung auftreten. Diese werden entweder durch das wachsende Köpfchen verursacht, oder treten als Trocknungseffekt auf Grund bestimmter anatomischer Verhältnisse ein. Die Variationsbreite dieser Merkmale ist jedoch von Art zu Art verschieden. Die Auswertung wird auch dadurch erschwert, daß die unbedingt erforderlichen jungen Entwicklungsstadien der Scheiden den meisten Herbarbelegen fehlen.

3.5 DIE INFLORESZENZEN (BLÜTENSTÄNDE II. UND HÖHERER ORDNUNG BZW. KÖPFCHENSTÄNDE I. UND HÖHERER ORDNUNG)

Bei den meisten Eriocaulaceen stehen die Köpfchen nicht einzeln, sondern in mehr oder weniger kompliziert aufgebauten Köpfchenständen. Obwohl die innerartliche Variabilität dieser Köpfchenstände so groß ist, daß die typologische Analyse für die Taxonomie der Familie kaum hilfreicher als eine (bisher ebenfalls nicht vorliegende) bloße deskriptive Erfassung ist, lohnt sich eine nähere Untersuchung. Es zeigt sich nämlich, daß hier interessante Beobachtungen zu dem seit HOFMEISTER (1868) diskutierten Problem der eingeschalteten Blätter gemacht werden können.

In Tafel 12 sind drei unmittelbar über der Ansatzstelle der Blätter geführte Querschnitte durch Rosetten von *Eriocaulon megapotamicum* abgebildet. Jeweils neben den Photographien ist in einem Schema die morphologische Interpretation wiedergegeben. Alle Organe der Hauptachse des Systems sind schwarz gezeichnet, die der Seitenachse I. Ordnung sind schraffiert. Die Organe der Seitenachsen II. Ordnung sind wieder schwarz ausgeführt usw..

Das Schema Tafel 12 Fig. I ist in Tafel 13 durch einen schematischen Aufriß ergänzt und erläutert. Die distich beblätterte Hauptachse schließt hier mit einem Köpfchen ab. In der Achsel der beiden letzten Laubblätter unter der das terminale Köpfchen umgebenden Scheide ist je ein Achseltrieb entwickelt. Das Vorblatt dieser Triebe steht nicht genau median, seine adossierte Stellung ist aber noch deutlich zu erkennen. Diese Seitenachsen schließen ebenfalls wieder mit einem Köpfchen mit Scheide ab.

Die in Tafel 12 Fig. II gezeigte Pflanze trägt ein terminales, umscheidetes Köpfchen. In der Achsel des letzten Laubblattes vor der Scheide dieses Köpfchens steht ebenfalls eine Seitenachse I. Ordnung (schraffiert). Auch diese mit einem genau median stehenden adossierten Vorblatt beginnende Achse endet mit einem terminalen Köpfchen. Die Seitenachse II. Ordnung (schwarz)

die das System fortsetzt, beginnt mit einem nicht genau median stehenden adossierten Vorblatt und schließt ebenfalls mit einem Köpfchen ab. Auf Grund der Photographie in Abb. 12 Fig. II könnte man auch zu der Ansicht gelangen, die hier als Endköpfchen der Hauptachse bzw. der Seitenachse I. Ordnung bezeichneten Köpfchen stünden einzeln axillär. Berücksichtigt man jedoch die Stellung der Scheide, die am Standort vor der Präparation festgestellt und protokolliert wurde und die im Schema angegeben ist, so erscheint die oben gegebene Interpretation als die einzig mögliche, denn eine eindeutig abaxiale Stellung des 1. Blattes einer Seitenachse kommt bei den Eriocaulaceen nicht vor.

In Abb. 12 Fig. III ist der Querschnitt durch eine Rosette abgebildet, bei der die Verhältnisse nicht mehr so übersichtlich sind. Die anfangs (d. h. in der vegetativen Phase) genau distiche Blattstellung geht unmittelbar vor der Infloreszenz (d. h. beim Übergang zur reproduktiven Phase) in eine spirodistische bzw. schraubige Beblätterung über. In den Achseln der letzten beiden Blätter vor dem Köpfchenstand befindet sich ein vegetativer Seitensproß, der wieder exakt zweizeilig beblättert ist und dessen 1. Blatt zum Zentrum weist, also adossiert steht. Zwischen den sechs Köpfchen des Köpfchenstandes sind keinerlei Blätter oder Blattrudimente zu finden. Die zahlreichen Haare zwischen den Scheiden als Rudiment von Blättern anzusprechen ist wenig sinnvoll, da dieselben Haare auch zwischen Scheide und Köpfchenschaft zu finden sind und dort keinerlei rudimentären Organe angenommen werden müssen. Außerdem sind die Blätter bei *E. megapotamicum* kahl, während die Sproßachse mit Ausnahme der Schäfte der Köpfchen wie bei allen Eriocaulaceen stark behaart ist. Die Stellung der Scheiden der sechs Köpfchen legt den Schluß nahe, daß eines dieser Köpfchen terminal steht und die anderen fünf Seitenachsen I. Ordnung der Hauptachse dieses Systems sind. Die Tragblätter dieser fünf Köpfchen wären entsprechend der üblichen morphologischen Darstellungsweise "zum Ablast" gekommen, d. h. sie sind typologisch zu erwarten, aber in der Ontogenie des Köpfchenstandes zu keinem Zeitpunkt nach-

weisbar. Diese fünf Tragblätter sind im Schema gestrichelt wiedergegeben.

Es muß nun die Frage gestellt werden, ob sich alle Individuen der Art *E. megapotamicum* nach diesem Prinzip darstellen lassen und, falls dies der Fall ist, ob es weiterführende Fragen gibt, für die diese Darstellung von Nutzen ist.

Die erste dieser beiden Fragen ist relativ einfach zu beantworten. Abb. 14 Fig. I - III zeigt drei weitere Querschnitte, die repräsentativ für über 50 untersuchte Individuen stehen. Daß alle bisher untersuchten Fälle in dieser Weise darstellbar waren, spricht für die Richtigkeit dieser Interpretation. Fig. III der Abb. 14 zeigt einen bei verschiedenen Arten gelegentlich auftretenden Sonderfall, bei dem innerhalb einer Scheide zwei Köpfchen auftreten. Dies läßt sich dadurch erklären, daß sich ausnahmsweise auch in der Achsel der normalerweise sterilen Scheide eine Seitenachse entwickelt. Vegetative Seitenachsen treten in dieser Position offensichtlich nie auf. Das Vorblatt dieser in der Achsel einer Scheide stehenden Köpfchen (d. h. seine Scheide) ist vermutlich in das Involucrum aufgenommen, wie das für die *Platycaulon*-Infloreszenz nachgewiesen wurde (S. 72). Die hierzu erforderlichen ontogenetischen Untersuchungen konnten jedoch bisher nicht durchgeführt werden, da dieses Phänomen zu unregelmäßig auftritt.

Die zweite Frage ist wesentlich schwieriger zu beantworten. Vor allem "zum Ablast gekommene" Organe, hier die Tragblätter der unmittelbar unter dem Endköpfchen stehenden Köpfchen, sind immer Gegenstand heftiger Diskussionen. Der sog. "idealistischen Morphologie" wird dabei häufig vorgeworfen, sie füge willkürlich theoretisch Organe oder gar ganze Sproßsysteme zu den gefundenen Verhältnissen hinzu. Dies beinhaltet letztlich den Vorwurf, hier würden die Fakten der Theorie angepaßt, also grob unwissenschaftlich verfahren. Die Ausführungen von EICHLER zum Thema "Abort und Ablast" (EICHLER 1875, Reprint 1954, S. 52) machen jedoch deutlich, daß der Unterschied zwi-

schen "Reduktion" und "Ablast" kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller ist. Da es aber in der Morphologie allgemein üblich ist, von Reduktion (im Sinne von reduziert sein und im Sinne von reduziert werden) zu sprechen, ist der Streit um den sog. "Ablast" eigentlich unverständlich. Sowohl bei der Anwendung des Begriffs "Reduktion" als auch bei der Anwendung von "Abort und Ablast" geht es letztlich allein um die Frage, wie weit eine phylogenetische Interpretation morphologischer bzw. ontogenetischer Daten möglich ist. Daß eine solche Interpretation möglich ist, ist eine notwendige und allgemein akzeptierte Voraussetzung für die Systematik.

Durch diese Ausführungen über den "Ablast" ist zwar gezeigt, daß die Interpretation der Köpfchenstände von *E. megapotamicum* keinen Verstoß gegen die Regeln der Naturwissenschaft darstellt, die Frage nach der Zweckmäßigkeit dieser Darstellungsweise ist jedoch damit keineswegs beantwortet. Sie soll nach der Erörterung einiger weiterer Besonderheiten der Köpfchenstände erneut aufgegriffen werden.

Beobachtungen an *Eriocaulon modestum*, *Syngonanthus chrysanthus* und *S. caulescens* zeigten, daß sich das terminale Köpfchen eines tragblattlosen Köpfchenstandes wie ihn Abb. 15, Fig. q zeigt (einschließlich seiner Scheide) zuerst entwickelt. Als nächstes werden jeweils die dem terminalen Köpfchen unmittelbar benachbarten Köpfchen sichtbar. Die Entwicklung schreitet dann vom terminalen Köpfchen nach außen (unten) fort. Es liegt also eine extrem akrotone Förderung vor. Untersucht man die Ontogenie eines solchen tragblattlosen Köpfchenstandes, so findet man sehr häufig unterhalb der bereits ausdifferenzierten Köpfchenanlage noch weitere Anlagen mit nicht fertig entwickelter Scheide. Alle bisherigen Beobachtungen sprechen dafür, daß die Köpfchen einer solchen heterothetischen Doppeltraube an einem noch völlig undifferenzierten Vegetationsscheitel in basipetaler (bzw. wegen der relativ flachen Form dieses Scheitels in zentrifugaler) Richtung ausgegliedert werden. Dabei ist auffallend, daß der undifferenzierte meristematische Komplex zwi-

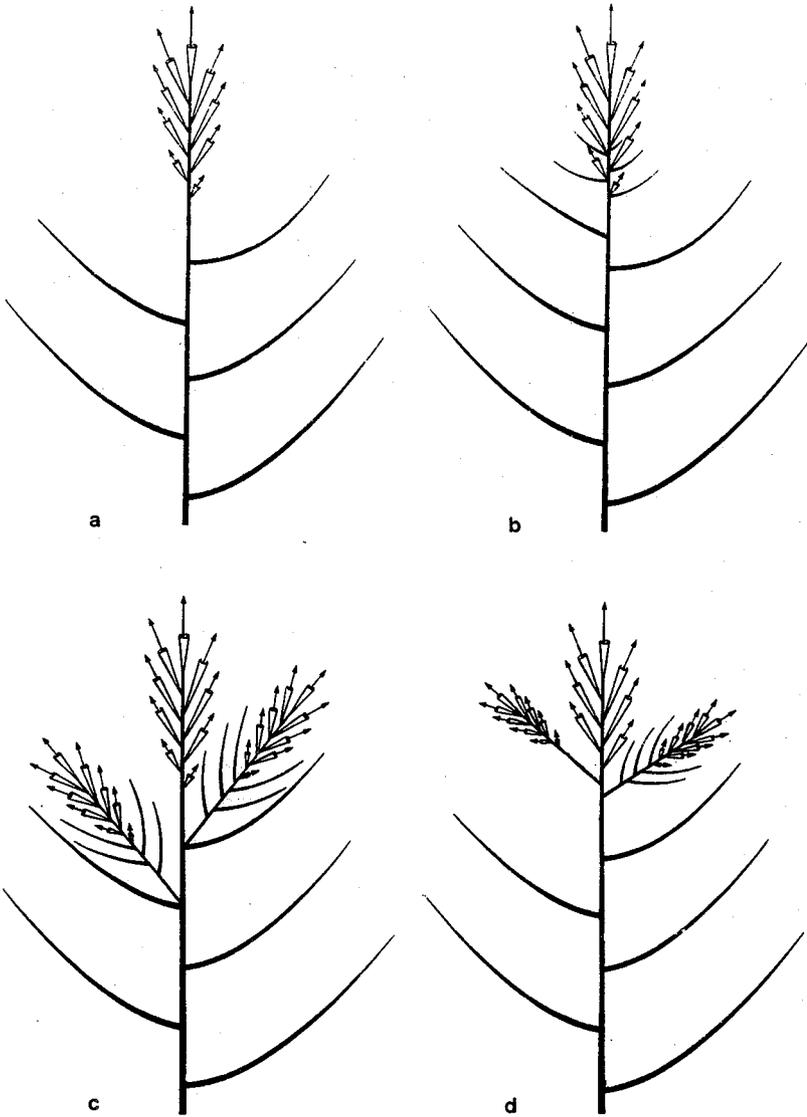


Abb. 15: Der Infloreszenzaufbau bei *Eriocaulon megapotamicum*. Normalfall einer endständigen heterothetischen Doppeltraube (a) und Sonderfall, bei dem Blattspirale und Köpfchenspirale ein einziges durchgehendes Muster bilden (b). Seitliche Doppeltrauben können in der Achsel der obersten Laubblätter (c) oder anstelle der untersten Köpfchen (d) der endständigen Doppeltraube stehen.

schen der Scheide des Endköpfchens und den obersten Laubblättern auch nach der Ausgliederung des Endköpfchens offenbar noch vergrößert wird, also weitgehende Übereinstimmung zu dem besteht, was HOFMEISTER als "tertiären Vegetationspunkt" (HOFMEISTER, 1868) beschreibt. Diese Ansicht ist zwar plausibel und steht nicht im Widerspruch zu irgendwelchen beobachtbaren Vorgängen, sie ist jedoch mit der gegenwärtig zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethodik nicht eindeutig zu belegen. Der entgegengesetzte Standpunkt, daß nämlich eben doch eine akroptale Ausgliederung vorliege und nur die untersten Anlagen auf einem sehr frühen Stadium stehen bleiben, ist auch nicht widerlegbar. Bei der Beobachtung lebender Pflanzen verläuft die Ontogenie verborgen in der Knospe, präpariert man die jungen Stadien frei, so muß man das System zwangsläufig zerstören. Das bedeutet, daß man die Frage, ob die beobachteten Anlagen später noch zur Entwicklung kommen (wie das für die hier geäußerte Ansicht einer zentrifugalen Ausgliederung wichtig ist) oder ob sie ihre Entwicklung endgültig eingestellt haben, nicht zu beantworten ist. Während bei der grundsätzlich ähnlichen Problemlage der zentrifugalen Ausgliederung im Androeceum der Vergleich vieler verschiedener Stadien eine eindeutige Lösung ermöglicht, ist dies hier nicht möglich. Dies liegt daran, daß bei verschiedenen Blüten derselben Art die Zahl der Stamina einer vernachlässigbaren Schwankungsbreite unterliegt, bei den untersuchten Eriocaulaceen-Arten die Zahl der (fertig entwickelten) Köpfchen jedoch so variabel ist, daß aus den Jugendstadien der Infloreszenzen verschiedener Individuen nicht sicher auf die Anlegungsfolge innerhalb einer Infloreszenz geschlossen werden kann (Tafel 15). Es bleibt daher als einzige Entscheidungshilfe die Überprüfung, ob eine derartige zentrifugale (oder basipetale) Ausgliederung von Seitenachsen mit dem klassischen Kormuskonzept vereinbar ist.

Die akrotone Förderung äußert sich auch in den bekannten und gewohnten Fällen häufig darin, daß die Seitenachsen in den distalen Blattachseln früher zur Entfaltung gelangen oder sogar früher angelegt werden, als in den darunterliegenden (z. B.

Cornus). Wesentlich ist, daß die Blätter hier schon ausgegliedert sind und die Seitenachsen in den Blattachseln stehen. Bei den untersuchten Eriocaulaceen hat hingegen das in akropetaler Richtung gebildete Muster (die Beblätterung) den Bereich, in dem das vom Scheitel in basipetaler Richtung fortschreitende Muster (die Folge der Köpfchen) liegt, noch nicht erreicht. Beide Muster gehorchen der Alternanzregel und auch der Äquidistanzregel, sind jedoch offenbar voneinander unabhängig. Diese Unabhängigkeit äußert sich darin, daß beide Muster häufig nicht nahtlos ineinander übergehen, sondern zwischen ihnen eine Sprungstelle zu beobachten ist. An dieser Stelle müssen dann außer den Tragblättern der Köpfchen noch weitere zum Ablast gekommene Blätter angenommen werden um ein durchgehendes Muster zu erhalten. Die (der üblichen morphologischen Betrachtungsweise entsprechende und zur Einfügung von zum Ablast gekommenen Blättern führende) Auffassung, daß hier ein durchgehendes Muster vorliegt, das nur am distalen Ende in der anderen Richtung fortschreitend sichtbar wird, ist hier nicht möglich. Der Meristemkomplex zwischen der Scheide des Endköpfchens und dem letzten Laubblatt wird erst nach dem Endköpfchen gebildet, so daß dort zu dem Zeitpunkt, zu dem das Endköpfchen ausgegliedert wird, unmöglich ein unsichtbares Muster angenommen werden kann.

Akzeptiert man obige Darstellung der Musterbildung, so erscheint es vollkommen sinnlos, ja sogar falsch, mit "zum Ablast gekommenen" Organen zu argumentieren. Dieser Eindruck ist jedoch unzutreffend, denn die Argumentationsweise dient ausschließlich der Beschreibung von Ähnlichkeiten verschiedener maturer Muster und ist dabei nützlich und leistungsfähig. Daß diese Argumentationsweise andererseits bei der Suche nach den physiologischen Ursachen der jeweiligen Muster und auch bei der Analyse der Ontogenie unbrauchbar, ja sogar hinderlich ist, wird nicht zu bestreiten sein. Die vorgefundenen Verhältnisse stellen also innerhalb des klassischen Kormuskonzeptes einen Extremfall dar und stehen in keinem unüberbrückbaren Gegensatz zu dieser Grundlage der vergleichenden Morphologie.

Es ist nun zu erörtern, welche Abwandlungen das für *Eriocaulon megapotamicum* beschriebene Muster, der Bauplan oder Typus dieser Art, innerhalb der Familie der Eriocaulaceen erfahren kann. Einen wichtigen Hinweis dazu ergibt die Analyse besonders kräftiger und reich verzweigter Individuen von *E. megapotamicum* (Abb. 16). Es fällt auf, daß nicht nur in der Achsel der letzten beiden Laubblätter vor dem die Hauptachse abschließenden Köpfchenstand Seitenachsen gebildet werden, sondern auch noch in den Achseln weiterer Blätter. So sind in Abb. 16 a in den Achseln der letzten vier. In Abb. 16 b in den Achseln der letzten fünf Laubblätter Seitenachsen zu sehen. Betrachtet man die Fälle, in denen die Achselprodukte gegen die endständige Doppeltraube eindeutig abgrenzbar sind, so fällt auf, daß in den Achseln neben einem vegetativen Sproß eine mehr oder weniger große Anzahl von Köpfchen entwickelt ist. Wegen der Stellung der Köpfchen, der unterschiedlichen Orientierung ihrer Scheiden und ihres unterschiedlichen Alters kann es sich dabei nicht um kollaterale Beisprosse handeln. Dagegen spricht auch die bei kollateralen Beisprossen nicht zu beobachtende Arbeitsteilung in reproduktive (Köpfchen) und vegetative Triebe. Es muß sich hier also um ein verzweigtes System (subordinierte Triebe im Sinne von SANDT 1925) handeln und man steht vor der Aufgabe, den Verzweigungsmodus dieses Systems zu analysieren. Die vegetative Knospe muß eine tragblattlose Seitenachse derjenigen Achse sein, die auch die Köpfchen trägt, da kollaterale Beisprosse bereits ausgeschlossen wurden. Seriale Beisprosse können ebenfalls nicht angenommen werden, da sie zum einen bei Monocotylen bisher nicht nachgewiesen wurden, zum anderen, da ihre Entwicklung eng mit der Ausbildung des Internodiums verbunden ist, das im vorliegenden Fall fehlt (bzw. bis an die Grenze des überhaupt möglichen reduziert ist). Akzeptiert man diese Darstellung, so liegt es nahe, in den Blattachsen ebenfalls heterothetische Doppeltrauben anzunehmen, deren unterste Glieder ihre Entwicklung mit der Ausgliederung von Laubblättern beginnen und entweder sofort ebenfalls in einer Doppeltraube enden (dann also Parakladien sind,) oder Laubblätter in großer Zahl



a



b

Abb. 16: *E. megapotamicum*; über dem Blattansatz geführter Querschnitt durch zwei besonders kräftige Pflanzen. Die jüngeren Scheiden sind teilweise oberhalb der Köpfchenanlage getroffen und erscheinen daher leer.

bilden und erst in der nächsten Vegetationsperiode zur Köpfchenbildung gelangen (also als Innovationstriebe fungieren). Der Übergang zwischen Innovationstrieben und Parakladien ist dabei fließend.

Anhand der Abb.15 können also die Gesetzmäßigkeiten für die Musterbildung bei *Eriocaulon megapotamicum* (der Bauplan oder Typus der Art) weiter präzisiert werden, so daß sich folgendes Bild ergibt:

1. Die Grundeinheiten der Blütenstände sind die Köpfchen.
2. Die Köpfchen sind zu heterothetischen Doppeltrauben zusammengefaßt. Innerhalb dieser Doppeltrauben erfolgt die Anlegung der Köpfchen in basipetaler Richtung.
3. Der Doppeltraube können an derselben Achse mehrere bis viele Laubblätter vorausgehen, die immer in akropetaler Richtung ausgegliedert werden. Die Doppeltraube kann jedoch auch vollkommen ohne vorausgehende Laubblätter in der Achsel eines Tragblattes stehen.
4. Die untersten Glieder der heterothetischen Doppeltraube können vegetativ ausgebildet sein.
5. Innerhalb einer Doppeltraube steht oberhalb eines tragblattlosen Köpfchens nie ein Trieb mit Laubblättern. Unterhalb eines Triebes mit Laubblättern können an derselben Achse nur Triebe inserieren, die gleichviele oder mehr Laubblätter haben, wie der darüber stehende Trieb. Hat dieser Trieb ein Tragblatt, so schließt sich der darunter stehende Trieb direkt an, d. h. ohne daß an der gemeinsamen Abstammungsachse beider ein Zwischenblatt eingeschoben wird.

Bei *Eriocaulon megapotamicum*, *E. magnificum* und *E. macrobolax* sind die Köpfchenstände vollkommen übereinstimmend gebaut. Bei *E. macrobolax* entfällt lediglich der regelmäßige Wechsel zwischen zweizeiliger und zerstreuter Beblätterung. Die Keimpflanze ist bei dieser Art zwar zunächst zweizeilig beblättert, geht jedoch bei der Erstarkung zu zerstreuter Beblätterung über. Die Pflanze ist erst in einem Erstarkungsstadium blühfähig, in dem sie bereits zerstreut beblättert ist und behält diese Blatt-

stellung, wenn sie einmal erreicht ist, unverändert bei.

Die oben genannten fünf Regeln sind unverändert auch auf *Eriocaulon modestum* übertragbar, bei dem die gelegentlich proliferierenden Köpfchen einzeln am Ende laubig beblätterter Achsen stehen. Die Abwandlung im Habitus beruht lediglich darauf, daß die Weiterentwicklung des Infloreszenzscheitels zum "tertiären Vegetationspunkt" unterbleibt und die heterothetische Doppeltraube folglich auf das Endköpfchen reduziert ist. Die Achsel sprosse in den letzten Laubblättern bilden fast immer eine größere Anzahl von Laubblättern, bevor sie selbst wieder in einem Köpfchen enden. Die Blätter der unmittelbar unter dem Endköpfchen stehenden Seitenachsen sind jedoch zur Blütezeit der sie abschließenden Köpfchen oft noch sehr klein, so daß sie leicht übersehen werden können. Dies führt dann zu der Beschreibung "Schäfte 1 - 3 pro Pflanze" (MOLDENKE 1976 in FLORA ILLUSTRATA CATARINENSE), wobei es eigentlich heißen müßte "pro Rosette", da eine Pflanze häufig 2 - 5 gleich aufgebaute Rosetten hat. Diese Rosetten sind längere Zeit steril gebliebene Parakladien in den Achseln der letzten Laubblätter vor einem Endköpfchen. Sowohl das Endköpfchen als auch die Blätter der gemeinsamen Abstammungsachse dieser Parakladien sind jedoch häufig schon vollständig verrottet, wenn die Rosetten zur Infloreszenzbildung gelangen.

Eriocaulon fenestratum unterscheidet sich im Infloreszenzaufbau nur darin, daß die Köpfchen hier generell durchwachsen.

Der Aufbau der Köpfchenstände von *Leiothrix flavescens* kann als Zwischenform zwischen den Verhältnissen bei *E. megapotamicum* und *E. modestum* aufgefaßt werden. Unterhalb der aus ein bis vier Köpfchen bestehenden endständigen Doppeltraube stehen in den Achseln der nächstfolgenden Laubblätter Seitenachsen, die nach der Ausgliederung von ein bis mehreren Laubblättern in einem Köpfchen (in Ausnahmefällen in einer Doppeltraube aus zwei bis drei Köpfchen) enden. Je nach Standort ist die Pflanze ein- bis mehrjährig. In Ausnahmefällen erfolgt eine Innovation auf

der Unterseite der Rosette, wie sie für *Syngonanthus chrysanthus* noch beschrieben wird.

Bei *Syngonanthus chrysanthus* ist häufig eine Abweichung von den für *E. megapotamicum* ermittelten Regeln zu beobachten. Es erfolgt hier oft eine Innovation an der Unterseite der Rosette, was in Widerspruch zu der unter Punkt 5 genannten Regel steht. Der Begriff "Innovation" wird hier zu Recht angewendet, denn diese Verzweigungsweise tritt an Standorten mit einer deutlichen Vegetationsperiodik auf. Die Periodik ist durch eine deutliche Trockenperiode in den Sommermonaten gekennzeichnet, die sich direkt an die Blühphase dieser Art anschließt. Durch diese Trockenheit wird der obere Teil dieser Rosetten mehr oder weniger stark geschädigt. Die Innovation erfolgt daher aus den Achseln der untersten Blätter (Tafel 16). Dort zwischen dem Substrat und der Rosette ist die Abstammungsachse am wenigsten geschädigt und sind die Bedingungen für die hygromorphen Triebe am günstigsten. An Standorten, an denen die Trockenheit besonders lange andauert, erfolgt überhaupt keine Innovation. Die Pflanze ist dort hapaxanth und entwickelt, da ihr nur eine mehr oder weniger kurze Vegetationsperiode zur Erstarbung zur Verfügung steht, nur eine kleine Rosette mit wenigen Schäften. Im übrigen sind die Köpfchenstände auch hier wie bei *E. megapotamicum* gebildet, so daß alle für diese Art aufgestellten Gesetzmäßigkeiten des Bauplans mit Ausnahme der Regel 5 auch für *S. chrysanthus* zutreffen.

Der sich bei *S. chrysanthus* bereits andeutende Einfluß der Umwelt auf den Bauplan ist bei *Syngonanthus caulescens* noch deutlicher. Tafel 18 - 21 zeigt mehrere Pflanzen dieser Art von drei verschiedenen Standorten. Die Unterschiede im Habitus sind so groß, daß die verschiedenen Formen auch in der neuesten Bearbeitung der Flora von Santa Catarina (MOLDENKE 1976) unter zwei verschiedenen Arten geführt werden. Die in Tafel 18 gezeigte Wuchsform entspricht der von RUHLAND (1903) abgebildeten und wird seither als "typisch" betrachtet. Dieses Exemplar stammt vom Rand einer Torfsenke am Fuß der Serra do Mar bei

Torres. Im Sommer trocknet der Boden dort stark aus und die Pflanze stirbt ab. In der Senke und auch noch in Gräben wachsend ist die Pflanze vor Wind gut geschützt und der zum Epitheton "caulescens" führende beblätterte Stengel stellt kein statisches Problem dar. Die Pflanzen der Tafel 19 stammen alle von einem 1400 m hoch liegenden Plateau bei Alfredo Wagner direkt am Steilabfall der Serra zum Meer. Wassermangel herrscht hier in der Höhenstufe der Nebelwälder nie, dafür immer mehr oder weniger starker Wind. Unter den Bedingungen dieses Standorts unterbleibt die zur "typischen" Wuchsform führende interkalare Streckung der Zone vor dem Köpfchenstand weitgehend. Je nach Exposition des Standorts findet man alle Übergänge von rasenförmig wachsenden (von MOLDENKE fälschlicherweise als *Syngonanthus gracilis* bestimmten) bis zu mehr oder weniger "typisch" ausgebildeten Individuen. Gemeinsam ist allen, daß sie mehrjährig sind und die Innovation an der Basis stattfindet. Der Aufbau der Köpfchenstände entspricht vollständig dem von *S. chrysanthus*. Die in Tafel 20 und 21 gezeigten Individuen stammen aus einer Quelle bei Morro Grande in Santa Catarina. Die Art bildete dort entlang dem Ufer einen schmalen, schwinggrasähnlichen Gürtel. Auch an diesem Standort ist die Art mehrjährig. Es entwickeln sich jedoch in fast allen Blattachsen Seitensprosse, die entweder vegetativ bleiben oder einen kleinen Köpfchenstand bilden. Die kräftigsten Triebe entwickeln sich jedoch im endständigen Köpfchenstand. Sie haben eine größere Zahl von Laubblättern und schließen mit einem Köpfchenstand aus vielen Köpfchen ab. Diese Triebe sind es auch, die hier das System fortsetzen. Diese Triebe als Innovationstriebe zu bezeichnen erscheint hier jedoch wenig sinnvoll, da sie weder räumlich (durch eine Hemmungszone) noch zeitlich (durch eine deutliche Blühperiodik) gegen andere Parakladien abgrenzbar sind.

Bei *Paepalanthus tatei* zeigen die Infloreszenzen den gleichen Aufbau und die gleiche Variationsbreite in bezug auf den Habitus wie *S. caulescens*. Lediglich die heterothetischen Doppeltrauben umfassen i. a. eine deutlich geringere Anzahl von Köpfchen, was zu etwas unübersichtlichen Verhältnissen führen kann.

Ganz anders gebaute Köpfchenstände finden wir bei *Paepalanthus catarinae* und *Paepalanthus caldensis*. Die Köpfchen stehen hier einzeln in den Achseln der Blätter der Rosette (Tafel 22). Die Hauptachse wächst also unbegrenzt vegetativ weiter, alle Köpfchen sind Seitenachsen I. Ordnung. Es werden immer in einer größeren Zahl aufeinanderfolgender Blattachsen Köpfchen gebildet, dann folgt eine Anzahl Blätter, deren Achseln steril bleiben. Aus solchen steril gebliebenen Achseln können später an der Unterseite der Rosette vegetative Seitensprosse entstehen. Dieses bereits bei *E. megapotamicum* beobachtete Verhalten, daß nämlich die distalen Seitenachsen rascher zur Infloreszenzbildung übergehen als die proximalen, ist also auch hier festzustellen. Während bei *E. megapotamicum* ein kontinuierlicher Übergang zwischen reproduktiven und vegetativen Seitenachsen festzustellen war, liegt bei *P. catarinae* und *P. caldensis* eine scharfe Trennung in axilläre Köpfchen an der Oberseite der Rosette und vegetative Seitensprosse an der Unterseite der Rosette vor. Wesentlich ist auch, daß alle Köpfchen zwar in der Nähe des Scheitels der Rosette ausgegliedert werden, aber erst nach der Ausgliederung des Tragblattes. Auch werden die Köpfchen hier immer in streng akropetaler Folge ausgegliedert.

Obwohl entsprechende Untersuchungen bisher nicht vorliegen, läßt die Formenvielfalt der Familie vermuten, daß zwischen *E. megapotamicum* und *P. caldensis* eine lückenlose Übergangsreihe auffindbar ist und die Köpfchenstände der beiden genannten *Paepalanthus*-Arten in derselben Weise durch Racemisation und Truncation von *E. megapotamicum* abgeleitet werden können, wie dies von SELL (1976) für die Ableitung der Polytelie von der Monotelie gezeigt wurde.

Die Formenmannigfaltigkeit des Infloreszenzaufbaues innerhalb der Familie ist damit jedoch noch lange nicht erschöpft. Bei den Arten der Untergattung *Platycaulon* stehen (bei sonst völlig übereinstimmendem Aufbau) an den Stellen, an denen bei *P. caldensis* und *P. catarinae* einzelne Köpfchen stehen, umgewandelte heterothetische Doppeltrauben. Wie diese eigenartigen, an der

Spitze flacher Schäfte mehr oder weniger gedrängt stehenden Aggregat von Köpfchen zustande kommen, ist in Kapitel 3,6 näher beschrieben.

Bei *Paepalanthus polyanthus* stehen die Köpfchen in doldenartigen Köpfchenständen (Tafel 23) an Seitenachsen I. Ordnung. (Die Abbildung in der *FLORA ILUSTRADA CATARINENSE*, Fasciculo Erio S. 59 gibt die Verzweigungsverhältnisse falsch wieder!) Die Hauptachse ist zur Zeit der Anlegung dieser Seitenachsen noch rosettig gestaucht und streckt sich erst danach durch interkalares Wachstum. Das interkalare Meristem liegt dabei unterhalb der Ansatzstelle der Seitenachsen, so daß diese *concaulescent* nach oben verlagert werden. Junge Stadien der doldenartigen Köpfchenstände zeigen ein regelloses Durcheinander verschieden alter Köpfchenanlagen (Tafel 24). Ein solches scheinbares Durcheinander kommt zustande, wenn in einer tragblattlosen heterothetischen Doppeltraube die untersten Köpfchen durch heterothetische Doppeltrauben ersetzt sind und auch an diesen an Stelle der untersten Köpfchen wieder solche Doppeltrauben gebildet werden. Die Anlegung der Köpfchen innerhalb einer Doppeltraube muß dabei wieder wie bei *E. megapotamicum* zentrifugal erfolgen. Leider reicht das bisher untersuchte Material nicht aus, um diese Auffassung der Köpfchenstände von *P. polyanthus* ausreichend zu belegen. Arten, bei denen der köpfchentragende Endabschnitt weniger stark gestaucht ist und durch Tragblätter (Blätter der Seitenachse I. Ordnung) untergliedert ist (z. B. *Paepalanthus polygonus*) lassen sich jedoch als Zwischenformen in einer zu den komplizierten Verhältnissen bei *P. polyanthus* führenden Reihe auffassen. Außerdem legt die weite Verbreitung heterothetischer Doppeltrauben mit zentrifugaler Ausgliederung innerhalb dieser Familie diesen Schluß nahe. Die Angabe RUHLANDs, bei den Arten der Gattung *Actinocephalus* (*P. ramosus*, *P. polyanthus* etc.) seien die Schäfte aller Köpfchen gleich lang, trifft nur auf bereits in oder kurz vor der Anthese befindliche Köpfchenstände zu. In jungen Stadien sind die Schäfte deutlich verschieden lang. In Ausnahmefällen

schließt auch die Hauptachse mit einem Köpfchenstand ab (Tafel 23c). Wird ein solcher terminaler Köpfchenstand gebildet, so sind die ihm vorausgehenden Laubblätter nicht wie üblich brakteos ausgebildet, sondern breit laubig, so daß wegen der ebenfalls unterbleibenden interkalaren Streckung des distalen Abschnittes der terminale Köpfchenstand mitten in einer Laubblattrosette liegt.

Die Existenz von ähnlichen Arten, bei denen keine interkalare Streckung und keine Terminale Infloreszenz vorliegt (*Paepalanthus brachyphyllus*) legt nahe, daß die Verrumpfung als Anfang und Voraussetzung der Prolifcation betrachtet werden muß.

Dem bärlappartigen Habitus verschiedener *Paepalanthus*-Arten liegt derselbe Verzweigungsmodus wie bei *E. modestum* zugrunde. Direkt unter einem terminalen Köpfchen (*P. guyanensis*, *P. distichophyllus*) oder einer terminalen heterothetischen Doppeltaube (*P. glaziovii*, *P. microphyllus*, *P. distichophyllus*) stehen zwei (in Ausnahmefällen eine oder drei) Seitenachsen, die zunächst vegetativ bleiben, später jedoch ebenfalls in einem Köpfchen enden. Bei diesen Arten ist die terminale Stellung der Köpfchen ohne Schwierigkeiten eindeutig erkennbar. Es bleibt daher unverständlich, weshalb bei den *Eriocaulaceen* wie auch bei den *Xyridaceen* so lange fälschlicherweise generell eine axilläre Stellung der Köpfchen angenommen wurde. (Abb. 17)

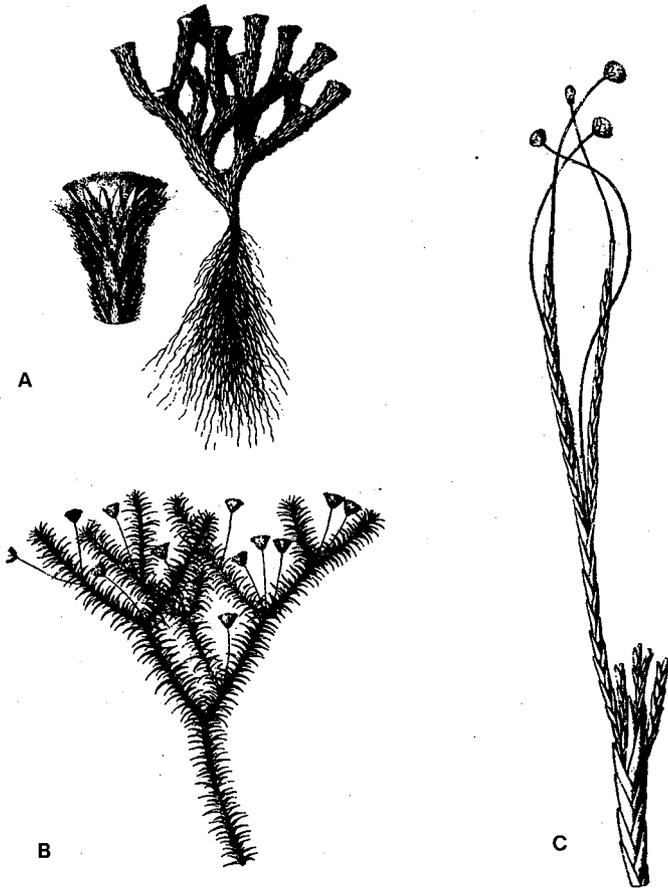


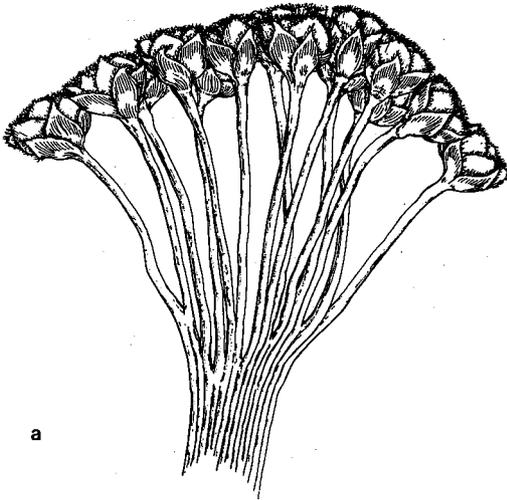
Abb. 17: A *Paepalanthus guyanensis* KLOTZSCH
B " *glaziovii* RUHL.
C " *distichophyllus* MART.
aus RUHLAND (1903)

3.6 DIE KÖPFCHENSTÄNDE VON PAEPALANTHUS SUBGENUS PLATYCAULON

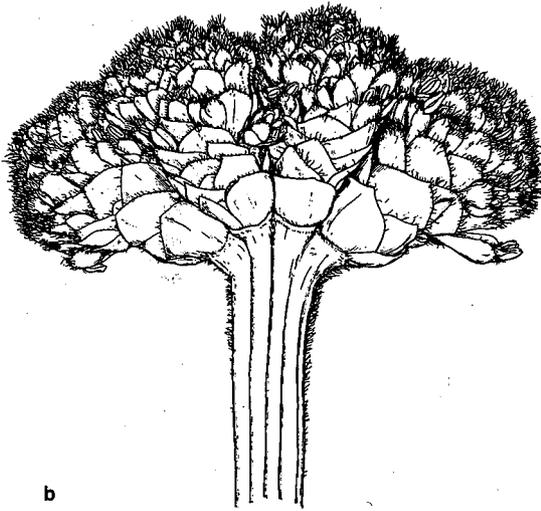
In dieser Untergattung treten mehr oder weniger stark abgeflachte Schäfte auf, die mehrere Köpfchen tragen. Diese Köpfchen sind entweder kurz gestielt (Abb. 18 a) oder sitzen dem gemeinsamen Schaft ungestielt an (Abb. 18 b). RUHLAND behauptet, daß es sich dabei um verwachsene kollaterale Beispresse handelt. Diese Auffassung habe ich unter Hinweis auf die bisherigen Kenntnisse der primären Morphogenese kollateraler Beispresse zurückgewiesen (STÜTZEL 1981) und ein auf HIERONYMUS' Vorstellungen basierendes Modell vorgestellt. Ein Nachweis anhand ontogenetischer Studien fehlte jedoch bisher noch.

Diese wurden nun an *Paepalanthus planifolius* var. *globulifer* MOLDENKE durchgeführt und brachten folgendes Ergebnis: In der Blattachsel entwickelt sich ein querovaler meristematischer Höcker, an dem als erstes die spätere Scheide ausgegliedert wird (Tafel 25a). Danach² werden zuerst die an der Peripherie befindlichen Köpfchen (Tafel 25 b) und dann die inneren ausgegliedert (Tafel 25 c - e). Das jeweils erste Blatt der äußeren Köpfchen weist zur Peripherie des Köpfchenstandes (Tafel 25 e, f).

Da das erste Blatt der äußeren Köpfchen nicht eine einheitliche Stellung zur Abstammungsachse des gesamten Köpfchenstandes einnimmt, sondern zur Achse des Köpfchenstandes selbst, kann es sich nicht um kollaterale Beispresse handeln. Es liegt also nahe zu vermuten, daß die äußeren Köpfchen Seitenachsen einer Achse sind, die mit einem der inneren Köpfchen abschließt. Das ganze System hätte demnach einen Aufbau, wie er in Abb. 19 gezeigt ist. Das nach außen gerichtete erste Blatt der äußeren Köpfchen kann nicht das Vorblatt des Köpfchens sein, da dieses bei den Eriocaulaceen in allen von mir untersuchten Fällen adaxial steht. Es muß sich bei diesem Blatt also um das Tragblatt des Einzelköpfchens handeln. Das zweite Blatt entspricht dann dem bei Sippen mit einköpfigen Schäften als Scheide ausgebildeten Blatt. Tragblatt und Scheide der einzelnen Köpfchen der *Platycaulon*-In-



a



b

Abb. 18: *Paepalanthus villosulus* (a) und *Paepalanthus costaricensis* (b).

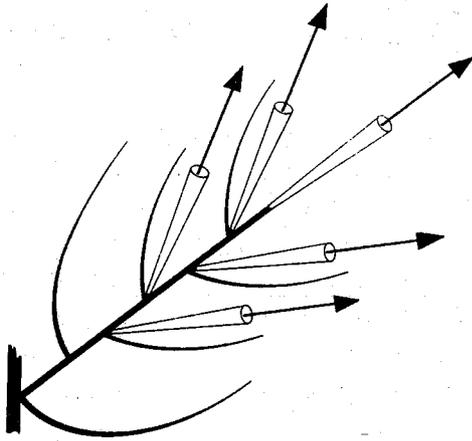


Abb. 19: Aus einer solchen achselständigen Doppeltraube ist die Infloreszenz von *Paepalanthus* subgen. *Platycaulon* abzuleiten. Tragblätter und Scheiden der Einzelköpfchen werden dabei in das Involucrum der Einzelköpfchen aufgenommen und das Vorblatt des ganzen Systems bildet eine neue Scheide.

floreszenz sind also in das Involucrum der jeweiligen Köpfchen aufgenommen; das Vorblatt des gesamten Systems bildet eine neue Scheide, die nunmehr den Schaft des gesamten Köpfchenstandes umgibt.

An dieser Stelle muß auf zwei gelegentlich zu beobachtende abnorme Scheidenbildungen hingewiesen werden, da sie als Zwischenformen auf dem Weg zur Platycaulon-Scheide aufgefaßt werden können. Bei *P. tatei* treten gelegentlich Scheiden auf, die zwei Köpfchen mit je einer eigenen Scheide umschließen. Die Köpfchen bleiben jedoch bei einer Größe von 0,5 - 1 cm in der Entwicklung stecken, während sich die Scheide mehr oder weniger normal entwickelt. Es scheint, als würden die Köpfchen durch die - nicht zur weiteren Dilatation befähigte ?- Scheide "erwürgt". An einem vegetativen Trieb von *Eriocaulon magnificum* beobachtete ich ein im basalen Teil röhrig geschlossenes Laubblatt, das hier jedoch keine Infloreszenz, sondern ca. 15 weitere Laubblätter einhüllte. Solche Bildungen dürfen prinzipiell nicht als Zwischenformen im Sinne des Stetigkeitskriteriums aufgefaßt werden³. Sie weisen jedoch darauf hin, daß die primäre Morphogenese von Laubblättern und Scheiden so ähnlich verläuft, daß die beschriebenen "Fehlgriffe" der Pflanze möglich sind. Diese Zwischenformen zeigen also, daß auch tiefer stehende Blätter tatsächlich und nicht nur in der Theorie eine Scheide bilden können. Dies stellt eine Voraussetzung für die Bildung der Platycaulon-Scheide dar.

Es kann nun keinesfalls genügen, unter Hinweis auf das Lagekriterium zu behaupten, es handle sich bei den ersten beiden Blättern der äußeren Köpfchen um Tragblatt und Scheide dieser Köpfchen. Man muß auch angeben können, wie diese Blattorgane, die ja üblicherweise an der Basis der Schäfte inseriert sind, plötzlich an dessen distales Ende gelangen. Vergegenwärtigt man sich jedoch, daß sowohl der Schaft als auch die Scheide und das Tragblatt durch basale, dicht über der Ansatzstelle liegende Meristeme in die Länge wachsen, so ist der Weg zu dieser Verlagerung erstaunlich kurz. Es braucht nämlich nur das interkalare Meri-

stem des Schaftes und das für das streng basiplate Wachstum der Blätter verantwortliche Meristem etwas tiefer liegen. Sobald das interkalare Meristem des Schaftes und das Meristem der Scheide unterhalb der Ansatzstelle der Scheide in Verbindung geraten, wird die Scheide automatisch mit emporgehoben. Umgreift die Scheide die Köpfchenanlage nicht mehr vollständig, so wird sie den äußeren Involucralbrakteen noch ähnlicher. Rücken die genannten Meristeme noch tiefer und treten unterhalb der Ansatzstelle des Tragblattes miteinander in Verbindung, so wird das Tragblatt ebenfalls mit emporgehoben. Während es sich bei der Scheide jedoch um eine concaulescente Verlagerung handelt, wird das Tragblatt recaulescent verschoben. In Abb. 20 ist die theoretische Ableitung dieses Prozesses dargestellt. Die unterste Reihe zeigt die normale Entwicklung axillärer Einzelköpfchen. In der mittleren Reihe ist die hypothetische Entwicklung eines Köpfchens dargestellt, bei dem die Scheide mit in das Involucrum aufgenommen ist. Die obere Reihe zeigt die (gleichfalls hypothetische) Entwicklung eines axillären Einzelköpfchens, bei dem die Scheide und das Tragblatt in das Involucrum aufgenommen sind. In allen Fällen ist die Lage der Meristeme durch Punktierung angedeutet. Es fällt dabei auf, daß die Entwicklung des Achselsprosses in der Reihe von III nach I relativ zu seinem Tragblatt immer früher einsetzt. Faktisch bedeutet dies, daß die Ausgliederung der Seitenachsen von a nach c immer näher an den Scheitel der Abstammungssachse rückt.

Die Erweiterung und schließliche Verbindung der einzelnen Meristeme verläuft dabei in vollständiger Analogie zu den Vorgängen bei der primären Morphogenese des Blattes, die HAGEMANN (1970) als Meristeminkorporation und Meristemfusion beschrieben hat. Es fällt dabei auch die weitgehende Übereinstimmung der basalen interkalaren Meristeme mit den basalen Meristemen die für das Blattwachstum verantwortlich sind auf. Diese Übereinstimmung äußert sich auch darin, daß diese Meristeme trotz ihrer typologischen Verschiedenheit in Verbindung treten können und dann gemeinsam das interkalare Meristem eines zusammengesetzten Systems wie z. B. des Platycaulon-Schaftes bilden.

Beschreiben wir den Platycaulon-Schaft als durch Verwachsung von freien Einzelschaften entstanden, so kann dies zu Mißver-

ständnissen führen. Mit Verwachsung im Sinne von "verwachsen werden" ist hier der phylogenetische Vorgang und damit eine Interpretation ontogenetischer Daten gemeint. Im ontogenetischen Bereich ist hier mit Verwachsung ein "verwachsen sein" bzw. "verwachsen bleiben" gemeint (kongenitale Verwachsung), also ein Vorgang der primären Morphogenese. Der andere Vorgang, ein "verwachsen werden" im Verlauf der Ontogenie (postgenitale Verwachsung) ist u. a. bei der Blütenkrone von *Correa speciosa* als Pseudosympetalie beschrieben (HARTL 1957).

Ausgehend von den in Tafel 25 dargestellten Beobachtungsergebnissen wurde in Abb. 20 dargelegt, daß sich die entscheidenden, zum Platycaulon-Schaft führenden Prozesse in unmittelbarer Nähe des Vegetationsscheitels abspielen müssen. Die Reihen I und II der Abb. 20 sind hypothetische Fälle, die sich in der Natur vermutlich nicht finden lassen. Solche Modelle können nur dort fruchtbar sein, wo auf ihnen aufbauend Modelle entwickelt werden können, die wieder einer Überprüfung durch direkten Vergleich mit der Natur ausgesetzt werden können. Ein solches Modell für die Platycaulon-Infloreszenz ist in Abb. 21 dargestellt. In den Figuren a bis c der Abbildung ist die primäre Morphogenese der ersten Blätter dargestellt. In Fig. d beginnt, noch während der primären Morphogenese des Tragblattes die Ausgliederung des ersten Achselsprosses, der hier zugleich die Köpfchenanlage ist. In Fig. e ist das Vorblatt dieses Achselsprosses bereits ausgegliedert und direkt unterhalb des Ansatzes von Tragblatt und Vorblatt beginnt ein interkalares Meristem (gepunktete Linie) in Tätigkeit zu treten. (Die Entwicklung dieses Achselsprosses verläuft bis hierher entsprechend Abb. 20/Ia bis Ic. Während zum Vegetationsscheitel hin weitere Tragblätter, Achselsprosse und schließlich eine terminale Köpfchenanlage ausgegliedert werden (Fig. d - g), verlagert sich das interkalare Meristem immer mehr zur Basis hin, bis es schließlich (Fig. k) unter die Ansatzstelle des Seitensprosses rückt und mit dem interkalaren Meristem des Nachbarköpfchens verschmilzt. Im Verlauf des weiteren interkalaren Wachstums sind die beiden Köpfchen dann miteinander ver-

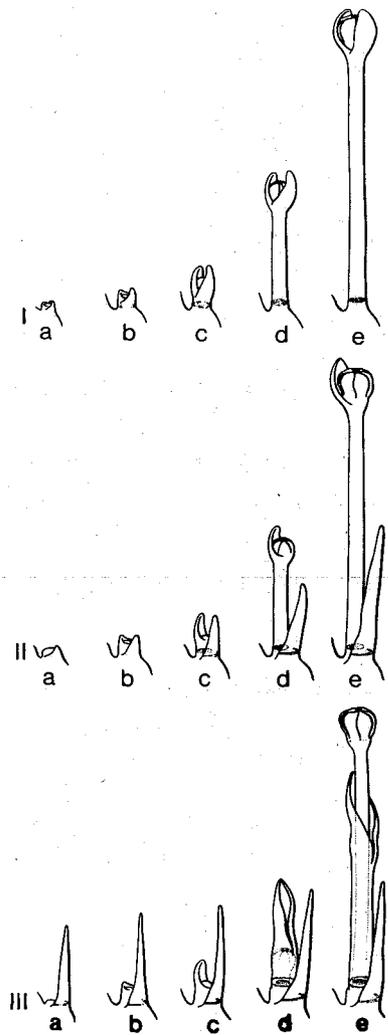


Abb. 20: Die Verlagerung von Tragblatt und Scheide von der Schaftbasis (III) an das Schaftende (I) ist möglich durch eine veränderte Korrelation von Wachstum und Ausbildung der Interkalaren Meristeme. Die Differenzierungsprozesse laufen dabei in (von III nach I) zunehmender Scheitelnähe ab.

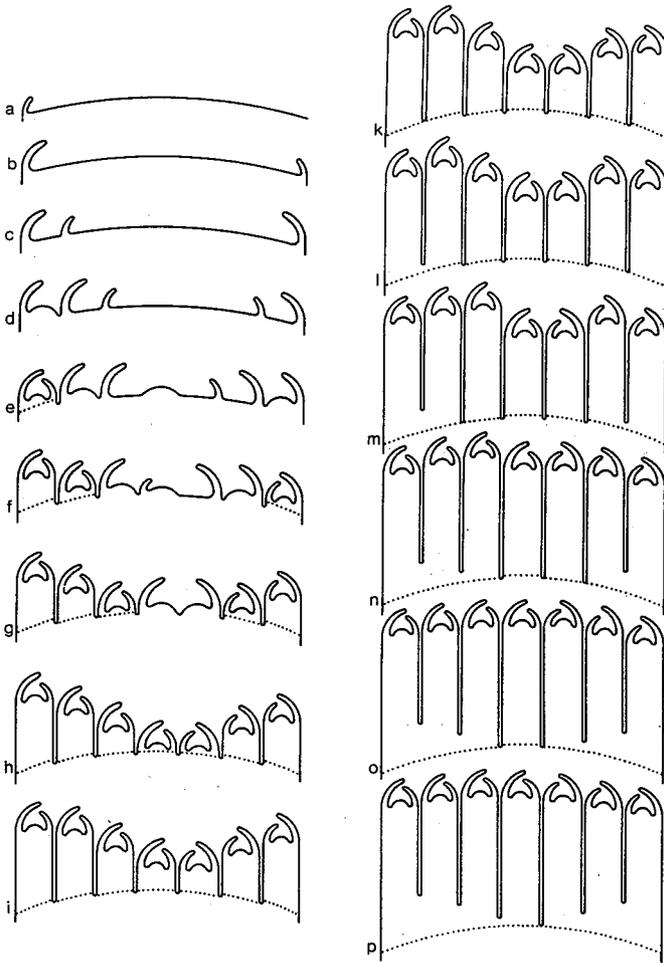


Abb. 21: Modell für die Entstehung der Infloreszenz bei *Platycaulon § Divisii*. Die auffallende Übereinstimmung der Lage der Verwachsungsstellen in Fig. p mit den tatsächlichen Verhältnissen bei *P. villosulus* (Abb. 43 a) macht deutlich, daß auch solche Systeme nicht als kollaterale Beisprosse aufzufassen sind.

wachsen. Dieser Prozeß erfaßt vom Rand her beginnend und zur Mitte fortschreitend alle Köpfchenanlagen, bis in Fig. p die interkalaren Meristeme der Einzelköpfchen zu einem einheitlichen Meristem verschmelzen, das unterhalb des gesamten Köpfchenstandes verläuft. Die primäre Morphogenese des Köpfchenstandes ist damit abgeschlossen. Die Verwachsung der Einzel-schäfte reicht dabei am Rand des Köpfchenstandes weiter nach oben als in der Mitte.

Genau diese eigenartige Lage der Verwachsungsstellen können wir bei *P. villosulus* beobachten (Abb. 18 a). Diese Übereinstimmung zwischen dem theoretischen Modell und den bei dieser Art auftretenden Verhältnissen sind ein starkes Argument dafür, daß es sich auch bei *P. villosulus* um verzweigte Systeme (subordinierte Knospen) und nicht um kollaterale Beispresse (koordinierte Knospen) handelt. Würde es sich um kollaterale Beispresse handeln, so müßte dieselbe Entwicklung vom Primansproß (also in der Mitte beginnend) ausgehen und zum Rand hin fortschreiten. Dies hätte zur Folge, daß die Verwachsung der einzelnen Schäfte in der Mitte weiter hinaufreicht als am Rand und dies steht somit im Widerspruch zu unserer Beobachtung.

Um zu zeigen, daß Modell und tatsächliche Entwicklung übereinstimmen, sollten jedoch nicht nur die Endstadien von Modell und Pflanze verglichen werden, sondern es sollte auch die Übereinstimmung der Ontogenie der Infloreszenz von *P. villosulus* mit dem Modell nach Abb. 21 gezeigt werden. Da außer dem Typus nur noch zwei weitere Herbarbelege aus der Staatssammlung München zur Verfügung standen, war dies leider nicht möglich. Man könnte annehmen, daß wenigstens die Stellung des untersten Involucralblattes der Einzelköpfchen einen Hinweis gibt, da es ja das Tragblatt des Köpfchens sein soll. Die relativ langen Stielchen der Einzelköpfchen vollführen jedoch beim Eintrocknen eine später exomorphologisch schlecht nachweisbare Drehung (vgl. S. 45), so daß die zu beobachtende abweichende Stellung an der maturen Infloreszenz kein Gegenargument zu sein braucht. Daß gerade bei *P. villosulus* keine Scheide ausgebildet ist, ist in diesem Zusammenhang nicht störend. Vermutlich umgreift die Vorblattanlage die junge Infloreszenz infolge deren Breite nicht vollständig. In diesem Fall entwickelt sich das Vorblatt dann nicht zu einer Scheide, sondern zu einem normalen Laubblatt. Von den anderen Blättern der Rosette müßte sich dieses Blatt dadurch unterscheiden, daß es seine Spaltöffnungen im Gegensatz zu allen anderen Blättern der Rosette scheinbar auf der

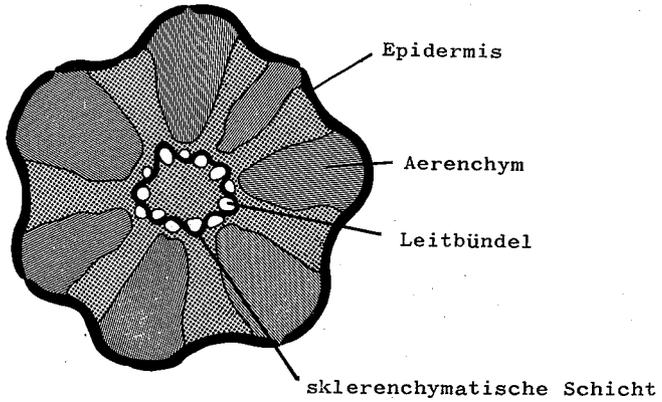


Abb. 22: Querschnitt durch den Schaft von *Eriocaulon fenestratum*. Der sklerenchymatische Ring, der die Leitbündel in vor den Aerenchymhöhlen liegende äußere und zwischen den Aerenchymhöhlen liegende innere Bündel unterteilt, ist typisch für die meisten Eriocaulaceen-Arten.

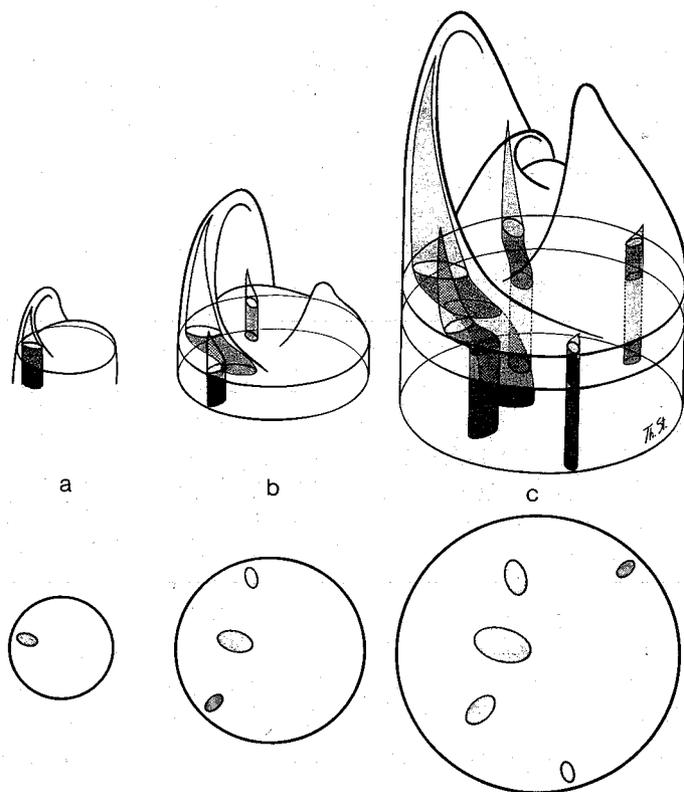


Abb. 23: Entwicklung und Anordnung der Leitbündel eines Blattes in der Monocotylen-Sproßachse.

Oberseite trägt. Die erwähnten Herbarbelege sind jedoch leider zu unvollständig, um dies mit Sicherheit nachweisen zu können.

Eine teratologische Zwischenform auf dem Weg zur *Platycaulon*-Infloreszenz zeigt Tafel 26. Es treten hier am Rand der Infloreszenz bis zur Basis freie Einzelschäfte auf. Diese bisher nur bei *P. costaricensis* und dort nur am Rand der Infloreszenz (in der Sektion *Divisii* wären sie auch in der Mitte denkbar!) beobachteten Formen treten auf, wenn die zur Verwachsung führende Verlagerung des Interkalaren Meristems unterbleibt.

In Tafel 27a ist ein Querschnitt durch den Schaft von *P. (Platycaulon) costaricensis* gezeigt, in Abb. 22 ein Querschnitt durch den Schaft eines Einzelköpfchens von *E. fenestratum*. In wesentlichen Teilen stimmt der Aufbau des *Platycaulon*-Schaftes mit dem der *Eriocaulon*-Art überein. Außerhalb der Leitelemente ist eine dicke Rinde mit einem gekammerten Aerenchym festzustellen. Die Leitbündel selbst sind in zwei Kreisen angeordnet, zwischen denen sich ein Band von Zellen mit verdickten Sekundärwänden hindurchzieht. Innen ist in beiden Fällen ein großzelliges, leitbündelfreies Mark festzustellen. Die Ähnlichkeit geht so weit, daß man den Schaft von *P. costaricensis* ohne Schwierigkeit als einen etwas abgeflachten *Eriocaulon*-Schaft beschreiben kann. Es ist im Folgenden zu zeigen, daß der prinzipielle Unterschied beider Schaftbildungen (der Einzelschaft einerseits und der durch *concaulescente* Verwachsung entstandene *Platycaulon*-Schaft andererseits) nicht im Widerspruch zu der festgestellten anatomischen Übereinstimmung steht.

Hierzu ist zunächst erforderlich, einige Überlegungen zum Leitbündelverlauf in der Monocotylen-Sproßachse anzustellen. Wir betrachten dazu zunächst den Verlauf aller Leitbündel eines Blattes in der Achse (Abb. 23): Ein Blatt wird nahe der Längsachse des Sproßstückes angelegt. Sein erstes Leitbündel ist der Medianus, der deshalb am weitesten im Zentrum der Sproßachse verläuft und nach unten-außen Anschluß zum nächsten Leitbündel findet. Im Verlauf des weiteren Wachstums der Blattanlage wer-

den weitere Leitbündel angelegt. Auf Grund des primären Erstar-
kungswachstums rückt die Blattanlage gleichzeitig weiter von
der Längsachse des Sproßstückes (vom "Vegetationspunkt"⁴) weg.
Dies hat zur Folge, daß diese (i. d. R. auch kleineren) Leit-
bündel weiter an der Peripherie der Sproßachse liegen. Zeichnet
man in den schematischen Querschnitt von Abb. 23. c noch die
Leitbündel der später angelegten Blätter ein, so ergibt sich
das an den Leitbündelverlauf von *Zea mays* erinnernde Bild.
Es ist also zu fragen, durch welche Unterschiede in der Blatt-
ausgliederung der Übergang von der zerstreuten Leitbündelanord-
nung zu der nahezu kreisförmigen Anordnung bei *E. fenestrarum*
und *P. costaricensis* erfolgt. Es sind dabei im einzelnen fol-
gende Veränderungen möglich:

1. Unterschiede in der Blattstellung
2. Unterschiede in der Anzahl der Blattnerven
3. Unterschiede in der räumlich-zeitlichen Struktur der Schei-
telregion

Es ist dabei zu beachten, daß wir Informationen zum letzten
dieser Punkte bisher nur aus der Morphologie der Scheitelregi-
on erhalten können. Wir setzen dabei aus Einzelbeobachtungen
verschiedener Objekte eine Abfolge zusammen, die uns ein räum-
liches Verständnis der Wachstumsvorgänge ermöglicht. Wir kön-
nen auch jedes beliebige Entwicklungsstadium in diese Abfolge
auf Grund seiner Größe zeitlich einordnen, weil es immer vor
oder hinter einem anderen Stadium einsortiert werden kann, al-
so älter oder jünger (oder gleich alt) ist. Wir lesen also zu
Recht eine morphologische Reihe, die zugleich eine ontogene-
tische Reihe ist, als zeitliche Abfolge. In diesem und nur in
diesem Fall ist die Leserichtung eindeutig und durch die Zeit-
richtung vorgeschrieben. Eine solche Abfolge sagt jedoch nicht
über die Geschwindigkeit dieses Ablaufs aus, ähnlich wie einzel-
ne Bilder eines Films noch keine Information darüber enthalten,
ob es sich um eine Szene in Zeitlupe oder Zeitraffer handelt.
Unser Einblick in die räumlich-zeitliche Struktur der Scheitel-
region wird also aus experimentellen Gründen unvollständig blei-
ben.

Für die Zusammenfassung der Leitbündel auf einem Kreisring gibt
es nun zwei Kriterien: Die Leitbündel eines Blattes kommen auf
einem umso schmälere Kreisring zu liegen, je kürzer der zeit-
liche Abstand von der Anlegung des ersten Leitbündels (*Media-*
nus) bis zum letzten des Blattes relativ zu dem Zeitraum, in

dem die Erstarkung stattfindet, ist. Die Leitbündel verschiede-
ner Blätter liegen umso deutlicher auf einem Kreisring, je ra-
scher alle Leitbündel eines Blattes gebildet werden und je mehr
Blätter gleichzeitig in einem nahezu gleichen Differenzierungs-
stadium vorliegen⁵. Liegen mehrere Blätter mit nur einem Leit-
bündel (Medianus) gleichzeitig im gleichen Differenzierungssta-
dium vor, so sind diese Leitbündel gleich groß und liegen auf
einem Kreis.

Erfreulicherweise ist die geforderte Ableitung der anatomischen
Verhältnisse im Schaft innerhalb der Eriocaulaceen (auch inner-
halb der Gattung Paepalanthus) tatsächlich nachzuweisen. Eine
wesentliche Voraussetzung dafür ist, daß ein interkalares Wachs-
tum nicht nur beim Köpfchen-Schaft stattfindet, sondern bei ei-
nigen Arten von Paepalanthus und Syngonanthus auch in anderen
Abschnitten der Sproßachse. In einem durch interkalares Wachs-
tum gestreckten Abschnitt des Internodiums verlaufen nämlich nur
Leitbündel, die schon angelegt waren, als die Differenzierung
der ersten Derivate des Interkalaren Meristems zu Dauergewebe
erfolgte. Später angelegte Leitbündel müssen oberhalb des In-
ternodiums anschließen. Dies ist von Bedeutung, da die Leitbün-
del der Monocotylenblätter nicht in ihrem Blattknoten, sondern
eine unbekannte (und möglicherweise variable) Zahl von Knoten
weiter abwärts anschließen. Die Anatomie eines durch interkala-
res Wachstum entstandenen Internodiums vermag also zu zeigen,
wie weit die Morphogenese der distal des interkalaren Meri-
stems gelegenen Teile fortgeschritten war, als das Meristem
seine Tätigkeit begann.

Bei Paepalanthus polyanthus liegt eine basale Rosette vor, aus
der sich eine durch interkalares Wachstum entstandene Achse er-
hebt. Das interkalare Wachstum nimmt von den unteren Internodi-
en bis in den Bereich der in Köpfchenständen endenden Seiten-
achsen zu und dann wieder ab (vgl. Tafel 23). Im Längs-
schnitt äußert sich dies darin, daß im Bereich der basalen Ro-
sette Mark und Rinde nur sehr schwach, im Bereich des interka-
laren Wachstums jedoch relativ stark ausgebildet sind. Parallel

dazu nimmt auch die Größe der Blätter und die Anzahl der Leitbündel pro Blatt ab. Bei *Paepalanthus* (*Platycaulon*) *planifolius* var. *planifolius* KOERN. zeichnen sich die von mir als Tragblätter interpretierten ersten Involucralblätter der äußeren Köpfchen durch den Besitz von drei Blattnerven aus, während üblicherweise die Involucralbrakteen nur einen Nerv aufweisen. Bei dieser Art treten bei sonst typischer Schaftanatomie markständige Leitbündel auf (Tafel 27b). Bei der anderen Varietät *P. planifolius* var. *globosa* haben die ersten Involucralbrakteen nur einen Blattnerven und der Schaft zeigt keine markständigen Leitbündel. Die einzelnen Querschnitte lassen sich also in einer anatomischen Reihe einordnen. Diese Reihe ist vor allem gekennzeichnet durch:

- Eine abnehmende Anzahl von Leitbündeln.
- Parallel dazu immer mehr auf einen Kreisring konzentrierte Leitbündel.
- Eine Zunahme der Dicke der Rindenschicht relativ zum Achsendurchmesser. Gleichzeitig wird das Rindengewebe lockerer.

Auf Grund der vorher angestellten Überlegungen über die Auswirkungen Interkalärer Meristeme auf die Achsenanatomie kommen wir zu dem Schluß, daß die Ursache für die auf Tafel 27 gezeigten Unterschiede eine veränderte Korrelation von Blattausgliederung und Ausbildung des Interkalären Meristems ist. Das Interkaläre Meristem muß am Ende der Reihe, also bei *E. fenestratum* zu einem viel früheren Zeitpunkt in bezug auf das Alter der distal folgenden Blätter in Tätigkeit treten. Dieses frühzeitige Einsetzen der Tätigkeit des Interkalären Meristems war jedoch eine Voraussetzung für die Ableitung der *Platycaulon*-Infloreszenz, wie sie auf den Seiten 72 - 80 dargestellt wurde.

Auf Grund dieser Darstellung der anatomischen Verhältnisse könnte man zu dem Schluß gelangen, die *Platycaulon*-Infloreszenz könnte auch dadurch entstanden sein, daß in einem normalen Köpfchen statt der äußersten Blüten nicht eine Blüte, sondern ein ganzes Köpfchen gebildet wird. Diese Annahme erweist sich jedoch aus mehreren Gründen als falsch. Erstens weisen die Blüten keine Vorblätter auf, aus deren Achseln alleine eine Verzweigung möglich wäre. Zweitens müßten die randlichen Köpfchen der Zwischenformen eine Endblüte aufweisen, was noch nie beob-

achtet wurde und drittens läßt sich die Zwischenform aus Tafel 26 bei einer solchen Ableitung nicht erklären.

Die Achtung vor RUHLAND gebietet aber, alle Argumente, die er für seine Auffassung der *Platycaulon*-Infloreszenz anführt, zu zitieren und zu prüfen. Seine Argumente sind:

1. Bei *Platycaulon* (§ *Divisii*) "... geht die Verwachsung nicht ganz bis zur Spitze. Die Köpfchen haben daher noch besondere Stielchen, die gleichsam als die Auszweigungen des bandförmigen Basalschaftes erscheinen und, ihrem Verzweigungsgrad entsprechend, in einer Ebene liegen." (RUHLAND 1903)
2. "Gestützt wird unsere Anschauung ferner noch durch die Beobachtung, daß in verschiedenen Gruppen von *Paepalanthus* Verwachsungen zweier Schäfte, die einer gemeinsamen Scheide entsprangen, zu einem an der Spitze zweiästigen Schafte als Abnormität zur Beobachtung gelangten (*Paepalanthus* *ithyphylus*, *subtilis*, *elongatus*, *dianthoides* und *superbus*)." (RUHLAND 1903)
3. Bei *Paepalanthus polygonus* und *P. eriophaeus* treten nach seinen Angaben kollaterale Beisprosse auf. (RUHLAND 1903)
4. "Für die oben vertretene Anschauung von der Entstehung derartiger Blütenstände hat schon Kernicke mit Recht die Tatsache ins Treffen geführt, dass bei den durch die quergestutzten Scheiden, den Blütenbau und den Habitus nächst verwandten Arten des Subgenus *Paepalocephalus*, *Paepalanthus blepharophorus*, *blepharocnemis* usw. schon etwas flache Schäfte auftreten." (RUHLAND 1903)

Was das letzte Argument anbelangt, so habe ich bereits darauf hingewiesen, daß die abgeflachte Form des Schaftes bei den genannten Arten sowie bei *Platycaulon* § *Indivisii* (z. B. *Paepalanthus costaricensis* und *P. planifolius*) wohl eher die Platzverhältnisse im Bereich des interkalaren Meristems widerspiegelt, als den Verzweigungsgrad des Sproßsystems.

Von den unter 3. genannten Arten konnte ich bisher nur *P. polygonus* KOERN. in Augenschein nehmen, und zwar das Typusexemplar (GARDENER 5245). Dabei war festzustellen, daß in einer Blatt-

achsel mehrere Schäfte mit je einer eigenen Scheide stehen. Ob es sich dabei um Beisprosse oder um ein gestauchtes Sproßsystem höheren Verzweigungsgrades handelt, war für mich nicht feststellbar. Ähnlich dürfte es RUHLAND gegangen sein, denn den Angaben in seiner Monographie zufolge hat er sowohl von *P. polygonus*, als auch von dem von ihm selbst beschriebenen *P. eriophaeus* nur den Typusbeleg gesehen. Es ist in diesem Zusammenhang darauf hinzuweisen, daß es bei einfachen Feldbeschreibungen nützlich und sinnvoll sein kann, von Beisprossen zu sprechen, wenn Sprosse zu mehreren in einer Achsel beieinander stehen. RUHLAND spricht jedoch von "gleichwertigen Schäften" und auch von "kollateralen Scharen" und zeigt damit deutlich, daß er Beisprosse im engeren, typologischen Sinn meint.

Die von RUHLAND angeführten Beobachtungen unter 2. sind nicht geeignet, die anstehende Frage zu entscheiden, da sie in gleicher Weise als Beleg für meine Theorie verwendet werden können. Zweiköpfige Schäfte, wie ich sie bei *Leiothrix* und *Eriocaulon* beobachten konnte (Tafel 10/II), sind in dieser Sache ebenfalls ohne Aussagekraft, da sie wie ähnliche Bildungen bei Compositenköpfchen vermutlich durch äußere Einwirkungen auf den Vegetationsscheitel zustande kommen. Außerdem passen sie wegen des teilweise gemeinsamen *Involucrum*s weder zur Interpretation RUHLANDs, noch zu meiner eigenen.

Das stärkste Argument RUHLANDs ist die Anordnung der Schäfte in einer Ebene und die freien Stielchen der Einzelköpfchen in der Sektion *Divisii*. Durch das auf S. 79 dargestellte Modell und seine auffallende Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *P. villosulus*, dem wohl typischsten Vertreter der Gruppe ist gezeigt, daß auch diese Köpfchenstände als verzweigte Systeme aufgefaßt werden können. Will man für die beiden Sektionen *Divisii* und *Indivisii* nicht unterschiedliche Ableitungsreihen annehmen, so ist man mithin gezwungen, in der ganzen Untergattung eine einheitliche Entstehung durch Verwachsung verzweigter Systeme anzunehmen.

Zusammenfassend kann gesagt werden:

1. Die Platyclaulon-Infloreszenz entsteht nicht durch Verwachsung kollateraler Beisprosse, sondern durch concaulescente Verwachsung einer Seitenachse S_1 mit einer variablen Anzahl von Seitenachsen S_2 . Innerhalb dieser Infloreszenz kommen sowohl concaulescente Verlagerungen (S_2 -Achsen), als auch recaulescente Verlagerungen (Tragblätter der S_2 -Achsen) vor.
2. Die Köpfchen werden in akropetaler Richtung ausgegliedert und der Köpfchenstand schließt mit einem terminalen Köpfchen ab.
3. Die (formale) Ursache der Bildung der Platyclaulon-Infloreszenz ist eine Veränderung der zeitlichen Korrelation der einzelnen Wachstumsvorgänge in der Nähe des Vegetations Scheitels und als Folge davon eine Fusion der interkalaren Meristeme und weiterhin eine concaulescente Verwachsung eines ganzen Sproßsystems.
4. Die Ausgliederung mehrerer Köpfchen in rascher⁶ Folge kann somit die alleinige Ursache für die Bildung der Platyclaulon-Infloreszenz sein. Dies bedeutet, daß ein eigener Selektionsdruck für die Ausbildung der Verwachsung nicht angenommen werden muß und folglich Übergangsformen bei maturaen Infloreszenzen nicht erwartet werden müssen.
5. Die hier gegebene Darstellung weicht von der Hypothese von HIERONYMUS (Doppelsichel oder Doppelwickel) stark ab. Es muß jedoch anerkannt werden, daß HIERONYMUS mit seiner Interpretation (verzweigtes System) den Tatsachen näher kommt, als RUHLAND (kollaterale Beisprosse).

3.7 VEGETATIONSORGANE

Während die Kapitel "Blüte", "Köpfchen" und "Schaft und Scheide" inhaltlich relativ klar gegeneinander abgegrenzt sind, ist eine solche Trennung bei den Kapiteln "Blütenstände" und "Vegetationsorgane" nicht möglich. Sie scheitert daran, daß Infloreszenz und vegetativer Bereich nicht nach einer (wenigstens für die Eriocaulaceen) allgemein gültigen Regel unterschieden werden können. Das Kapitel "Vegetationsorgane" enthält daher alle diejenigen Beobachtungen und Daten, die für die Familie charakteristisch und wesentlich erscheinen, jedoch in keinem der vorhergehenden Kapitel enthalten sind.

Die vegetative Sproßachse aller Eriocaulaceen ist mindestens in den Bereichen, in denen kein (oder nur ein unwesentliches) interkalares Wachstum vorliegt, stark behaart. Auf diese, aus spitzen, mehrzelligen, unverzweigten Haaren bestehende Behaarung geht auch der Name der Familie (erion = Wolle, caulon = Stengel) zurück. Die Achse ist in der Regel rosettig gestaucht. Beim Übergang zur Infloreszenzbildung kann aber ein beträchtliches Längenwachstum eintreten (z. B. *Paepalanthus polyanthus*, eine bis zu 2 m hoch werdende Staude, bei MOLDENKE 1976 fälschlich als "subarbustre", d. h. Halbstrauch, bezeichnet). Bei einigen wenigen Arten unterbleibt eine Rosettenbildung in der vegetativen Phase, so z. B. bei *P. microphyllus* und dem submersen *E. setaceum*.

Die Blätter sind ausgesprochen hygromorph, (fast) kahl oder stark behaart. Sie sitzen meist mit etwas verbreiteter Basis am Stengel, sind häufig schmal linealisch, gelegentlich lanzettlich und werden meist als grasartig beschrieben. Bei *E. macrobolax* und *P. planifolius* kommen jedoch wesentlich breitere Blätter vor. Diese bilden Trichter in denen sich Wasser ansammelt und so stark an die Zisternenbildung bei Bromelien erinnern. Im Kulturversuch zeigt sich, daß dieses Wasser regelmäßig ergänzt werden muß. Geschieht dies nicht, so zeigen die Pflanzen Trockenschäden, auch wenn sie wie am natürlichen Standort in stau-

nassem Substrat gehalten werden. Spezielle Einrichtungen zur Wasseraufnahme, wie sie bei den Bromeliaceen in Form von Saugschuppen vorliegen, konnten bei diesen Arten bisher nicht nachgewiesen werden. Die Frage, ob das Wasser aus den Zisternen von den genannten Arten tatsächlich aufgenommen wird oder nur als passiver Verdunstungsschutz wirkt, muß vorerst unbeantwortet bleiben.

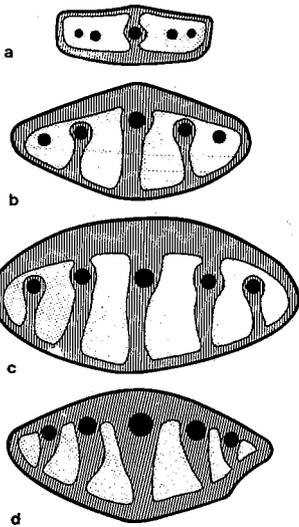


Abb. 24: *S. chrysanthus*

Nebenstehend ist die Lage der Leitbündel im Blatt dargestellt. Die Leitbündel liegen in senkrechten Stegen unter der Blattoberseite. Von der Basis (d) zur Blattspitze (a) werden die Stege dünner und der Anteil des Aerenchyms nimmt zu. Zur Blattspitze hin verlieren die Stege zunächst die Verbindung zur Blattoberseite, dann auch zur Unterseite, so daß im Spitzenbereich die Leitbündel frei im Aerenchym liegen. RUHLAND (1903) beschreibt dies genau umgekehrt. Ob ein Irrtum RUHLANDS vorliegt oder ob es auch Arten gibt, bei denen die Stege nur mit der Oberseite in Verbindung stehen, ist zur Zeit unklar.

Die Leitbündel in den Blättern sind von einer großzelligen Leitbündelscheide umgeben, die stark an das Kranzsyndrom der C₄-Pflanzen erinnert. Die Zellen der Scheide enthalten bei den Eriocaulaceen jedoch im Gegensatz dazu keine Chloroplasten.

Einige Arten (*E. modestum*, *E. fenestratum*, *E. septangulare*) scheiden an den Blattspitzen der Laubblätter Wasser aus. Die Guttationstropfen sind vor allem vormittags häufig in großer Zahl zu beobachten. Auch bei Arten, bei denen bisher noch keine Guttation beobachtet wurde, befinden sich an den Rändern der Blattspitze gehäuft Spaltöffnungen (*S. caulescens*).

Die Form und Ausbildung der Blattspitze ist bei vielen Arten charakteristisch und stellt möglicherweise ein wesentliches, bisher völlig unberücksichtigtes Bestimmungsmerkmal dar. In Abb. 25 sind die Blattspitzen einiger Eriocaulaceen-Arten dargestellt. Diese Merkmale sind im Feld mit einer Handlupe (15 x) ohne Schwierigkeit und in der Regel leichter als an Herbarmaterial feststellbar.

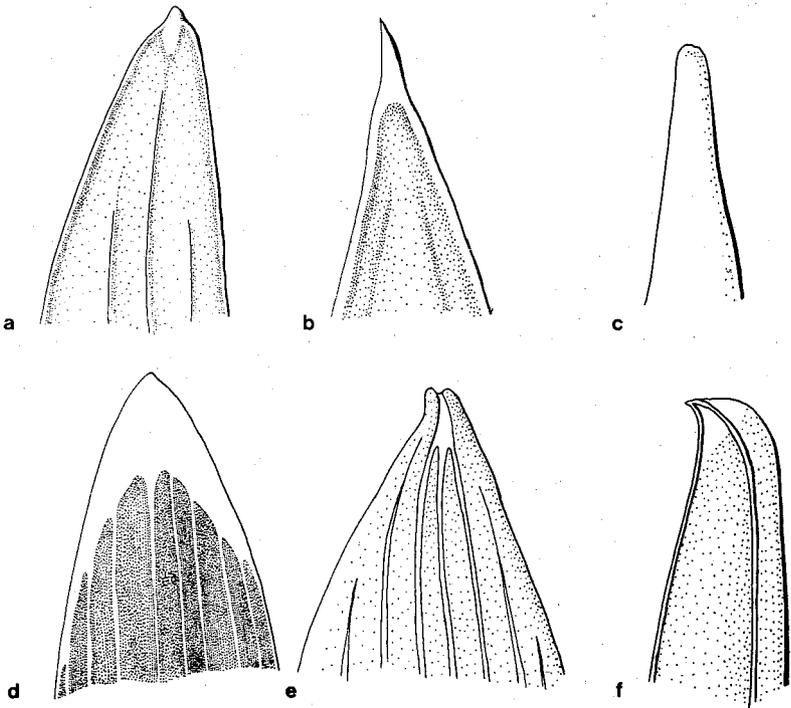


Abb. 25: Blattspitzen von verschiedenen Eriocaulaceen-Arten. a *Paepalanthus catharinae*, b *P. planifolius*, c *Eriocaulon modestum*, d *Leiothrix flavescens*, e *Syngonanthus caulescens*, f *Eriocaulon megapotamicum*. Die Ausbildung der Blattspitze kann für die Taxonomie und für die Systematik von Artengruppen eine wesentliche Hilfe sein.

Bei vielen Arten vor allem der Gattung *Eriocaulon* ist das Schwammparenchym als plattenförmiges Sternparenchym ausgebildet, so daß das Blatt im Innern in Kammern untergliedert ist. (Sind diese Kammern groß, so kann man sie bereits äußerlich als "Fensterung" erkennen.) Besonders deutlich ist dies in der Regel an der sehr chlorophyllarmen Blattbasis erkennbar.

Die Blattstellung ist, z. T. sogar innerhalb der Art, sehr variabel. Sicher ist, daß die von RUHLAND (1903) als sehr selten angegebene zweizeilige Blattstellung viel verbreiteter ist, als ursprünglich angenommen wurde. So sind z. B. Keimpflanzen des später zerstreut beblätterten *E. macrobolax* distich beblättert. Erst im Verlauf der Erstarkung geht die Blattstellung von der zweizeiligen Anordnung zuerst in eine Spirodistichie und dann zu vollständiger Dispersion über, die später immer beibehalten wird. Die Keimpflanzen von *E. magnificum* und *E. megapotamicum* sind dagegen zunächst zerstreut beblättert, gehen jedoch bei der Erstarkung allmählich zu einer zweizeiligen Blattstellung über. Kurz vor der Infloreszenzbildung kehren beide Arten jedoch von der zweizeiligen wieder zur schraubigen Blattstellung zurück. Die stets an der Basis eines (in der Regel tragblattlosen) Köpfchenstandes gebildeten Erneuerungstriebe sind dagegen wieder zweizeilig beblättert. Es wechselt hier also zweizeilige und dispergierte Blattstellung periodisch mit dem Wechsel von vegetativer und floraler Phase. In den Herbarien sind von diesen Arten nur blühende Exemplare enthalten, bei denen die zweizeilig angeordneten Blätter bereits verrottet waren. Die Art wird daher als zerstreut beblättert beschrieben, obwohl sie das die meiste Zeit des Jahres eindeutig nicht ist. Auch bei *P. polyanthus* ist die Blattstellung an den in doldenartigen Köpfchenständen endenden Seitenachsen nicht einheitlich. Die zunächst schraubige Blattstellung geht zuerst in eine Spirodistichie über, kehrt aber unmittelbar vor der "Köpfchendolde" wieder zu vollständiger Dispersion zurück. Die Unterschiede in der Blattstellung folgen in der Regel an einer Achse und ohne scharfe Grenze aufeinander. Es ist jedoch auch möglich, daß

Seitenachsen eine andere Blattstellung aufweisen, wie ihre Abstammungsachse. Dies ist z. B. bei *Paepalanthus* in der Sktion *Divisii* der Untergattung *Platycaulon* der Fall. Die vegetativen Sprosse sind zerstreut beblättert, der Aufbau der auf dem Schaft in einer Ebene nebeneinanderliegenden Köpfchen spiegelt dagegen die zweizeilige Anordnung der Tragblätter der einzelnen Köpfchen wider.

Interkalares Wachstum tritt vor allem im Zusammenhang mit der Infloreszenzbildung auf. Soweit es den blattlosen Schaft der einzelnen Köpfchen betrifft, ist es im Kapitel "Schaft und Scheide" behandelt. Bei vielen Arten, vor allem aus der Unterfamilie der *Paepalanthoideae* trägt jedoch ein interkalares Wachstum beblätterter Achsenabschnitte wesentlich zur Exposition der Köpfchen bzw. ganzer Köpfchenstände bei (z. B. *Syngonanthus caulescens*).

Bei einigen *Paepalanthoideen* treten bei sonst rosettigem Aufbau des Vegetationskörpers schaftartig verlängerte Internodien auf, die nicht durch Prolifcation von Köpfchen zustande kommen. Solche, ganz innerhalb des vegetativen Bereichs liegende, schaftartige Internodien können den Schäften der Köpfchen sehr ähnlich werden, eine basale Scheide fehlt hier jedoch grundsätzlich.

Die *concaulescente* Verlagerung von Achselsprossen ist nach RUHLAND (1903) bei den *Eriocaulaceen* ebenfalls sehr selten. Er schreibt: "Extraaxillationen durch Verwachsung des Tochter-sprosses mit der Stammachse bis zur nächstfolgenden (*Tonina fluviatilis*) Blattinsertion und darüber hinaus (*P. leucocephalus*) kommen sehr selten vor." (RUHLAND 1903). Bei *P. polyanthus* sind jedoch die in einer Köpfchendolde endenden Seitenachsen bis in den Blattansatz des darüberliegenden Blattes verlagert. Die eigenartige Zerstörung des darüberliegenden Blattes kommt dadurch zustande, daß durch das Erstarkungswachstum des Seitensprosses noch in der Rosette das darüberliegende Blatt am Blattansatz auseinandergerissen wird. Auffallenderweise ist

diese Extraaxillation an den meisten Herbarbelegen nicht oder nur schwer feststellbar (der Typus umfaßt hier nur eine Seitenachse ohne die Insertion zu zeigen). Dies ist direkt darauf zurückzuführen, daß in der Regel Pflanzen, bei denen das interkalare Wachstum gestört war oder unterblieben ist, gesammelt wurden, da nur solche Zwergformen auf einem Herbarbogen Platz finden.

Während bei den meisten Eriocaulaceen die Sproßachse rhizomähnlich ausgebildet ist und schräg bis waagrecht liegt, ist sie bei *E. macrobolax* senkrecht orientiert. Dies führt zu einem schopfbäumähnlichen Aussehen (Tafel 29). Der bis zu 80 cm hohe "Stamm" besteht größtenteils aus sproßbürtigen Wurzeln, der Behaarung der Sproßachse und den Resten abgestorbener Blätter. Die Sproßachse ist an der Basis häufig bereits abgefällt, so daß die Pflanze nur noch auf einem Mantel aus sproßbürtigen Wurzeln steht. Bei *E. macrobolax* bildet die Blattrosette eine wassergefüllte Zisterne (Tafel 28). Aus dem jährlichen Zuwachs ergibt sich ein Alter von ca. 100 Jahren. (Die Schätzung geht davon aus, daß die Art nur einmal pro Jahr blüht und der zwischen den Infloreszenzen gemessene Längenzuwachs von ca. 0,5 bis 1 cm repräsentativ ist).

3.8 DER INFLORESZENZBAU DER XYRIDACEE XYRIS JUPICAI

In Abb. 26 ist der Aufbau des Köpfchenstandes von *Xyris jupicai* RICH. wiedergegeben.

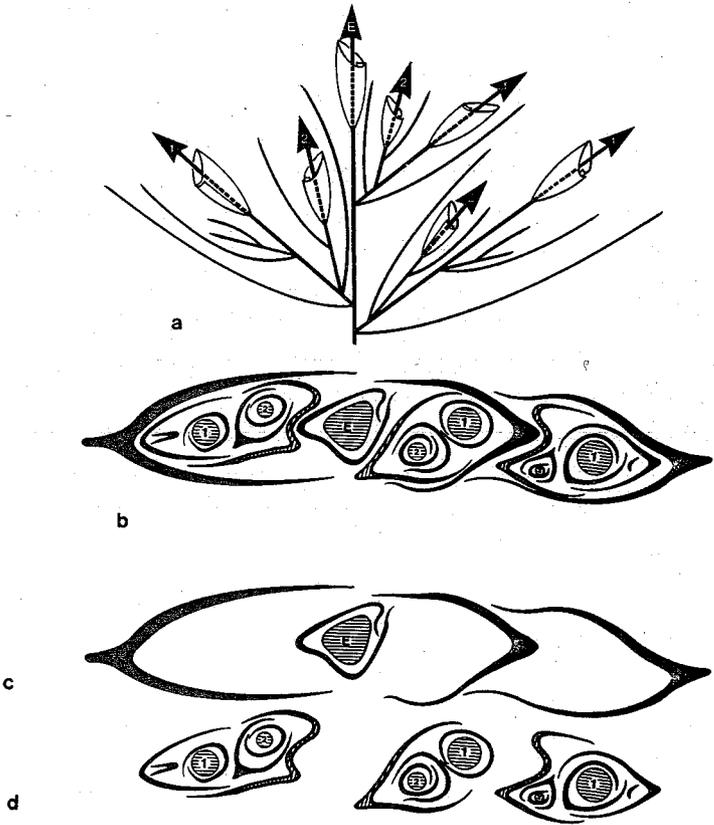


Abb. 26: In Fig. b ist der über dem Blattansatz geführte Querschnitt durch eine Rosette von *X. jupicai* abgebildet, darüber der schematische Aufriß der Pflanze. Das Endköpfchen der Hauptachse ist mit E, die Köpfchen, die Seitenachsen I. Ordnung abschließen mit 1 und diejenigen, die Seitenachsen II. Ordnung abschließen sind mit 2 bezeichnet. In Fig. c und d sind die Blätter der Hauptachse (c) und die Achselprodukte (d) getrennt gezeichnet.

Im Unterschied zu den Angaben bei RUHLAND (1930) wird das System auch hier von einem terminalen Köpfchen abgeschlossen, so daß eine auffallende Übereinstimmung zu vielen Eriocaulaceen besteht. Den seitlichen Köpfchen geht eine mehr oder minder große Anzahl von Laubblättern voraus. Die auch hier stets vorhandene Scheide ist offen. Die Innovationstriebe der Art bewurzeln sich sproßbürtig und bilden auf Grund der streng eingehaltenen distichen Blattstellung Gruppen von genau parallel stehenden Pflanzen.

3.9 DIE EINORDNUNG DER ERIOCAULACEEN-INFLORESZENZEN IN DIE VON TROLL GEGEBENE TYPOLOGIE DER INFLORESZENZEN

Die kleinsten, sich regelmäßig wiederholenden Blütenstandseinheiten der Eriocaulaceen sind die Köpfchen. Da diese generell offene Systeme darstellen, also nie eine Endblüte aufweisen, handelt es sich bei allen Eriocaulaceen-Blütenständen um polytele Synfloreszenzen. Man würde es sich jedoch zu einfach machen und weder der Sache noch der Zielsetzung TROLLs gerecht, wenn man das Kapitel mit dieser Einordnung abschließen würde.

Der Forderung TROLLs, die Infloreszenzen "auf den Aufbau des gesamten Vegetationskörpers zu beziehen und aus ihm heraus zu beurteilen" (TROLL 1964), wurde durch das Kapitel "Infloreszenzen" erst teilweise entsprochen. Der Bezug zum Gesamtaufbau wurde zwar berücksichtigt und es wurde auch deutlich gemacht, daß die heterothetischen Doppeltrauben als homologe Bauelemente betrachtet werden müssen; es wurde jedoch auch deutlich, daß das, was uns bei den einzelnen Arten als Köpfchenstand entgegentritt, durchaus von unterschiedlicher morphologischer Wertigkeit ist.

In den schematischen Darstellungen der Blütenstände der Eriocaulaceen ist mit E nicht eine Endblüte, sondern ein Endköpfchen bezeichnet. TROLL ist bei der Bearbeitung der Euphorbiaceen ähnlich verfahren. Er hat als Grundeinheit dieser Blütenstände das Cyathium angenommen und infolgedessen mit E das Endcyathium bezeichnet. Ersetzt man im Schema der Infloreszenz von *Paepalanthus catarinae* die Köpfchen durch Einzelblüten, so erhält man einen polytelen Blütenstand. Verfährt man ebenso bei *Eriocaulon megapotamicum*, so ist das Ergebnis ein monoteler Blütenstand. Das zeigt, daß die von TROLL beschriebenen und als polytel und monotel bezeichneten Gestaltungsverhältnisse auf einer höheren Organisationsstufe wiederholt werden. Es ist unzumutbar und im Rahmen des TROLL'schen Konzepts falsch, hier von polytelen und monotelen Köpfchenständen zu sprechen, da die Köpfchen stets endblütenlos und die Blütenstände damit

polytel sind. Die Analogie der Köpfchenstände zu polytelen und monotelen Blütenständen geht jedoch so weit, daß sogar der Übergang von Köpfchenständen, bei denen die Köpfchen wie die Blüten eines monotelen Blütenstandes angeordnet sind, zu Köpfchenständen, bei denen die Köpfchen wie die Blüten eines polytelen Blütenstandes angeordnet sind, genau so durch Racemisation und Truncation beschrieben werden kann, wie SELL (1976) dies für die Ableitung der Polytelie von der Monotelie getan hat.

Die andere zentrale Frage der Infloreszenzmorphologie, nämlich das Problem der Abgrenzung der Synfloreszenz, konnte am Beispiel der Eriocaulaceen nicht befriedigend gelöst werden. Während nach dem ursprünglichen Konzept TROLLs die Synfloreszenz (und damit die zu homologisierenden Blütenstandsabschnitte) nach bestimmten Regeln aufgefunden werden konnte (die Synfloreszenz entsprach entweder dem Jahrestrieb oder war durch die Aufeinanderfolge von Innovationszone, Hemmungszone, Bereicherungszone und Hauptfloreszenz gekennzeichnet), ist dieses relativ einfache Verfahren nach den späteren Untersuchungen von TROLL und WEBERLING nicht mehr ohne weiteres anwendbar. Die Entdeckung mehrjähriger Synfloreszenzen und "interkalärer Hemmungszonen"⁷ durch die genannten Autoren führte dazu, daß das Auffinden der Synfloreszenz nunmehr am Ende umfangreicher und schwieriger vergleichender Untersuchungen steht. Ausdruck dieser Problematik sind auch die derzeitigen Bemühungen um eine sachgerechte und widerspruchsfreie Fassung der Begriffe "sylleptisch", "proleptisch" und "cataleptisch" durch MÜLLER-DOBLIES und WEBERLING (im Druck).

Für die Eriocaulaceen ist zur Zeit eine eindeutige, für alle Arten der Familie gültige Abgrenzung der Synfloreszenz nicht möglich. Sicher ist lediglich, daß die Köpfchen und auch die heterothetischen Doppeltrauben (traubige Köpfchenstände) zu homologisieren sind. Obwohl die theoretischen Grundlagen für eine weitergehende typologische Betrachtung der Eriocaulaceen-Infloreszenz noch fehlen, wird deutlich, daß auf Grund der bisheri-

gen Ergebnisse so inhomogene Gruppierungen wie die Sektion Eupaepalanthus (umfaßt derzeit so unterschiedliche Infloreszenzen wie sie *P. tatei* und *P. caldensis* zeigen,) natürlicher gegliedert werden können.

4. ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der Variabilität der zur Bestimmung von Eriocaulaceen verwendeten Merkmale zeigt, daß der derzeitige desolate taxonomische Zustand der Familie eine direkte Folge der mangelhaften Kenntnis ihrer Morphologie ist. Im Einzelnen zeigte sich, daß

1. die Merkmale der Scheidenmündung allgemein zu hoch und vielfach falsch bewertet wurden (Kapitel 3.4)
2. die Blattspitze wesentliche und leicht zu erfassende Artmerkmale aufweist, die bisher völlig unberücksichtigt sind (Kapitel 3.7)
3. die Ausbildung der Narbe in der Gattung *Paepalanthus* als geteilte oder ungeteilte Narbe mit derselben Begründung zu einer Aufspaltung in zwei Gattungen führen sollte, mit der die Gattung *Leiothrix* von *Paepalanthus* abgespalten wurde (Kapitel 3.1)
4. der Verzweigungsmodus im Infloreszenzbereich zu einer natürlichen Unterteilung der Gattungen beitragen kann (Kapitel 3.5).

Die vorliegenden Untersuchungen geben erstmals einen Überblick darüber, wie Eriocaulaceen (vor allem größere Arten) gesammelt werden müssen, damit eine sinnvolle Auswertung des Herbarmaterials möglich ist. In diesem Zusammenhang wurde auch die Grundlage für eine dringend erforderliche neue monographische Bearbeitung geschaffen. Nur im Rahmen einer neuen Monographie ist es auch möglich, die teilweise zahlreichen Synonyme zu prüfen und die nach den geltenden Nomenklaturregeln gültigen Namen der untersuchten Arten festzustellen. Vorerst ist der Vergleich mit Herbarmaterial (wo möglich Typus-Belege) die einzige aber eben doch nicht voll befriedigende Bestimmungsmöglichkeit.

Auch in der Frage der Stellung der Eriocaulaceen innerhalb der "Farinosae" ENGLERS konnte ein Fortschritt erzielt werden. Die

auffallende Übereinstimmung im Infloreszenzbau von *Xyris jupicai* mit verschiedenen Eriocaulaceen-Arten darf jedoch nicht überbewertet werden, da der Vergleich mit anderen Familien der Farinosae mindestens teilweise noch aussteht. Es steht jedoch fest, daß die Appendices der Paepalanthoideae nicht mit ähnlichen Bildungen der Xyridaceen-Gattung *Abolboda* (verschiedentlich als eigene Familie von den Xyridaceen abgespalten, ohne daß jedoch die enge Beziehung zu den Xyridaceen abgestritten oder gar eine entsprechende Beziehung zu einer anderen Familie hergestellt wird) homologisiert werden dürfen.

Ob die Reihenfolge der Ausgliederung von Krone und Androeceum bei *Paepalanthus tatei* als Hinweis auf eine Verwandtschaftsbeziehung zu den Commelinaceen betrachtet werden darf, erscheint mindestens so lange fraglich, wie die anderen Familien der Farinosae nicht in diesem Punkt näher untersucht sind.

Die im Kapitel 3. dargestellten Beobachtungen zur Frage des "tertiären Vegetationspunkts" und der sogenannten eingeschalteten Blätter lassen vermuten, daß die Familie der Eriocaulaceen auch einige Arten umfaßt, die in besonderem Maße als Versuchspflanzen für physiologische Fragestellungen geeignet sind.

ANMERKUNGEN

- 1 "Außerdem möchte ich noch folgende Beobachtung aus den Tropen dreier Kontinente anführen, die zur Klärung der Streitfrage beitragen können: Träufelspitzen an Herbarexemplaren feststellen zu wollen, ist müßig. Die Beobachtung am natürlichen Standort zeigt, daß es viele spitz ausgezogene Blätter gibt, die - solange das Blatt voll funktionsfähig ist - steil nach oben gerichtet sind, so daß die Form der Spitze nichts mit Wasserablauf zu tun haben kann." (V. VARESCHI: Vegetationsökologie der Tropen, Ulmer 1980, Stuttgart)
- 2 Die vier abgebildeten Stadien stammen aus vier aufeinanderfolgenden Blattachsen ein und derselben Pflanze. Die obige Beschreibung ist insofern bereits eine Interpretation, als in Wahrheit nicht die Ontogenie einer Infloreszenz beschrieben wird, sondern eine Rekonstruktion aus verschiedenen Stadien verschiedener Infloreszenzen dargestellt ist. Dieses Verfahren ist nur dann unbedenklich, wenn keine oder eine in bezug auf die Argumentationsweise unwesentliche Variabilität vorliegt. Bei *P. planifolius* schwankt die Anzahl der Köpfchen pro Schaft lediglich zwischen 7 und 15. Diese Variabilität ist jedoch für die entscheidenden Kriterien bedeutungslos.
- 3 Das Stetigkeitskriterium lautet: "Selbst unähnliche und verschieden gelagerte Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn zwischen ihnen Zwischenformen nachweisbar sind, so daß bei Betrachtung zweier benachbarter Formen die unter 1 bzw. 2 angegebenen Bedingungen erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Strukturen entnommen sein oder echte systematische Zwischenformen sein." (REMANÉ 1956, S. 58) Bei den von mir beschriebenen Zwischenformen handelt es sich ganz offensichtlich nicht um systematische Zwischenformen. Sie sind zwar "der Ontogenie der Strukturen entnommen", aber nicht in dem Sinn, in dem REMANÉ dies hier aufgefaßt haben möchte. Seine Beispiele belegen, daß er hier nur Zwischenformen für verwendbar hält, die regelmäßig in der Ontogenie auftreten, also keine Teratologica. Die oben genannten Zwischenformen geben ein relatives Maß für den Spielraum einer Abänderung. Sie erhöhen damit die Wahrscheinlichkeit (= Hypothesenwahrscheinlichkeit im Sinne POPPERS) für die aufgezeigte Ableitung. Es ist eine Besonderheit solcher Zwischenformen, daß sie nur zur Bestätigung und nicht zur Widerlegung herangezogen werden (können?).
- 4 Ich bin der Meinung, daß es bei geometrischen Überlegungen dieser Art durchaus nützlich sein kann, von einem "Vegetationspunkt" zu sprechen, auch wenn es in Wirklichkeit nur ein Scheitelmeristem und keinen Vegetationspunkt gibt. Die Physik arbeitet ja auch mit dem "Massenpunkt" bzw. "Schwerpunkt" und ist sich darüber im Klaren, daß dies nur ein ge-

dachter Punkt ist. Während die Physik den Begriff "Massenpunkt" definiert und auf die klassische Mechanik beschränkt hat, versucht die Botanik den Begriff "Vegetationspunkt" auch dort zu eliminieren, wo er nützlich wäre.

- 5 Üblicherweise spricht man in solchen Fällen von "in sehr rascher Folge ausgegliederten Blättern" oder ähnlich. Aus dem bereits Gesagten (Anmerkung 2) ergibt sich jedoch, daß solche Aussagen grundsätzlich auf der Basis morphologischer Untersuchungen nicht möglich sind; es geht jedoch auch nur um die Feststellung einer unterschiedlichen zeitlichen Korrelation verschiedener Wachstums- und Differenzierungsvorgänge am Vegetationsscheitel.
- 6 Es ist hier eine zeitliche Aussage beabsichtigt. Die Köpfchen der *Platycaulon*-Infloreszenz blühen alle gleichzeitig auf. Bei anderen Sippen überlappt sich die Blühdauer verschiedener Köpfchen mehr oder weniger deutlich, aber nie vollständig.
- 7 Der Begriff "interkalare Hemmungzone" ist etwas unglücklich gewählt, da ja auch die eigentliche Hemmungzone nicht an einem Ende, sondern interkalar ausgebildet ist. Mit "interkalar" ist im vorliegenden Fall "innerhalb der Bereichszone" gemeint. Auch der Begriff "Hemmungzone" führt gelegentlich zu Mißverständnissen. Mit "Hemmung" im morphologischen Sinn wird lediglich bezeichnet, daß an einer Stelle nichts geschieht. Daß es sich dabei um zwei generell verschiedene Fälle, nämlich um das Vorhandensein eines Hemmstoffes oder um das Fehlen eines Wuchsstoffes handeln kann, ist für die Morphologie im Gegensatz zur Physiologie unwesentlich. Obwohl der Begriff "Hemmung" noch nicht die Vieldeutigkeit des Adjektivs "genetisch" erreicht hat (ob morpho-, onto-, phylo-, cyto- oder genetisch im Sinne der klassischen Vererbungslehre gemeint ist, läßt sich oft nur schwer ermitteln,) sollte jedoch auf eine möglichst widerspruchsfrei und vorurteilsfreie Terminologie Wert gelegt werden.
- 8 Als Vegetationsscheitel wird hier der morphologisch undifferenzierte Bereich bezeichnet. Sein geometrischer Mittelpunkt ist der Vegetationspunkt. Die Scheitelregion umfaßt dann neben dem Vegetationsscheitel **noch die nicht fertig ausdifferenzierten, ohne Präparation nicht sichtbaren Blattanlagen.**

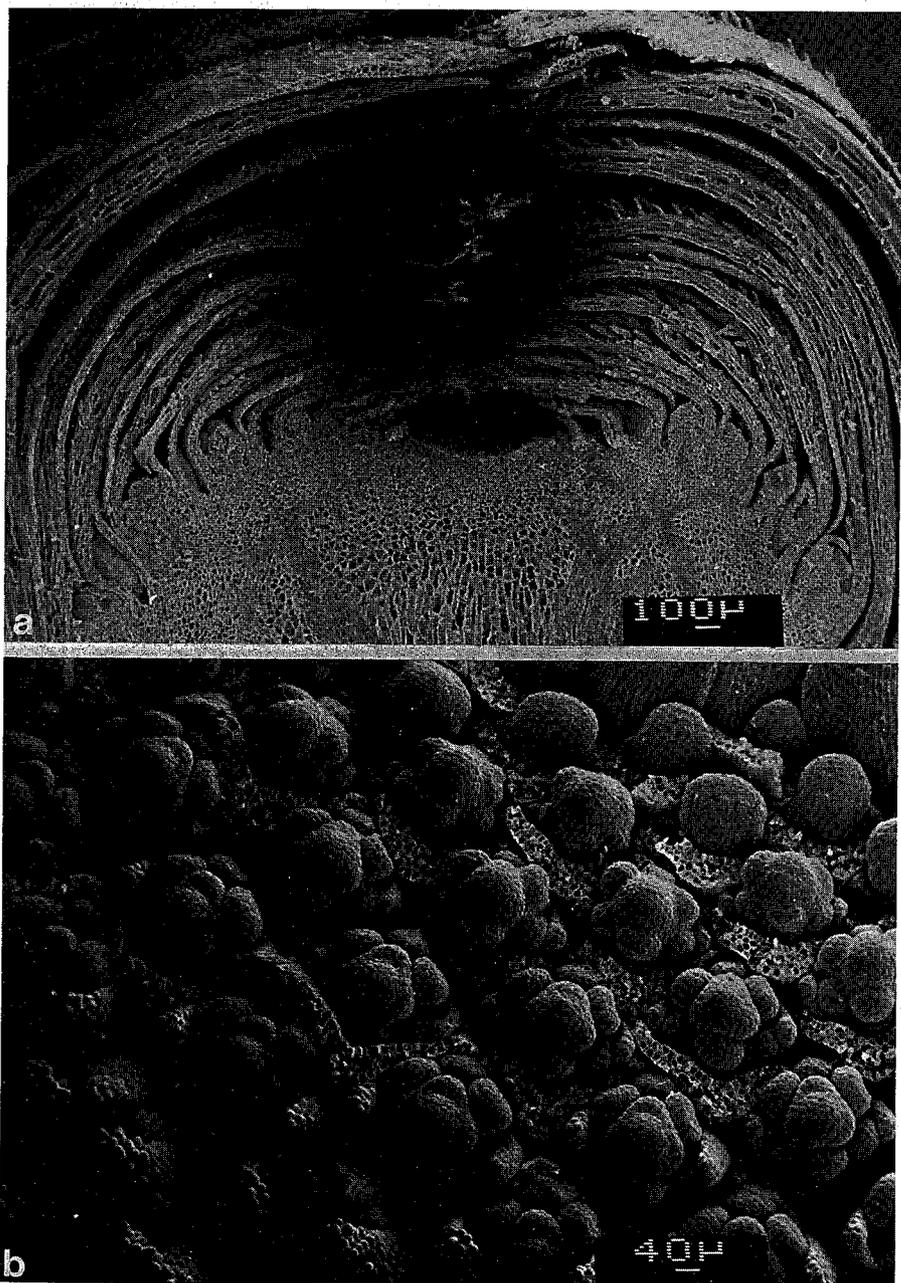
LITERATURVERZEICHNIS

- BONGARD, H. G. (1832 - 1838): Essai monographique sur les espèces d'Eriocaulon du Brésil. Suite I - III. Memoires de l'Acad. de Saint Petersburg VI sér. sc. math. phys. et nat.
- BRIGGS, B. G., JOHNSON, L. A. S. (1982): Inflorescences - a further comment. Austr. Syst. Bot. Soc. (ASBS), Newstetter Nr. 30: 57 - 59
- CARUEL, T. (1868): La structure florale et les affinités des Eriocaulonées. Memoires de la Soc. imp. nat. de Cherbourg Tome XIV (2me Série - Tome IV): 5 - 16
- CHODAT, R., HASSLER, E. (1903): Plantae Hasslerianae. Eriocauloneae (det. Ruhland). Bull. de l'Herbier Boissier 11, sér. 2, pp. 1033 - 1034
- CRONQUIST, A. (1981): An integrated System of Classification of Flowering Plants. New York, Columbia University Press
- DAHLGREN, R. M. T. (1980): A revised system of classification of the angiosperms. Bot. J. of the Linnean Soc. 80: 91 - 124
- ECKARDT, T. (1964): Die natürliche Verwandtschaft bei den Blütenpflanzen. Umschau 64: 496 - 502
- (1964): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. Phytomorphology 14 1
- EICHLER, A. (1875/78): Blütendiagramme, 2 Bde, Leipzig
- FROEBE, H. A. (1982): Homologiekriterien oder Argumentationsverfahren? Ber. Dt. Bot. Ges. 95: 19 - 34
- HAGEMANN, W. (1973): Typologie und Phylogenie. Aufs. u. Red. senckenb. naturf. Ges. 24: 47 - 61
- (1975): Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktion. Bot. Jb. Syst. 96 1 - 4: 107 - 124
- (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Bot. Jb. Syst. 90: 297 - 413
- (1980): Vergleichende Morphologie des Vegetationskörpers einschließlich der Blüten. Fort. Bot. 42: 37 - 54
- HAMANN, U. (1961): Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosen. Willdenowia 2 5
- (1962): Weiteres über den Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der "Farinosae". Willdenowia 3: 169 - 207

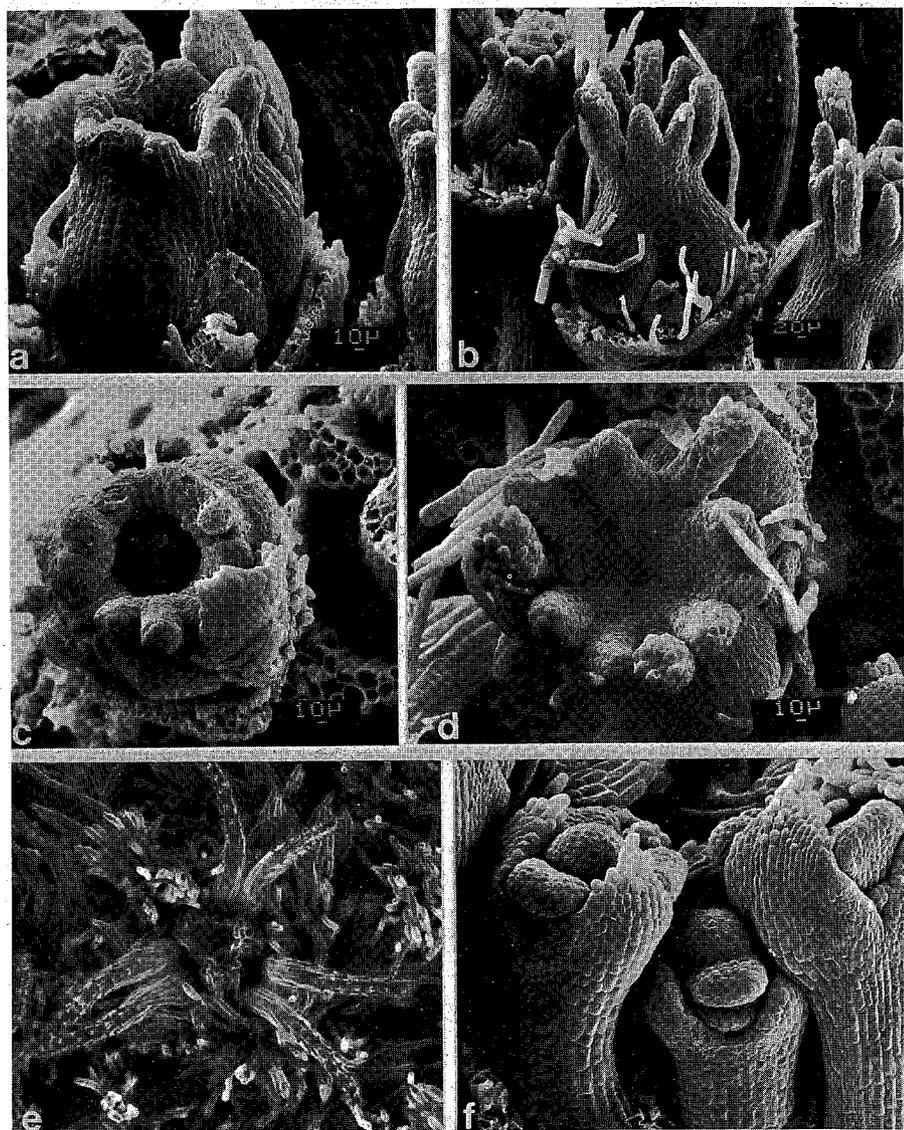
- HARTL, D. (1957): Die Pseudosympetalie von *Correa speciosa* (Rutaceae) und *Oxalis tubiflora* (Oxalidaceae). Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz
- HERZOG (1931): Fedde, Repert. XXIX, 210
- HESS, H. (1955): Zur Kenntnis der Eriocaulaceen von Angola und dem unteren Belgischen Kongo. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 65: 115 - 204
- (1955): Über einige afrikanische Arten der Gattungen Eriocaulon und Syngonanthus aus dem Bot. Museum der Universität Zürich. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 65
- HIERONYMUS, G. (1888): Eriocaulaceae. In ENGLER/PRANTL "Die natürlichen Pflanzenfamilien", II. Teil, 4. Abteilung, Leipzig
- HOFMEISTER, W. (1868): Allgemeine Morphologie der Gewächse. - Handbuch der physiologischen Botanik Bd. 1, Leipzig, Engelmann
- IHLENFELDT, H. (1971): Über ontogenetische Abreviation und Zeitkorrelationsänderung und ihre Bedeutung für Morphologie und Systematik. Ber. Dt. Bot. Ges. 84 3/4: 91 - 107
- (1971): Gedanken zu einem zeitgemäßen Konzept der vergleichenden Morphologie in der Botanik. Ber. Dt. Bot. Ges. 84 3/4: 131 - 138
- KOERNICKE, F. (1821): Eriocaulaceae. In MARTIUS, Flora Brasiliensis II/1, München
- KÜSTER, E. (1952): Über die Verbänderungen. pp. 289 - 295
- KUNTH, C. S. (1841): Eriocaulaceae. Enumeratio plantarum Bd. 3, Stuttgart/Tübingen
- MARTIUS, C. P. von (1835): Die Eriocaulaceae als selbständige Pflanzenfamilie, aufgestellt und erläutert. Nova Acta Acad. nat. car.
- MATTFELD (1938): Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. Ber. Dt. Bot. Ges. LVI 2
- MOLDENKE, H. N. (1939): *Pepalanthus tatei* MOLD. (Diagnose. In GLEASON/KILLIP: Flora of Mount Auyun Tepai. Brittonia 3: 158 - 159
- (1937): Eriocaulaceae. North American Flora 19 1: 17-50
- (1937): *Paepalanthus costaricensis*. In: Flora of Costa Rica. Publ. Field Columbian Mus. 18 Bot. Ser.
- (1951): *Carptotepala* (Diagnose). Fieliana, Bot., XXVIII Nr. I, 114
- (1957): Mem. N.Y. Bot. Gard. IX, 413
- (1977): Additional notes on the Eriocaulaceae. Part 73. Phytologia 37 1; 22 - 58
- /SMITH, L. B. (1976): Eriocaulaceae. In: Flora Illustrata Catarinense, Fasc. Erio

- MONTEIRO- SCANAVACCA, W. R./MAZZONI, S. C. (1976): Reprodução vegetativa a partir da inflorescência in Eriocaulaceae. Bol. Bot., Univ. S. Paulo 4: 61 - 72
- (1976): Origem do brotamento em inflorescência de *Leiothrix fluitans* (MART.) RUHL. (Eriocaulaceae). Bol. Bot., Univ. S. Paulo 4: 23 - 30
- (1976): Aspectos morfológicos em ápices de inflorescências de Eriocaulaceae. Bol. Bot., Univ. S. Paulo 4: 23-30
- (1978): Embryological studies in *Leiothrix fluitans* (MART.) RUHL. (Eriocaulaceae). Revta. brasil. Bot. 1: 59-64
- /Giulitti, A. M./de MORALES-CASTRO, M. (1979): Hairs on reproductive organs of some Eriocaulaceae and their taxonomic significance. Bol. Bot., Univ. S. Paulo 7: 43 - 59
- PARKIN (1914): The Evolution of the Inflorescence. J. Lin. Soc. Bot. 42: 511 - 563
- POULSEN, V. A. (1888): Anatomiske Studier over Eriocaulaceerne. N. F. V. M.: 221 - 386
- RAMASWAMY, N. S. / AREKAL, G. D. (1982): Embryology of *Eriocaulon xeranthemum* MART. (Eriocaulaceae). Acta Bot. Neerl. 31 1/2: 41 - 54
- REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig
- RONTE, H. (1891): Beiträge zur Kenntnis der Blütengestaltung einiger Tropenpflanzen. Flora LXXIV: 517
- ROTH, J. (1959): Histogenese und morphologische Deutung der Kronblätter von *Primula*. Bot. Jb. 79 1: 1 - 16
- (1962): Histogenese und morphologische Deutung der Kronblätter von *Armeria*. Portugaliae Acta Biol. Sér. A, VI 3/4 pp. 211 - 230
- RUHLAND, W. (1903): Eriocaulaceae. In: A. ENGLER (Hrsg.): Das Pflanzenreich, 13. Heft (IV. 30). Reprint 1966
- (1930): Xyridaceae. In: ENGLER-PRANTL Natürliche Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig 1930
- (1930): Eriocaulaceae. In: ENGLER-PRANTL Natürliche Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig 1930
- SANDT (1925): Zur Kenntnis der Beiknospen. Bot. Abhandlungen 7
- SCHAEPPPI, H. (1945): Über korb förmige Infloreszenzen. Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene, Ergänzungsband zu XX
- SELL, Y. (1976): Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. Rev. gén. Bot. 83: 247 - 267

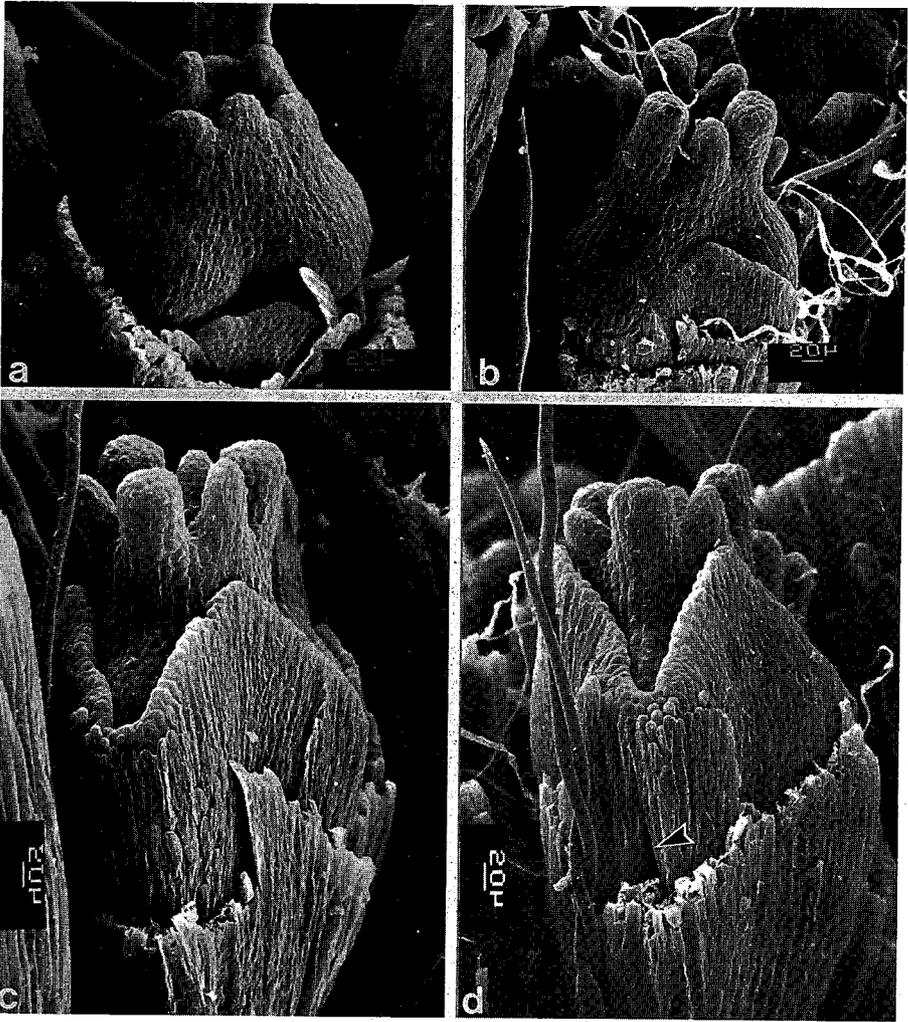
- SILVEIRA, A. (1928): Eriocaulaceae. In: *Floralia Montium* 1: 1 - 426
- SMITH, L. B. (1937): *Comanthera linderi* SMITH. *Contrib. Gray. Herb. n. s.* CXVII 38
- SMITH, L. B. (1962): Origins of the Flora of southern Brasil. *Contrib. U. S. National Herb.* 35: 215 - 249
- SMITH, R. W. (1910): The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. *Botanical Gazette* 49: 281 - 289
- STÜTZEL, T. (1981): Zur Funktion und Evolution köpfchenförmiger Blütenstände, insbesondere der Eriocaulaceen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 56: 439 - 468
- /WEBERLING, F. (1982): Untersuchungen über Verzweigung und Infloreszenzaufbau von Eriocaulaceen. *Flora* 172: 105 - 112
- TROLL, W. (1962): Über die "Prolificität" von *Chlorophytum comosum*. Beitrag zur Kenntnis einer Goethe-Pflanze. *Neue Hefte zur Morphologie* 4
- (1964): *Die Infloreszenzen* Bd. 1. Fischer, Stuttgart
- (1969): *Die Infloreszenzen* Bd. II/1. Fischer, Stuttgart
- UHLARZ, H./WEBERLING, F. (1977): Ontogenetische Untersuchungen an *Cordia verbenacea* D.C. (Boraginaceae), ein Beitrag zur Kenntnis der Syndesmien. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 90: 127 - 134
- VARESCHI, V. (1980): *Vegetationsökologie der Tropen*. Ulmer, Stuttgart
- WEBERLING, F. (1971): Die Bedeutung der Infloreszenzmorphologie für die Systematik. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 84 3/4: 179 - 181
- (1982): Current problems of modern inflorescence morphology. *Austr. Syst. Bot. Soc. (ASBS) Newletter* 30: 5 - 21
- WINKLER, S. (1980): Ursachen der Verbreitungsmuster einiger Bromeliaceae in Rio Grande do Sul (Südbrasilien). *Flora* 170: 371 - 393



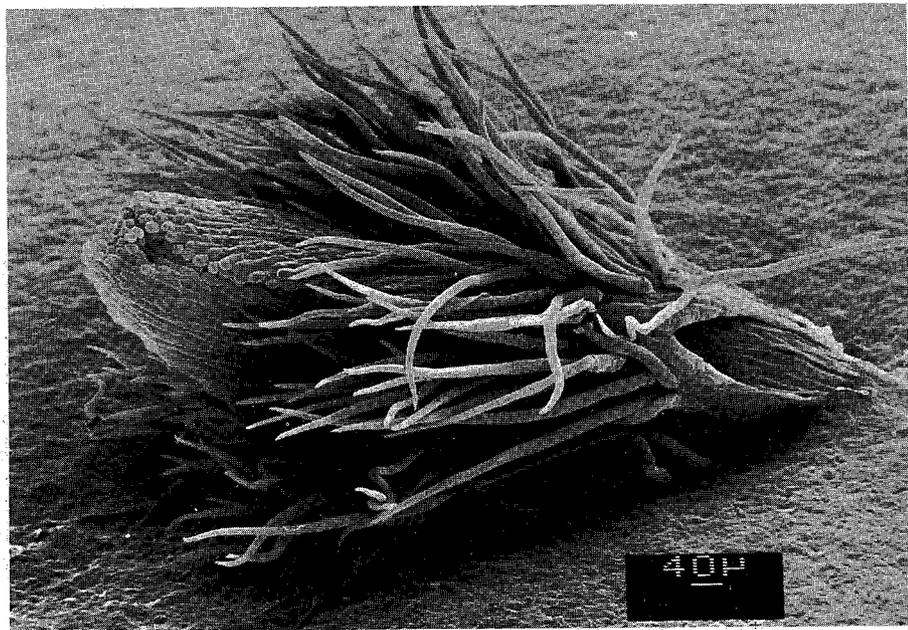
Tafel 1 *Eriocaulon megapotamicum*. In der Gattung *Eriocaulon* werden die Blütenanlagen bis zur Anthese von den Brakteen überdeckt (a). Die Ausgliederung des Kelches beginnt mit den beiden lateralen Sepalen (b).



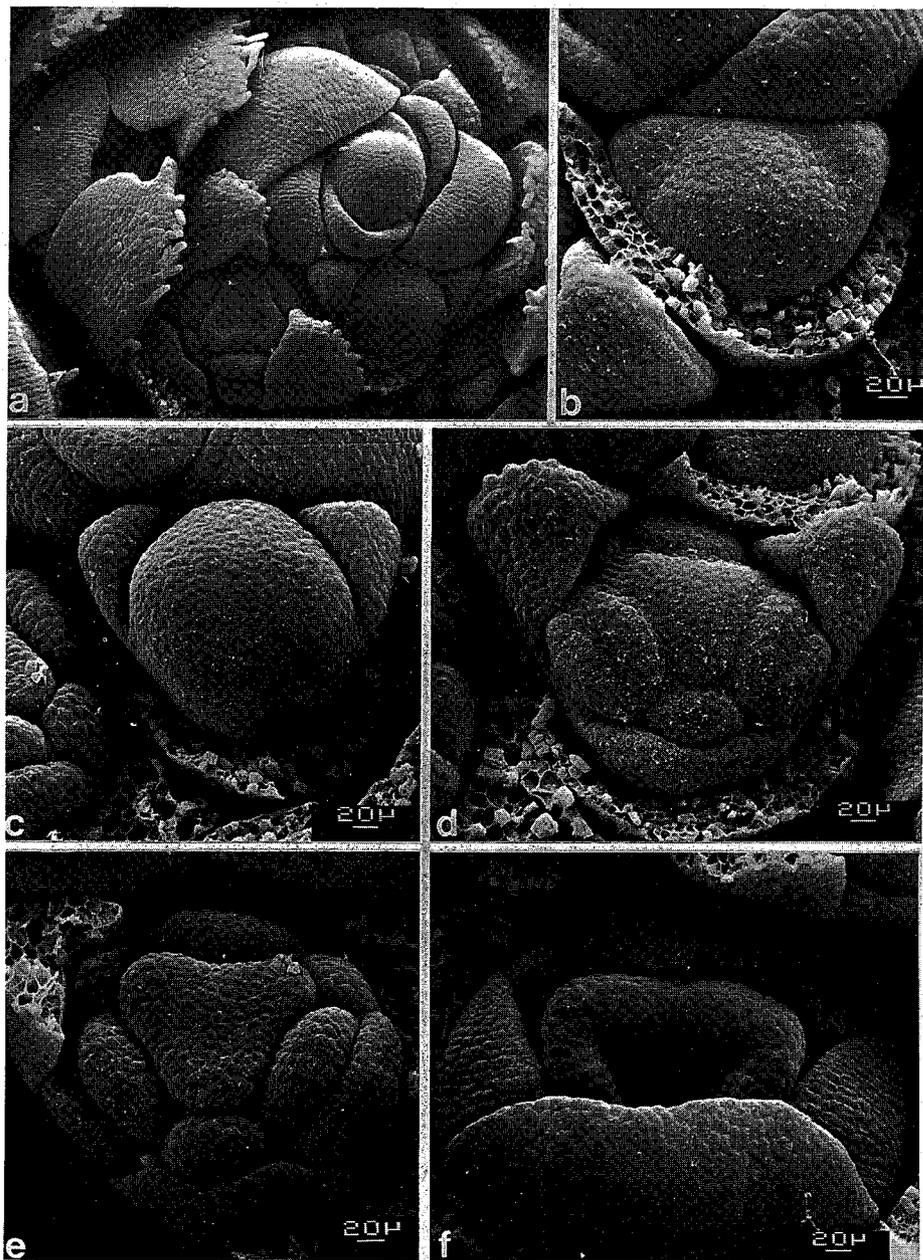
Tafel 2 a - e *Paepalanthus tatei*; Entwicklung von Drüsen und Kommissuralnarben (Appendices und Narben sensu RUHLAND 1903). f Die Krone wird nach dem Androeceum ausgegliedert und entsteht aus eigenen, freien Primordien.



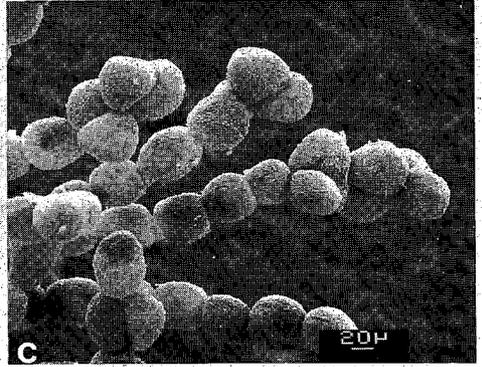
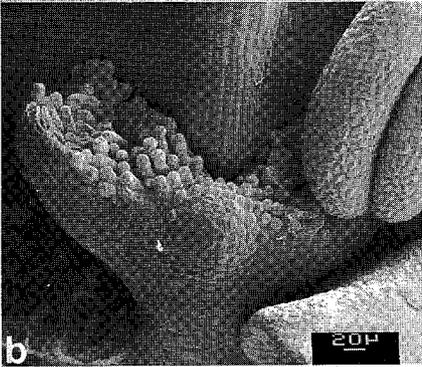
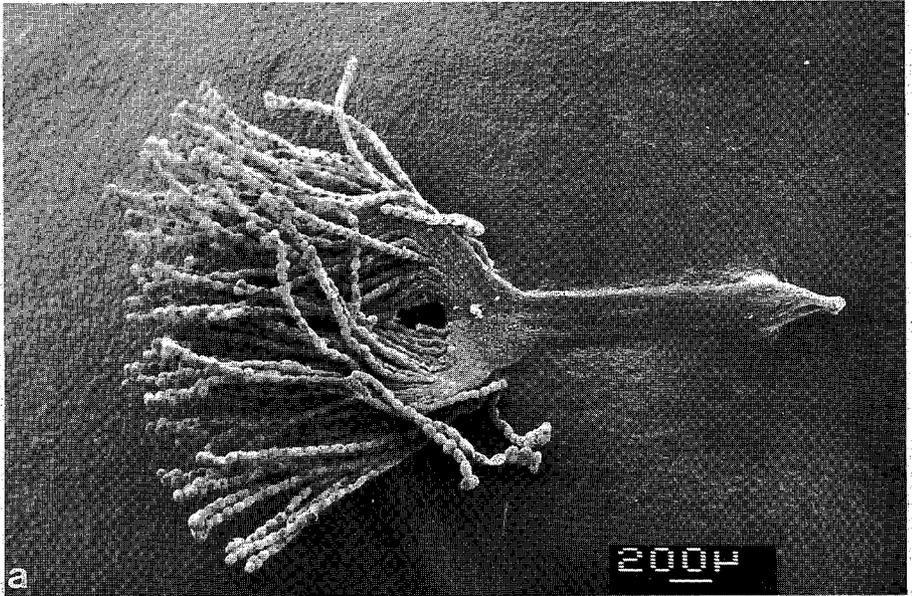
Tafel 3 *Syngonanthus caulescens*; Entwicklung der weiblichen Blüte. Die Kronblätter sind zunächst nur als kurze Schuppen unter dem Gynoeceum zu erkennen (a). Durch Meristemincorporation und Meristempfision bildet sich ein geschlossener Kronsaum (b), der das ganze Gynoeceum umgibt. Durch basiplastes Wachstum wird zunächst eine sympetale Krone gebildet (c). Erst der später gebildete Teil ist wieder primär frei (d, siehe Pfeil). (Fertige Blüte s. Abb. 8.)



Tafel 4 *Syngonanthus caulescens*; weibliche Blüte kurz vor der Anthese. Die eigenartige Ausbildung der Krone mit freien Kronblattzipfeln und freier Kronblattbasis aber kongenitaler Verwachsung in der Mitte ist deutlich zu erkennen.

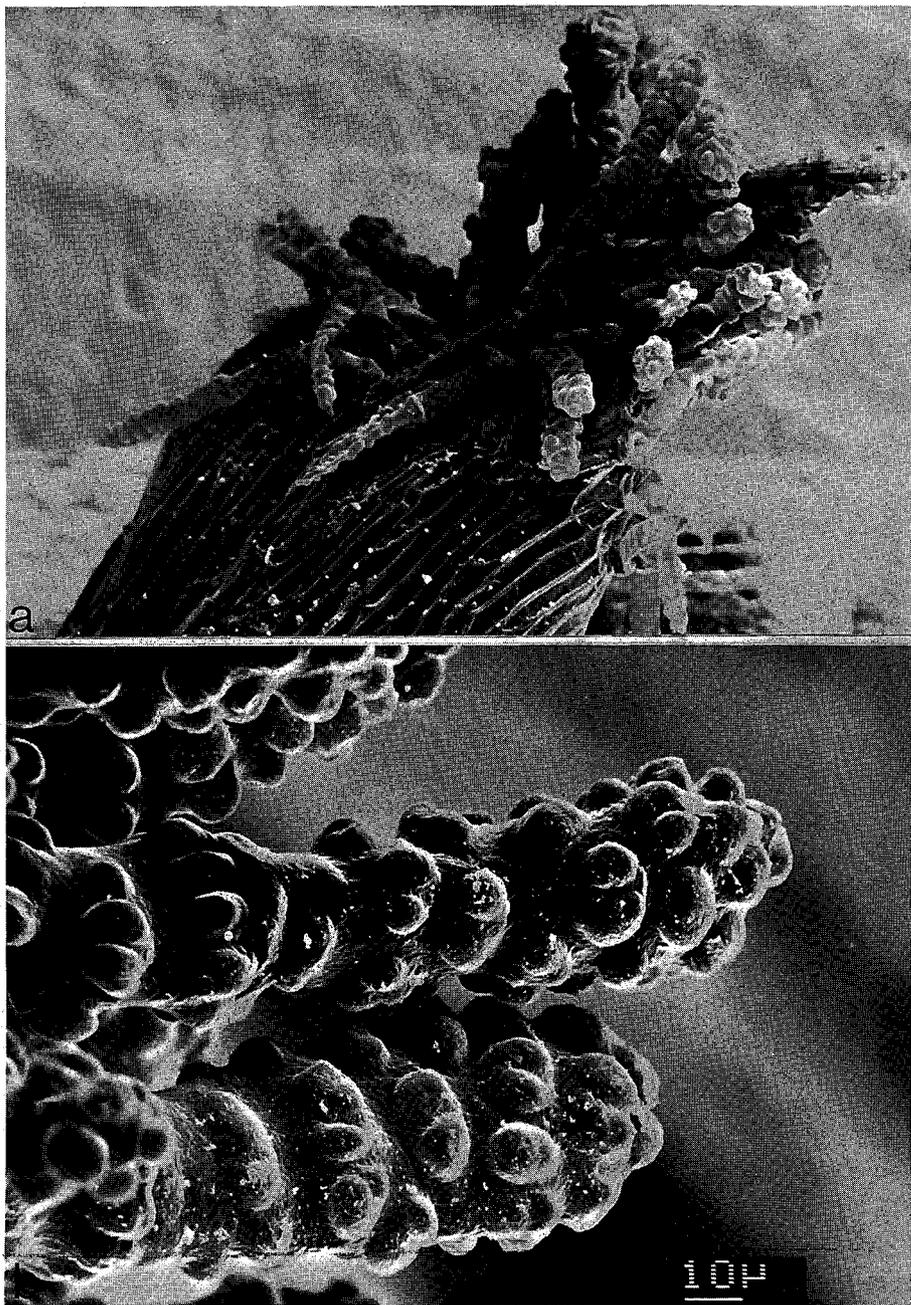


Tafel 5 *Xyris jupicai* RICH. a Junges Köpfchen, Brakteen teilweise entfernt. b, c Die Ausgliederung der Kelchblätter beginnt mit den beiden seitlichen. d, e Stamina und Kronblätter entstehen durch Aufspaltung einer zunächst einheitlichen Anlage. f Das mediane Kelchblatt schiebt sich unter die seitlichen und hüllt die Blüte ein.

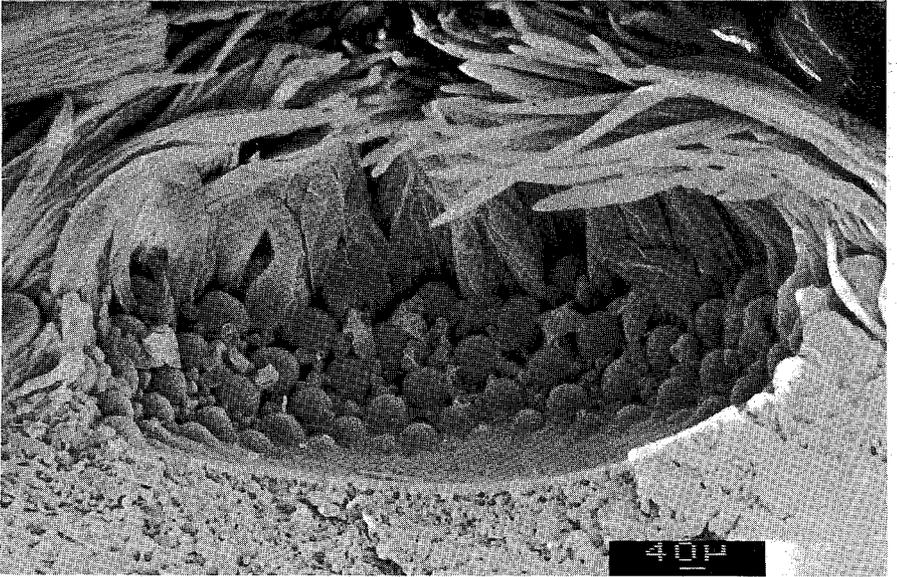
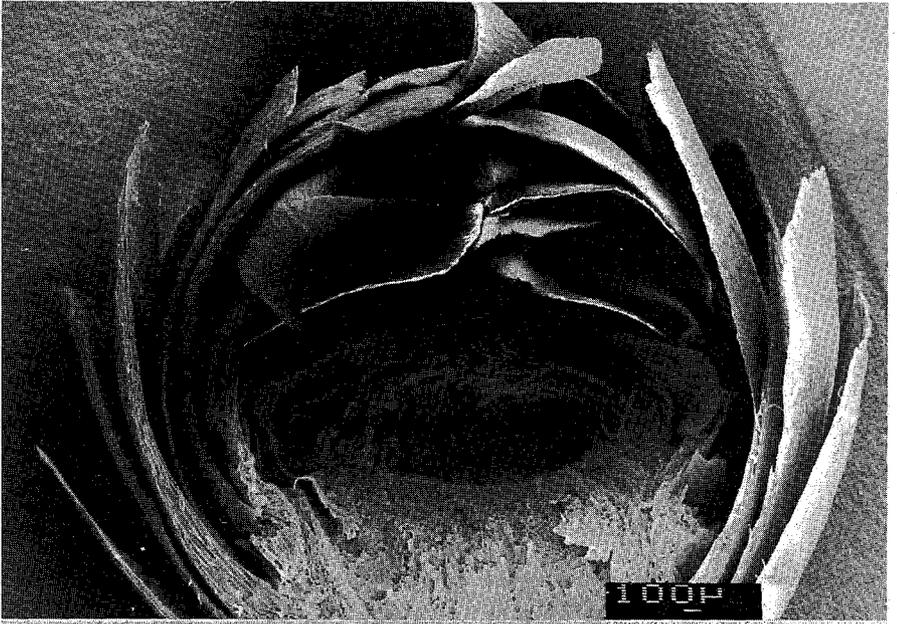


Tafel 6

Xyris jupicai RICH.. Der episepale Staubblattkreis entwickelt sich zu pinselförmigen Staminodien. (a). Die Anlage untergliedert sich dabei in einen linken und einen rechten Teil. Diese werden wiederum jeweils in einen inneren und einen äußeren Teil aufgeteilt (b). Die Pinselhaare sind perlschnurartig und mehrzellig verzweigt (c).

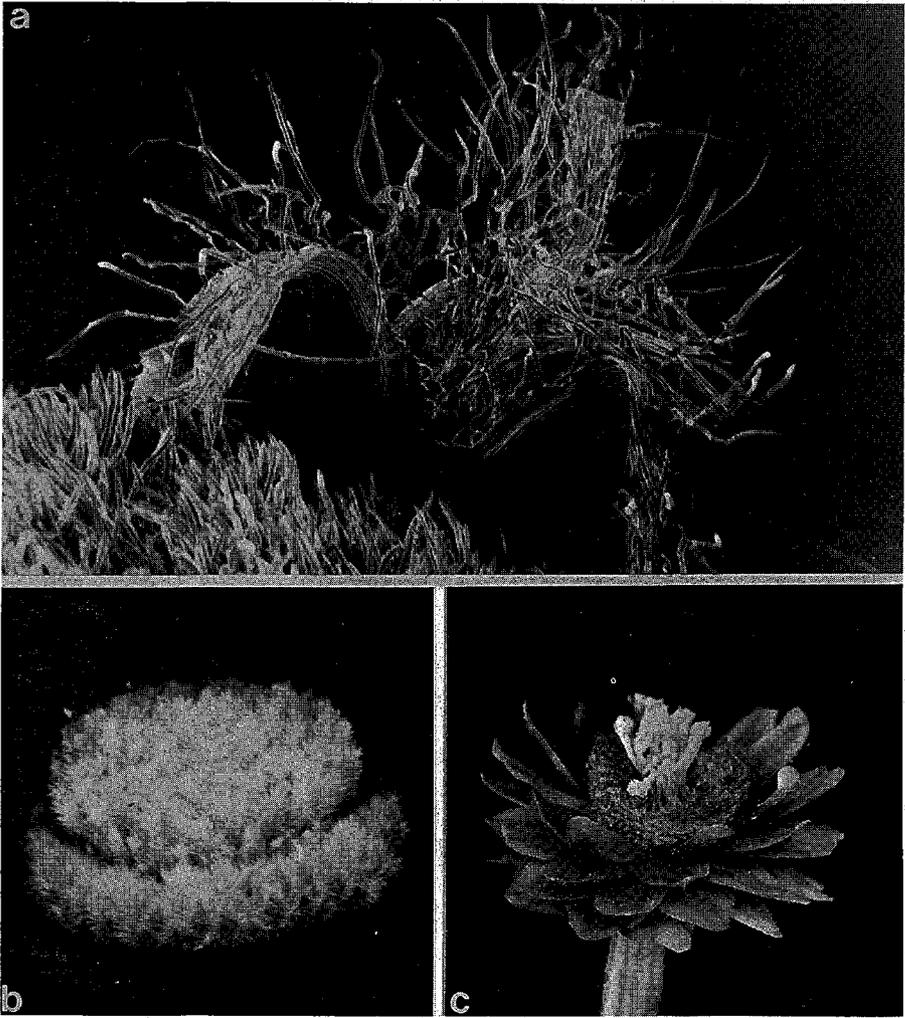


Tafel 7 *Paepalanthus caldensis* MALME; die Haare des Kelches sind auf die Kelchblattspitze konzentriert (a). Die einzelnen Zellen der mehrzellig unverzweigten Haare weisen knotige Verdickungen auf (b).



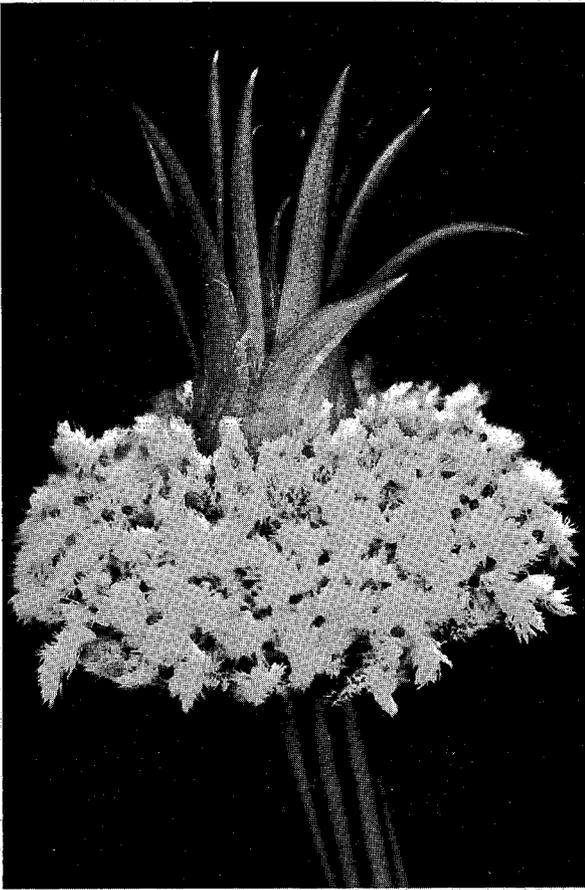
Tafel 8

Syngonanthus chrysanthus. Wie bei den meisten *Syngonanthus*-Arten haben nur die Blüten ein Tragblatt, auf die in den Kontaktparastichen nach außen keine Blüte mehr folgt. Die inneren Blüten werden später völlig von Haaren eingehüllt.



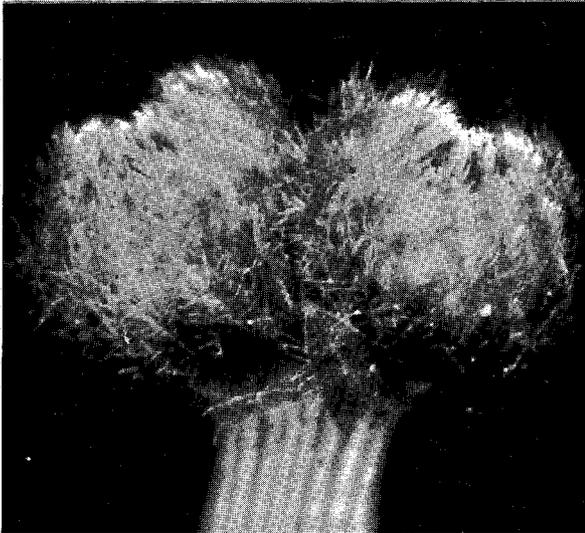
Tafel 9

Verschiedene Formen der Samen- bzw. Fruchtverbreitung bei *Paepalanthus tatei* (a), *Leiothrix flavescens* (b) und *Eriocaulon megapotamicum* (c).



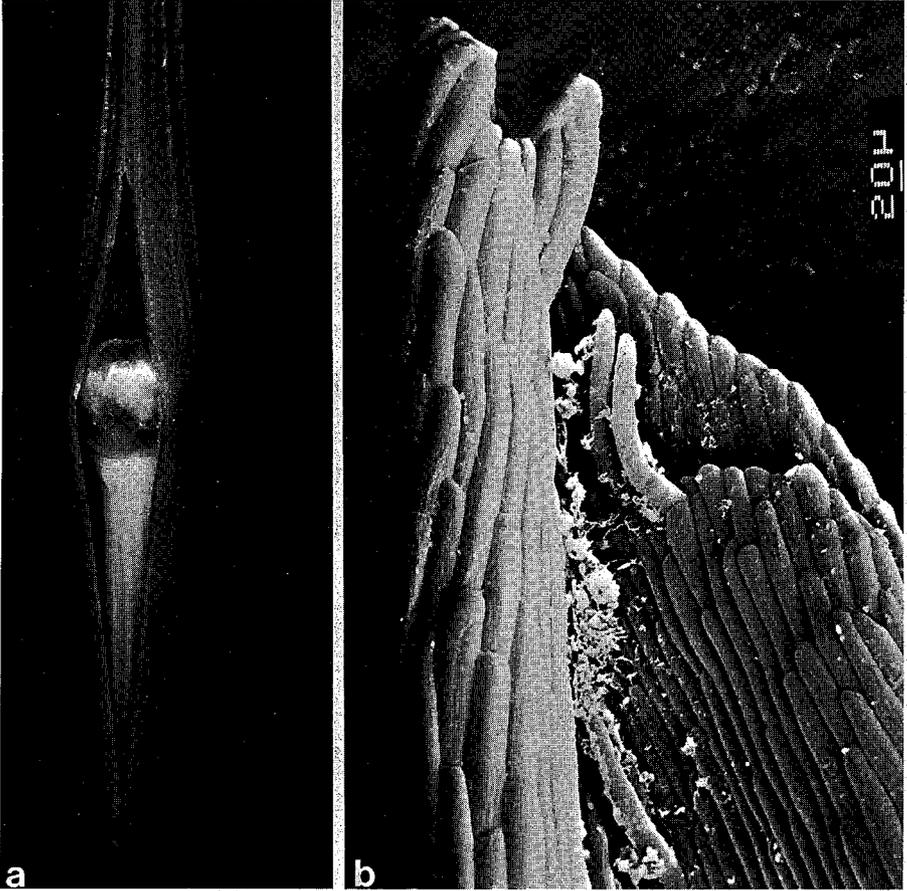
Tafel 10/I

Eriocaulon fenestratum; proliferierendes Köpfchen.

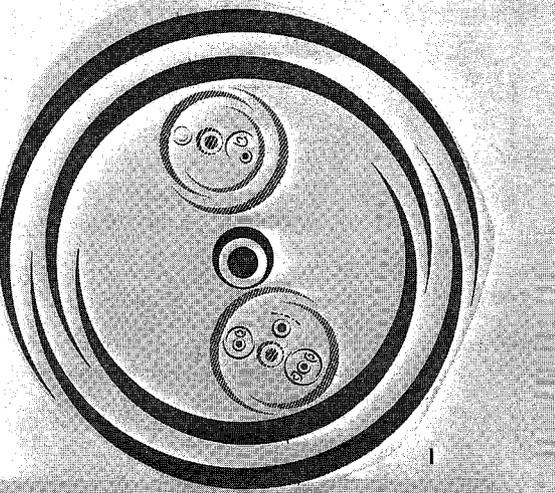
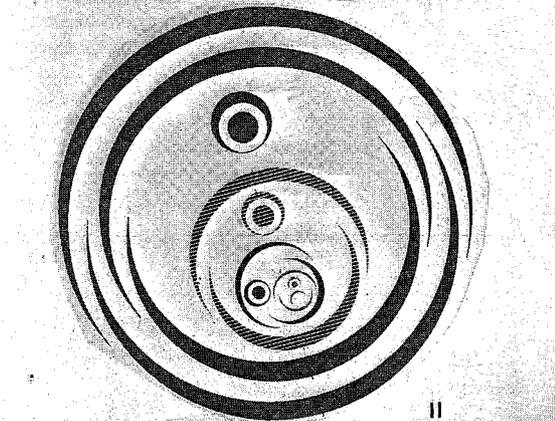
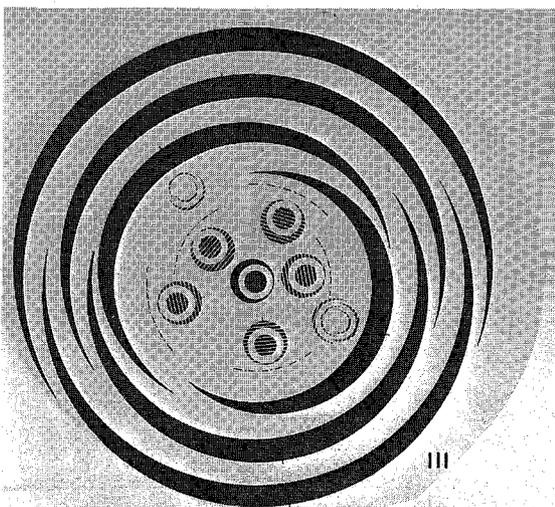
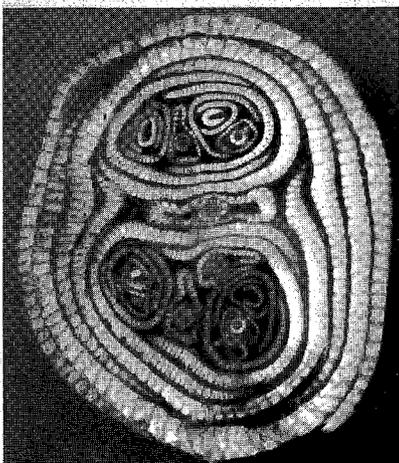
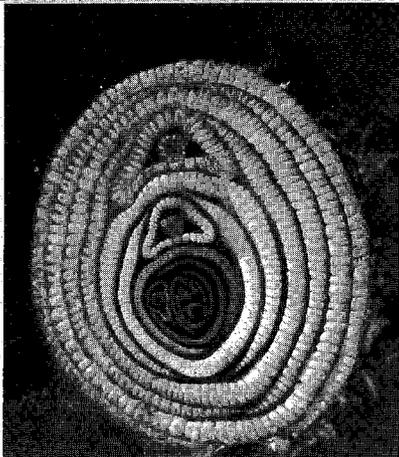
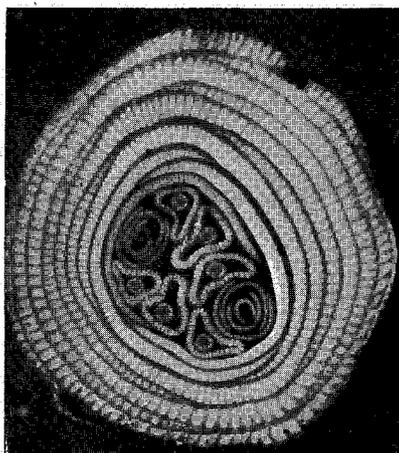


Tafel 10/II

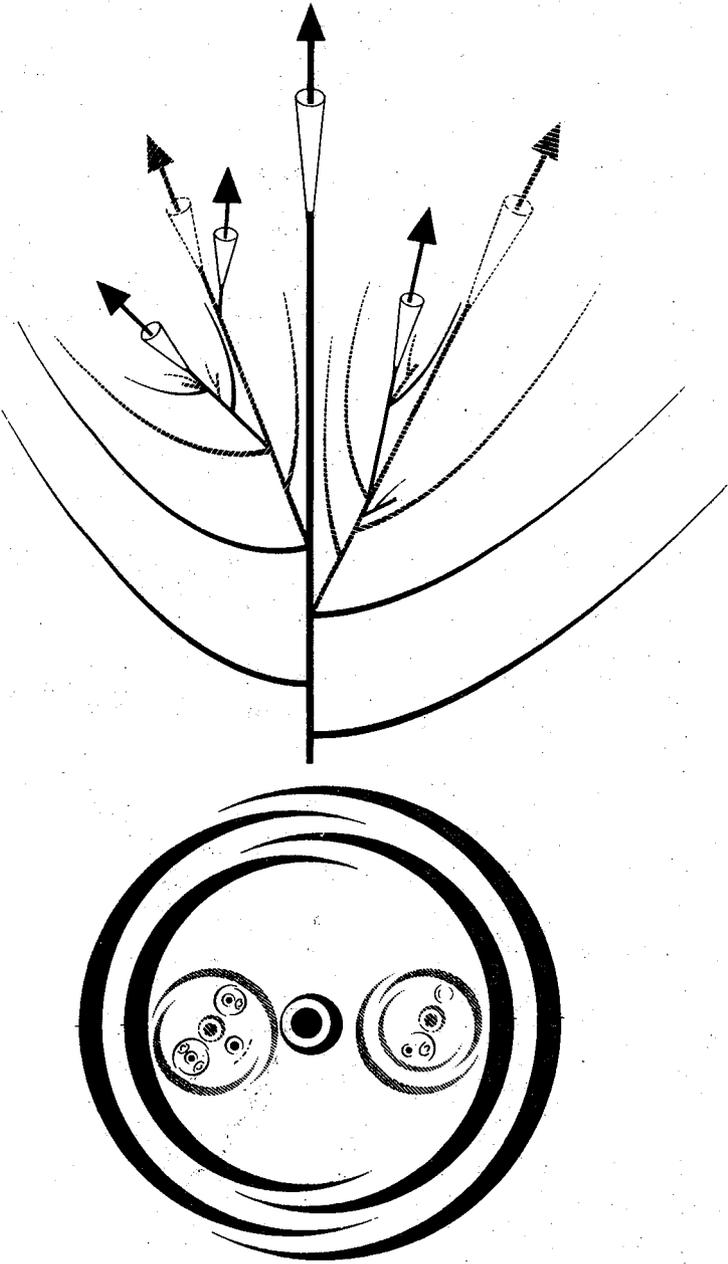
Leiothrix flavescens; Doppelköpfchen. Solche durch Verbänderung des Vegetations Scheitels entstandene Köpfchen wertete RUHLAND als Beleg für seine Interpretation der Platycaulon-Infloreszenz.



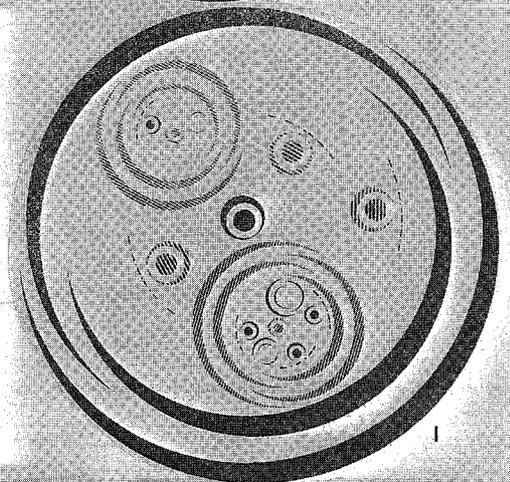
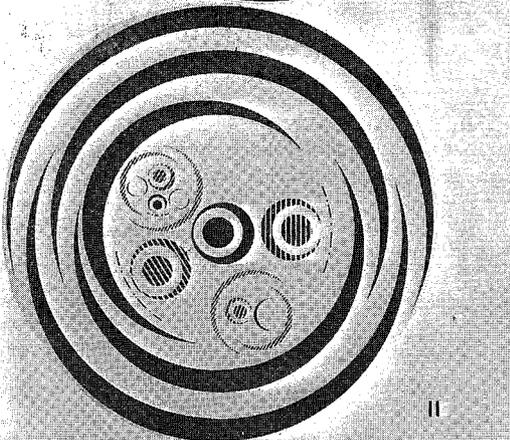
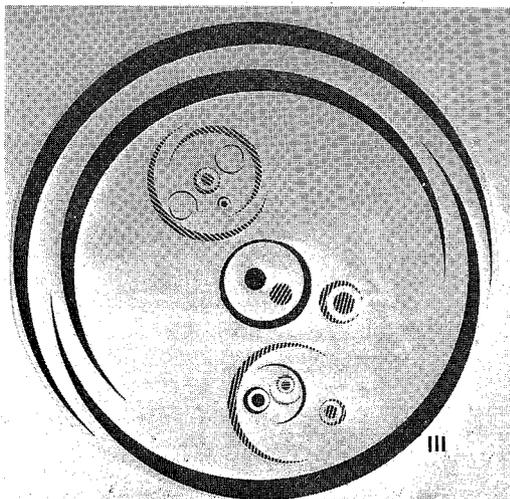
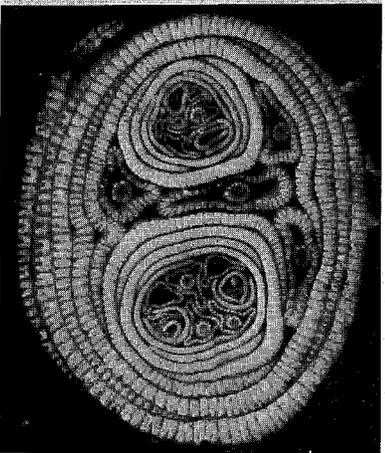
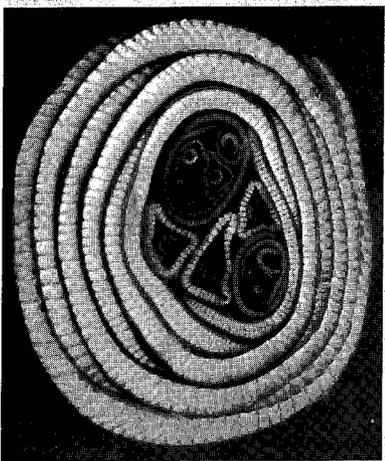
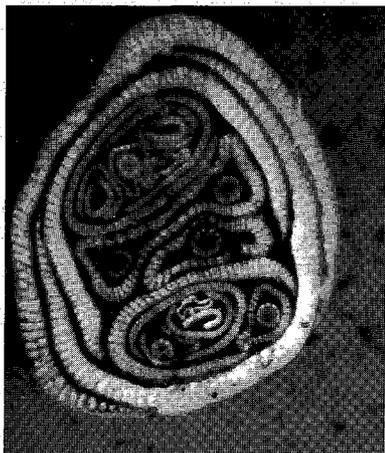
Tafel 11 *Eriocaulon megapotamicum*. Das wachsende Köpfchen sprengt die Scheide seitlich (a), die winzig kleine Scheidenmündung bleibt dabei unverletzt (b).



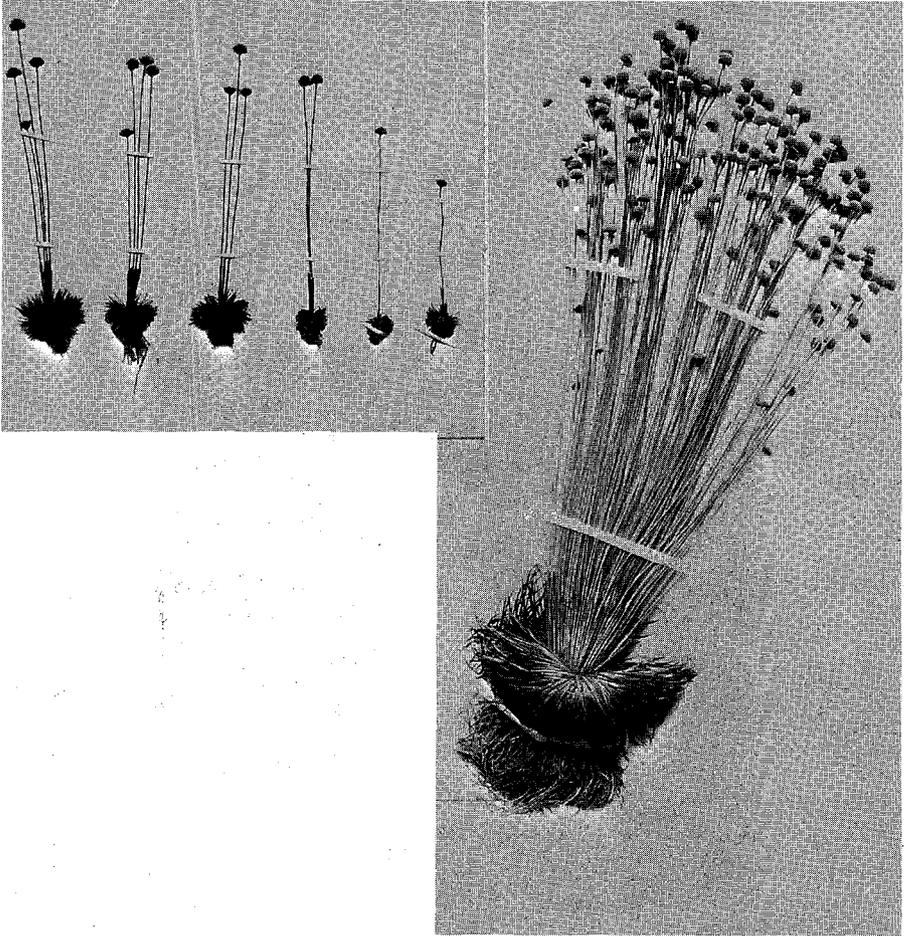
Tafel 12 Infloreszenzaufbau von *Eriocaulon megapotamicum*.
(Erläuterungen s. Text)



Tafel 13 Schema der Infloreszenz von *Eriocaulon megapotamicum*.
Der Grundriß aus Abb. 27 Fig. 1 wurde zur Erläuterung
hier durch einen Aufriß ergänzt.



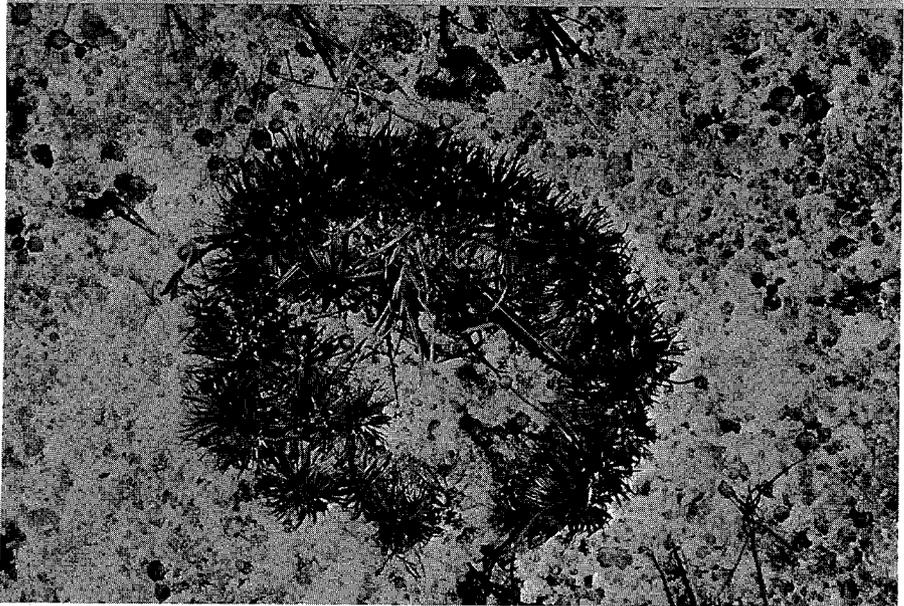
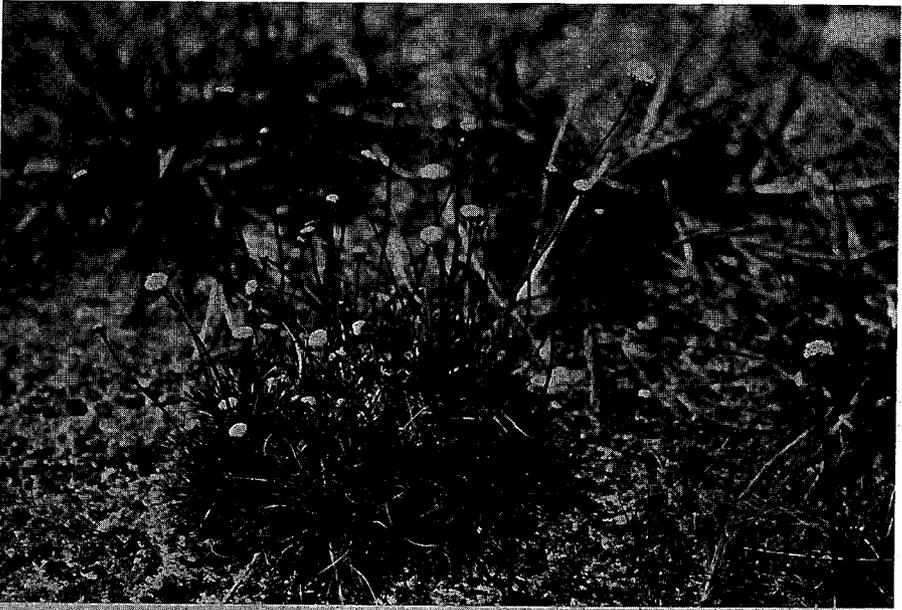
Tafel 14 Infloreszenzaufbau von *Eriocaulon megapotamicum*.
(Erläuterungen s. Text)



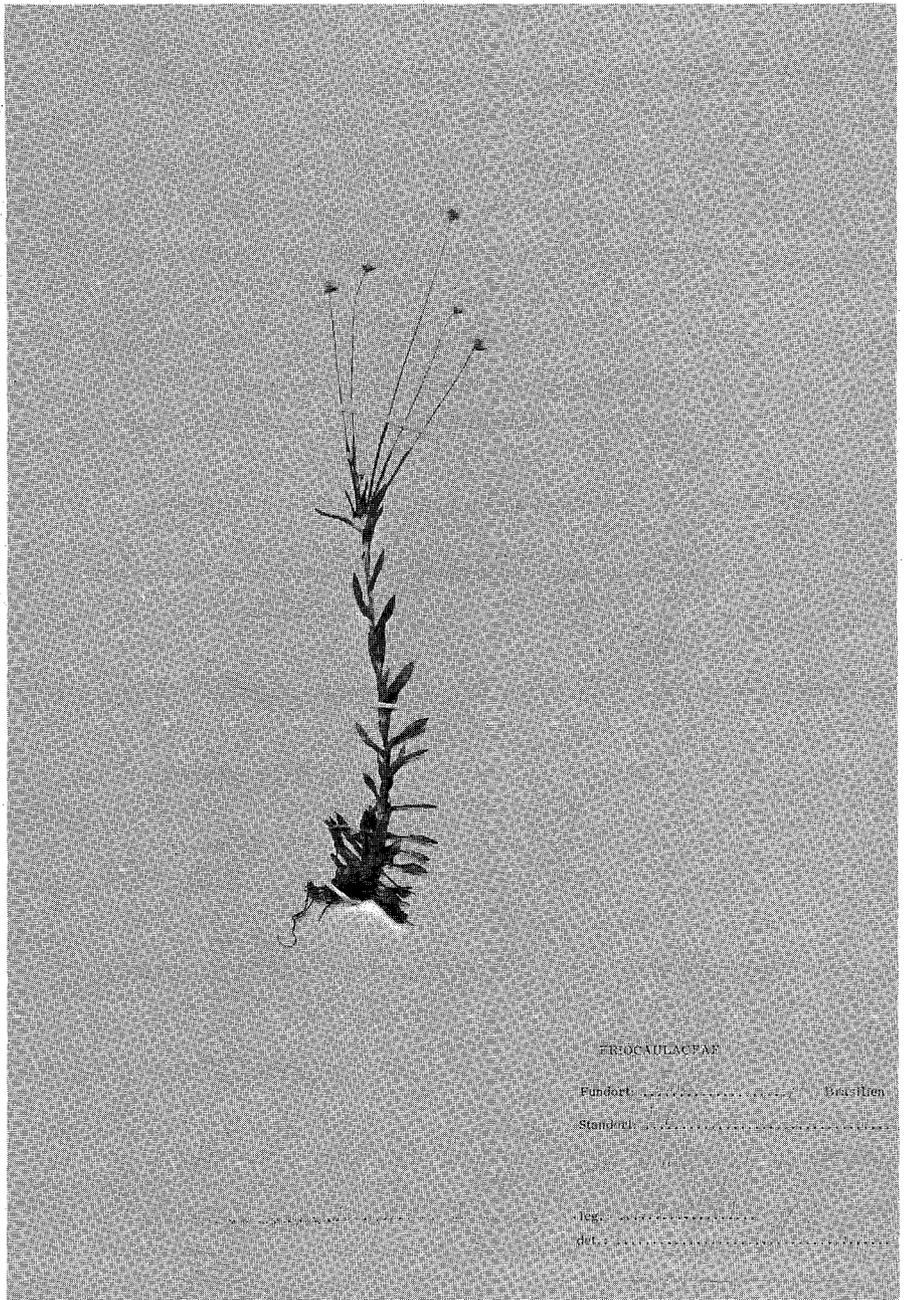
Tafel 15 *Syngonanthus chrysanthus*. Rechts ist eine Pflanze mit 168 Köpfchen abgebildet; die kleinen Pflanzen links haben 1 bis 4 Köpfchen. Auf Grund der großen Variabilität der Köpfchenzahl läßt sich die Ontogenie eines Köpfchenstandes nicht sicher aus der Analyse verschiedener Stadien verschiedener Pflanzen rekonstruieren.



Tafel 16 *Syngonanthus chrysanthus*. An Standorten mit einer Trockenperiode von mittlerer Dauer erfolgt die Innovation an der Unterseite der Rosette. Die endständige Doppeltraube ist ebenso wie die Beblätterung der Abstammungsachse zu diesem Zeitpunkt bereits weitgehend verrottet. Als Ergebnis dieser Innovationsweise treten die ringförmig angeordneten Pflanzengruppen der Abb. 34 auf.



Tafel 17 *Syngonanthus chrysanthus*. Bei einer Innovation an der Rosettenunterseite treten solche ringförmigen Pflanzengruppen auf.



ERICACEAE

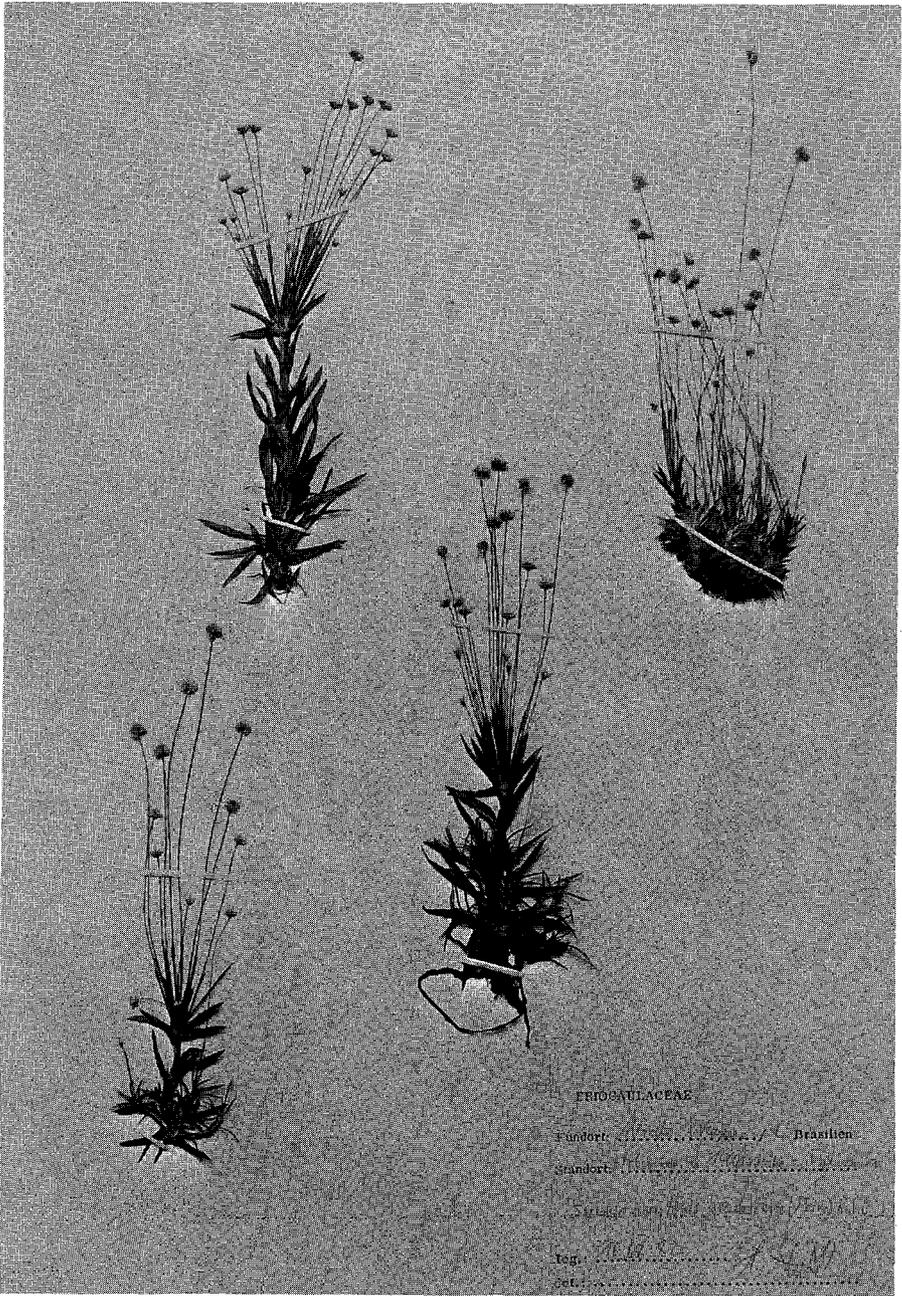
Fundort: Brasilien

Standort:

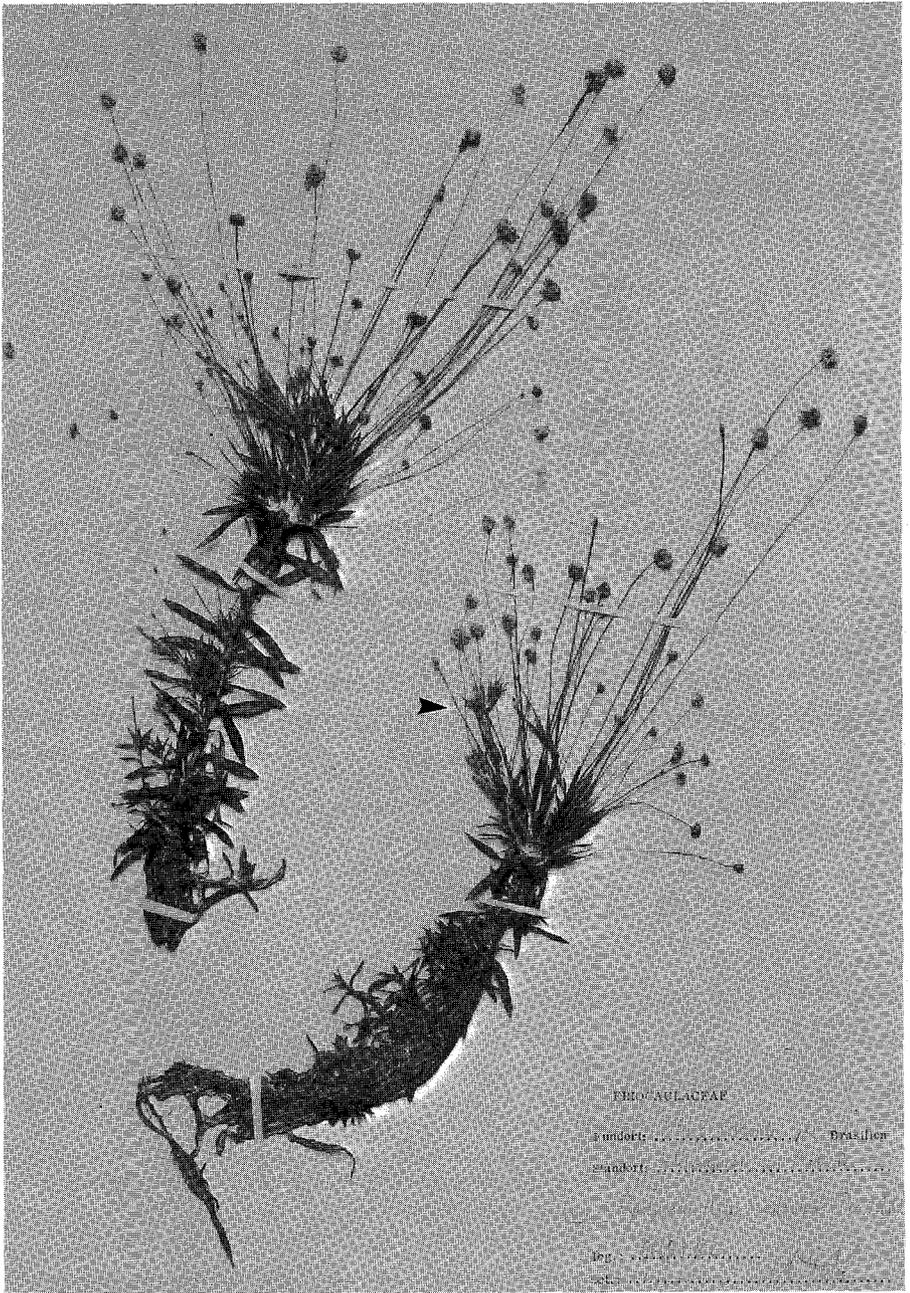
Leg.:

det.:

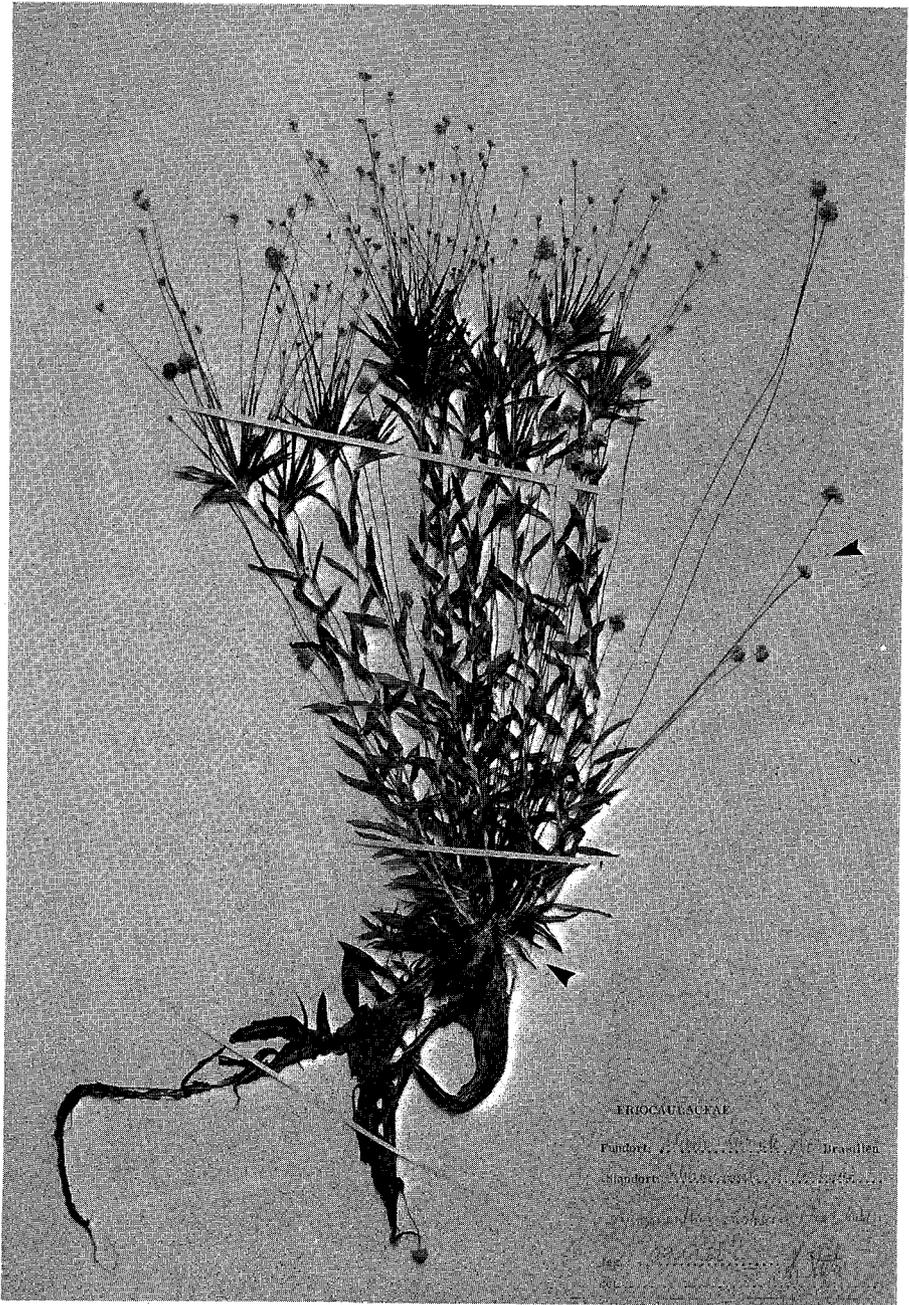
Tafel 18 Syngonanthus caulescens von Torres, RS Brasil.



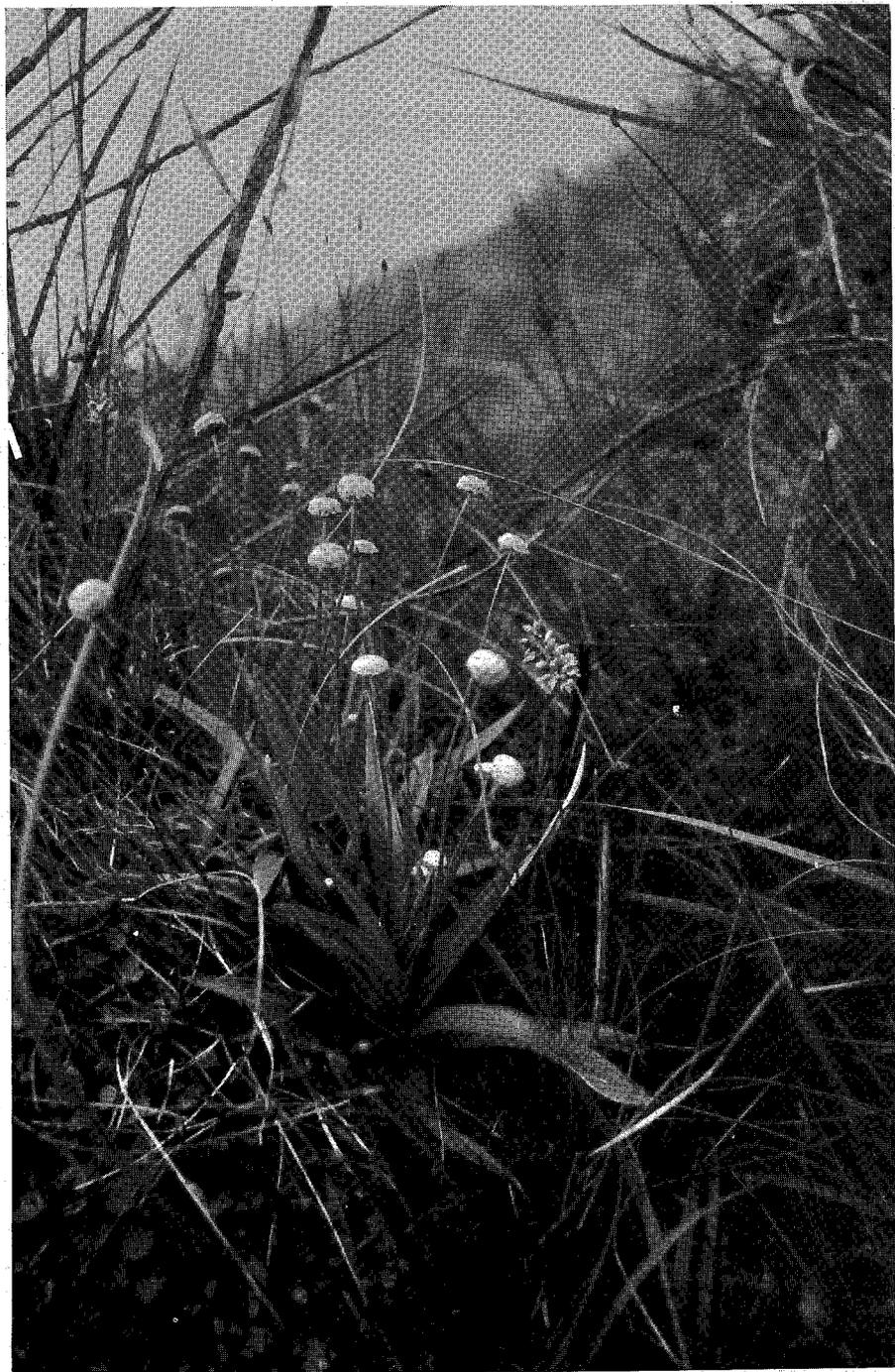
Tafel 19 Syngonanthus caulescens von Alfredo Wagner, SC Brasil.



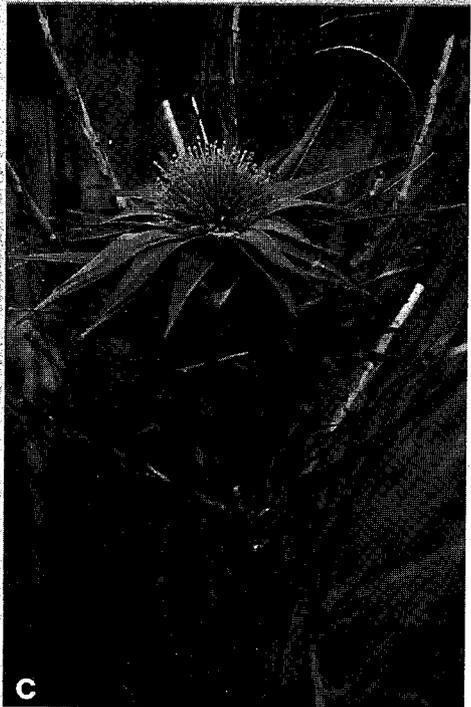
Tafel 20 *Syngonanthus caulescens* von Morro Grande, SC Brasil. Der Pfeil bezeichnet einen der innerhalb der endständigen Doppeltraube gebildeten Fortsetzungstriebe.



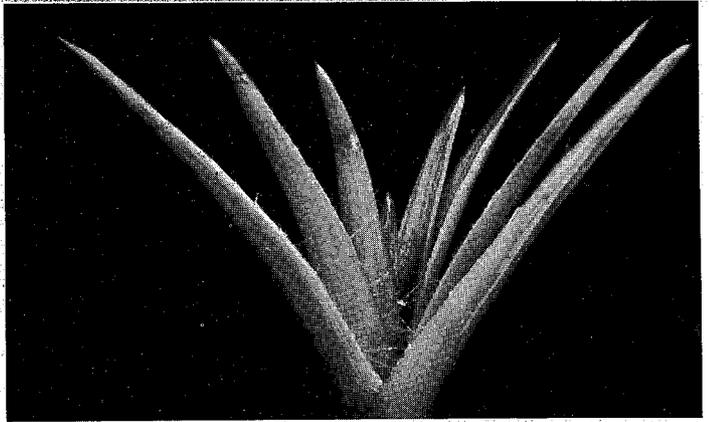
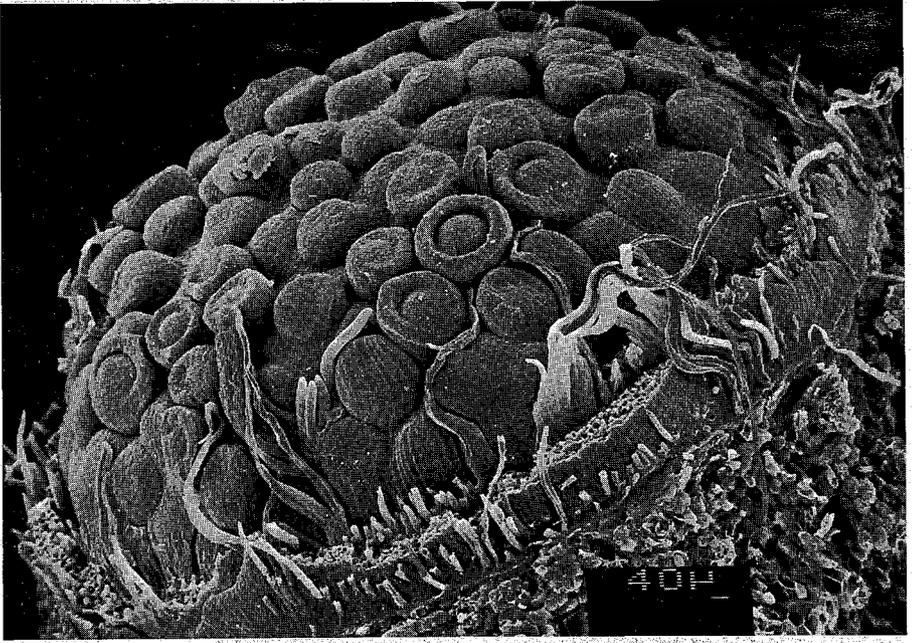
Tafel 21 Syngonanthus caulescens von Morro Grande, SC Brasil. Die Pfeile bezeichnen Köpfchen der endständigen Doppeltraube und deren Insertion. Die anderen Triebe sind Fortsetzungstrieb.



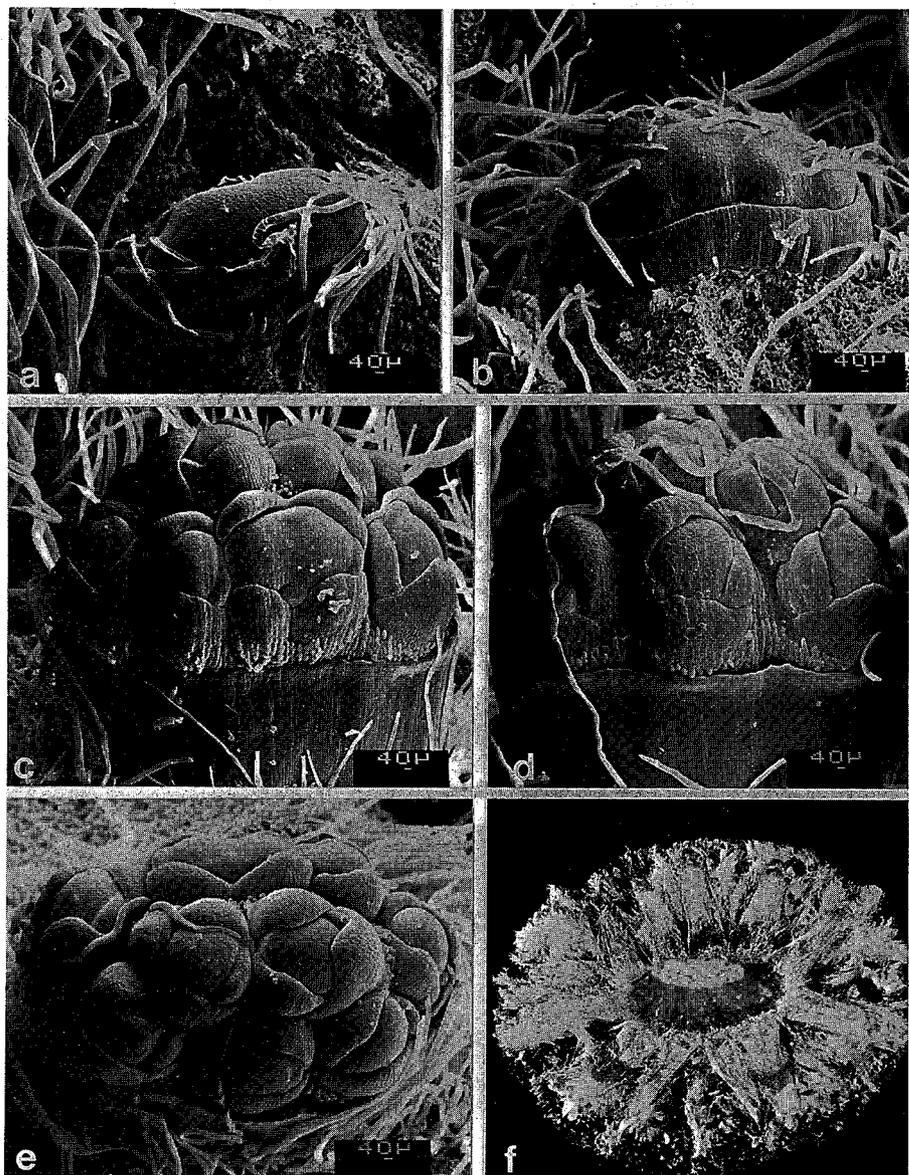
Tafel 22 *Paepalanthus catharinae* bildet einzeln achselständige Köpfchen und hat eine proliferierende Rosette.



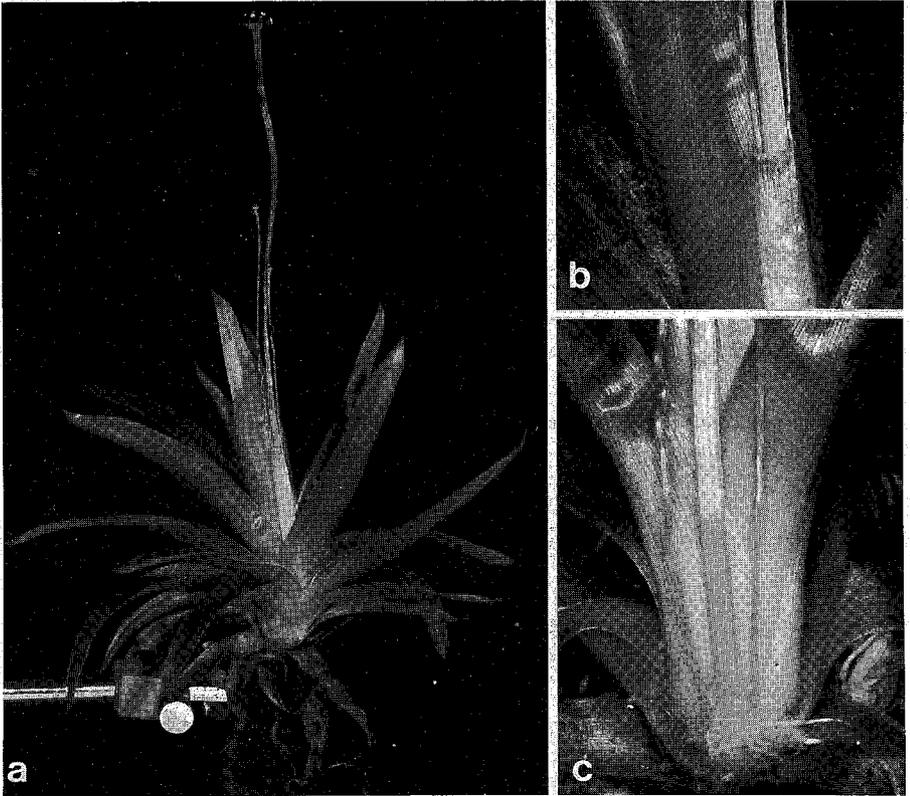
Tafel 23 *Paepalanthus polyanthus*. a und b Habitus, c eine in Ausnahmefällen auftretende terminale Köpfchen-
dolde.



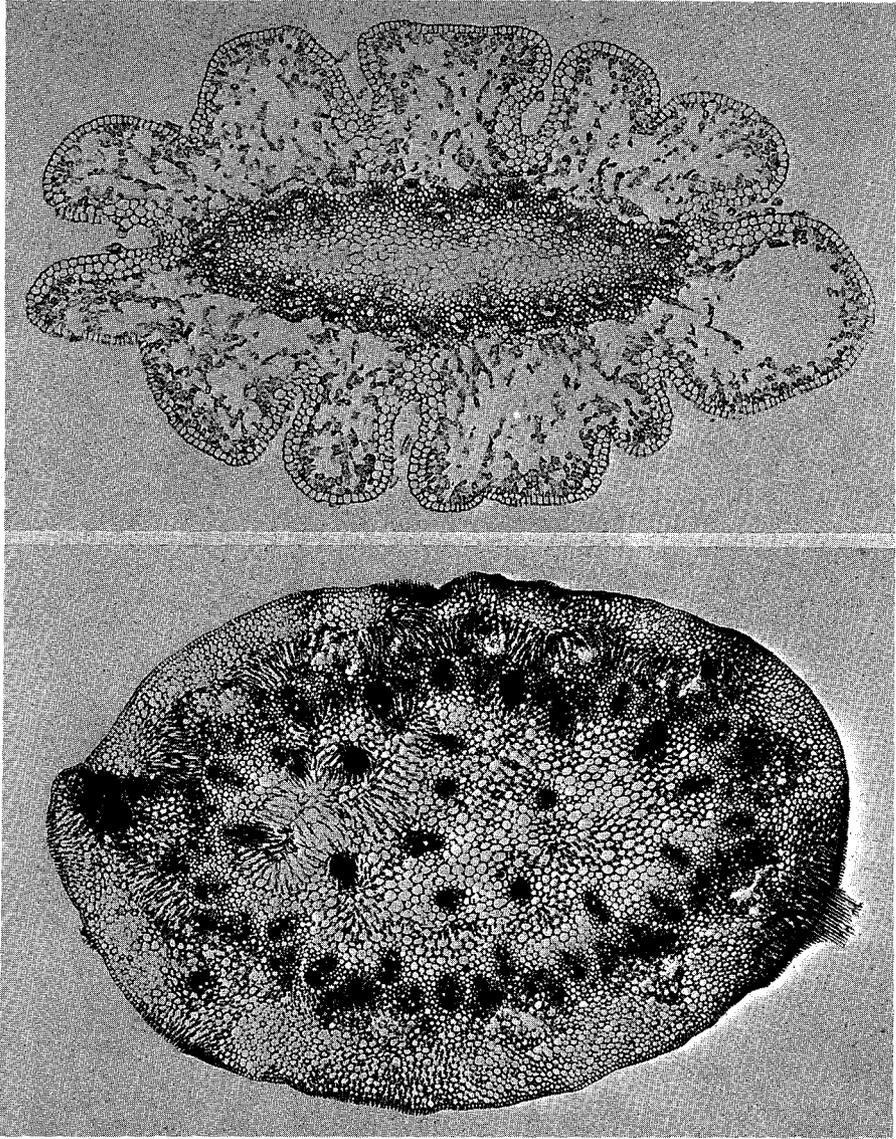
Tafel 24 *Paepalanthus polyanthus*. Die in Köpfchendolden endenden Seitenachsen I. Ordnung sind zunächst spirodistisch beblättert (b). a zeigt den aus dem in b gezeigten Trieb herauspräparierten jungen Köpfchenstand.



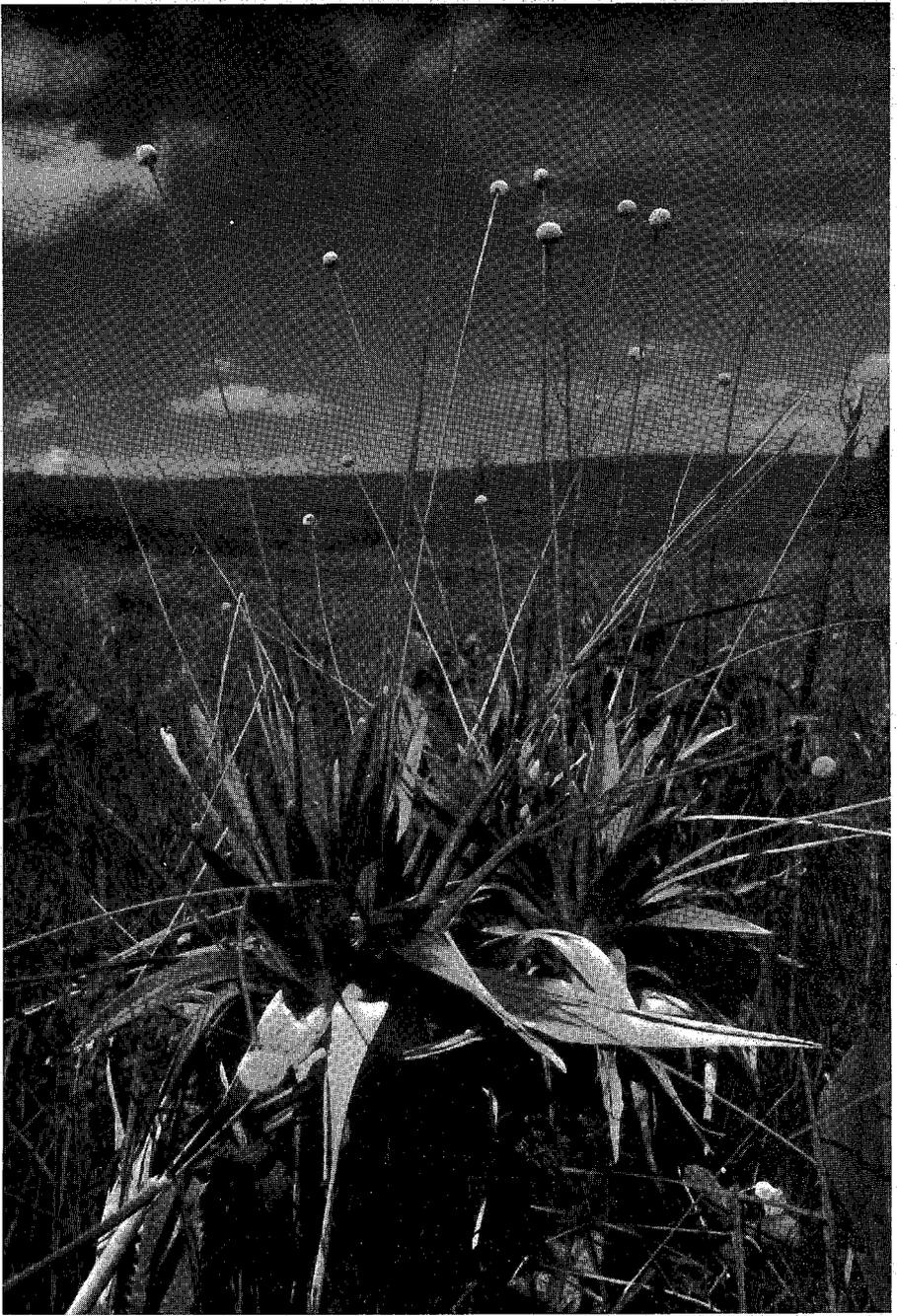
Tafel 25 Ontogenie der Platycaulon-Infloreszenz am Beispiel von *P. planifolius*.



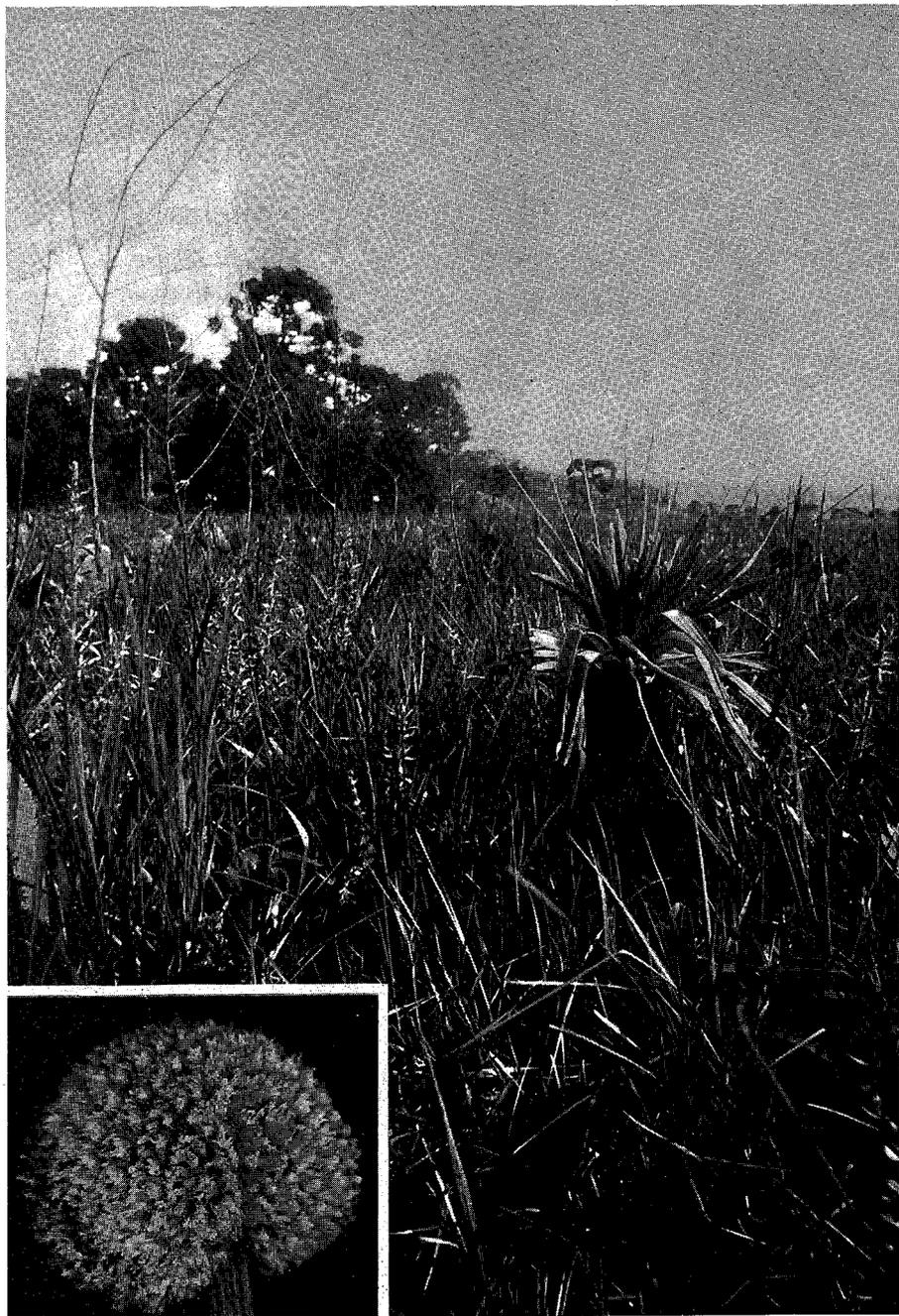
Tafel 26 *Paepalanthus costaricensis*. Pflanze bei der links und rechts des mehrköpfigen Schaftes in derselben Scheide noch ein einköpfiger Schaft entwickelt ist; a Habitus, b Scheidenmündung, c nach Entfernen der Scheide ist zu sehen, daß die drei Schäfte bis zur Basis frei sind.



- Tafel 27
- a Querschnitt durch den Schaft von *Paepalanthus costaricensis* (Paraffinschnitt). Bis auf die abgeflachte Form besteht weitgehende Übereinstimmung zum in Abb. 50 gezeigten Normalfall.
- b Querschnitt durch den Schaft von *Paepalanthus planifolius* (Handschnitt). Die Leitbündel sind auf einen Ring konzentriert, aber auch im Innern treten einige Leitbündel auf. Die Leitbündel sind deutlich verschieden groß. In der Rindenschicht sind die Aerenchymhöhlen nur schwach entwickelt.



Tafel 28 *Eriocaulon macrobolax*. Die Art bildet mit ihren bis 15 cm breiten Blättern Zisternen, die sehr stark an die Zisternen der Bromeliaceen erinnern.



Tafel 29 *Eriocaulon macrobolax*. Der bis 80 cm hohe "Stamm" ist hier besonders deutlich zu erkennen. Links unten das disymmetrische Köpfchen dieser Art.

