

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 57 (1947)

Artikel: Blütenmorphologische und zytologische Untersuchungen an Palmen
Autor: Bosch, Erich
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-40545>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 21.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Blütenmorphologische und zytologische Untersuchungen an Palmen¹.

Von *Erich Bosch*.

Aus dem Institut für allgemeine Botanik an der Universität Zürich.

Eingegangen am 10. Dezember 1946.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung und Fragestellung	38
A. Morphologische Untersuchungen an den Infloreszenzen und Blüten . . .	42
I. Unterfamilie : <i>Coryphoideae</i>	42
<i>Coryphoideae-Phoenixaceae</i>	42
1. <i>Phoenix</i>	42
a) <i>Phoenix pusilla</i>	43
b) <i>Phoenix humilis</i> var. <i>Roebelenii</i>	48
<i>Coryphoideae-Sabaleae</i>	50
1. <i>Sabal Palmetto</i>	50
2. <i>Livistona chinensis</i>	55
3. <i>Trachycarpus excelsa</i> und <i>Chamaerops humilis</i>	59
4. <i>Rhapis excelsa</i>	61
II. Unterfamilie : <i>Borassoideae</i>	62
1. <i>Latania</i>	63
a) <i>Latania Commersonii</i>	63
b) <i>Latania aurea</i>	66
2. <i>Hyphaene coriacea</i>	66
3. <i>Borassus flabelliformis</i>	68
III. Unterfamilie : <i>Lepidocaryoideae</i>	70
1. <i>Eugeissona tristis</i>	71
2. <i>Zalacca edulis</i> und <i>Zalacca affinis</i>	73
3. <i>Plectocomia elongata</i> und <i>Plectocomia spec.</i>	76
4. <i>Calamus longisetus</i>	78
5. <i>Daemonorops oblongus</i>	82
IV. Unterfamilie : <i>Phytelephantoideae</i>	83
<i>Phytelephas Poeppigii</i>	83
V. Unterfamilie : <i>Nipoideae</i>	85
<i>Nipa fruticans</i>	85
B. Zytologische Untersuchungen und Chromosomenzahlen	86
C. Zusammenfassung der morphologischen Resultate und vergleichende Betrachtungen	89
1. Verteilung der Geschlechter	89
2. Blütenstände	90

¹ Ergebnisse der mit Subventionen der Julius-Klaus-Stiftung für Vererbungs-
forschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene und der Stiftung für wissen-
schaftliche Forschung an der Universität Zürich von Professor Dr. Alfred Ernst
und Dr. Marthe Ernst-Schwarzenbach ausgeführten indomalaiischen Forschungs-
reise (28. Juli 1930 bis 16. April 1931). Nr. 21.

	Seite
3. Blüten	92
a) Diagramm	92
b) Blütenhülle	93
c) Androeceum	94
d) Gynoeceum	95
Résumé	99
Literaturverzeichnis	100

Bemerkungen zu den Abbildungen.

Die Bezeichnungen in den Abbildungen sind einheitlich. Um Wiederholungen zu vermeiden, sind sie nachstehend zusammengestellt und haben folgende Bedeutung:

K = Kelch	Cp = Karpell
C = Krone	Dm = Dorsalmedianus
A = Androeceum	Vm = Ventralmedianus
St = Staubblatt	red. = reduziert.
G = Gynoeceum	

Einleitung und Fragestellung.

Die Palmen, eine der größten Familien der Monocotyledonen, sind ausschließlich in den tropischen und subtropischen Gebieten verbreitet. Sie zeigen eine große Mannigfaltigkeit im Bau der Infloreszenzen und Blüten. So sind die Blütenstände einfach bis mehrfach, regelmäßig oder unregelmäßig verzweigte Ähren und Rispen. Sie entspringen meist blattachselständig aus dem Stamme, selten stehen sie terminal. Die Infloreszenzachsen sind oft verdickt und die Blüten mehr oder weniger darin versenkt. Man spricht dann von einem « Kolben ». Der ganze Blütenstand, und nicht nur die Achse, wird aber auch oft in jungem Zustande wegen seiner Form als « Kolben » bezeichnet. Ich werde daher, um Verwechslungen auszuschließen, die Bezeichnung Kolben zu vermeiden suchen. Die Infloreszenzen werden oft von großen oder kleinen, scheidenartigen Hochblättern ganz oder teilweise eingehüllt. Analog zu den Araceen spricht man daher auch bei den Palmen oft von Spadix und Spatha.

Die meisten Vertreter dieser Familie sind monoecisch oder dioecisch, während nur wenige Palmen zwittrige Blüten haben. Meist sind die Organe des andern Geschlechtes noch rudimentär vorhanden. Bei den Monoecisten sind die männlichen und die weiblichen Blüten in den Infloreszenzen vielfach verschieden angeordnet.

Männliche und weibliche Blüten unterscheiden sich auch in Größe und Form. Besonders bei den männlichen Blüten fallen die Perianthkreise durch eine starke Differenzierung auf. Das für die Monocotyledonen typische Perigon fehlt in der Regel; ich werde daher fast immer von Kelch und Krone zu sprechen haben.

Die Blüten sind im allgemeinen trimer und radiär-symmetrisch wie die vieler Monocotyledonen. Nur im Androeceum schwankt die Zahl der Blätter. Selten sind es 3, meist 6, aber häufig mehr, ja sogar bis über 100 Staubblätter kommen vor. In den zwittrigen und männlichen Blüten sind die Filamente oft am Gynoeceum angewachsen. In den weiblichen Blüten sind die Staminodien häufig unter sich oder mit den Kronblättern zu einer den Fruchtknoten umgebenden Röhre verwachsen.

Das Gynoeceum, das durchwegs aus 3 Karpellen besteht, ist besonders eigenartig gebaut. Die Fruchtblätter können entweder vollständig frei sein, sich mit der Blütenachse in einer kurzen Zone vereinigen oder unter sich teilweise bis vollständig verwachsen sein. Ferner ist in der Unterfamilie der Ceroxyloideae häufig nur ein Fruchtblatt fertil, während sich die beiden andern lediglich am Aufbau der Fruchtwandung beteiligen.

Obschon sehr viele Palmen wirtschaftlich sowohl für die Eingeborenen wie für den Export von größter Bedeutung sind, wurden alle oben erwähnten Verhältnisse bis jetzt nur wenig untersucht. Nur in der systematischen und pflanzengeographischen Literatur gibt es kurze diagnostische Beschreibungen der verschiedenen Arten. Genaue morphologische Angaben fehlten fast vollständig. Die erste und ausführlichste Beschreibung der ganzen Familie mit sämtlichen Gattungen stammt von O. D r u d e (1889) in A. E n g l e r : « Die natürlichen Pflanzenfamilien ». Von K. B a u c h (1911) sind die « Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und physiologischen Anatomie der Palmenblüte » zu nennen. In neuerer Zeit wurde im Institut für allgemeine Botanik an der Universität Zürich die Unterfamilie der Ceroxyloideae morphologisch und zytologisch ziemlich eingehend bearbeitet. So erschien von G. G a ß n e r (1941) « Über Bau der männlichen Blüten und Pollenentwicklung einiger Palmen der Unterfamilie Ceroxyloideae », und von A. a l R a w i (1945) « Blütenmorphologische und zytologische Untersuchungen an Palmen der Unterfamilie Ceroxyloideae ». Es war daher von größtem Interesse, nun auch noch die Blüten und Infloreszenzen der übrigen, viel kleineren Unterfamilien der Palmen genau zu untersuchen und die ganze Familie vergleichend zu betrachten.

Neben zahlreichen andern Fragen stellten sich dabei folgende Hauptprobleme :

1. Bestehen in den männlichen Blüten der Palmen bestimmte Beziehungen zwischen der Ausbildung des rudimentären Gynoeceums und der Gestaltung des Androeceums ?
2. Lassen sich innerhalb der verschiedenen Infloreszenzformen bestimmte Entwicklungsrichtungen feststellen ?

3. Finden wir in der Familie der Palmen einen Übergang vom apokarpen zum coenokarpen Gynoeceum, oder handelt es sich, wenigstens teilweise, um Pseudocoenokarpie ?

Wir werden diese Probleme im letzten Teil unserer Arbeit eingehend erörtern und auf die Literatur eintreten.

Darüber hinaus haben wir versucht, soweit das Material dazu geeignet war, die Pollenentwicklung in den männlichen Blüten zu verfolgen und einige Chromosomenzahlen zu bestimmen. Dies ist besonders im Hinblick auf die Dioecie interessant, war doch die Möglichkeit vorhanden, Geschlechtschromosomen festzustellen. Untersuchungen über Pollenentwicklung und Chromosomenzahlen liegen bis jetzt vor von N e m e ç (1910), S a n t o s (1920) und B e a l (1937) an *Phoenix* und *Cocos* und von S i n o t o (1928) an *Trachycarpus excelsa*. Pollenuntersuchungen an *Chamaedorea* machten S ö d e r b e r g (1919) und S u e ß e n g u t h (1920, 1921). Ferner wurden von R a d e r m a c h e r (1925) die Gametophyten von *Nipa* und *Actinophloeus* und von Q u i s u m b i n g und J u l i a n o (1927) die Embryosackentwicklung von *Cocos nucifera* untersucht. Daneben sind die bereits zitierten Arbeiten von G a ß n e r (1941) und R a w i (1945) zu nennen.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf Vertreter der ganzen Familie mit Ausnahme der *Ceroxyloideae*. Nach dem Syllabus der Pflanzenfamilien von E n g l e r - G i l g (1924) verteilen sich die untersuchten Spezies auf folgende Gruppen :

I. Unterfamilie : *Coryphoideae* :

A. *Phoeniceae*

Phoenix pusilla G a e r t n.

Phoenix humilis var. *Roebelenii* O. B r i e n.

B. *Sabaleae*

Sabal Palmetto L o r d.

Livistona chinensis M a r t.

Trachycarpus excelsa W e n d l.

Chamaerops humilis L.

Rhapis excelsa H e n r y.

II. Unterfamilie : *Borassoideae* :

A. *Borasseae*

Latania aurea D u n c.

Latania Commersonii G m e l.

Hyphaene coriacea G a e r t n.

Borassus flabelliformis L.

III. Unterfamilie : *Lepidocaryoideae* :

A. *Mauritiae*

B. *Metroxyleae*

Eugeissona tristis Griff.

Zalacca affinis Griff.

Zalacca edulis Bl.

Plectocomia elongata Mart. et Bl.

Plectocomia spec. Mart. et Bl.

Calamus longisetus Griff.

Daemonorops oblongus Mart.

IV. Unterfamilie : *Ceroxyloideae*.

V. Unterfamilie : *Phytelephantoideae* :

Phytelephas Poeppigii Gand.

VI. Unterfamilie : *Nipoidae* :

Nipa fruticans Thunb.

Meine Untersuchungen wurden auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. A. Ernst durchgeführt. Das Untersuchungsmaterial ist von Frau Dr. M. Ernst-Schwarzenbach anlässlich der von Herrn Prof. Dr. A. Ernst gemeinsam mit ihr durchgeführten indomalaiischen Forschungsreise gesammelt worden. Es stammte zum Teil aus dem Botanischen Garten Buitenzorg auf Java, zum Teil aus Peradeneya auf Ceylon. Ich möchte auch an dieser Stelle Frau Dr. M. Ernst-Schwarzenbach für die Überlassung des Materials herzlich danken. Die Infloreszenzen von *Trachycarpus* und *Chamaerops* stammten aus dem Botanischen Garten Zürich. Auch Herrn Prof. Dr. A. U. Däniker möchte ich für die freundliche Erlaubnis, sie dort sammeln zu dürfen, herzlich danken.

Die Blütenstände und die einzelnen Blüten sind von Frau Dr. M. Ernst-Schwarzenbach teils in Alkohol 70 %, Alkohol 96 % und Alkohol abs., teils nach der Methode von Karpetschenko fixiert worden. Das nach Karpetschenko fixierte Material war gleich an Ort und Stelle in ein Xylol-Paraffin-Gemisch übergeführt worden. — Infolge der großen Härte des Materials (Bast und Verholzung) stellten sich bei der Bearbeitung oft große Schwierigkeiten ein. Selbst die Behandlung mit Chromsäure 10 %, Chloralhydrat, Javelle-Wasser oder Natronlauge conc. hatte nur wenig Erfolg und erzielte nicht die gewünschte Aufhellung und Enthärtung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich ausgeführt. Für die Überlassung der Hilfsmittel des Institutes bin ich Herrn Prof. Dr. A. Ernst und Herrn

Prof. Dr. H. W a n n e r zu großem Dank verpflichtet. Ganz besondern Dank möchte ich Herrn P.-D. Dr. H. S c h a e p p i aussprechen, der den morphologischen Teil meiner Arbeit leitete und für die verschiedenen Probleme stets reges Interesse zeigte, sowie Frau Dr. M. E r n s t - S c h w a r z e n b a c h für ihre Hilfe und Anteilnahme bei den zytologischen Untersuchungen. Schließlich danke ich Herrn K. F r a n k herzlich für seine Unterstützung bei den mikrotechnischen und photographischen Arbeiten.

A. Morphologische Untersuchungen an den Infloreszenzen und Blüten.

I. Unterfamilie: Coryphoideae.

Die Gattungen der *Coryphoideae* bilden die Nord- und Südgrenze des gesamten Palmenareals in der Alten und der Neuen Welt. Die Unterfamilie gliedert sich in 2 Tribus, die *Phoeniceae* und die *Sabaleae*. Erstere haben Fiederblätter und sind dioecisch. Letztere besitzen Fächerblätter und haben zwittrige Blüten oder sind monoecisch. Selten tritt auch Dioecie auf. Bei den Blütenständen finden wir in der gesamten Unter-Familie als Haupttyp die racemöse Infloreszenz. Oft können wir noch eine deutliche, durchgehende Hauptachse erkennen, häufig jedoch sind die Infloreszenzen rispig verzweigte Ähren mit sehr kurzer und kaum wahrnehmbarer Hauptachse. Die Blüten sind meist ungestielt und sitzen auf den Seitenachsen 1. und höherer Ordnung. Die Zahl der Staubblätter beträgt stets 6. Der Fruchtknoten besteht aus 3 Karpellen, die vollständig frei oder lose miteinander verwachsen sind. Aus ihnen entwickeln sich nach der Befruchtung 1 bis 3 getrennte Beeren.

Coryphoideae-Phoeniceae.

1. *Phoenix*.

Die einzige Gattung der *Phoeniceae* ist *Phoenix*. Sie ist von den Kanarischen Inseln über ganz Afrika (ausschließlich die palmenlosen Gebiete und Süd-Afrika), Arabien, den nahen Osten und Indien bis zu den Sunda-Inseln und Indochina verbreitet. Am häufigsten kommt sie in Bengalen und kontinentalen Gebieten Indiens vor, während sie in der Neuen Welt vollständig fehlt (O. D r u d e , 1889).

In der Gattung *Phoenix* werden 11 Arten unterschieden. Es sind Bäume mit mehr oder weniger hohem, blattnarbigem Stamme oder stammlöse Buschpalmen. Die dicht zusammengedrückte Blattkrone besteht aus kurzgestielten, harten und regelmäßig unpaarigen Fiederblättern. Unten gehen die Fiedern allmählich in Dornen über. So erhält die Pflanze ein struppiges Aussehen. Ein Blütenstand ist aus zahlreichen

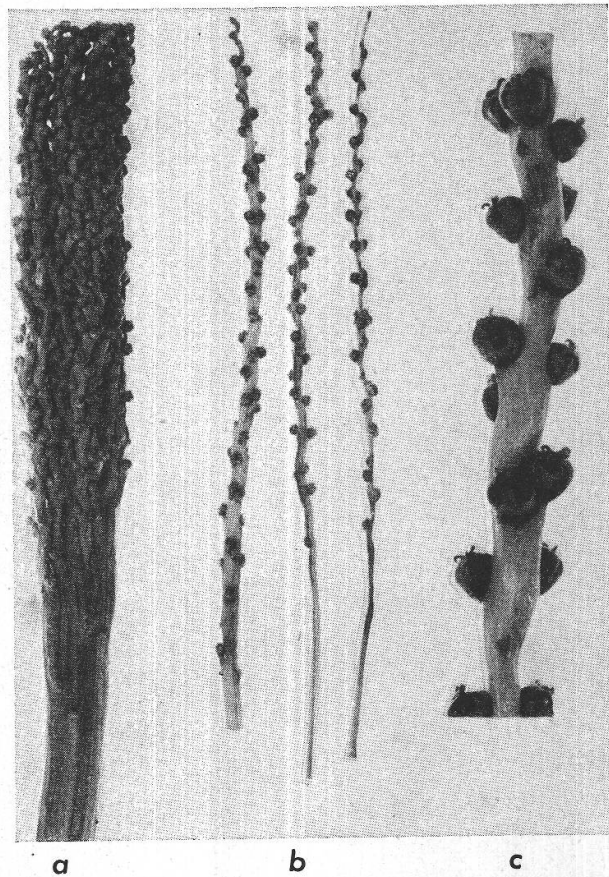
Ähren zusammengesetzt. Er entspringt zwischen den Blattscheiden aus dem Stamme und bleibt bis zur Anthese von einer großen Spatha vollständig umhüllt. Die *Phoenix*arten sind streng dioecisch. Die Hüllblätter der männlichen und der weiblichen Blüten zeigen verschiedene Ausbildung, die bei den folgenden Arten näher beschrieben werden soll. Die Frucht ist eine süß-saftige feste Beere mit einem dünnen, häutigen Endokarp (z. B. Dattel).

Für die Untersuchung standen mir 2 Arten zur Verfügung : *Phoenix pusilla* Gaertn. und *Phoenix humilis* var. *Roebelenii* O. Brien.

a) *Phoenix pusilla* Gaertn.

Von dieser Art konnte ich einen weiblichen Gesamtblütenstand mit offenen Blüten untersuchen. Er stammte aus dem Botanischen Garten in Buitenzorg und war in Alkohol abs. fixiert.

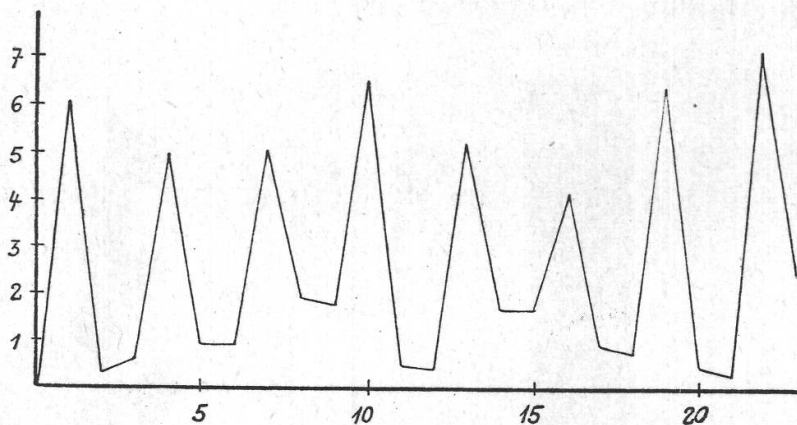
Abbildung 1.
Phoenix pusilla, a Blütenstand,
b und c Infloreszenzäste. —
a, b $\frac{1}{3}$ nat. Größe; c 2fach
vergrößert.



Der weibliche Blütenstand von *Phoenix pusilla* ist eine aus Ähren zusammengesetzte Rispe. Die einzelnen Ähren sind nach der Art eines Besens dicht zusammengedrängt, im untersten Teile sogar miteinander verwachsen. Dieser Blütenstand hat eine Länge von ungefähr 20 cm und ist lang gestielt. Die einzelnen Ähren sind unverzweigt (Abbildung 1). Die Ährenachsen weisen eine deutlich verschiedene Dicke auf,

wobei die dicken und die dünnen Achsen im « Kolben » ganz unregelmäßig verteilt sind. Ihr Querschnitt zeigt eine ausgesprochen dreieckige Form, besonders unmittelbar unterhalb einer Blüte, wo die Achse eine hervorspringende Kante aufweist. Diese Kanten gehen von der Mittellinie der rudimentären Tragblätter der Blüten aus. Die Tragblätter, die wir nur noch bei den untersten Blüten als spitze, schuppenartige Blättchen erkennen können, sind bei den übrigen Blüten zu kleinen, höckerartigen Wülsten reduziert. Oft besitzt aber auch noch die oberste Blüte ein deutliches Tragblatt. Nicht selten beobachtet man auch, daß das Ende der Infloreszenzachse dünn und pyramidenförmig zugespitzt ist.

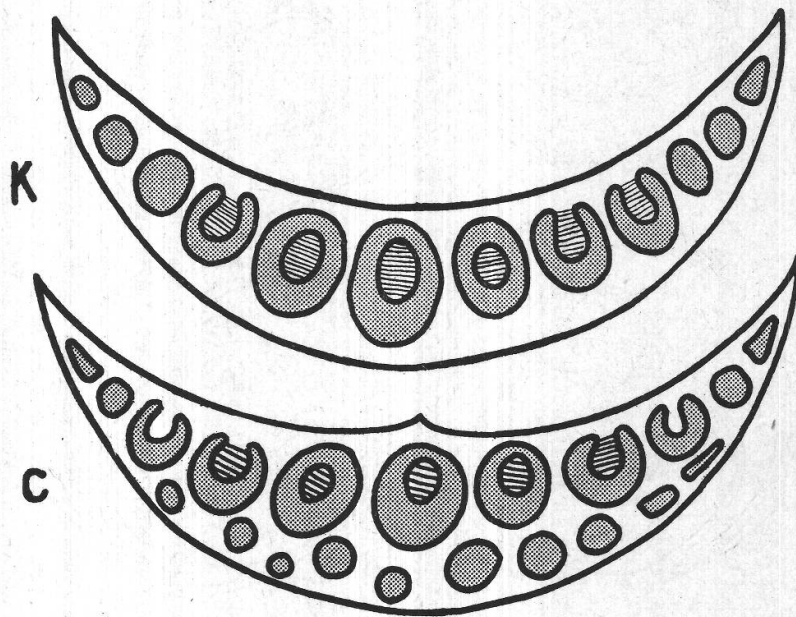
Die Blüten stehen an der Infloreszenzachse scheinbar ganz unregelmäßig verteilt. Ich habe nun die Abstände zwischen den einzelnen Blüten (Internodien zwischen den Tragblättern) gemessen, in ein Koor-



sitzen in einer schwachen Einsenkung auf der Infloreszenzachse. Das Öffnen erfolgt im ganzen Blütenstand gleichzeitig.

Die beiden Kreise des *Perianthes* sind verschieden gestaltet. Dementsprechend können wir sie als *Kelch* und *Krone* auseinanderhalten. Die Kelchblätter sind miteinander verwachsen und kaum halb so lang wie die Kronblätter. Die letzteren sind frei und mindestens halb- bis dreiviertelkreisförmig umeinander herumgewickelt, die Ästivation ist also dachig (Abbildung 4). — Kelch und Krone unterscheiden sich auch in anatomischer Hinsicht. Wie aus Abbildung 3 ersichtlich ist, haben wir im Kelch eine regelmäßige Lage von Bastbündeln. Im Querschnitt sind sie zum Teil geschlossen-, zum Teil offen-ringförmig und umschließen je

Abbildung 3.
Phoenix pusilla,
Demonstration der
anatomischen Ver-
hältnisse eines Kelch-
und eines Kronblattes.
Leitbündel schraffiert,
Bastbündel getönt.
Weiteres im Text.
Vergrößerung zirka
20fach.



ein Leitbündel. Die Baststränge der Kronblätter dagegen stehen in zwei Lagen, einer innern, regelmäßigen, und einer äußern, unregelmäßigen. Die starken, in der Blattmitte stehenden Bündel der innern Reihe umschließen auch hier, in der gleichen Art und Weise wie im Kelch, je ein Leitbündel. Die äußern, unregelmäßig angeordneten Bastbündel dagegen sind schwächer, nur zwei- bis wenigzellig, und weisen keine Gefäße auf.

In den weiblichen Blüten finden wir ein *rudimentäres Androeceum*. Dieses besteht aus 6 Staminodien, die in 2 Kreisen stehen. Der äußere Kreis steht vor den Kelchblättern, der innere, etwas höher inserierte, vor den Kronblättern. Die Alternanz ist also normal. Aus Abbildung 4 d sehen wir, daß die innern Staminodien mit dem Gynoeceum verwachsen sind, während wir gerade noch die Spitzen der äußern erkennen können. Alle Staminodien sind dreieckige Schüppchen und zeigen weder in morphologischer noch in anatomischer Hinsicht irgendwelche Differenzierungen.

Über den Bau des *Gynoeceums* konnten wir folgende Feststellungen machen: Es besteht aus 3 freien Karpellen, ist also apokarp. Indessen beobachtet man im Zentrum der Blüte eine kurze Achsenspitze, die zwischen die Karpelle hineinragt (Abbildungen 4 b und 6 a). Sie ist auf einer ganz kurzen Strecke mit den Fruchtblättern verwachsen. Wir können daher von einer beginnenden Pseudocoenokarpie sprechen (vgl. Seite 96).

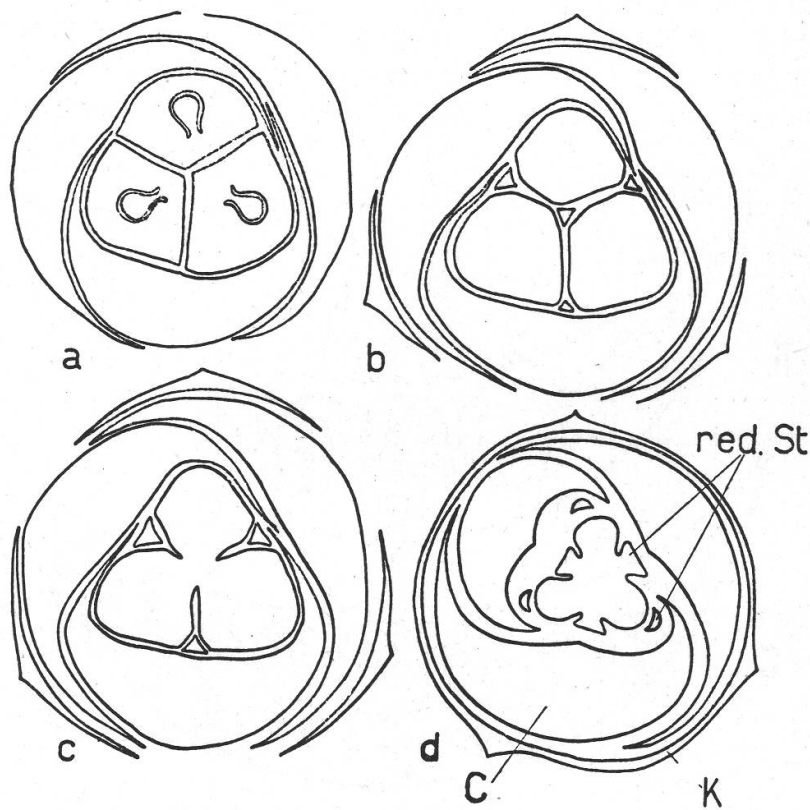


Abbildung 4.
Phoenix pusilla,
Querschnitte durch die
weibliche Blüte.
Vergrößerung 12fach.

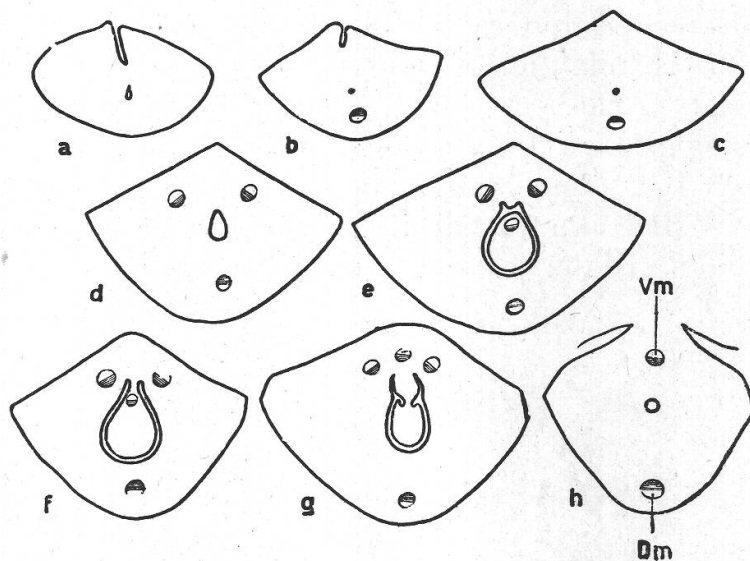
Die Untersuchung eines einzelnen Karpelles ergab folgende Resultate (vgl. dazu die Querschnitte in Abbildung 5 und den Längsschnitt in Abbildung 6 b): Die *Narbe* hat die Form eines langen und pfriemenförmig zugespitzten Lappens, dessen Ende oft spiralig nach außen aufgerollt ist. Er ist fast rundherum mit zahlreichen, keulenförmigen Papillen dicht besetzt. Oben verläuft eine tiefe Rinne und unmittelbar darunter ein Kanal. Rinne und Kanal stellen die morphologische Oberseite des Karpells dar (Abbildungen 5 a und b).

Der *Griffel* ist nicht typisch gestaltet. Er bildet vielmehr einen allmählichen Übergang von der Narbe zum Fruchtknoten. Querschnitte durch den Griffel (Abbildungen 5 c und d) zeigen einen Griffelkanal, dagegen ist die obenerwähnte Rinne nicht mehr sichtbar. Dies bedeutet, daß das Karpell bis zu dieser Höhe hinauf schlauchförmig ist.

Der Griffelkanal erweitert sich unten plötzlich zur Höhlung des *Fruchtknotens*. Seine Wandung ist vollkommen geschlossen und besitzt

keine Naht (Abbildung 5 e—h). Die einzige *Samenanlage* ist anatrop mit ventraler Raphe. Sie hat 2 deutlich ausgebildete Integumente und ist an der ventralen Schlauchwand inseriert. Die Plazentation ist also

Abbildung 5.
Phoenix pusilla,
Querschnitt durch ein
Karpell von oben nach
unten. Hadrom der Leit-
bündel schraffiert.
Weiteres im Text.
Vergrößerung 22fach.



laminal. Der Funiculus ist kurz gedrunen und hat ein zentrales Leitbündel (Abbildungen 5 f, g; 6 b).

In bezug auf den *Leitbündelverlauf* konnten wir folgende für den Karpellbau wichtige Tatsachen beobachten: In das Fruchtblatt treten

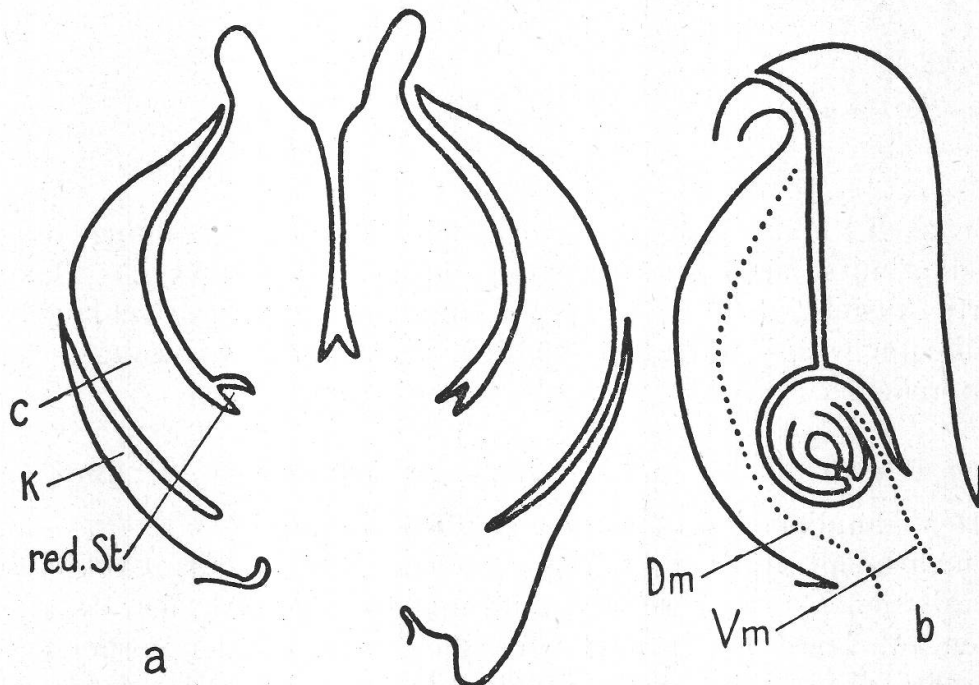


Abbildung 6.
Phoenix pusilla, Längsschnitte *a* durch eine weibliche Blüte, *b* durch ein Karpell. Leitbündel punktiert. Vergrößerungen *a* 22fach, *b* 27fach.

2 Leitbündel ein. Der dorsale Strang durchzieht das ganze Karpell bis in die Region der Narbe. Er entspricht dem Dorsalmedianus. Das ventral gelegene Leitbündel verzweigt sich schon tief in 3 Stränge (Abbildungen 5 g und f). Davon führt der mittlere in die Samenanlage, während die beiden andern bis in die Griffelzone hinaufreichen. — Bemerkenswert ist nun die Struktur der Leitbündel: Im Dorsalmedianus zeigt sich die typische Verteilung, Hadrom nach oben und Leptom nach der morphologischen Unterseite zu. Gerade umgekehrt ist aber die Lagerung von Holz- und Siebteil im zweiten in das Karpell eintretenden Strang. Das sind nun Verhältnisse, wie sie nur bei schildförmigen Blättern auftreten. Dieser zweite Strang ist der Ventralmedianus eines peltaten

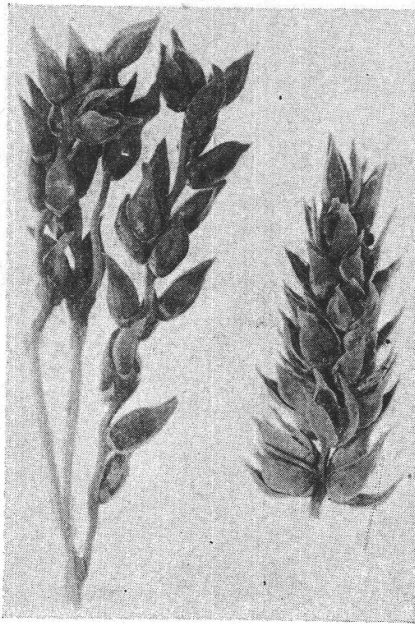


Abbildung 7.
Phoenix humilis, männliche Infloreszenz-
stücke mit Knospen und offenen Blüten.
Natürliche Größe.

Karpells (Troll, 1932 und Seite 95). Die Untersuchung des Leitbündelverlaufs bestätigt somit die bereits auf Grund des Baues geäußerte Ansicht, daß die Karpelle von *Phoenix pusilla* schlauchförmig sind. Leider war es uns nicht möglich, noch die Entwicklungsgeschichte zu untersuchen.

b) *Phoenix humilis* var. *Roebelenii* O. Brien.

Der männliche Blütenstand von *Phoenix humilis* var. *Roebelenii* ist eine mehrfache verzweigte Rispe, welche Ähren trägt (Abbildung 7). Die einzelnen Äste sind relativ dünn und weisen stark hervorspringende Kanten auf. Diese laufen auch hier, gleich wie bei der vorher beschriebenen Art, direkt von der Basis jeder einzelnen Blüte der Achse entlang nach unten. Tragblätter fehlen hier vollständig.

Die männlichen Blüten sind auf der Infloreszenzachse ganz unregelmäßig angeordnet. Die sie trennenden Internodien sind sehr verschieden

lang. Es ist wahrscheinlich, daß auch hier Triaden wie bei *Phoenix pusilla* vorliegen, doch ist der Grundtypus nicht mehr genau festzustellen (Vgl. Seite 44).

Die Blüten sind ungestielt. Sie sind alle gleich groß und blühen auch bei dieser Art gleichzeitig. Im Gegensatz zur vorher beschriebenen Art sind sie streng radiär-symmetrisch.

Das *Perianth* zeigt folgendes: Die 3 Kelchblätter sind sehr kurz und zu einem krugförmigen Gebilde miteinander verwachsen. Die Kronblätter dagegen sind ungefähr fünfmal länger, lanzettförmig, und ihr

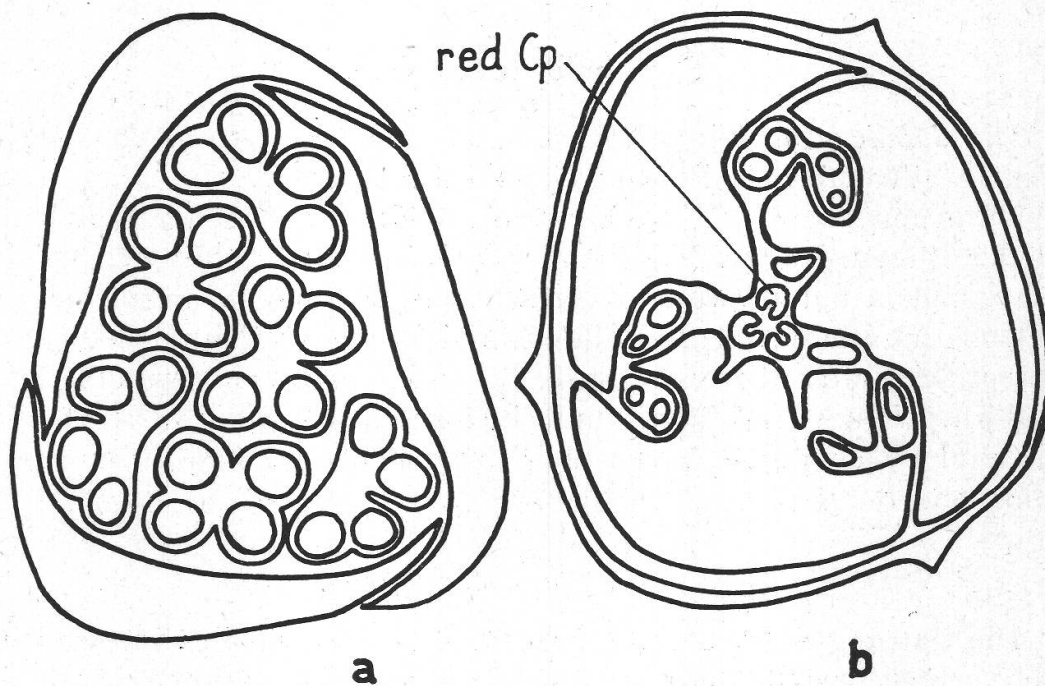


Abbildung 8.
Phoenix humilis, Querschnitte durch die männliche Blüte.
Vergrößerung 28fach.

Ende ist dornenartig zugespitzt. Die Ästivation ist kontort, die Blattränder decken sich also nicht gleich wie bei der vorher beschriebenen Art (Abbildung 8). In anatomischer Hinsicht stimmen die Blütenhüllblätter der beiden Arten jedoch überein.

Das *Androeceum* ist normal entwickelt. Wir können 2 Kreise von je 3 Stamina feststellen, die in normaler Alternanz zu den Kelch- und den Kronblättern stehen. Die Staubblätter sind schwach pfeilförmig, die untern Enden der Theken sind also kurz, sie weichen nur wenig auseinander. Aus dem Knospenquerschnitt (Abbildung 8 a) erkennen wir, daß die Antheren des äußern Kreises extrors sind, die des innern dagegen aequifacial. Das *Konnektiv* besitzt im Zentrum ein Leitbündel mit mehreren Gefäßen. Die Filamente des innern Kreises verwachsen an der

Basis mit der Mittelrippe der hinter ihnen stehenden Kronblätter, während die des äußern Kreises mit den Kronblatträndern verbunden sind.

Tief unten im Zentrum der Blüte ist das *rudimentäre Gynoeceum* zu beobachten. Es besteht aus 3 kleinen, kugeligen Höckern, die den 3 Karpellen entsprechen. Wir können an ihnen keine Differenzierungen erkennen, ausgenommen, daß sie eine tiefe Einbuchtung auf der morphologischen Oberseite besitzen. Unten geht diese Rinne in einen kurzen Kanal über, welcher dem Griffelkanal und der Fruchtknotenhöhle entspricht. Das Karpell besteht aus rein parenchymatischem Gewebe; Leit- und Bastbündel fehlen vollständig.

Coryphoideae-Sabaleae.

Die *Sabaleae* sind in Afrika fast gar nicht vertreten, kommen dagegen in allen übrigen Palmengebieten der Erde vor. Die Hauptunterschiede gegenüber den *Phoenixaceae* zeigen sich im Bau der Laubblätter und der Blüten. Die Laubblätter der *Sabaleae* sind gefächert, und ihre Blüten sind fast durchwegs zweigeschlechtig, selten kommen auch eingeschlechtige Blüten vor. Am Blütenstand finden wir zahlreiche Spathen, die aber zur Blütezeit nur die Basis der Infloreszenzachse umhüllen. Von den 3 Karpellen wächst häufig nur eines zu einer Beerenfrucht aus, oder dann bildet sich durch Verholzung des Endokarps eine dünnschalige Steinfrucht (O. D r u d e , 1889).

1. *Sabal Palmetto* R. et S.

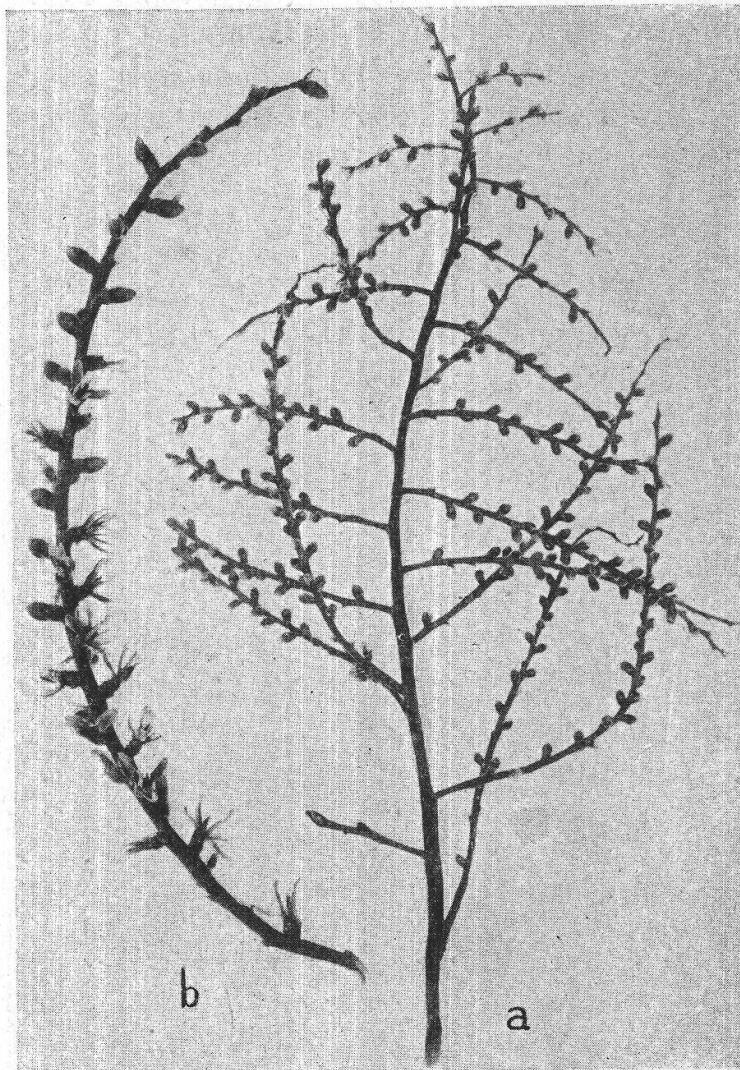
Die Gattung *Sabal* umfaßt 7 Arten, die ausschließlich in der Neuen Welt verbreitet sind. *Sabal Palmetto* im besondern finden wir hauptsächlich im Süden der Vereinigten Staaten von Amerika, und sie ist diejenige Palme, deren Areal sich dort am weitesten nach Norden erstreckt. Ihr Holz und ihre Blätter werden genutzt. Von dieser Art standen mir einige Infloreszenzteile mit Knospen und offenen Blüten zur Untersuchung zur Verfügung, die aus dem Botanischen Garten Buitenzorg stammten und in Alkohol 70 % fixiert waren.

Die Infloreszenzen von *Sabal Palmetto* sind aus Ähren zusammengesetzte Rispen. Die Abbildung 8 a stellt einen Ast erster Ordnung dar. Wir erkennen daran zahlreiche Zweige, die rund um diese Achse 1. Ordnung angewachsen sind. Jeder dieser Seitenzweige besitzt ein kleines, unscheinbares Tragblatt, das in vielen Fällen zu einem flachen Höcker reduziert ist oder vollkommen fehlt. Die Blüten sind ungestielt und sitzen einzeln spiralig fast ausschließlich an den Seiteninfloreszenzen. Die Hauptachse besitzt nur in der obersten Zone, von der keine Äste mehr ausgehen, einige wenige Blüten. Sowohl die Haupt- als auch die Seitenachsen endigen mit einer Blüte. — Jede einzelne Blüte besitzt

ein spitzes, dünnes Tragblatt, das nicht überall gleich stark entwickelt ist. Am ganzen Blütenstand öffnen sich alle Blüten fast gleichzeitig.

Die zwittrigen *Blüten* sind ziemlich klein, nur ungefähr 3 mm lang. Die 3 Kelchblätter sind sehr kurz und fast bis zur Spitze miteinander verwachsen. Sie bilden einen flachen Becher, in dem die übrigen Blütenblätter stehen. In jedem Kelchblatt finden wir einige Leitbündel, von

Abbildung 9.
Sabal Palmetto,
a Blütenstandstück,
b Infloreszenzweig
mit Knospen und
offenen Blüten.
a $\frac{2}{3}$ natürliche Größe,
b $1\frac{1}{2}$ fach vergrößert.



denen jedoch nur das mittlere bis zur Blattspitze reicht. Bastbündel fehlen fast vollständig oder sind nur sehr schwach entwickelt. — Die *Kronblätter* stehen, im Gegensatz zu den Kelchblättern, vollständig frei. Sie sind schön weiß gefärbt und spreizen während der Blütezeit stark auseinander, oder ihre löffelartigen Spreiten sind sogar zurückgeschlagen. In jedem Kronblatt kommen regelmäßig 3 Leitbündel vor, die wir deutlich bis zur Blütenachse verfolgen können. Die Ästivation ist dachig (Abbildung 10).

Das *Androeceum* besteht normalerweise aus 2 Kreisen von je 3 Staubblättern. Auf Abweichungen soll weiter unten eingegangen werden. Die Stamina sind deutlich pfeilförmig und ihre Antheren intrors. Die Übergangsstelle vom Filament ins Konnektiv ist sehr dünn, die Staubbeutel sind daher versatil. In der jungen Knospe sind die Antheren tetrasporangiat, in offenen Blüten jedoch scheinbar bisporangiat. Auf dieses Verschwinden der Trennungswand zwischen den Mikrosporangien, das bei den Palmen eine häufige Erscheinung ist, soll bei einer andern Gattung ausführlicher eingetreten werden (vgl. S. 57).

Die großen blattartigen *Filamente* sind ebenfalls weiß gefärbt wie die Kronblätter. Mit der Krone dienen sie wahrscheinlich als Schau-

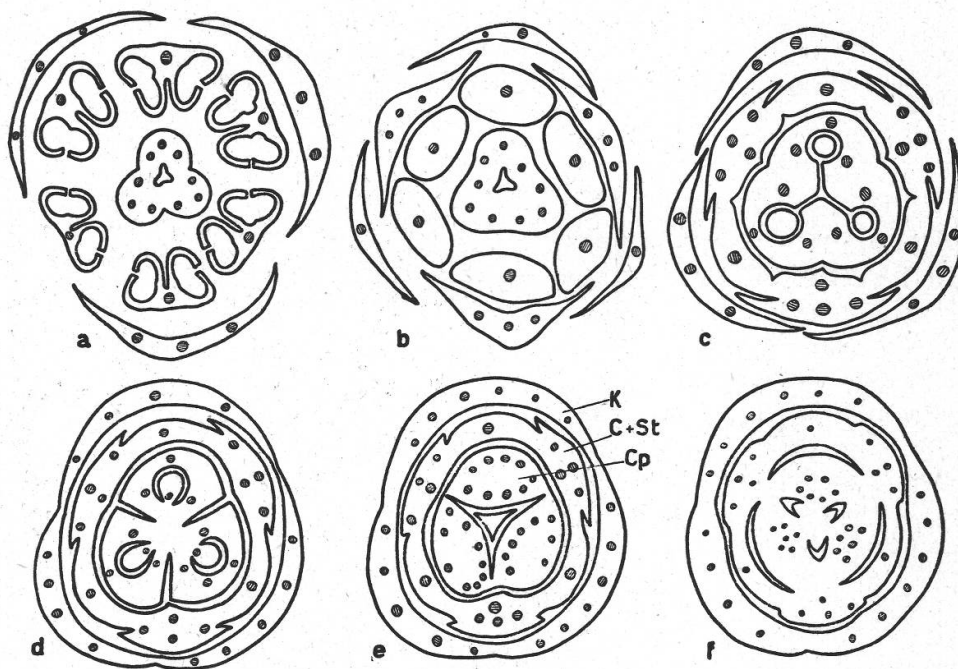


Abbildung 10.

Sabal Palmetto, Querschnitte durch eine Blüte. Leitbündel schraffiert.
Weiteres im Text. Vergrößerung 20fach.

apparat. Auf der Höhe der Kelchblattspitzen verwachsen die Staubfäden seitlich miteinander. Zugleich verwächst der innere Kreis mit den hinter ihnen stehenden Kronblättern (Abbildung 10 c). Alle Blattkreise lassen sich jedoch im Querschnitt an Hand der Leitbündel durch die ganze Blüte hinunter verfolgen.

Das *Gynoeceum* wird von drei teilweise miteinander verwachsenen Karpellen gebildet. Es hat die Form einer Säule, die in der Region des Fruchtknotens etwas verdickt ist (Abbildung 11 a). Rein äußerlich betrachtet, erhalten wir den Eindruck eines vollständig coenokarpen Gynoeceums. Untersuchen wir jedoch den Bau an Hand einer Querschnitt-

serie (Abbildung 10 a—f) und eines Längsschnittes (Abbildung 11 a) genauer, so können wir folgende Feststellung machen :

Die *Narbe* sitzt als kleines Köpfchen unmittelbar auf dem Griffel. Von diesem ist sie nur durch die zahlreichen, dicht nebeneinanderstehenden Papillen zu unterscheiden (Abbildung 11 a).

Auf Querschnitten durch den *Griffel* (Abbildung 10 a, b) können wir deutlich die 3 Karpelle erkennen. Sie umschließen einen gemeinsamen Griffelkanal. Dieser hat 3 Rinnen, die den morphologischen Oberseiten der 3 Karpelle entsprechen. Auf dieser Höhe hat jedes Frucht-

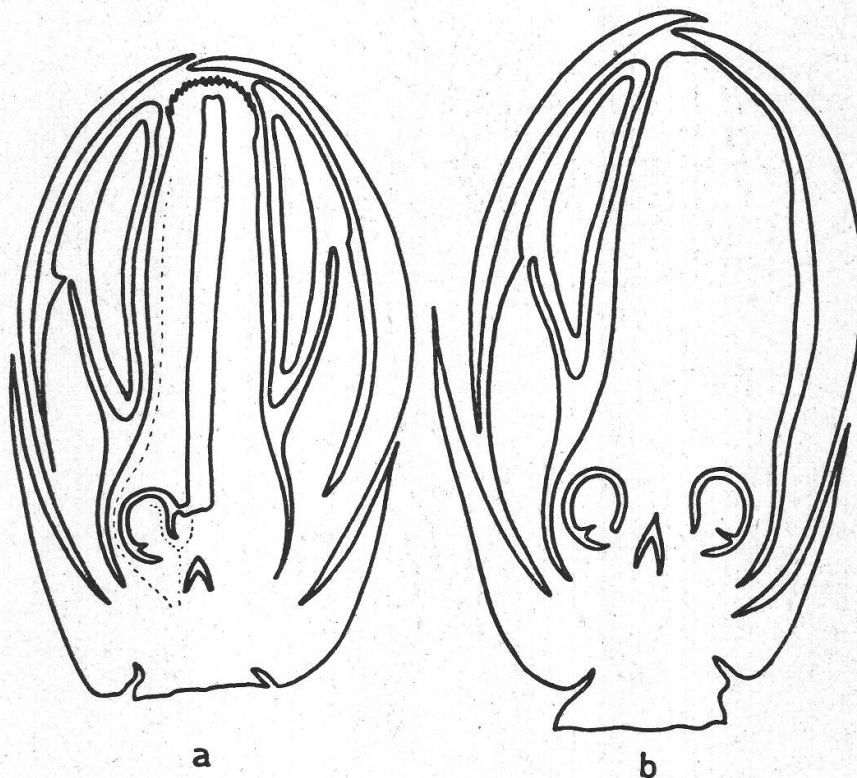


Abbildung 11.

Sabal Palmetto, Längsschnitt durch *a* normale Blüte, *b* Blüte mit 4 Karpellen. Weiteres im Text. Vergrößerung 30fach.

blatt 3 Leitbündel, ein dorsales und zwei laterale, die bis gegen die Narbe hinaufreichen.

Im obersten Teile des Fruchtknotens (Abbildung 10 c) sehen wir, wie sich jede der 3 Rinnen des Griffelkanals zu einer Fruchtknotenhöhle erweitert. Alle 3 Höhlungen sind hier noch miteinander verbunden.

Der nächsttiefere Querschnitt (Abbildung 10 d) dagegen zeigt, daß die Fruchtblätter fast freistehen und nur im Zentrum leicht miteinander verwachsen sind. Im nächsten Schnitt (Abbildung 11 e) verhält es sich mit der Verwachsung der Karpelle gerade umgekehrt. Nur seitlich außen sind sie lose miteinander verbunden, während sie im Zentrum eine große

dreieckige Höhle frei lassen. In diese hinein ragt in gleicher Weise wie bei *Phoenix pusilla* die Blütenachsenspitze, die an der Basis (Abbildung 10 f) ganz schwach mit den Karpellen verbunden ist. Wir haben also wie bei der zuerst beschriebenen Art eine beginnende Pseudocoenokarpie vor uns (vgl. Seite 46 und Seite 96). — In bezug auf die

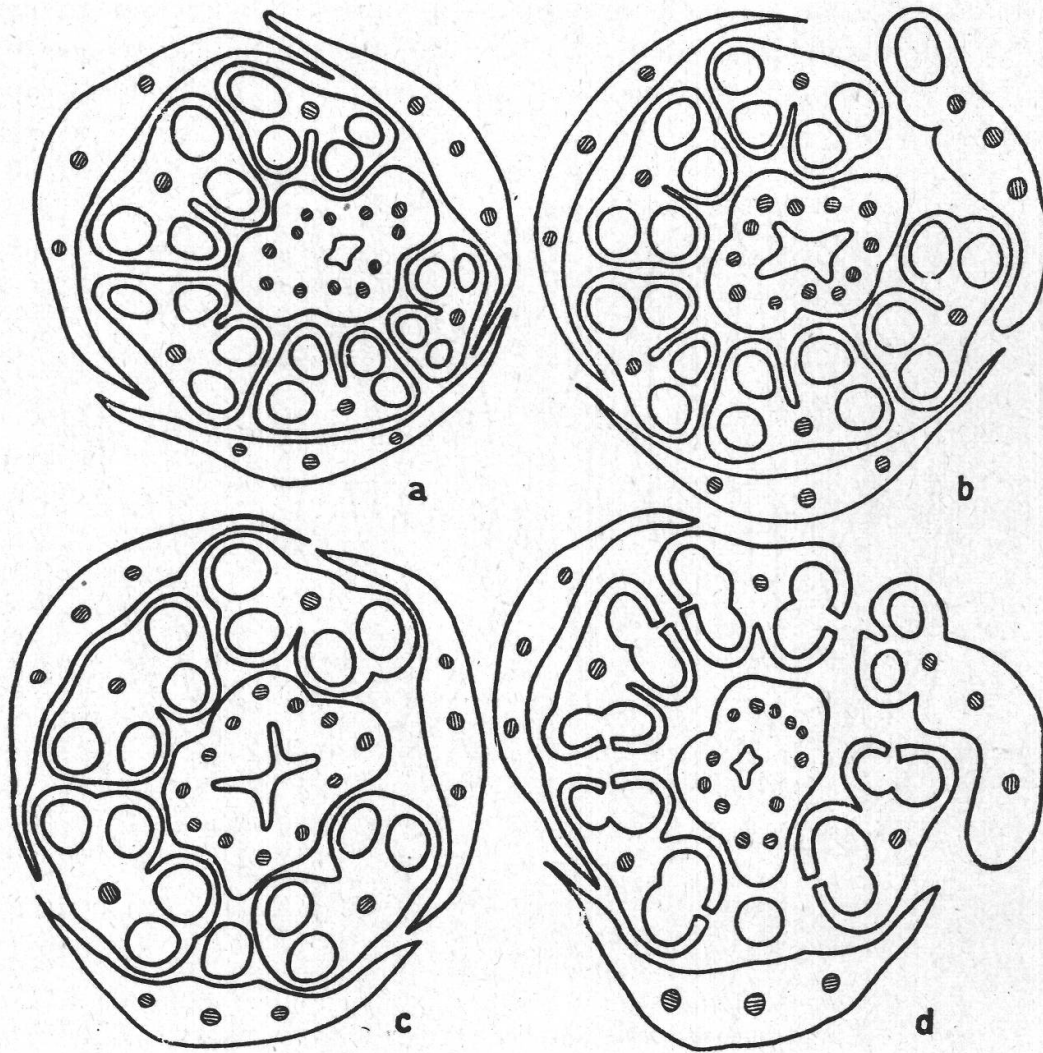


Abbildung 12.

Sabal Palmetto, Querschnitte durch anormale Blüten. Näheres im Text.
Vergrößerung 38fach.

Form der Karpelle konnten wir beobachten, daß sie unten schlauchförmig sind. Doch reicht die ventrale Schlauchwand nicht so weit hinauf wie bei *Phoenix pusilla*. Der Leitbündelverlauf stimmt weitgehend überein mit der eben genannten Art. — Die einzige Samenanlage sitzt an der ventralen Schlauchwand und ist anatrop (Abbildung 11 a). — Die Untersuchung dieser Karpelle hat also ergeben, daß sie ebenfalls schlauchförmig sind.

Die Blüten von *Sabal Palmetto* zeigen oft mannigfache *Anomalien*. Am häufigsten (bei ca. 20% aller Blüten) findet man nur 5 Staubblätter, dagegen 4 Karpelle. Das vierte Karpell steht am Platze des fehlenden Staubblattes und ist mit den übrigen Fruchtblättern verwachsen (Abbildungen 11 b und 12 a). Im Fruchtknoten solcher Blüten fanden wir durchwegs 4 Samenanlagen, im übrigen ist die Gestaltung der Sporophylle normal.

Folgende Mißbildungen treten nur vereinzelt auf: Abbildung 12 b zeigt einen Querschnitt durch eine Blüte mit 4 Fruchtblättern und 5 Stamina. Dazu kommt, daß der Rand des einen Kronblattes, vor dem kein Staubblatt entwickelt ist, ein Mikrosporangium mit fertilen Pollen trägt. Ähnliche Verhältnisse fanden wir an einer andern Blüte (Abbildung 12 d), doch war hier am Rande des Kronblattes eine vollständige Theka mit 2 Pollensäcken zu beobachten, eine Bildung also, die weitgehend mit dem einzigen fertilen Staubblatt von *Canna* übereinstimmt. Von den übrigen 5 Staubblättern war eines steril. An ihm konnten wir lediglich ein Filament ohne Leitbündel erkennen.

Schließlich fanden wir in einigen weitem Blüten 4 fertile Stamina, 1 Staminodium, aber, wie in allen oben dargestellten Blüten, 4 Karpelle.

Untersuchungen über die Stellung dieser anormalen Blüten ergaben folgende Resultate: Die meisten abweichend gebauten Blüten fanden wir im untern Drittel der Seitenachsen. Meistens waren es 2 bis 3, während alle übrigen Blüten normal ausgebildet waren. Nur bei einer Seitenähre standen auch in der mittleren Region zwei abnorme Blüten, und in einem dritten Fall zeigten fast die Hälfte der Blüten (14 von 31) Mißbildungen. Der Großteil davon war im obern Drittel der Seitenachse inseriert.

Zusammenfassend ergibt sich: 1. In den Blüten von *Sabal Palmetto* tritt häufig an Stelle eines Staubblattes ein Karpell auf. 2. Neben normal entwickelten Staubblättern kommen auch rudimentäre vor. 3. In Blüten mit reduzierter Staubblattzahl kann man an den Kronblättern oft antherenartige Bildungen beobachten. 4. Trotz dieser Organumwandlungen bleiben die charakteristischen Zahlenverhältnisse erhalten.

2. *Livistona chinensis* Mart.

Wie uns schon der Name sagt, ist diese Palme in Ost-Asien, besonders in China heimisch. Sie wird häufig kultiviert unter dem Synonym *Latania bourbonica* Hort.

Livistona chinensis ist ein hoher Baum mit blattnarbigem Stamme und mächtiger Krone. Ihre Blätter sind breite, regelmäßig eingeschnittene Fächer mit scharf zweikantigem Stiel.

Der *Blütenstand* entspringt blattachselständig aus der Krone. In der untern Hälfte der Gesamtinfloreszenz erkennen wir eine deutliche Hauptachse, während sie sich in der obern Hälfte unregelmäßig ver-

zweigt (Abbildung 13 a). An diesen Abzweigungen der Infloreszenzäste von der Hauptachse können wir kleine, schuppenförmige Tragblätter beobachten. Auf den Achsen selbst finden wir flache bis rundliche, warzenförmige Höcker. Die genaue Untersuchung zeigte, daß es sich dabei um Seitenzweige mit gestauchten Internodien handelt. Diese

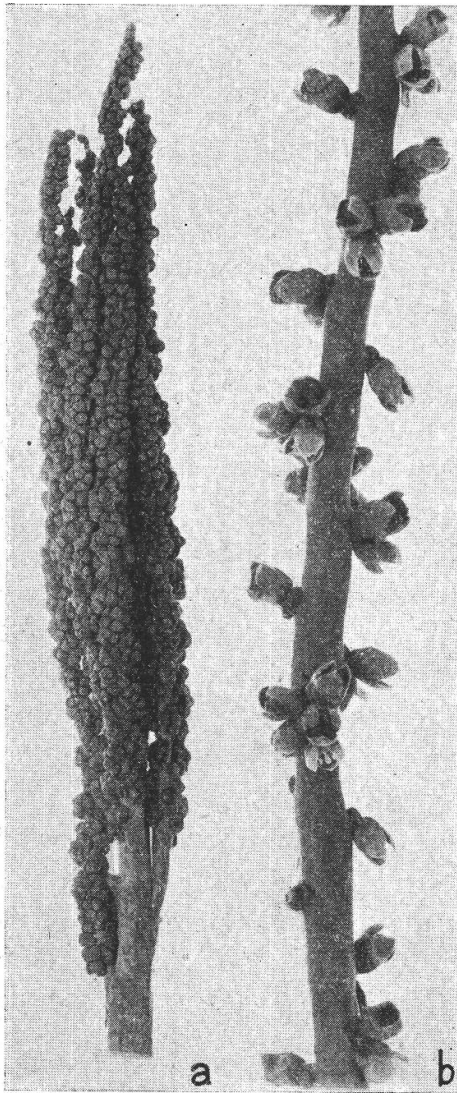


Abbildung 13.

Livistona chinensis, a junger Blütenstand,
b Infloreszenzast mit offenen Blüten.
a $\frac{2}{3}$ natürliche Größe, b $1\frac{1}{2}$ fach vergrößert.

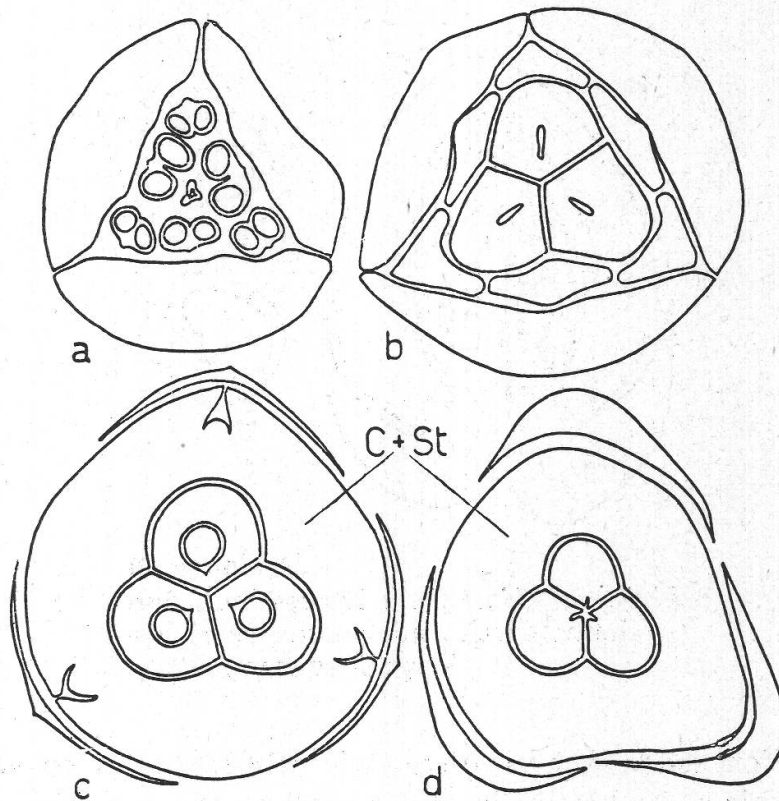
werden jedoch nicht entwickelt, sondern sie bleiben immer kurz. Nur in einem vereinzeltten Falle fanden wir einen Seitenast mit verlängerten Internodien. Er hatte eine Länge von 5 mm und trug nur 3 Knospen. Alle Seitenäste besitzen ebenfalls ein kurzes Tragblatt. Dieses geht unmittelbar unter dem Höcker aus der Infloreszenzachse hervor und legt sich abwärts eng an diese an. Die Blüten selbst (Abbildung 13 b) sind ausschließlich auf diesen Höckern inseriert. Sie sind ungestielt und stehen einzeln oder meist in Gruppen bis zu 5 beisammen und sind spiralig angeordnet. Ursprünglich werden bis 9 Blüten angelegt. Während des Wachstums bleiben viele von ihnen in der Entwicklung stehen

und fallen ab. Wir können aber ihre Ansatzstelle auf der gestauchten Achse noch als deutliche Narbe wahrnehmen. Jede Blüte besitzt ebenfalls ein kurzes, schuppenförmiges Tragblatt, das mit seiner Spitze nur wenig aus der gestauchten Achse hervorragt. Auch zwischen den Narben der abgefallenen Blüten konnten wir dieses Tragblatt nachweisen.

Die *Blüten* von *Livistona* sind zwittrig und haben das charakteristische Monokotyledonendiagramm (Abbildung 14).

Die *Kelchblätter* sind kaum halb so lang wie die *Kronblätter* und an der Basis miteinander verwachsen. Auch die *Kronblätter* bilden unten eine kurze Röhre. Wir haben also eine doppelte, tief dreispaltige Blüten-

Abbildung 14.
Livistona chinensis,
Querschnitte durch eine
Knospe.
Vergrößerung 20fach.



hülle. Die Ästivation ist bei den Kelchblättern dachig, bei den Kronblättern klappig. An ihrer Berührungsstelle greifen die Kronblätter mit zackig hervorstehenden Epidermiszellen zahnradartig ineinander. In jedem Kronblatt finden wir regelmäßig 7 Leitbündel, im Kelch ist deren Zahl nicht konstant, sie schwankt von 4—8.

Die *Stamina* sind typisch pfeilförmig und ihre Antheren intrors (Abbildung 14 a). In den offenen Blüten enthält jede Theke nur einen Pollensack, die Anthere ist also scheinbar bisporangiat. In Wirklichkeit hat auch *Livistona* tetrasporangiate Staubbeutel, wie Querschnitte durch ganz junge Antheren zeigen (Abbildung 15 b). In der Folge wird aber die Trennungswand zwischen den Mikrosporangien aufgelöst und ist in älteren Antheren nicht mehr sichtbar (Abbildung 15 e). Die Degeneration der Trennungswand setzt ein, nachdem der Pollen fertig entwickelt ist.

Einen eigenartigen Bau weisen die *Filamente* auf. Betrachten wir diese im Querschnitt von oben nach unten (Abbildung 14), so können wir folgendes feststellen: Unmittelbar unter der Anthere sind die Filamente noch sehr dünn, fadenförmig. Sie werden jedoch bald breiter und blattartig, so daß sie sich seitlich berühren (Abbildung 14 b). Tiefer unten verwachsen die Staubfäden unter sich und mit der Krone, in ähnlicher Art, wie dies für *Sabal Palmetto* (vgl. Seite 52) dargestellt wurde (Abbildung 14 c, d).

Das *Gynoeceum* von *Livistona chinensis* zeigt folgenden Bau: Es besteht aus 3 freien Karpellen, die das Ende der Blütenachse einnehmen.

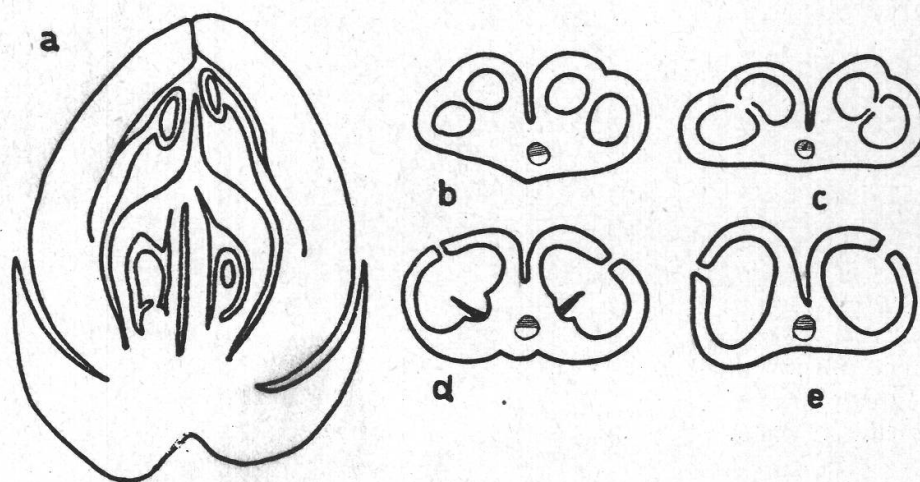


Abbildung 15.

Livistona chinensis, a Längsschnitt durch eine Knospe, b—e Querschnitte durch Antheren verschiedenen Alters. Näheres im Text.

Vergrößerungen: a 20fach, b—e 60fach.

Von einer Achsenspitze, wie wir sie bei *Phoenix* und *Sabal* gesehen haben, ist hier nichts festzustellen. Die Karpelle besitzen einen gemeinsamen Griffel mit Narbe. Die *Narbe* ist nur durch wenige papillenförmige Epidermiszellen vom eigentlichen Griffel zu unterscheiden. Der *Griffel* ist nadelförmig und zeigt einen schwach dreikantigen Umriß (Abbildung 16 a). In seinem Innern verlaufen drei Kanäle, die im Zentrum miteinander verbunden sind. Direkt über dem Fruchtknoten teilt sich der Griffel in drei Abschnitte mit je einem Kanal, die nun fast waagrecht ihren zugehörigen *Fruchtknoten* zustreben. Letztere sehen ähnlich aus wie die von *Phoenix*, sind jedoch ganz anders gebaut. Auf der Oberseite des Karpells verläuft vom Griffel bis zur Basis eine Rinne, die der Verwachsungsnaht der Fruchtblattränder entspricht. Auf der Höhe der Samenanlagen ist sie nur wenig tief oder verschwindet fast ganz (Abbildung 16 c—e), während sie an der Basis und an der Spitze des Fruchtknotens am tiefsten ist (Abbildung 16 b, f). — Wie bei allen

bisher beschriebenen Arten kommt auch hier pro Karpell eine Samenanlage vor. Sie ist ebenfalls anatrop und hat marginale Plazentation (Abbildungen 15 a—16). — Zum Verlauf der Leitbündel ist folgendes zu bemerken: Wir finden einen Dorsalmedianus und zahlreiche laterale Stränge, ein Ventralmedianus aber fehlt. Im Funiculus verlaufen 1 bis 3 Leitbündel (Abbildung 16 e), die sich von den lateralen abgezweigt

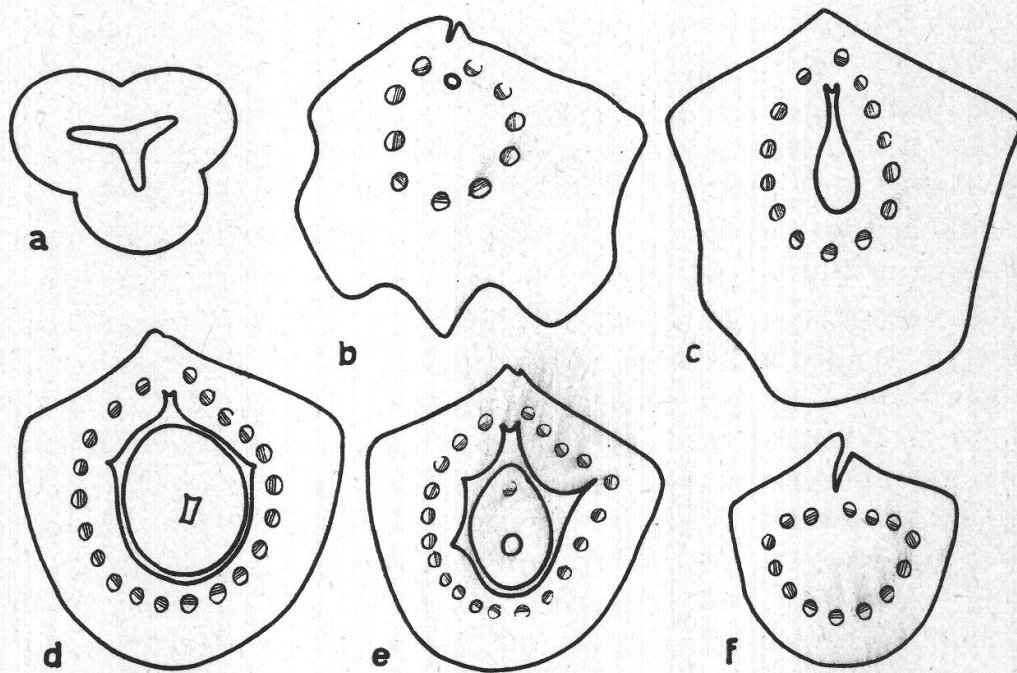


Abbildung 16.

Livistona chinensis, Querschnitte a durch den gemeinsamen Griffel, b—f durch einen Fruchtknoten eines Karpells. Hadrom der Leitbündel schraffiert. Weiteres im Text. Vergrößerungen: a 90fach, b—f 57fach.

haben. Bei allen Strängen liegt das Hadrom nach dem Zentrum des Karpells zu, also auf der morphologischen Oberseite. Wir müssen hier leider die Frage offenlassen, ob die Karpelle schildförmig oder nicht schildförmig sind.

In den Karpellen von jungen Knospen sind meist erst 1 bis 3 Leitbündel entwickelt, und zwar immer der Dorsalmedianus und 2 laterale. Dazwischen können wir aber zahlreiche rundliche Stellen im parenchymatischen Gewebe erkennen, die aus kleinern, intensiver gefärbten Zellen bestehen. Aus diesen Geweben werden die Leitbündel herausdifferenziert.

3. *Trachycarpus excelsa* Thunb. und *Chamaerops humilis* L.

Das Untersuchungsmaterial dieser beiden Arten stammt aus dem Botanischen Garten Zürich. *Trachycarpus* und *Chamaerops* gehören zu den bei uns am häufigsten kultivierten Palmen. Beide Arten wurden

früher wegen ihrer großen Ähnlichkeit im Blütenbau in eine Gattung gestellt. Bei näherer Untersuchung zeigte sich auch, daß sie im Bau der Blüten und Infloreszenzen weitgehend übereinstimmen. Ausgeprägte Unterschiede bestehen bei ihnen aber in der geographischen Verbreitung, im Bau der vegetativen Organe und in der Stellung des Samens. Dieser ist bei *Chamaerops* aufrecht-ellipsoidisch und hat ein ruminirtes Endosperm, während er bei *Trachycarpus* gekrümmt-nierenförmig ist und das Nährgewebe an der Raphe eine große Aushöhlung hat (O. D r u d e , 1889).

Das natürliche *Verbreitungsgebiet* von *Trachycarpus* erstreckt sich vom westlichen Himalaja bis nach Japan; am häufigsten kommt die Palme jedoch in China vor. — Die Heimat von *Chamaerops humilis* ist das südliche Mittelmeergebiet, besonders Marokko und Algerien. Sie ist die einzige in Europa wildwachsende Palme (Sizilien).

Die vegetativen Organe der beiden Gattungen sind folgendermaßen gebaut: *Trachycarpus* besitzt einen dicken, bis 8 Meter hohen, blattnarbigen Stamm, der zuoberst von faserigen Blattscheideresten umhüllt wird. Die mächtige Krone besteht aus langgestielten, regelmäßig handförmig geteilten Fächerblättern, deren Strahlen schmal und glänzend grün sind. Der Blattstiel ist flach und beiderseits von stumpfen, warzigen Stacheln besetzt. — *Chamaerops humilis* dagegen ist eine niedrige, buschig verzweigte und kurze Stämme bildende Palme, mit ebenfalls regelmäßig geteilten Fächerblättern. Die Blattstiele dagegen sind fast rund und tragen beiderseits lange, spitzige Dornen.

Die *Blütenstände* entspringen bei beiden Gattungen blattachselständig aus dem Stamme. Es sind hängende Rispen, die aus zahlreichen Ähren zusammengesetzt sind. Im Knospenstadium werden sie von mehreren Hochblättern eingehüllt. Diese Spathen stellen ihr Wachstum bald ein und werden dürr und pergamentartig.

Die zwittrigen *Blüten* sitzen bei *Trachycarpus excelsa* in Triaden. Diese, wie auch die Einzelblüten, sind kurz gestielt. Jede Triade sowie jeder Infloreszenzast hat ein kleines, verkümmertes Tragblatt. An den Einzelblüten konnte es nicht mehr festgestellt werden. In den meisten Triaden öffnet sich die mittlere Blüte zuerst. — Bei *Chamaerops humilis* sind die Blüten einzeln auf kurzen Stielchen an der Infloreszenzachse inseriert. Hier besitzt jede einzelne Blüte sowie jeder Infloreszenzast, im Gegensatz zu *Trachycarpus excelsa*, ein gut entwickeltes, langes Tragblatt.

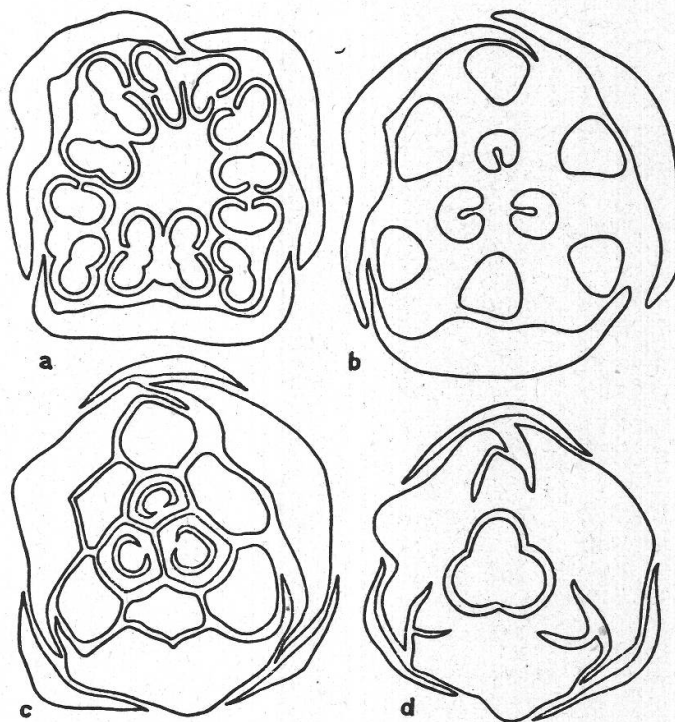
Die *Blütenhülle* beider Arten ist perigonartig und schön gelb gefärbt. Anatomisch stimmt sie mit derjenigen von *Livistona* und *Sabal* überein (Vgl. Seite 57).

Das *Androeceum* ist meist normal entwickelt. In 2 Kreisen stehen je 3 Staubblätter mit pfeilförmigen Antheren. Letztere sind ursprünglich

tetrasporangiat. Die Scheidewände zwischen den Pollensäcken werden aber auch bei diesen Arten früh aufgelöst, so daß die Antheren nun scheinbar bisporangiat sind (Abbildung 17 a). Die Zahl der Staubblätter bei *Chamaerops humilis* ist sehr variabel. So findet man oft deren 5 oder 7.

Trachycarpus und *Chamaerops* unterscheiden sich insofern von der vorher beschriebenen Gattung, als in ihren *Gynoeceen* jedes einzelne Karpell einen eigenen Griffel mit Narbe besitzt. Das Gynoeceum ist demnach vollständig apokarp (Abbildung 17 b, c). Von den Leitbündeln

Abbildung 17.
Trachycarpus excelsa,
Querschnitte durch eine
junge Blüte.
Vergrößerung 20fach.



im Fruchtblatt konnten wir nur den Dorsalmedianus und oft noch zwei laterale deutlich erkennen. Leider konnten wir nicht mehr feststellen, da die Blüten schon vor der vollen Entwicklung abfallen. *Trachycarpus* fruktifiziert bei uns nie und *Chamaerops* sehr selten und auch dann nur sehr spärlich.

4. *Rhapis excelsa* Henry.

Rhapis excelsa ist dioecisch. Zusammen mit 4 andern Arten der gleichen Gattung kommt sie von China bis zu den Sunda-Inseln vor. Es ist eine kleine, schlanke, Ausläufer treibende Palme mit kleinen Blättchen. Zur Untersuchung standen mir ein Endstück eines männlichen Blütenstandes, in Alkohol abs., sowie einzelne männliche Knospen, nach K a r p e t s c h e n k o fixiert, zur Verfügung.

Der *Blütenstand* ist eine lockere Rispe aus Ähren (Abbildung 18), deren Hauptachse wir bis zur Spitze verfolgen können. An dieser stehen

die Infloreszenzäste in den Achseln eines unscheinbaren, stark reduzierten Tragblattes. Die Blüten finden wir fast ausschließlich an den Seitenzweigen und an der obersten Partie der Hauptachse. Sie stehen einzeln und sind spiralg angeordnet. Das Tragblatt fehlt bei ihnen vollständig.

Die *Blüten* zeigen, soweit wir an den jungen Knospen verfolgen konnten, folgenden Bau : Wir haben 3 kurze, in der untern Hälfte miteinander verwachsene *Kelchblätter*. Die *Kronblätter* sind nur an der Basis kurz miteinander verbunden, im oberen Teil haben sie eine klappige Ästivation. Bastbündel sind in diesem Stadium noch keine entwickelt.

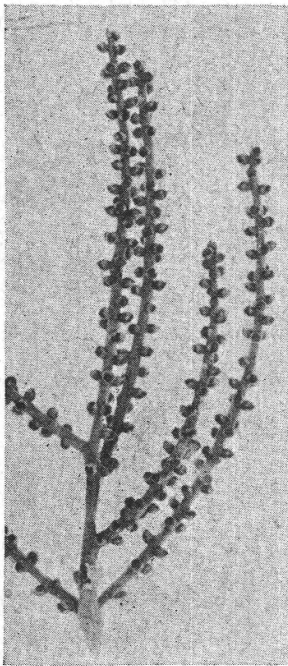


Abbildung 18.
Rhaps excelsa, Infloreszenzstück mit Knospen.
 $\frac{2}{3}$ natürliche Größe.

Das *Androeceum* besteht aus 6 Staubblättern, die schwach extrorse Antheren haben. Die 3 innern Staubblätter waren noch nicht so weit entwickelt wie die 3 äußern. In den Pollensäcken der letzteren fanden wir Tetraden oder fertig entwickelte Pollen, in den innern Stamina Teilungen der Pollenmutterzelle. Die kurzen Filamente sind an der Basis mit den Kronblättern in der schon bei andern Gattungen beschriebenen Art und Weise verwachsen (*Sabal*, *Livistona*).

Das *reduzierte Gynoeceum* ist nur sehr schwach ausgebildet. Im Zentrum und ganz am Grunde der Blüte können wir drei kleine, hufeisenförmige Lappen feststellen, die nur aus wenigen und etwas stärker gefärbten Zellen bestehen.

II. Unterfamilie : Borassoideae.

Die Palmen der *Borassoideae* sind im tropischen Afrika (inklusive Madagaskar und Seychellen-Inseln), Arabien, Indien und auf den Sunda-Inseln verbreitet.

Es sind meist hohe Bäume von ganz ähnlichem Habitus wie die *Sabaleae*. Sie besitzen Fächerblätter mit regelmäßig eingeschnittenen, hohlrinnigen Strahlen. Die Rhachis der Laubblätter ist stark verkürzt, so daß eine Übergangsform zwischen einem Fieder- und einem Fächerblatt vorliegt.

Sämtliche Palmen dieser Unterfamilie sind dioecisch. Die Blütenstände bestehen aus einfachen oder wenig verzweigten Ähren. Die Infloreszenzäste werden an der Basis von einigen kurzen Spathen röhren- oder tütenförmig umgeben. Die Infloreszenzachsen sind relativ dünn, zylindrisch, und die Blüten werden von großen Tragblättern bis zum Aufblühen vollständig bedeckt. Die männlichen und die weiblichen Blütenstände sind gleich gebaut, doch können bei einigen Arten an Stelle der männlichen Einzelblüten wickelige Teilinfloreszenzen treten. — Die *Borassoideae* bilden Steinfrüchte mit je einem orthotropen Samen. Entweder reifen alle drei Fruchtblätter, oder dann gelangt nur ein Karpell zur Fruchtbildung.

1. *Latania*.

Von dieser Gattung, die 3 Spezies umfaßt, standen mir von 2 Arten junge männliche Blütenstände und einige Wurzelspitzen von männlichen und weibliche Pflanzen zur Verfügung, sowie von den erstbeschriebenen Art ein älteres Infloreszenzstück mit offenen Blüten. Alles Material stammte aus dem Botanischen Garten Buitenzorg und war zum Teil in Alkohol abs., zum Teil nach K a r p e t s c h e n k o fixiert.

Latania kommt auf den Maskarenen, auf Madagaskar und der diesen Inseln benachbarten ostafrikanischen Küste vor. Es sind mittelgroße Bäume mit Fächerblättern, deren Strahlen an den Rändern oft dornig gezähnt sind. Die Blütenstände sind fingerförmig in wenige Äste verzweigt (Abbildung 19 a).

a) *Latania Commersonii* Gmel.

Die Untersuchung der Teilblütenstände ergab folgende Resultate: Die Blüten sitzen an der relativ schwachen Achse einzeln und in spiraler Anordnung. Bei näherer Betrachtung sehen wir deutliche Parastichen; die Divergenz beträgt ungefähr $\frac{5}{13}$. Jede Blüte besitzt ein großes Tragblatt, das rund dreimal so breit wie lang ist. Auf der Oberseite ist es dicht filzig behaart. Es ist mit seiner ganzen Breite um die Infloreszenzachse herum halbkreisförmig angewachsen und steht senkrecht zu dieser. Nur der obere Drittel des Blattes ist rechtwinklig nach aufwärts gebogen. Es wird schon früh sehr hart und zäh. Die zahlreichen Tragblätter hüllen nun nicht nur die Knospen ein, sondern bedecken einander zum größten Teil selbst, so daß man an jungen Infloreszenzen nur ihre Spitzen sehen kann. Bevor sich die Knospen öffnen, wächst die

Blütenstandsachse stark in die Länge. Der dicke Mantel der Deckblätter wird dann an seinen dünnsten Stellen, den Blattspitzen, von den hervorstößenden Knospen durchbrochen, und diese entfalten sich erst jetzt (Abbildung 19 b). Die starken Brakteen übernehmen also hier noch z. T. die Funktion der Infloreszenzachse. Sie dienen nicht nur zum Schutze der Knospen, sondern stützen gleichzeitig die dünne Ährenachse.

Die *Kelchblätter* unterscheiden sich sowohl in der Gestaltung als

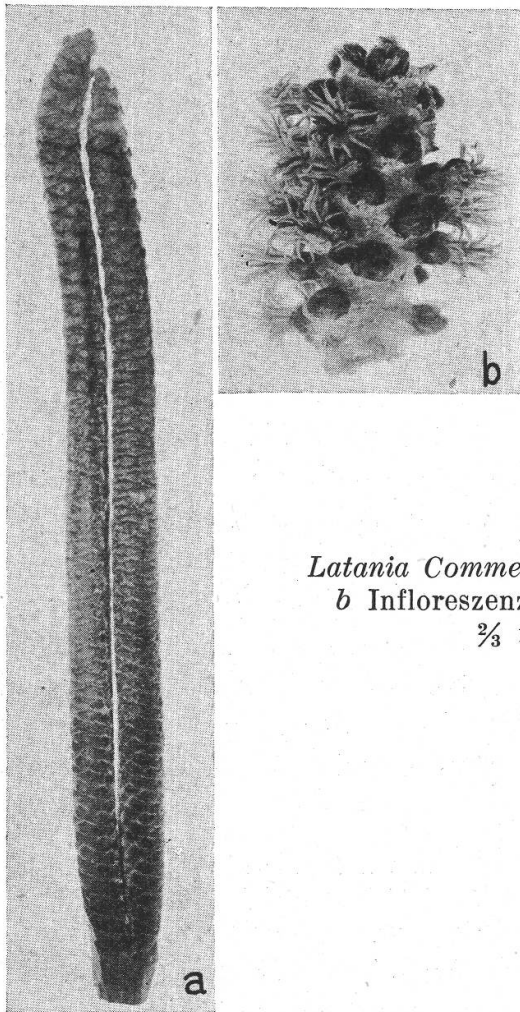


Abbildung 19.
Latania Commersonii, a junger Blütenstand,
b Infloreszenzstück mit offenen Blüten.
 $\frac{2}{3}$ natürliche Größe.

auch in der Stellung deutlich von den *Kronblättern* (Abbildung 20 b). Die drei *Kelchblätter* sind frei und löffelförmig nach oben gestreckt. Sie hüllen so die Basis der Blüte ein. Sie sind schmal, und ihre Ränder berühren sich in den offenen Blüten nicht. Die *Kronblätter* dagegen sind rund zweimal so breit wie die *Kelchblätter* und höher an der Blütenachse inseriert (Abbildung 20 a). Sie besitzen einen langen Nagel, und ihre Spreiten sind vollständig zurückgeschlagen. In jungen Knospen scheinen alle *Perianthblätter* ungefähr auf gleicher Höhe inseriert zu

sein (Abbildung 20 b), durch das starke Wachstum der Blütenachse zwischen Kelch und Krone werden die beiden Kreise jedoch weit auseinander gerissen.

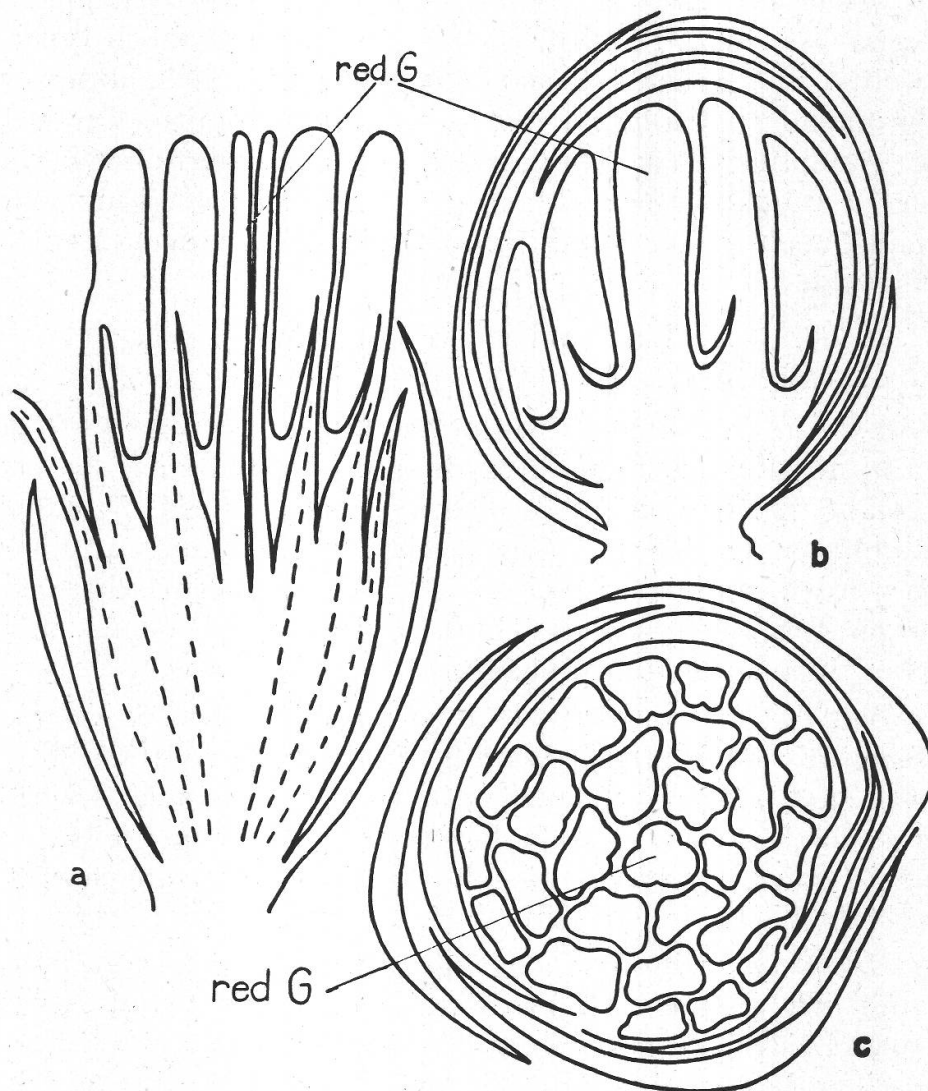


Abbildung 20.

Latania Commersonii, Längsschnitte *a* durch eine junge Blüte, *b* durch eine Knospe, *c* Querschnitt durch eine Knospe. Weiteres im Text. Vergrößerungen : *a*, *b* 15fach, *c* 20fach.

Das *Androeceum* besteht aus zahlreichen Staubblättern. Ihre Zahl schwankt von 25 bis 30, im Durchschnitt sind es 28 (Abbildung 20 c). Die Antheren sind sehr lang, zirka 8 mm. Sie sind intrors und schwach pfeilförmig. Alle Filamente sind an ihrer Basis miteinander verwachsen, die peripheren auch mit den Kronblättern. Die äußern Staubfäden sind etwas kürzer als die innern und stark nach außen gebogen oder zurückgeschlagen. Die zentral stehenden Filamente sind im Gegensatz zu den äußern gerade. Alle sind fast dreimal länger als die Staubbeutel, und

ihr Ende ist dünn und fadenförmig. Daher sind bei diesen Blüten die Antheren versatil (Abbildung 19 b).

Im Zentrum der Blüte findet man eine dreikantige Säule. Sie wird von den 3 *rudimentären Karpellen* gebildet, die oberflächlich miteinander verwachsen sind. Die typischen Teile eines normalen Gynoeceums, Narbe, Griffel und Fruchtknoten, können wir hier nicht unterscheiden; auch Leitbündel finden wir keine darin. Längsschnitte durch Blütenknospen (Abbildung 20 a, b) zeigen, daß das reduzierte Gynoeceum die Länge der Staubblätter erreicht. Nach dem Öffnen der Blüten wachsen die Stamina noch weiter heran, so daß sie den rudimentären Stempel weit überragen.

b) *Latania aurea* Dunc.

Der Bau des *Blütenstandes* ist gleich wie bei der vorher beschriebenen Art. An der dünnen Infloreszenzachse sitzen die einzelnen Knospen in deutlich spiraliger Anordnung. Die Divergenz beträgt auch hier ungefähr $\frac{5}{13}$. Genau ist sie nicht festzustellen, da die Blüten und ihre Tragblätter in der Stellung gewisse Schwankungen zeigen. Die Knospen werden in gleicher Weise wie bei der vorher beschriebenen Art von starken Tragblättern eingeschlossen. Diese sind auch hier auf der Ober-, resp. Innenseite stark behaart.

Der Bau des Perianths ist folgender: Wir haben 3 *Kelch-* und 3 *Kronblätter* mit dachiger Ästivation. Sie stehen vollständig frei. Im Innern finden wir zahlreiche und sehr harte Bastbündel. Diese stehen so dicht nebeneinander, daß ein Perianthblatt fast nur noch aus Bast und einer dünnen Epidermis besteht. In den Baststrängen der Blattmitte verläuft wieder je ein Leitbündel.

Das *Androeceum* besteht auch hier aus zahlreichen Staubblättern, durchschnittlich sind es 23. Die Antheren sind ebenfalls pfeilförmig und intrors. Leider standen uns von dieser Art nur junge Knospen zur Verfügung, so daß wir den Bau der Antheren und Filamente, besonders in der offenen Blüte, nicht eingehender untersuchen konnten. Er ist jedoch wahrscheinlich gleich wie bei *Latania Commersonii*.

Auch das *reduzierte Gynoeceum* ist in der Knospe genau gleich wie das der oben beschriebenen Art.

2. *Hyphaene coriacea* Gaertn.

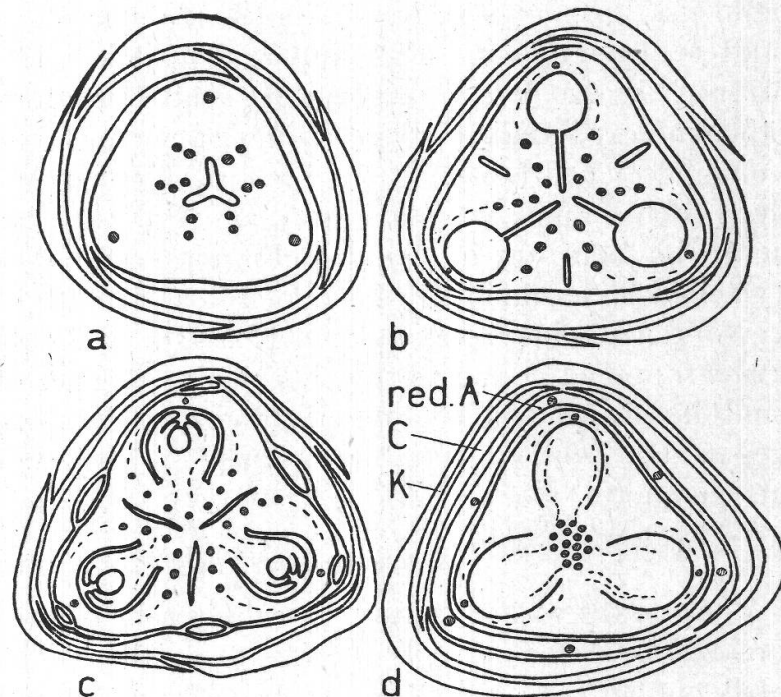
Das Hauptverbreitungsgebiet dieser Gattung ist das tropische Ostafrika. Sie umfaßt nach Engler-Gilg (1924) 12 noch ziemlich unbekannte und nur nach den trockenen Früchten bestimmte Arten. Zur Untersuchung standen mir kurze Infloreszenzstücke mit weiblichen Knospen und jungen Früchten aus dem Botanischen Garten Buitenzorg zur Verfügung, die in Alkohol abs. fixiert waren.

Hyphaene ist ein großer Baum, dessen Stamm regelmäßig gabelig verzweigt ist. Das Problem, ob es sich bei dieser Verzweigung um echte Dichotomie als Atavismus oder um Pseudodichotomie wie bei *Aloe dichotoma* handelt, ist noch nicht gelöst (vgl. Troll, 1937). Diese Palme hat riesige Blätter und einen bis 1 Meter langen, wenigästigen und sehr reichblütigen Blütenstand.

Der Bau der *Infloreszenz* sowie die Stellung der einzelnen weiblichen Blüten an den Achsen sind gleich wie bei der Gattung *Latania*. Die Divergenz konnte hier mit Sicherheit zu $\frac{5}{13}$ bestimmt werden.

Soweit wir an den jungen Blüten feststellen konnten, sind die *Kech-* und die *Kronblätter* morphologisch und anatomisch fast gleich

Abbildung 21.
Hyphaene coriacea,
Querschnitte durch eine
weibliche Blüte. Weiteres
im Text.
Vergrößerung 23fach.



gebaut (Abbildung 21). Die Kronblätter sind frei und die Kelchblätter ganz an der Basis schwach miteinander verwachsen. Alle Perianthblätter besitzen zahlreiche Bastbündel. Die stärksten von ihnen umschließen auch hier je ein Leitbündel.

Zwischen Blütenhülle und Fruchtknoten beobachtet man 6 schuppenförmige *Staminodien*. An der Basis sind sie miteinander verwachsen, und jedes wird von einem Leitbündel versorgt (Abbildung 21 c, d).

Das Gynoeceum zeigt folgenden Bau (Abbildung 21): Es besteht aus 3 verwachsenen Karpellen. Die Verwachsung ist jedoch nicht so «innig» (O. Drude, 1889, S.38), denn im Querschnitt (Abbildung 21 b, c) sehen wir deutlich, daß die Karpelle durch Spalten voneinander getrennt sind. Nur im Griffelabschnitt ist die Verwachsung vollständig (vgl. *Livistona*, *Sabal*, Seite 53). Es erhebt sich hier also

wiederum die Frage, ob es sich um echte Coenokarpie handelt. Wir werden das in der Zusammenfassung zu diskutieren haben.

Die *Narbe* konnten wir leider nicht untersuchen, da sie bei den jungen Knospen noch nicht entwickelt und bei den jungen Früchten schon abgefallen war.

Im Zentrum des *Griffels* verläuft der aus 3 Rinnen bestehende Griffelkanal. Auf der Höhe des Fruchtknotens trennen sich diese in 3 Kanäle, die zu den entsprechenden Fruchtknotenhöhlungen führen (Abbildung 21 a, b).

Im *Fruchtknoten* sind die 3 Karpelle durch die oben erwähnten Spalten deutlich voneinander getrennt (Abbildung 21 c). Jedes Karpell besitzt eine orthotrope, fast waagrecht stehende Samenanlage. Der Funiculus ist kurz und gedrunken. Die Samenanlage hat verschieden gestaltete Integumente. Das äußere ist dick und zeigt keine deutliche Mikropyle. Das innere dagegen ist sehr dünn, nur 2—3zellschichtig und läßt eine große mikropyläre Öffnung erkennen. — Ein Fruchtblatt wird von zahlreichen Leitbündeln versorgt. Mit dem Wachstum der Blüte und der Frucht nimmt ihre Zahl stark zu. Alle Stränge treten aus der Blütenachse im Zentrum in den Fruchtknoten ein (Abbildung 21 d). Hierauf verteilen sie sich in die einzelnen Fruchtblätter. Mindestens 2 Bündel versorgen je eine Samenanlage. Eines, der Dorsalmedianus, läuft um die Fruchtknotenhöhle herum bis in die Region der Narbe. Die übrigen sind im Karpellgewebe regelmäßig verteilt. Das Hadrom liegt immer gegen das Zentrum des Fruchtblattes, also gegen die Samenanlage zu gewendet.

3. *Borassus flabelliformis* L.

Borassus flabelliformis ist monotypisch und hat ein Verbreitungsareal, das sich von West-Afrika über die tropischen Savannen Innerafrikas über Indien und Ceylon bis zu den Sunda-Inseln erstreckt. Durch Kultur wurde das Verbreitungsgebiet besonders in Indien noch stark erweitert. *Borassus* ist der nützlichste Baum aller Palmen. Es ist die « Deleb »-Palme Afrikas (*B. flab. var. aethiopum*) oder die « Palmyra »-Palme Indiens. Ihr Stamm und ihre Blätter werden auf die verschiedensten Arten genutzt. So liefert sie Piassave-Fasern, Sago, und aus dem Saft der jung abgeschnittenen Blütenstände wird der sogenannte « Toddy », ein sehr guter Palmwein, gewonnen. Es existiert über diese Palme ein altindischer Lobgesang mit 801 nützlichen Anwendungen. *Borassus flabelliformis* darf somit zu den ältesten Kulturpflanzen gerechnet werden.

Das Untersuchungsmaterial, ein kurzes Infloreszenzstück in Alkohol abs. und einige Teilblütenstände mit männlichen Blüten und Knospen, nach K a r p e t s c h e n k o fixiert, stammte aus Peradeneya auf Ceylon.

Der *Blütenstand* ist im Prinzip gleich gebaut wie die Blütenstände der übrigen Palmen dieser Unterfamilie. Statt einzelner Blüten finden wir hier aber in den Achseln der großen Tragblätter kleine Teilinfloreszenzen. Diese bestehen aus 10 und mehr Blüten in wickeliger Anordnung. Das schematische Diagramm eines solchen ammonshornartigen Wickels hat O. D r u d e (1889) in « Englers natürlichen Pflanzenfamilien » dargestellt. Der Entwicklungsstand der einzelnen Blüten im Wickel ist sehr verschieden. Während wir in den ältesten Knospen Pollen im 1- und 2-Kern-Stadium finden, wird in den jüngsten Knospen erst das Archespor differenziert. Daher eignete sich dieses Material besonders gut zur Untersuchung der Pollenentwicklung. — Von einem Wickel ist immer nur eine einzige Blüte geöffnet. In der Anthese sind die Zipfel der Kronblätter und die Stamina sichtbar, der Kelch bleibt unter dem breiten und dicken Tragblatt verborgen.

Das *Perianth* ist normal entwickelt. Die *Kelchblätter* stehen vollständig frei. Sie sind sehr dick, im Querschnitt fast dreieckig und haben dünne Ränder. Wir können in ihnen zahlreiche Bastbündel feststellen, von denen einige Leitbündel umschließen. Die *Kronblätter* (Abbildung 22 b—e) dagegen sind unten zu einer Röhre verwachsen. Wie bei *Latania* kommt es auch hier zwischen Kelch und Krone zu einer Achsenstreckung (Abbildung 22 a). Beim Öffnen der Blüte breiten sich die freien Kronlappen waagrecht über das Tragblatt des Wickels aus. In einem Kronblatt finden wir durchschnittlich 4 Leitbündel. Bastfasern wie im Kelch treten hier nicht auf.

Das *Androeceum* besteht aus 6 Staubblättern, die normal in 2 Kreisen angeordnet sind. Die Antheren sind bei dieser Art ebenfalls intrors und pfeilförmig (Abbildung 22 b). Die relativ dicken Filamente sind kurz und mit den Kronblättern verwachsen. Doch lassen sich die Leitbündel dieser Organe getrennt bis in die Blütenachse verfolgen (Abbildung 22 e).

Von den verwachsenen Kronblättern umschlossen, finden wir im Zentrum der Blüte das aus 3 Karpellen bestehende *reduzierte Gynoeceum* (Abbildung 22 c, d). Die Fruchtblätter sind im Griffelabschnitt frei und im Fruchtknoten schwach miteinander verwachsen. Im letzteren finden wir stark aufgelockertes parenchymatisches Gewebe mit großen Zellen, in denen riesige Raphidenbündel aus Kalzium-Oxalat eingelagert sind. Bastbündel kommen im reduzierten Gynoeceum nicht vor, dagegen pro Karpell ein Leitbündel, das bis in seine Spitze hinaufreicht (Abbildung 22 c, d). Die folgende Figur (Abbildung 22 e) zeigt einen Schnitt durch das verlängerte Stück der Blütenachse zwischen Kelch und Krone. Die 3 schwach entwickelten Leitbündel im Zentrum führen zu den rudimentären Karpellen; darum herum liegen die stärker ausgebildeten Stränge der Stamina und ganz außen schließlich diejenigen der Krone.

III. Unterfamilie: Lepidocaryoideae.

Die *Lepidocaryoideae* unterscheiden sich dadurch von den übrigen Unterfamilien, daß ihre Samenanlagen durchwegs anatrop sind und eine dorsale Raphe haben. Sie bilden Früchte mit einem Schuppenpanzer,

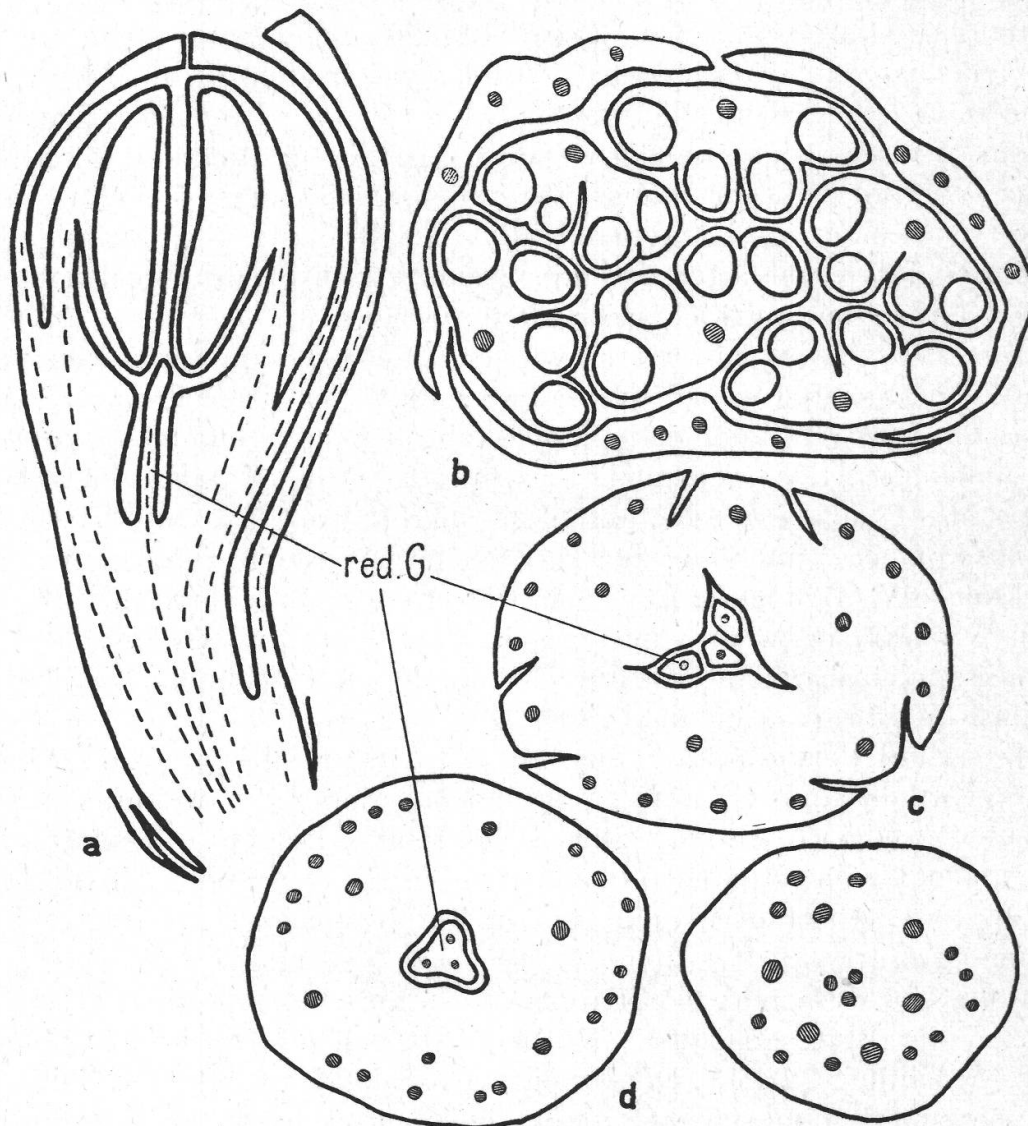


Abbildung 22.

Borassus flabelliformis, a Längsschnitt, b—e Querschnitte durch eine junge Knospe. Näheres im Text. Vergrößerungen: a 60fach, b—e 38fach.

der sogenannten «Lorica». Über die Entwicklungsgeschichte und Stellung dieser Schuppen (vgl. *Calamus*, Abbildungen 29 und 30, Seite 80) machten J. C. Schoute und Algera (1928) eingehende morphologische Untersuchungen. Sie mußten jedoch die Frage offen lassen, ob es sich um sekundäre Blätter am Gynoeceum oder um Emergenzen handelt. Die Bildung der Schuppen beginnt auf den 3 Karpellen gesondert neben den

Suturen und schreitet dann basipetal und mesopetal weiter durch Anreihung neuer Schuppen. « Die benachbarten Randreihen zweier Fruchtblätter treten dabei schon bald in Wechselwirkung, so daß ihre Glieder alternieren; in der Mitte der Fruchtblätter schließen die Systemteile zu einem Ganzen zusammen. In dieser Weise bildet die ganze Lorica alsbald ein zusammenhängendes phyllotaktisches System aus mit großer Ähnlichkeit mit Blattstellungssystemen.» (J. C. Schoute und Algera, Seite 106.)

Die Unterfamilie gliedert sich nach O. D r u d e (1889) in 2 Tribus, die *Mauritiae* und die *Metroxyleae*. Die Palmen der ersten Tribus kommen ausschließlich im tropischen Süd-Amerika vor. Sie haben Fächerblätter und sind streng dioecisch. Die männlichen Blütenstände sind wickelig, ähnlich *Borassus* (vgl. Seite 69), oder reichblütig kätzchenförmig. Das reduzierte Gynoeceum fehlt vollständig. — Die *Metroxyleae* haben Fiederblätter und sind im Gegensatz zu den *Mauritiae* auch monoecisch, und es gibt sogar Arten mit zwittrigen Blüten. Die Infloreszenzen sind ein- bis mehrmals verzweigt und werden von vielen tütenförmigen Scheiden umgeben. Jeder Partialblütenstand dagegen wird von einer oder mehreren kleinen, vollständig umfassenden Spathen umschlossen. Innerhalb dieser Gruppe werden wiederum 2 Untergruppen unterschieden. Die *Raphiinae*, die in Afrika vorkommen, haben ein vollständig dreifächeriges Gynoeceum. Bei den *Calaminae* in Asien ist das Gynoeceum nur teilweise gefächert.

Zur Untersuchung standen mir von der Gruppe der *Calaminae* 4 Gattungen mit 7 Arten zur Verfügung:

1. *Eugeissona tristis* Griff.

Eugeissona gehört (zusammen mit der folgenden Gattung *Zalacca*) zu den *Calameae coroniferae*, die durch starke Ausläuferbildung gekennzeichnet sind und eine dichte, buschige Krone besitzen. Die Gattung ist mit 2 Arten von Malakka bis Neu-Guinea verbreitet. Als Untersuchungsmaterial standen mir männliche Blüten und Knospen sowie 2 halbierte Früchte von *Eugeissona tristis* zur Verfügung.

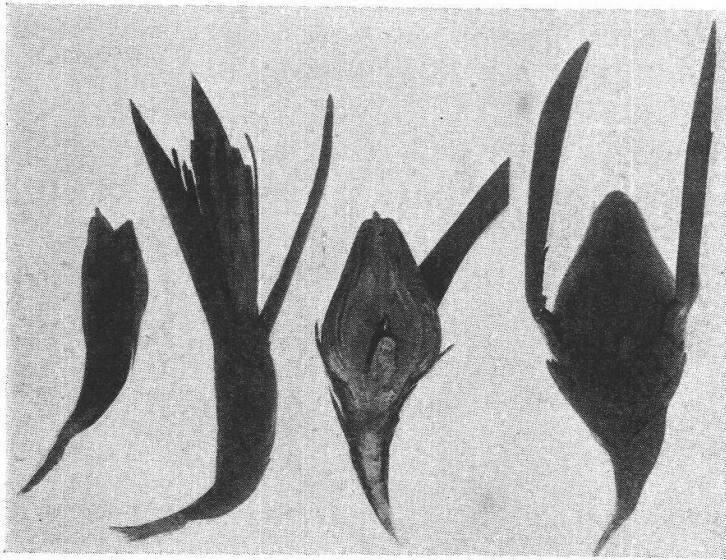
Der *Blütenstand* ist nach O. D r u d e (1889) eine aufrecht stehende, 1—2 Meter hohe Achse, die kurze Partialinfloreszenzen trägt. An ihren Spitzen stehen die männlichen Blüten meistens zu zweien (Abbildung 23 a, b). Selten fanden wir nur ein Blüte. Auf frühen Entwicklungsstadien sind beide Knospen ungefähr gleich weit ausgebildet. Dann aber wird eine im Wachstum stark gefördert, während die andere lange Zeit in der Entwicklung stehen bleibt. Die beiden Blüten einer Teilinfloreszenz werden von zahlreichen, meist 10 und mehr Brakteen an der Basis vollständig umhüllt.

Die *Blüten* von *Eugeissona* gehören wahrscheinlich zu den größten

Palmenblüten. Die 3 verwachsenen Kelchblätter sind kurz und dünn und bleiben von den lederigen Hochblättern umschlossen. Demgegenüber werden die Kronblätter ungefähr 5 cm lang. Sie sind sehr dick und hart und am Ende stachelig zugespitzt (Abbildung 23 b). Auf der Oberseite besitzen sie feine Rillen, in denen die Staubblätter eingebettet waren.

Im *Androeceum* finden wir durchschnittlich 43 Stamina, ihre Zahl schwankt zwischen 39 und 46. Auch die Antheren erreichen die beträchtliche Länge von ungefähr 3 cm und sind intrors. Die Filamente dagegen sind kurz und mit dem reduzierten Gynoeceum verwachsen.

In Abbildung 24 sehen wir Querschnitte durch das *reduzierte Gynoeceum* in verschiedener Höhe. In a sind die 3 freien Narben dargestellt. Im Griffel- und Fruchtknotenabschnitt sind die 3 rudimentären



a

b

c

d

Abbildung 23.

Eugeissona tristis,

a junge Knospendiade,

b junge männliche Blüte,

c und d halbierte junge

Frucht, c von innen,

d von außen.

$\frac{2}{3}$ natürliche Größe.

Karpelle vollständig miteinander verwachsen, doch läßt sich ihre Zahl aus den Querschnitten in Abbildung 24 b—e deutlich erkennen. Im Fruchtknoten beobachtet man 3 Höhlungen, die miteinander durch schmale Kanäle in Verbindung stehen. Der Fruchtknoten nimmt also eine Mittelstellung zwischen syn- und parakarper Struktur ein (vgl. Seite 98). Samenanlagen treten hie und da auch noch auf. Sie bestehen aber nur aus gewöhnlichem parenchymatischem Gewebe und sind ohne besondere Differenzierung. — Leitbündel kommen im oberen Teil des Gynoeceums keine vor, sie reichen nur bis in den Fruchtknoten hinauf. Abbildung 24 e zeigt die 3 dorsalen Stränge der Fruchtblätter. Die zahlreichen peripheren Bündel stammen von den Staubblättern.

Die weiblichen Blüten entwickeln eine charakteristische Panzerfrucht (Abbildung 23 c, d), wie sie schon O. D r u d e (1889) und K. B a u c h (1911) beschrieben haben. Sie besteht aus den 3 verwach-

senen Karpellen, ist jedoch einsamig. Die Loric ist nur ganz schwach ausgebildet. Hart gepanzert ist das Exokarp; das Mesokarp ist dünnfleischig und das Endokarp bildet eine dünne, mit dem Samen verwachsene Schale.

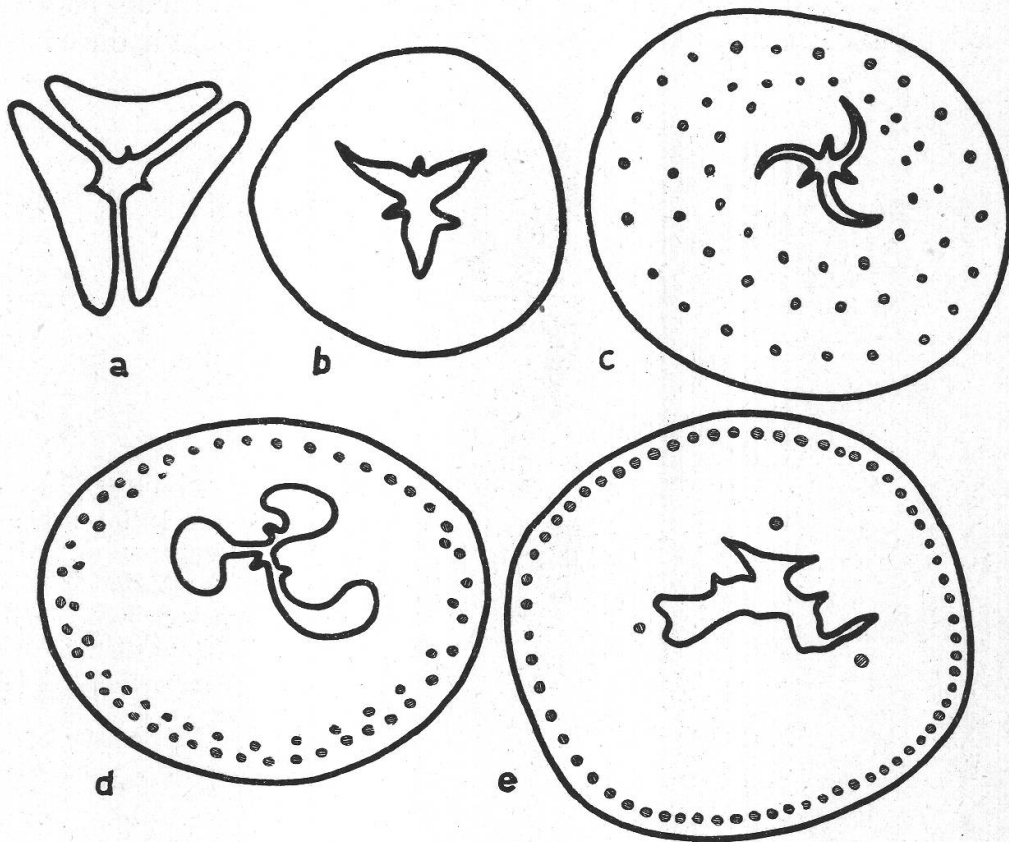


Abbildung 24.

Eugeissona tristis, Querschnitte durch das reduzierte Gynoeceum. Leitbündel schraffiert. Weiteres im Text. Vergrößerungen : a, b 30fach, c—e 20fach.

2. *Zalacca edulis* Bl. und *Zalacca affinis* Griff.

Die Gattung *Zalacca* kommt mit 10 Arten in Hinterindien und im Malaiischen Archipel vor. Von den beiden Arten *Zalacca edulis* und *Zalacca affinis* standen mir Blütenstände mit offenen männlichen Blüten und Knospen zur Verfügung, die aus dem Botanischen Garten Buitenzorg stammten.

Zalacca edulis Bl. (= *Z. Wallichiana* Mart. = *Sagus Zalacca*) findet sich am häufigsten an Sumpfstellen von Burma bis Malakka. Ihre Früchte sind, wie schon der Name sagt, eßbar, und die Blätter werden zu Flechtereien verwendet.

Der Blütenstand besteht aus mehreren kolbenartigen Teilinfloreszenzen (Abbildung 25 a, b). Am Grunde des Gesamtblütenstandes finden sich einige kleine, vollständig geschlossene Scheidenblätter, auch jeder einzelne « Kolben » wird von zahlreichen Scheiden umhüllt. Die

äußern Spathen sind sehr lang, schmal und umschließen den gesamten Infloreszenzast nur unvollständig, sind aber bis über dessen Spitze hinaus verlängert. Die innern dagegen sind kurz und schließen die Basis des « Kolbens » vollständig ein.

Auf der Achse der Teilinfloreszenz stehen männliche Diaden. In einem Umgang um die Achse können wir durchschnittlich deren 6 fest-

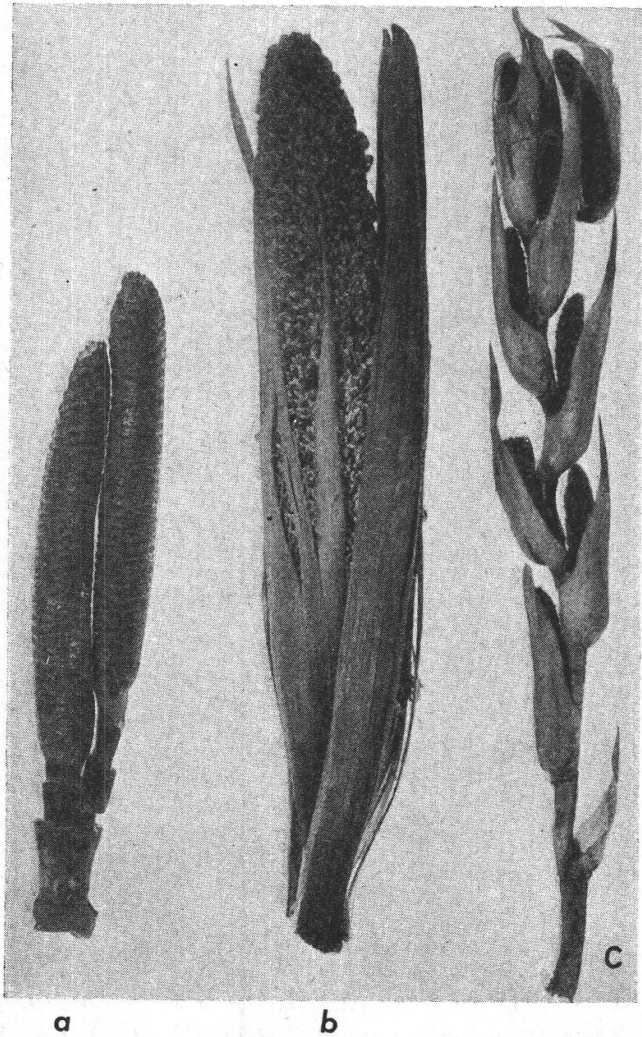


Abbildung 25.

a Junge Infloreszenz,
b Infloreszenzast mit offenen
Blüten von *Zalacca edulis*,
c Infloreszenz von *Zalacca*
affinis. a $\frac{2}{3}$ natürliche Größe,
b, c $\frac{1}{2}$ natürliche Größe.

stellen. Zur Blütezeit stehen alle Blüten so dicht gedrängt beisammen, daß die Zweiergruppen kaum mehr zu erkennen sind. Jede Diade steht in der Achsel eines langen, dünnen Tragblattes. Im Knospenstadium sind die Tragblätter mit ihren Rändern schwach miteinander verbunden, so daß sie den Kolben stockwerkartig umgeben. Ihre Spitzen sind frei und nach oben geschlagen, und zwar in der Art und Weise, daß die Blüten vollständig verborgen sind. Unter jeder Blattspitze finden wir demnach 2 Knospen.

Die Infloreszenz von *Zalacca affinis* Griff. ist im Prinzip gleich gebaut wie die von *Zalacca edulis*. Die kolbenartigen Teilinfloreszenzen sind aber kleiner und zweizeilig in größerer Zahl an der langen Achse

angeordnet (Abbildung 25 c). Sie stehen in der Achsel eines großen Tragblattes, das den Teilblütenstand im Knospenstadium vollkommen einschließt. Die Scheide umhüllt mit ihrer Basis zugleich noch auf einer kurzen Strecke die Hauptachse. Erst kurz vor der Entfaltung der Blüten wird die Spatha von den hervorbrechenden kleinen Kolben gesprengt. Vollkommen umschlossen von dem großen Tragblatt findet man am Grunde der Partialinfloreszenz 2 kleine, transversal gestellte Scheiden-

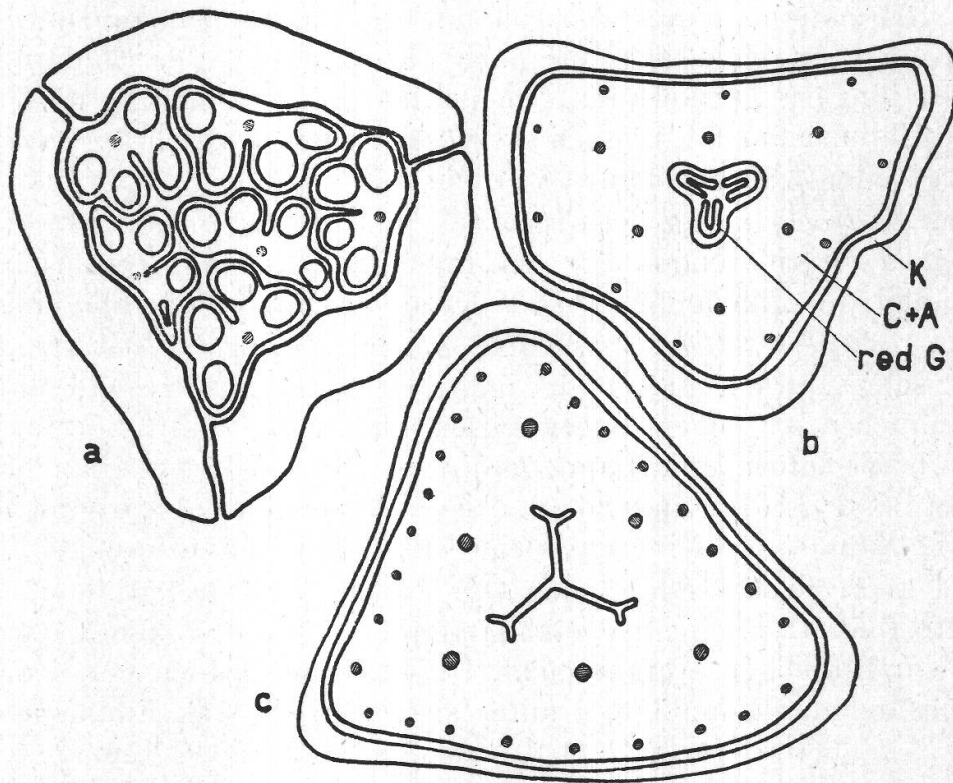


Abbildung 26.

a, b *Zalacca affinis*, Querschnitte durch eine männliche Knospe. Vergrößerung 48fach. c *Zalacca edulis*, Querschnitt durch die Basis einer männlichen Knospe. Näheres im Text. Vergrößerung 30fach.

blättchen. Während also bei *Zalacca edulis* Hochblätter die Ähre einhüllen, fällt diese Aufgabe bei *Zalacca affinis* dem Tragblatte zu.

Die männlichen Blüten stehen auch hier in Diaden, die wirtelig um ihre Hauptachse angeordnet sind. Sie besitzen wie bei der vorher beschriebenen Art ein langes und breites Tragblatt. Ob diese Tragblätter im Knospenstadium ebenfalls miteinander verwachsen sind, konnten wir nicht feststellen, da entsprechend junge Infloreszenzstadien fehlten. Um die einzelnen Blüten herum fanden wir noch zahlreiche feine Haare, die auf den Tragblättern und der Blütenachse stehen.

Die Blüten dieser beiden Arten weisen hinsichtlich Organisation und Aussehen eine weitgehende Übereinstimmung auf, so daß sich eine

gesonderte Beschreibung erübrigt. Die Blüten von *Zalacca edulis* sind ungefähr zwei- bis dreimal größer als die von *Zalacca affinis*. Bei beiden Arten können wir 3 kurze, zu einem flachen Teller miteinander verwachsene Kelchblättchen feststellen. Die Kronblätter dagegen sind lang, schmal und dick und an der Basis schwach miteinander verwachsen. An der Spitze zeigen sie klappige Ästivation (Abbildung 26). Sowohl im Kelch als auch in der Krone kommen zahlreiche Baststränge vor, welche die einzelnen Leitbündel umschließen. In den Perianthblättern älterer Blüten bilden diese Bastbündel eine zusammenhängende Lage, so daß ein Blatt eigentlich nur noch aus Bast und der Epidermis besteht. In jüngern Perianthblättern, in denen diese Stränge noch nicht herausdifferenziert sind, können sie jedoch schon deutlich als schwächer gefärbte Zellen wahrgenommen werden.

Das *Androeceum* ist bei dieser Gattung normal gebaut: 6 Stamina stehen in 2 alternierenden Kreisen. Die Antheren sind pfeilförmig und intrors und die Filamente mit der Krone verwachsen (Abbildung 26).

Ein *reduziertes Gynoeceum* finden wir nur bei *Zalacca affinis*. Es ist aber sehr schwach ausgebildet und liegt tief unten in der Kronröhre, mit der auch die Filamente verwachsen sind. Es besteht aus 3 im Querschnitt hufeisenförmigen Lappen, die an der Basis miteinander verwachsen sind (Abbildung 26 b). Die 3 rudimentären Karpelle zeigen weder Leitbündel noch irgendwelche weiteren Differenzierungen.

Bei *Zalacca edulis* fehlt das Gynoeceum vollständig. Im Zentrum der Blüte finden wir eine griffelkanalähnliche Höhlung (Abbildung 26 c), die bis zur Blütenachse hinabreicht. Diese kommt jedoch nur durch die Verwachsung der Kronblätter unter sich und mit den Filamenten zustande.

3. *Plectocomia elongata* Mart. et Bl. und *Plectocomia spec.*

Plectocomia hat ein Verbreitungsgebiet, das sich vom Himalaja bis nach Java und Borneo erstreckt. Die Palme ist dioecisch und stirbt nach dem Blühen ab. Vermittelst langer, bestachelter Endgeißeln an den Fiederblättern kann sie hoch klettern. Sie wird deshalb mit den beiden folgenden Gattungen zur Gruppe der *Calaminae palmijuncinae* zusammengestellt. G o e b e l (1926) wies nach, daß diese Stacheln und Haken an den Geißeln keine besondere Bildung, sondern nur umgewandelte Fiedern am obern Teile des Blattes sind.

2 Arten mit männlichen Blütenständen standen mir von dieser Gattung zur Verfügung, die bekannte *Plectocomia elongata* M a r t. et B l., die sich auch gut für Warmhauskultur eignet, und eine nicht näher bestimmte Spezies mit Blütenprimordien. Da sowohl die Infloreszenzen als auch die Blüten der beiden Arten, soweit sich dies feststellen ließ, gleich gebaut sind, sollen sie hier miteinander beschrieben werden.

Nach O. D r u d e (1889) stehen die *Blütenstände* in den Achseln der Laubblätter. Sie besitzen eine kurze, feste Hauptachse. An dieser hängen, 2zeilig angeordnet, die Seitenachsen 1. Ordnung. Sie stehen in der Achsel eines kurzen Tragblattes und werden bis 1 Meter lang vgl. Abbildung 40 in O. D r u d e [1889] und Abbildung 27). An diesen finden wir, ebenfalls wieder in $\frac{1}{2}$ -Stellung, die Infloreszenzäste 2. Ord-

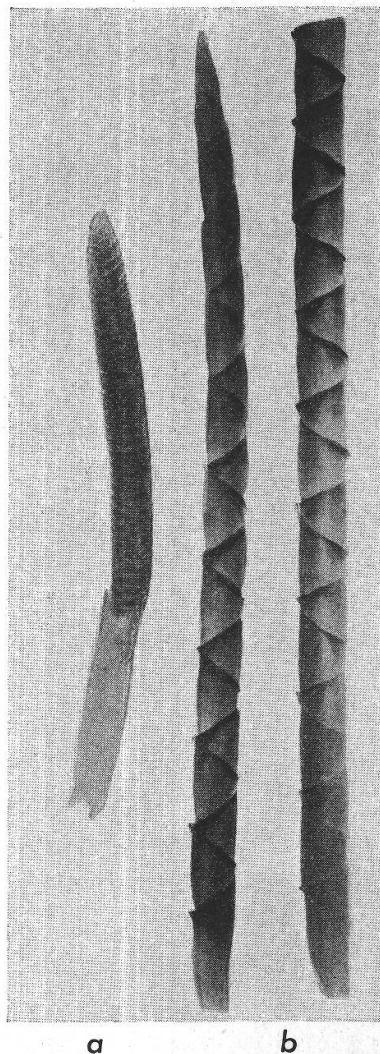


Abbildung 27.

a Plectocomia spec., b Plectocomia elongata,
junge Infloreszenzäste 1. Ordnung.
a $\frac{2}{3}$ natürliche Größe, *b* $\frac{1}{2}$ natürliche Größe.

nung. Diese tragen mehrere kurz gestielte Diaden, welche wiederum in 2 Orthostichen angeordnet sind. Nur am Ende einer Infloreszenzachse 2. Ordnung können wir regelmäßig eine einzeln stehende Blüte feststellen. Diese Partialinfloreszenzen 2. Ordnung werden von einem geschlossenen Tragblatte vollständig umhüllt. — Abbildung 27 b zeigt einen Infloreszenzast 1. Ordnung. Darunter liegen noch vollständig verborgen die Teilblütenstände 2. Ordnung. Sowohl bei den Diaden wie bei den einzelnen Blüten fehlen jegliche Anzeichen eines Tragblattes. Schon bei ganz jungen Blütenständen (Abbildung 27 a), die erst einige cm lang sind, sind die Tragblätter und die Teilinfloreszenzen mit den Blütenanlagen deutlich differenziert.

Die männlichen *Blüten* sind gleich gebaut wie die von *Zalacca* und typisch für diese Tribus. Sie besitzen einen kurzen verwachsenen Kelch und 3 lange Kronblätter mit klappiger Ästivation. In den letzteren sind die Bastbündel mit den Leitbündeln ganz auf die Unterseite des Blattes verlagert. Die Blätter bestehen hier demnach zum größten Teil aus parenchymatischem Gewebe mit einer relativ dünnen, aber trotzdem sehr zähen Bastscheide.

Der Bau des *Androeceums* ist normal: Wir finden 6 Stamina in 2 alternierenden Kreisen. Die Antheren sind lang, pfeilförmig und intrors. An ihrer Basis sind die dicken Filamente auf einer kurzen Strecke schwach miteinander verwachsen.

Am Grunde der Blüte fanden wir, ähnlich wie bei *Zalacca affinis*, das *reduzierte Gynoeceum*. Es besteht aus 3 kleinen, im Querschnitt hufeisenförmigen Lappen ohne Differenzierungen. Doch fallen die Zellen durch stärkere Färbbarkeit auf.

4. *Calamus longisetus* Griff.

Calamus ist die artenreichste Palmengattung mit weit über 100 Spezies. Sie wird in 2 Untergenera aufgeteilt: *Daemonorops* und *Eu-Calamus*. *Daemonorops* besitzt eine große Spatha, welche den ganzen Blütenstand mit den Verzweigungen vollständig einschließt, während eine solche bei *Eu-Calamus* fehlt. Die über fingerdicken und lang kletternden Stämme mit großen Internodien von *Calamus* sind bekannt als Lieferanten des sog. « Spanischen Rohres » (bes. *Calamus Rotang* L.), aus dem Hauswände, Körbe, Hängebrücken usw. geflochten werden. Die Blätter haben hier eine lange, mit Stacheln besetzte Endgeißel, die sog. « Lora ». — *Daemonorops Draco* Willd. liefert aus dem geronnenen Saft des Fruchtfleisches die als beste Sorte « Drachenblut » bekannte Farbsubstanz. — Die zahlreichen Spezies von *Calamus* sind vom südlichen Himalaja über den ganzen Malaiischen Archipel bis Polynesien und Kanton verbreitet. Eine Art kommt auch in West-Afrika vor.

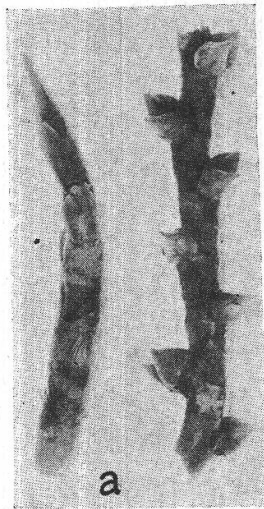
Zur Untersuchung standen mir die Art *Calamus longisetus* Griff. mit alten und jungen Infloreszenzstücken und einzelnen Blüten und Knospen zur Verfügung, die in Alkohol abs. und nach K a r p e t s c h e n k o fixiert waren.

Der *Blütenstand* besteht aus einer langen, geschweiften Hauptachse, die in eine Geißel ausläuft. Daran stehen in 2zeiliger Anordnung die Seitenachsen 1. Ordnung, die sich noch einmal in der gleichen Art und Weise verzweigen. Eine solche Seitenachse 2. Ordnung ist in Abbildung 28 a dargestellt. Daran sind, ebenfalls 2zeilig, Achsen 3. Ordnung inseriert, die am Ende 2 Blüten tragen, eine weibliche und eine männliche. *Calamus* ist also im Gegensatz zu den übrigen hier beschrie-

benen Gattungen eine monoecische Palme. Auf frühen Entwicklungsstadien hüllen die Tragblätter der Achsen 3. Ordnung die Diaden und Abschnitte der Achse 2. Ordnung vollkommen ein.

Die *männliche Blüte* hat 3 große Kelchblätter, die fast so lang sind wie die Kronblätter. An der Basis sind sie auf einer kurzen Strecke miteinander verwachsen, während sich ihre breiten oberen Teile dachig decken. Die Kronblätter sind im allgemeinen gleich wie die der vorher beschriebenen Gattungen (*Zalacca*, *Plectocomia*), nämlich dick und zähe, Ihre Ästivation ist klappig. In sämtlichen Perianthblättern finden wir auch hier große, harte Baststränge mit den Leitbündeln.

Abbildung 28.
Infloreszenzstücke
verschiedenen Alters von
a Calamus longisetus,
b Daemonorops oblongus.
a 1½fach vergrößert,
b ⅔ natürliche Größe.



Das *Androeceum* ist normal entwickelt. Die Antheren sind sehr kurz, und ihre Theken stehen fast halbkugelförmig zu beiden Seiten des Konnektivs. Die Staubbeutel sind intrors und schwach pfeilförmig. Die dicken Filamente sind an der Basis miteinander verwachsen und umgeben die rudimentären weiblichen Blätter als geschlossenen Wall.

Das *reduzierte Gynoeceum* von *Calamus* ist ähnlich gebaut wie ein normaler Stempel. Wir finden ihn im Zentrum der Blüte als dünne Säule, die bis in die Höhe der Staubbeutel reicht. Die Narbenpartie ist frei, im Griffel- und Fruchtknotenabschnitt sind die 3 Karpelle miteinander verwachsen. Im Innern verläuft der Griffelkanal, der im Grunde des Fruchtknotens blind endet und sich nicht zu Fruchtknotenhöhlungen erweitert. Leitbündel fehlen trotz der relativ weit fortgeschrittenen Entwicklung des reduzierten Gynoeceums vollständig.

Über die Gestaltung der *weiblichen Blüte* konnten wir folgendes feststellen: Das Perianth ist genau gleich gebaut wie in der männlichen Blüte. Im Kelch ist die Ästivation dachig, in der Krone klappig. In allen Hüllblättern sind wieder die starken Baststränge mit den Leitbündeln in der bekannten Art und Weise ausgebildet.

Das *reduzierte Androeceum* ist überraschend weit entwickelt. Habituell sehen die Staminodien gleich wie die oben beschriebenen Staubblätter der männlichen Blüte aus. Nur im Innern sind die Antheren degeneriert, und die Pollenentwicklung unterbleibt. Die Filamente sind blattartig verbreitert und am Grunde schwach miteinander verwachsen.

Von allen bis anhin untersuchten *Gynoeceen* ist dasjenige von

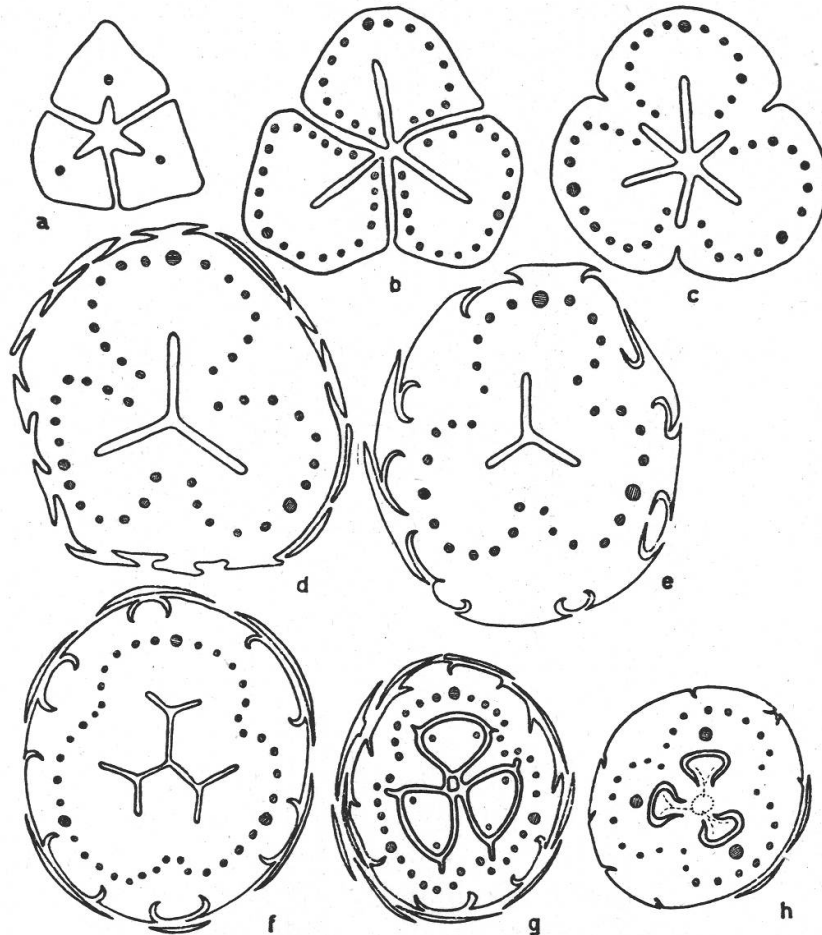


Abbildung 29.
Calamus longisetus,
Querschnittserie durch
das Gynoeceum.
Leitbündel schraffiert
und gestrichelt, Grenze
zwischen den
Karpellen und der
Blütenachse punktiert.
Näheres im Text.
Vergrößerungen :
a 28fach, b—h 15fach.

Calamus longisetus weitaus am kompliziertesten gebaut. Ich möchte daher zunächst meine Beobachtungen mitteilen und anschließend eine Deutung zu geben versuchen. — Die Abbildungen 29 a und b zeigen Querschnitte durch die *Narbenregion*. Die Karpelle sind hier vollständig frei. Ihre morphologischen Oberseiten sind als tiefe Rinnen entwickelt. — Im *Griffel* tritt nun die Verwachsung der Fruchtblätter ein. Sie ist oben (Abbildung 29 c) noch unvollkommen, wird aber nach unten (Abbildung 29 d, e) immer inniger. Der Griffelkanal besteht aus 3 Rinnen, die im Zentrum miteinander in Verbindung stehen. Auch der Leitbündelverlauf zeigt deutlich, daß der Griffel aus 3 Blättern besteht. Er ist außerordentlich dick und geht ohne scharfe Grenze in den *Fruchtknoten* über. Dieser ist sogar etwas schmaler als der Griffel (Abbil-

dung 30). Im Querschnitt f der Abbildung 29 können wir feststellen, daß sich die 3 Enden des Griffelkanales in je 2 Teile gabeln. Diese erweitern sich tiefer unten zu den Fruchtknotenhöhlungen. In g sind diese Einschnitte zu beiden Seiten der Höhlung noch gut erkennbar. Im gleichen Querschnitt sehen wir, daß die 3 Fruchtknotenhöhlungen in dieser Region noch miteinander in Verbindung stehen. Erst zuunterst (Abbildung 29 h) haben wir eine vollständige Fächerung. Die Oberfläche des Fruchtknotens und des untern Griffelabschnittes ist von schuppenartigen Blättern, der Lorica, bedeckt (Abbildung 29 d—h und 30; vgl. Seite 70).

Dazu kommt nun noch etwas Neues : Von unten ragt nämlich in die Fruchtknotenhöhlung hinein eine lange Spitze. Sie steht genau im Zen-

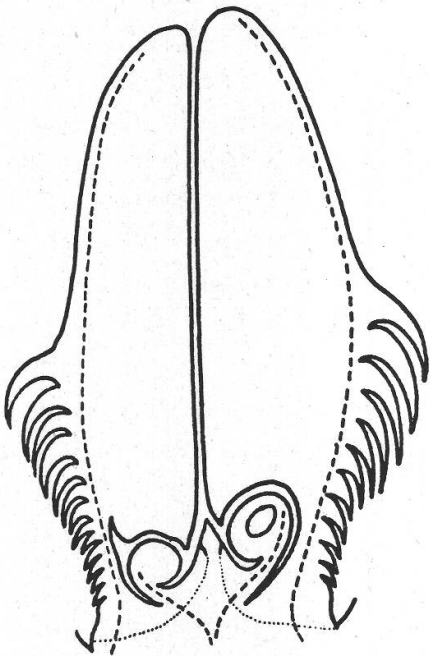


Abbildung 30.
Calamus longisetus, Längsschnitt durch das
Gynoeceum. Leitbündel gestrichelt, Grenze
zwischen Fruchtblättern und Blütenachse
punktirt. Vergrößerung 23fach.

trum des Stempels (Abbildung 29 g). Noch deutlicher ist ihre Gestaltung im Längsschnitt (Abbildung 30) zu erkennen. Rund um die Spitze herum verläuft ein mehr oder weniger tiefer, aber stets deutlich ausgebildeter Einschnitt. Unterhalb dieses Einschnittes ist die einzige Samenanlage jedes Karpells inseriert, die Plazentation ist also scheinbar axil. Die Samenanlagen sind anatrop und haben eine dorsale Raphe. Sie stehen somit im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Arten, deren Samenanlagen eine ventrale Raphe besitzen. Die 2 Integumente, die weitgehend miteinander verwachsen sind, sind nur undeutlich, und die Mikropyle ist überhaupt nicht festzustellen. Das innere Integument ragt mit einem langen Fortsatze durch die Öffnung des äußern Integumentes hindurch.

Die Untersuchung des Leitbündelverlaufes ergab folgendes: Wir haben in jedem Karpell einen stark ausgebildeten Dorsalmedianus, der als einziger Strang bis in die Narbe hinaufreicht. Dazu kommen mehrere laterale Stränge, die sich in der Karpellspreite noch stark verzweigen. Die Samenanlage wird von einem eigenen Leitbündel, das direkt aus der Achse stammt, versorgt. In ihm zeigen Hadrom und Leptom eine umgekehrte Lagerung. An der Basis des Funiculus gabelt sich der Strang in 2 Äste, die in das Innere der Samenanlage eindringen (Abbildung 29 h).

Aus dem eben dargestellten Leitbündelverlauf geht hervor, daß die Karpelle von *Calamus peltat* sind. Der die Samenanlage versorgende Strang mit inverser Anordnung von Hadrom und Leptom stellt den Ventralmedianus eines schlauchförmigen Fruchtblattes dar. Die ventralen Schlauchwände der Karpelle sind allerdings nur schwach entwickelt. Wir dürften mit der Annahme kaum fehlgehen, daß sie an dem Einschnitt der zentralen Spitze endigen, während der oberste Teil dieses Kegels aus Achsengewebe aufgebaut ist. Die Spitze besteht somit teilweise aus Achsen-, teilweise aus Fruchtblattgewebe. Die Grenze zwischen den beiden Geweben ist in Abbildung 29 h und 30 punktiert dargestellt. Unterhalb des Einschnittes, also auf Karpellgewebe, ist die Samenanlage jedes Fruchtblattes inseriert. Sie steht somit auf der Querzone, die Plazentation ist dementsprechend laminal.

Im Griffel- und Fruchtknotenabschnitt sind die Karpelle vollständig miteinander verwachsen. Dagegen konnten wir keine Zwischenbündel beobachten, deren Ausbildung für echt coenokarpe Gynoeceen charakteristisch ist (vgl. Seite 98).

5. *Daemonorops oblongus* Mart.

Von *Daemonorops oblongus* Mart., einer Spezies der 2. Untergattung von *Calamus*, standen mir 2 Fragmente von männlichen Blütenständen mit Knospen und offenen Blüten sowie einzelne Ährchen mit jungen Knospen zur Verfügung. Ob diese Palme dioecisch ist oder ob sie nur eingeschlechtige Infloreszenzen besitzt, konnten wir nicht entscheiden.

Prinzipiell ist der *Blütenstand* gleich gebaut wie der der beiden vorher beschriebenen Arten. Wir finden hier jedoch nur eine einzige große Spatha, welche die Teilinfloreszenz 1. Ordnung einhüllt. Ein solcher Partialblütenstand ist in Abbildung 28 b dargestellt. Wir haben hier wiederum eine Hauptachse, die jedoch stark gestaucht ist. Sie trägt Seitenachsen 1. Ordnung, die noch einmal verzweigt sind. An den Zweigen 2. Ordnung stehen die Blüten einzeln in zweizeiliger Anordnung. Ebenso tragen die obersten Partien der Hauptachse und der Seitenachsen 1. Ordnung einzelne Blüten. Im Gegensatz zu *Eu-Calamus* liegen

hier also keine Diaden vor. Ein weiterer Unterschied zeigt sich im folgenden: Die großen Tragblätter, die bei *Plectocomia* und *Eu-Calamus* an allen Verzweigungsstellen in der Infloreszenz stehen, sind hier zu kleinen, wulstförmigen Höckern reduziert. Der ganze Blütenstand scheint daher, im Vergleich zu den übrigen Gattungen, nackt zu sein, aber er wird, wie bereits oben erwähnt, von einer großen Spatha umhüllt. Die Blüten, die nur ganz kurz oder überhaupt nicht gestielt sind, besitzen ebenfalls nur diese rudimentären Tragblätter.

Die *männlichen Blüten* zeigen in ihrem Bau keine Besonderheiten. Sie haben einen kurzen verwachsenen *Kelch* und eine freie *Krone* mit klappiger Ästivation (Abbildung 31). Im ganzen Perianth treten auch hier wieder zahlreiche Baststränge mit den Leitbündeln auf.

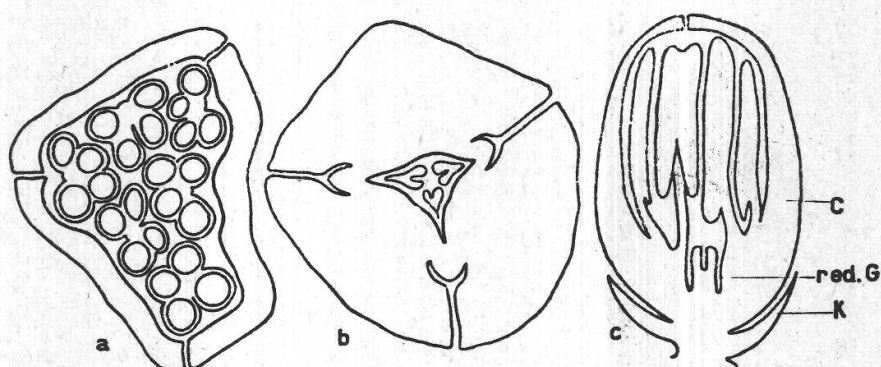


Abbildung 31.

Daemonorops oblongus, a und b Querschnitte, c Längsschnitt durch eine männliche Blüte.

Vergrößerungen: a, b 28fach, c 15fach.

Im *Androeceum* finden wir 6 Stamina mit schwach introrsen und wenig pfeilförmigen Antheren. Letztere sind lang und schmal. Die Filamente sind relativ kurz und an der Basis ebenfalls miteinander verwachsen.

Im Zentrum der Blüte, zwischen den Filamenten, können wir ein *reduziertes Gynoeceum* feststellen (Abbildung 31 b, c). Es besteht aus 3 im Querschnitt hufeisenförmigen Karpellen. Diese sind im Narben- und Griffelabschnitt frei, während sie in der Fruchtknotenregion miteinander verwachsen sind. Leitbündel und weitere Differenzierungen fehlen vollständig.

IV. Unterfamilie: Phytelephantoideae.

Phytelephas Poeppigii Gand.

Die einzige Gattung dieser Unterfamilie, *Phytelephas*, hat mit ihren wenigen Arten ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet im tropischen Süd-Amerika. Es sind kleine dioecische Palmen mit langen Fiederblät-

tern, die entlang den Flüssen und an Quellsümpfen vorkommen. Ihre Früchte liefern das bekannte «vegetabilische Elfenbein». Von der männlichen Pflanze von *Phytelephas Poeppigii* G a n d. standen mir Infloreszenzstücke mit jungen Knospen sowie einzelne männliche Knospen zur Verfügung. Das Material stammte aus dem Botanischen Garten Buitenzorg und war z. T. in Alkohol, z. T. nach K a r p. fixiert.

Der *Blütenstand* besteht aus einer langen, walzenförmigen und verzweigten Ähre. Diese bricht aus 2—4 fast vollständig geschlossenen Scheiden hervor. Die einzelnen Blüten sind dicht gedrängt an der ganzen Achse inseriert. Tragblätter konnten keine festgestellt werden.



Abbildung 32.
Nipa fruticans, junges Synkarpium.
 $\frac{2}{3}$ natürliche Größe.

Charakteristisch ist für die *Blüten*, daß sie keine oder dann nur 4—6 sehr stark reduzierte Perianthblätter besitzen. Diese bilden um die Basis der Staubblätter herum einen kleinen, ringförmigen Wulst, an dem in einzelnen Fällen noch die Blattspitzen zu erkennen sind. (Im Gegensatz zu den männlichen besitzen die weiblichen Blüten ein normal ausgebildetes Perianth.)

Das *Androeceum* besteht aus weit über 100 Staubblättern, von denen jedoch viele steril sind. Da die Antheren aller Blüten einander berühren, hat man den Eindruck, als ob der ganze Blütenstand nur Staubblätter tragen würde. — Ein reduziertes Gynoeceum fehlt bei dieser Art vollständig.

V. Unterfamilie : Nipoideae.

Nipa fruticans Thunb.

Nipa fruticans, der einzige Vertreter dieser Unterfamilie, ist von Hinter-Indien bis zu den Philippinen verbreitet. Er ist eine kleine, buschartige Palme, die hauptsächlich in den salzigen Gestaden der Küsten gedeiht. Sie hat 4—6 Meter lange Fiederblätter und einen kurzen, dicken Stamm. Die Palme ist monoecisch, die männlichen und die weiblichen Blüten sitzen auf verschiedenen Ästen desselben Blütenstandes. Die ganze Infloreszenz besitzt einen bis 1 Meter langen Stiel, der von zahlreichen Spathen umschlossen wird. Auch an der Basis der männlichen Äste kommen viele solcher Scheiden vor, welche die jungen Ähren vollständig einhüllen. — Das Untersuchungsmaterial, das aus Buiten-

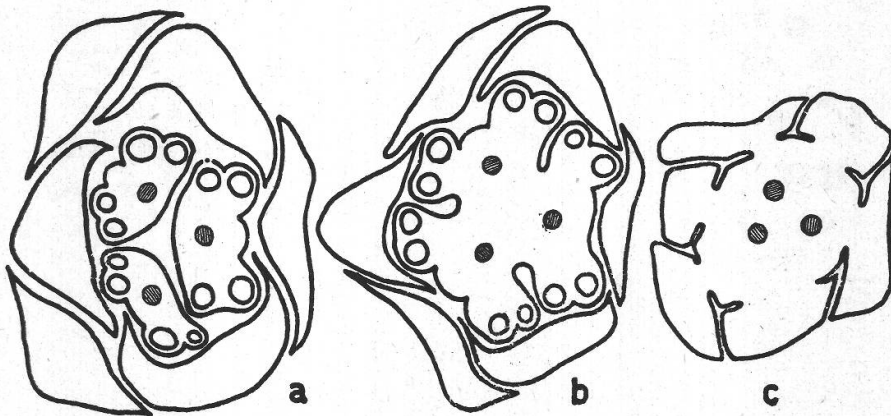


Abbildung 33.

Nipa fruticans, Querschnitte durch eine männliche Blütenknospe.
Leitbündel der Staubblätter schraffiert. Natürliche Größe.

zorg stammte und in Alkohol fixiert war, bestand aus jungen männlichen Blütenständen und einem jungen weiblichen Fruchtstand.

Der *männliche Teilblütenstand* ist ganz einfach gebaut. Er besteht aus einer dicken Infloreszenzachse, auf der dicht gedrängt die männlichen Blüten sitzen. Tragblätter fehlen vollständig.

Abbildung 33 zeigt Querschnitte durch eine einzelne männliche Blüte. Das Perianth besteht aus 6 Hüllblättern, die alle gleich ausgebildet sind. *Nipa fruticans* besitzt somit ein Perigon, im Gegensatz zu den meisten übrigen Palmen. In jedem Hüllblatt verlaufen regelmäßig 3 Leitbündel und nur wenige schwache Baststränge.

Im Zentrum der Blüte stehen 3 extrorse Staubblätter, die zum größten Teil zu einem *Synandrium* verwachsen sind. Nur ihre oberste Partie ist frei (Abbildung 33 a). — Das *Gynoeceum* ist total unterdrückt.

Im *weiblichen Blütenstand* ist die Infloreszenzachse stark gestaucht und verdickt. Die Infloreszenz erhält daher eine kugelige Form. — Den

weiblichen Blüten fehlt die Blütenhülle vollständig. Wir finden daher auf der Infloreszenzachse nur die dicht zusammengedrängten Fruchtknoten, die miteinander zu einem *Synkarpium* auswachsen (Abbildung 32). — Die Entwicklung des Gametophyten ist von Radermacher (1925) ausführlich beschrieben worden.

B. Zytologische Untersuchungen und Chromosomenzahlen.

Neben der morphologischen Untersuchung unserer Palmenarten wurde versucht, auch deren Pollenentwicklung und Chromosomenzahlen festzustellen. Am besten eignete sich dazu das Material von *Rhapis excelsa*, *Latania aurea*, *Borassus flabelliformis* und *Zalacca affinis*. Bei den übrigen Arten waren in den Pollensäcken entweder nur Archespor

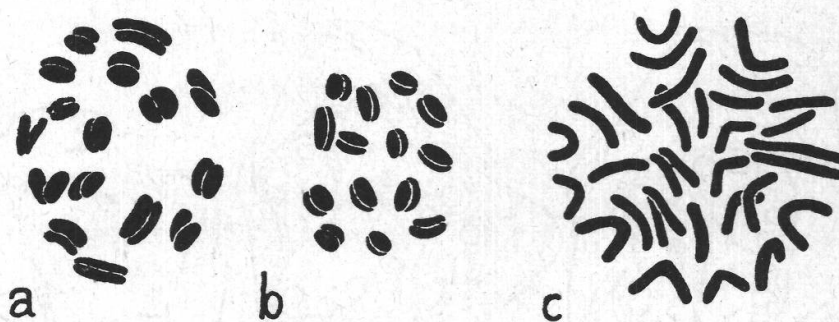


Abbildung 34.

a *Rhapis excelsa*, b *Zalacca affinis*, Meiosen in den Pollenmutterzellen, Diakinese, c *Latania aurea*, Mitose im Archespor. Vergrößerungen: a 1050fach, b 1000fach, c 1300fach.

und Pollenmutterzellen im Ruhestadium (*Daemonorops*, *Phytelephas*, *Nipa*) oder dann Pollentetraden und fertig entwickelter Pollen (alle übrigen Arten). In den Wurzelspitzen von *Latania aurea* fanden sich einige Mitosen. Die Chromosomen waren jedoch so klein und nahe beisammen, daß sie nicht analysiert werden konnten.

In den Antheren von *Rhapis excelsa* fanden wir verschiedene Stadien von der ersten Reifeteilung bis zu den Pollentetraden. In Abbildung 34 a ist das Diakinesestadium dargestellt. Die Gemini sind unter der Kernmembran verteilt, und der Nucleolus ist in Auflösung begriffen. Es wurden 16 Gemini gezählt. Die Bildung der Pollentetraden erfolgt simultan, wie dies bei den Palmen am häufigsten der Fall ist.

In jungen Antheren von *Latania aurea* fanden sich schöne Teilungen der Archesporzellen. Die Chromosomenzahl konnte mit $2n = 32$ bestimmt werden (Abbildung 34 c).

Bei *Zalacca edulis* fanden wir Pollenmutterzellen im Ruhestadium und Metaphasen der heterotypischen Teilung. Es konnten 14 Gemini festgestellt werden (Abbildung 34 b).

Für die Untersuchung der Pollenentwicklung war das Material von *Borassus flabelliformis* am günstigsten. Es wurden fast alle Stadien von der Pollenmutterzelle bis zum fertig entwickelten 2kernigen Pollenkorn gefunden. Abbildung 35 a zeigt das Zygotänstadium, unmittelbar nach der Paarung der homologen Chromosomen. Die Chromomeren sind in diesen langgestreckten Gemini oft noch deutlich erkennbar. Letztere verkürzen sich nun sehr stark, bis sie in der Diakinese (Abbildung 35 b)

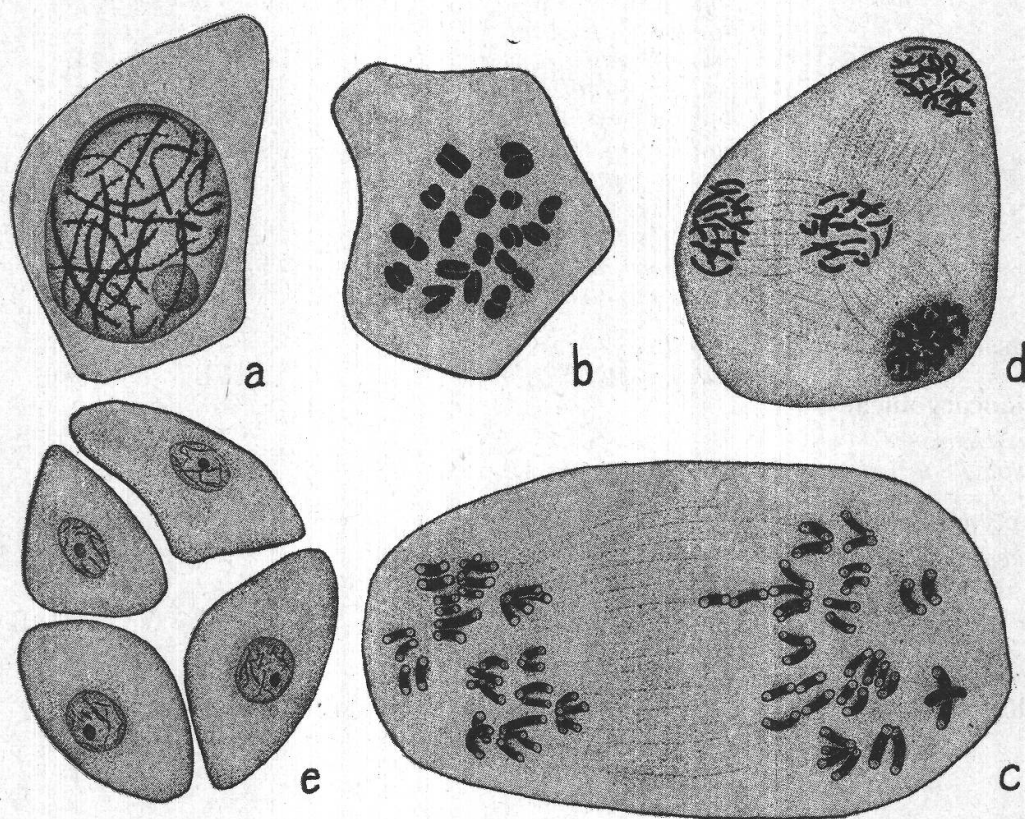


Abbildung 35.

Borassus flabelliformis, Pollenentwicklung. Erklärungen im Text.
Vergrößerungen : a, c 1250fach, b, d, e 1100fach.

fast kugelig erscheinen. Ihre Zahl konnte mit 18 bestimmt werden. In der Anaphase (Abbildung 35 c) sind die Diaden schon geteilt und zum Teil etwas auseinandergewichen für die homöotypische Teilung. In jedem Pol sind somit 36 Chromatiden vorhanden. Interkinesekerne wie bei *Rhapis excelsa* fanden wir hier keine. Unmittelbar auf die erste folgt nun die zweite Reifeteilung, deren Anaphase in Abbildung 35 d dargestellt ist. Zwischen den 4 Polen sind die Phragmoplasten deutlich zu erkennen. Sie bilden in der Telophase die Zellmembran. Daraus ergibt sich, daß die Bildung der Pollentetraden (Abbildung 35 e) also auch bei dieser Art simultan erfolgt. Die Teilung in den vegetativen und generativen Kern im Pollenkorn erfolgt erst kurz vor der Anthese. Leider

Zusammenstellung der bis jetzt festgestellten
Chromosomenzahlen von Palmen.

Palmae (nach A. Engler, E. Gilg)	Arten	Chromosomenzahl		Autor
		n	2n	
Coryphoideae :				
<i>Phoenixaceae</i>	<i>Phoenix canariensis</i>	18	36	Beal 1937
	<i>Phoenix dactylifera</i>		28	Nemeç 1910 a
	(10 Varietäten)	18	36	Beal 1937
	<i>Phoenix hanceana</i>			
	var. <i>formosanum</i>		36	Beal 1937
	<i>Phoenix humilis</i>		36	Beal 1937
	<i>Phoenix reclinata</i>		36	Beal 1937
	<i>Phoenix sylvestris</i>	18	36	Beal 1937
<i>Sabaleae</i>	<i>Trachycarpus excelsa</i>	17		Sinoto 1929 b
	<i>Trachycarpus excelsa</i>			
	var. <i>Fortunei</i>	17		Sinoto 1929 b
	<i>Pritchardia filamentosa</i>		24	Nemeç 1910 a
	<i>Rhapis excelsa</i>	16		Bosch 1946
Borassoideae :	<i>Latania aurea</i>		32	Bosch 1946
	<i>Borassus flabelliformis</i>	18		Bosch 1946
Lepidocaryoideae :				
<i>Mauritieae</i>				
<i>Metroxyleae</i>	<i>Zalacca affinis</i>	14		Bosch 1946
Ceroxyloideae :				
<i>Areceae</i>				
a) <i>Caryoteae</i>	<i>Didymosperma porphyrocarpum</i>	14		Gaßner 1941
b) <i>Geonomeae</i>	—			
c) <i>Iriarteae</i>	—			
d) <i>Morenieae</i>	<i>Chamaedorea corallina</i> ,	12—14		Söderberg 1919
	<i>Ch. glaucophylla</i>	13		Sueßenguth 1920
	<i>Ch. Sartorii</i>	6—7		Sueßenguth 1920
	<i>Ch. Karwinskiana</i>	13		Sueßenguth 1921
	<i>Chrysalidocarpus lut.</i>	14		Gaßner 1941
e) <i>Arecineae</i>	<i>Actinophloeus ang.</i>	16		Rawi 1945
	<i>Areca Catechu</i>		32	Rawi 1945
	<i>Areca triandra</i>		32	Rawi 1945
	<i>Pinanga disticha</i>	14		Gaßner 1941
	<i>Cyrtostachys Lakka</i>	16		Rawi 1945
	<i>Stevensonia grandif.</i>	16		Rawi 1945
<i>Cocoeae</i>				
a) <i>Elaeidinae</i>	—			
b) <i>Attaleinae</i>	<i>Orbignya Lydiae</i>	16		Gaßner 1941
	<i>Attalea spectabilis</i>	16		Gaßner 1941
	<i>Cocos nucifera</i>	16		Santos 1920
c) <i>Bactrideae</i>	<i>Martinezia erosa</i>	18		Gaßner 1941
Phytelephantoideae :				
Nipoideae :	<i>Nipa fruticans</i>	8		Radermacher 1925

konnte dieser Teilungsschritt in meinen Präparaten nirgends festgestellt werden.

Nur an 3 von sämtlichen untersuchten Arten konnten die haploiden Chromosomenzahlen in der Meiose an Hand der Gemini bestimmt werden (*Rhapis excelsa*, *Borassus flabelliformis*, *Zalacca affinis*) und bei einer vierten Art (*Latania aurea*) an Mitosen im Archespor. Ungleiche Chromosomenpaare oder gar Geschlechtschromosomen ließen sich nicht feststellen, obwohl alle diese Palmen dioecisch sind. Es ist überhaupt noch nicht bekannt, ob unter den Dioecisten der Palmen die männlichen oder die weiblichen Pflanzen Heterochromosomen besitzen. Beal (1937), der von mehreren Phoenixarten beide Geschlechter zytologisch untersucht hat, schreibt: « There is marked similarity in the range of size and form variations among the chromosomes in all species and varieties examined. » Auch Sueßenguth (1921) konnte an der dioecischen *Chamaedorea Karwinskiana* keine Heterochromosomen nachweisen. Nur Sinoto (1929 b) unterschied bei *Trachycarpus excelsa* in Meiosen männlicher Blüten ein ungleiches Paar. *Die Geschlechtsbestimmung der dioecischen Palmen ist also noch nicht abgeklärt.*

C. Zusammenfassung der morphologischen Resultate und vergleichende Betrachtungen.

1. Verteilung der Geschlechter.

Als ursprünglich haben wir die *zwittrigen Blüten* zu betrachten. Davon leiten sich die *eingeschlechtlichen* durch Reduktion des Androeceums, bzw. Gynoeceums ab. Für diese Annahme spricht die Tatsache, daß in fast allen eingeschlechtlichen Blüten die Fortpflanzungsorgane des andern Geschlechtes in mehr oder weniger rudimentärer Form zu beobachten sind, und zwar kann man alle Abstufungen von beinahe vollständig entwickelten bis zu total reduzierten Sporophyllen feststellen.

Nur die wenigsten Palmen besitzen *zwittrige* Blüten. Solche finden wir innerhalb der I. Unterfamilie der *Coryphoideae* bei den meisten *Sabaleae*, ebenso bei einigen Gattungen der Unterfamilie *Lepidocaryoideae*.

Weitaus die meisten Palmen sind *Monoecisten*. Die männlichen und weiblichen Blüten können dabei folgendermaßen verteilt sein :

a) Männliche und weibliche Blüten stehen unmittelbar *beieinander im gleichen Blütenstand*. Dies gilt für *Calamus* und andere *Lepidocaryoideae*, sowie für viele *Ceroxyloideae*.

b) Die beiden Geschlechter sind auf *verschiedenen Infloreszenzabschnitten* lokalisiert. Beispiele hierfür sind *Nipa* und wieder manche *Ceroxyloideae*. Wie die Untersuchungen von A. R a w i (1945) ergaben,

stehen in dieser Unterfamilie die Blüten ursprünglich in Triaden. Dabei ist die mittlere Blüte weiblich, die beiden lateralen dagegen sind männlich. Von dieser Grundform gibt es aber zahlreiche Abwandlungen, die zu einer Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten auf verschiedene Abschnitte des Blütenstandes führen. So trägt der Infloreszenzast von *Areca Catechu* oben männliche und unten nur noch eine einzige weibliche Blüte (vgl. die schematischen Skizzen von A. Rawi, Seite 43).

c) Rein weibliche und rein männliche Infloreszenzen auf derselben Pflanze zeigt die Gattung *Elaeis*, die ebenfalls zu den *Ceroxyloideae* gehört. — Innerhalb dieser Unterfamilie haben wir demnach einen Übergang von der « zwittrigen » Infloreszenz zur vollständigen Trennung der Geschlechter auf verschiedene Blütenstände.

Relativ wenige Palmen sind *dioecisch*. Solche finden wir in der I. Unterfamilie bei *Rhapis* und *Phoenix*; indessen fand Beal (1937) in seltenen Fällen auf männlichen Palmen von *Phoenix dactylifera* weibliche Blüten und hie und da sogar reife Früchte. — Ausnahmslos dioecisch ist die kleine Unterfamilie der *Borassoideae*. Auch innerhalb der III. Unterfamilie, der *Lepidocaryoideae*, gibt es einige wenige Dioecisten (*Plectocomia*, *Zalacca*). Schließlich ist auch *Phytelephas*, die einzige Gattung der V. Unterfamilie, streng dioecisch.

2. Blütenstände.

Wie schon in der Einleitung zur I. Unterfamilie erwähnt wurde, finden wir innerhalb der *Coryphoideae* als Haupttyp die racemöse Infloreszenz. Dies gilt im wesentlichen für die ganze Familie, wobei allerdings mannigfaltige Abwandlungen zu beobachten sind.

Coryphoideae: Die am regelmäßigsten gebauten und wohl ursprünglichsten Blütenstände besitzt die Gattung *Sabal*. Wir finden dort eine lange und deutlich ausgebildete Hauptachse. Daran stehen Seitenachsen 1. Ordnung, die noch einmal verzweigt sind. Diese Seitenachsen 2. Ordnung tragen zwittrige Blüten. Letztere können gestielt (*Sabal umbraculifera*, Abbildung 36 a) oder ungestielt (*Sabal Palmetto*, Abbildung 36 b) sein. Die Infloreszenz ist also eine aus zahlreichen Trauben, resp. Ähren zusammengesetzte Rispe. — Wir finden nun schon bei den *Sabal* am nächsten stehenden Gattungen (*Sabaleae*) folgende Modifikationen:

a) Die Hauptachse wird mehr oder weniger stark verkürzt, die Seitenachsen 1. und 2. Ordnung dagegen nur wenig. Letztere können sich sogar noch weiter verzweigen (*Chamaerops*, *Trachycarpus*).

b) Auch bei *Livistona chinensis* ist die Hauptachse verkürzt. Dazu kommt, daß die Seitenachsen 2. Ordnung zu halbkugeligen Höckern

gestaucht sind, so daß die Blüten fast unmittelbar an den kräftig entwickelten Achsen 1. Ordnung inseriert scheinen (Abbildung 36 c).

Unter den *Phoenixaceae* finden wir diese beiden Abwandlungen ebenfalls. Bei *Phoenix spinosa* ist die Hauptachse noch relativ lang, stark verkürzt dagegen ist sie bei *Phoenix pusilla*. Dort stehen die Seitenäste dicht beieinander, und so kommt der merkwürdige besenartige Habitus zustande (Abbildung 1). — Die Seitenachsen 2. Ordnung sind total unterdrückt, und ihre Blütenzahl ist auf 3 reduziert. Die Triaden sind jedoch infolge der Konkauleszenz nicht mehr deutlich zu erkennen

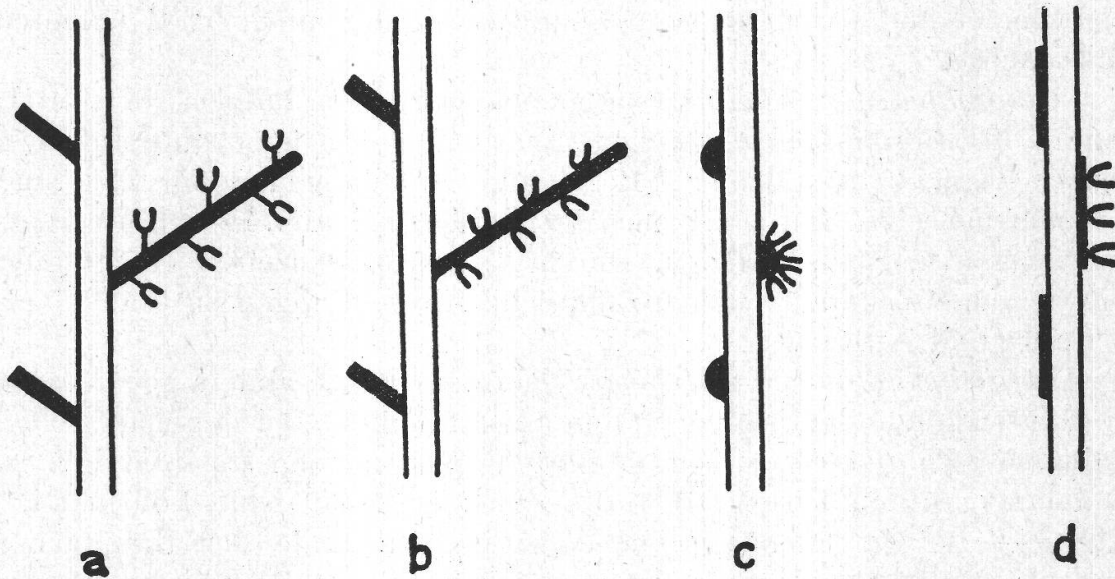


Abbildung 36.

Schemata zur Darstellung der Reduktion der Seitenachsen 2. Ordnung in den Infloreszenzen der Coryphoideae. Weiteres im Text.

(Abbildung 36 d), wir konnten sie aber auf Grund von Internodienmessungen nachweisen (vgl. Seite 44 und Abbildung 2).

Borassoideae: In dieser Unterfamilie sind die Infloreszenzen ziemlich einheitlich gebaut. Die Hauptachse ist stark verkürzt, die Seitenachsen 1. Ordnung sind dagegen kräftig entwickelt. Sie sind nicht nur sehr lang, sondern vielfach auch verdickt. Bei *Latania*, *Hyphaene* und den weiblichen Infloreszenzen von *Borassus* stehen die Blüten direkt an den Achsen 1. Ordnung. Im Gegensatz dazu findet man in den männlichen Blütenständen von *Borassus* an Stelle der einzelnen Blüten vielzählige Wickel. — Ähnlich sind diese Verhältnisse auch bei der Gattung *Lepidocaryon*, die aber schon in die III. Unterfamilie gestellt wird.

Lepidocaryoideae: Innerhalb der von mir untersuchten Gruppe der III. Unterfamilie, den *Lepidocaryoideae-Metroxyleae*, sind die Blütenstände im Prinzip fast gleich gebaut wie die von *Sabal*. Es sind zweifach verzweigte Ähren. Nun zeigen sich aber Unterschiede in der Stel-

lung der Blüten. In den männlichen Infloreszenzen von *Daemonorops* stehen sie einzeln und sind ungestielt, bei *Ilectocomia* dagegen sind sie in Diaden angeordnet. *Calamus longisetus* schließlich zeigt Zweiergruppen, in denen eine männliche und eine weibliche Blüte vereinigt sind.

Etwas anders sind die Verhältnisse bei *Zalacca*. *Zalacca edulis* hat eine kurze, dicke Hauptachse. Daran stehen 2–3 Seitenachsen 1. Ordnung, die kolbenartig verdickt sind und männliche Diaden tragen. Dieser Blütenstand besteht also aus wenigen Scheinähren. — Gleiche Partialinfloreszenzen besitzt auch *Zalacca affinis*. Sie sind aber hier viel kleiner und stehen in großer Zahl zweizeilig an der viel längeren Hauptachse.

Ceroxyloideae: Die durchwegs monoecischen Palmen der Unterfamilie der *Ceroxyloideae* besitzen relativ einheitlich gebaute Infloreszenzen (vgl. G. G a ß n e r, 1941, und A. R a w i, 1945). Es sind zusammengesetzte Ähren mit mehrfacher Verzweigung. Die Infloreszenzäste tragen meistens Triaden. Durch Reduktion einzelner Blüten und Internodienstreckung kommen zahlreiche Abwandlungen zustande (vgl. Seite 90 und A. R a w i).

Phytelephantoideae und Nipoideae: Wesentlich anders gebaut sind die Blütenstände der beiden letzten Unterfamilien. Bei der männlichen Palme von *Phytelephas* sitzen die Blüten direkt auf der stark verdickten und langen Hauptachse. Die Infloreszenz ist somit eine kolbenartige Ähre. — Bei der monoecischen *Nipa* ist das Ende der Hauptachse kugelig verdickt und trägt die weiblichen Blüten. Hier sind also die männlichen und die weiblichen Blüten voneinander getrennt auf verschiedenen Infloreszenzteilen inseriert.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Infloreszenzen der Palmen fast durchwegs zu Rispen zusammengesetzte Ähren sind. Abweichungen von dieser Grundform kommen durch Verkürzung der Hauptachsen und der Seitenachsen 2. Ordnung, sowie durch die Ausbildung von zymösen Partialinfloreszenzen (Triaden, Wickel) zustande.

3. Blüten.

a) Diagramm.

Die meisten von uns untersuchten Palmen haben die charakteristische dreizählige Blütenformel der Monocotyledonen. Wir finden $3 + 3$ Perianthblätter, $3 + 3$ Staubblätter und 3 Fruchtblätter mit normaler Alternanz. Mannigfaltige Abweichungen treten nur im Androeceum auf. So kann die Zahl der Staubblätter vermindert, oder, was viel häufiger vorkommt, vergrößert sein. Nur 3 Staubblätter finden wir bei *Nipa fruticans* und bei *Areca triandra* (A. R a w i, 1945). Bei diesen beiden Arten fehlt der innere Kreis vollständig. Bei Pleiomerie im Androe-

ceum kann die Zahl konstant und oft ein Vielfaches von 3 sein. Beispiele solcher Verhältnisse fanden G. G a ß n e r (1941) und A. R a w i (1945) bei einigen *Ceroxyloideen* (*Stevensonia*: $9 + 6 + 3$, *Didymosperma*: $12 + 9 + 6 + 1$). Meist schwankt die Zahl jedoch innerhalb kleiner Grenzen und ist auch in den einzelnen Kreisen nicht konstant. Mehr als 20 Stamina haben die Blüten von *Latania* (*L. aurea* 20—25, *L. Commersonii* 26—29), *Eugeissona tristis* (39—46) sowie viele *Ceroxyloideae*. Es gibt sogar Arten mit weit über 100 Staubblättern (*Phytelephas*, *Calyptrocalyx*), von denen jedoch viele steril sind.

G. G a ß n e r machte bei den von ihm untersuchten Spezies die Feststellung, daß in männlichen Blüten mit mehr als 6 Staubblättern der Stempel vollständig reduziert ist. Diese Beziehung zwischen Androeceum und rudimentärem Gynoeceum konnte ich in Übereinstimmung mit A. R a w i nicht bestätigen. Nur für *Phytelephas* trifft dies zu. Dagegen ist bei *Latania* und *Eugeissona* trotz erhöhter Staubblattzahl ein rudimentäres Gynoeceum vorhanden. Demgegenüber konnten wir mehrfach beobachten (*Zalacca edulis*, *Nipa fruticans*, *Areca Catechu*), daß auch in Blüten mit 6 oder nur 3 Stamina der Stempel total unterdrückt sein kann. Zwischen Staubblattzahl und Reduktion des Gynoeceums bestehen somit keine direkten Beziehungen.

b) Blütenhülle.

Nur eine geringe Zahl von Palmen besitzt ein typisches *Perigon*. Ein solches wurde bei *Trachycarpus*, *Chamaerops*, *Hyphaene* und *Nipa* festgestellt. Bei allen übrigen untersuchten Genera dagegen ist die Blütenhülle in *Kelch* und *Krone* differenziert. Die beiden Kreise unterscheiden sich in folgenden Merkmalen:

1. Die Kronblätter sind meistens 2—3mal länger als die Kelchblätter.
2. Die Kelchblätter sind fast immer auf einer mehr oder weniger langen Strecke miteinander verwachsen, während die Kronblätter frei oder selten an der Basis schwach miteinander verbunden sind.
3. Häufig unterscheiden sich Kelch und Krone auch *anatomisch*. So finden wir in den Kronblättern vieler Arten 2 Lagen von Bastbündeln. Die Baststränge der innern Lage sind stärker entwickelt und umschließen die Leitbündel, während die äußern schwächer sind und keine Gefäße aufweisen. Im Kelch dagegen kommt nur eine Lage von Baststrängen vor, welche ebenfalls die Leitbündel ringförmig umschließen (vgl. Abbildung 3).

Hinsichtlich der *Ästivation* sei folgendes hervorgehoben: Sofern die Kelchblätter nicht zu weit miteinander verwachsen sind, ist die Knospenlage bei sämtlichen untersuchten Arten dachig. Bei den Kronblättern dagegen finden wir verschiedene Formen der Ästivation:

Kontort ist sie bei *Phoenix humilis*, *dachig* bei den meisten *Sabaleae* und allen *Borassoideae*, und *klappig* bei *Livistona* sowie bei sämtlichen *Lepidocaryoideae*.

c) *Androeceum*.

Wie bereits weiter vorn (Seite 92) erwähnt wurde, ist die Zahl der Staubblätter außerordentlich verschieden. Sie zeigen auch in ihrem Bau große Unterschiede.

Die Stamina sind bei allen untersuchten Arten *impeltat*. Ihre Theken sind schwach bis deutlich pfeilförmig, über den Filamentansatz hinaus nach unten verlängert. Die Mehrzahl der Arten hat *introrse Antheren*, *aequifaciale* besitzt *Phoenix humilis*, und *extrorse* Staubbeutel fanden wir bei *Nipa fruticans* und *Rhapis excelsa*. — Die *Filamente* sind oben oft sehr dünn, so daß die Antheren versatil sind (*Latania*, *Sabal*). Am Grunde sind die Staubfäden meist blattartig verbreitert und vielfach seitlich miteinander verwachsen (*Sabal*, *Livistona* u. a.). Bei *Nipa fruticans* sind die Staubblätter, und zwar diejenigen des äußern Kreises, fast ganz miteinander verwachsen. Sie bilden also ein *Synandrium*; der innere Kreis fehlt vollständig. Es liegt hier habituell etwas Ähnliches vor wie bei *Ruscus aculeatus*. Doch kommt bei dieser Pflanze das *Synandrium* durch die Verwachsung der drei Stamina des innern Kreises und der drei Staminodien des äußern Kreises zustande (H. Schaeppi, 1939). Bei *Ruscus* ist dieses Gebilde röhrenartig, bei *Nipa* hingegen eine kompakte Säule. — Bei zahlreichen Palmen sind die Filamente mit der Blütenhülle verwachsen (*Phoenix humilis*, *Borassus* u. a.). Eine Verwachsung der Stamina mit dem reduzierten *Gynoeceum* beobachtete ich bei *Eugeissona*. Ähnliche Verhältnisse fand R a w i bei mehreren *Ceroxyloideae*.

Alle weiblichen Blüten besitzen ein *rudimentäres Androeceum*. Dieses besteht durchwegs aus 6 Staminodien. A. R a w i fand in den weiblichen Blüten der *Ceroxyloideae* ebenfalls immer 6 Staminodien, obwohl in den entsprechenden männlichen Blüten die Zahl der Staubblätter kleiner oder größer als 6 ist. — Bei den von mir untersuchten Arten sind die rudimentären Stamina sehr verschieden entwickelt. Bei *Calamus longisetus* sind sie fast normal ausgebildet; ihre Antheren sind pfeilförmig und *intrors*, aber steril. — Bei *Hyphaene* sind die Staminodien zwischen Blütenhülle und *Gynoeceum* als Blättchen entwickelt, die an der Basis miteinander verwachsen sind. Jedes wird von einem Leitbündel versorgt. Noch stärker reduziert ist das *Androeceum* in der weiblichen Blüte von *Phoenix pusilla*. Hier beobachtet man nur noch 6 kleine Schüppchen ohne irgendwelche Differenzierungen.

Zusammenfassend ergibt sich, daß wir bei den Palmen einen Übergang von vollkommen entwickelten bis fast total reduzierten Staubblättern haben.

d) Gynoeceum.

Das Gynoeceum der Palmen besteht durchwegs aus 3 Karpellen, und der Fruchtknoten ist stets oberständig. Darüber hinaus aber zeigen die Stempel eine außerordentliche Formenvielfalt.

1. Karpellform.

Die größtenteils apokarpen Gynoeceen der *Coryphoideae* erlaubten uns, die Karpellform genau zu studieren. Die Untersuchung ergab, daß die Fruchtblätter *peltat* sind, d. h. die Karpellspreite hat unten die Gestalt eines vollkommen geschlossenen Schlauches. Diesem Bau entspricht auch der *Leitbündelverlauf*. Dem *dorsalen Strang*, der in der Medianebene des Fruchtblattes bis in die Narbe hinaufreicht, liegt der *Ventralmedianus* gegenüber, welcher inverse Lagerung von Hadrom und Leptom zeigt. Er versorgt die aus der Querzone hervorgehende ventrale Schlauchwand und auch die Samenanlage. Der Leitbündelverlauf zeigt somit das für alle schild-, bzw. schlauchförmigen Blätter charakteristische Verhalten (W. Troll, 1932). Wir haben Grund zur Annahme, daß die Karpelle aller Palmen schildförmig sind. Die Peltation ließ sich jedoch nicht überall mit Sicherheit nachweisen. — In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß E. Eber (1933/34) ebenfalls schildförmige Karpelle bei zahlreichen Monocotyledonen fand, so bei den *Potamogetonaceae* und *Najadaceae*, während die *Aponogetonaceae* und die *Scheuchzeriaceae* epeltate Fruchtblätter besitzen. — Die ventrale Schlauchwand des Fruchtblattes reicht verschieden weit hinauf. Bei *Phoenix pusilla* endigt sie in der oberen Hälfte des Griffels, während sie bei *Sabal* und *Calamus* nur im Fruchtknoten entwickelt ist. In den Karpellspitzen bildet die morphologische Oberseite eine mehr oder weniger tiefe Rinne, den Griffelkanal.

2. Samenanlagen.

Bei den Palmen entwickelt jedes Karpell stets nur *eine* Samenanlage. Sie steht immer an der ventralen Schlauchwand und ist mehr oder weniger tief inseriert. Die *Plazentation* ist dementsprechend *laminal*. — Bei *Hyphaene* ist die Samenanlage *orthotrop*, diejenigen aller übrigen Arten sind *anatrop*. Bemerkenswert ist dabei, daß die *Raphe* der Samenanlagen von *Calamus* in bezug auf die Schlauchwand des Fruchtblattes *dorsal* liegt, während die übrigen Arten eine *ventrale* Raphe besitzen. Schon O. Drude (1877) faßte in seinem ersten Familiensystem alle Palmen mit solchen « *Gemmulae inversae* » (Seite 620) in der Unterfamilie *Lepidocaryoideae* zusammen. Ferner wies K. Bauch (1911) in den weiblichen Blüten von *Zalacca* ebenfalls Samenanlagen mit dorsaler Raphe nach. — Die beiden *Integumente* sind oft weitgehend miteinander verwachsen, so daß sie sich nicht mehr genau unterscheiden lassen.

3. Verwachsung der Karpelle.

Besonderer Wert wurde auf das Studium der Verwachsung der Fruchtblätter gelegt. Es wurden dabei folgende Varianten gefunden (vgl. zum folgenden die Schemata in den Abbildungen 37 und 38) :

a) Reine *Apokarpie*, d. h. die Ausbildung von vollständig freien Karpellen, ist bei Palmen relativ selten. Sie tritt nur in der I. Unter-

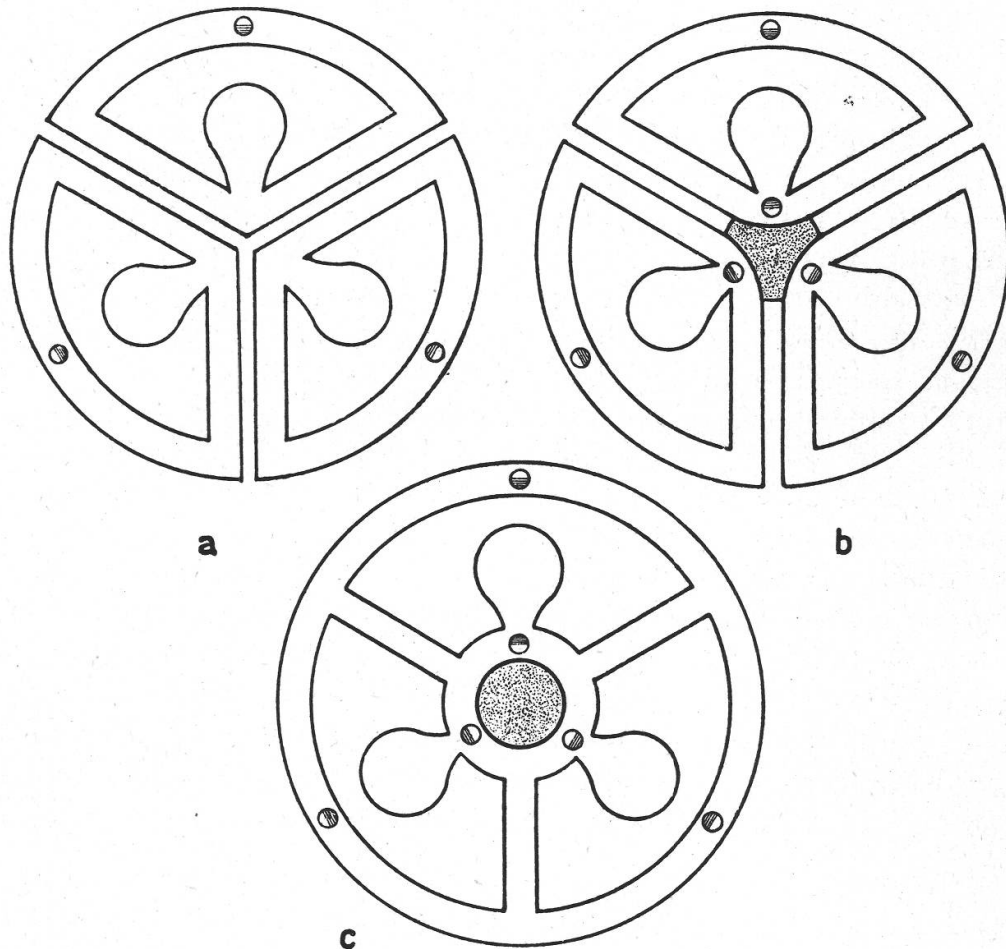


Abbildung 37.

Schemata zur Erläuterung des Fruchtknotenbaues von a *Trachycarpus*, *Chamaerops*, b *Phoenix pusilla*, c *Calamus longisetus*. Erklärungen im Text. Blütenachse punktiert, Hadrom der Leitbündel schraffiert.

familie bei *Trachycarpus*, *Chamaerops* und wenigen andern Gattungen auf (Abbildung 37 a).

b) Auch der Stempel von *Phoenix pusilla* scheint apokarp. Man beobachtet indessen unten im Zentrum des Gynoeceums eine Verwachsung. Diese kommt aber nur durch die Spitze der Blütenachse zustande (Abbildung 37 b). Dieselbe Erscheinung, aber in viel stärkerer Ausbildung, fand W. Troll bei *Limnocharis* (1932) und *Nigella* (1933) und bezeichnete sie als *Pseudocoenokarpie*. (Vgl. ferner die Untersuchungen

von H. Schaeppi an *Exochorda*, 1944.) — Auch bei *Calamus* konnte ich eine Verbindung der Achsenspitze mit den Fruchtblättern feststellen. Die Pseudocoenokarpie ist jedoch hier mit weiterem kombiniert, was unten dargestellt werden soll.

c) Mehrere Gattungen der I. und II. Unterfamilie zeigen verschiedenartige Verwachsungen der Karpelle. Bei *Livistona chinensis* sind die Fruchtblätter im Narben- und Griffelabschnitt miteinander verbunden. Sie haben auch einen gemeinsamen Griffelkanal, während die

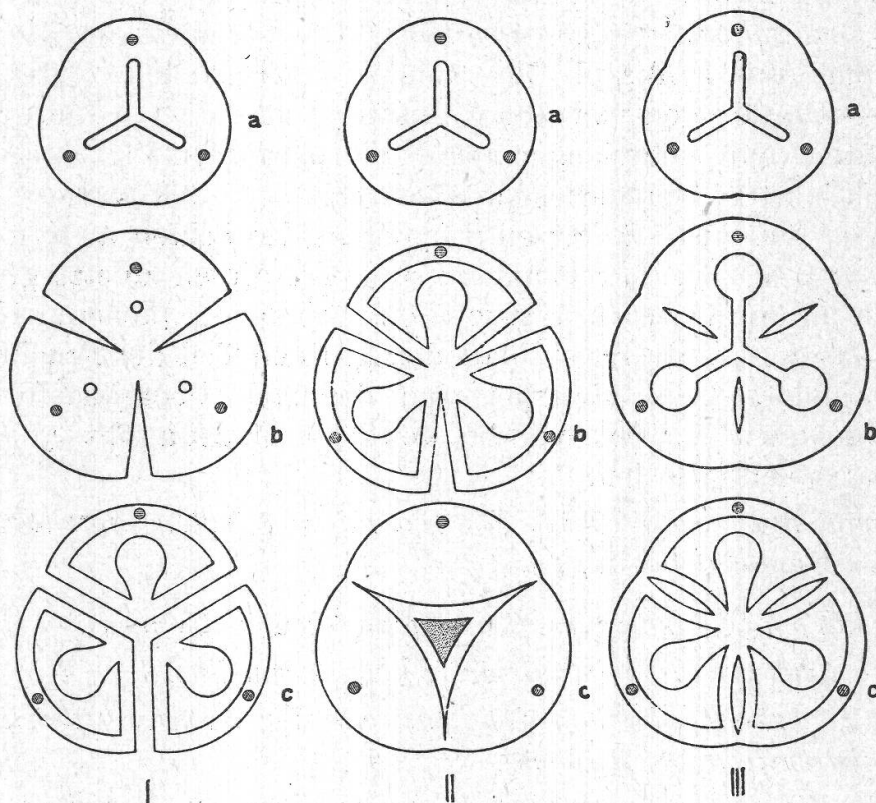


Abbildung 38.

Schematische Darstellung von Querschnitten durch Stempel von I *Livistona chinensis*, II *Sabal Palmetto*, III *Hyphaene coriacea*. Näheres im Text. Leitbündel schraffiert, Blütenachse punktiert.

Fruchtknoten vollständig frei stehen (Abbildung 38 I). Auch bei *Sabal Palmetto* liegen im oberen Teil des Stempels ähnliche Verhältnisse vor. Hier sind aber auch die Fruchtknoten miteinander verbunden, und zwar oben im Zentrum, unten dagegen außen (Abbildung 38 II). — Bei *Hyphaene* schließlich sind die Karpelle im Griffel vollständig verbunden. Im Fruchtknoten dagegen sind sie durch Spalten voneinander getrennt, und man beobachtet nur im Zentrum und seitlich außen Verwachsung (Abbildung 38 III). — Bei allen diesen Bildungen handelt es sich offenbar um *postgenitale* Verwachsungen. Wir haben sie dementsprechend als *modifizierte Apokarpie* zu bezeichnen.

d) Noch stärker ausgeprägt ist die Verwachsung bei *Calamus longisetus*. Wir haben hier 3 freie Narbenlappen, während die Griffel und Fruchtknoten total verwachsen sind. Der obere Fruchtknotenabschnitt ist unvollständig, der untere vollkommen gefächert. Daneben tritt hier, wie bei *Phoenix* und *Sabal*, eine stark entwickelte Achsenspitze in Erscheinung, mit der die Querzonen der Fruchtblätter weitgehend verwachsen sind. (Vgl. Seite 81 und Abbildungen 29 und 30, sowie das Schema in Abbildung 37 c).

e) Nach den Untersuchungen von A. R a w i (1945) sind die Gynoeceen der *Ceroxyloideae* echt coenokarp. Die Stempel von *Elaeis* und *Maximiliana* sind synkarp. Die Samenanlagen stehen zentralwinkelständig. — Die übrigen von R a w i untersuchten Arten sind parakarp und enthalten nur eine Samenanlage mit parietaler Plazentation. Die drei Fruchtblätter sind entweder gleich groß (*Actinophloeus*, *Actinorhytis*), oder eines ist stärker entwickelt als die beiden andern (*Areca*, *Stevensonia* u. a.). Die Samenanlage steht bei diesen zuletzt genannten Gattungen an der Verwachsungszone der beiden schwächeren Karpelle, während das geförderte Fruchtblatt den größten Teil der Fruchtknotenwandung bildet. Diese Stempel sind demnach Übergangsformen zu pseudomonomeren Gynoeceen, die von T h. E c k a r d t (1937) eingehend dargestellt wurden.

Zusammenfassend ergibt sich: Bei Palmen treten folgende Gestaltungen des Gynoeceums auf:

1. *Apokarpie* (*Chamaerops*, *Trachycarpus* u. a. Genera).
2. *Schwache Pseudocoenokarpie* (*Phoenix pusilla*).
3. *Modifizierte Apokarpie, d. h. partielle Verwachsung der Karpelle* (*Livistona*, *Sabal*, *Hyphaene*).
4. *Echte Coenokarpie mit Übergangsformen zu Pseudomonomerie* (viele *Ceroxyloideae*).

Innerhalb der Palmen treten somit apokarpe und coenokarpe Gynoeceen auf. Im engsten Zusammenhang damit erhebt sich nun die Frage, ob das Gynoeceum von *Calamus* als stark modifiziert apokarp, echt coenokarp oder als Übergangsform zu betrachten ist. Leider müssen wir diese Frage, die sowohl allgemein morphologisch wie auch für die Palmenphylogenie von größter Bedeutung ist, offenlassen. Denn hierüber kann nur an Hand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an *Calamus* und verwandten Gattungen entschieden werden. Auf Grund des Studiums der fertigen Form wäre man geneigt anzunehmen, daß der Stempel von *Calamus* eine Mittelstellung zwischen Apo- und Coenokarpie einnimmt. Dem steht allerdings der Umstand gegenüber, daß die Leitbündel wie in freien Fruchtblättern verlaufen. Zwischenbündel, die für echt verwachsene Karpelle charakteristisch sind, fehlen.

4. Das rudimentäre Gynoeceum.

Mit Ausnahme von *Zalacca edulis* und *Nipa fruticans* fanden wir in allen männlichen Blüten ein reduziertes Gynoeceum. Dieses kann sehr verschieden stark entwickelt sein. Oft findet man im Zentrum der Blüte nur 3 kleine, im Querschnitt hufeisenförmige Höcker. Diese stehen bei *Rhapis*, *Plectocomia*, *Zalacca affinis* und *Daemonorops* frei und sind ohne weitere Differenzierungen. — Die rudimentären Karpelle der *Borassoideae* (*Latania*, *Borassus*) bilden inmitten der Stamina eine dreikantige Säule. Die Fruchtblätter sind oben frei und unten verwachsen und werden oft von einem Leitbündel versorgt. — Am wenigsten reduziert sind die Gynoeceen von *Calamus* und *Eugeissona*. Äußerlich sehen sie wie normale Stempel aus. Bei *Eugeissona* konnte ich sogar Reste von Samenanlagen nachweisen. Bei *Calamus* fehlen allerdings die Leitbündel.

Wie im rudimentären Androeceum beobachtet man somit auch im reduzierten Gynoeceum alle Übergangsformen vom beinahe fertilen bis zum total unterdrückten.

Résumé.

La première partie est un travail *morphologique*. Les *inflorescences* de palmiers constituent, presque toujours, des panicules composées d'épis. La forme fondamentale peut se modifier par raccourcissement de l'axe principal et des axes de deuxième ordre, ainsi que par la formation en cyme d'inflorescences partielles (triades, inflorescences scorpioïdes).

Les *fleurs* monoïques montrent encore, à différents degrés, des vestiges du sexe opposé. Chez les fleurs mâles, il n'y a plus aucun rapport entre le développement du gynécée rudimentaire et la formation de l'androcée.

Le *gynécée* des palmiers se présente sous les formes suivantes : apocarpie, pseudocénocarpie, apocarpie modifiée et cénocarpie réelle avec formes transitoires vers la pseudomonométrie. La plupart des carpelles sont peltés. Les ovules sont orthotropes ou anatropes avec raphé ventral ou dorsal.

La deuxième partie est un *travail cytologique*. On a déterminé le nombre de chromosomes de 4 sortes et étudié le développement du pollen de *Borassus*. On n'a pas trouvé de chromosomes sexuels chez les espèces dioïques.

Literaturverzeichnis.

1. Bauch, K., 1911. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und physiologischen Anatomie der Palmenblüte. Diss. Berlin.
 2. Beal, M., 1937. Cytological studies in the Genus Phoenix. Bot. Gaz. **99**, 400.
 3. Drude, O., 1877. Ausgewählte Beispiele zur Erläuterung der Fruchtbildung bei den Palmen. Bot. Zeitg. **38**, 601.
— 1889. Palmae. (In Engler, A.: «Die natürlichen Pflanzenfamilien». II. Teil, 3. Abt., S. 1—93.)
 4. Eber, E., 1933/34. Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae. Flora, N. F. **27**, 273.
 5. Eckardt, Th., 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopoldina, N. F. **5**.
 6. Engler-Gilg, 1924. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 10. Aufl.
 7. Gaiser, L. O., 1930. Chromosome numbers in Angiosperms. II. Bibl. Genetica **VI**, 171.
— 1930. Chromosome numbers in Angiosperms. III. Genetica **XII**, 161.
 8. Gaßner, G. G., 1941. Über Bau der männlichen Blüten und Pollenentwicklung einiger Palmen der Unterfamilie der Ceroxylinae. Beih. z. Bot. Zentr.-Bl. **61**, Abt. A, 237.
 9. Geitler, L., 1934. Grundriß der Zytologie. Berlin.
 10. Goebel, K., 1926/27. Die Gestaltungsverhältnisse der Palmenblätter. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg **36**, 160. Morphol. u. biol. Stud. **X**.
 11. Penzig, O., 1894. Pflanzenteratologie. Genua.
 12. Quisumbing, Ed. und Julian, J. B., 1927. Development of ovule and embryo sac of Cocos nucifera. Bot. Gaz. **84**, 279.
 13. Radermacher, A., 1925. Die Gametophyten von Nipa fruticans und Actinophloeus Macarthurii Becc. Msc. sowie ein Versuch, die Systematik der Angiospermen durch die haploide Generation zu ergänzen. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg **35**, 1.
 14. Rawi, A. al, 1945. Blütenmorphologische und zytologische Untersuchungen an Palmen der Unterfamilie der Ceroxyloideae. Diss. Zürich.
 15. Santos, J. K., 1928. A cytological study of Cocos nucifera Linn. The Philipp. Journ. of Sc. **37**, 417.
 16. Schaepfi, H., 1939. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Staubblättern der Monocotyledonen. Nova Acta Leopoldina N. F. **6**, 389.
— 1944. Über die Verwachsung der Fruchtblätter. Vierteljahrsschr. d. Natf. Ges. Zürich. **LXXXIX**, 109.
 17. Schnarf, K., 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
 18. Schoute, J. C. und Alger, L., 1928. Über den morphologischen Wert der Schuppen der Lepidocaryineenfrucht. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. **46**, Mitt. (6), (82).
 19. Söderberg, E., 1919. Über die Pollenentwicklung bei Chamaedorea coralina Karst. Svensk. Bot. Tidskr. **13**, 204.
 20. Sueßenguth, K., 1921. Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monocotylen. Flora **114**, 313.
 21. Tischler, G., 1927. Pflanzliche Chromosomenzahlen. Tabulae Biologicae **VI**, 1.
 22. Troll, W., 1928. Zur Auffassung des parakarpen Gynoeceums und des coenokarpen Gynoeceums überhaupt. Planta **6**, 255.
— 1932. Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17**, 153 und 231.
— 1932. Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums. II. Planta **17**, 453.
— 1933. Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums. III. Planta **21**, 266.
— 1937. Vergleichende Morphologie der höhern Pflanzen. **1**, 1. Teil, 194 und 522. Berlin.
 23. Wettstein, R. v., 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. **2**, 1043. Leipzig und Wien.
-