Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 67 (1957)

Artikel: Die Binsenform : Untersuchungen zur Morphologie, Ökologie, Merkmalsphylogenie und Stammesgeschichte einer bei Juncaceen, Cyperaceen und andern Pflanzenfamilien anzutreffenden pflanzlichen Erscheinungsformen

Autor: Peisl, Peter

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-47097

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: 01.10.2025

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

Die Binsenform

Untersuchungen zur Morphologie, Ökologie, Merkmalsphylogenie und Stammesgeschichte einer bei Juncaceen, Cyperaceen und andern Pflanzenfamilien anzutreffenden pflanzlichen Erscheinungsform

Von *Peter Peisl,* Effretikon-Zürich

Eingegangen am 24. April 1957

Inhaltsverzeichnis Seite

Vorwort 101

Erster Teil: Einleitung . . . . . 102—110

1. Die bisherigen Anschauungen über Wuchsformen im allgemeinen und über die binsenförmigen Pflanzen im besonderen . . . . . 102—107
2. Die Gründe der Neudarstellung der Binsenform 107
3. Charakterisierung der Binsenform . . . . . 107—108
4. Die Auswahl der zu untersuchenden Arten 108
5. Der Weg der Untersuchung . . . . . 108—110

Zweiter Teil: Vergleichende Untersuchung von Verwandtschaftsgruppen mit binsenförmigen Vertretern . . . . . 110—202

I. Juncaceen . . . . . 110—154

A. Morphologisch-anatomische Beschreibung . . . . . 110—141

1. *Juncus effusus* L. als Typus einer Pflanze mit Binsenform . . . 110—124
   - *a)* Entwicklung des Embryos und Keimung 110
   - *b)* Der Primärsproß . . . . . 110—116
   - *c)* Die Folgesprosse . . . . . 116—122
   - *d)* Anlage und Wachstum der Blätter an Primär- u. Folgesprossen 123—124
2. Andere Juncaceen . . . . . 124—141
   - *a) Juncus,* Sekt. *genuini* (Buchenau) Weimarck . . . . . 124—127
   - *b) Juncus,* Sekt. *poiophylli* (Buchenau pro subgen.) . . . . . 127—130
   - *c) Juncus,* Sekt. *subulati* (Buchenau pro subgen.) . . . . . 130—131
   - *d) Juncus,* Sekt. *thalassii* (Buchenau) Weimarck . . . . . 131—133
   - *e) Juncus,* Sekt. *subnodulosi* Weimarck . . . . . 134—136
   - *f) Juncus,* Sekt. *septati* (Buchenau) Weimarck . . . . . 136—139
   - *g) Juncus,* weitere Vertreter 139
   - *h) Marsippospermum* Desv. und *Rostkovia* Desv. . . . . 139—140
   - *i) Distichia* Nees et Meyen, *Patosia* Buch. und *Oxychloë* Phil. . . 141

B. Ökologische Feststellungen . . . . . 141—145

1. Die Standorte der binsenförmigen Juncaceen . . . . . 141—143
2. Baueigenschaften binsenförmiger Assimilationsorgane und ihre ökologische Bedeutung . . . . . 143—144
3. Unterschiede in Bau und ökologischen Ansprüchen . . . . . 144—145

Seite

C. Phylogenetische Gesichtspunkte . . . . . 145—154
1. Merkmalsphyletische Entwicklungen und ihre Beziehungen zueinander . . . . . 145—152
a) Die Querschnittsform der Blattspreiten . . . . . 145—148
b) Sproßbeblätterung und Längenproportionen der Blatteile . . 148—151
c) Das Tragblatt des Blütenstandes als Scheinfortsetzung des Stengels 151
d) Die Gesamterscheinungsform . . . . . 151—152
2. Die binsenförmigen Sippen im Rahmen des Juncaceen-Stammes . 152—154

II. Cyperaceen . . . . . 154—197
A. Morphologisch-anatomische Beschreibung . . . . . 154—192
1. *Lepidosperma pauperum* Kükenthal . . . . . 154—160
a) Keimung und Entwicklung des Primärsprosses . . . . . 154—156
b) Die Entwicklung der Folgesprosse 157
c) Der innere Bau der Stengel . . . . . 157—159
d) Die Anatomie der Blätter . . . . . 159—160
e) Morphologisch-anatomischer Vergleich mit den *Junci genuini* 160
2. *Lepidosperma perteres* C. B. Clarke . . . . . 160—164
a) Keimung und Entwicklung des Primärsprosses . . . . . 161—162
b) Die ersten Folgesprosse . . . . . 162—163
c) Die späteren Folgesprosse 163
d) Anatomie der Stengel . . . . . 163—164
e) Der anatomische Bau der Laubblattspreiten 164
3. *Lepidosperma chinense* Nees . . . . . 164—166
4. *Lepidosperma,* weitere Arten und Übersicht . . . . . 166—168
5. *Cladium articulatum* R. Br. . . . . 168—172
6. *Cladium rubiginosum* (Solander) Domin . . . . . 172—175
7. *Cladium teretifolium* R. Br. . . . . 175—176
8. *Cladium acutum* (Labill.) Poir. . . . . 176—177
9. *Cladium tenax* (Hook. f.) Druce 177
10. *Cladium junceum* R. Br. . . . . 177—180
11. *Cladium philippinense* Merril 180
12. *Cladium crassum* (Thw.) Kükenthal 180
13. *Cladium Deplanchei* C. B. Clarke 180
14. *Tetraria punctoria* (Vahl) C. B. Clarke . . . . . 180—182
15. *Schoenus tendo* Hook. f. . . . . 182—183
16. *Schoenus nigricans* L. 183
17. *Chorizandra cymbaria* R. Br. . . . . 184—186
18. *Lepironia mucronata* Rich. . . . . 186—188
19. *Chrysitrix capense* L. 188
20. *Holoschoenus romanus* Fritsch em. Becherer . . . . . 188—189
21. *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla . . . . . 190—191
22. Andere *Schoenoplectus*-Arten 191
23. *Eleocharis palustris* (L.) R. u. S. 192
B. Angaben zur Ökologie binsenförmiger Cyperaceen . . . . . 192—193
C. Zur Phylogenie der Binsenform bei Cyperaceen . . . . . 193—197
1. Merkmalsphyletische Entwicklungen . . . . . 193—196
a) Die Entstehung von Binsenform durch habituelle und anatomische Angleichung von Stengel und Blatt . . . . . 193—196

Seite

b) Die Entstehung der Binsenform durch Rückbildung der Laubblätter 196
c) Überblick 196
2. Bemerkungen über die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den binsenförmigen Cyperaceen . . . . . 196—197

III. Andere Monokotylen . . . . . 197—200
A. Restionaceen . . . . . 197—198
B. Xyridaceen . . . . . 198—199
C. Liliaceen, Hämodoraceen, Amaryllidaceen 199
D. Scheuchzeriaceen 200

IV. Dikotylen . . . . . 200—202

Dritter Teil: Überblick . . . . . 202—210
1. Das Ziel der vorliegenden Untersuchung 202
2. Feststellungen früherer Autoren 202
3. Neubearbeitung binsenförmiger Pflanzen unter Ausdehnung der Betrachtung auf verschiedene Verwandtschaften, insbesondere seltene Formen der südlichen Hemisphäre, und Berücksichtigung der ontogenetischen Entstehungsweise der «Binsenmerkmale» . . . . . 203—209
4. Allgemeine Betrachtung und Beurteilung des Binsenhabitus im System und als Entwicklungseigentümlichkeit . . . . . 209—210

Literaturverzeichnis . . . . . 210—213

Vorwort

Schon in der althochdeutschen und der mittelhochdeutschen Sprache ist das Wort «Binse» anzutreffen (ahd. binaz, mhd. binz, binez). So werden Arten aus den Gattungen *Juncus, Schoenoplectus, Eleocharis, Isolepis, Holoschoenus, Scheuchzeria* u. a. bezeichnet. Das sind Pflanzen mit einem eigentümlichen Habitus: Ihre Assimilationsorgane sind drehrunde, spießförmige, mit weißem, lufthaltigem Mark gefüllte Halme. Sie gedeihen meist an nassen Orten.

Auf seiner Reise nach Neukaledonien (1924—26) hat Prof. A. U. Däniker beobachtet, daß zwischen einigen Cyperaceen, die dort gedeihen, und den binsenförmigen Juncaceen eine noch auffallendere Konvergenz im Habitus besteht, als sie die oben genannten europäischen Cyperaceen zeigen. Er hat den Schreibenden dazu angeregt, diesen Habitustyp und sein Auftreten in verschiedenen Pflanzenfamilien genauer zu untersuchen.

Die vorliegende Arbeit wurde unter seiner Leitung im Laboratorium des Botanischen Museums der Universität Zürich ausgeführt, wo dem Verfasser das reichhaltige Herbarium generale sowie die Bibliotheken Prof. Dänikers und des Institutes zur Verfügung standen. Von ganz

außerordentlichem Wert waren Lieferungen von Untersuchungsmaterial aus Neukaledonien durch Dr. M. G. Baumann-Bodenheim und Dr. H. Hürlimann. Diese beiden Botaniker haben dort im Auftrag von Prof. Däniker mit Hilfe der Georges-und-Antoine-Claraz-Schenkung große Mengen binsenförmiger Cyperaceen gesammelt. Das Material umfaßte neben getrockneten und in Flüssigkeit konservierten Pflanzen auch Samen, welche im Botanischen Garten der Universität Zürich ausgesät und aufgezogen wurden. Dasselbe geschah mit zahlreichen Juncaceen-Samen. Dadurch wurden aufschlußreiche Beobachtungen an Jungpflanzen ermöglicht. — Herrn Prof. Däniker, den Herren Dr. Baumann und Dr. Hürlimann sowie dem Garten- und Institutspersonal sei für alle ihre Mühe, die für diese Arbeit die wichtigsten Grundlagen lieferte, der herzlichste Dank ausgesprochen.

Noch mehr als in technischer Hinsicht fühlt sich der Verfasser Herrn Prof. Däniker für die Einführung in die Problematik und seine Hilfe beim Erarbeiten der theoretischen Konzeption verpflichtet. Durch seine Vorlesungen und Publikationen, besonders aber in vielen Gesprächen hat der Schreibende entscheidende Förderung erfahren.

Herrn Prof. H. Wanner dankt der Verfasser dafür, daß er ihm die Bibliothek des Institutes für allgemeine Botanik zur Verfügung gestellt hat, Herrn PD Prof. H. J. Schaeppi für Literaturhinweise und Ratschläge zur Untersuchung der Organprimordien und besonders auch Herrn PD Dr. J. Schlittler für seine oft in Anspruch genommene Hilfe und wertvollen Rat.

Erster Teil: Einleitung

1. Die bisherigen Anschauungen über Wuchsformen im allgemeinen und über die binsenförmigen Pflanzen im besonderen

Kräuter mit drehrunden, aufrechtstehenden, stengelähnlichen Assimilationsorganen und meist horstförmigem, seltener rasenförmigem Wuchs haben immer wieder das Interesse von Botanikern auf sich gezogen. Im Laufe der Zeit unterlagen die Gesichtspunkte, unter welchen solche Formen betrachtet wurden, gemäß der Vertiefung wissenschaftlicher Erkenntnisse starken Veränderungen, so daß es gerechtfertigt erscheint, die Wandlung der Problemstellung und die nach kausalem Verständnis suchende Betrachtung an und für sich und in besonderem Bezug auf die eigenartige Wuchsform der Binsen darzustellen.

Im Jahre 1806 hat A. v. Humboldt in seiner Schrift «Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse» sechzehn «Pflanzenformen» nach ihrem Habitus unterschieden. Wie er ausdrücklich betont, hat er die klassifikatorische Systematik bewußt außer acht gelassen, und er kommt

dabei zur Feststellung, daß einige seiner Formen (z. B. die Palmenform) sich mit natürlichen Pflanzenfamilien decken, daß aber andere verwandtschaftlich weit entferntstehende Arten zusammenfassen (Lianenform, Cactusform u. a.). Damit erwähnt v. Humboldt Analogiefälle zur Binsenform, einer Wuchsform, die ja ebenfalls in verschiedenen Familien vorkommt.

Ganzheitliches Erfassen einer Wuchsform findet sich also bereits vor hundertfünfzig Jahren, und der Verfasser zweifelt nicht daran, daß sich schon v. Humboldt und andere ältere Botaniker auch über die Frage nach Ursache und Bedingtheit solcher Verhältnisse Gedanken gemacht haben. Diese Forscher scheinen sich aber klar darüber gewesen zu sein, daß für eine umfassende synthetische Betrachtung die Grundlagen noch fehlten und daß nur Teilfragestellungen praktisch erfolgreich zu bewältigen wären.

Die *Systematik* sah vorerst ihre Aufgabe allein in der Klassifikation. Indem sie aber Ähnliches zusammen, Unähnliches entfernt stellte, schuf sie, schon bevor sie die tiefere Bedeutung eines solchen erkannte, ein «natürliches System». — Der auf diesem Gebiet tätige Forscher arbeitet auf sehr breiter Merkmalsbasis und kommt auch zu einer guten Gesamterfassung der Einzelpflanze. Gleichwohl ist seine Fragestellung eine spezielle, indem er die charakteristische Wertung der Merkmale in synthetische und differentielle verschiedenen Grades vornimmt. Erscheinungen, die wie die Binsenform in mehreren Familien zum Teil vereinzelt auftreten und scheinbar weder synthetischen noch differentialdiagnostischen Wert haben, werden dabei nicht erfaßt. So ist auch diese Wuchsform von systematischer Seite nie als Einheit bearbeitet worden; bezeichnend ist es aber, daß innerhalb der Familie der Juncaceen, wo den Binsenmerkmalen klassifikatorischer Wert zukommt, diese sehr gut untersucht worden sind, wie die wegleitende monographische Bearbeitung durch Buchenau zeigt.

Die *vergleichende Morphologie* ist ursprünglich eine Teildisziplin der Systematik. Sie hat jedoch darüber hinaus eine gewisse Selbständigkeit erlangt durch eine etwas andere Bewertungsweise der Merkmale: Sie fragt nicht nach deren klassifikatorischer Brauchbarkeit und erlaubt so die Erfassung einer großen Zahl von Eigenschaften und Erscheinungen, die der Systematiker nicht weiter verfolgen kann. Das ist gerade für die Binsenwuchsform mit ihrer zerstreuten Verbreitung im System von besonderer Bedeutung. Als Beispiel einer bei dieser auftretenden Eigenschaft, welche in der Sippensystematik eine geringe Rolle spielt, für die Wuchsform jedoch wichtig ist, sei hier nur die Unifazialität der Blattspreiten erwähnt, die sich auch an den bei Monokotylen sehr verbreiteten «Schwertblättern» (z. B. *Iris germanica, Tofieldia* usw.) zeigt.

Die Besonderheit der vergleichend-morphologischen Betrachtungsweise gegenüber der systematischen liegt darin, daß sie die Einzelpflanze

mehr analytisch betrachtet, um dafür die Gestaltbeziehungen einzelner entsprechender Organe quer durch verschiedene Aszendenzen hindurch festzustellen. So ist es bezeichnend, daß in der morphologischen Literatur die unifazialen Blätter vieler «Binsen» stets beachtet und ihre Beziehungen zu den Schwertblättern von *Iris*-Arten und andern betont werden, während die auffallende Übereinstimmung zwischen Blattspreite und Stengel der gleichen Pflanze bezüglich Form und inneren Aufbaus aber unausgewertet blieben!

In der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts richtete man das Augenmerk darauf, daß die meisten Einrichtungen und Verhaltensweisen eines Organismus sich an dessen Lebensort vorteilhaft auswirken. Eine regsame Forschung hat eine große Zahl von Eigenschaften auf ihre «Vorteilhaftigkeit» bezüglich der Umwelt *(Ökologie)* und des innern Stoff- und Energiehaushalts *(Physiologie)* geprüft und solche Beziehungen oft bis ins grotesk wirkende Detail gedeutet. Solche Bestrebungen, bisher als «Biologie» bezeichnet, haben u. a. ihren Niederschlag in den Werken von Kerner (Pflanzenleben, 1888), Knuth (Blütenbiologie), Warming (Ökologische Pflanzengeographie), Drude (Ökologie), Hansgirg (Phyllobiologie), Haberlandt (Physiologische Pflanzenanatomie) und zum Teil Goebel (Organographie) gefunden. Auch binsenförmige Pflanzen wurden in diesem Sinne untersucht und dabei bemerkenswerte Beziehungen zwischen Form und Funktion in einer bestimmten Umwelt aufgezeigt.

In allen erwähnten Forschungsgebieten brachte die Erkenntnis von der Wandelbarkeit der Arten, die zur *Deszendenztheorie* geführt hat, eine *Vertiefung der Betrachtungsweise* und belebte die Fragestellung nach *Ursache und Bedingtheit der Organismenformen.*

Dem *Ökologen* gab die Deszendenztheorie einen Schlüssel in die Hand, die auffallenden «vorteilhaften Einrichtungen» der Pflanzen bezüglich der Umwelt kausal zu verstehen. Es entstand die Anschauung der *«Anpassung»,* eines Vorganges, der nach Lamarck durch die Umwelt induzierte oder gemäß Darwin durch Selektion gerichtete erbliche Veränderungen im Sinne besserer Lebensmöglichkeit in einer bestimmten Umwelt herbeiführt.

Es ist zu verstehen, daß man unter der suggestiven Eindrücklichkeit, mit der sich «Anpassungseigenschaften» dem Naturbeobachter aufdrängen, geneigt war, ähnliche Wuchsformen als Folge gleicher oder ähnlicher Umweltbedingungen anzusehen und daß man oft glaubte, alle Formwandlung bei Organismen sei Anpassung (gleichgültig, ob man diese als aktiv oder durch Selektion gerichteten Vorgang auffaßt).

Kann auch tatsächlich behauptet werden, daß die Pflanze ein Anpassungsverhältnis eingehen muß, um überhaupt existieren zu können, so zeigte es sich doch, daß die Verhältnisse keineswegs so einfach liegen, als daß die Umwelt kurzweg als Formursache bezeichnet werden dürfte:

Von Ökologen selber wurden bei der kritischen Wertung ihrer Beobachtungen in zunehmendem Maße Verhältnisse festgestellt, die darauf hinweisen, daß keine so strenge Bindung zwischen Form und Umwelt bestehen kann. Oft gedeihen auf demselben Standort scheinbar schlecht angepaßte ebensogut wie höchstangepaßte Arten, und für manche pflanzliche Bildung ist es nicht gelungen, einen «Vorteil» aufzuzeigen.

In der *Systematik* hat die Deszendenztheorie interessanterweise bis anhin keine umwälzende Änderung der Arbeitsweise und keine Umgruppierung der früheren Resultate mit sich gebracht. Im Gegenteil, die bisherigen «natürlichen» Systeme fanden in dieser Theorie eine tiefere Legitimation: Arten, Gattungen und Familien betrachtete man von nun an als Aszendenzen; ein «natürliches» System war fortan ein «phylogenetisches».

Die Erkenntnis der Wandlung der Lebewesen im Laufe der Zeiten brachte nicht nur die Frage nach dem Stammbaum (Phylogenie) mit sich, sondern auch diejenige nach der Art der Wandlungen. Dieser Fachzweig, die *Merkmalsphylogenie,* untersucht Eigenschaften der Organismen auf ihren Evolutionsgrad («ursprünglich» — «abgeleitet») und ihre Entstehungsweise («merkmalsphylogenetische Progressionen»).

Für die Bewertung von pflanzlichen Wuchsformen ist dies die zentrale Frage. Sie ist für die Binsenwuchsform öfters gestellt und verschieden beantwortet worden: E. Lampa postuliert auf Grund von Untersuchungen an Liliaceen, daß die Rundform von Blättern phylogenetisch ursprünglich sei. In Verallgemeinerung dieses Schlusses auf die ganzen Monokotylen sieht Zimmermann (1930, S. 312 f.) in den Rundblättern von *Allium* und *Juncus* mit ihrer «ziemlich radiären Eustele bzw. Ataktostele» die Blattform der Monokotylenahnen. Dagegen kommen Buchenau sowie Adamson für die Juncaceen, die sie im Detail untersucht haben, zur entgegengesetzten Ansicht, daß die Rundform der Blattspreiten abgeleitet sei.

Wichtige Elemente zu merkmalsphyletischen Schlüssen liefert besonders die vergleichende Morphologie. Dieser Wissenszweig hat darüber hinaus eine Sonderbedeutung, indem er entsprechende Gestaltgliederung verschiedener Organismen speziell erfaßt. Das geschieht mit dem typologischen Begriff der «morphologischen Vergleichbarkeit» oder, ins Phylogenetische umgedeutet, der «Homologie». Als Beispiel sei die Phyllodientheorie, die von de Candolle aufgestellt und von A. Arber (1918 ff.) ausführlich zu begründen versucht wurde, erwähnt. Sie postuliert, daß die Blätter der Monokotylen nicht einem ganzen Dikotylenblatt, sondern nur dessen Scheide und Stiel homolog seien. Sie gibt dadurch einen Hinweis zum merkmalsphyletischen Verständnis der bekannten Unterschiede in der Blattgestaltung zwischen Monokotylen und Dikotylen und damit auch der unterschiedlichen Wuchsform der beiden Klassen.

Die merkmalsphyletische Forschung begnügt sich nicht mit der Abklärung von Einzelverhältnissen, sondern sie bemüht sich, *Entwicklungstypen* oder gar allgemeingültige *Entwicklungsgesetzmäßigkeiten* zu erkennen.

Die grundsätzlichsten Fragen dieser Art, nämlich diejenigen nach Konstanz und Veränderlichkeit der Erbmerkmale, werden heute von der Genetik bearbeitet. Über langfristige, tiefergreifende Veränderungen, wie die Entstehung neuer Arten, Gattungen und noch größerer Einheiten, vermag sie indessen erst wenig auszusagen, so daß die vergleichende Beobachtung der bestehenden Verhältnisse — unter Berücksichtigung der Gesetze der Genetik — für die Entdeckung mancher allgemeiner Entwicklungszusammenhänge die aufschlußreichere Methode ist.

Eine auf diesem Wege festgestellte Erscheinung, die das Stammbild des Pflanzenreiches wohl in starkem Maße mitgeprägt haben dürfte, ist die «*differenzierte Entwicklung*». Sie besteht darin, daß bei verschiedenen, meist nahe verwandten Arten unterschiedliche Organpartien oder ontogenetische Stadien in der merkmalsphyletischen Entwicklung gefördert erscheinen, während andere bedeutungslos werden und verkümmern.

Daraus ergibt sich, daß einander in Wirklichkeit sehr nahe stehende Sippen ganz verschiedene Gestaltung aufweisen können. Dieser Evolutionstyp ist von Däniker (1945 a) in seiner weiten Verbreitung im Pflanzenreich und großen Tragweite für die Auffassung des Pflanzensystems erkannt und namhaft gemacht worden. Unbewußt ist er jedoch schon von manchem Autor an Einzelbeispielen dargestellt worden. So von de Candolle in seiner oben erwähnten Phyllodientheorie, nach welcher der große Unterschied von Monokotylen- und Dikotylenblättern nicht von einem verwandtschaftlich entsprechend großen Abstand der beiden Klassen herrührt, sondern vom organographischen Ausbau ganz verschiedener Anlagepartien zu Blattorganen.

Zu welchen Auffassungen über die *kausale Bedingtheit* der Wuchsformen gelangt eine phylogenetisch orientierte Systematik und Morphologie?

Umweltbezug und Funktion stehen hier nicht im Zentrum der Fragestellung. Betrachtet der Physiologe und Ökologe im allgemeinen einzelne Arten, oft diejenigen mit den auffallendsten «Anpassungseinrichtungen», so bearbeiten Morphologe und Systematiker möglichst alle Arten und Formen einer Verwandtschaftsgruppe. Pflanzliche Eigenschaften haben für sie vor allem die Bedeutung synthetischer oder differentieller Merkmale im sippensystematischen Sinn, oder von Homologiezeigern. Daraus erklärt sich, daß die auf diesem Gebiet arbeitenden Forscher in mancher Eigenschaft nicht zuerst die «Anpassung» sahen, sondern den Ausdruck der Erbkonstitution, die eine natürliche Verwandtschaftsgruppe größeren oder geringeren Umfangs kennzeichnet.

Indem, wie oben (S. 105) festgestellt wurde, Ökologie und Physiologie zum Schluß gelangen, die Anpassungsvorstellung genüge nicht zur Erklärung aller pflanzlichen Formen, finden sie sich mit der Morphologie und Systematik in der Erkenntnis, daß Wuchsformen im wesentlichen aus inneren, primär umweltunablängigen Bedingungen entstehen.

Die Erkenntnis, daß innere, autonome Gesetzmäßigkeiten die Formveränderungen im Lauf der Stammesgeschichte bestimmen, hat für die Leben-Umwelt-Beziehung einen völlig anders konzipierten, viel zurückhaltenderen Begriff als den der «Anpassung» geführt: Der Zustand, den man als «Angepaßtheit» bezeichnen könnte, da er unter gewissen Lebensverhältnissen von Vorteil ist, der aber nicht das Resultat eines «Anpassungsvorganges», sondern eigenständigen Entwicklungsgeschehens ist, wird *Epharmose* genannt (Däniker, Evolution und Epharmose, 1954).

2. Die Gründe der Neudarstellung der Binsenwuchsform

Eine Wiederbearbeitung der altbekannten Tatsache der Habitusähnlichkeit von Pflanzen ganz verschiedener verwandtschaftlicher Stellung am Beispiel der Binsenwuchsform drängt sich auf, weil hier noch eine wesentliche Erweiterung der Erfahrungen möglich scheint. Dies einerseits durch das Hinzukommen neuen Materials (Cyperaceen aus Neukaledonien) und durch die eingehendere Untersuchung der Jugendformen der betreffenden Pflanzen anderseits.

3. Charakterisierung der Binsenform

In der Literatur finden «Binsen» oder «Binsenblätter», «Binsensprosse» usw. verschiedentlich Erwähnung in ökologisch-physiognomischen Betrachtungen (Warming, Drude, Weaver und Clements u. a.). Dabei ist festzustellen, daß alle diese Autoren etwa die gleichen Pflanzen im Auge hatten und daß ihre Begriffe von diesem Wuchstyp daher ziemlich übereinstimmen.

Diejenigen Pflanzen, auf welche die volkstümliche Bezeichnung «Binsen» angewendet wird, sind *Schoenoplectus*-Arten (z. B. *Sch. lacustris* [L.] Palla) und *Juncus*-Arten aus den Sektionen *genuini* (z. B. *J. effusus L.)* und *thalassii* (z. B. *J. acutus* L. und *J. maritimus* Lam.).

Die Erscheinungsform dieser Pflanzen hebt sich von allen andern Gestalten, auch von der «Grasform» deutlich ab.

Die den Binsen eigenen Merkmale sind: Die Assimilationsorgane entspringen alle direkt der unterirdischen Basis. Sie stehen mehr oder weniger senkrecht und haben die Gestalt unverzweigter, langer, schlanker, zylindrischer Spieße. Sie sind wie Röhren gebaut; eine dünne, aber zähe grüne Wand umgibt einen mit weißem, lufthaltigem Mark locker

gefüllten, einheitlichen oder gekammerten Hohlraum. Die Blütenstände sind unscheinbar und stehen in seitlicher Lage an den Assimilationsorganen.

Als «binsenförmig» werden im folgenden alle Pflanzen bezeichnet, welche diese genannten «Binsenmerkmale» aufweisen, d. h. im Habitus den erwähnten Arten ähnlich sind.

4. Die Auswahl der zu untersuchenden Arten

Wie der spezielle Teil dieser Arbeit noch im einzelnen zeigen wird, ist es unmöglich, scharfe Abgrenzungen zwischen «binsenförmig» und «nicht binsenförmig» zu machen. Es sind ganz verschiedene Grade der Annäherung an den oben charakterisierten Typus zu konstatieren.

Zur Darstellung gelangen in erster Linie Gattungen, welche typisch binsenförmige Arten enthalten, d. h. solche, die zahlreiche Binsenmerkmale auf sich vereinigen und weitgehende organographische Umgestaltungen in dieser Richtung aufweisen (z. B. Angleichung von Blattspreiten und Stengeln). Innerhalb dieser Gruppen werden jeweils auch die nichtbinsenförmigen Arten untersucht, denn bekanntlich sind ja gerade die Gestaltverhältnisse der näheren Verwandten für das Verständnis des Untersuchungsobjektes äußerst aufschlußreich.

Ein Kriterium für die Ausführlichkeit der Beschreibung bildet schließlich noch die wissenschaftliche Bekanntheit der Arten. So werden die morphologisch-anatomisch wenig bekannten neukaledonischen Cyperaceen ausführlicher behandelt als die meisten europäischen Arten. Eine Ausnahme wird nur bei den Juncaceen gemacht, denn hier ergibt sich Gelegenheit, eine allgemein bekannte und systematisch wie morphologisch fast vollständig bearbeitete natürliche Verwandtschaftsgruppe unter dem Gesichtspunkt der ganz anderen Fragestellung, die in dieser Arbeit angewendet ist, darzustellen.

5. Der Weg der Untersuchung

Es handelt sich darum, die binsenförmigen Pflanzen unter verschiedenen Gesichtspunkten vergleichend zu beschreiben und durch geeignete Zusammenstellung einer umfassenden merkmalsphyletischen Gesamtschau zugänglich zu machen. Die zweite Stufe der Auswertung besteht dann darin, diese natürlichen Gegebenheiten in hypothetische Kausalzusammenhänge zu bringen.

Vorerst muß dazu bemerkt werden, daß diese letztgenannte Interpretation der Vergleichsresultate nicht allein auf Grund der eigenen Untersuchungen, welche sich ja mehr oder weniger auf die Beschreibung der assimilierenden Organe beschränken, erfolgen kann. Als wesentliche Grundlage sind die Erkenntnisse der phylogenetisch orien-

tierten Systematik, welche auf breiterer Merkmalsgrundlage gewonnen wurden, unentbehrlich.

Eine vergleichende Beschreibung ist zugleich Auswahl. Da der richtigen Wahl der zu beschreibenden Eigenschaften große Bedeutung zukommt, müssen die Merkmale, die zur Darstellung gelangen, zuerst einzeln erwähnt werden:

Morphologischer Aufbau

Habitus: äußere Gestalt und Stellung der Assimilationsorgane (Stengel und Blätter); Grad der Annäherung an die Binsenform.

Gliederungsplan: Verzweigungen, Blattstellung, Blattgliederung usw. Feststellung der Homologieverhältnisse.

Proportionen: Stauchung und Streckung von Internodien, Ausbildung der verschiedenen Blattabschnitte, Akrotonie, Basitonie usw.

Anatomie der hauptsächlichen Assimilationsorgane (Stengel, z. T. Blattspreiten): Unterscheidung und Charakterisierung verschiedener Gewebesorten; Anordnung derselben; mengenmäßige wie qualitative Ausbildung der verschiedenen Gewebe.

Ökologie und Physiologie

Experimente, welche zum Problem schlüssige Beiträge leisten könnten, müßten auf breiter Basis ausgeführt werden. Hier muß auf sie verzichtet werden. Anhaltspunkte über diese Verhältnisse geben die Beschreibungen verschiedener Entwicklungsstadien am natürlichen Standorte. Mit aller Vorsicht zu wertende Hinweise indirekter Art liefern schließlich auch die anatomischen Verhältnisse.

Untersuchung der Jugendstadien

Ganz besondere Aufmerksamkeit wird der *Ontogenese* gewidmet. Sie ist sehr oft geeignet, bei der Bewertung pflanzlicher Gestalt- und Funktionsverhältnisse die Situation wesentlich zu klären. Wo immer sich Gelegenheit bietet, wird daher nicht nur das Adultstadium der Pflanze, sondern ihr *ganzer ontogenetischer Zyklus* von der Keimpflanze bis zur maximal entfalteten Form untersucht. Dabei werden außer der Formentwicklung des einzelnen heranwachsenden Organs vor allem die konsekutiven Veränderungen der fertig entwickelten Organe in der Reihenfolge ihrer Entstehung (Sproßfolge, Blattfolge) beachtet.

Wenn von Fortschritten in der Morphologie gesprochen werden darf, so bestehen sie wohl einerseits darin, daß zur Lösung von Homologie-, d. h. merkmalsphyletischen Problemen der Kreis *aller Verwandten* der Pflanze mit einbezogen werden muß, wie zum Beispiel Schlittler in seiner Abklärung der lange Zeit falsch beurteilten Morphologie der sogenannten «Phyllokladien» von *Ruscus* gezeigt hat. Anderseits ist es die Einbeziehung des *ganzen Entwicklungszyklus* der Pflanze in die

vergleichende Darstellung. Da die Einbeziehung der Verwandten und der Jugendformen in die Untersuchung Methoden sind, welche der Erkenntnis phylogenetischer und ontogenetischer Genesis der Pflanzenformen gemäß sind, sieht der Verfasser in ihnen die geeignetsten Werkzeuge zur Verständniserschließung von Wuchsformen.

Zweiter Teil: Vergleichende Untersuchung von Verwandtschaftsgruppen mit binsenförmigen Vertretern

I. Juncaceen

A. Morphologisch-anatomische Beschreibung

1. Juncus effusus L. sowie J. conglomeratus L. und J. inflexus L. als Typen von Pflanzen mit Binsenform

a) Entwicklung des Embryos und Keimung

Der Bau der Samenanlagen, der Vorgang der Befruchtung und die Samenbildung sind von Laurent (1904) sowie Souèges (1933) eingehend beschrieben worden.

Die *Embryonen* in den Samen von *J. effusus* und von andern perennierenden *Junci* sind, wie schon Fleischer (1874) und Laurent beobachteten, noch wenig differenziert: Sie bestehen aus einer Wurzelanlage und einem walzlichen Cotyledo, während ein Achsenvegetationspunkt und Blattanlagen noch fehlen.

Die *Keimung* verläuft so, daß zuerst das Primärwürzelchen sich verlängert und in den Boden eindringt, worauf der zylindrische Cotyledo sich auf eine Länge von 4 bis 10 mm zu strecken beginnt, den Samen in die Luft hebt und ergrünt. Seine Spitze steckt als Haustorium im Samen drin.

Das Primordium des ersten Primärblattes entsteht erst einige Zeit nach dem Beginn der Keimung in einer grubigen Einsenkung an der Basis des Cotyledo, nachdem dieser bereits das Zehnfache seiner ursprünglichen Länge erreicht hat und selbst assimiliert (Abb. 1).

b) Der Primärsproß

ba) Die Achse des ersten Sprosses ist gestaucht; ihre Länge beträgt nach eigenen Messungen bei *J. effusus* wie bei *J. inflexus* zirka $^1/_4$ mm. Sie trägt im entwickelten Zustand außer dem Cotyledo 4 bis 5 Primärblätter und die unentwickelten Anlagen von 1 bis 2 weiteren Blättern von $^1/_{20}$ bis $^1/_{60}$ mm Länge.

Bemerkenswert ist die Entstehung der Primärachse; diese besitzt nämlich in keinem Zeitpunkt eine Achsen-Vegetationsspitze. Fleischer beschreibt eingehend, wie an der Basis des Cotyledo von *J. inflexus* einige Zeit nach der Keimung sich ein Vegetationskegel bildet, der aber vollständig zum Aufbau des ersten Primärblattes aufgebraucht wird; die Spitze dieses Kegels wird zur Blattspitze, während von einem Achsenscheitel nichts zu sehen ist (Abb. 1). Nach der Erstarkung des ersten Primärblattes bildet sich aus dessen Basis in analoger Weise wie vorhin beim Cotyledo die Anlage des zweiten Primärblattes usf. Diese Beschreibung hat ihre Bestätigung in Beobachtungen Trolls (1935, S. 254) am gleichen Objekt gefunden, und eigene Untersuchungen von Querschnittserien ergaben für *J. effusus* den gleichen Sachverhalt, indem in keinem Fall ein Achsenvegetationspunkt festzustellen war.

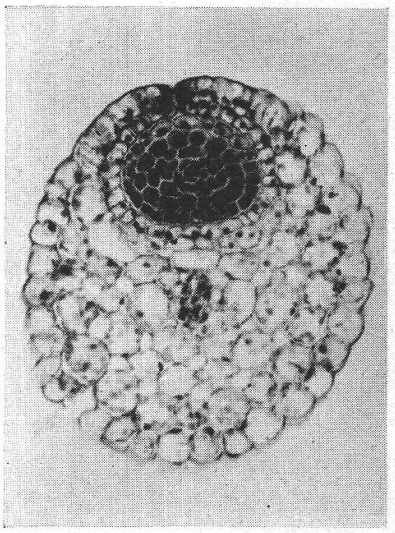


Abbildung 1
Juncus effusus L.
Querschnitt durch eine Keimpflanze. Der Scheidenabschnitt des Cotyledo umfaßt die Anlage des ersten Primärblattes (Vergr. 194fach)

bb) Die Primärblätter von *Juncus effusus, conglomeratus, inflexus* u. a. stehen in $^1/_2$-Stellung, d. h. zweizeilig an der gestauchten Achse. Sie sind alle in Scheide und Spreite gegliedert. Die Grenze der beiden Partien ist durch die häutigen Scheidenränder markiert, welche an dieser Stelle in Form medianwärts gekrümmter Öhrchen enden. Diese *Scheidenöhrchen* liegen dem nächstinneren Blatt eng an und bewirken einen guten Abschluß gegen das Eindringen von Wasser und Fremdkörpern zu den basalen, wachsenden Teilen. Sie erinnern in ihren Eigenschaften an eine Ligula, mit dem Unterschied, daß die beiden Scheidenlappen nicht median verwachsen, sondern getrennt sind.

Die aufeinanderfolgenden Blätter eines Primärsprosses zeigen charakteristische Verschiedenheiten in ihrer Größe, in der Proportion von Scheide zu Spreite wie auch in der Ausbildung der letzteren. An Jungpflanzen von *Juncus conglomeratus* und *J. inflexus,* welche sich in dieser Beziehung sehr ähnlich verhalten wie *J. effusus,* wurden zum Beispiel folgende Blattlängen gemessen:

Juncus conglomeratus L.

	Scheide mm	Spreite mm	Verhältnis Scheide : Spreite
Cotyledo	2	5	1 : 2,5
1. Primärblatt	4,5	11,5	1 : 2,5
2. Primärblatt	7	15	1 : 2,1
3. Primärblatt	5	31	1 : 6,2
4. Primärblatt	<0,2	21	1 :>105

Juncus inflexus L.

	Scheide mm	Spreite mm	Verhältnis Scheide : Spreite
Cotyledo	2	4	1 : 2
1. Primärblatt	4	8,5	1 : 2
2. Primärblatt	9	14	1 : 1,5
3. Primärblatt	17	28	1 : 1,6
4. Primärblatt	12	62	1 : 5
5. Primärblatt	<0,2	37	1 :>185

Die in Abbildung 2 im Schnitt dargestellte Keimpflanze von *Juncus effusus* zeigt ähnliche Längenverhältnisse wie oben *J. conglomeratus;* die Scheidenlängen der aufeinanderfolgenden Primärblätter sind 5,7 mm, 7,7 mm, 4,4 mm und 0,08 mm.

Diese Messungen dreier beliebig herausgegriffener Jungpflanzen zeigen vor allem den folgenden gemeinsamen Zug, der sich bei allen Primärsprossen der genannten Arten in gleicher Deutlichkeit manifestiert: Die absoluten Scheidenlängen zeigen bis zum drittletzten Blatt ein gleichmäßiges Ansteigen; die Scheide des zweitletzten hingegen ist merklich kürzer, und das letzte zur Entwicklung kommende Blatt (meist das vierte oder das fünfte) besitzt eine nur äußerst kurze, von Auge kaum sichtbare Scheide, besteht also fast allein aus dem Spreitenteil. Wie in den Tabellen besonders aus der Proportionszahl von Scheide zu Spreite hervorgeht, nimmt dieses praktisch endständig am Sproß stehende Blatt eine Sonderstellung ein, indem es das letzte ist, das zur Entwicklung gelangt. In seiner kleinen Scheidenhöhle sind wohl weitere Primordien vorhanden; sie zeigen aber kein weiteres Wachstum mehr.

Wie Abbildung 2 (S. 113) zeigt, ändert sich in der Blattfolge auch das *anatomische Querschnittsbild der Primärblattspreiten:*

Der *Cotyledo* (hier nicht abgebildet) besteht über der Scheide aus einem zylindrischen Abschnitt, dessen Spitze als Haustorium im Samen drin steckt.

Das *erste Primärblatt* (in Abb. 2: I, etwas geschrumpft) ist ein schmales, parallelrandiges, dorsoventral abgeflachtes Gebilde. Es steht nicht vertikal, sondern neigt sich rückwärts oft bis in horizontale Lage von der Pflanze weg. Seine Spreite läßt eine deutliche Differenzierung in eine adaxiale (in Abb. 2 der Zahl I zugewandt) und eine abaxiale

Fläche erkennen. Unter der letzteren, der Blattunterseite, ist, von einer kleinzelligen Epidermis bedeckt, das Assimilationsgewebe mit den darin eingebetteten Leitbündeln angeordnet. Die Blattoberseite (adaxial) zeichnet sich durch dünnwandige, farblose Epidermiszellen bedeutender Größe aus («Cellules bulliformes» nach Duval-Jouve, 1871), wel-

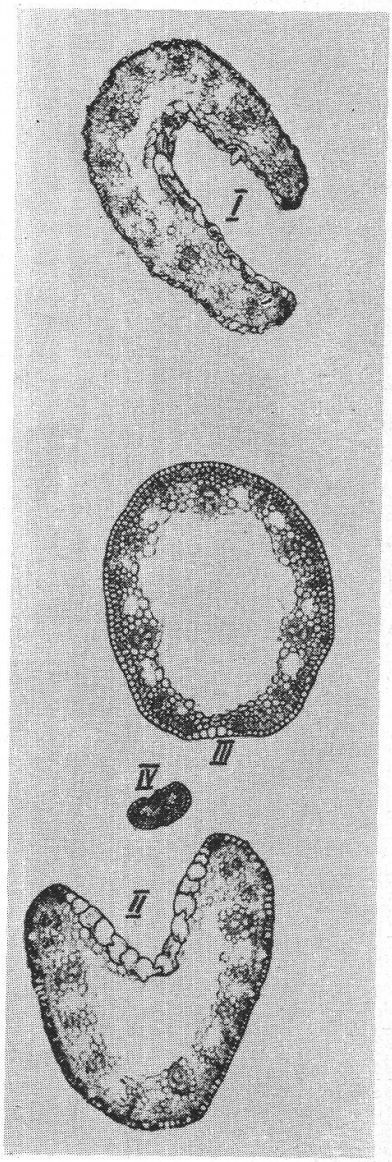


Abbildung 2
Juncus effusus L.
Blattbüschel einer Jungpflanze, in 8,0 mm Höhe über der Ursprungsstelle von Blatt IV quer geschnitten.
I, II, III, IV = Primärblätter, in der Reihenfolge ihrer Entstehung. Die Zahlen stehen jeweils auf der Adaxialseite (Oberseite) der betreffenden Blätter.
Natürliche Lage
Vergrößerung 30,8fach

che bei Trockenheit schrumpfen und ein Zusammenrollen des Blattes bewirken; sie entsprechen somit den von Tschirch (1881) beschriebenen «Gelenkzellen» bei Gramineen. Hinter diesen Zellen liegt eine Schicht grünen Parenchyms, welchem sich nach innen zu ein größerer Luftraum anschließt. Dieser zentrale Raum wird seitlich durch das Assimilationsparenchym begrenzt, welches die beiden größten Lateralgefäßbündel umgibt. Die Grenzlinien von Blattober- und -unterseite sind als deutliche Blattrandkanten ausgebildet, welche durch je einen sub-

epidermalen Baststrang unterlagert sind. Dieses, seiner mechanischen Konsistenz nach zarte Blatt besitzt in turgeszentem Zustand eine als flache Rinne ausgebildete Oberseite und eine stärker gewölbte Unterseite. Der Anteil der letzteren an der gesamten Spreitenoberfläche ist zirka 1,7mal so groß wie derjenige der Adaxialseite.

Das *zweite Primärblatt* (II) ist länger und stärker als das erste; es steht steifer aufrecht. Sein Querschnitt ist der Rundform mehr genähert; es besitzt aber ebenfalls eine rinnenförmig eingesenkte Oberseite mit großzelliger Epidermis. Der Luftraum im Innern hat größere Dimensionen als beim ersten Primärblatt. Die Blattunterseite nimmt einen 2,7mal so großen Teil der Blattoberfläche ein wie die Oberseite.

Das *dritte Primärblatt* besitzt nahezu zylindrische Form. Die Blattoberseite, die nach wie vor von zwei subepidermalen Baststrängen begrenzt ist, tritt nach außen nur als leicht angedeutete Einsenkung in Erscheinung und bildet nur einen fünfzehnten Teil der gesamten Blattoberfläche. Das Blatt hat den Bau einer Röhre mit einem zentralen großen Luftraum, der nur von wenigen Fetzen zerrissenen Sternzellgewebes durchsetzt ist.

Das *vierte Primärblatt* der Pflanze von Abbildung 2 war noch im Längenwachstum begriffen und wurde vom Messer nur in der Spitzenpartie getroffen (IV). Auf tieferen Schnitten der Serie ist zu erkennen, daß dieses Blatt ähnlichen Spreitenbau aufweist wie das dritte, nur daß die beiden Baststrängе, welche die Oberseite begrenzen, adaxial noch enger zusammengerückt sind.

In der Ausbildung einer Oberseitenrinne am letzten Primärblatt zeigen sich übrigens individuelle Unterschiede; oft ist ein deutlicher, schmaler, an der Blattbasis leicht eingesunkener adaxialer Streifen zu sehen; in vielen Fällen jedoch ist nichts dergleichen anzutreffen, und das Blatt ist vollständig zylindrisch. Einzig die Größe und Anordnung der Leitbündel und Bastelemente läßt dann noch dorsoventralen Aufbau erkennen, indem ein unpaares abaxiales Mittelbündel (Dorsalmedianus) und symmetrisch links und rechts davon paarweise gleiche, schwächere Bündel zu unterscheiden sind. (Abb. 3 zeigt die hier beschriebenen Verhältnisse an dem *J. effusus* sehr ähnlichen *J. inflexus.)*

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß unter den Blättern eines Primärsprosses dieses letzte an einem Trieb zur Entwicklung gelangende eine ausgesprochene *Sonderstellung* einnimmt: Eine solche besteht im Hinblick auf seine praktisch terminale Stellung am Sproß, die extreme Verkürzung seines Scheidenteils (S. 112) und die Gestaltung als zylindrisches, aufrechtstehendes Organ mit annähernd radiärer Anordnung der Gewebesysteme.

Die Querschnittsform der Primärblattspreiten ist nicht auf deren ganzer Länge dieselbe: Die adaxiale Rinne und die Blattrandkanten sind unmittelbar über der Scheide am deutlichsten ausgeprägt. Gegen die

Blattspitze hin füllt sich die Oberseitenrinne allmählich auf, und die Blatträndер runden sich ab, so daß die Spitzenpartie oft nahezu zylindrisch erscheint. Beim ersten Primärblatt ist davon noch wenig zu sehen, bei den folgenden um so mehr, je schmaler ihre Adaxialseite ist. Diese Gestaltunterschiede zwischen Spreitenbasis und -spitze sind sehr wahrscheinlich entwicklungsmechanisch bedingt, indem die Endpartie des nächst jüngeren Blattes dem unteren Spreitenteil eng aufliegt und die Adaxialseite dadurch zu einer gut abgegrenzten Rinne vertieft wird, in welcher das junge Blatt liegt, während der Endabschnitt

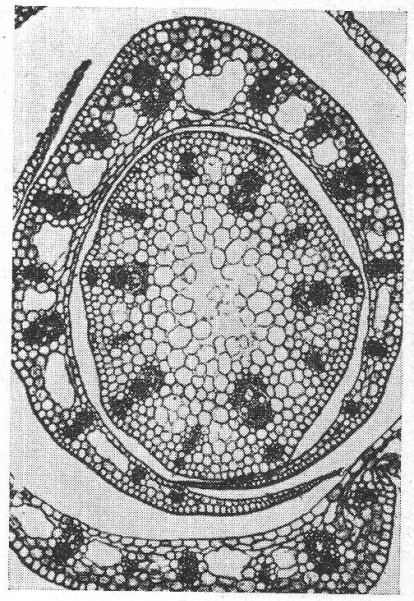


Abbildung 3
Juncus inflexus L.
Querschnitt durch die basale Partie eines ausgewachsenen Primärsprosses. Mitte: Zylindrische Spreite des obersten, letzten Primärblattes (Adaxialseite oben; größtes Leitbündel unten = Dorsalmedianus), umhüllt von den Scheiden der älteren Primärblätter
(Vergr. 45fach)

auf seiner Adaxialseite keine derartige Beengung erfährt und sich während des Streckenwachstums etwas mehr auszurunden vermag [1].

bc) Abnormitäten: Buchenau (1889) beschreibt eine «trügerische Form von *Juncus effusus* L.», welche er auf frisch aufgeworfenem Sande und dem Boden abgelassener Teiche findet. Es han-

[1] Die Darstellung dieses Sachverhaltes durch Buchenau (1889, S. 234—235), von Blatt zu Blatt nehme «der zylindrische Teil an Länge gegen den rinnigen» zu, könnte leicht zu dem Mißverständnis führen, die Blätter von *Juncus effusus* seien analog wie etwa diejenigen von *Ornithogalum caudatum* Ait., *Doryanthes Palmeri* W. Hill., *Sansevieria*-Arten u. a. in zwei deutlich getrennte Abschnitte, einen proximalen, flachen und einen distalen, zylindrischen, gegliedert. Im Unterschied zu den scharf vom dorsoventralen Blattabschnitt abgegrenzten *zylindrischen Vorläuferspitzen* der letztgenannten Arten ist bei *Juncus effusus* der Übergang von der rinnigen, basalen zur mehr runden Endpartie vollkommen kontinuierlich, und von zwei, anlagemäßig verschiedenen Blattpartien kann nicht die Rede sein. — Zylindrische Vorläuferspitzen sind übrigens bei keiner einzigen der untersuchten Juncaceen beobachtet worden, was die Feststellung Velenovskys (1907, S. 467) bestätigt, wonach (abgesehen von gewissen Araceen) zylindrische Vorläuferspitzen niemals bei Blättern gefunden worden sind, welche, wie bei *Juncus,* durch Ligulae oder Scheidenöhrchen in Scheide und Spreite gegliedert sind.

delt sich dabei um Jungpflanzen, deren Primärachse nicht gestaucht geblieben ist, sondern sich durch interkalare Streckung verlängert hat und wenige Blüten bildet. Dieser Stengel trägt am Grunde flache bis rinnige, gebogen abstehende Laubblätter, und das Tragblatt des Blütenstandes, das sonst als spießförmiges, radiär gebautes, in der Fortsetzungsrichtung des Stengels stehendes Organ erscheint, ist deutlich seitenständig, rinnig und abstehend. Diese Form zeigt somit das gleiche Verhalten wie die annuellen *Junci* (z.B. *bufonius, tenageia, capitatus* u. a.), deren Primärachse ebenfalls zur Blüte gelangt und mehrere Laubblätter mit abstehender, flacher bis rinniger Spreite besitzt. Während aber dies die einzige Erscheinungsform der annuellen *Junci* ist, bildet die von Buchenau beschriebene *J. effusus*-Form völlig normale, d. h. von dieser Jugendform stark abweichende Folgesprosse.

c) Die Folgesprosse

ca) Die Laubsprosse: In den äußeren Blattachseln des Primärsprosses entstehen kurze Seitenachsen, die sich, wie schon die ersteren, mit Adventivwurzeln im Boden verankern. In adossierter Stellung tragen sie ein zweikieliges Vorblatt, und darauf folgen, im rechten Winkel zu den Blättern des Primärsprosses zweizeilig gestellt, die übrigen Blätter. Diese Folgesprosse, oft nur einer pro Primärsproß, lassen ihrerseits in den untersten Blattachseln weitere Sprosse entstehen, welche in der Erde ein kurzes Stück horizontal wachsen und so die Rhizome bilden, sich dann aber aufrichten und die Luftsprosse darstellen. Durch fortgesetzte Abzweigung von Erneuerungs- und Vermehrungssprossen, verbunden mit Erstarkungswachstum, bilden sich allmählich dichte Horste. Eine genaue morphologische Beschreibung des streng gesetzmäßig, aus sehr kurzen Gliedern sympodial aufgebauten Rhizoms gibt Buchenau (1906).

Die Folgesprosse erster Ordnung weichen in ihrem Aufbau von den Primärsprossen, wie unten beschrieben wird, auffallend ab. Gelegentlich aber sind diese Triebe genau so beschaffen wie die Primärsprosse selber, d. h. sie tragen außer dem endständigen, nahezu zylindrischen noch mehrere seitliche, rinnige Laubblätter. Auch die abnormerweise blütenbildenden Primärsprosse (S. 115) können nach Buchenau (1889) sich selber gleichgestaltete Folgesprosse bilden, welche ebenfalls mehrere Laubblätter mit entwickelter Spreite tragen und zur Blüte gelangen.

Meistens sind jedoch bereits die Folgesprosse erster Ordnung wie die Kurztriebe der erstarkten Pflanze beschaffen. An ihrer Beblätterung zeigt sich der Unterschied zwischen den unteren, äußeren Blättern und dem obersten, letztentwickelten Blatt, der schon am Primärsproß festgestellt wurde, im Extrem: Das praktisch endständige letzte Blatt eines Triebes besitzt als einziges einen ausgebildeten Spreitenteil, während alle andern nur aus den stark entwickelten Scheiden bestehen. Lediglich

die zwei obersten dieser Niederblätter tragen oft noch eine rudimentäre Spreite von wenigen mm Länge (Abb. 5). Sie entspringen am gestauchten Achsenende sehr nahe unter dem endständigen Laubblatt (Abb. 6). Die obersten drei tragen in ihrer Achsel keinerlei Knospen und umschließen das zylindrische Laubblatt an seiner Basis sehr eng. Sie sind gleichwendig gerollt, wobei die freien Ränder übereinandergreifen, da jedes Blatt mehr als einen vollen Winkel umfaßt. Ihre Stellung ist nicht mehr genau zweizeilig wie in der Anlage, denn sie haben im Laufe des Wachstums Verschiebungen erfahren, so daß ihre Anordnung spiralig erscheint.

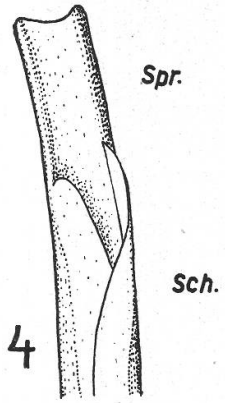


Abbildung 4
Juncus effusus L.
Erstes Primärblatt.
Adaxialansicht.
Sch. = Scheide,
Spr. = Spreite
(Vergrößerung: 13,3×)

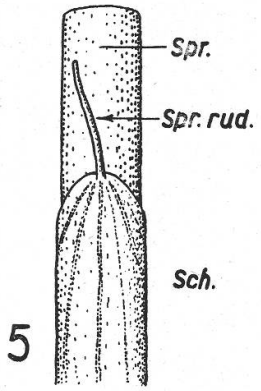


Abbildung 5
Juncus effusus L.
Zylindrisches Laubblatt (Spr.) eines Kurztriebes, umhüllt vom obersten Niederblatt. Dieses besteht aus einer Scheide (Sch.) u. einem Spreitenrudiment (Spr.rud.) (Vergr. 4,7×)

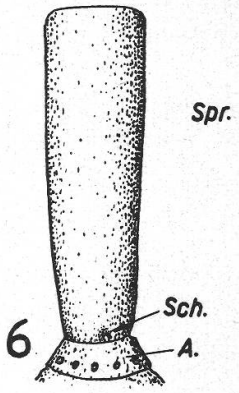
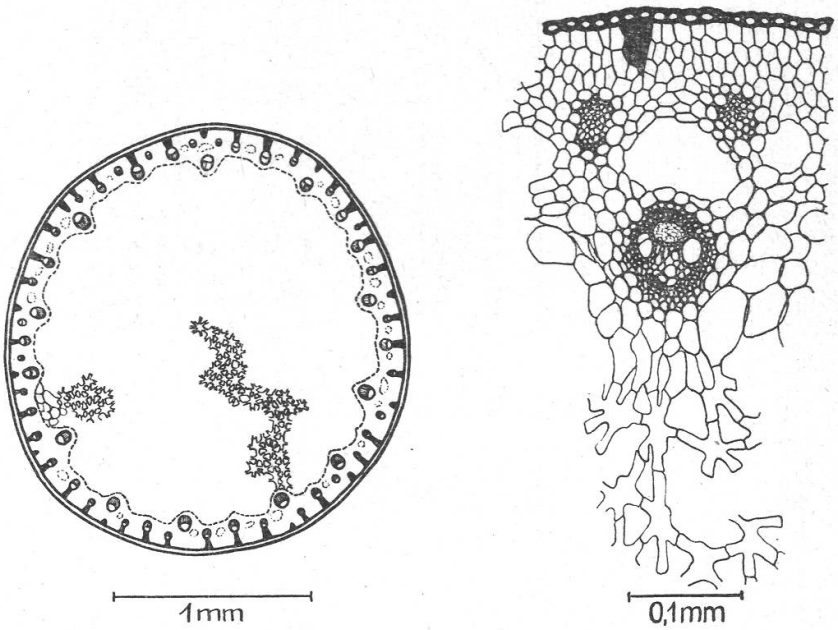


Abbildung 6
Juncus effusus L.
Zylindrisches Laubblatt eines Kurztriebes. Seine Scheide besteht nur aus einer äußerst kleinen Höhle, deren Eingang als kleine Vertiefung (Sch.) sichtbar ist. (Die Niederblätter sind entfernt; A = Abbruchstelle des obersten derselben.) (Vergr. 6,7×)

Das einzige Laubblatt der Folgetriebe gleicht dem oben (S. 112) beschriebenen endständigen Blatt der Primärsprosse. Es erreicht bei den Folgesprossen erster Ornung eine Länge von 10 bis 15 cm und einen Durchmesser von 1 bis $1^1/_2$ mm. Es ist radiär gebaut, wobei allerdings in Anordnung und Stärke der Leitbündel noch eine gewisse Dorsoventralität angedeutet ist. Es besitzt ebenfalls nur eine äußerst kleine Scheide, die an der Basis als kurze Spalte sichtbar ist (Abb. 6).

Diese Beschreibung des morphologischen Aufbaues eines Folgesprosses gilt für alle später gebildeten nichtblühenden Triebe von *Juncus effusus* und darüber hinaus der meisten Arten der Sektion *genuini* (*J. Jacquini* L. und *J. Parryi* Engelm. ausgenommen, vgl. S. 126). Mit zuneh-

mender Erstarkung der aufeinanderfolgenden Sprosse erfährt hingegen die *Anatomie* derselben einige Veränderungen gegenüber derjenigen der Jungpflanzen: Abbildungen 7 und 8 zeigen Querschnitte durch die mittlere Partie einer Blattspreite, welche zusammen mit den Längsschnitten von Abb. 9 und 10 die wichtigsten Eigenschaften des anatomischen Aufbaues eines zylindrischen Laubblattes anschaulich machen. Eine vollständige Detailbeschreibung soll hier nicht gegeben werden; eine solche steht in einer Arbeit von Blau (1904) zur Verfügung.



Abbildungen 7 und 8
Juncus effusus L.
Querschnitt durch eine Blattspreite, Übersicht und Detail

Legende zu Abbildung 7
schwarz = mechanisches Gewebe
kleine Kreise = Leitbündel
in den Leitbündeln: schraffiert = Hadrom, weiß = Leptom
gestrichelte Linien umgrenzen stärker lufthaltige Räume.
Das Sternzellgewebe im Markraum ist unvollständig, d. h. nur an zwei Stellen eingezeichnet

Das auffälligste Charakteristikum dieses Organs ist die *radiäre Anordnung aller Gewebearten,* welche so vollkommen ist, daß es nicht gelingt, in Schnitten, wie Abbildung 7 einen darstellt, Abaxial- und Adaxialseite zu erkennen. Nur an der Blattspitze ist nach Adamson dorsoventraler Bau festzustellen und selbstverständlich auch an der Basis mit der reduzierten Scheide.

Das Blatt zeigt *Röhrenbau,* indem fast alle festen Elemente in einer dünnen Zone an der Peripherie gelagert sind und einen zentralen, lufthaltigen *Markraum* umschließen. Dieses Röhrenlumen nimmt im Bei-

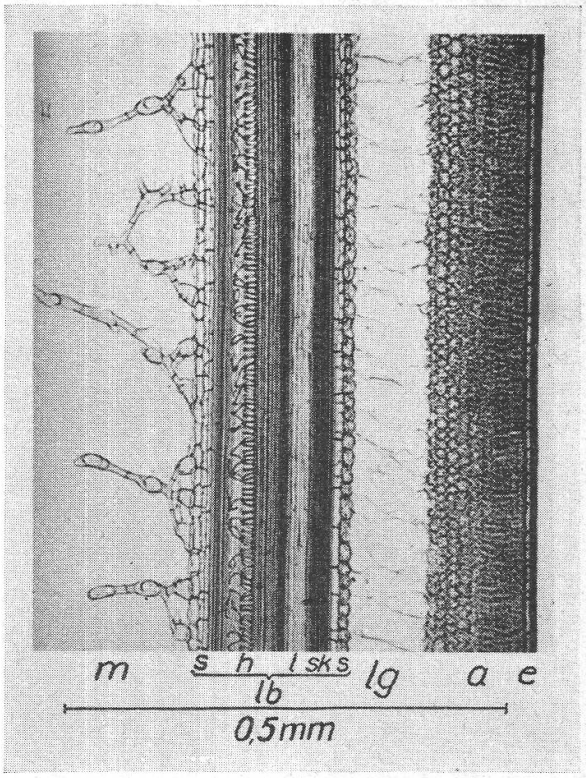


Abbildung 9
Juncus effusus L.
Radialer Längsschnitt durch die «Röhrenwandung» der Blattspreite mit median geschnittenem Leitbündel

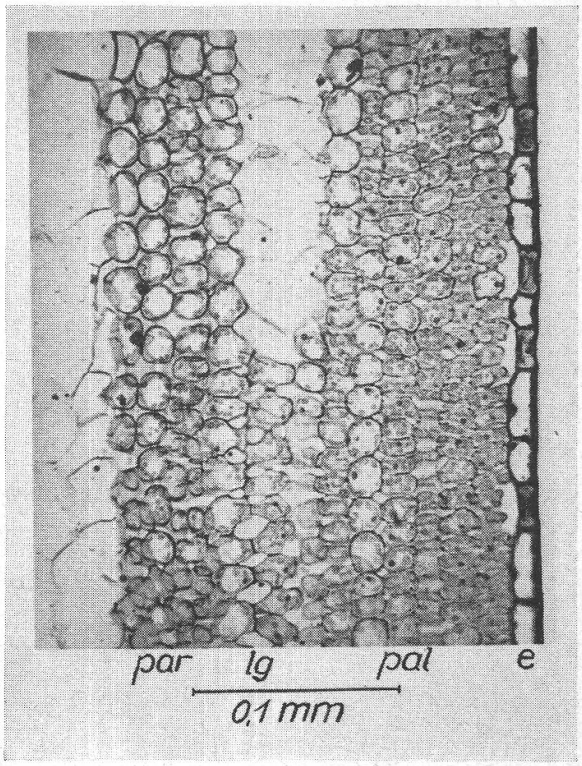


Abbildung 10
Juncus effusus L.
Radialer Längsschnitt durch die «Röhrenwandung» einer Blattspreite zwischen zwei Leitbündeln

e = Epidermis
a = Assimilationsgewebe
pal = Palisadengewebe
lg = peripherer Luftgang, in Abb. 10 teilweise tangential angeschnitten
par = Parenchym
m = zentraler Markraum mit Asterenchym
lb = Leitbündel
s = Leitbündelscheide
sk = Bastfasern
l = Leptom
h = Hadrom

spiel von Abbildung 7 (Durchmesser = 2,14 mm) 70 % des gesamten Organvolumens ein; bei einem andern Blatt von 1,56 mm Durchmesser sind es 61 %, bei einem solchen von 3,3 mm Durchmesser 77 %.

Der Markraum enthält *Sternzellgewebe* (Asterenchym), dessen Zellarme zum größten Teil in der Horizontalebene liegen, zum kleineren Teil vertikale Verbindungen eingehen. Auf einem in der genannten Ebene geführten Schnitt (Querschnitt) erscheint deswegen das Gewebe bedeutend dichter als im Längsschnitt (Abb. 9), indem die vertikalen Zellabstände viel größer sind als die horizontalen. Aus Abbildung 9 ersieht man auch, daß das Asterenchym nur einen sehr geringen Teil des zentralen Raumes beansprucht. Dessen Zellen befinden sich zufolge stärkeren Wachstums der umgebenden Gewebe unter Zugspannung und haben so trotz ihrer geringen Maße mechanische Bedeutung zur Aussteifung des Luftganges, indem sie sich, wie Schwendener angibt, «wie ein Netzwerk gespannter Schnüre» verhalten. Solche Sternzellgewebe sind übrigens keine Eigentümlichkeit der Juncaceen allein, sondern finden sich in den Luftgängen vieler Wasserpflanzen, so z. B. bei Cyperaceen (*Schoenoplectus, Lepironia, Chorizandra* usw.), bei *Typha* u. a. Monokotylen sowie nach Beschreibungen von Briquet in gleicher Ausbildung bei der Umbellifere *Tiedmannia teretifolia* DC. und der Gentianacee *Nymphoides orbiculata* Gilib.

Die *Leitbündel* zeigen gleichmäßige Verteilung innerhalb der peripheren Zone, die größeren innen, die kleineren außen. Ein Mittelnerv ist von andern Bündeln nicht unterscheidbar. Sie verlaufen parallel zueinander in der Längsrichtung des Organs und zeigen spärliche Anastomosen untereinander. Diese kollateral gebauten Stränge sind alle so orientiert, daß ihr Leptom gegen außen zeigt. Sie sind auf der Hadrom- wie Leptomseite durch Bastzellbeläge verstärkt, und das Ganze wird von einer Scheide aus dünnwandigen, farblosen, längs gestreckten Zellen eingehüllt.

Außer den Bastverstärkungen der Leitbündel finden sich längslaufende *Baststränge* in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen unmittelbar unter der Epidermis. Ein Teil davon steht mit den kleineren Leitbündeln in Verbindung, während die den großen Bündeln zugehörigen Baststränge von ihnen durch einen Luftgang getrennt sind (Abb. 7 und 8) (vgl. die Beschreibungen von Schwendener und von Haberlandt).

Die erhebliche Biegungsfestigkeit des Blattes ist nicht allein auf die Bastelemente und deren periphere Lagerung zurückzuführen, sondern auch auf die starke *Epidermis*. Deren Zellen sind in Abbildung 9 30 bis 50 μ lang und 16 μ tief; die äußere, mit einer deutlichen Cuticula überzogene Wandung ist 4 μ dick. Auf Querschnitten erscheinen sie ungefähr isodiametrisch; im Präparat der Abbildung 7 beträgt ihre Tiefe 11 μ, die Breite 9 bis 10 μ.

Das *Assimilationsgewebe* füllt den Raum zwischen den subepidermalen Baststrängen und den äußeren Leitbündeln aus. Es besteht aus

3 bis 5 Reihen von Palisadenzellen von 15 bis 18 μ radialer Länge und etwa halb so großer oder größerer Breite. Dahinter schließt sich parenchymatisches, ebenfalls blattgrünhaltiges Gewebe aus isodiametrischen Zellen an, welches die peripheren Luftgänge umschließt. Die innersten 1 bis 3 Schichten dieses Parenchyms bestehen aus farblosen Zellen bedeutender Größe, an die sich das Asterenchym des zentralen Luftraums anschließt. — Auf einem Querschnitt erscheint das assimilierende Gewebe als nahezu kompakt geschlossen; ein Längsschnitt (Abb. 10) hingegen offenbart dessen lockere Struktur: Jede Zelle ist von Luft umspült und berührt die Nachbarzellen nur in kleinen, kreisförmigen oder ovalen Flächen. Sein Bau ist im Prinzip der gleiche wie der des Sternzellgewebes, mit dem einzigen Unterschied, daß hier die verbindenden Zellarme kurz sind.

Die beschriebenen Blattorgane bestehen infolge des schließlich sehr lockeren Baues des Asterenchyms volumenmäßig zum weitaus größten Teil aus *Luftraum*. Nach vorsichtiger Schätzung dürften die peripheren Luftgänge zusammen mit den Luftlücken zwischen den assimilierenden Zellen und hinter den Spaltöffnungen etwa einen Drittel des äußeren Gewebemantels ausmachen. Rund vier Fünftel des gesamten Blattvolumens bestehen somit aus Luftraum!

Die quantitativen Anteile der verschiedenen Gewebearten am Aufbau eines *Juncus effusus*-Blattes sind verschieden, je nach den absoluten Dimensionen des Organs und der Region, welche betrachtet wird (Spitze, Mitte oder Basis), sowie auch nach den ökologischen Bedingungen. *Juncus pauciflorus* R. Br. zum Beispiel, ein *J. effusus* sehr ähnlicher Vertreter der *Junci genuini* aus Neukaledonien, wurde im Tropenhaus des Botanischen Gartens Zürich aus Samen gezogen. Die Pflanzen wuchsen sehr rasch, bildeten aber im Halbdunkel des Gewächshauses etiolierte Laubblätter von über $^1/_2$ m Länge. Diese weisen nur eine einzige Schicht Palisadenzellen auf, und die Luftspalten zwischen denselben wie im dahinter liegenden Parenchym sind außergewöhnlich geräumig.

Die *Anatomie der Niederblattscheiden* läßt sich in ihren Grundzügen anhand von Abbildung 3 (S. 115) studieren: Als Bauelemente treten die feste Epidermis der Abaxial- und die zartere der Adaxialseite, ein nur in der obersten, belichteten Partie schwach blattgrünhaltiges Parenchym und die darin eingeschlossenen Leitbündel und Luftgänge in Erscheinung. Diese Scheiden bilden ein Rohr um die weiche meristematische Basalzone des zylindrischen Laubblattes herum, ähnlich wie die Gramineenblattscheiden um die interkalar wachsenden Stengelabschnitte, übernehmen deren Schutz und überbrücken diese mechanisch schwächste Zone des endständigen Blattes (Haberlandt, S. 168). Etwa zur Zeit, da das Laubblatt aufhört zu wachsen, beginnen die Niederblätter abzusterben. Sie bleiben dann als trockene Hüllen weiter bestehen.

cb) Die Blütensprosse. Es sind dies die einzigen gestreckten Sproßachsen, welche die Pflanze ausbildet. Im Unterschied zu den Laubsprossen mit gestauchter Achse, den *Kurztrieben,* können sie als *Langtriebe* bezeichnet werden. Sie bilden sich an kräftigen Horsten zwischen den Laubtrieben und sehen diesen äußerst ähnlich; es sind aufrechtstehende, schlank zylindrische, spießförmige assimilierende Organe. Sie besitzen gleichen Durchmesser und etwa gleiche Höhe wie die Laubblätter, und nur der seitlich stehende Infloreszenzknäuel unterscheidet sie habitusmäßig von ihnen. Die Basis der Blütenstandsstengel ist genau wie diejenige der Laubblätter von Niederblattscheiden umhüllt.

Über der Ansatzstelle der Infloreszenz scheint sich der schaftartige Stengel in eine schlanke Spitze fortzusetzen; dieses Gebilde ist das oberste Laubblatt, welches als «*Tragblatt*» des Blütenstandes funktioniert [1]. Es steht als stengelähnliches, stielrundes Organ genau in der Richtung des Schaftes. In seine Basis ist eine kurze, etwa 3 mm lange Scheidenspalte eingelassen, in der anfangs die Blütenanlagen geborgen sind. Die Spreite dieses Tragblattes, das zugleich das einzige assimilierende Blatt des Sprosses darstellt, besitzt genau gleiche Anatomie wie das oben beschriebene scheinbar endständige Laubblatt der Kurztriebe. Bezüglich seiner Stellung an der Achse entspricht das Tragblatt diesem auch völlig, nur daß sich das Internodium zwischen ihm und dem obersten Niederblatt durch interkalares Wachstum zum Blütenschaft gestreckt hat, wodurch es aus den Niederblättern heraus in die Höhe gehoben wurde.

Der *Stengel* ist nicht nur seiner Form, Farbe, Oberflächenbeschaffenheit und Konsistenz nach einem Laubblatt sehr ähnlich; auch seine Anatomie stimmt mit derjenigen eines zylindrischen Blattes so weitgehend überein, das es kaum möglich ist, an einem isolierten Abschnitt zu entscheiden, ob es sich um ein Stengel- oder ein Blattstück handelt. Im ersteren sind lediglich die Leitbündel etwas stärker und nach Angaben von Blau (l. c., S. 52) auch relativ zahlreicher als im Blatt, während bei diesem die Spaltöffnungen reichlicher vorhanden sind. Die peripheren Luftgänge sind im Stengel kleiner und fehlen gelegentlich. Nur der massive Knoten am Ansatz des Blütenstandes zeigt mit seinen vielen Leitbündelverzweigungen und -verbindungen natürlich ein ganz anderes anatomisches Bild als die Blätter.

Beim Vergleich der Stengel mit den Spreiten der dazugehörigen Tragblätter sind ebenfalls keine wesentlichen qualitativen Unterschiede festzustellen, sondern nur gewisse quantitative Verschiedenheiten, die in Beziehung zu den unterschiedlichen Funktionen stehen, wie größere Zahl von Leitbündeln und Bastfasern und kleinere, weniger zahlreiche periphere Luftgänge.

---

[1] Als «*Tragblatt des Blütenstandes*» wird in dieser Arbeit stets dasjenige an der Hauptachse stehende Blatt bezeichnet, das die Blütenstandsregion nach unten begrenzt. Es kann laubblatt- oder hochblattartig ausgebildet sein.

d) Anlage und Wachstum der Blätter an Primär- und Folgesprossen

Das erste *Primärblatt* einer Keimpflanze von *Juncus effusus* entsteht als endständiger Höcker von der Form eines Rotationsparaboloids in der Scheidenhöhle des Cotyledo (Abb. 1, S. 111). Dieser Körper zeigt noch keine Andeutung einer Scheide. Während er sich zur Spreite entwickelt, wächst in einem späteren Stadium seine Basis zur Scheidenanlage, einer adaxial offenen Höhle aus, in welcher das Primordium des zweiten Blattes zur Entwicklung gelangt (vgl. S. 111). Dieses füllt die gleichzeitig entstehende Scheidenhöhle stets ganz aus. In dieser Gleichzeitigkeit der Bildung der beiden räumlich zusammenpassenden, morphologisch verschiedenen Strukturen liegt übrigens ein wichtiges entwicklungsphysiologisches Problem. Außer dem Fehlen eines Achsenvegetationskegels (s. S. 111) ist auch die Tatsache bemerkenswert, daß die Spreitenanlage anfänglich drehrund ist und die Differenzierung zur stark dorsoventralen, flachen Spreite erst nachträglich erfolgt [1].

Die *Folgesprosse* verhalten sich anders als die Primärsprosse: Während sich an diesen das Primordium eines Blattes erst bildet, wenn das vorhergehende schon einige Millimeter Länge erreicht hat, entstehen die aufeinanderfolgenden Blätter der späteren Sprosse in sehr kurzen Abständen aufeinander und sind schon alle ausgegliedert, wenn die ältesten mit dem Streckungswachstum noch kaum begonnen haben. Durch dieses Zusammendrängen der Ausgliederung aller Blattprimordien auf eine kurze Periode entsteht vorübergehend eine Art Knospe. Damit hängt es zusammen, daß die Blätter, welche bei den Folgesprossen zuerst ebenfalls als gleichmäßig runde Höcker in Erscheinung treten [1], schon viel früher (d. h. bei 15 bis 25 μ Länge) eine adaxiale Scheidenhöhle ausdifferenzieren, indem, kaum daß sich eine Blattanlage gebildet hat, auch schon die nächstjüngere entsteht.

Die Anlage eines *zylindrischen Laubblattes* von *Juncus effusus* bleibt ganz in meristematischem Zustand, bis sie eine Länge von etwa 0,3 mm erreicht hat. Dann verliert sich die Teilungsfähigkeit der Zellen an der Blattspitze, und nur noch die Spreitenzone unmittelbar über der Scheide liefert neue Zellen. Die ganze Spreite entsteht in der Folge aus dieser *Meristemzone*. Bei einem halb ausgewachsenen Blatt stellt sie eine etwa 1 mm hohe zylindrische Zone dar. (Einzelne Mitosen, insbesondere Teilungen quer zur Längsachse des Blattes, welche dem Dickenwachstum dienen, sind auch noch bis 2 mm darüber zu finden.) Die Teilungszone ist mechanisch am schwächsten; setzt man das Blatt unter vertikale Zugspannung, so reißt es stets in dieser Region über der Scheide.

---

[1] Ingrid Roth (1949, S. 314) beschreibt das früheste Stadium eines Blattes von *Juncus balticus (Junci genuini)* als «bifaziales» Gebilde, dessen adaxiale Einsenkung sich nachträglich durch die Tätigkeit eines «Ventralmeristems» ausrunde. Diese Darstellung kann für keine der hier untersuchten *Juncus*-Arten bestätigt werden.

In gleicher Weise erfolgt das Längenwachstum der *Primärblattspreiten,* wobei die Meristemzone anstatt eines kreisrunden einen dorsoventralen Querschnitt zeigt. Für das Wachstum der Scheiden sind entsprechende intravaginale Meristeme verantwortlich [1].

Über der Teilungszone findet sich eine Region intensiver *Zellstrekkung,* die bei den zylindrischen Laubblättern etwa 10 bis 15 mm Länge aufweist. Diese mechanisch ebenfalls schwache, chlorophyllose, in Niederblattscheiden eingewickelte Blattpartie dehnt sich nicht nur in die Länge, sondern gewinnt nach oben zu auch an Umfang. Der endgültige Spreitendurchmesser ist etwa das $1^1/_2$- bis 2fache desjenigen der Teilungszone (Abb. 6, S. 117) [2].

Das Wachstum der *Juncus*-Blätter ist nicht unbegrenzt; sobald eine gewisse Blattlänge erreicht ist, stellt das Meristem der Spreitenbasis seine Tätigkeit ein und wird zu Dauergewebe. Dieses ist viel reißfester, und entsprechend lassen sich ausgewachsene Blätter nicht so leicht aus ihrer Scheidenhülle herausziehen wie noch wachsende, wenn es auch niemals die Festigkeit der entsprechenden Blattpartie eines *Schoenoplectus lacustris* erreicht (vgl. Käthe Seidel, 1951, S. 345). Wird der obere Teil einer noch wachsenden Spreite abgeschnitten, so vermag das Meristem das verlorene Blattstück nicht (oder vielleicht höchstens zum kleinsten Teil) durch länger anhaltendes Wachstum zu ersetzen. Auch werden nach einem solchen Eingriff nicht etwa die nächstjüngeren Blattprimordien mobilisiert, sondern der Ersatz der verlorenen Assimilationsfläche findet durch Auswachsen neuer Kurztriebe statt.

2. *Andere Juncaceen*

a) Juncus, Sekt. genuini (Buchenau pro subgen.) Weimarck

Aus Samen gezogene *Jungpflanzen* wurden von den Arten *J. conglomeratus* L., *J. pauciflorus* R. Br., *J. balticus Willd.,* und *J. inflexus* L. untersucht, wobei festgestellt werden konnte, daß sie alle denen von *J. effusus* (S. 111 ff.) sehr ähnlich sind, d. h. die Spreiten der ersten Primärblätter sind flachrinnig, und die folgenden nähern sich durch Verschmälerung der Adaxialseiten stufenweise der Zylinderform.

Auch die älteren Pflanzen der meisten Arten dieser Sektion stimmen in ihrem morphologischen Aufbau wie in den wesentlichen anatomischen Merkmalen mit *Juncus effusus* überein. Die deutlichsten Art-

---

[1] Teilungsgewebe in Blättern, die zwischen Partien von Dauergewebe eingeschaltet sind, werden in der Literatur oft als «*interkalar*» bezeichnet. Dieser Ausdruck sollte sinngemäß entsprechenden Meristemzonen in Stengeln vorbehalten bleiben. Bei Blättern könnte man von *intravaginalen* bzw. *intralaminalen* Meristemen sprechen.

[2] Durch Unregelmäßigkeiten im Wachstum entstehen bei *Juncus effusus* sehr häufig mehr oder weniger *tordierte Blätter.* Dabei ist sowohl eine schwache Drehung der Zellreihen, Bastfasern usw. um die mediane Längsachse des Organs wie ein spiraliger Verlauf dieser Achse selbst zu beobachten.

unterschiede liegen darin, daß einzelne Species horstbildend sind *(J. effusus, conglomeratus, infexus),* andere bei gleichem morphologischem Sproßbau durch Streckung der Rhizominternodien unterirdisch kriechen *(J. arcticus, balticus, filiformis),* ferner, abgesehen von Ausbildungsmerkmalen im Blütenbereich, in anatomischen Verschiedenheiten der Assimilationsorgane.

Juncus inflexus L. z. B. besitzt im Mittel bei gleicher Länge dünnere Assimilationsorgane (Schäfte und Blätter) als *J. effusus.* Sie stehen nicht völlig vertikal, sondern ihre Endpartie ist überhängend. Für das genauere Studium der anatomischen Verhältnisse der radiären Assimilationsorgane muß außer Abbildung 3, S. 115, auf Beschreibungen und Abbildungen in der Literatur (Schwendener, Blau, Haberlandt, Graebner) verwiesen werden.

Juncus filiformis L. fällt durch den geringen Durchmesser der drehrunden Assimilationsorgane und durch die Länge der Tragblätter des Blütenstandes auf. Diese erreichen gleiche Länge wie die Blütenstandsschäfte selber, deren scheinbare Fortsetzung sie darstellen. Entsprechend dem geringeren Blatt- bzw. Stengeldurchmesser ist auch die Zahl der Leitbündel kleiner als bei *J. effusus.* Der zentrale Markraum nimmt bei einem Blatt von 0,86 mm Durchmesser nur 33,5 % des Gesamtvolumens ein. Ein sternzelliges Mark fehlt.

Wenige Arten weichen von den bisher genannten dadurch stärker ab, daß sie sich in ihrer Gestaltung zeitlebens weniger von ihren Jugendformen entfernen. Das betrifft z. B. *Juncus Jacquini* L.:

Wie *J. effusus* besitzt er nichtblühende *Kurztriebe* mit je einem einzigen Laubblatt. An diesen Sprossen hört aber die Blattbildung mit diesem Laubblatt nicht derart abrupt auf wie bei *J. effusus,* wo die nächstjüngere Blattanlage kaum über 60 μ Länge hinaus gedeiht: Die auf das Laubblatt folgenden drei Blätter weisen z. B. 400 μ (davon Scheide 130 μ), 80 μ und 60 μ Länge auf. Diese Messungen wurden an einer Schnittserie vorgenommen; es kann daher nicht gesagt werden, wie stark diese Anlagen noch weiter in die Länge gewachsen wären. Normalerweise kommt keines dieser auf das eigentliche Laubblatt folgenden Blätter ans Licht, doch beschreibt Buchenau (1906, S. 15), daß es ihm «durch Kultur in fruchtbarer Gartenerde» gelungen sei, ein zweites Laubblatt so weit zur Entwicklung zu bringen, daß es mehrere Zentimeter weit aus den Niederblättern hervorragte.

An den *Langtrieben* stehen die Tragblätter des Blütenstandes wie bei den anderen Arten in der Fortsetzungsrichtung der Stengel, besitzen jedoch eine Scheide von 15 bis 25 mm Länge *(J. effusus* 3 mm!), aus welcher ein weiterer Stengelabschnitt den Blüttenstand 2 bis 5 cm weit emporhebt, so daß dieser keineswegs in seitlicher Lage erscheint.

Besonders bemerkenswert ist an *J. Jacquini* der *Bau der Blattspreiten.* Sowohl die Tragblätter der Blütensprosse wie die Laubblätter der Kurztriebe (Abb. 11) weisen einen kreisförmigen Querschnitt auf. Auf der Adaxialseite bemerkt man am frischen Organ einen schmalen, dunklen Längsstreifen, der aus großen, farblosen Zellen («Cellules bulliformes», vgl. S. 113) gebildet wird. An dieser Stelle weisen der Ring der Leitbündel und die Zone des Assimilationsgewebes eine Lücke auf. Auf der Abaxialseite verläuft ein deutlich stärker gebauter Mittelnerv, der in Verbindung mit einer subepidermalen Bastrippe steht. Es ist unschwer zu erkennen, daß der Bau dieser Spreiten ganz mit derjenigen des Blattes III in Abbildung 2 (S. 113) übereinstimmt. Auch dort ist die schmale Adaxialseite durch zwei subepidermale Bastleisten begrenzt und die Epidermis aus großen Zellen aufgebaut. Was bei *J. effusus* nur ein an Jungpflanzen auftretendes Übergangsstadium von den flachen,

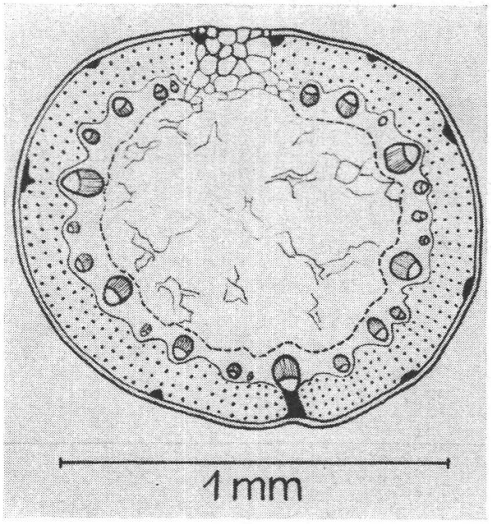


Abbildung 11
Juncus Jacquini L.
Laubblatt eines Kurztriebes.
Querschnitt durch die Spreite.
Adaxialseite oben
Legende wie Abb. 7, S. 118
(punktiert = Assimilationsgewebe)

dorsoventralen zu den radiären Rundspreiten war, bleibt bei *Juncus Jacquini* die endgültige Form der Pflanze.

Juncus Parryi Engelm. konnte an Herbarmaterial untersucht werden. Er weicht von *J. effusus* in ähnlichem Sinne wie *Juncus Jacquini* noch stärker ab als dieser, indem das Tragblatt seines Blütenstandes keine Scheinfortsetzung des Schaftes darstellt und das oberste Niederblatt der Blütentriebe eine Spreite von mehreren cm Länge trägt. Die Laubtriebe entwickeln gelegentlich zwei wohlausgebildete Laubblätter. Die Blattspreiten sind borstlich dünn und nicht zylindrisch. Sie weisen eine breite Oberseitenrinne auf, ähnlich wie das Blatt II in Abbildung 2 (S. 113).

Die Ausbildung einer wohlentwickelten Spreite am obersten Niederblatt ist nach Buchenau (1906) auch bei folgenden *Junci genuini* zu beobachten: *J. Hallii* Engelm., *J. uruguensis Griseb., J. brachyspa-*

thus Maxim. und bei *J. balticus* var. *mexicanus* (Willd.) O. Ktze., var. *durangensis* Buch. sowie var. *columnaris* Buch.

b) Juncus, Sekt. poiophylli (Buchenau pro subgenus)

Mit den *Junci genuini* und *subulati* zusammen enthält diese Sektion diejenigen Vertreter der Gattung, deren Blütenstiele mit Vorblättern versehen sind. In ihr sind die nicht binsenförmigen, mit stärker bifazialen Blättern versehenen Arten dieser «*Junci prophyllati*» zusammengefaßt.

Die Unterschiede zwischen den *Junci poiophylli* und *genuini* beziehen sich hauptsächlich auf die assimilierenden Organe; es sind die folgenden:

Bei allen untersuchten Arten der *J. poiophylli* (*J. bufonius* L., *J. Tenageja* Ehrh., *J. compressus* Jacq., *J. macer* S. F. Gray, *J. trifidus* L., *J. squarrosus* L. und *J. setaceus* Rost.) sind pro Trieb mehrere Laubblätter mit vollentwickelten Spreiten ausgebildet, in keinem Fall nur je

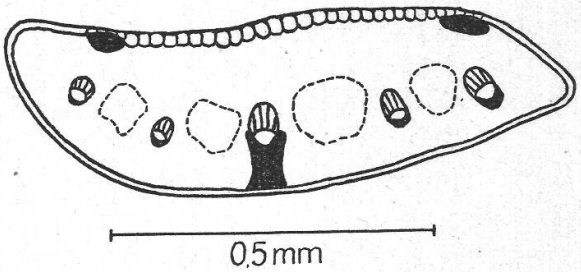


Abbildung 12
Juncus compressus Jacq.
Querschnitt durch eine Blattspreite (Legende s. S. 118)

eines, wie bei den meisten *genuini*. Das unterste Tragblatt des Blütenstandes bildet in der Regel keine Scheinfortsetzung des Stengels. Die Laubblätter stehen wie bei den Gräsern mehr oder weniger schief von der Trägerachse ab und sind deutlich bifazial, d. h. ihre Oberfläche ist durch zwei Blatträndер in Adaxial- und Abaxialseite differenziert; sie sind also nicht zylindrisch und stehen nicht vertikal. Dementsprechend ist auch keine anatomische Angleichung zwischen Blatt und Stengel zu beobachten.

Der Aufbau eines solchen Blattes läßt sich aus Abbildung 12 ersehen: Die schmal bandförmige Spreite von *Juncus compressus* Jacq. enthält in fast gerader Reihe stehend 2 bis 3 Paar seitliche Leitstränge und ein starkes Mittelbündel, welches, gleich wie bei *J. Jacquini* (Abb. 11), durch eine kräftige Bastleiste mit der abaxialen Epidermis verbunden ist. Zwischen den Leitbündeln verlaufen lufterfüllte Hohlräume, die den peripheren Luftgängen bei *J. effusus* entsprechen (Abb. 7 und 2). Ein adaxial vom Mittelbündel gelegener zentraler Hohlraum, wie er in den Primärblättern von *J. effusus* (Abb. 2) zu beobachten ist, fehlt hier völlig. Die Epidermis ist in eine adaxiale, aus großen, blasenförmigen Zellen («cellules bulliformes» nach Duval-Jouve) gebildete und

eine kleinzellige, mit Spaltöffnungen versehene abaxiale Fläche differenziert. An den beiden Grenzlinien, wo Ober- und Unterseite aneinanderstoßen, befindet sich je ein subepidermaler Baststrang. Außer Leitbündeln, Luftgängen und Bastelementen ist der ganze, von der Epidermis umkleidete Blattkörper von Assimilationsgewebe gebildet.

Ganz analogen Aufbau weisen *J. bufonius* L. und andere *poiophylli* auf.

Trotz dieser Unterschiede kann festgestellt werden, daß die *Junci poiophylli* und *genuini einander organisationsmäßig sehr nahe stehen.* Da sind einmal große Übereinstimmungen im Bau von Infloreszenz und Blüte, im Sproßbau und in verschiedenen anatomischen Einzelheiten zu erwähnen. Dazu kommt, daß die Gestalttypen («Gras» und «Binse»),

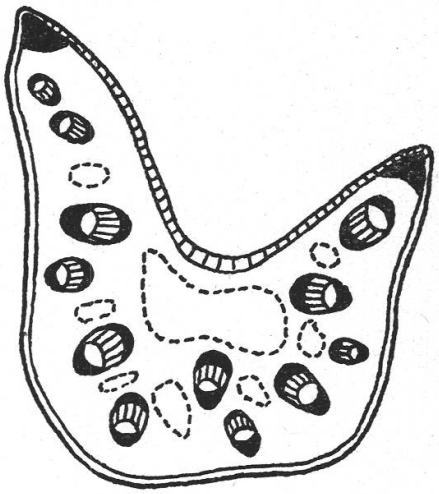


Abbildung 13
Juncus squarrosus L.
Querschnitt durch eine Blattspreite (nach B l a u)

welche durch Vertreter der beiden Sektionen repräsentiert werden, durch *Zwischenformen* miteinander verbunden sind.

Das äußert sich am augenfälligsten in der *Blattausbildung,* in jenen Merkmalen also, in welchen *genuini* und *poiophylli* am stärksten divergieren. *J. squarrosus* L. (Abb. 13) wie auch die von B u c h e n a u (1906, S. 13 bzw. 116) abgebildeten *J. imbricatus* Lah. und *J. plebejus* R. Br. zum Beispiel besitzen Blätter, deren Leitbündel nicht in einer geraden Reihe, sondern in einem Halbkreis stehen, alle mit ihrem Hadrom gegen das Zentrum gerichtet. Bei *J. squarrosus* nimmt diese Annäherung an die Rundform an jeder Spreite von der Basis gegen die Spitze zu. Die Adaxialfläche — ebenfalls großzellig und von zwei subepidermalen Baststrängen begrenzt — ist besonders bei *J. imbricatus* und *J. plebejus* nur schwach konkav eingesenkt, so daß die Blätter dieser Arten der Kreiszylinderform angenähert erscheinen. Im Innern ist nun neben den peripheren Luftgängen der bei *J. compressus* und *J. bufonius* vermißte zentrale Hohlraum vorhanden, bei *J. squarrosus* am schwächsten (Abb. 13), bei den andern zwei Arten, deren Spreiten sich mehr der Rundform nähern, stärker.

Die größte Annäherung an *J. effusus* unter den *poiophylli* zeigt *J. setaceus* Rostk., dessen Blattspreiten zylindrisch sind mit einer nur schmalen, konkav eingesenkten Oberseite. Diese ist von zwei subepidermalen Baststrängen eingefaßt. Um einen großen zentralen Luftraum schließt sich hier der Leitbündelring fast vollständig zum Kreis.

Es ist unschwer zu erkennen, daß auch *J. Jacquini* L. (Abb. 11) in der Reihe dieser Zwischenformen, wie sie schon Buchenau (1890, S. 54) beschrieben hat, steht; seine Blattspreiten sind ebenfalls nahezu, aber nicht völlig kreiszylindrisch-unifazial. Eine andere, zu den *genuini* gerechnete Zwischenart ist der oben (S. 126) beschriebene *J. Parryi* Engelm. Man beachte auch die dort erwähnten weiteren, vom Typ der *Junci genuini* abweichenden Arten.

Auch in Hinblick auf andere Merkmale finden sich Arten, die zwischen der «Binsen-» und der «Grasform» stehen: die obenerwähnten Blätter von *J. setaceus* Rostk. sind nicht allein ähnlich wie bei den meisten *Junci genuini* röhrenartig gebaut, sie stehen auch senkrecht, und das unterste Tragblatt des Blütenstandes bildet die Scheinfortsetzung des Blütenstandsschaftes. — Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *J. capillaceus* Lam.

Am auffälligsten treten die nahen Beziehungen zwischen den beiden Sektionen ins Licht, wenn man statt der Folgesprosse die *Jugendform* der *Junci genuini* mit den Sprossen der *poiophylli* vergleicht: Ein Primärsproß von *J. effusus* trägt ebenfalls mehrere bifaziale, schiefstehende Laubblätter mit öhrchenförmigen Scheidenenden, und die von Buchenau beschriebene, zur Blüte gelangte Primärpflanze dieser Art entspricht in allen ihren Merkmalen einem annuellen *poiophyllus*. Insbesondere die Blattformen der eben beschriebenen Zwischenarten, welche *poiophylli* und *genuini* miteinander verbinden, stimmen bis in anatomische Einzelheiten mit den in Abbildung 2, S. 113, dargestellten aufeinanderfolgenden Blättern der Primärpflanze von *J. effusus* überein, wobei die den typischen *poiophylli* näherstehenden Arten dem ersten Primärblatt, die *genuini*-nahen dem letzten entsprechen.

Alle Blattformen, einschließlich derer der Jungpflanzen, lassen sich also, so verschieden sie scheinbar sind, in eine lückenlose Übergangsreihe stellen, die von der dorsoventralen Flachspreite zur radiären Rundspreite führt. Das gleiche gilt für die weiteren «Binsenmerkmale», die sich zusammen mit der Unifazialität der Spreiten einstellen.

Bei der Untersuchung der Jungpflanzen von *J. bufonius* und *J. Tenageja* zeigt sich, daß die Folgesprosse und ihre Blätter sich gestaltlich von den Primärsprossen kaum unterscheiden. Bei *J. squarrosus* dagegen sind die Erstlingsblätter mit einer breiteren, flacheren Oberseitenrinne versehen als die Blätter der Folgesprosse.

Zusammenfassend kann das Verhältnis der *Junci poiophylli* zu den *genuini* so charakterisiert werden: Soweit es hier überblickt werden

kann, haben *alle Junci poiophylli und genuini einander sehr ähnliche Jugendformen.* Im Laufe der weiteren Individualentwicklung entfernen sich die typischen *Junci poiophylli* gestaltlich kaum, die obengenannten Zwischenformen (z. B. *J. squarrosus*) mäßig, die binsenförmigen *Junci genuini* aber stark von der nicht binsengestaltigen Ausgangsform!

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die *Junci poiophylli,* deren gemeinsame Merkmale bisher vorwiegend zur Sprache kamen, eine Anzahl recht divergenter Typen umfassen, die in verschiedener Hinsicht einen beachtlichen Grad von Spezialisierung erreicht haben. Man vergleiche etwa die drei Arten *J. bufonius* L., *J. trifidus* L. und *J. squarrosus* L.!

c) Juncus, Sekt. subulati (Buchenau pro Subgen.)

Die einzige Art dieser Sektion, der an tonig-salzigen Orten des südlichen Mediterrangebietes vorkommende *J. subulatus* Forsk., besitzt ein kriechendes Rhizom, aus welchem die etwa meterlangen Luftsprosse entspringen. Der weitröhrige *Stengel* (Durchmesser 2 bis 6 mm) stellt keinen Schaft vor, sondern trägt, ähnlich wie *J. subnodulosus,* auf seiner ganzen Länge verteilt Laubblätter, meist drei bis vier. Auch an den nichtblühenden Trieben stehen, im Gegensatz zu *J. effusus* und *J. subnodulosus,* an verlängerter Achse zwei bis drei Blätter. Die reichblütige Infloreszenz ist endständig; das mit einer kurzen Rundspreite versehene unterste Tragblatt erscheint nicht als Fortsetzung des Schaftes.

Die *Laubblätter* umfassen den Stengel mit den Hauträndern ihrer 5 bis 15 cm langen Scheiden, welche oben in zwei öhrchenförmigen Lappen enden. Diese greifen so übereinander, daß sie wie eine einheitliche Ligula aussehen [1]. Die 10 bis 40 cm langen, spießförmigen, vertikal stehenden Spreiten sind drehrund, nur unmittelbar über der Scheide ist die adaxiale Seite konkav eingesenkt; diese Rinne füllt sich rasch aus, und 1 cm über der Scheide läßt sie sich in der Regel nicht mehr erkennen.

Die *Gewebeanordnung* in Blattspreite und Stengel ist völlig radiär. In beiden Organen liegen in konzentrischen Ringen unter der Epidermis eine schmale Assimilationszone und dahinter eine Reihe von Leitbündeln. Das Innere der röhrenförmigen Organe wird von einer sehr weiten Zentralhöhle eingenommen, welche von lockerem Sternzellgewebe erfüllt ist (vgl. Abb. von Buchenau, 1906, S. 102).

Folgende anatomische Eigenschaften sind erwähnenswert: Die Epidermis besitzt eine sehr dicke Außenwandung (samt Cuticula 8 μ bei einem dünnen Blatt, 11 bis 13 μ an einem kräftigen Stengel). Die Spaltöffnungen sind versenkt. Subepidermale Bastleisten fehlen. Da in den Blättern auch die Leitbündel nur wenig verstärkt sind, ist ihre mecha-

[1] Domin (1911, S. 262) schreibt, daß *J. subulatus* eine typische Ligula besitze, bei den hier untersuchten Exemplaren waren hingegen stets zwei übereinandergreifende, aber getrennte Scheidenlappen zu sehen.

nische Widerstandsfähigkeit gering: Im Herbarium generale des Botanischen Museums Zürich, wo diese Art allein zugänglich war, sind die Blätter fast aller Exemplare durch das Pressen flachgedrückt, während die Stengel ihre Zylinderform bewahrt haben. Die letzteren sind dadurch stärker, daß sie viel mehr Leitbündel führen und daß deren Bastmäntel bedeutend kräftiger entwickelt sind als in den Blättern.

J. subulatus weicht von der Binsenform der *Junci genuini* in erster Linie durch die Stellung der Blätter am Sproß ab. Diese sind in Mehrzahl, stehen nicht scheinbar endständig und besitzen lange Scheiden. Er gleicht in diesen Eigenschaften den in der Beschreibung folgenden *Junci thalassii,* während der anatomische Aufbau seiner zylindrischen Assimilationsorgane mehr dem der *Junci genuini* entspricht. Die Angleichung der Blattspreiten an die Stengel ist hier ebenfalls, wie bei den meisten *Junci genuini,* bis zu völliger Unifazialität gediehen, wenn auch eine Verwechslung der beiden Organe hier nicht möglich ist.

d) Juncus, Sekt. thalassii (Buchenau) Weimarck

Von den sechs Arten, welche diese Sektion umfaßt, wurden die zwei verbreitetsten, *J. maritimus* Lam. und *J. acutus* L., untersucht. Das geschah mit erwachsenen wie auch mit Jungpflanzen, die im Botanischen Garten Zürich aus Samen aufgezogen wurden.

Ihre *Keimpflanzen* unterscheiden sich wenig von denjenigen des *J. effusus.* Sie sind etwas gedrungener und robuster gebaut. Der Formwandel der Spreiten in der Blattfolge des Primärsprosses verläuft im wesentlichen ähnlich wie dort: Die Spreite des jüngsten *Primärblattes* ist in Adaxial- und Abaxialseite differenziert, wie auch diejenige der folgenden. Die Adaxialseite (Blattoberseite) ist eine breite, leicht konkav eingesenkte Fläche, die mittels zweier bastverstärkter Kanten von der Blattunterseite abgegrenzt ist. Von Blatt zu Blatt wird die Oberseite schmaler, und das letztentwickelte ist ein stielrundes, unifaziales Organ.

Die *Laubblätter aller Folgesprosse* bilden nur noch unifaziale Spreiten von kreisförmigem oder meist in verschiedener Richtung deformiert-kreisförmigem Querschnitt (Abb. 14). Ihre *Anatomie* unterscheidet sie wesentlich von den *Junci genuini,* indem Leitbündel und Festigkeitsgewebe nicht auf eine mehr oder weniger dünne periphere Zone beschränkt, sondern über das ganze Blattinnere verteilt sind. Die Leitbündel stehen zerstreut, die größten zuinnerst. Ihre Anordnung läßt bei beiden Arten gelegentlich eine leichte Dorsoventralität erkennen; in Abbildung 14 zum Beispiel ist ein Mittelnerv zu sehen (das große Leitbündel direkt unter der Mitte der Schnittfigur). Das Zentrum des Organs wird von einer Anzahl von Baststrängen längs durchzogen. Der Raum zwischen diesen Elementen wird von einem mechanisch festen Füllgewebe eingenommen, das reich an kleinen, lufthaltigen Interzellularen ist. Es besteht aus meist isodiametrischen Zellen, welche in der Art der

Sternzellen aneinanderhängen; die verbindenden Zellarme sind, im Unterschied zum Asterenchym im Markraum der *Junci genuini,* sehr kurz und von größerem Durchmesser. Das Assimilationsgewebe füllt den Raum zwischen der Epidermis und den äußersten Leitbündeln. Es wird durch die starken und sehr zahlreichen subepidermalen Bastrippen unterbrochen, zwischen denen meist nur eine einzige Längszeile von Spaltöffnungen Platz findet. Die Palisadenzellen stehen mit ihren Längsachsen nicht genau senkrecht zur Peripherie, sondern bilden regelmäßig divergierende und konvergierende Reihen, welche Schwendener (l. c., S. 86 bis 88) als Linien größten Druckes erkannt hat; die Palisadenzellen dürften demnach durch ihre Anordnung die mechanische Widerstandsfähigkeit von Blatt und Stengel erhöhen. — Die Epidermis mißt im sehr robusten Blatt von *J. acutus* (Abb. 14) 27 μ in der Tiefe;

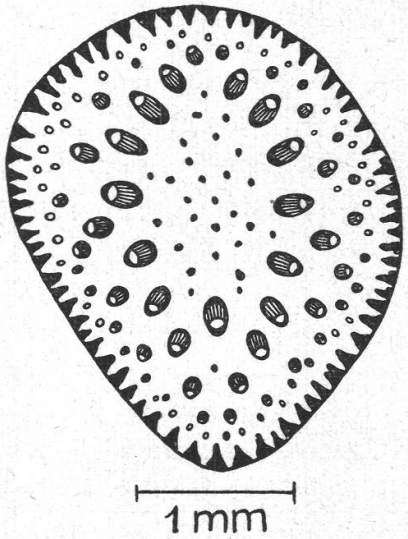


Abbildung 14
Juncus acutus L.
Querschnitt durch eine Blattspreite
(Adaxialseite oben)

sie wird von einer 6 bis 8 μ dicken Cuticula bedeckt. Die Außenwandung der Epidermiszellen mißt 8 μ. Die Zellbreite ist viel geringer als die Tiefe, nämlich nur 11 μ, und die radialen Doppelwandungen sind etwa 4 μ dick. (In Blättern jüngerer Pflanzen, z. B. in Abb. 15, sind die entsprechenden Maße wesentlich kleiner.) Die Spaltöffnungen liegen in den schmalen Längsstreifen der Epidermis, welche nicht von Bast unterlagert sind. Der dahinter sich ausdehnende kleine Luftraum ist bei *J. acutus* nicht von zartem Assimilationsparenchym umgeben, sondern von verholzten Zellen mit 2 bis 5 μ dicken Wandungen, ähnlich wie sie Gilg für viele Restionaceen beschrieben hat (Abb. 15).

Es ist also eine außerordentlich reichliche mechanische Verstärkung festzustellen. Es gibt kaum eine Zelle, welche nicht durch besondere Ausbildung und Anordnung einen Beitrag an die Festigkeit dieser Assimilationsorgane leisten würde. Die Leitbündel von *J. acutus* zum Beispiel sind nicht allein von Bastfasermänteln rings umgeben; auch das

Leptom enthält zwischen den Siebröhren verteilt eine größere Zahl verholzter Fasern. Ihrem Bau nach zu schließen, sind diese Organe nicht allein für den Widerstand gegen äußere deformierende Kräfte, zum Beispiel den Wind, eingerichtet, sondern sie scheinen auch befähigt, dem Zusammenschrumpfen der Gewebe bei Wassermangel zu entgehen, was für diese halophytisch lebenden Pflanzen von großer Bedeutung sein dürfte.

Die *Beblätterung* der Laub- und Blütensprosse von *J. acutus* und *J. maritimus* ist von derjenigen des *J. effusus* ebenfalls recht verschieden. Ein *blühender Sproß* trägt an der Basis wenige scheidenförmige Niederblätter. Darauf folgen in $^1/_2$-Stellung vier, bei *J. acutus* gelegentlich sogar sechs Laubblätter mit langer Scheide und zylindrischer Spreite. Von den beiden obersten dieser basal stehenden Blätter umscheidet, steht in der Mitte der Stengelschaft, der seine scheinbare Fortsetzung im zylindrischen Tragblatt des Blütenstandes findet. Dieser ist groß und aufgelockert und erweckt nicht den Eindruck seitlicher Stellung wie bei den meisten *genuini,* da er, ähnlich wie bei *J. Jacquini,* aus einer längeren Scheidenspalte von 3 bis 10 cm Ausdehnung entspringt.

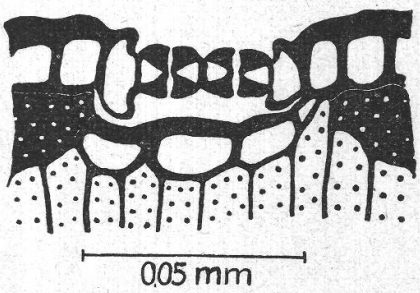


Abbildung 15
Juncus acutus L.
Blattquerschnitt: doppelte Spaltöffnung
(Erklärung im Text)
(punktiert = Assimilationsgewebe)

Die *nichtblühenden Kurztriebe* von *J. maritimus* tragen weniger Laubblätter als die Langtriebe, in der Regel nur eines. Die Anlagen weiterer Blätter bleiben aber nicht in derart unentwickeltem Zustand stehen wie bei *J. effusus,* sondern gelangen nicht selten ebenfalls zu voller Entwicklung; an kräftigen Pflanzen können drei Laubblätter aus einem Kurztrieb gebildet werden. Die nichtblühenden Sprosse von *J. acutus* dagegen besitzen stets mehr als ein Blatt. An kräftigen Trieben können oft deren fünf in zweizeiliger Stellung gezählt werden. Bei diesen Arten der *Junci thalassii* trägt also ein sehr kurzer Stengel meist mehrere rundspreitige Blätter dicht gedrängt. Daß sie gleichwohl nahezu vertikal stehen, wird dadurch möglich gemacht, daß sie an der Basis mittels sehr langer Scheiden (oft über 10 cm) ineinandergeschachtelt sind. Die Scheidenrinne läuft sehr weit an der Adaxialseite des Blattes hoch, während die Abaxialseite bis gegen die Basis hinunter anatomisch den Bau der Spreite zeigt. Einzig das oberste, letztentwickelte Blatt eines Sprosses besitzt eine nur sehr kurze Scheide.

e) Juncus, Sektion subnodulosi Weimarck

Von den fünf Arten dieser Sektion, in welcher Weimarck die verbindende Gruppe zwischen den *Junci thalassii* und *septati* sieht, wurde der einheimische *J. subnodulosus* Schrank genauer untersucht. Zwei andere Arten dieser Sektion, *J. militaris* Big. und *J. punctorius* L., wurden zum Vergleich herangezogen und in den wesentlichen Punkten des vegetativen Aufbaues mit der vorgenannten Art ähnlich befunden.

J. subnodulosus kriecht mit einem oft meterlangen, dicken Rhizom durch den Moorboden. Auf der Oberseite dieser Grundachse stehen die Luftsprosse, und zwar Kurztriebe mit gestauchter Achse und Langtriebe mit Blütenständen. Beide sind an ihren Basen von Niederblattscheiden umhüllt.

Die *Kurztriebe* bilden, ähnlich wie *J. effusus, J. inflexus* u. a., nur ein einziges, endständiges, zylindrisches Laubblatt mit stark reduzierter

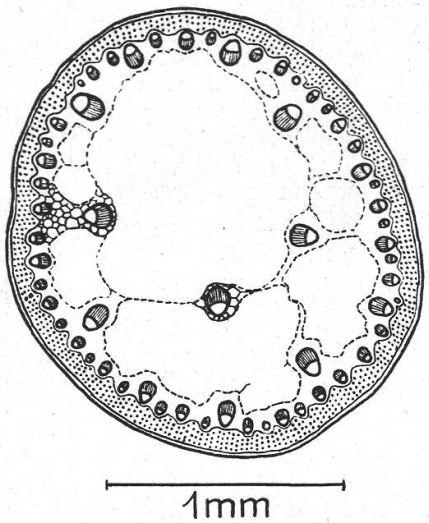


Abbildung 16
Juncus subnodulosus Schrank.
Laubblatt eines Langtriebes.
Querschnitt durch die Spreite
(Adaxialseite oben).
(Legende: wie Abb. 7 und 11)

Scheide. Diese besteht aus einer kleinen Höhle, welche die nie zur Entwicklung kommenden Anlagen zweier weiterer Blätter enthält. Ihre Höhe wurde in einem Fall mit 120 μ gemessen; gelegentlich werden auch etwas größere Scheidenlängen angetroffen, doch übersteigt ihre Ausdehnung selten 1 mm. Die stielrunde Spreite steht vertikal; sie erreicht eine Höhe von $^1/_2$ bis 1 m und einen Durchmesser von 3 bis 7 mm.

Die *blühenden Stengel* sind im Gegensatz zu den Kurztrieben auffallend anders gebaut als diejenigen der *Junci genuini* und *thalassii*. Ein verhältnismäßig dünner, zäher Stengel trägt an seinem Ende eine reichblütige, lockere Infloreszenz. Er ist nicht als Schaft ausgebildet, sondern trägt in der Regel zwei *Blätter*. Diese besitzen eine wenige Zentimeter lange Scheide, welche mit öhrchenförmigen, häutigen Lappen den Stengel umfaßt. Die Spreite ist zylindrisch; nur unmittelbar über dem Scheidenende ist die adaxiale Seite zu einer schmalen Rinne vertieft. Über der Mitte dieser Partie fehlen Leitbündel und Assimilationsgewebe. Die

Wandung besteht außer der Epidermis lediglich aus farblosem Parenchym, das innen an einen Luftgang stößt. Die genannte Rinne ist nicht wie bei *J. Jacquini* von deutlichen Rändern mit Bastunterlage markiert, sondern stellt eine unscharf begrenzte Konkavität dar, welche schon kurz über der Scheide undeutlich wird und sich ausrundet. Während bei *J. Jacquini* der leitbündel- und chlorophyllfreie Streifen bis zur Blattspitze reicht, schieben sich hier Assimilationsgewebe und Leitbündel von beiden Seiten her in die leere Zone, so daß schon einige Millimeter über der Scheide eigentliche Unifazialität, d. h. gleichartige Ausbildung der ganzen Blattoberfläche eintritt (Abb. 16).

In *anatomischer* Hinsicht verkörpern die Blätter von *J. subnodulosus* gegenüber den *Junci genuini* und *thalassii* einen neuen Typ. Das betrifft in erster Linie die geringere und andersartige mechanische Verstärkung: Subepidermale Bastleisten fehlen, und einzig die Leitbündel sind von Bastfasern begleitet. Dagegen ist hier eine andere Einrichtung zur Aussteifung dieser Organe vorhanden, die bei den bisher beschriebenen Formen fehlt, nämlich *Diaphragmen,* Scheidewände, welche das Blattinnere durchqueren. Diese von J. de Laharpe und von Duval-Jouve eingehend beschriebenen Strukturen bestehen aus verflochtenen Leitbündelanastomosen, begleitet von Parenchymzellen. An getrockneten Blättern werden diese Diaphragmen äußerlich als vorstehende Ringe sichtbar, da das übrige Gewebe eingesunken ist.

Das Blattinnere besteht nicht aus einem einheitlichen Hohlraum, sondern aus mehreren größeren und kleineren, durch dünne Wandungen voneinander getrennten, mit sehr lockerem Sternzellgewebe gefüllten Röhren. Diese sind in Abständen von 5 bis 10 mm durch die genannten Diaphragmen unterteilt. Sie durchsetzen die verschiedenen Röhren nicht auf gleichem Niveau; die peripheren, kleineren Luftgänge sind öfter unterbrochen als die großen. Die Querscheidewände bewirken keinen völligen Abschluß der Kammern, denn sie sind nach Buchenau (1906, S. 21) von Interzellularen durchsetzt, welche Luftzirkulation ermöglichen.

Die kleinen und mittleren Leitbündel verlaufen alle in einer peripheren ringförmigen Zone; nur wenige große stehen tiefer im Innern des Organs. Meistens lassen sie wie in Abbildung 16 dorsoventrale Anordnung erkennen, mit einem wenig abaxial vom Zentrum gelegenen großen Mittelnerven. Sie sind kollateral gebaut und besonders auf der Leptomseite (außen) durch Bastelemente verstärkt.

Das Assimilationsgewebe, bestehend aus zwei bis drei Schichten von Palisadenzellen, zeigt ähnlich lockeren Aufbau wie bei *J. effusus* (vgl. S. 120 f.).

Die Epidermis besitzt verstärkte Außenwandungen von $\pm$ 3 μ Dicke, welche nur schwach kutikularisiert sind. Die Spaltöffnungen sind nicht versenkt.

Primordialentwicklung und *Wachstum der Blätter* verlaufen in ähnlicher Weise wie bei *J. effusus* (S. 123 f.), wie überhaupt in der ganzen Gattung keine grundsätzlich anderen Verhältnisse angetroffen wurden. Das Blattprimordium geht schon bei einer Länge von weniger als 0,5 mm zum Wachstum durch intralaminale bzw. intravaginale Meristeme über, die sich jeweils an der Basis der betreffenden Organe im Schutz der Scheiden älterer Blätter befinden.

Der *Stengel der Blütensprosse* ist wie die Blätter als Assimilationsorgan ausgebildet, doch ist eine Verwechslung isolierter Blatt- und Stengelstücke hier nicht möglich wie bei *J. effusus, inflexus, filiformis* u. a., denn der Stengel ist dünner, aber bedeutend kräftiger gebaut als die Blätter. Er enthält weniger Luftraum, dafür mehr Leitbündel und mechanische Elemente; entsprechend sinkt er beim Trocknen nicht zusammen und zeigt keine äußerlich vorspringenden Diaphragmen.

In bezug auf die Annäherung an den in der Einleitung (S. 107) charakterisierten Binsentyp zeigen *J. subnodulosus* und seine Verwandten einen bemerkenswerten *Unterschied zwischen blühenden und nichtblühenden Sprossen:* Diese, die Kurztriebe, entsprechen durch ihre Beschränkung auf ein einziges, nahezu scheidenloses und endständiges Laubblatt in hohem Maße den *Junci genuini.* Die blütentragenden Triebe hingegen mit ihren zwei im untern und oberen Drittel des Stengels entspringenden Laubblättern, deren oberes nicht die Scheinfortsetzung des Stengels bildet und von diesem deutlich verschiedene Anatomie besitzt, weichen in ihrer Gestaltung von den entsprechenden Sprossen der *genuini* stark ab. Das einzig «Binsenartige» an ihnen ist die Zylinderform der Blattspreiten und deren einigermaßen vertikale Orientierung.

f) Juncus, Sekt. septati (Buchenau) Weimarck

Als Vertreter dieser mit etwa 90 Arten größten Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Gattung wurde in erster Linie *J. articulatus* L. untersucht, dazu *J. alpinus* Vill., *J. bulbosus* L., *J. pygmaeus* Rich., *J. xiphioides* E. Meyer, *J. ensifolius* Wikstr. u. a.

Aus Samen gezogene *Jungpflanzen* von *J. articulatus* L. sind denjenigen von *J. effusus* ähnlich; der Primärsproß trägt 4 bis 5 zweizeilig angeordnete Laubblätter, wovon die ersten verhältnismäßig flachrinnig sind, das zuletzt entwickelte jedoch ebenfalls nahezu zylindrisch. Die Oberseitenrinne geht beim ersten Primärblatt bis gegen die Spitze, bei den Spreiten der folgenden jedesmal weniger weit hinauf, denn sie erfährt von der Spreitenbasis aus distalwärts eine charakteristische Veränderung: Sie wird immer schmaler und weniger tief, und indem sie sich dann ausrundet und die Oberflächenbeschaffenheit der Abaxialseite annimmt, verschwindet sie allmählich.

Bei den *Folgesprossen* sind wiederum blühende und nichtblühende zu unterscheiden, doch ist der Unterschied in der Gestaltung nicht so erheblich wie bei den *Junci subnodulosi.* Die *nichtblühenden Triebe,* die bei den erstarkten Pflanzen der perennierenden Arten gelegentlich, bei den annuellen, wie *J. pygmaeus,* stets fehlen, tragen bei *J. articulatus* an einem oft über 10 cm langen Stengel mehrere zweizeilig gestellte Blätter, wovon das unterste meist auf einer 2 cm langen Scheide nur eine rudimentäre, die übrigen aber eine wohlentwickelte, zylindrische, bilateral abgeflachte Spreite tragen.

Diese Laubblätter entwickeln sich in deutlichen Abständen voneinander: Wenn die Spreite des einen schon mehrere Zentimeter Länge erreicht hat, ist seine Scheide und das von ihr umhüllte Primordium des nächstjüngeren Blattes noch kaum länger als $^1/_2$ mm. Dann erst tritt dieses ins Stadium des intralaminalen Streckungswachstums ein, gleichlaufend mit dem noch tätigen intravaginalen Wachstum in der Scheide des vorangehenden Blattes. Zur selben Zeit erfährt auch das zwischen den beiden Blattansätzen gelegene Internodium eine gewisse Streckung. Die untersten Internodien sind wenige cm lang; nach oben zu verkürzen sie sich, so daß die Blätter am Sproßende schopfartig gehäuft stehen. Kleine Laubsprosse mit gestauchter Achse entstehen bei *J. articulatus* oft auch in großer Zahl im Blütenstand und in den Blattachseln als Folge von Einstichen durch das Insekt *Livia juncorum* L.

Die *Blütensprosse* sind ähnlich gebaut wie bei *J. subnodulosus,* nur daß hier mehr, oft fünf oder sechs Laubblätter auf den 20 bis 30 cm hohen Stengel verteilt sind. Das Stengelblatt, in dessen Achsel der unterste Seitenzweig des Blütenstandes entspringt, besitzt ebenfalls eine wenige Zentimeter lange Rundspreite, doch erweckt es weder hier noch bei irgendeiner andern Art der Sektion den Eindruck einer Scheinfortsetzung des Stengels. Auch gilt das oben für *J. subnodulosus* Gesagte bezüglich des anatomischen Unterschiedes zwischen Stengel und Blattspreite. Abgesehen von ihren etwas größeren Dimensionen, sind die Blätter der Blütensprosse gleich ausgebildet wie diejenigen der Laubsprosse. Die Adaxialseiten ihrer Spreiten sind rinnenförmig eingesenkt wie bei *J. subnodulosus,* nur noch viel deutlicher und über der Scheide 1 bis 2 cm weit verfolgbar. Gegen die Blattmitte hin rundet sich diese Oberseitenrinne allmählich aus, und das darunterliegende Gewebe besteht nicht mehr aus farblosem Parenchym wie an der Basis (Abb. 17), sondern aus Assimilationsgewebe mit Leitbündeln.

In anatomischer Hinsicht gleichen die Blätter von *J. articulatus* und *J. alpinus* im wesentlichen denjenigen von *J. subnodulosus,* nur daß hier der Spreitendurchmesser kleiner ist und daß dementsprechend auch meist nur ein einheitliches zentrales Lumen von elliptischer Querschnittsform an die Stelle mehrerer Röhren getreten ist. Wie dort ist das Blatt von eher zarter Konsistenz, besitzt keine subepidermalen Bast-

rippen und enthält als Skelettelemente außer den verstärkten Leitbündeln in Abständen von wenigen Millimetern Diaphragmen aus Leitgewebe.

Vergleicht man die soeben beschriebene ausgewachsene Pflanze, insbesondere die Laubsprosse, mit dem Primärsproß, so fällt auf, daß der Unterschied, abgesehen von der Größe, gering ist. Es sind lediglich die ersten Primärblätter, die durch ihre flachere, breitere Spreitenoberseite, welche bis gegen die Spitze erkennbar ist, von der Gestalt der Laubblätter der Folgesprosse abweichen. Die Primärsproßgestaltung von *J. articulatus* ist ihrerseits derjenigen von *J. effusus* sehr ähnlich. Von einer annähernd übereinstimmenden Jugendform entfernt sich also *J. articulatus* im Lauf der weiteren Individualentwicklung weniger als *J. effusus* und seine näheren Verwandten.

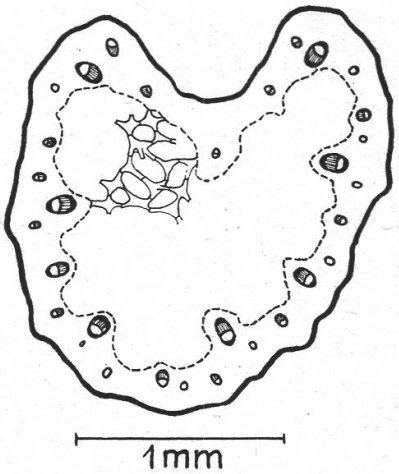


Abbildung 17
Juncus alpinus Vill.
Querschnitt durch eine Blattspreite unmittelbar über der Scheide (Adaxialseite oben). (Legende wie zu Abb. 7. Markraum mit Sternzellgewebe)

Innerhalb der *Junci septati* sind einige Abweichungen bezüglich des Blattbaues festzustellen. Beispielsweise sind die Spreiten des von Blau anatomisch beschriebenen *J. bulbosus* L. feinborstig. Diese Art und *J. heterophyllus* Duf. sind besonders dadurch ausgezeichnet, daß sie an überschwemmten Orten feine haarförmige, untergetauche Wasserblätter bilden können.

Eine andere, bei den *Junci septati* besonders häufige Abwandlung der zylindrischen Blattform ist die *seitliche Abflachung*. Querschnitte durch Blattspreiten von *J. articulatus* L., *J. anceps* Lah., *J. validus* Coville u. a. besitzen keine Kreisform, sondern sind elliptisch, mit der Schmalseite der Abstammungsachse zugekehrt. Der lange Ellipsendurchmesser mißt oft mehr als das Doppelte des kurzen, quer zur Achse verlaufenden.

Eine Gruppe von acht Arten (Buchenau, 1906, S. 177, § 31), unter ihnen *J. xiphioides* E. Meyer und *J. ensifolius* Wikstr., besitzen bilateral fast völlig abgeflachte, *schwertförmige,* d. h. mit einer adaxialen und einer abaxialen Kante versehene Blattspreiten. Trotz ihrem ganz ver-

schiedenen Aussehen sind Rundspreite und Schwertspreite morphologisch betrachtet innerhalb der *Junci septati* nur als Ausbildungsvarianten streng homologer Körperpartien aufzufassen.

g) Juncus, weitere Vertreter

Die Sektion *singulares* (Buchenau) Weimarck ist monotypisch: *J. singularis* Steud. ist eine äußerst seltene endemische Art am Kap, die von Buchenau (1906, S. 238) beschrieben und abgebildet wird. Sie gelangt zur Erwähnung, weil ihre Blattspreiten unifazial sind, und zwar nicht binsenförmig-rund, sondern bilateral abgeplattet. Wie die Blätter einiger *septati* sind auch sie der Schwertform angenähert.

Die Vertreter der Sektion *alpini* (Buchenau pro subgen.), alles Bewohner von Hochgebirgen, seltener von arktischen Gegenden, besitzen stets mehrere Laubblätter pro Sproß. Diese sind bei *J. castaneus* L. flach, bei *J. triglumis* L. und den meisten andern Arten der Gruppe mehr oder weniger abgerundet. Ähnlich wie bei den *septati* ist die Spreite von *J. triglumis* an der Basis rinnig eingetieft; distal nähern sich ihre Blattränder mehr und mehr, wobei sich die adaxiale Rinne auffüllt und verschwindet.

Die Sektion *Junci graminifolii* (Buchenau pro subgen.), deren Arten hauptsächlich in Südafrika und Nordamerika verbreitet sind, besitzen alle dorsoventral-flache, rinnige oder borstige Spreiten ähnlich *Luzula* und sind nicht binsenartig gestaltet.

h) Marsippospermum Desv. und Rostkovia Desv.

Die beiden kleinen Gattungen — die erste zählt drei Arten, die andere ist monotypisch — bewohnen das südlichste Südamerika, Neuseeland und die Campbell-Inseln. Von *Juncus* unterscheiden sie sich dadurch, daß am Ende jedes Stengels eine einzige, mindestens 1 cm lange Blüte steht. — Drei von den vier Arten (*M. Reichei* Buchenau fehlt) liegen im Herbarium generale des Zürcher Botanischen Museums. Ferner steht eine sehr exakte Beschreibung der drei *Marsippospermum*-Arten von Buchenau (1901) zur Verfügung, aus der wenige der folgenden Daten entnommen worden sind.

Marsippospermum grandiflorum (L. f.) Hooker f. gleicht nicht nur in Habitus und Dimensionen *Juncus Jacquini* L. (S. 125—126), sondern auch darin, daß sie hinsichtlich der Binsenform auf etwa gleicher Entwicklungsstufe steht wie diese so interessante Zwischenform.

Die 20 bis 30 cm hohen senkrechten Luftsprosse entspringen dicht beieinander einem Rhizom. Es sind ebenfalls Kurztriebe und blühende Langtriebe zu unterscheiden. Die ersteren tragen, an der Basis von sechs Niederblättern umhüllt, deren oberste kleine Spreitenrudimente besitzen, ein einziges, vertikal stehendes Laubblatt mit einer nur 3 bis 4 mm langen geöhrten Scheide, welche die nie zur Entwicklung gelan-

genden weiteren Blattanlagen umschließt. Die blühenden Triebe tragen außer den sechs Niederblättern ebenfalls ein einziges, diesmal langscheidiges Laubblatt, das im Unterschied zu *Juncus Jacquini* nicht in Blütenstandnähe, sondern basal steht.

Die *Blattspreiten* sind, abgesehen von einer adaxial vom Scheidenende bis zur Blattspitze laufenden schmalen Rinne, drehrund. Ähnlich wie diejenigen von *J. Jacquini* stellen sie keine völlig unifazialen Organe dar, denn die genannte adaxiale Rinne unterscheidet sich anatomisch stark von den übrigen Blattpartien. Ihr fehlen Spaltöffnungen, Blattgrün und Leitbündel. Im Unterschied zu *J. Jacquini* ist hier die Epidermis nicht in Form großer «Cellules bulliformes» ausgebildet, sondern besteht aus den gleichen kleinen, dickwandigen Zellen wie die übrige Epidermis. Auch sind keine randlichen subepidermalen Baststränge vorhanden, sondern ein einziges Bastband durchzieht, durch zwei Parenchymzellagen von der Epidermis getrennt, median diese Rinne. (Eine Abbildung findet sich bei Buchenau, 1906, S. 38.)

Im übrigen ist die Gewebeanordnung in diesen zylindrischen Blattspreiten folgende: Unter der Epidermis (mit sehr dicker Außenwandung: 7 bis 8 μ + Cuticula 2 bis 3 μ; Spaltöffnungen verhältnismäßig groß und nicht versenkt) liegt eine 90 bis 100 μ breite Zone von Assimilationsgewebe (3 bis 4 Lagen von Palisadenzellen). Von innen darangelehnt folgt eine Reihe Leitbündel mit starken Baststrängen auf Leptom- und Hadromseite. Unter ihnen ist ein abaxiales Mittelbündel ähnlich wie bei *J. Jacquini* besonders ausgezeichnet. (Subepidermale Baststränge fehlen.) Innerhalb des Leitbündelringes findet sich ein großer Markraum (40 bis 50 % des Organvolumens bei 1,2 bis 1,6 mm Blattdurchmesser), der aber nicht mit lockerem Sternzellgewebe, sondern mit einem kompakten, großzelligen Parenchym gefüllt ist. Dieses zeigt ebenfalls Interzellularen. Ob auch die Zellen schon zu Lebzeiten mit Luft gefüllt waren, läßt sich am Herbarmaterial nicht entscheiden.

Im Gegensatz zu *M. grandiflorum* sind die beiden andern Arten, *Marsippospermum gracile* (Hooker f.) Buchenau und *M. Reichei* Buchenau, weniger den *Junci genuini* ähnlich als etwa den *Junci thalassii* oder *septati:* Jeder ihrer Sprosse, auch die nichtblühenden, bildet 2 bis 3 Laubblätter, deren Spreiten an der Basis rinnenförmig eingesenkt erscheinen. Dieser Furche entspricht aber (nach Buchenau) kein abweichender anatomischer Bau, d. h. ein adaxialer leitbündel- und chlorophyllfreier Streifen wie bei *M. grandiflorum* ist nicht vorhanden.

Rostkovia magellanica (Lam.) Hooker f. gleicht in den genannten Merkmalen den letzterwähnten Arten. Sterile und fertile Triebe bilden je mehrere Laubblätter mit langen Scheiden und mit bis zur Spitze rinnigen Spreiten. Durch deren doch einigermaßen abgerundete Form und vertikale Orientierung gewinnt diese Pflanze ein «binsenähnliches» Aussehen.

i) Distichia Nees et Meyen, Patosia Buch. und Oxychloë Phil.

Diese drei kleinen Gattungen, alles Bewohner sumpfiger Stellen in der Nähe der Schneegrenze der Anden, weichen vom Bild aller andern Juncaceen erheblich ab. Ihr Habitus ist weder binsen- noch grasähnlich; er erinnert am ehesten an *Lycopodium Selago* L., indem an verzweigten Luftsprossen, äußerst dicht gedrängt, Dutzende, oft Hunderte von kurzen Laubblättern stehen. Die Zweige drängen sich eng aneinander, so daß (besonders bei *Oxychloë andina* Phil.) dem Boden anliegende, große Halbkugelpolster entstehen.

Die Laubblätter von *Distichia muscoides* Nees et Meyen sind streng zweizeilig angeordnet. Sie umfassen einander mit etwa 5 mm langen, geöhrten Scheiden. Die Spreiten sind 3 bis 4 mm lang, kegelförmig und bilateral etwas abgeplattet. An ihrer $^2/_3$ bis 1 mm dicken Basis sind sie auf der Adaxialseite mit einer etwa 1 mm langen Eintiefung versehen; darüber ist die Adaxialseite konvex, und das Organ ist äußerlich wie dem innern Bau nach unifazial (Blattquerschnitt abgebildet in Buchenau, 1906, S. 33).

Sehr ähnlich ist der Blattbau auch bei *Oxychloë andina* Phil., welche wie die oben beschriebene Art im Herbarium generale des Zürcher Botanischen Museums zur Verfügung stand, und bei der von Buchenau (1906, S. 35) abgebildeten *Patosia clandestina* (Phil.) Buchenau, nur stehen die Blätter undeutlich zwei- bis dreizeilig, und ihre Dimensionen sind größer. Die erstere z. B. entwickelt stachelspitzige, zylindrische Spreiten von 1 bis 3 cm Länge und 1 bis 1,5 mm Durchmesser mit basaler adaxialer Rinne, welche wenige mm über der Scheide verschwindet.

Diese eigentümlichen Juncaceen, die mit ihrem Wuchs und ihrer Beblätterung eine ganz andere Wuchsform repräsentieren als die *Junci* der Sektionen *genuini, subulati, thalassii* usw., haben mit diesen doch eines der hervorstechendsten Binsenmerkmale gemeinsam, den zylindrisch-radiären Bau ihrer kurzen Blattspreiten. Diese Tatsache, daß trotz offensichtlich anderer Umweltbeanspruchung die gleiche Rundform der Blattspreiten ausgebildet wird wie bei andern Juncaceen, verdient es, besonders hervorgehoben zu werden, denn sie zeigt, daß es sich bei der genannten Eigenschaft nicht einfach um eine «Anpassungsform» im früheren Sinne handeln kann, sondern daß sie ein Ausdruck der Juncaceen-Konstitution dieser Pflanzen ist.

B. Ökologische Feststellungen

1. Die Standorte der binsenförmigen Juncaceen

Angaben in der systematischen und floristischen Literatur (Buchenau, Oberdorfer) sowie Herbarnotizen liegen von nahezu allen Juncaceen der Erde vor. Obwohl sie meist äußerst knapp sind, ge-

ben sie doch im großen ganzen die Aufschlüsse, die für das Thema von Interesse sind.

In der folgenden Übersicht werden die Ansprüche der Arten in bezug auf verschiedene Umweltfaktoren geprüft:

a) Licht

Wohl das auffallendste Merkmal der Gattung *Juncus* in ökologischer Hinsicht ist, daß sie — im Gegensatz zu *Luzula* — keine eigentlichen Waldpflanzen enthält. Nahezu alle Angaben nennen *offene, unbeschattete Standorte;* wo etwas von Baumvegetation vermerkt ist, handelt es sich um «lichte Gehölze», «lichte Waldwege», Schlagstellen usw., oder neben den Waldstandorten sind auch baumlose Vegetationen erwähnt.

b) Feuchtigkeit

Die Arten der *Junci genuini* werden fast ausnahmslos von feuchten oder nassen Standorten gemeldet. Die zahlreichen, ebenfalls rundblättrigen Arten der Sektionen *septati* und *subnodulosi* scheinen in dieser Eigenschaft noch extremer zu sein als die erstgenannten; sie besiedeln fast durchwegs feuchte bis sehr nasse Plätze, und manche Art wächst in Teichen und Gräben im Wasser. Die rundblättrigen *Junci* und die Vertreter von *Marsippospermum, Rostkovia* und *Distichia* sind allgemein Bewohner feuchter, sumpfiger Orte, z. T. Hochgebirgspflanzen. Dasselbe gilt auch für die meisten flachblättrigen Arten *(Junci graminifolii* und viele *poiophylli).*

c) Salzgehalt des Bodens

Sämtliche sechs Arten der Sekt. *thalassii* sind *Halophyten* des Meeresstrandes und von Salzbodengebieten. Dasselbe gilt für *J. subulatus* Forsk. und *J. Gerardi Lois. J. balticus* Willd., eine Pflanze der Dünentäler, erträgt salzigen Boden. Auch *Juncus*-Arten, welche in Mitteleuropa weit verbreitet sind, verschmähen salzige Standorte nicht *(J. inflexus, J. compressus, J. subnodulosus*). Alle von Oberdorfer für das südwestdeutsche Gebiet angegebenen binsenförmigen Juncaceen *(J. effusus, conglomeratus, inflexus, filiformis, subnodulosus, articulatus, acutiflorus* und *atratus)* sind keine Oligotrophbodenflanzen, sondern sind nach den Aussagen des genannten Autors auf nährstoffreiche Böden angewiesen.

d) Physikalische Beschaffenheit des Bodens

Als auffallende Gemeinsamkeit sehr vieler rundblättriger Juncaceen kann ihr Vorkommen auf schlecht durchlüfteten, staunassen Böden festgehalten werden: *Juncus effusus* bewohnt «Sumpfhumusböden oder feuchte, verdichtete, mineralische Lehm- und Tonböden»; er ist ein «Anzeiger für Bodenverschlämmung und Staunässe» (Oberdorfer).

Auf solchen dichten Böden gedeihen auch *J. inflexus* und *articulatus*, unter den flachblättrigen *J. bufonius, J. Tenageja, J. compressus, J. macer, J. Gerardi* und *J. capitatus*. Andere Arten lieben eher lockere Torf-, Sand- oder Kiesunterlage *(J. alpinus)* und Stellen mit sauerstoffreicherem Wasser (über fließendem Grundwasser und an Bachufern) *(J. subnodulosus, J. acutiflorus)*. Im Gegensatz dazu ertragen die Bewohner von Salztonböden *(J. maritimus, J. acutus, J. subulatus)* ganz ungünstige edaphische Verhältnisse. Besondere Vorliebe für Rohböden oder anderseits Humus läßt sich für einzelne Arten, nicht aber für die ganze Gattung oder größere Gruppen nachweisen; viele Arten besiedeln mineralische Böden (Kies, Sand, Ton) ebenso gut wie reinen Flachmoortorf.

2. *Baueigenschaften binsenförmiger Assimilationsorgane und ihre ökologische Bedeutung*

a) Mechanische Eigenschaften

Pflanzen offener Standorte, wie die Binsen, müssen mechanische Widerstandskraft in erster Linie gegen die Wirkung von Wind und Regen aufbringen. In dieser Hinsicht erweist sich die Zylinderform der Halme und Blätter als sehr vorteilhaft, da sie, aerodynamisch gesehen, einen geringen Strömungswiderstand erzeugen (vgl. Goebel, 1898, S. 493 ff.). Überdies ist die röhrenförmige Gewebeanordnung eine sehr biegungsfeste Konstruktion, deren Widerstandskraft bei Blättern und Stengeln vieler Juncaceen durch peripher gelegene Baststränge und Verdickungen der Epidermis stark erhöht wird (vgl. Schwendener, Haberlandt). Als Einrichtungen zur Aussteifung der Querschnittsform sind die Querscheidewände in den zarten Blättern der *Junci septati, subnodulosi* und einiger *alpini* anzusehen, ebenso das oft anzutreffende Sternzellmark.

b) Lichtaufnahme

Das Assimilationsgewebe bildet in den vertikalstehenden Blättern und Stengeln einen subepidermalen Hohlzylinder, der keine unterschiedliche Ausbildung der Licht- und Schattenseite aufweist. Die lichtempfangende Fläche ist recht gering, und diese Pflanzen konkurrenzieren ihre Nachbarn nicht durch ein sich ausbreitendes, jedes Licht absorbierendes Laubwerk, sondern eher unterirdisch durch das wachsende Rhizom und Wurzelwerk [1]. — Die Tatsache, daß die schlank-spießför-

[1] Der Bau ihrer Assimilationsorgane erinnert an die von Heinricher beschriebenen *äquifazialen* («isolateralen») Blätter vieler Dikotylen (z. B. *Eryngium*- und *Centaurea*-Arten), welche zwar bifazial-flach sind, deren beide Seiten aber anatomisch gleich ausgebildet sind. Wie die Rundblätter der Juncaceen stehen auch diese Assimilationsorgane *vertikal*, und die betreffenden Pflanzen gedeihen ebenfalls an offenen, besonnten Standorten.

migen Assimilationsorgane der Binsen ihre Aufgabe trotz der Kleinheit der Fläche, die sie der Helligkeit darbieten, erfüllen können, dürfte in Zusammenhang mit der steten Fülle an Licht stehen, die diesen Pflanzen an ihrem offenen Standort zur Verfügung steht (vgl. L a m p a).

Unter den *annuellen Junci* findet man (abgesehen von *J. pygmaeus*) keine rundblättrige Form. Die ephemeren Pflänzchen sind auf sehr rasches Wachstum angewiesen. Dieser Lebensweise scheint das flache, dem Licht opponierte Assimilationsorgan besser zu entsprechen als das vertikale, spießförmige.

c) Bau der Assimilationsorgane in Beziehung zur Transpiration

Die zylindrischen Binsenhalme weisen im Verhältnis zu ihrem Volumen eine minimale transpirierende Oberfläche auf. Ob die Wasserverdunstung dieser Blätter auch entsprechend minimal ist, kann mangels Messungen nicht gesagt werden. — Außer dieser Formeigenschaft lassen sich bei verschiedenen Juncaceen, in besonderem Maß bei Halophyten, weitere Strukturen feststellen, die vermutlich als Verdunstungsschutz wirken, wie starke Cuticula *(J. maritimus, J. subulatus, Marsippospermum grandiflorum)* und versenkte Spaltöffnungen *(J. subulatus)*.

Zur Frage, ob *Juncus*-Pflanzen, die im Wasser wurzeln, wirklich eines Verdunstungsschutzes bedürftig seien, führen B u c h e n a u (1906, S. 14) und G r a e b n e r (S. 119) an, daß die Wasseraufnahme durch die Wurzeln durch den Luftabschluß im staunassen Boden nur gering sei. Nicht zu vergessen ist auch, daß die betreffenden Pflanzen an ihrem offenen Standort nicht nur der Sonne, sondern auch den austrocknenden Winden frei ausgesetzt sind.

3. Unterschiede in Bau und ökologischen Ansprüchen

Unter 1. und 2. wurden die gemeinsamen Merkmale des ökologischen Verhaltens und des Aufbaues verschiedener binsenförmiger Juncaceen betont. Es darf nicht unterlassen werden, auch die Verschiedenheiten zu betrachten.

Die im anatomisch-morphologischen Kapitel beschriebenen Arten lassen sich den Bauverhältnissen ihrer Blätter nach verschiedenen Typen zuteilen, deren auffälligste nochmals kurz erwähnt werden sollen:

Sekt. *Junci septati* und *subnodulosi:* Röhrenwandungen zart; mechanische Aussteifung durch Diaphragmen aus verflochtenen Leitbündeln. Lufträume groß; meist sehr nasse Standorte.

Juncus effusus und andere *Junci genuini:* Stärkere Röhrenwandungen; subepidermale Baststränge, keine Diaphragmen. Lufträume groß. Meist elektrolytreiche Böden (einzelne Arten ertragen Salzböden).

Junci thalassii: Zylindrische Organe ohne Röhrenlumen; außerordentlich große mechanische Verstärkung aller Gewebearten; dicke Cuticula; Luftraum klein; obligate Halophyten.

Distichia, Oxychloë, Patosia: Sehr kurze, sehr zahlreiche Rundblätter an Sprossen dicht aufgereiht; gänzlich andere Wuchsform als alle andern Juncaceen. Blattspreite mit Röhrenbau; Röhrenlumen aus lufthaltigem Mark. Bewohner sumpfiger Stellen in der Nähe der Schneegrenze der Anden.

Je eine eigene Gruppe bilden auch *Juncus subulatus* (S. 130), *Marsippospermum* (S. 139), *J. singularis* (S. 139) u. a.

Soweit beim Mangel an experimentell-ökologischen Untersuchungen festgestellt werden kann, verhalten sich die verschiedenen binsenförmigen Juncaceen nicht nur anatomisch, sondern auch ökologisch recht unterschiedlich. Gleichwohl ist eines der auffallendsten Binsenmerkmale, die *drehrunde Form der Blattspreiten,* bei Vertretern aller genannten differenten Gruppen vorhanden, ein Hinweis darauf, daß zum mindesten diese Eigenschaft ein in der Familie der Juncaceen verbreitetes Konstitutionsmerkmal ist und daß eine «Erklärung» der Binsengestalt allein aus der Ökologie heraus nicht genügen kann.

C. Phylogenetische Gesichtspunkte

1. Merkmalsphyletische Entwicklungen und ihre Beziehungen zueinander

Die beinahe kontinuierlichen Übergänge zwischen allen bei Juncaceen auftretenden Formen sind im morphologisch-anatomischen Kapitel dargestellt worden, ohne daß ihnen eine bestimmte Richtung, ein Vektor von Ausgangsform zu abgewandelter Form zugeordnet worden wäre. Die phylogenetische Fragestellung verlangt nun einen Entscheid darüber, welche Formen stammesgeschichtlich *ursprünglicher* und welche *abgeleitet* sind. Daraufhin werden im folgenden die Merkmale des vegetativen Aufbaues der Juncaceen vergleichend untersucht, soweit sie mit der Binsenform in Zusammenhang stehen.

a) Die Querschnittsform der Blattspreiten

Sie zeigt innerhalb einiger Sektionen von *Juncus* starke Unterschiede zwischen den Arten. Entsprechende Verschiedenheiten sind selbst zwischen Primärblättern und Folgeblättern derselben Pflanze festzustellen, und sogar an ein und demselben Oberblatt kann der Querschnitt der Basis deutlich anders gestaltet sein als in der Blattmitte und darüber.

Alle diese Formen ordnen sich zwischen die *beiden Extreme* ein: das *radiäre Rundblatt* und das *dorsoventral-flache* oder *-rinnige, grasartige Blatt.*

Wie schon Buchenau und Adamson dargelegt haben, ist die *radiäre* Blattspreitenform innerhalb der Juncaceen als die *abgeleitete* anzusehen. Sie ist aus der *ursprünglicheren dorsoventralen* entstanden.

Zur Erkenntnis dieser Beziehung führt vor allem die folgende Tatsache: Bei sämtlichen Juncaceen, soweit sie dem Verfasser bekannt sind, treten zum mindesten an den Primärsprossen Blätter mit dorsoventral-bifazialen Spreiten auf. Unifaziale Rundblätter dagegen sind, obwohl in der Familie sehr verbreitet, lange nicht bei allen Arten anzutreffen, und keine einzige Art kann namhaft gemacht werden, welche zeitlebens, d. h. schon vom ersten Primärblatt an, nur solche radiäre Spreiten ausbilden würde.

Besonders schwer dürfte ins Gewicht fallen, daß es die *Jugendformen* sind, welche die als ursprünglich erkannten Merkmale tragen: Die ersten Blätter einer Jungpflanze sind (abgesehen vom Cotyledo) stets die am deutlichsten dorsoventral-bifazialen, und radiäre Rundblätter stellen sich erst im Laufe der Ontogenese nach einer Reihe von Blättern

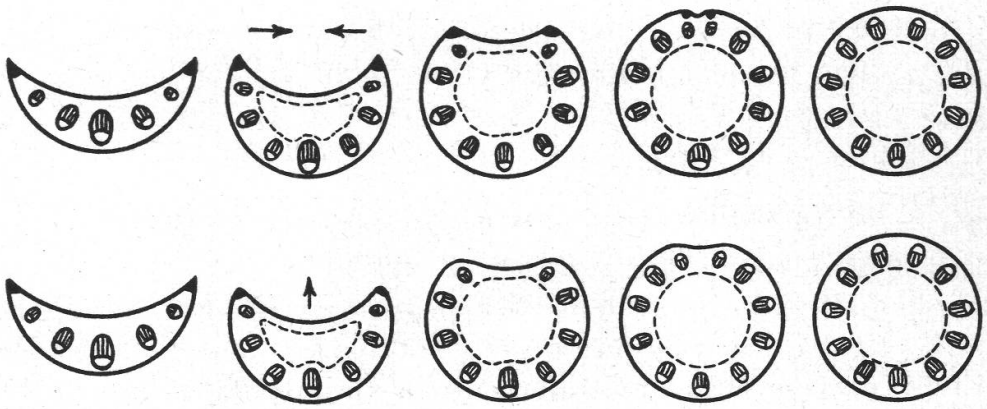


Abbildung 18 (obere Reihe)
Schematische Darstellung der Querschnittsformen der Blattspreiten bei den *Junci poiophylli* und *genuini* (Adaxialseiten oben; Erklärungen im Text)

Abbildung 19 (untere Reihe)
Dasselbe wie Abb. 18 für die *Junci septati, subnodulosi* und *alpini* (Erklärungen im Text)

mit Übergangsformen ein. Stets hat die Ausbildung solcher unifazialer Organe den Charakter einer *Sekundärentwicklung,* die sich auf der Organisationsgrundlage des dorsoventral-bifazialen Blattes im Lauf der Ontogenese erfüllt. Wenn es auch nicht als unumstößliche Tatsache angesehen werden darf, daß Jugendformen primitiv gestaltet sind, so trifft diese Anschauung doch im vorliegenden Fall sicher zu, indem sie die einzige zwangslose Erklärung der Verhältnisse gestattet.

Das *Wie* des Überganges von dorsoventraler zu radiärer Blattspreite ist einer näheren Betrachtung wert: Abbildungen 18 und 19 stellen die Veränderungen der Querschnittformen schematisch dar, die erstere, wie sie bei der Gruppe der *Junci poiophylli* und *genuini,* die zweite bei den *Junci septati, subnodulosi* und *alpini* zu beobachten sind.

Auf den ersten Blick ist zu erkennen, daß sich die Blattspreitenformen durch einen *verschiedenen Grad von Hypotrophie* unterscheiden; d. h. von der Flachform (links) ausgehend, wird die morphologische Blattunterseite (Abaxialseite) verhältnismäßig immer breiter, während die Blattoberseite (Adaxialseite) sich zunehmend verschmälert. Dabei erfährt das Organ eine Abrundung, die nahe zur Kreiszylinderform führt. Die Leitbündelreihe, die nur auf der Abaxialseite des Blattes ausgebildet ist, schließt sich nahezu zum Kreis. Damit stellen sich für binsenförmige Assimilationsorgane typische anatomische Verhältnisse ein, insbesondere der große zentrale Markraum.

Weitere Beobachtung zeigt, daß zunehmende Hypotrophie nicht der einzige Vorgang ist, der zu radiärer Blattgestaltung hinführt, sondern daß er in jedem Fall *von einer zweiten Erscheinung überlagert* wird: Gleichlaufend mit stärker zunehmender Hypothrophie der Blattspreiten *werden die Blattrandkanten diffus und verschwinden schließlich,* während sich die *Konkavität der adaxialen Oberseitenrinne auffüllt und sich anatomisch derjenigen der Abaxialseite angleicht.*

Besonders deutlich tritt dieser Vorgang bei den *Junci septati, subnodulosi* und *alpini* in Erscheinung (Abb. 19!); er manifestiert sich aber bei allen rundblättrigen Juncaceen, so auch bei den *Junci genuini* (Abb. 18), nur wird er hier erst von einem stärker fortgeschrittenen Hypotrophiestadium an sichtbar. Die in den Abbildungen 18 und 19 veranschaulichten Typen sind nur Varianten, indem das Verschwinden der Blattränder, verbunden mit der Ausrundung der Adaxialseite im ersten Fall (Abb. 18) später, im zweiten (Abb. 19) früher einsetzt.

Zu erwähnen ist auch, daß an ein und derselben Spreite Unterschiede im Grad der Erreichung radiärer Ausbildung bestehen: An den Blattspreiten, welche noch eine *Oberseitenrinne* besitzen, ist diese stets *unmittelbar über der Scheide am deutlichsten ausgeprägt* und von Blatträndern klar begrenzt, während sie *distal mehr ausgerundet* ist und sich oft gar nicht mehr erkennen läßt. (Solches Verhalten ist für *Juncus subnodulosus,* S. 134, und *J. articulatus,* S. 136, genauer beschrieben. Es findet sich bei fast allen Arten, so zum Beispiel bei *J. subulatus, Oxychloë andina, Distichia, Patosia, Marsippospermum* und auch an den Primärblättern von *Juncus effusus.*) Diese Unterschiede zwischen Spreitenbasis und -spitze dürften zum Teil darin ihre Ursache haben, daß der Übergang von bifazialer Scheide zu radiärer Spreite besonders in anatomischer Hinsicht eine gewisse *Übergangszone* beansprucht. Ferner scheint eine *Hemmung des Ausrundungsvorganges durch die Raumverhältnisse in der Knospe* beteiligt zu sein, indem die basalen Spreitenpartien dem Stengel oder der Spreite des nächstjüngeren Blattes anliegen, während die Blattspitze keine solche Beengung erfährt und sich freier entwickeln kann.

Die Unifazialität der Blattspreiten von Juncaceen darf somit auf keinen Fall als extremste Hypotrophie in dem Sinne aufgefaßt werden, daß sie durch adaxial-mediane «Vereinigung der beiden Blattränder» entstanden wäre, wodurch die ganze Spreitenoberfläche nur noch aus «morphologischer Unterseite» bestehen würde. Durch das auf ein früheres oder späteres Hypotrophiestadium folgende *Erlöschen der Blattränder* mit Angleichung der adaxialen Gewebepartien an die übrigen wird die Verwendung der Begriffe «morphologische Blattunter- und -oberseite» an diesen Blättern überhaupt gegenstandslos.

b) Sproßbeblätterung und Längenproportionen der Blatteile

ba) *Die nichtblühenden Sprosse*

Die Schemata von Abbildungen 20 und 21 stellen Anfangs- und Endstadium einer Progressionsreihe dar, welche an den nichtblühenden Kurztrieben vieler Juncaceen zu beobachten ist.

Der *ursprüngliche Typ der Sproßbeblätterung und Blattlängsgliederung* (Abb. 20) ist durch eine kleinere Anzahl untereinander sehr ähnlicher Blätter gekennzeichnet, die an einer gestauchten Achse sitzen. Sowohl der röhrenartig eingerollte Scheidenteil als auch die assimilierende Spreite sind bei allen Blättern wohlentwickelt. Diesem Typ entsprechen die Kurztriebe der meisten *Junci poiophylli, thalassii* und von *J. subulatus* sowie die Primärsprosse der *Junci genuini*. Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei Vertretern der *Junci septati* vor, doch sind hier die Achsen mehr oder weniger gestreckt.

Den *abgeleiteten Typ,* wie ihn die Laubtriebe von *Juncus effusus* und anderer *Junci genuini* sowie *J. subnodulosus* und *Marsippospermum grandiflorum* verkörpern (Abb. 21), zeichnet sich durch einen extremen Blattdimorphismus im Sinne einer Funktionentrennung aus: Das letztentwickelte Blatt besitzt als einziges eine große assimilierende Spreite, während sein Scheidenteil auf eine mikroskopisch kleine Spalte reduziert ist. Dagegen bestehen alle übrigen Blätter allein aus dem wohlentwickelten Scheidenteil; diese Niederblätter tragen höchstens Rudimente von Spreiten.

Das einzige Laubblatt solcher Sprosse ist stets auch das letzte, das zur Entwicklung gelangt. Dadurch, daß der Vegetationspunkt kein weiteres Wachstum mehr zeigt und als winziger Körper in der Scheidenhöhle eingeschlossen bleibt, rückt dieses Blatt in *scheinbar endständige Stellung*. Das ist deshalb bemerkenswert, weil dieselbe progressive Entwicklung auch in andern Monokotylen-Gattungen auftritt. Schlittler (1951 und 1953) beschreibt die Bildung terminaler Blätter für die Liliaceen-Gattungen *Eustrephus, Geitonoplesium* (1951, S. 188, S. 197), *Kreysigia, Luzuriaga* (1953, S. 178—181), *Myrsiphyllum* und *Behnia* (1953, S. 223—225) und desgleichen bei *Polygonatum, Disporum* und *Uvularia* (1953, S. 218). Auch die bei den *Junci genuini* so deutliche

Reduktion der basalen Blätter ist innerhalb der Liliaceen anzutreffen. Es scheint sich bei dieser Entwicklung um eine Ausdrucksform der weitverbreiteten Erscheinung der *Akrotonie* zu handeln.

Unter den Juncaceen sind nicht allein die beiden extremen Formen zu finden, sondern auch alle Übergänge. Solche sind zum Beispiel bei *J. Jacquini, maritimus, Parryi* und andern auf Seiten 126 bis 130 erwähnten Arten anzutreffen.

Die Aussage, daß der mit mehreren gleichartigen Blättern versehene Sproß den ursprünglichen Zustand darstelle, findet ihre Begründung

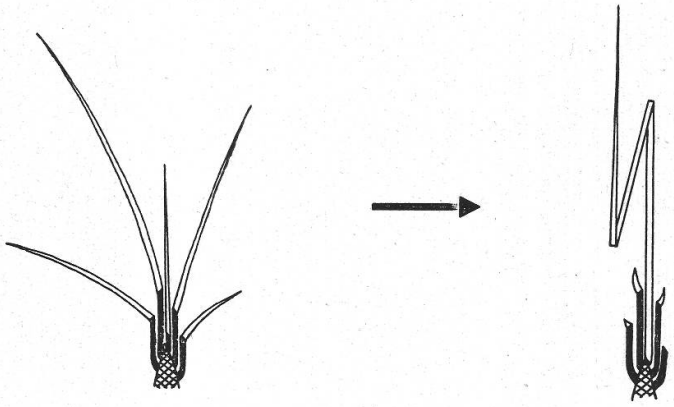


Abbildung 20
Kurztrieb von *Juncus*
ursprüngliche Gestaltung
Alle Blätter sind mehr oder weniger gleich. Jedes besteht aus Scheide und assimilierender Spreite

Abbildung 21
Kurztrieb von *Juncus*
abgeleitete Gestaltung
Dimorphismus der Blätter: untere: nur Scheide entwickelt; Spreiten fehlen oder sind rudimentär (Niederblätter); oberstes: nur Spreite entwickelt; Scheide sehr klein

Schematische Darstellung. Legende: schraffiert = Achse, schwarz = Scheide, weiß = Spreite. Der Pfeil zeigt die merkmalsphyletische Progressionsrichtung an

darin, daß alle bekannten *Juncus*-Arten, also auch die *Junci genuini,* mindestens in der Jugend solche Triebe ausbilden. Verhältnisse, wie sie Abbildung 21 darstellt, findet man dagegen nie bei Keimpflanzen, sondern ausschließlich bei den Folgesprossen einer beschränkten Anzahl Arten. Aus dieser Betrachtung ergibt sich, daß diese merkmalsphyletische Progression sich in der Individualentwicklung wiederholt, indem der Primärsproß die primitive, die Folgesprosse die abgeleitete Gestaltung zeigen.

bb) *Die blütentragenden Sprosse*

Die *ursprüngliche Form* der *blühenden* Juncaceensprosse, wie sie bei den annuellen *Juncus*-Arten, vielen *Junci poiophylli* und auch bei

der von Buchenau (1889) beschriebenen «trügerischen Form» von *Juncus effusus* anzutreffen ist, findet sich in Abbildung 22 schematisch dargestellt. Die Blätter sind auf den ganzen Stengel verteilt, und es bestehen alle aus Scheiden- und Spreitenabschnitt.

Im *evoluiertem Stadium* (Abb. 23) dagegen sind, wie bei den nichtblühenden Trieben, die unteren Blätter zu spreitenlosen Hüllen geworden, während der Stengel nur ein einziges Laubblatt trägt, das kurz-

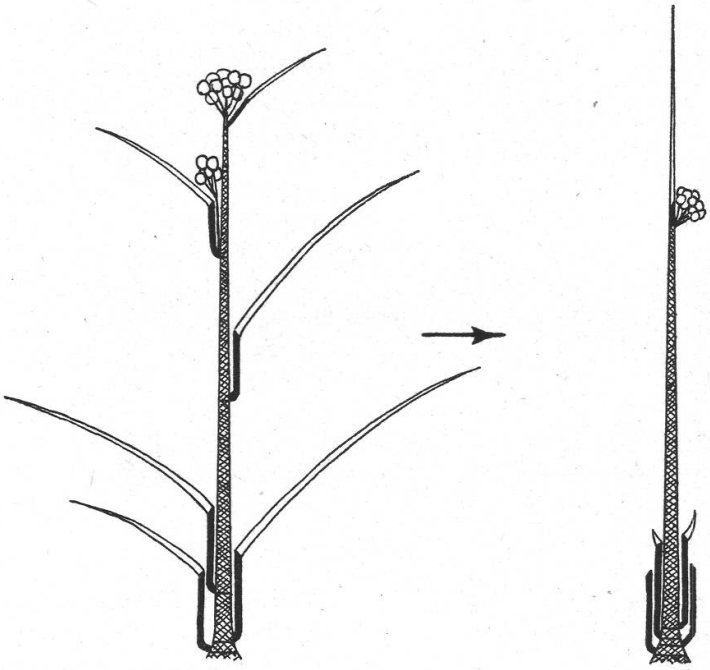


Abbildung 22
Langtrieb von *Juncus*
ursprüngliche Gestaltung

Abbildung 23
Langtrieb von *Juncus*
abgeleitete Gestaltung

Schematische Darstellung. Erläuterungen im Text. Legende: schraffiert = Achse, schwarz = Scheide, weiß = Blattspreite, Kreise = Blüten

scheidige Tragblatt des Blütenstandes. Es liegen also ähnliche Verhältnisse vor wie bei den nichtblühenden Trieben, nur daß bei den Blütensprossen ein Teil der Internodien der Achse verlängert ist.

Auch hier sind *Zwischenformen* festzustellen: Arten, die noch wenige stengelständige Laubblätter tragen, sind *Juncus subulatus* und *J. subnodulosus*. *J. acutus* und *J. maritimus* besitzen mehrere grundständige Laubblätter, deren Spreiten gut entwickelt sind. Bei *J. Parryi* und den andern auf S. 126 erwähnten Arten trägt das oberste Niederblatt noch eine mehr oder weniger wohlentwickelte Spreite.

bc) *Unterschiede im Progressionsgrad zwischen blühenden und nichtblühenden Sprossen*

Bei den meisten Juncaceen, welche beide Sproßarten ausbilden, stehen beide auf etwa gleicher Evolutionsstufe, d. h. sie sind als etwa

gleich ursprünglich bzw. gleich abgeleitet zu taxieren. Einzelne Arten weichen davon ab:

Juncus maritimus ist insofern primitiv, als seine Blütensprosse außer dem Tragblatt der Infloreszenz vier bis sechs kräftige, grundständige Blätter entwickeln. Die Blattzahl der Laubtriebe dagegen ist auf zwei, gelegentlich nur eines beschränkt.

Die nichtblühenden Achsen von *Juncus subnodulosus* (vgl. S. 136) tragen ein einziges, fast scheidenloses, endständiges Laubblatt ähnlich *J. effusus,* die blühenden Achsen dagegen zwei große, stengelständige Blätter.

Es scheint sich bei diesen beiden Arten so zu verhalten, daß die *Blütensprosse primitivere, die Laubsprosse evoluiertere Gestaltung* aufweisen.

c) Das Tragblatt des Blütenstandes als Scheinfortsetzung des Stengels

Diese den Binsenhabitus stark mitbestimmende Eigenschaft der meisten *Junci genuini* und weniger *poiophylli* (*J. setaceus,* S. 129) tritt nur bei den nach den obengenannten Gesichtspunkten am stärksten abgeleiteten Formen auf. Niemals findet man sie bei Jungpflanzen, auch bei den zur Blüte gelangten Primärsprossen von *J. effusus* nicht. Sie muß daher ebenfalls als ein abgeleitetes Merkmal gewertet werden.

d) Die Gesamterscheinungsform

Außer den Einzelmerkmalen sollen auch die von ihrer Gesamtheit erzeugten Habitusbilder in der merkmalsphyletischen Entwicklung verfolgt werden. Daß in dieser Beziehung innerhalb der Juncaceen beträchtliche Unterschiede der Evolutionsstufen existieren, möchte durch die folgende Gegenüberstellung deutlich gemacht werden:

Die *Junci septati* besitzen in ihrer Blattausbildung stark abgeleitete Merkmale. Die Ausbildung des Stengels jedoch ist durchaus primitiv. Sein anatomischer Bau, die Blattstellungs- und Verzweigungsverhältnisse, stehen in keinem besonderen Zusammenhang mit der Blattform. Die Binseneigenschaften haben in dieser Sektion den Charakter beziehungslos auftretender Einzelmerkmale des Blattes. Der Habitus dieser Pflanzen zeigt keine gestaltlich einfache, geschlossene Erscheinung; die Differenzierung ihres Körpers in Stengelglieder und Blätter liegt offen zutage.

Im Gegensatz dazu sind bei den *Junci genuini* und *thalassii alle oberirdischen Teile in ihrer Ausbildung aufeinander abgestimmt und einer Gesamterscheinungsform untergeordnet.* Dieser Zustand ist bei den *Junci genuini* derart ausgeprägt, daß er neben der äußerlichen sogar in einer weitgehenden *anatomischen Angleichung von Stengel und Blatt* zur Geltung kommt.

Diese höchste Ausprägung der Binsenform stellt sich erst im Lauf der Jugendentwickung ein. Sie ist ebensowenig wie die Einzelmerkmale, die sie bedingen, als phylogenetisch ursprünglich zu taxieren. Die oben charakterisierten *Junci septati* sind in dieser Hinsicht primitiv, indem sie keine geschlossene Erscheinungsform wie die evoluierteren *Junci genuini* darbieten, sondern ein Mosaik von Einzelmerkmalen.

Zummenfassend ist festzustellen, daß die *Binsenform innerhalb der Juncaceen hinsichtlich ihrer Gesamtheit wie der sie bedingenden Einzelmerkmale abgeleitet ist und ein Resultat sekundärer Evolution darstellt.*

2. *Die binsenförmigen Sippen im Rahmen des Juncaceen-Stammes*

Stammbaum-Rekonstruktionen beruhen meistens auf der Verallgemeinerung der an vielen Einzelbeispielen gewonnenen Erkenntnis, daß zwei Organismen einander um so näher «blutsverwandt» sind, d. h. daß ihre Aszendenztrennung um so näher der Gegenwart liegt, je größer die Merkmalsübereinstimmung ist. «Phylogenetische» Systeme bestehen dementsprechend in einer Anordnung der Arten nach dem Grade ihrer Übereinstimmung und Verschiedenheit. So haben auch System und phylogenetische Anschauung von Buchenau, dem Monographen der Juncaceen, diese Erkenntnis zur Grundlage.

Genauere Erfahrungen über das Entwicklungsgeschehen zeigen jedoch, daß das genannte Vorgehen die Möglichkeit des Trugschlusses in sich birgt. Däniker (1945 und 1954) hat gezeigt, daß nahe verwandte Arten voneinander sehr verschieden sein können, wenn sie durch den Modus der «*differenzierten Entwicklung*» aus einer gemeinsamen Ahnenform hervorgegangen sind.

Differenzierte Entwicklung im Sinne «*zonenmäßiger Bildungsförderung und Bildungshemmung*» ist, wie aus den morphologisch-anatomischen Untersuchungen hervorgeht, bei den Juncaceen deutlich feststellbar. Sie ist an anderer Stelle beschrieben (S. 145 bis 151). Hier sei lediglich hervorgehoben, daß die Organhomologien in der ganzen Familie noch klar ersichtlich sind und daß eine Unrichtigkeit des Systems von Buchenau, die aus diesen Verhältnissen herrühren würde, nicht anzunehmen ist.

Anders könnte es sich mit dem ebenfalls von Däniker namhaft gemachten Typ differenzierter Entwicklung verhalten, bei welchem nicht Organzonen, sondern einzelne *Entwicklungsstadien* des ontogenetischen Zyklus ausgebaut oder unterdrückt werden:

Die *Junci genuini* zum Beispiel machen bekanntlich in ihrer Jugendentwicklung einen starken Formwandel durch. Es wäre leicht denkbar, daß sich aus einer dieser Arten in kurzer Zeit eine annuelle, flachblättrige

Art, die zur Sektion *Junci poiophylli* gestellt werden müßte, abspalten könnte. Es brauchte nur durch Verlustmutationen die Weiterentwicklung über die Jugendform hinaus zu unterbleiben, und die Pflanzen müßten die Fähigkeit erlangen, im Jugendstadium zu blühen und zu fruchten. Dieses letztere Verhalten ist bekanntlich bei *Juncus effusus* von Buchenau (1889, «trügerische Form») tatsächlich beobachtet worden.

Eine vollendete Artbildung auf diesem Wege ist bei den Juncaceen allerdings nicht nachgewiesen, doch ist es durchaus möglich, daß Arten der Sektion *Junci poiophylli* von binsenförmigen Arten der Sektion *genuini* abstammen. Wie aus den Beschreibungen Buchenaus hervorgeht, stehen einander die beiden genannten *Juncus*-Sektionen sehr nahe und wären vielleicht besser zu vereinigen. Der große äußere Unterschied jedenfalls ist kein Beweis für einen großen verwandtschaftlichen Abstand, denn er ist auf differenzierte Entwicklung zurückzuführen: Bei den *Junci poiophylli* ist ein frühes, bei den *Junci genuini* ein späteres ontogenetisches Entwicklungsstadium organisationsmäßig fixiert und organographisch zur Definitivform ausgebaut worden.

In ähnlicher Weise dürften auch die Abstände zwischen den *Juncus*-Sektionen *alpini, graminifolii* und *septati* nicht so bedeutend sein, wie es beim Vergleich ihrer Adultpflanzen scheinen möchte. Erst bei der Untersuchung des ganzen ontogenetischen Entwicklungszyklus, d. h. also auch der *Jugendformen,* zeigt es sich, daß, *was bei der einen Pflanze* (der nicht binsenförmigen) *die endgültige Form ist, bei der andern* (der binsenförmigen) *als transitorisches Stadium auch auftritt.*

Abgesehen von diesen Einschränkungen — insbesondere hinsichtlich der Sektionen *genuini* und *poiophylli* — kann das Juncaceensystem Buchenaus, wie es mit geringen Abänderungen von Weimarck hier übernommen worden ist, als den wirklichen Stammesverhältnissen entsprechend angesehen werden. Besonders bei der anatomischen Untersuchung gewinnt man die Überzeugung, daß die Gattungen und Sektionen usw. enheitlichen Aszendenzen entsprechen.

Gattungen und Sektionen der Juncaceen vereinigen oft Arten, die verschiedenen Entwicklungsstufen angehören: Die *Junci poiophylli* und *alpini* zum Beispiel umfassen binsenförmige und andersgestaltete Arten, und auch die einheitlicheren Gruppen zeigen bemerkenswerte Unterschiede in dieser Beziehung *(Junci genuini: J. effusus—J. Jacquini; Marsippospermum grandiflorum—M. gracile).*

Das läßt darauf schließen, daß sich die Differenzierung der Entwicklung hinsichtlich der Binsenform nicht vor der Stammesverzweigung der Juncaceen in Gattungen und Sektionen abgespielt haben kann. *Die Entstehung der Binsenform ist demnach in verschiedenen Aszendenzen parallel und möglicherweise zu verschiedenen Zeiten erfolgt.*

Es muß betont werden, daß hier unter «Entstehung» der Vorgang organisationsmäßiger Festlegung schon vorher existierender Gestalt- und Funktionsmöglichkeiten verstanden wird.

Auf einen die Stammesverhältnisse betreffenden Unterschied zwischen verschiedenen Juncaceensippen sei hier noch hingewiesen: Die beiden größten Gruppen der Juncaceen, die Gattung *Luzula* und die Sektion *Junci septati,* weisen trotz ihres Artenreichtums nur wenige einander sehr ähnliche Organisationstypen auf. Es sind *oligomorphe* Sippen, deren Vertreter sich in eher «oberflächlichen» Merkmalen (Ausbildung der Blütenstände, Blütengröße und -farbe, Gestalt der Samen usw.) unterscheiden.

Ein ganz anderes Bild bietet die Sektion *Junci poiophylli:* Sie enthält bekanntlich neben einer Mehrzahl «grasartiger» Vertreter auch solche mit mehr oder weniger stark ausgeprägten Binsenmerkmalen (S. 127 bis 130). Auch in bezug auf verschiedene andere Merkmale sind die *poiophylli* uneinheitlich und vielgestaltig, und die Trennung in Arten und Artgruppen greift tiefer als etwa bei den *septati* (S. 136 f.). Man betrachte die von Buchenau unterschiedenen neun Artgruppen, und man wird erkennen, daß die *Junci poiophylli* eine ausgesprochen *polymorphe* Gruppe sind, welche verschiedene Organisationstypen umfaßt. Ihr dürfte man auch die *Junci genuini* als zehnte Artgruppe beiordnen, denn sie unterscheiden sich von den andern kaum tiefer als diese untereinander.

Die *Junci poiophylli* (zusammen mit den *genuini)* nehmen also eine zentrale Stellung innerhalb der Familie ein. Schon Buchenau hat sie als «Urtyp» der Juncaceen bezeichnet. Sie weisen Gestaltbeziehungen zu allen andern Juncaceen auf, welche eigentlich nur stärker abgewandelte *poiophylli*-Typen darstellen.

II. Cyperaceen

A. Morphologisch-anatomische Beschreibung

1. Lepidosperma pauperum Kükenthal

(Subgen. *Cladiopsis* Kükenthal, endemisch auf Neukaledonien)

a) Die Keimung und die Entwicklung des Primärsprosses [1]

Der *Keimungsverlauf* entspricht dem bei den Cyperaceen (nach Didrichsen) am meisten verbreiteten Typ (Abb. 24 *a* bis *c*). Das

[1] Das Untersuchungsmaterial der aus Neukaledonien herkommenden Cyperaceen stammt zum größten Teil aus Sammlungen, die vom Botanischen Museum der Universität Zürich anläßlich zweier Expeditionen angelegt wurden. Die Pflanzen wurden gesammelt von A. U. Däniker (1924—1926), A. Guillaumin (1950/51) (Abkürzung Guill.), M. G. Baumann-Bodenheim (1950/51) (Abk. Baum.) und H.

erste, der *Coleoptile* der Gramineen vergleichbare Blatt, das nur aus dem Scheidenteil besteht, ist röhrenförmig geschlossen; es ist häutig, frei von Blattgrün und zeigt keine Andeutung eines Oberblattes (Abb. 24 *b, c*) [2].

Abbildung 24
Lepidosperma pauperum
Kükenthal

a) Keimpflanze; *s* = Same, *w* = Primärwurzel, *ad* = Adventivwurzeln, *e* = Epicotyl, *cp* = Coleoptile, *1* = Spreite des ersten Primärblattes.

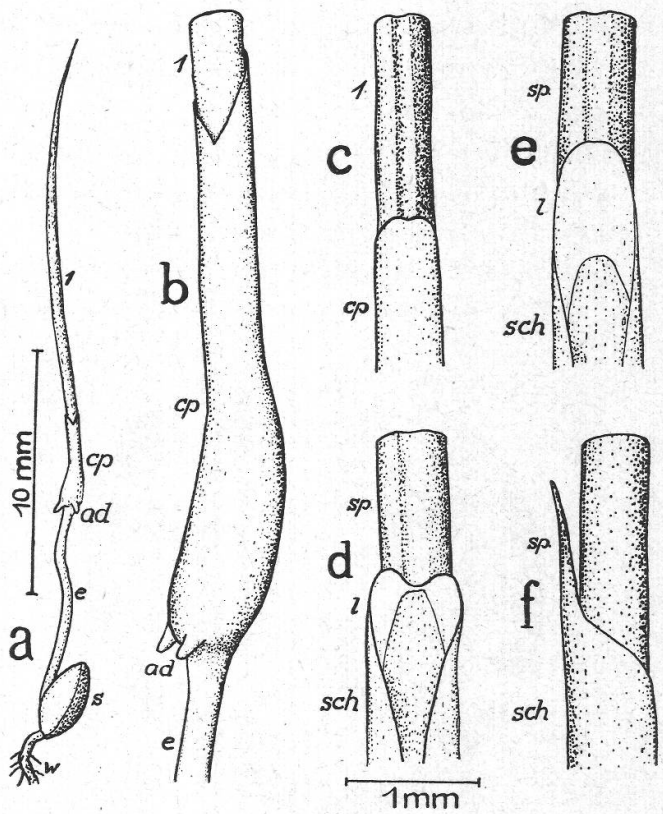
b) Ausschnitt aus der Keimpflanze von Abb. *a*, etwas von der Seite (stärker vergrößert, unterer Maßstab!).

c) Desgleichen, von hinten. Spreite des ersten Primärblattes mit Adaxialrinne.

d) Primärblatt: Übergang von Scheide (*sch*) zu Spreite (*sp*). Die Scheide endet in einer zweilappigen Ligula (*l*).

e) Späteres Primärblatt: Die Scheide endet in einer großen, einfachen Ligula.

f) Folgesprosse: Niederblatt mit rudimentärer Spreite (*sp*) umhüllt die Spreite des nächstjüngeren Blattes.



Das erste *Primärblatt* besitzt eine nahezu zylindrische Spreite von weniger als 1/2 mm Durchmesser, mit einer schmalen Oberseitenrinne, welche deutlich bis zur Spitze zieht (Abb. 25: Spreitenquerschnitt). Auch

---

Hürlimann (1950/51) (Abk. Hürl.). (Herbarnummern aus Neukaledonien werden durch die Buchstaben NC gekennzeichnet.)

Die hier beschriebenen Jungpflanzen wurden aus Samen (Hürl. NC 926) im Warmhaus des Botanischen Gartens Zürich aufgezogen. Die ersten keimten 1 1/2 Jahre nach der Aussaat! Die Pflanzen besitzen ein gesundes Aussehen, wachsen jedoch äußerst langsam.

[2] Bei *Cyperus Eragrostis* Lam. und *Holoschoenus romanus* Fritsch em. Becherer, deren Keimung ebenfalls im Botanischen Garten Zürich beobachtet wurde, trägt die Coleoptile ein kegelförmiges *Spreitenrudiment*. Daß am ersten Blatt dieser Monokotylen bereits Organrudimente auftreten, ist eine entwicklungsgeschichtlich aufschlußreiche Tatsache. Sie belegt aufs neue die Ansicht, daß die einfache Gestaltung der Monokotylenorgane nicht organphyletisch primitiv ist, sondern daß hier, auch was die Gestalt der ersten Keimlingsorgane (Cotyledo, Coleoptile) anbetrifft, abgeleitete Verhältnisse vorliegen.

die etwa sechs weiteren, sich in $^1/_2$-Stellung folgenden Primärblätter gleichen dem ersten, nur daß ihre Spreiten oft eine leichte bilaterale Abflachung zeigen und daß deren adaxiale Rinne schmaler ist. Die größten Primärblattspreiten erreichen bei den untersuchten, wohl etwas etiolierten Pflanzen Längen von gegen 500 mm, bei einem Durchmesser von 1 mm. Die Scheiden messen bis 50 mm Länge.

Die Primärachse schließt ihre Entwicklung mit der Bildung eines *Stengels,* der am Ende eine ein- bis wenigblütige, von kurzspreitigen Hochblättern durchsetzte Infloreszenz trägt [1]. Er besteht vom Boden bis zum untersten Blütenstandsknoten aus einem einzigen, 20 bis 40 cm langen Internodium. Seine unterste Partie (6 bis 8 cm) ist von den Scheiden der Primärblätter umhüllt. Dieser Stengel gleicht den Spreiten der sieben basalen Laubblätter außerordentlich; er besitzt den gleichen

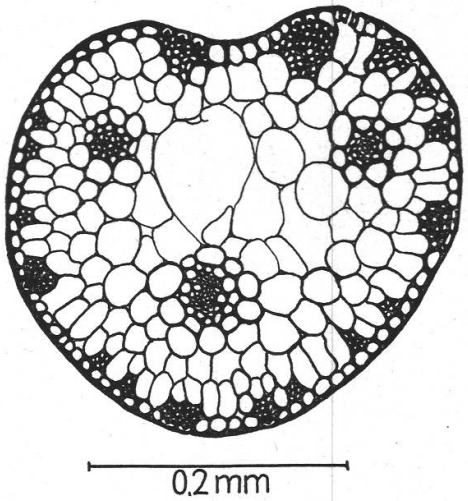


Abbildung 25
Lepidosperma pauperum Kük.
Querschnitt durch die Spreite eines ersten Primärblattes. Adaxialseite (oben) mit schmaler, von Baststrängen begrenzter Oberseitenrinne

Durchmesser (zirka 1 mm) und die gleiche Oberflächenbeschaffenheit wie diese, und auf der dem oberen Blattansatz gegenüberliegenden Seite verläuft eine schmale Längsrinne über den Stengel, welche der Oberseitenrinne der Blattspreiten täuschend ähnlich sieht.

Das unterste *Tragblatt* (Anm. S. 122!) der Infloreszenz besteht aus einer 5 bis 12 mm langen Scheide und einer zylindrischen, mit einer schwachen adaxialen Rinne versehenen Spreite von 5 bis 20 mm Länge. In den jüngeren Entwicklungsstadien steht dieses Blatt genau in der Fortsetzungsrichtung des Stengels und bildet, ähnlich wie bei den meisten *Junci genuini* (S. 122 und 150), die scheinbare Stengelfortsetzung. Wenn sich die Blüten entwickelt haben, wird die Scheidenröhre ausgeweitet und die Spreite schiefgestellt.

---

[1] Primärsprosse mit blühenden Stengeln wurden an den lebenden Exemplaren im Botanischen Garten Zürich (Hürl. 926) und an Herbarpflanzen (Hürl. NC 926 und Hürl. NC 1590) beobachtet.

b) Die Entwicklung der Folgesprosse

Der *erste* Folgetrieb, der in der Achsel eines der äußeren Primärblätter entspringt, beginnt mit 1 bis 3 Niederblättern, deren Spreiten auf kurze Borsten reduziert sind (Abb. 24 *f*). Darauf folgen wenige voll entwickelte Laubblätter. Alle besitzen annähernd zylindrische Spreiten. Sie erreichen bei 1,5 mm basalem Durchmesser etwa 60 bis 70 cm Länge (Hürl., NC 1590). Der Sproß wird vom blütentragenden Stengel abgeschlossen, der sich wiederum von den Laubblattspreiten in Höhe, Dicke und Aussehen kaum unterscheidet.

Während der erste Folgesproß noch Laubblätter mit wohlentwikkelten Spreiten bildet, tragen vom *zweiten* oder *dritten* an alle später entstehenden nur noch Blattscheiden mit etwa 5 mm langen, borstenförmigen Spreitenrudimenten. Die *Stengel* stellen die *einzigen Assimilationsorgane dieser Sprosse* dar. Wenn nach einiger Zeit die Laubblätter des Primär- und der ersten Folgesprosse absterben, ist die Pflanze fast vollständig auf die Assimilation durch die Stengel angewiesen. An größeren Horsten dieser Art findet man außer Rudimenten keine Blattspreiten (Herbar NC: Hürl., 305, 1365, 1366; Baum., 15 640, 14 094).

Die auf die Primärsprosse folgenden Stengel zeigen anfangs ein gewisses Erstarkungswachstum. Sie erreichen bei höchstens 2 mm Durchmesser 120 cm Länge und mehr. Sie stehen nahe beieinander und bilden dichte Horste. Ihre Infloreszenzen tragen mehrere Blüten.

c) Der innere Bau der Stengel

Der nahezu drehrunde Stengel (Abb. 26 *a*) zeigt *Röhrenbau;* d. h. eine dichter gefügte periphere Gewebezone (Mächtigkeit zirka $^1/_3$ des Radius) umschließt einen zentralen Raum, der mit einem großzelligen, interzellularenreichen *Mark* ausgefüllt ist. Dessen Zellen stehen miteinander in der Art eines Asterenchyms in Verbindung, doch sind die Zellarme kurz, und das Zellumen besitzt annähernd Kugelform. Die Markzellen enthalten Luft. Nur in der basalen Meristemzone des wachsenden Internodiums und wenig darüber besitzen sie einen wäßrigen Inhalt.

Die *Epidermis* ist einschichtig. Ihre Außenwand zeigt auffallend starke Verdickung; bei Exemplaren aus Neukaledonien ist sie zirka 8 μ, bei solchen aus dem Gewächshaus des Botanischen Gartens etwa 4 μ stark. Sie ist von einer dünnen *Cuticula* überzogen (zirka $^1/_2$ μ). Eine Ausnahme machen die über den subepidermalen Baststrängen gelegenen *Kieselkegelzellen* (Abb. 28 *a*), deren etwas vorspringende Außenwände dünn sind. Dafür ist deren Basalmembran stark verdickt. Die Epidermiszellen sind alle in der Längsrichtung gestreckt (rechteckig, 1,5- bis 2,5mal länger als breit). Ihre radialen Zellwände sind besonders an der Peripherie stark gewellt (Abb. 28 *b*).

Der Bau der *Spaltöffnungen* ist aus Abbildung 28 ersichtlich. Er entspricht dem Gramineentyp (vgl. Haberlandt, S. 418—419).

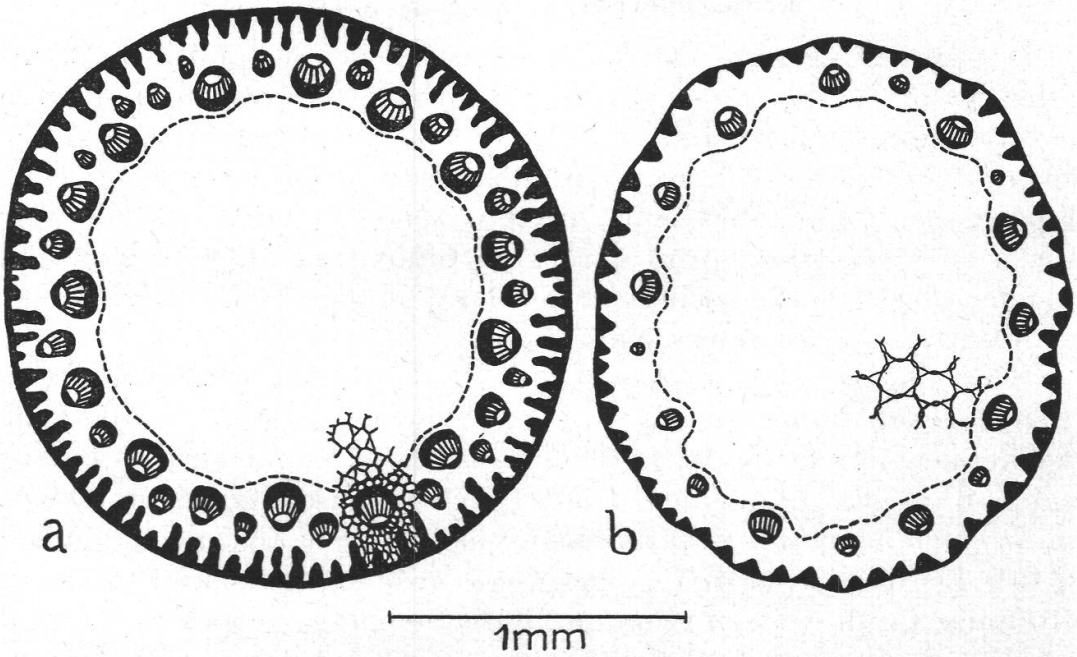


Abbildung 26
Lepidosperma pauperum Kükenthal
a) Querschnitt durch einen Stengel (Hürl. NC 1366)
b) Querschnitt durch eine Blattspreite (Hürl. NC 1590)
(Legende wie Abb. 7, S. 118)

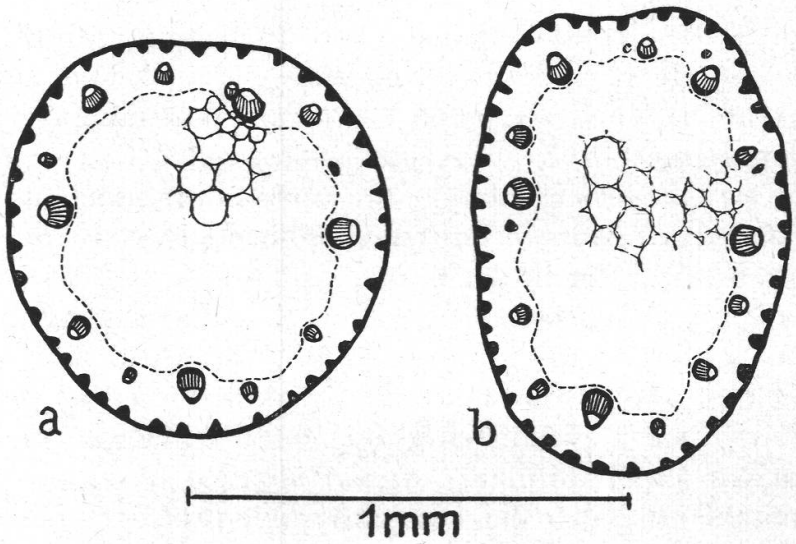


Abbildung 27
Lepidosperma pauperum Kükenthal
a) Querschnitt durch den Stengel eines Primärsprosses
b) Querschnitt durch die Spreite eines späteren Primärblattes, Adaxialseite oben
(Hürl. NC 926, kultiviert im Botanischen Garten Zürich, Nr. 5/51.)

Unter der Epidermis verlaufen in der Längsrichtung *Baststränge* (Abb. 26 bis 28 *a*). Sie stehen so nahe beisammen, daß nur eine, selten zwei Längsreihen von Spaltöffnungen dazwischen Platz haben. Bei den aus Neukaledonien stammenden Stengeln (Abb. 26 *a*) sind sie deutlich dichter gestellt und größer als bei den Exemplaren, die im Gewächshaus aufgezogen wurden (Abb. 27).

Zwischen und hinter den Baststrängen findet sich das *Assimilationsgewebe* (Abb. 28 *a*). Es besteht aus schwach radial gestreckten, dünnwandigen Zellen. Diese stehen ähnlich wie bei einem Asterenchym durch kurze Zellarme miteinander in Verbindung. Das Assimilationsparenchym ist reich an Interzellularräumen, was sich besonders auf Längsschnitten

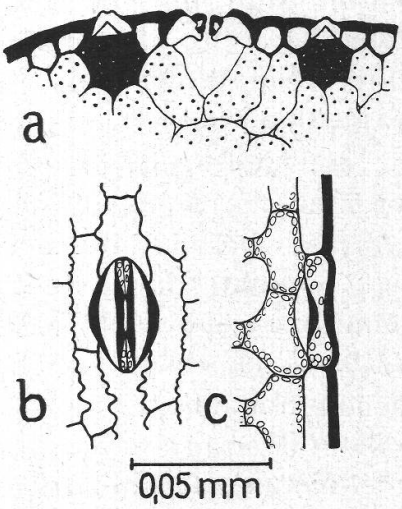


Abbildung 28
Lepidosperma pauperum Kükenthal
Bau der Epidermis des Stengels:
a) Querschnitt: Epidermis mit zwei Kieselkegelzellen über subepidermalen Baststrängen und einer Spaltöffnung
b) Epidermis von außen: Spaltöffnung mit zwei schmalen Schließ- und zwei Nebenzellen
c) Längsschnitt durch eine Schließzelle (punktierte Zellen: enthalten Blattgrün)

zeigt. Es gleicht in allen Teilen sehr demjenigen von *Juncus effusus* (Abb. 9 und 10, S. 119).

In eine Schicht grünen Parenchyms eingebettet liegt etwas tiefer ein Ring verschiedengroßer *Leitbündel*. Sie sind von einer Scheide farbloser Zellen umhüllt und durch starke Bastsicheln mechanisch verstärkt.

Zwischen den assimilierenden Zellen finden sich zahlreiche Zellen mit braunem Inhalt *(Gerbstoffe)*.

d) Die Anatomie der Blätter

Die zylindrischen, meist etwas bilateral abgeflachten *Spreiten* (Abb. 26 *b*, 27 *b*) sind in qualitativer Hinsicht gleich gebaut wie die Stengel. Alle Bauelemente sind jedoch auffallend schwächer ausgebildet. An Herbarexemplaren sind die Blätter in sich zusammengefallen, während die Stengel beim Trocknen ihre Form beibehalten haben. Die Leitbündeldichte ist geringer und die Zahl der Bastzellen kleiner. Besonders ins Gewicht fällt die Stärke der Zellwandungen: Die Epidermisaußenwand ist nur $^2/_3$ so dick wie diejenige des Stengels; die Bastzellen be-

sitzen ein deutliches Lumen, und auch Mark- und Parenchymzellen sind weniger stark.

Wenn auch diese quantitativen Unterschiede im Bau von Stengel und Blattspreite stets deutlich sind, muß doch betont werden, wie auffallend groß die Übereinstimmung in der äußeren Erscheinung und der Gewebeanordnung dieser beiden Organe ist. Besonders die ersten Stengel der Jungpflanzen sind von den Blättern erst bei genauem Hinsehen unterscheidbar.

e) Morphologisch-anatomischer Vergleich mit den Junci genuini

Die Cyperacee *Lepidosperma pauperum* hat mit dieser Gruppe von Juncaceen die Gestalt der Assimilationsorgane gemeinsam. Stengel und Blätter sind binsenförmig, d. h. es sind kreiszylindrische, vertikalstehende, röhrenförmige Organe mit weitem, sternzellhaltigem, luftführendem Markraum. Die Anordnung und Ausbildung der Gewebe ist bei beiden weitgehend gleich.

Bei den *Junci genuini* und auch bei *L. pauperum* sind die Blattspreiten den Stengeln sehr ähnlich. Diese Übereinstimmung wird bekanntlich bei den Juncaceen im Laufe der Jugendentwicklung allmählich erreicht; die ersten Primärblätter sind noch dorsoventral-flach. Genau dasselbe liegt bei *L. pauperum* vor, indem auch deren Primärblattspreiten eine deutliche, von zwei subepidermalen Baststrängen begrenzte adaxiale Rinne besitzen (vgl. Abb. 25 mit Abb. 2, S. 113!). Die vollständig radiäre Ausbildung stellt sich ebenfalls erst bei den später entstehenden Laubblattspreiten ein.

Eine Besonderheit der beschriebenen Cyperacee ist darin zu erblicken, daß die Rundspreiten — im Gegensatz zu den Juncaceen — nur vorübergehend im Laufe der Jugendentwicklung ausgebildet werden, bei der ausgewachsenen Pflanze aber auf kurze Borsten reduziert sind.

2. *Lepidosperma perteres C. B. Clarke*
(Neben *L. pauperum* die einzige Art des auf Neukaledonien endemischen Subgen. *Cladiopsis* Kükenthal)

Die genannte Zürcher Expedition nach Neukaledonien (1950—1951) hat auch von dieser Art reiches Herbarmaterial gesammelt. Die Pflanzen stimmen in den wesentlichen Punkten mit der Diagnose Clarkes überein; sie sind voneinander immerhin so verschieden, daß eine Aufteilung in Unterarten oder Varietäten angebracht erscheint. Das muß einer späteren systematischen Arbeit vorbehalten bleiben. Von wenigen Nummern mit andern Abweichungen abgesehen, sind im Herbar zwei Typen vertreten: ein dünnstengliger (Stengeldurchmesser 1,5 bis 2 mm) und ein dickstengliger (4 mm). Der erstere liegt in guter Vollständigkeit (14 Herbarnummern) vor und bildet, wo nichts anderes erwähnt wird,

das Objekt der folgenden Beschreibung. Zu ihm gehören auch die im Gewächshaus aus Samen gezogenen Jungpflanzen.

a) Die Keimung und die Entwicklung des Primärsprosses

Der Verlauf der Keimung ist derselbe wie bei *L. pauperum* (S. 154). Der spreitenlosen Coleoptile folgen mehrere Primärblätter in 1/2-Stellung. An einem Primärsproß wurden folgende Längen gemessen: 1. Blatt: Scheide 5 mm, Spreite 77 mm; 2. Blatt: 10 mm/142 mm; 3. Blatt: 16 mm/196 mm; 4. Blatt: 22 mm/190 mm; 5. Blatt: 26 mm/259 mm; 6. Blatt: 31 mm/254 mm; 7. Blatt: noch nicht fertig entwickelt; seine Spreite ragt 42 mm aus der Scheide des sechsten. Über dem Ansatz die-

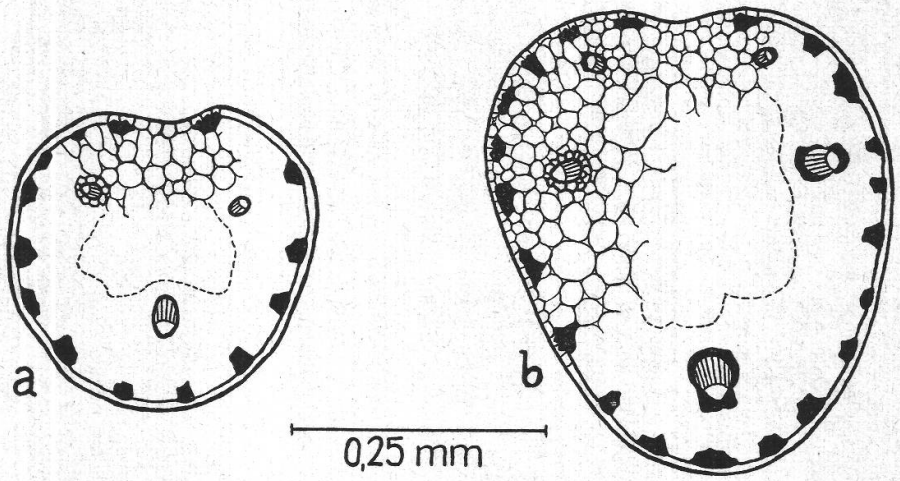


Abbildung 29
Lepidosperma perteres C. B. Clarke
Querschnitte durch die Spreite *a:* eines ersten, *b:* eines späteren Primärblattes

ses Blattes streckt sich die Achse zu einem langen Schaft, der an seinem Ende in das kurzspreitige Tragblatt des Blütenstandes ausläuft. Fertile Blüten trägt die Primärachse in der Regel noch keine [1].

Mit zunehmender Größe der aufeinanderfolgenden Primärblätter nimmt auch die Querschnittsfläche zu. Bemerkenswert ist aber vor allem die Wandlung, welche die *Spreitenform* dabei erfährt. Das erste Primärblatt (Abb. 29 *a*) besitzt eine nahezu drehrunde Spreite von zirka 1/3 mm Durchmesser mit einer Adaxialrinne. Die folgenden erfahren demgegenüber eine von Blatt zu Blatt zunehmende seitliche Abflachung, die zu eigentlicher *Schwertform* führt (Abb. 29 *b* und 30 *a*). Diese Spreiten haben einen transversalen Durchmesser von 1/2 bis 1 mm und einen adaxial-abaxialen von 2 bis 3 mm. Die bei den Spreiten der ersten zwei

[1] Das *Wachstum* ist *äußerst langsam:* Diese Primärsprosse brauchten im Warmhaus des Botanischen Gartens mehr als zwei Jahre, bis sie fertig entwickelt waren!

bis drei Blätter noch sichtbare adaxiale Rinne (Abb. 29 *a* und *b*) fehlt den folgenden; an ihrer Stelle findet sich eine konvexe, stumpfe Kante (Abb. 30 *a*).

b) Die ersten Folgesprosse

Sie sind den Primärsprossen sehr ähnlich, indem auch sie eine Anzahl Laubblätter mit wohlentwickelten Spreiten und am Ende einen

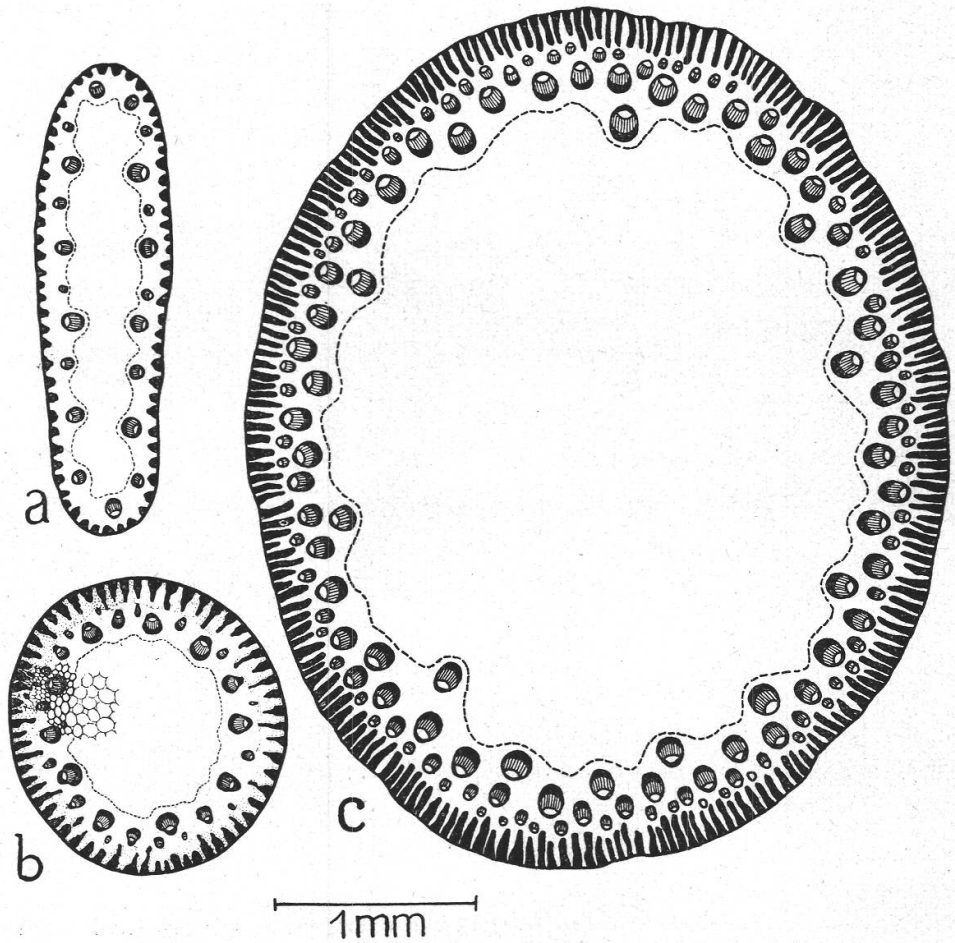


Abbildung 30
Lepidosperma perteres C. B. Clarke
Querschnitte:
a) durch eine größere Blattspreite einer Jungpflanze. Adaxialseite oben;
b) durch einen Stengel einer älteren, blattspreitenlosen Pflanze (Hürl. NC 837);
c) durch einen Stengel einer älteren, blattspreitenlosen Pflanze (Guill. u. Baum. NC 12 368, «dickstenglige Form»)

Infloreszenzschaft ausbilden. An ihrer Basis aber sind die auf das Vorblatt folgenden ersten drei Blätter auf Niederblattscheiden reduziert, deren Spreiten rudimentär sind (z. B. am ersten Folgesproß der oben beschriebenen Pflanze: 1. Blatt: Scheide 6 mm, Spreite 1,5 mm; 2. Blatt: 12 mm/2,5 mm; 3. Blatt: 28 mm/9 mm; dagegen 4. Blatt: Spreite noch

nicht fertig entwickelt, länger als 150 mm). Sämtliche *Blattspreiten* sind schwertförmig, d. h. seitlich abgeplattet, und besitzen keine adaxiale Rinne. Auch die *Stengel* sind zweischneidig.

Anders als bei *L. pauperum,* wo die laubblatttragende Jugendform nur auf die allerersten Sprosse beschränkt bleibt, bildet die hier betrachtete Art eine größere Zahl solcher mit Laubblättern versehener Sprosse (Guill. u. Baum. NC 10 699, 10 700, 11 411; Hürl. NC 240, 1734). Gleichwohl stellen auch diese nur ein vorübergehendes Stadium dar, das vom endgültigen, blattspreitenlosen abgelöst wird.

c) Die späteren Folgesprosse

Sie tragen am Grunde wenige schwarzbraune Blattscheiden mit kurzen Spreitenrudimenten. Die schaftartigen Stengel endigen in einer Infloreszenz. Sie sind drehrund, im Gegensatz zu denjenigen der belaubten Sprosse, welche, den Blattspreiten ähnlich, stark seitlich zusammengedrückt und zweischneidig sind. Ihr Durchmesser beträgt beispielsweise bei Guill. u. Baum. NC 11 547 2,40 mm (trocken 2,0 mm) bei einer Länge von 40 bis 70 cm; die viel längeren Stengel (150 cm) von Hürl. NC 837 (Abb. 41) dagegen sind nur 1,45 mm (trocken 1,2 mm) dick.

Von der *dickstengligen Form* liegen die Herbarnummern Guill. u. Baum. NC 12 368, Baum. 14 364 und Hürl. 1503 vor. Die Stengelschäfte sind bei 3,5 bis 5 mm Durchmesser (trocken) (Querschnitt Abb. 30 *c*) 120 bis 150 cm hoch. Ihre Basis wird von Blättern umhüllt: 1. Blatt: Scheide 24 mm, Spreite 0 mm; 2. Blatt: 30 mm/3 mm; 3. Blatt: 56 mm/7 mm; 4. Blatt: 117 mm/37 mm. Das beim vierten Blatt noch recht lange, schwertförmige Spreitenrudiment deutet darauf hin, daß auch bei dieser Form in den jüngeren Stadien — welche im Untersuchungsmaterial fehlen — noch Blätter mit wohlentwickelten, schwertförmigen Spreiten zu finden wären, wie es bei der dünnstengligen Form der Fall ist.

d) Anatomie der Stengel

Anordnung und Bau der Gewebe sind gleich wie bei den Stengeln von *L. pauperum* (S. 156 bis 159). Unterschiede gegenüber dieser Art bestehen in quantitativer Hinsicht, indem die hier beschriebenen Stengel einen noch kräftigeren Bau zeigen als dort: Die periphere Zone festen Gewebes ist in der Regel dicker. Die subepidermalen Bastrippen stehen etwas enger und sind wenig schmäler (Abb. 30 *b* und *c*).

Die Epidermiszellen sind — abgesehen von den in zwei bis drei Längsreihen über den Bastrippen gelegenen Kieselkegelzellen — mit stärker verdickten Außenwänden versehen (9 μ bei Guill. u. Baum 11 408, 11 μ bei Guill. u. Baum. 11 547 und Hürl. 837). Dementsprechend ist das Zellumen klein (radialer Durchmesser bei Guill. u. Baum. 11 408 5 bis 6 μ, bei den andern 4,5 und 3,5 μ!). Die Cuticula ist 0,5 bis

1 μ dick. Auch die Radialwände sind beträchtlich stärker als bei *L. pauperum;* sie messen im peripheren Teil 3 bis 4 μ.

Die Kieselkegelzellen der Epidermis und die Spaltöffnungen zeigen keine wesentlichen Unterschiede zur vorhergehenden Art.

Das Assimilationsgewebe besteht ebenfalls aus wenig radial gestreckten Zellen, welche im Tangentialschnitt kreisförmig erscheinen. Die Atemhöhlen stellen sich in solchen Schnitten als rhombische, geräumige Gewebelücken dar. Weitere Luftspalten zwischen den Palisadenzellen sind gut sichtbar.

Das lufthaltige Mark aus kugeligen, großen Zellen erscheint im Längsschnitt septiert. Infolge der Zusammenziehung beim Eintrocknen bilden sich pro Millimeter Stengellänge etwa drei bis sechs solcher Markzellscheibchen.

Die verschiedenen untersuchten Exemplare, inbegriffen solche der «dickstengligen Form», entsprechen einander in ihrem Aufbau weitgehend. Die beträchtlichen Unterschiede in der Größe sind aus dem Vergleich der Abbildungen 30 *b* und 30 *c* ersichtlich.

e) Der anatomische Bau der Laubblattspreiten

Die *Primärblätter* (Abb. 29 *a, b*) gleichen denjenigen von *L. pauperum* (Abb. 25). Auch hier ist eine von zwei Baststrängen umrahmte, eingesenkte, leitbündelfreie adaxiale Zone ausgebildet, welche bei den *späteren Blättern* verschwindet. — Diese weichen von jenen der vorgenannten Art im wesentlichen nur durch ihre bilaterale Abflachung der Spreiten ab.

Abgesehen von der Querschnittform stimmt der anatomische Aufbau mit demjenigen in den Stengeln überein, mit der Einschränkung, daß wiederum alle mechanisch wirksamen Einrichtungen etwas schwächer ausgebildet sind. Am wenigsten betrifft das noch die Epidermisaußenwand, welche bei Exemplaren aus Neukaledonien 8 bis 10 μ Dicke erreicht. Stärker sind die Unterschiede in der Zahl der Leitbündel und der Größe der Bastverstärkungen.

Die Gewächshausexemplare (Bot. Garten Zürich Nr. 6/51) sind in jeder Hinsicht deutlich schwächer gebaut. Am auffälligsten ist bei ihnen das Fehlen von *Gerbstoff*zellen. Solche sind in den neukaledonischen Exemplaren in Stengeln und Blättern im Assimilationsgewebe und unmittelbar dahinter sehr zahlreich.

3. Lepidosperma chinense Nees
(Subgen. *Eu-Lepidosperma* Kückenthal)

Diese in Südchina und Indochina verbreitete Art ist in den Grundzügen gleich gebaut wie die oben beschriebenen Arten dieser Gattung: Wenige zweizeilig angeordnete Laubblätter umschließen mit ihren Scheiden die Basis eines 50 bis 90 cm hohen Schaftes, der über einem kleinen

Tragblatt in einer Infloreszenz endigt. Ihre 3 bis 8 cm langen Blattscheiden sind auf der Adaxialseite durch eine Ligula von den 25 bis 60 cm langen, spießförmigen Blattspreiten abgegrenzt. Auf diesen begleiten zwei links und rechts von der Ligula entspringende, scharfe Kanten eine adaxiale Rinne, welche nach oben zu rasch seichter wird. Indem auch die Kanten sich runden und verschwinden, ist wenige Zentimeter über der Ligula nichts mehr von der genannten Struktur zu sehen. Diese rinnenförmig eingesenkte Gewebepartie ist anatomisch gleich gebaut wie das übrige Blattspreitengewebe, indem sie mit Leitbündeln und subepidermalen Bastrippen ausgestattet ist.

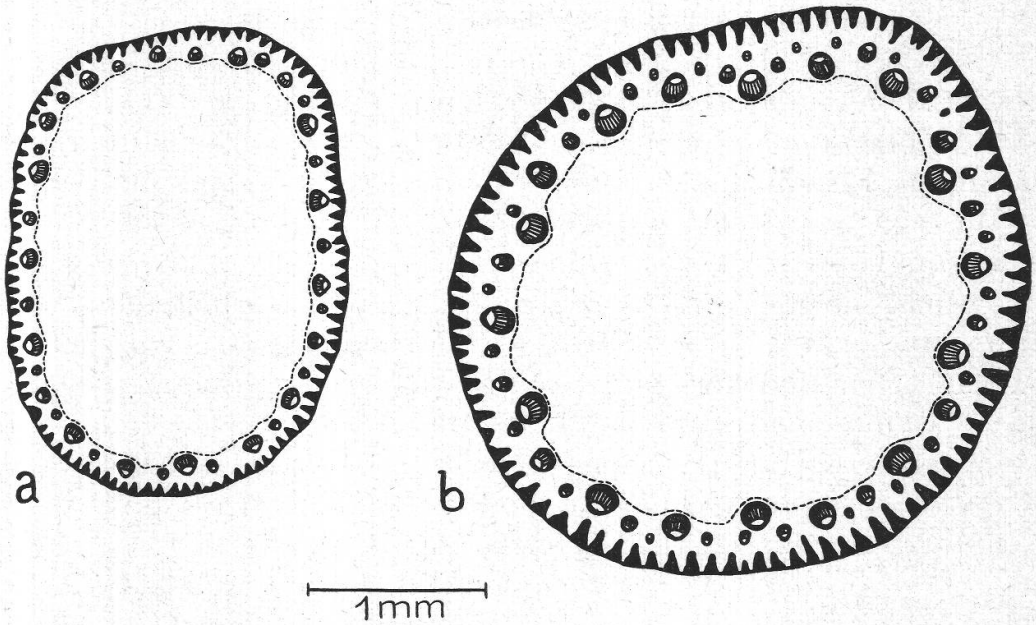


Abbildung 31
Lepidosperma chinense Nees
a) Querschnitt durch eine Blattspreite. Adaxialseite oben. (Herb. Lingnan Univ. Nr. 16 503);
b) Querschnitt durch einen sehr kräftigen Stengel (Herb. Lingnan Univ., Nr. 21 191)

Der anatomische Aufbau von Blättern und Stengeln ist der gleiche wie bei *L. pauperum* und *L. perteres*. So besteht beispielsweise auch das Mark aus ähnlich großen, kugeligen, dünnwandigen Zellen. Die Blattspreiten stellen wie die Stengel weitlumige Röhren dar (Querschnitte Abb. 31*a* und 31*b*). Trotz der geringen Wandstärke sind diese Organe recht robust. Die Annäherung der Blattspreiten an die Stengel ist auffallend. Die letzteren sind zwar deutlich stärker, doch kommt der Unterschied beim Vergleich der beiden Abbildungen mehr zur Geltung, als er wirklich ist, indem Abbildung 31*b* den Querschnitt durch einen besonders kräftigen Stengel darstellt. Gewöhnlich sind diese nur wenig dicker als die Blattspreiten.

Eine Rückbildung der Blattspreiten, wie sie bei den Arten des Subgenus *Cladiopsis* im Lauf der Individualentwicklung eintritt, ist an keiner der acht Herbarnummern des Zürcher Botanischen Museums zu beobachten.

Mit ihren vertikalstehenden, 2 bis 3 mm dicken, grundständigen, zylindrischen Assimilationsorganen ist *L. chinense* wohl diejenige *Lepidosperma*-Art, welche die größte Habitusähnlichkeit mit den *Junci genuini* aufweist.

4. Lepidosperma, weitere Arten und Übersicht

a) Charakteristische Merkmale der Vegetationsorgane

G. Kükenthal (1941) stellt fest, daß die Gattung *Lepidosperma* eine der «einheitlichsten und natürlichsten der ganzen Familie» darstelle. Nicht nur im Blütenbereich, sondern auch bezüglich der Vegetationsorgane besteht gute Übereinstimmung in Bauplan und Anatomie.

Im folgenden sollen wenige, der ganzen Gattung eigene Merkmale des morphologischen Aufbaues herausgegriffen werden, diejenigen nämlich, welche unseres Erachtens Grundlage und Vorbedingung für die Herausbildung einer «binsenartigen» Erscheinungsform darstellen.

Alle Arten sind horstbildende, perennierende Kräuter, deren sämtliche *Laubblätter grundständig* sind. Die infloreszenztragenden Stengel bestehen bis zum meist kleinen untersten Tragblatt des Blütenstandes aus einem einzigen, langen Internodium *(Schaft!)*. Sie sind drehrund (*L. pauperum* Kükenthal, *L. perteres* C. B. Clarke z. T., *L. chinense* Nees, *L. flexuosum* R. Br., *L. carphoides* F. v. M., *L. Forsythii* A. A. Hamilton u. a.), vierkantig (*L. australe*) oder zweikantig bis flächenhaft zweischneidig (Sekt. *Ancipita* Kükenthal, *L. perteres* C. B. Clarke, Jugendform). Sie führen stets reichlich Blattgrün.

Die in der Gattung verbreitete Tendenz zur *Verkümmerung der Blattspreiten* im Lauf der Ontogenese hat zur Folge, daß die Stengel an älteren Pflanzen verschiedener Arten die hauptsächlichen (*L. flexuosum* R. Br., *L. Neesii* Kth., *L. carphoides* F. v. M., *L. australe* Hook. f.), oft die alleinigen Assimilationsorgane sind (*L. pauperum* Kükenthal, *L. perteres* C. B. Clarke und *L. Forsythii* A. A. Hamilton).

Die *Laubblätter* sind in Scheide und Spreite gegliedert. Die Grenzstelle der beiden Abschnitte wird auf der Adaxialseite oft durch eine deutliche Ligula markiert. Die *Blattspreite* ist in ihrer Form und Ausbildung sehr mannigfaltig: kreisförmigen Querschnitt besitzen u. a. die Spreiten von *L. pauperum, L. chinense, L. flexuosum* R. Br. und *L. carphoides* F. v. M. Ungefähr kreisförmig bis rhombisch-vierkantig ist der Schnitt durch die Spreite von *L. australe* Hook. f. Bei *L. Neesii* Kth. (J. H. Camfield 8.2.1903) ist dieses Organ drehrund; an dessen Adaxialseite zieht jedoch eine scharf umgrenzte, eingesenkte Oberseitenrinne

bis zur Blattspitze. Sämtliche Vertreter der Sekt. *Ancipita* besitzen bilateral abgeflachte, schwertförmige Spreiten (beschrieben und abgebildet bei Chermezon, 1928 und 1929). Auch Arten anderer Gruppen zeigen solche Spreitenform (*L. lineare* R. Br., *L. tortuosum* F. v. M., *L. perteres* C. B. Clarke u. a.), und selbst bei allen rundblättrigen Arten ist die Tendenz zu seitlicher Abflachung zu beobachten (*L. pauperum*, S. 158, und *L. chinense*, Abb. 31 *a*). Eine sonderbare Abwandlung der Schwertform stellt die vierkantige Spreite von *L. quadrangulata* A. A. Hamilton (J. L. Boorman, 11.1915, Australien) dar.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Blattbildungen sind bauplanmäßig nicht so groß, wie es den Anschein hat. Allen Blättern der Gattung ist gemeinsam, daß die bei den Cyperaceen sonst übliche Differenzierung der Spreite in adaxiale Ober- und abaxiale Unterseite kaum zu erkennen ist. Sowohl bei den Rundblättern von *L. chinense* und *L. pauperum* als auch den Schwertblättern der *Ancipita* ist die ganze Oberfläche des Organs ringsum gleich ausgebildet; mit andern Worten, es sind sogenannte *unifaziale Organe*. Dieser Begriff umfaßt die Vielfalt der Spreitenbildungen in der Gattung *Lepidosperma* recht gut.

Indessen sind auch die *Beziehungen zur dorsoventralen (bifazialen) Spreitenform* vorhanden und fehlen kaum bei einer Art. Es sei an die Primärblätter von *L. pauperum* (Abb. 25) und *L. perteres* (Abb. 29 *a* und *b*) erinnert, ferner an die Oberseitenrinne der Blattspreiten von *L. Neesii* Kth. Auch bei allen andern untersuchten rundblättrigen Arten ist über der Ligula eine rinnenförmige Einsenkung in der Spreite zu sehen, welche aber wenige Zentimeter distal undeutlich wird, sich ausrundet und sich nicht mehr von der übrigen Blattfläche unterscheidet. Bei den schwertblättrigen Arten, wo die sog. Bauchkante der Achse zugekehrt ist, ist in der Partie unmittelbar über der Ligula die Kante doppelt und schließt eine kurze adaxiale Rinne ein, die dann durch einseitiges Einlaufen in einer Seitenfläche verschwindet (*L. perplanum* Guillaumin, Baum. NC 13 496; *L. concavum* R. Br. u. a.).

Diese konstant vorkommenden, wenn auch meist kümmerlichen Anzeichen einer Differenzierung in Blattober- und -unterseite stellen die Verbindung zwischen den unifazialen Spreitenformen von *Lepidosperma* mit den dorsoventral-bifazialen der meisten andern Cyperaceen her. Die Erfahrung, daß in der Stammesgeschichte Rudimente ein vergangenes Stadium, nicht eine zukünftige Entwicklung anzeigen (vgl. Buxbaum, S. 43), läßt hier überdies vermuten, daß die Unifazialität der Spreiten sich organphyletisch von bifazialen Formen ableitet. Das wird für *L. pauperum* und *L. perteres* nahezu zur Gewißheit, wenn man ihre Ontogenese betrachtet: Die Spreiten der Primärblätter sind bifazial; die Unifazialität stellt sich erst im Laufe der Blattfolge allmählich ein.

Eine Eigenheit sozusagen aller *Lepidosperma*-Arten, auf die besonders hingewiesen werden muß, ist die *Annäherung zwischen Stengeln*

und Blattspreiten in Habitus und Anatomie (vgl. Kükenthal, 1941): Sind die infloreszenztragenden Schäfte rund, so sind es auch die Blattspreiten (*L. pauperum; L. carphoides, L. chinense*); sind die Blätter schwertförmig, so sind die Stengel zweischneidig flach (Sekt. *Ancipita, Intermedia* u. a.). Rinnen, welche den Stengel auszeichnen, finden sich auch an den Blättern (*L. pauperum, L. flexuosum, L. angustatum* R. Br.). *L. perteres* zeigt (wie schon auf S. 163 erwähnt) zwei Stengelformen: Die Jungpflanzen mit schwertförmigen Laubblättern bilden zweischneidige, flache, die späteren, laubblattlosen Sprosse drehrunde Stengel! — Soweit die Objekte daraufhin untersucht sind, kann auch eine weitgehende *anatomische* Annäherung zwischen Stengel und Blattspreite festgestellt werden. Unterschiede bestehen darin, daß die Stengel stets etwas dicker, bei den schwertförmigen Arten weniger abgeflacht sind. Die Zahl und Stärke der Leitbündel und mechanischen Gewebestränge ist im Stengel größer.

b) Die Erscheinungsformen

Die Gattung *Lepidosperma* ist zwar bauplanmäßig einheitlich: das Habitusbild ihrer Arten ist gleichwohl recht mannigfaltig. Die drei auffallendsten Typen sind diejenigen mit *binsenförmigen* (*L. chinense, L. pauperum* u. a.), die mit *schwertförmigen* (Sekt. *Ancipita* u. a.) und diejenigen mit *borstenförmigen* Assimilationsorganen (*L. flexuosum, L. carphoides, L. Neesii* u. a.).

Die oben dargestellten Gattungseigenschaften (basalstehende, um einen grünen, schaftartigen Stengel gruppierte Blätter mit mehr oder weniger unifazialen, den Stengeln in Habitus und Anatomie angeglichenen Spreiten), die als Voraussetzung für die Entwicklung einer Binsenform in dieser Gattung gelten dürfen, lassen also die Herausbildung ganz verschiedener Wuchsformen zu, von denen eine die Binsenform ist.

5. *Cladium articulatum R. Br.*

Diese in Australien, Neuseeland, Neukaledonien und auf den Neuhebriden vorkommende Art ist ein perennierendes Kraut von 1 bis 2 m Höhe. Aus einem Rhizom entspringen infloreszenztragende Stengel von 3 bis 8 mm Durchmesser, welche, abgesehen von den Tragblättern des Blütenstandes, nur an ihrer Basis Blätter tragen: Auf wenige, fast spreitenlose Niederblätter folgen ein bis zwei Laubblätter.

Die Längenmaße der Teile eines Sprosses sind beispielsweise folgende (J. H. Camfield, Botany Bay, NSW, Australien, 10.1898):

1. Niederblatt: Scheide 15 mm, Spreite 0,0 mm
2. Niederblatt: Scheide 63 mm, Spreite 0,5 mm
3. Niederblatt: Scheide 131 mm, Spreite 1 mm
Laubblatt: Scheide 77 mm, Spreite 928 mm
Stengel: 1. Internodium über dem Laubblatt 460 mm

1. Tragblatt: Scheide 72 mm, Spreite: wenige cm (abgebrochen)	
Stengel: 2. Internodium über dem Laubblatt	210 mm
Stengel: 3. Internodium über dem Laubblatt	85 mm
Restliche Länge der Infloreszenz	140 mm
Gesamtlänge des Sprosses	895 mm

Die *Laubblätter* bestehen aus einer langen, dem nächstinneren Organ eng anliegenden Scheide und einer kreiszylindrischen, am Ende in eine schlanke Spitze auslaufenden Spreite. Wie bei *Juncus acutus* und *J. maritimus* (vgl. S. 133) beginnt die Abaxialseite der Scheide schon weit unten Spreitenstruktur anzunehmen, während sich die adaxiale Scheidenrinne gegen oben nur langsam verschmälert, um schließlich durch mediane Vereinigung der Scheidenränder ihr Ende zu finden. Eine

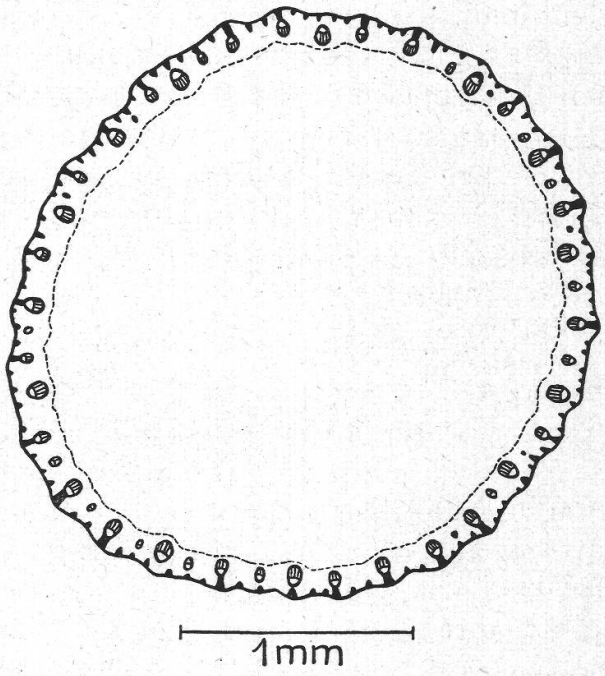


Abbildung 32
Cladium articulatum R. Br.
Querschnitt durch die mittlere Partie einer Blattspreite
(J. H. Camfield, 10.1898, Botany Bay, NSW, Austral.)

Ligula ist nicht festzustellen. Oberhalb dieser Stelle ist die Spreite drehrund; bei Herbarexemplaren kann man gelegentlich eine kurze, adaxiale, rinnenförmige Einsenkung beobachten.

Der *anatomische Aufbau der Blattspreiten* stimmt im wesentlichen mit dem der untersuchten rundspreitigen *Lepidosperma*-Arten überein. Ein Unterschied besteht darin, daß bei dieser und allen andern Arten der Gattung *Cladium,* die hier untersucht worden sind, einzelne größere Leitbündel durch subepidermale Bastsränge direkt mit der Epidermis verbunden sind, was bei keiner *Lepidosperma*-Art beobachtet werden konnte.

Die zylindrischen Blattspreiten, die wie bei den beschriebenen *Juncus*- und *Lepidosperma*-Arten Röhrenbau zeigen, sind im Verhältnis

zu ihrer Größe (2,5 bis 6 mm Durchmesser bei über 1 m Länge) auffallend dünnwandig. Im Fall von Abbildung 32 nimmt die lufterfüllte zentrale Markhöhle allein zirka 79 % des Organvolumens ein. Diese Blätter würden wohl kaum ihr eigenes Gewicht tragen können, wären nicht zusätzliche mechanische Verstärkungen in Form von Querscheidewänden (Diaphragmen) vorhanden, welche das Marklumen der Blätter in Abständen von 6 bis 20 mm durchsetzen.

Im Laubblatt des oben ausgemessenen Sprosses wurden die verschiedenen Gewebe im Detail untersucht:

Epidermis: Die gewöhnlichen Epidermiszellen (Langzellen nach Pfeiffer) sind 12 bis 15 μ tief, davon ihre Außenwände 7 bis 8 μ (inbegriffen die sehr dünne Cuticula); die gewellten radialen Zellwandungen sind außen 2,5 bis 3 μ dick. Von der Fläche betrachtet, sind die Zellen quadratisch bis rechteckig (dreimal länger als breit). Kieselkegelzellen über subepidermalem Bast sind nur spärlich vorhanden; die normalen Langzellen mit verdickter Außenwand wiegen auch hier vor. Die Spaltöffnungen (Länge des Zellkomplexes zirka 30 μ, Breite zirka 19 μ) sind wie bei *Lepidosperma perteres* und *pauperum* nach dem Gramineen-Typ gebaut (vgl. S. 159). Ihre und die Anordnung der übrigen Epidermiszellen stimmt fast völlig mit derjenigen von *Lepidosperma pauperum* überein.

Die *subepidermalen Baststränge* sind recht schwach (12 bis 20 μ breit, zirka 15 μ tief).

Das *Assimilationsgewebe* stellt eine 35 bis 50 μ tiefe Zone dar. Soweit an den geschrumpften, aus Herbarmaterial gewonnenen Präparaten festzustellen ist, besteht es aus radial gestreckten, etwas breiteren als hohen Zellen von rund 10 μ mittlerem Durchmesser. Zwischen den Zellen befinden sich reichlich Luftspalten; die Zellabstände sind in vertikaler Richtung (im Längs- und Tangentialschnitt zu sehen) größer als in horizontaler (Querschnitt), was wohl gleich wie bei *Juncus* (S. 120) auf das starke Längenstreckungswachstum dieses Organs zurückzuführen ist. Das Assimilationsgewebe ist besonders in den tieferen Schichten mit vielen *Gerbstoffzellen* durchsetzt (600 bis 700 pro mm² Blattoberfläche; Durchmesser zirka 20 μ).

Die *Leitbündel* bilden, eingebettet in ein Parenchym aus großen, wenig längsgestreckten Zellen, einen Ring innerhalb der Assimilationszone. Sie stehen in einer Reihe in Abständen von 110 bis 200 μ und besitzen radiale Durchmesser von gegen 90 μ. Ihre mechanische Verstärkung ist schwach. Sie besteht aus einem aus großlumigen Bastzellen gebildeten Ring, der auf den Seiten ein-, gegen außen zwei-, gegen innen dreireihig ist. Die außen an diese Bastfasern angrenzenden Zellen enthalten größtenteils *Kieselkegel,* und zwar oft statt eines einzigen, großen eine oder zwei Gruppen kleinerer Kegel.

Innen schließt sich der *zentrale Markraum* an, dessen sehr lockeres Gewebe geschrumpft ist und in Form einzelner Fetzen an der Wand hängt.

Die *Diaphragmen* sind zähe Gewebescheibchen, welche den Markraum senkrecht zur Blattlängsachse durchsetzen und so das Organ aussteifen. An Herbarpflanzen treten sie als äußerlich vorspringende Ringe in Erscheinung (Artname: «articulatum»!). Sie bestehen aus verflochtenen Leitelementen, begleitet von Bastfasern, Kieselkegelzellen und kleinzelligem Asterenchym. Sie sind siebartig durchbrochen und an diesen Stellen durchlässig für Luft.

Anatomie eines infloreszenztragenden Stengels: (St. Johns Lake, Auckland, Neuseeland, leg. W. Petrie): Querschnitt kreisförmig; Durchmesser 4,0 mm. Die «Röhrenwandung» ist absolut und relativ viel stärker als beim Blatt; sie ist nämlich 430 bis 500 μ dick. Dementsprechend nimmt der zentrale, lufterfüllte Markraum nur 57 % des Organvolumens ein (beim Blatt 79 %). Die aussteifenden Diaphragmen dagegen sind weniger zahlreich und stehen in Abständen von 25 bis 40 mm (gegenüber 6 bis 20 mm beim Blatt).

Epidermis: Die Langzellen sind 15 μ tief; davon fallen auf die Außenwand mit der dünnen Cuticula 10 bis 12 μ; das Lumen ist also nur 3 bis 5 μ tief. Die Zellen sind 11 bis 15 μ breit und 15 bis 65 μ lang. Die wellig verbogenen radialen Zellwände sind außen 5 μ dick. — In den Stengeln ist im Unterschied zu den Blättern noch eine neue Zellsorte zu finden: Länge zirka 38 μ, Breite $\pm$ 25 μ, Tiefe 27 μ, radiale Wanddicke 9 bis 10 μ. Diese äußerst dickwandigen Zellen liegen in Abständen von 0,3 mm über subepidermalem Bast. Sie ragen über die Epidermisoberfläche hinaus.

Die *subepidermalen Bastrippen* messen auf dem Querschnitt zirka 50mal 50 μ, sind also rund zehnmal stärker als im oben beschriebenen Blatt.

Die Zone des *Assimilationsgewebes* scheint dünner zu sein als im Blatt; sie ist in den Herbarpflanzen auf eine Schicht von 20 μ Dicke geschrumpft. Dagegen ist die *Leitbündelzone* 300 bis 400 μ tief. Zwei Reihen von Gefäßbündeln liegen in farblosem Parenchym großer, etwas längsgestreckter Zellen (20 bis 60 μ Durchmesser), deren Wandungen 1 bis 1,5 μ dick sind. Die Bastverstärkungen der Leitbündel sind mächtig entwickelt (z. B. Leitbündel radial 142 μ, dazu Bastsicheln über Leptom 73 μ, über Hadrom 55 μ!).

Von der genannten Parenchymschicht ist das viel zartere *Markgewebe* deutlich getrennt. Es ist nur noch in einzelnen Fetzen vorhanden.

Im Vergleich zur Blattspreite ist also der Stengel bedeutend kräftiger gebaut, was seiner Funktion als Träger der Infloreszenz entspricht. Hinsichtlich der Gewebeanordnung dagegen stimmen Stengel und Blattspreite miteinander überein.

In Habitus und Aufbau gleicht *Cladium articulatum* in auffallendem Maße *Juncus*-Arten aus den Sektionen *subnodulosi* und *septati* (vgl. S. 134 bis 138). Die Übereinstimmung besteht, abgesehen von der Rundform und der Stellung der Blätter, vor allem in der gleichen Art mechanischer Verstärkung (dünnwandiger Rohre, ausgesteift durch Diaphragmen). *Cl. articulatum* steht zu den beschriebenen *Lepidosperma*-Arten in analogem Gegensatz wie die oben genannten *Juncus*-Sektionen zu den *Junci genuini:* Diese, wie *Lepidosperma,* erreichen die Festigkeit ihrer Assimilationsorgane durch Versteifung der Wände, nicht durch Diaphragmen.

Jugendformen von *Cl. articulatum* sind leider unbekannt. Wir wissen gar nichts über einen Formwandel im Laufe der Ontogenese. Eine Reduktion der Laubblätter, wie sie bei *Lepidosperma pauperum* und *L. perteres* zu sehen ist, findet wahrscheinlich nicht statt, denn alle untersuchten Herbarpflanzen besitzen wohlentwickelte Laubblätter.

6. Cladium rubiginosum (Solander) Domin

Diese von Neuseeland, Australien, Neukaledonien, Neuguinea bis Japan verbreitete Art ist ein perennierendes Kraut von 30 bis 120 cm Höhe [1]. Ein aus dem Rhizom entspringender, robuster Luftsproß (Hürl. NC 1915), der für die Art typisch ist, zeigt folgenden *morphologischen Aufbau:*

Abgestorbene Niederblattscheiden umhüllen die Basis von vier distich stehenden Laubblättern von 25 bis 33 cm Scheiden- und zirka 1 m Spreitenlänge. Aus ihrer Mitte erhebt sich der Stengel von 120 cm Länge und zirka 3 mm Durchmesser. Er trägt etwa in der Mitte ein kurzspreitiges Blatt und endet in einer langen, lockeren Infloreszenz.

Die Blattscheiden sind unten geschlossen. Sie laufen wie bei *Cl. articulatum* oder *Juncus maritimus* in eine lange, sehr schmale Rinne aus. An ihrem distalen Ende finden sich ebenfalls weder Scheidenöhrchen noch eine Ligula.

Die Blattspreiten sind unifazial. Ihre Querschnittsform ist meist oval, wobei der transversale Durchmesser kleiner ist als der adaxial-abaxiale (Abb. 33). Oft kommen auch nahezu kreisrunde oder schief-abgeplattete Spreiten vor.

Die äußere Form, die vertikale Stellung und die größtenteils basale Insertion der Laubblätter verleihen *Cl. rubiginosum* Binsenhabitus. Diese Art gleicht somit äußerlich *Cl. articulatum.*

---

[1] Die Beschreibung bezieht sich auf Pflanzenmaterial, das H. Hürlimann am 16.9.51 in Oubatche, Neukaledonien, gesammelt und in Spiritus konserviert hat, außerdem auch auf Herbarmaterial gleicher Herkunft (Hürl. NC Nr. 1915, ferner Baum. Nr. 5582 und Baum. Nr. 15 119). Außerdem wurden Exemplare aus Australien und Neuseeland (Herb. generale des Bot. Museums, Zürich) untersucht. Abgesehen von den Dimensionen — die neukaledonischen Exemplare sind die größten —, sind die Unterschiede gering.

In *anatomischer Hinsicht* repräsentieren ihre Blattspreiten hingegen einen andern Bautyp (Abb. 33): Ihr Inneres ist nicht einfach wie in den meisten bisher betrachteten Fällen als durchgehende zentrale Markhöhle ausgebildet; es wird in der Längsrichtung von einer Anzahl der größten Leitbündel durchzogen, welche untereinander und mit der Peripherie durch parallel zur Längsachse stehende, einschichtige Zellplatten (in Abb. 33 die gestrichelt umrandeten Balken) verbunden sind. Diese bestehen aus ungefähr kugeligen, nicht längsgestreckten, festeren Zellen.

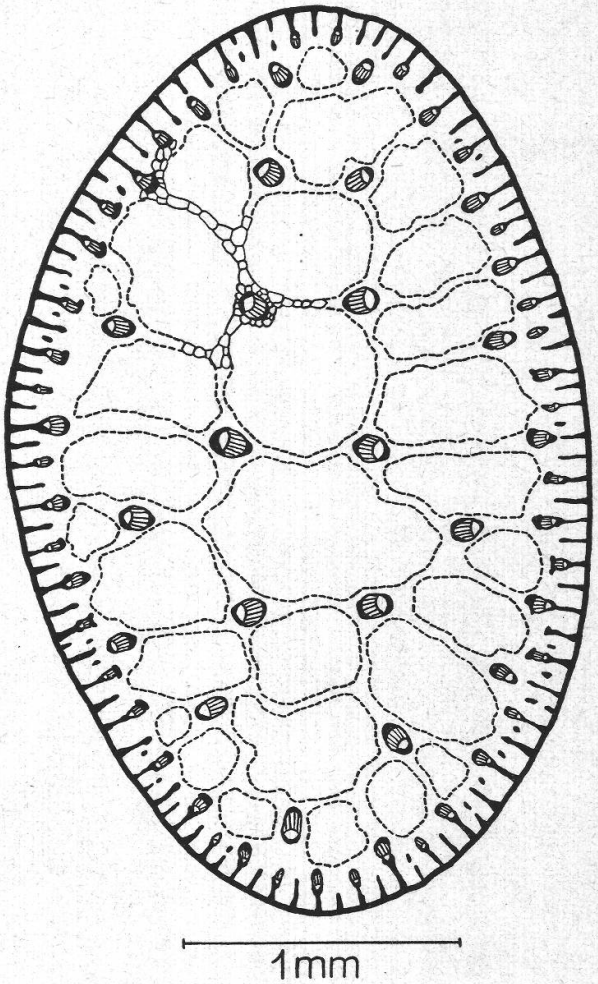


Abbildung 33
Cladium rubiginosum (Solander) Domin
Querschnitt durch die mittlere Partie einer Blattspreite; Adaxialseite oben

Die von diesen Platten umgrenzten Kammern enthalten Markgewebe von viel lockererer Struktur. Seine toten Zellen sind schmal und langgestreckt; oft sind sie kollabiert und zerrissen. Sie umgeben große Interzellulargänge. Das Mark der Blätter ist kein Asterenchym im bekannten Sinne, d. h. die Markzellkörper lösen sich nicht in Arme auf. Reihen von Zellen umgeben Interzellularlücken (Abb. 34). Aus diesem Gewebe differenzieren sich auch die genannten vertikalen Zellplatten, indem einzelne Zellreihen sich schon früh quer zur Längsachse des Blattes teilen und stärkere Wandungen erhalten, während das restliche Markgewebe stärker gedehnt wird und früher abstirbt.

Zur Aufteilung des Spreiteninnern in viele längslaufende Gänge kommt ferner eine Kammerung durch horizontale oder schiefgestellte Querwände. Diese treten aber nicht wie bei *Cladium articulatum* als Diaphragmen auf, die das ganze Blattinnere an einer Stelle durchsetzen, sondern sind harte Gewebescheibchen, die in verschiedener Höhe jeweils nur einen bis drei Längsgänge unterteilen. Sie folgen einander in mehreren Millimetern Abstand. Ihr anatomischer Bau und ihre Histogenese

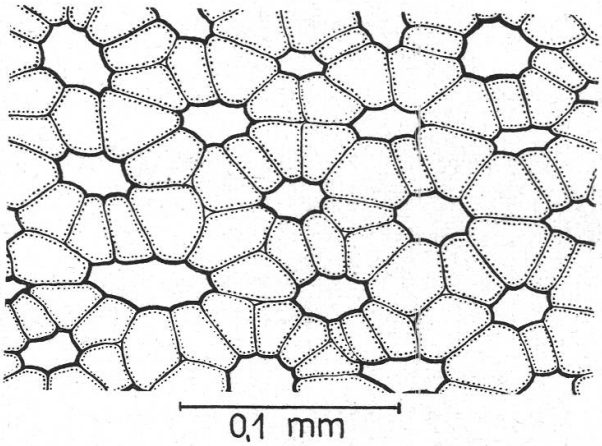
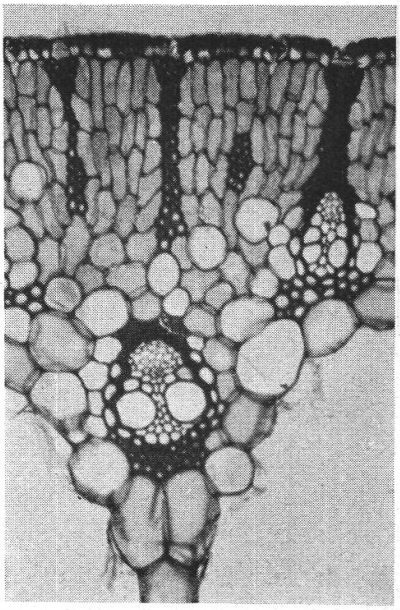


Abbildung 34
Cladium rubiginosum (Solander) Domin
Querschnitt durch das Mark an der Basis eines jungen Blattes. Die Markzellen (punktiert umrandet) umgeben Interzellularlücken



a

b

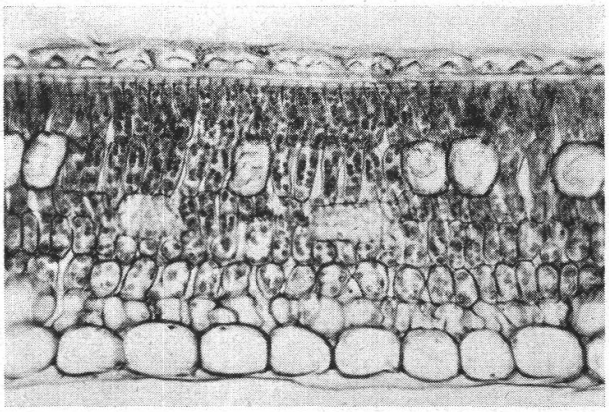


Abbildung 35
Cladium rubiginosum (Solander) Domin
a) Querschnitt durch die periphere Partie einer Blattspreite. Epidermis oben (252fach vergrößert).
b) Längsschnitt durch die periphere Partie einer Blattspreite. Epidermis (oben) mit Kieselkegelzellen. Im Assimilationsgewebe große Gerbstoffzellen. Eine Schicht großer, farbloser Zellen (unten) bildet die Abgrenzung gegen eine Markhöhle (168fach vergrößert)

sind recht kompliziert; im wesentlichen handelt es sich um folgendes: Die Leitbündel bilden reich verflochtene Anastomosen. Die Tracheidenstränge umgehen die Interzellulargänge des Markes. Diese bleiben als Luftlücken erhalten, sind aber dort mit einer lockeren Asterenchymmasse ausgefüllt.

Anordnung, Größe und Bau der Leitbündel und Bastelemente sind in den Abbildungen 35 *a* und *b* dargestellt.

Das Assimilationsgewebe (Abb. 35 *a, b*) besteht aus drei bis fünf Zellschichten, die in gleichartiger Ausbildung unter der ganzen Epidermis liegen. Es ist durch die subepidermalen Baststränge regelmäßig in schmale Streifen unterteilt. Seine Zellen haben die Gestalt von Kreiszylindern von 8 bis 12 μ Durchmesser, deren 25 bis 40 μ messende Längsachsen senkrecht zur Blattoberfläche stehen. Zwischen diesen verhältnismäßig dicht gestellten Zellen sind überall schmale Luftspalten sichtbar. Dieses Gewebe, das nach innen in isodiametrische, chlorophyllärmere Zellen übergeht, enthält zahlreiche Gerbstoffzellen; das sind kugelige Gebilde von 27 bis 35 μ Durchmesser und einem meist braunen Inhalt (Abb. 35 *b*).

Die Epidermis besteht aus verschiedenen längsgestreckten Zellen: Über jeder Bastrippe liegt eine Zeile Kieselkegelzellen (selten zwei) (Abb. 35 *b*). Ihre Radialwände sind innen gerade, an der Blattperipherie mit den Nachbarzellen stark verzahnt. — Die Langzellen sind etwas schmäler als die vorgenannten, sonst jedoch von ähnlichen Dimensionen. Ihre Radialwände sind 2,5 μ stark und wenig gewellt. Ihre Tiefe beträgt etwa 17 μ; die Außenwand ist 7 bis 8 μ dick. Die Cuticula ist sehr dünn.

Die Spaltöffnungen entsprechen dem Gramineentyp. Die ganzen ovalen Zellkomplexe (zwei Schließ- und zwei Nebenzellen) sind etwa 30 μ lang und 16 μ breit. Sie liegen in 4 bis 7 Vertikalreihen zwischen zwei Baststrängen. Sie sind so angeordnet, daß sie einander nie berühren. Ihre Dichte ist größer als bei *Cl. articulatum* (je 2 Messungen: *Cl. rubiginosum* 462 bzw. 498 pro mm^2; *Cl. articulatum* 256 bzw. 294 pro mm^2).

Der mehr oder weniger drehrunde *Stengel* ist wesentlich anders gebaut als die Blattspreiten. Eine breite, leitbündelführende Zone umgibt einen nicht gekammerten, leitbündelfreien Markraum. Da der Stengel großenteils von Blattscheiden eingehüllt ist, hat er an jenen Stellen kein Assimilationsgewebe; dieses ist auch in den belichteten Stengelteilen nur gering entwickelt. Leitbündel und Baststränge sind anders angeordnet als in der Spreite.

7. *Cladium teretifolium R. Br.*
(Ost- und Südaustralien, Tasmanien, Neuseeland)

Habitus und morphologischer Aufbau dieser Art stimmen mit *Cl. rubiginosum* im wesentlichen überein. Sie wird hier erwähnt, weil sie

sich im inneren Bau der äußerlich gleich geformten Blattspreiten unterscheidet: Wie der Querschnitt (Abb. 36) zeigt, ist das Spreiteninnere ebenfalls durch Gewebeplatten längs gekammert. Auch quer verlaufende Wände sind in ähnlicher Ausbildung vorhanden wie bei der vorgenannten Art. Hingegen fehlen selbst den stärksten Blättern markständige Leitbündel, während solche bei *Cl. rubiginosum* auch in den dünnsten, magersten Blättern vorhanden sind. (An diesem Merkmal lassen sich die beiden Arten sicher unterscheiden!)

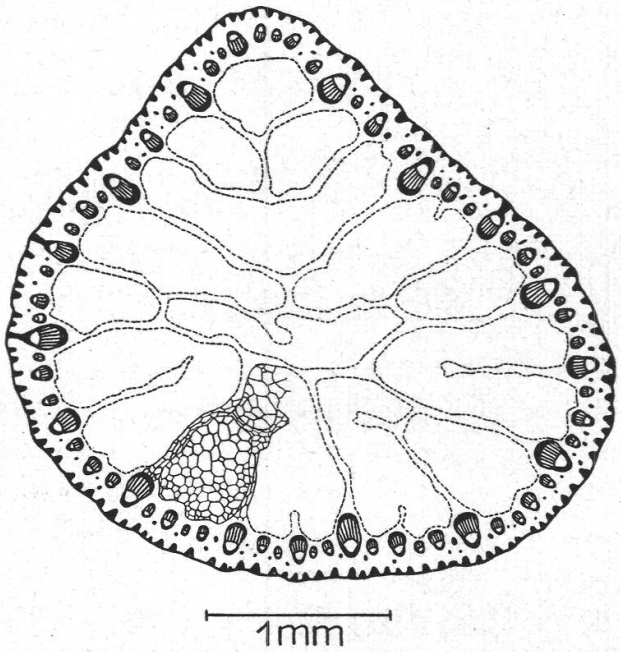


Abbildung 36
Cladium teretifolium R. Br.
Querschnitt durch eine Blattspreite einer sehr kräftigen Pflanze. Adaxialseite oben (Australien: Port Jackson District, leg. J. H. Camfield, Sept. 1898; distr. National Herbarium of New South Wales)

Jungpflanzen konnten weder bei dieser noch der vorangehenden Art untersucht werden.

8. Cladium acutum (Labill.) Poir.

Diese in Australien verbreitete Art steht ihrem morphologisch-anatomischem Bauplan nach *Cl. teretifolium* recht nahe. Die Unterschiede sind folgende: Geringere Größe (die grundständigen, vertikalstehenden Blätter erreichen etwa 30 cm Länge). Der abgeplattete, etwa 1 bis 1,5 mm breite, infloreszenztragende Stengel stellt einen Schaft dar, d. h. er trägt kein Blatt auf halber Höhe wie die beiden vorangehenden Arten. Das Tragblatt am Grunde der Infloreszenz dagegen ist wohl entwickelt; seine stengelähnliche Spreite von 1 bis 10 cm Länge steht in der Fortsetzungsrichtung des Schaftes.

Die Blätter sind stärker bilateral abgeplattet als zum Teil bei den vorangehenden zwei Arten. Oft sind sie um die Vertikalachse tordiert. Als typische Schwertblätter können sie jedoch noch nicht angesprochen werden.

Der anatomische Aufbau (Abb. 37) weicht in folgenden Punkten von dem der vorangehenden Art ab: Der lufthaltige Markraum ist relativ kleiner. Seine Kammern werden nicht von Querscheidewänden durchsetzt. Gegenüber *Cl. rubiginosum* fällt die geringe Zahl von Spaltöffnungen auf (zirka 100 pro mm², d. h. etwa fünfmal weniger). Über den schmaleren Streifen assimilierenden Gewebes fehlen sie meist ganz. — Die Bastverstärkungen sind sehr kräftig ausgebildet.

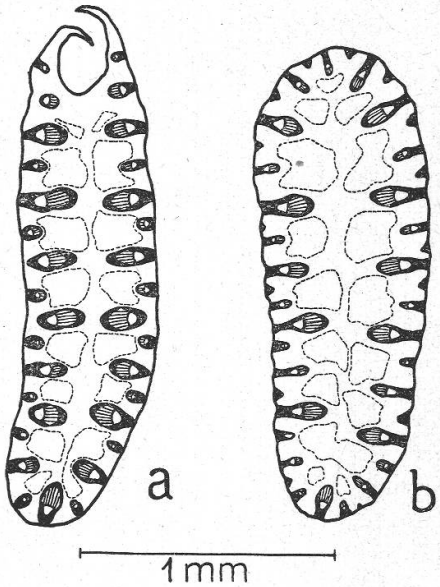


Abbildung 37
Cladium acutum (Labill.) Poir.
a) Querschnitt durch den oberen Teil einer Blattscheide (J. H. Camfield, Okt. 1908, Nat. Herb. New South Wales, Australien)
b) Querschnitt durch eine Blattspreite. Adaxialseite oben (Kneucker, Nr. 106, Australien)

9. *Cladium tenax (Hook. f.) Druce*
(E- und S-Australien, Tasmanien, Neuseeland, Stewart-Insel)

Diese Art besitzt, ähnlich den *Junci genuini,* sterile Triebe, welche in je einem vertikalen, drehrunden, stengelähnlichen Blatt enden. Dessen innerer Bau gleicht sehr demjenigen von *Cl. teretifolium.*

Ähnliche, jedoch robustere Blätter besitzt *Cladium brevipaniculatum* Kükenth.

10. *Cladium junceum R. Br.*
(Australien, Tasmanien, Neuseeland, Neukaledonien, Loyalityinseln, Tonkin)

Diese Art verdankt ihre Binsenähnlichkeit ausschließlich den *Stengeln,* die an erwachsenen Pflanzen die einzigen Assimilationsorgane darstellen. Es sind 1 bis 2 mm dicke, drehrunde, glatte, blaugrünglänzende Organe von zäher Konsistenz, die aus lang kriechenden Rhizomen entspringen. 30 bis 100 cm über Boden enden sie in einem kurzen Blütenstand. Sie setzen sich aus 2 bis 3 Internodien zusammen und sind über jedem Knoten von einer kurzen, röhrenförmigen Blattscheide umhüllt, welche ein 2 bis 5 mm langes, seitlich abgeplattetes, kräftiges Spreitenrudiment trägt.

Über die *Anatomie der Stengel* orientieren Abbildungen 38 *a* und *b*. Besonders zu erwähnen sind die im Vergleich zu *Cl. rubiginosum* und *teretifolium* viel stärkere Cuticula (2,5 bis 3 μ) und die unter das Niveau der übrigen Epidermiszellen versenkten Spaltöffnungen. Die Gruben, in welchen sie liegen, werden von vier lappenförmigen Wandauswüchsen der benachbarten Zellen überdacht. — Das Assimilationsgewebe ist vom inneren, farblosen Parenchym scharf getrennt. — Das Mark besteht aus fest zusammenschließenden, großen, leeren Zellen (kein Asterenchym). Diaphragmen fehlen.

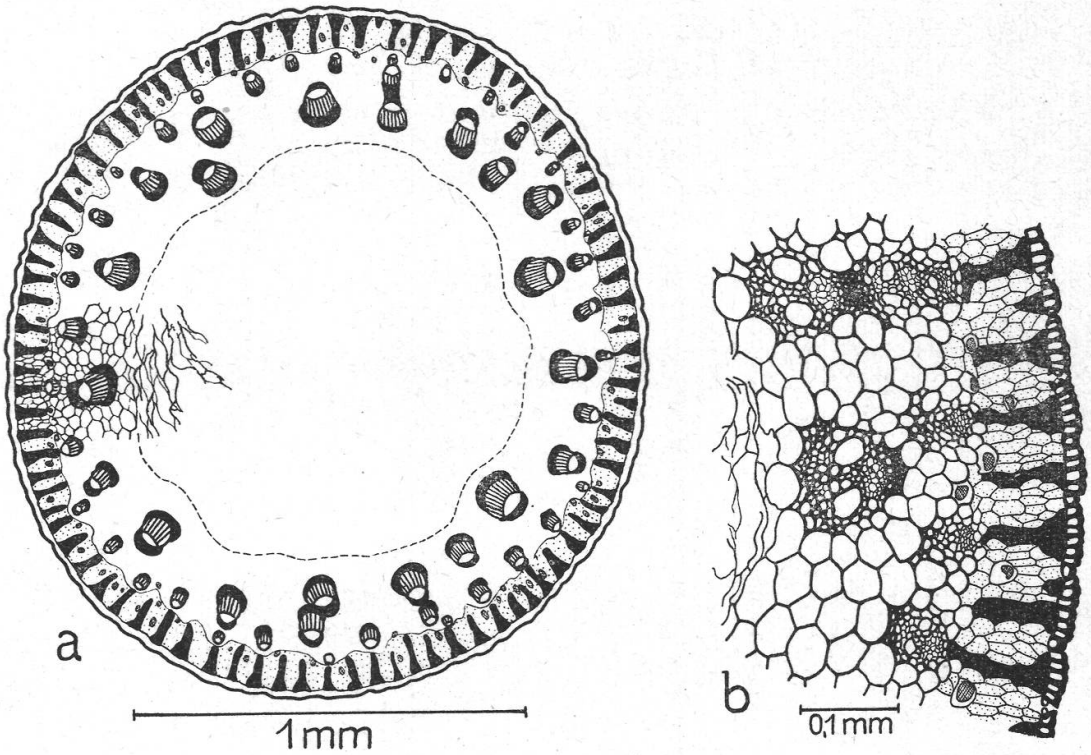


Abbildung 38
Cladium junceum R. Br.
a) Querschnitt durch einen assimilierenden Stengel
b) Detail daraus
(Kneucker, Nr. 182, New South Wales, Australien)

Für das binsenähnliche Aussehen von *Cladium junceum* ist als nahezu einzige Abwandlung von der Norm die Reduktion der Blattspreiten und der damit verbundene Ausbau der Stengel zu den einzigen Assimilationsorganen der Pflanze verantwortlich. Weitergehende Besonderheiten, wie Angleichung von Blattspreiten und Stengeln, Lage der Knoten an der Stengelbasis (Schaft), Tragblatt als Scheinfortsetzung des Stengels usw., sind bei dieser Art nicht anzutreffen.

Binsenähnlichkeit wird hier also auf recht einfache Weise herbeigeführt. *Cl. junceum* steht in dieser Hinsicht auf der Stufe der meisten Restionaceen und anderer Monokotylen.

Cladium junceum verdient aber besonders erwähnt zu werden, weil es eine wesentliche organisatorische Abwandlung zeigt, die bei andern Pflanzen die Voraussetzung der Entstehung von Binsenform darstellt: die Fähigkeit zur Ausbildung *unifazialer, stengelähnlicher Blattspreiten.* Bereits das erste Primärblatt dieser Pflanzen ist schwertförmig[1] (Querschnitt Abb. 39), und dasselbe sind die Spreitenrudimente der erstarkten

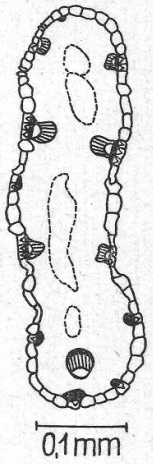


Abbildung 39
Cladium junceum R. Br.
Querschnitt durch die Spreite eines ersten Primärblattes (bei der Präparation etwas geschrumpft). Abaxialseite (unten) mit Mittelbündel; seitlich je drei der Epidermis angelehnte weitere Leitbündel. Epidermis mit Kieselkegelzellen über den Baststrängen (Hürl. NC 353, kultiviert im Botanischen Garten, Zürich)

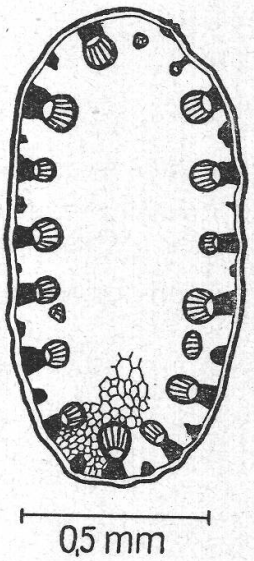


Abbildung 40
Cladium junceum R. Br.
Querschnitt durch ein Spreitenrudiment einer Adultpflanze
Abaxialkante mit Mittelbündel unten,
Adaxialkante oben rechts

Pflanzen (Querschnitt Abb. 40). Die Blattspreiten der Jungpflanzen sind noch wohlentwickelt. Sie fallen, ähnlich wie bei *Lepidosperma pauperum* und *L. perteres,* im Lauf der Entwicklung zur Adultpflanze der Reduktion auf die erwähnten Rudimente anheim.

---

[1] Samen der Pflanze Hürl. NC 353 wurden im Botanischen Garten, Zürich, ausgesät (Nr. 15/51). Die Keimung verläuft sehr ähnlich wie bei *Lepidosperma pauperum* (vgl. S. 154 und Abb. 24). Eine 45 mm hohe Keimpflanze, die untersucht werden konnte, besitzt außer der flachen, scheidenartigen Coleoptile zwei schwertspreitige Primärblätter. Deren Scheiden laufen nach oben in je eine schmal werdende und an der Vereinigungsstelle der beiden Scheidenränder verschwindende Rinne aus.

Die weitgehende organisatorische Abwandlung der Blattspreitenform wird also hier wie auch bei den späteren Entwicklungsstadien der genannten *Lepidosperma*-Arten nicht zur Ausbildung binsenförmiger Blätter benutzt.

11. Cladium philippinense Merr.
(Indonesien, Philippinen)

Wie bei *Cl. junceum* sind auch hier die Blattspreiten auf kurze, schwertförmige Rudimente reduziert. Der Unterschied der Assimilationsorgane, der Stengel, zur genannten Art besteht u. a. in einer zarteren Konsistenz derselben, verbunden mit einem reichlichen Auftreten von Diaphragmen.

12. Cladium crassum (Thw.) Kükenthal
(Ceylon, Malaya, Sumatra, N-Australien)

Die unifazialen, großen Blattspreiten dieser Art sind schwertförmig, doch sind die Seitenflächen konvex, so daß noch ein verhältnismäßig geräumiges Marklumen vorhanden ist. (Ähnlich *Cl. rubiginosum* führt es, von lockerem Markgewebe umgeben, wenige Leitbündel.) In dieser Hinsicht besteht somit eine gewisse Übereinstimmung mit Binsenblättern.

13. Cladium Deplanchei C. B. Clarke

Diese in Neukaledonien vorkommende Art besitzt, wie die Mehrzahl der *Cladium*-Arten, vollkommen bilateral abgeflachte, schwertförmige Blätter, ähnlich denjenigen der bekanntesten *Iris*-Arten (vgl. Chermezon, Les Cypéracées à feuilles ensiformes). Sie wird hier ergänzenderweise genannt, weil *Keimpflanzen* beobachtet werden konnten: Ähnlich *Cl. junceum* sind auch hier bereits die Primärblätter unifazialschwertförmig. Das erste ist noch beinahe rund, beim zweiten ist die Ausdehnung zwischen Adaxial- und Abaxialkante größer, und Blatt auf Blatt wird breiter schwertförmig. — Im Gegensatz zu *Cl. junceum* werden die Blattspreiten nicht reduziert.

14. Tetraria punctoria (Vahl) C. B. Clarke

Diese in Südafrika beheimatete Cyperacee hat, im Gegensatz zu fast allen andern Arten ihrer Gattung, nicht borsten-, sondern binsenförmige Assimilationsorgane.

Ein *Luftsproß* [1] ist unten von mehreren rotbraunen *Niederblättern* eingehüllt; das oberste besteht aus einer 195 mm langen Scheide und einem 10 mm langen, borstenförmigen Spreitenrudiment. Darüber, eben-

[1] Untersuchte Herbarpflanze: Schlechter, Plantae Austro-Africanae Iter sec., Nr. 10 353 (6.4.1897).

falls an der Basis, entspringt das einzige *Laubblatt*. (An kräftigen Exemplaren können auch zwei ausgebildet sein.) Seine Scheide (214 mm) läuft oben in eine zweigablige Ligula aus. Die Spreite (etwa 700 mm lang) besitzt über der Scheide noch eine adaxiale Rinne, die sich distal bald verliert. Dieses vertikalstehende, völlig kreiszylindrische Organ besitzt in halber Höhe einen Durchmesser von 2,5 mm. Der *Stengel* (1355 mm lang, 3,5 bis 4 mm Durchmesser) ist als Schaft ausgebildet, der seine scheinbare Fortsetzung im *Tragblatt des Blütenstandes* (Scheide 27 mm, Spreite 49 mm) findet. Die *Infloreszenz* ist in seitliche Lage abgedrängt.

Dem *anatomischen Aufbau* nach sind *Stengel* und *Blattspreite* kaum zu unterscheiden. Beides sind kreiszylindrische, röhrenförmige

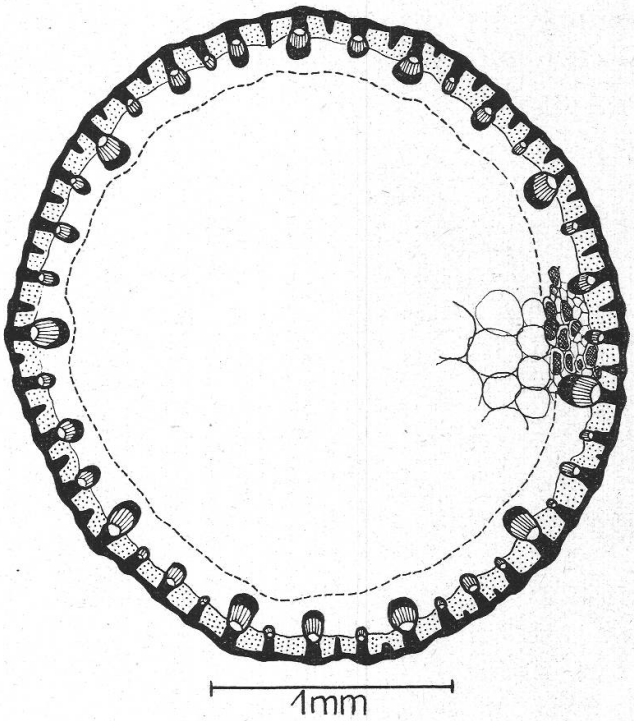


Abbildung 41
Tetraria punctoria (Vahl)
C. B. Clarke
Querschnitt durch die mittlere Partie einer Blattspreite (in einem Sektor im Detail ausgeführt). Legende: punktiert = Assimilationsgewebe, kreuzweise schraffiert = Gerbstoffzellen. Sonst wie Abb. 7

Organe von radiärem Bau (Blattspreitenquerschnitt Abb. 41). — Die Epidermis besteht aus folgenden Zellsorten: Über subepidermalem Bast erstrecken sich lange und tiefe, dickwandige Zellen (Länge 30 bis 80 μ, Tiefe 35 bis 40 μ, Breite 15 bis 20 μ; Wanddicken: außen 6 bis 8 μ, radial 5 bis 6 μ, innen 2 bis 3 μ; Kieselkegel wurden darin keine festgestellt). Die dem Assimilationsgewebe aufliegenden Epidermispartien bestehen aus kürzeren, breiteren Zellen mit wenig dickeren Wandungen. Die Radialwandungen sind eng miteinander verzahnt. Die Spaltöffnungsapparate sind nach dem Gramineentyp (vgl. S. 159) gebaut. Sie liegen etwa 12 μ unter das Niveau der Epidermisoberfläche versenkt. Die Wände der benachbarten Zellen neigen sich über sie und lassen nur einen schmalen Schlitz als Eingang offen. Pro mm² Oberfläche werden

beim Blatt 226 bzw. 244 Spaltöffnungen gezählt, beim Stengel mehr, nämlich 405.

Der Epidermis angelehnt liegen in Abständen von 0,1 mm Bastsränge. Etwas mehr als die Hälfte davon steht mit Leitbündeln in Verbindung. Diese und die Bastverstärkungen sind im Stengel deutlich größer und stärker ausgebildet als in der Blattspreite. Zwischen ihnen liegt das Assimilationsgewebe. Es besteht aus etwa drei Lagen radial gestreckter Palisaden. Auf dem Querschnitt erscheint es ziemlich dicht geschlossen; auf Längsschnitten aber läßt es reichlich Luftspalten erkennen. — Innen schließt ein Parenchym an, das auffallend reichlich Gerbstoffzellen mit braunem, festem Inhalt aufweist.

Das Mark ist im untersuchten Herbarmaterial zu feinen Lamellen zusammengeschrumpft, die in Abständen von $^1/_3$ bis $^1/_4$ mm den Markraum quer durchsetzen. Von der Fläche her gesehen sind ihre dünnwandigen Zellen kreisrund (Durchmesser etwa 150 μ). Sie standen ursprünglich in vertikalen Säulen übereinander.

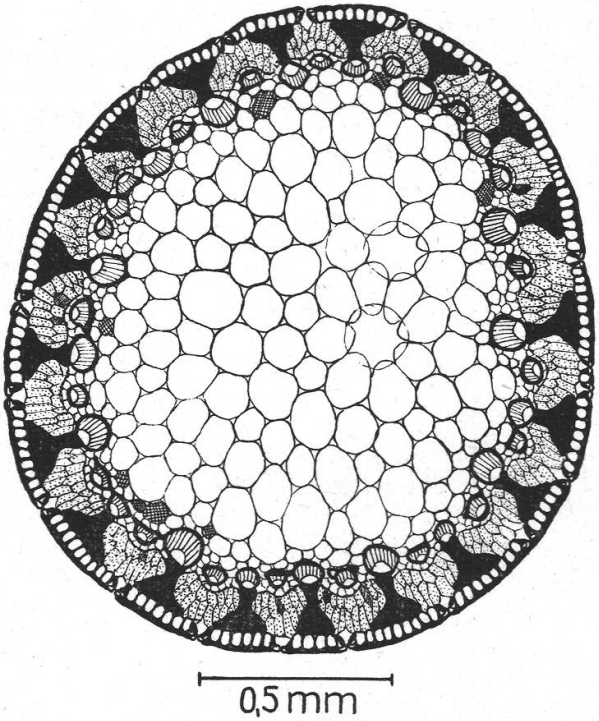


Abbildung 42
Schoenus tendo Hook. f.
Querschnitt durch einen Stengel
(Guill. u. Baum. NC 11 736)
Legende wie Abb. 41

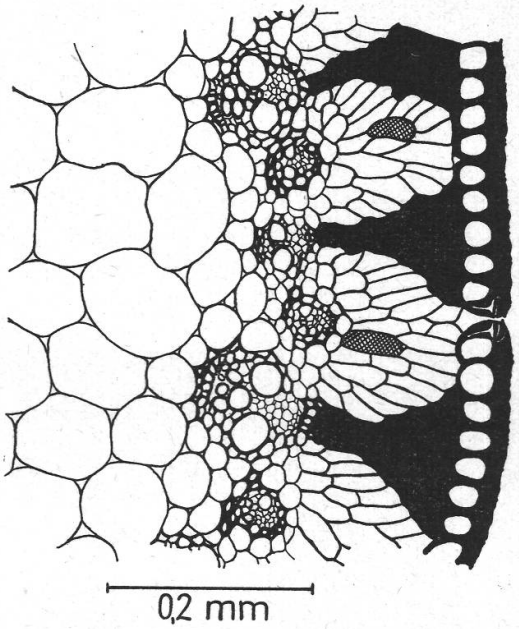


Abbildung 43
Schoenus tendo Hook. f.
Detail aus dem Stengelquerschnitt von Abb. 42

15. Schoenus tendo Hook. f.

Diese in Neukaledonien, Neuseeland und Neuguinea vorkommende Art erinnert gestaltlich durch die aus dichten Horsten vertikal aufstei-

genden drehrunden Stengel (Höhe zirka 1 m, Durchmesser ± 1,5 mm) stark an eine Binse. Da die *Blattspreiten* auf etwa 5 mm lange, bifazial gebaute Stummel reduziert sind, stellen die *Stengel* die einzigen Assimilationsorgane der Pflanze dar.

Ihr anatomischer Aufbau (Querschnitte Abb. 42 und 43) ist durch die sehr reiche mechanische Verstärkung der peripheren Gewebepartien gekennzeichnet: Außer dem subepidermalen *Bast* ist besonders die *Epidermis* zu erwähnen; ihre großen, etwa würfelförmigen Zellen besitzen ein 23 bis 38 μ tiefes Lumen, eine 3 μ dicke Innen- und eine 15 bis 27 μ dicke Außenwand (Cuticula inbegriffen)! Auf den komplizierten Aufbau der letzteren kann hier nicht eingegangen werden. Kieselkegelzellen wurden keine festgestellt. Auch die nicht versenkten *Spaltöffnungen* zeigen andern Bau als diejenigen der drei vorangehenden Gattungen: Ihre Nebenzellen sind äußerst dickwandig; sie liegen nicht neben, sondern unter den Schließzellen. — Das *Assimilationsgewebe* unterscheidet sich scharf von den übrigen Geweben. Es besteht aus zwei Reihen von Palisadenzellen mit verhältnismäßig dicken Wandungen (zirka 1 μ). — Das *Mark* besteht aus großen, zylindrischen, in geschlossenen Längsreihen stehenden Zellen (zirka 100 μ Durchmesser, Wanddicke etwa 1 μ). Sie lassen regelmäßige kleine Interzellularen offen.

16. Schoenus nigricans L.

Diese hauptsächlich in Europa verbreitete Art besitzt bifaziale Laubblätter, d. h. die Oberfläche ihrer Spreiten ist durch zwei Blattrandkanten in Ober- und Unterseite differenziert. Gleichwohl sind diese Organe nicht flächenhaft ausgebildet, sondern abgerundet. Indem eine dünne periphere Zone aus Epidermis, Assimilationsgewebe, Bast- und Leitsträngen ein weites, lufthaltiges Marklumen umschließt, zeigt das Blatt analogen Röhrenbau wie die andern hier dargestellten binsenförmigen Assimilationsorgane (Blattquerschnitt Abb. 44).

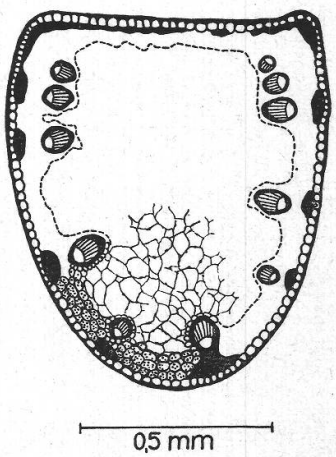


Abbildung 44
Schoenus nigricans L.
Querschnitt durch eine Blattspreite. Adaxialseite oben

17. *Chorizandra cymbaria R. Br.*

Diese zu den *Mapanieae* gestellte Cyperacee ist ein perennierendes Kraut mit etwas über 1 m hohen, binsenförmigen Assimilationsorganen[1]. Seine aus dem Rhizom entspringenden Luftsprosse beginnen mit wenigen, auf den Scheidenteil reduzierten *Niederblättern*. Darauf folgen 1 bis 4 basale *Laubblätter*. Ihre zirka 15 cm langen Scheiden keilen nach oben ohne Ligula aus. Die Spreiten sind zylindrisch-unifazial, zirka 40 bis 60 cm lang und 1,7 bis 4 mm im Durchmesser. An späteren Folgesprossen fehlen die Laubblätter.

Der *schaftartige Stengel* gleicht den Blattspreiten in Dicke und Aussehen. Er ist jedoch zäher und länger und trägt am Ende eine 10 bis 15 mm lange, bürstenförmige *Infloreszenz*. Diese ist durch das *zylin-*

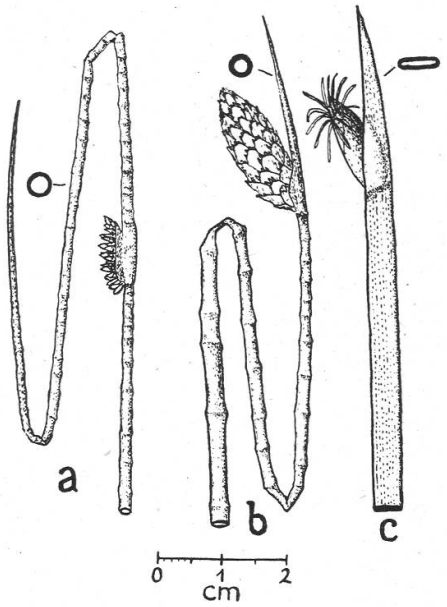


Abbildung 45
a) Chorizandra cymbaria R. Br. (Hürl. NC 1529)
b) Lepironia mucronata Rich. (Guill. u. Baum. NC 9864)
c) Chrysitrix capensis L. (A. Rehmann, Nr. 646)
Enden der Schäfte mit Blütenständen und den stengelähnlichen (zylindrischen oder bilateral abgeplatteten) Tragblättern, welche die Scheinfortsetzungen der Schäfte über die Infloreszenzen hinaus bilden. Daneben: Querschnittsformen der Tragblätter

drische Tragblatt (Scheide 10 bis 20 mm lang, Spreite 100 bis 200 mm lang und 1,5 mm dick) in seitliche Lage abgedrängt. Das Tragblatt bildet habitusmäßig die Stengelfortsetzung (Abb. 45 *a*).

Laub- und Tragblattspreiten sowie die Stengel fallen durch ihre große Ähnlichkeit in Aussehen und Aufbau auf. Es handelt sich um zylindrische Röhren mit einem weiten, lufthaltigen Markraum (beim Laubblatt gegen 80 % des Organvolumens). Die auffallendsten *anatomischen Eigenschaften* der Blattspreiten werden, soweit sie nicht aus dem Querschnitt Abb. 46 zu ersehen sind, im folgenden skizziert:

Röhrenwandung: Die Epidermis besteht, abgesehen von den Spaltöffnungen, nur aus einer Zellsorte (Kieselkegelzellen fehlen dieser wie auch den beiden folgenden Gattungen). Die Zellen sind unregelmäßig

[1] Herbarmaterial auf Neukaledonien (Baum. Nrn. 6248, 15 214, 15 239 und Hürl. Nrn. 1504 und 1529) sowie Australien.

rechteckig, zirka 20 bis 25 μ lang, 16 bis 20 μ breit und 20 μ tief; über den Bastrippen sind sie tiefer (bis 35 μ) und nach außen vorgewölbt. In den Rinnen dazwischen sind die Zellen mit etwa 12 μ weit vorragenden, dickwandigen Papillen versehen (fehlen bei Baum. NC Nr. 15 214 und Nr. 15 239). An den übrigen Stellen ist die Epidermisaußenwand etwa 5 bis 6 μ dick; darüber liegt eine etwa 1 bis 2 μ starke Cuticula. — Die Spaltöffnungen (gegen 100 pro mm^2) sind nach dem Gramineentyp gebaut. Ihr Zellkomplex ist etwa 35 μ lang und 18 μ breit. Bei den mit den genannten Papillen versehenen Exemplaren erscheinen sie versenkt, da sich die zwei Papillen der Nachbarzellen darüberneigen. Bei den papillenfreien Pflanzen liegen die Spaltöffnungen an der Oberfläche. — Das

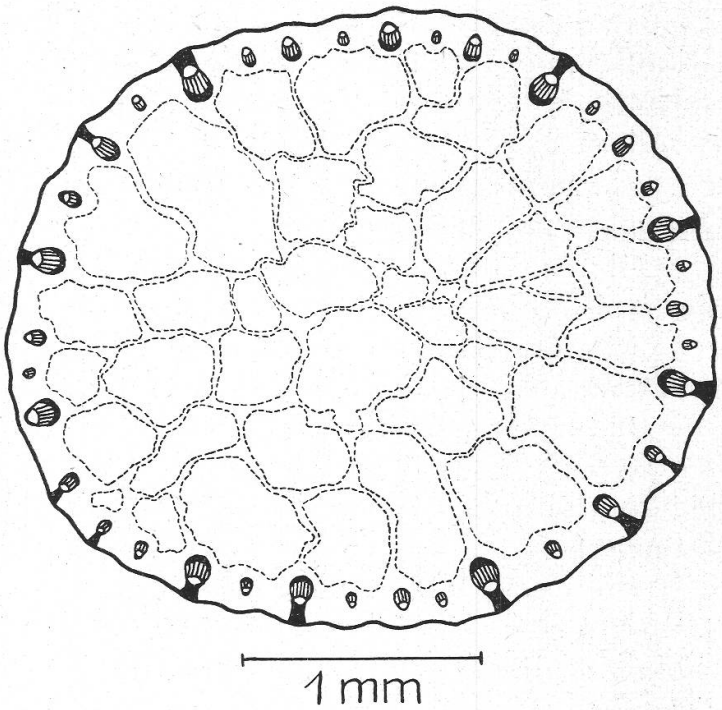


Abbildung 46
Chorizandra cymbaria R. Br.
Querschnitt durch den unteren Teil einer Blattspreite (Hürl. NC 1504). Legende wie Abb. 7, S. 118

Assimilationsgewebe besteht beim untersuchten Blatt (Hürl. NC 1504; Abb. 46) aus zwei Lagen Palisadenzellen; sie sind kreiszylindrische Gebilde von 8 bis 10 μ Durchmesser und 30 bis 35 μ Höhe, die ziemlich dicht gedrängt senkrecht zur Epidermis stehen. Sie gehen nach innen in mehr tangential gestreckte, mehrarmige Parenchymzellen über. Kugelige Gerbstoffzellen sind im Assimilationsgewebe reichlich vorhanden.

Die Stengel und Tragblätter weichen in den genannten anatomischen Merkmalen nicht wesentlich von den Blattspreiten ab. An einem untersuchten Stengel wurden stärkere Bastelemente und ein aus vier Schichten bestehendes Palisadengewebe festgestellt.

Mark: Zahlreiche Platten aus farblosen, großen Markzellen unterteilen den zentralen Raum in viele längslaufende Röhren (Abb. 46). Diese werden in verschiedenen Höhen in Abständen von 2 bis 6 mm

von harten Querscheidewänden aus Asterenchym unterteilt. Die Sternzellen ihrer Mittelschicht sind sehr dickwandig und hart.

An der Basis ist das Mark von Stengeln und Blättern in der beschriebenen Weise sehr reich gekammert. In den distalen Partien fehlen jedoch die Längswände, und die Querwände sind durchgehende Diaphragmen, die an getrockneten Exemplaren als vorspringende Ringe sichtbar sind (Abb. 45 *a*). Solcher Bau tritt in den Laubblattspreiten im distalen Viertel, bei Stengeln schon von der Mitte an sowie in den ganzen Tragblättern auf. Die zwei verschiedenen Bautypen des Markes von Stengel und Blatt sind in jedem dieser Organe durch eine Übergangszone miteinander verbunden. Die an der Basis liegenden interkalaren bzw. intralaminalen und intravaginalen Meristeme, welche Stengel und Blätter aufbauen, bilden zuerst einheitliches Mark mit durchgehenden Diaphragmen, später, bei gleichbleibendem Organdurchmesser, solches mit zunehmend stärkerer Kammerung und mit partiellen Querscheidewänden.

Zusammenfassend seien wenige Eigenschaften von *Chorizandra cymbaria* nochmals erwähnt:

Blattspreiten und Stengel sind binsenförmig. Sie stimmen miteinander in Habitus und Anatomie außerordentlich stark überein.

Die Tragblätter der Blütenstände stellen mit ebenso täuschender Vollkommenheit die Scheinfortsetzung des Stengels über den Ansatz des Blütenstandes hinaus dar, wie diejenigen von *Juncus effusus, J. inflexus* u. a.

Im Laufe der Sproßfolge wird die Zahl der Laubblätter bis auf Null reduziert.

Die wenigen weiteren Species der Gattung gleichen in ihrem vegetativen Aufbau der hier besprochenen Art: *Chorizandra enodis* Nees hat dünne, drahtartige Assimilationsorgane. Von *Ch. sphaerocephala* R. Br. liegt ein Exemplar vor (leg. Chas. Walter, Port Jackson District, Australien), welches die Ausmaße und die sehr zähe Konsistenz der folgenden Art, *Lepironia mucronata* Rich., erreicht.

18. Lepironia mucronata Rich. [1]

Aus einem Rhizom, an der Basis von Niederblattscheiden mit kleinen Spreitenrudimenten umhüllt, erheben sich die Stengel als sehr kräftige, etwa 4 mm dicke, über meterhohe Halme. Sie sind durch kreisförmige, harte Diaphragmen ausgesteift (Vertikalabstand: unten mehr als 50 mm, unter dem Blütenstand 1 bis 3 mm). Sie schließen mit einer etwa 25 mm langen und 10 mm dicken zapfenförmigen Infloreszenz (Abb. 45 *b*). Wie bei *Chorizandra* ist diese durch das stengelähnliche,

[1] Monotypische Gattung. Herbarmaterial aus Neukaledonien Guill. u. Baum. Nr. 9864 sowie zum Vergleich Pflanzen aus Australien und Madagaskar.

hier aber kurze Tragblatt (Länge 20 bis 40 mm, Durchmesser zirka 1 mm) zur Seite gedrängt.

An keinem der zur Verfügung stehenden Exemplare sind Laubblätter vorhanden. Es ist nach dem Vorhandensein von Spreitenrudimenten und in Analogie zur verwandten *Chorizandra* zu vermuten, daß jüngere Pflanzen noch wohlentwickelte zylindrische Blattspreiten ausbilden.

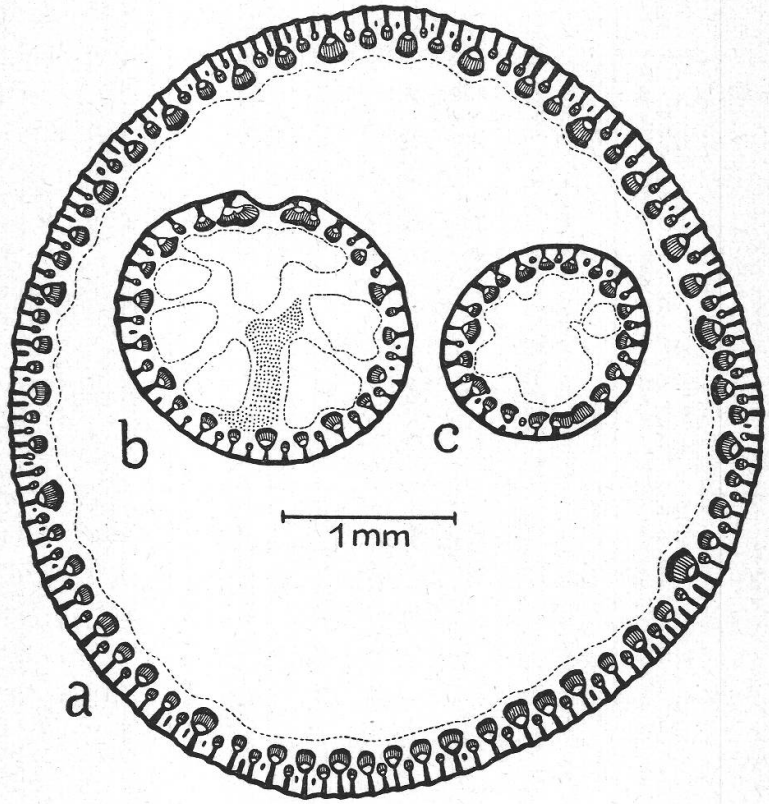


Abbildung 47
Lepironia mucronata Rich.
a) Querschnitt durch einen Stengel
b) Querschnitt durch das Tragblatt eines Blütenstandes, oberste Scheidenpartie. Punktierte Zone = Steinzellgewebe
c) Querschnitt durch die Spreite desselben Tragblattes.
Herkunft des Materials: Guill. u. Baum. NC 9864. Die Abb. *b* und *c* sind in Abb. *a* hineingezeichnet

Anatomie der Stengel (Abb. 47 *a*): Epidermis ohne Kieselkegelzellen. Zellen über den Bastrippen: Länge zirka 20 μ, Breite 10 bis 12 μ, Tiefe zirka 20 μ, Radialwände 4 bis 5 μ dick, Außenwand 5 bis 8 μ plus Cuticula 1 bis 2 μ. Zwischen den subepidermalen Bastrippen sind die Epidermiszellen etwas kürzer und dünnwandiger. Sie umgeben die sehr zahlreichen, kleinen Spaltöffnungen (Dichte: $\pm$ 560 pro mm^2). Sie sind in kleine Gruben versenkt, welche durch je einen Auswuchs der vier be-

nachbarten Epidermiszellen verdeckt sind. Auch Assimilationsgewebe und Leitbündel bestehen aus kleineren Zellen als bei *Chorizandra cymbaria*. Die Palisadenzellen (15 bis 20 μ tief, 8 μ Durchmesser) stehen in mehreren Schichten übereinander. Gegen innen erfolgt ein Übergang in ein Parenchym isodiametrischer Zellen. Die Leit- und Bastelemente sind viel reichlicher und dichterstehend entwickelt als bei der oben beschriebenen *Chorizandra*-Art. Der lufthaltige Markraum ist sehr weit (etwa 75 % des Organivolumens). Das Gewebe, das ihn ursprünglich ausfüllt, ist bei den untersuchten Exemplaren geschrumpft. Seine Reste hangen innen an der Röhrenwand. Wie bei *Chorizandra* bestehen die Diaphragmen aus harten Sternzellen (Wanddicke bis 10 μ!). Dazu kommt hier in der Mittelschicht noch eine Lage Steinzellen.

Anatomie des Tragblattes (Abb. 47*b* und 47*c*): Die Verstärkung des sehr stengelähnlichen Organs durch harte Bastelemente ist hier noch größer als im Stengel. Die Epidermisaußenwand ist 12 bis 14 μ dick! Der Markraum ist außer den steinzellhaltigen Diaphragmen durch feste Gewebestränge auch längs unterteilt.

19. Chrysitrix capensis L.

Diese mit den beiden vorangehenden Gattungen nahe verwandte Cyperacee aus Südafrika besitzt ebenfalls unifaziale Blätter; diese sind jedoch stark schwertförmig abgeplattet. Ihrer zweizeilig reitenden Blätter wegen gleicht diese Pflanze *Tofieldia* oder *Narthecium,* mit dem Unterschied, daß sie derbere Konsistenz aufweist. Bemerkenswert ist, daß auch hier Stengel und Blattspreiten einander sehr gleichen und daß das Tragblatt des Blütenstandes vollkommen die Stengelfortsetzung imitiert (Abb. 45 *c*). Die Breite der schwertförmigen Assimilationsorgane ist übrigens unterschiedlich: var. *subteres* C. B. Clarke (leg. Schlechter, E-Afrika, Nr. 9814) z. B. besitzt sehr schmale, fast kreiszylindrische Blattspreiten und Stengel.

20. Holoschoenus romanus Fritsch em. Becherer

Diese an sumpfigen Stellen Europas und Afrikas vorkommende Cyperacee ist dadurch interessant, daß in ihr, ähnlich wie in den neukaledonischen *Lepidosperma*-Arten, beide zum Erreichen der Binsenform möglichen Entwicklungswege teilweise verwirklicht sind: die Angleichung der Laubblätter an die Stengel und anderseits auch die Reduktion der Blattspreiten, verbunden mit dem organographischen Ausbau der Stengel zu den einzigen Assimilationsorganen der Pflanze.

Im Habitus sehen die Blätter den Stengeln sehr ähnlich; beide Organe stehen vertikal, und das Tragblatt der Infloreszenz bildet die Scheinfortsetzung des Stengels.

In anatomischer Hinsicht ist die Angleichung weniger vollkommen, indem die Blattspreiten nicht unifazial sind; doch sind diese immerhin stark hypotroph und, abgesehen von der leitbündelfreien, von zwei starken Baststrängen begrenzten adaxialen Rinne, der Rundform ziemlich genähert (Abb. 48).

Mit Ausnahme der adaxialen Gewebezone stimmen Blattspreite und Stengel auch in ihrem histologischen Aufbau überein. Dieser weicht von *Schoenoplectus lacustris* (vgl. unten) stark ab: Das kompakte, nicht sternzellige Mark ist nicht gekammert und führt keine Bast- und Leitstränge. Die mechanische Verstärkung ist bedeutend; sie konzentriert sich auf die Peripherie der Organe (zähe Epidermis, zahlreiche kräftige subepidermale Bastrippen, starke Bastsicheln um die Leitbündel, die in einer bis zwei Reihen innerhalb des Assimilationsgewebes liegen). Stengel und Blätter sind mehr oder weniger starre, biegungsfeste Organe.

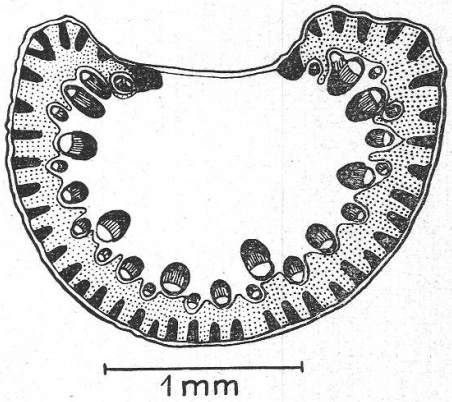


Abbildung 48
Holoschoenus romanus Fritsch em. Becherer var. *romanus* Becherer
Querschnitt durch eine Blattspreite

Einige Beobachtungen deuten darauf hin, daß bei *Holoschoenus*, ähnlich wie bei mehreren andern Cyperaceen-Gattungen, die entwicklungsgeschichtliche Tendenz zur Reduktion der Blattspreite besteht: Jungpflanzen besitzen Blätter mit sehr langen Spreiten; ebenso blühende Pflanzen der zarten var. *australis* Becherer. Diese Pflanzen zeigen wegen des sehr geringen Durchmessers ihrer Assimilationsorgane nur wenig Binsenähnlichkeit. Die kräftigen Adultpflanzen der var. *vulgaris* Becherer und var. *macrostachys* Becherer hingegen sind ausgesprochen binsenförmig. Im Habitus dieser Formen treten vor allem die etwa 2 bis 5 mm dicken Stengel hervor, während die Blattspreiten in Zahl und Länge oft reduziert sind. Var. *Thunbergii* (Boeck.) C. B. Clarke aus Südafrika besitzt keine Laubblattspreiten und nur eine verkümmerte Tragblattspreite (Schlechter, Iter sec. Nr. 9927; F. Bachmann, Pl. cap. Nr. 1608; A. Rehmann, Exsicc. Afr. Austr.). Es ist sehr wahrscheinlich, daß im Laufe der Individualentwicklung die Blattspreitenbildung unterdrückt wird, wodurch die Stengel schließlich zu den einzigen Assimilationsorganen werden und die Pflanze auf diesem Wege mehr und mehr Binsenform annimmt.

21. *Schoenoplectus lacustris (L.) Palla*

Da die «Seebinse» in der Literatur gut bekannt ist [1], seien im folgenden nur wenige ihrer Merkmale erwähnt:

Die aus einem mächtigen, kriechenden Rhizom aufsteigenden, durch basale Meristeme interkalar wachsenden Stengel sind nahezu die alleinigen Assimilationsorgane der Pflanze. (Die Spreiten der basalen, dorsoventralen, bandförmigen Wasserblätter sind im Verhältnis zum Stengel nur von unbedeutender Größe; ebenso diejenigen der Landformen.) Die schaftartigen Achsen enden in einer Infloreszenz. Vor dem

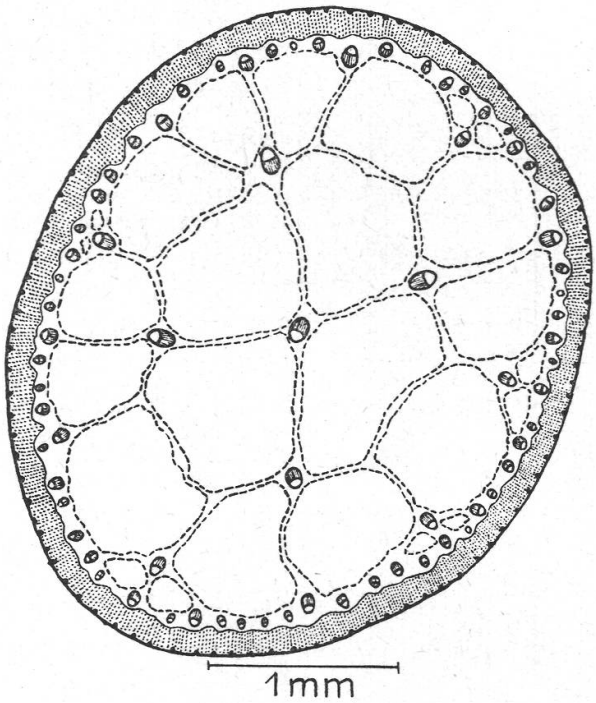


Abbildung 49
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla
Querschnitt durch die distale (dünnere) Partie eines Stengels. Legende: punktiert = Zone des assimilierenden Gewebes; sonst wie Abb. 7, S. 118

Aufblühen bildet ihr kurzes, adaxial rinniges Tragblatt die Scheinfortsetzung des Stengels.

Der *assimilierende Stengel* ist größer als diejenigen aller beschriebenen Juncaceen und Cyperaceen (ausgen. z. B. *Lepironia* und *Chorizandra*). Er kann einen basalen Durchmesser von 48 mm erreichen (Seidel). Sein anatomischer Aufbau zeigt folgende Merkmale: Hinter der eher zarten, etwa 20 μ dicken Epidermis liegen in regelmäßigen Abständen von 50 bis 80 μ kleine subepidermale Baststränge (Abb. 49). Die ganze Epidermis wird ferner ringsum von etwa zwei Lagen Palisadenzellen (radiale Länge je zirka 50 μ) unterlagert. Dahinter liegt,

[1] Besonders aufschlußreich ist die Arbeit von Käthe Seidel, Zur Ökologie von *Scirpus lacustris* (1951), die sich auch mit der Ontogenese und den Standortsmodifikationen befaßt.

scharf abgegrenzt, farbloses Parenchym mit einem Kreis von Leitbündeln. Der große, lufthaltige Markraum dieses röhrenförmigen Organs ist durch ein- bis zweischichtige Längswände in zahlreiche Kammern unterteilt. Dort, wo sie zusammenstoßen, verläuft meist ein größeres Leitbündel (ähnlich *Cladium rubiginosum,* Abb. 33). Gelegentlich finden sich auch in den Mitten dieser längsgestellten Zellplatten Leit- oder Baststräng e. Die Längsgänge sind in verschiedenen Höhen von luftdurchlässigen Querscheidewänden durchsetzt. Sie bestehen aus Leitbündelanastomosen, umgeben von dickwandigem Asterenchym. Dessen Zellen sind nicht isodiametrisch, sondern in der Querschnittsebene langgestreckt (etwa 70 μ mal 12 μ) und liegen gruppenweise parallel nebeneinander. An ihren Längsseiten treten sie durch eine Reihe von etwa 10 Zellarmen miteinander in Verbindung. Die Kammern selber sind von sehr lockerem, zartem Asterenchym erfüllt. Gegen die Basis nimmt der

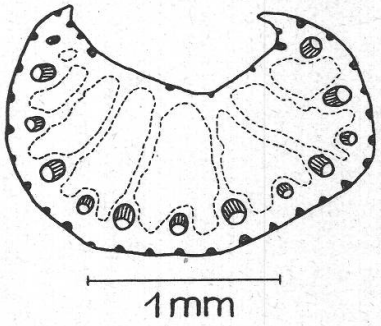


Abbildung 50
Schoenoplectus lacustris (L.)
Palla
Querschnitt durch das Tragblatt eines Blütenstandes; Adaxialseite oben

Luftraum an Ausdehnung stark zu. K. Seidel maß an einer Stengelbasis ein spezifisches Gewicht von 0,036!

Das *Tragblatt der Infloreszenz* (Abb. 50) ist wie die Blätter von *Schoenus nigricans* (Abb. 44) und *Holoschoenus romanus* (Abb. 48) nicht unifazial, doch ist die Blattunterseite gegenüber der Oberseite (adaxial) ebenfalls gefördert und zu etwa zwei Dritteln eines Kreises zusammengebogen. Auch in diesen Organen sind große, gekammerte Lufträume vorhanden.

22. *Andere Schoenoplectus-Arten*

Bei den übrigen Angehörigen der Gattung werden ähnliche Verhältnisse angetroffen wie bei Sch. lacustris. Die meisten Arten, so *Sch. triquetrus* (L.) Palla, besitzen hingegen nicht runde, sondern *dreikantige Stengel.* Bei manchen, z. B. *Sch. mucronatus* (L.) Palla, ist die Eigenschaft, daß das unterste Tragblatt des Blütenstandes die Scheinfortsetzung des Stengels darstellt, noch ausgeprägter als bei *Sch. lacustris.*

23. *Eleocharis palustris (L.) R. u. S.*

Diese Art zeigt ähnlichen Aufbau ihrer assimilierenden Stengel wie *Schoenoplectus lacustris,* nur daß sie nicht dessen Dimensionen erreicht. Ihre Halme besitzen ebenfalls ein lufthaltiges, gekammertes, jedoch leitbündelfreies Mark. Im Gegensatz zu *Schoenoplectus* sind die Blattspreiten vollständig auf die Scheiden reduziert.

B. Angaben zur Ökologie binsenförmiger Cyperaceen

1. *Die Standorte*

Trotz der Dürftigkeit der Standortsangaben für die exotischen Cyperaceen in den Floren und Herbarien lassen sich einige Punkt festhalten:

Diejenigen Cyperaceen, die ihre Binsenform durch Angleichung der Blätter an die Stengel erreicht haben, sind zur Hauptsache auf tropische und subtropische Gebiete beschränkt; diejenigen mit Reduktion der Blattspreiten besiedeln in großer Zahl auch gemäßigte Breiten.

Alle oben beschriebenen Cyperaceen kommen an *offenen Standorten* vor (Sümpfe, Flußufer, lichte Buschvegetation, *Eucalyptus*-Wälder usw.). Sie sind dort extrem starker Sonnenstrahlung und Erhitzung sowie auch der mechanischen und austrocknenden Wirkung des Windes ausgesetzt.

Alle erwähnten Arten werden aus *Sümpfen* oder von lokal *feuchten Stellen* gemeldet: Im Wasser oder an sehr nassen Stellen gedeihen *Chorizandra cymbaria, Lepironia mucronata, Schoenoplectus lacustris* und *Eleocharis palustris.* Als eigentliche Sumpfpflanzen werden beschrieben: *Cladium junceum, Cl. teretifolium, Cl. rubiginosum, Cl. articulatum, Cl. tenax* und *Cl. crassum. Tetraria punctoria* sowie fast alle *Lepidosperma*-Arten bewohnen (nach Angaben Kükenthals) sandig-feuchte Plätze (Flußufer usw.). Die neukaledonischen *L. pauperum, L. perteres* und *Schoenus tendo* werden an feuchten, offenen Stellen von lichtem Laubwald wie in trockener Serpentinmacchie angetroffen.

Angaben über die Böden sind sehr spärlich. Es kann angenommen werden, daß viele Arten staunasse Standorte ertragen müssen. In Neukaledonien gedeihen die *Cladium*- und *Lepidosperma*-Arten auf nährstoffarmen, eisenreichen, lateritischen Serpentin-Verwitterungsböden. Diese besitzen wohl eine große Wasserretention; sie erhitzen sich aber tagsüber sehr stark und verhärten während unregelmäßiger Trockenperioden. — *Cladium junceum* kommt außer in Süßwassersümpfen auch in Brack- und Salzwasser vor, ebenso (nach Seidel) *Schoenoplectus lacustris.*

2. *Baueigenschaften und ihre Beziehungen zur Ökologie*

Es gilt das auf S. 143 bis 144 über die Juncaceen Gesagte. Das folgende sind Ergänzungen:

In *mechanischer* Hinsicht sind die binsenförmigen Assimilationsorgane, die sich bei Cyperaceen finden, fast durchwegs sehr stark ausgebildet, und zwar besonders im Sinne großer Biegungsfestigkeit.

Bei den untersuchten tropischen und subtropischen Cyperaceen fällt die starke Verdickung der *Epidermis*-Außenwände auf. Bei drei Arten (*Cladium junceum, Lepironia mucronata* und *Tetraria punctoria*) sind die *Spaltöffnungen* versenkt. Die Dichte der letzteren ist bei den meisten Arten, besonders den drei vorgenannten, groß (*Lepironia,* Stengel, 560 pro mm^2!).

Der anatomische Bau deutet darauf hin, daß alle untersuchten Arten in der Lage sind, sehr große Beanspruchungen durch Strahlung, Hitze und austrocknenden Wind, wie sie an offenen Standorten vorkommen, auszuhalten. Ihre assimilierende Oberfläche ist auffallend reduziert. Sofern sie als Konkurrenten auftreten, tun sie es nicht durch die Wegnahme des Lichtes.

C. Zur Phylogenie der Binsenform bei Cyperaceen

1. *Merkmalsphylogenetische Progressionen*

a) Die Entstehung von Binsenform durch habituelle und anatomische Angleichung von Stengel und Blatt

aa) Die Angleichung der Blattspreiten in der Form und im inneren Bau an die Stengel

Die Cyperaceen lassen sich nach der Gestalt ihrer Blattspreiten in Übergangsreihen stellen. Diese führen von bifazial-flachen zu kreiszylindrischen, vielfach auch schwertähnlichen Formen. Es kann beobachtet werden (besonders schön in der Gattung *Lepidosperma,* vgl. S. 154 bis 168), daß die Übergänge zu diesen unifazialen Spreitenformen den gleichen Verlauf nehmen wie bei den Juncaceen (vgl. S. 145 bis 148); es handelt sich ebenfalls um *Reihen zunehmender Hypotrophie* (Vergrößerung der abaxialen Blattfläche), verbunden mit dem *Verschwinden der Blattränder* und *Ausrundung der verschmälerten Adaxialrinne.*

Diese Übergangsreihen dürfen als merkmalsphyletische Progressionen angesehen werden. Die bifaziale (dorsoventrale) Ausbildung der Blattspreiten ist bei den Cyperaceen die ursprünglichere Form als die unifazial-runde oder die unifazial-schwertförmige. Die letzteren sind von jener abgeleitet: Fast alle Cyperaceen bilden bifaziale Blattspreiten. Auch bei Arten mit unifazialen Blättern ist meistens an der Spreitenbasis noch andeutungsweise bifaziale Gewebeanordnung zu erkennen (*Lepidosperma,* fast alle Arten; *Tetraria punctoria*).

Bedeutsam erscheint in diesem Zusammenhange auch die Feststellung, die an zwei *Lepidosperma*-Arten *(L. perteres* und *L. pauperum)* gemacht werden konnte, daß ihre Keimpflanzen, ähnlich wie bei den *Junci genuini,* bifaziale Primärblätter ausbilden und daß sich erst im Laufe der weiteren Blattfolge und an allen sekundären Sprossen die stengelähnliche, unifaziale Spreitenform herausbildet.

Als Ausnahmen müssen die untersuchten Vertreter der Gattung *Cladium* (exkl. subgen. *Eu-Cladium*) erwähnt werden: Sie lassen kaum Spuren ursprünglich bifazialen Bauplans der Spreiten erkennen. Keimpflanzen von *Cl. junceum* und *Cl. Deplanchei* besitzen bereits unifaziale Primärblätter. Auch die Gattungen *Chorizandra, Lepironia* und *Chrysitrix* zeigen nur wenige Beziehungen zum bifazialen Blattbau. (Ihre Keimpflanzen sind unbekannt.)

Auch in untergeordnet scheinenden Merkmalen kann Angleichung zwischen Stengel und Blattspreite beobachtet werden: Bei *Cladium*- und *Lepidosperma*-Arten ist dem Monographen, Kükenthal, aufgefallen, daß Pflanzen mit schwertförmigen Blättern zweischneidige Stengel besitzen, daß stumpfkantige Stengel stumpfkantige Blätter tragen, rinnige Stengel rinnige Blätter usf. Nochmals erwähnt sei hier auch *Lepidosperma perteres,* deren schwertblättrige Jugendsprosse einen zweischneidigen Stengel besitzen. Sobald bei den späteren Sprossen die schwertförmigen Laubblätter nicht mehr zur Ausbildung gelangen, ist auch der Stengel nicht mehr zweischneidig abgeplattet, sondern drehrund.

ab) Die Vertikalstellung der Blätter

Sie wird bei allen Cyperaceen mit Rund- und Schwertblättern beobachtet. An Sprossen mit mehreren gedrängt stehenden Blättern (z. B. *Cladium rubiginosum,* mehrere *Lepidosperma*-Arten) wird sie, ähnlich *Juncus maritimus* (S. 133), dadurch ermöglicht, daß die Blätter mittels sehr langer Scheiden einander umgreifen und so nur wenig von der Senkrechten abzuweichen brauchen. Es scheint sich bei der Vertikalstellung der Blätter um eine Eigenschaft zu handeln, die in merkmalsphyletischem Zusammenhang mit der Unifazialität steht, und sie ist mit dieser als abgeleitetes Merkmal zu werten.

ac) Das Einstellen des Tragblattes der Infloreszenz in die Fortsetzungsrichtung des Stengels

Dieser Sonderfall der Vertikalstellung eines Blattes findet sich außer bei den genannten *Lepironia, Chorizandra, Chrysitrix, Tetraria, Schoenoplectus, Holoschoenus* auch bei manchen andern Cyperaceen, selbst solchen mit ausgesprochen bifazialen Blattspreiten. Es dürfte allgemein zutreffen, was bei *Schoenoplectus*-Arten beobachtet werden konnte, daß diese Tragblätter viel früher fertig entwickelt sind als die dazugehörenden Infloreszenzen. Diese Entwicklungseigentümlichkeit, welche die Vertikalstellung des Tragblattes räumlich-mechanisch verstehen läßt, ist

im Rahmen der *Kontraktion der Blütenstände* zu sehen und darf mit deren Gestaltung als abgeleitet betrachtet werden. Für die drei Gattungen, bei denen dieses Merkmal am ausgeprägtesten auftritt, *Chorizandra, Lepironia* und *Chrysitrix* (Abb. 45), hat Pfeiffer (1925) sehr weitgehende Reduktionen des Gesamtblütenstandes nachgewiesen.

ad) Die schaftartige Ausbildung des Stengels und die bodennahe Insertion der Laubblätter

Die blütentragenden Stengel weniger *Cladium*-Arten *(Cl. rubiginosum, Cl. teretifolium, Cl. junceum)* tragen auf ihrer ganzen Länge Laubblätter. Die meisten andern binsenförmigen Cyperaceen jedoch zeigen eine ausgesprochene Ungleichheit der Internodienlängen, indem alle Laubblätter dicht gedrängt an der Basis des Stengels entspringen, während ein einziges, sehr langes Internodium die Infloreszenz emporhebt. Neben der unifazialen Spreitenausbildung ist dieses abgeleitete Merkmal der Hauptfaktor, der die Habitusähnlichkeit von Stengeln und Blättern verursacht.

ae) Die Anatomie der Assimilationsorgane

Die bisher genannten Entwicklungen führen nicht allein zur Binsenform; auch Pflanzen mit schwert- oder borstenförmigen Assimilationsorganen haben sie durchlaufen (Beispiel: verschiedene *Lepidosperma*-Arten). Was die binsenförmigen Pflanzen im besonderen auszeichnet, ist die anatomische Ausbildung ihrer Assimilationsorgane, d. h. in erster Linie ihr *Röhrenbau.*

Dessen Entstehung in dieser Form hängt bei den *Blättern* eng mit der Entwicklung der Spreite zur Unifazialität zusammen. In dieser speziellen Hinsicht ist er demnach ebenfalls abgeleitet wie die Unifazialität selbst. In weiterem Rahmen betrachtet, ist allerdings die Ausbildung großer Durchlüftungsröhren und Abdrängen der festen Bauelemente an die Peripherie nicht an die Unifazialität gebunden *(Typha),* noch bringt Unifazialität unbedingt solchen Bau mit sich (Blätter von *Juncus maritimus* sowie sehr viele Stengel).

Für die *Stengel* ist ähnliches zu sagen: Ihre Baueigenschaften können nur in der Hinsicht als abgeleitet bezeichnet werden, als sie sich als Folgen der morphologischen Eigenschaften, deren Merkmalsphylogenie entschieden ist, erkennen lassen. So ist typisch binsenartige Anatomie der Stengel zum Teil von deren schaftartiger Ausbildung (Abschnitt *ad*) abhängig (Gegenbeispiel: *Cladium rubiginosum* mit binsenförmigen Blättern, aber nicht binsenförmigen, beblätterten Stengeln), ebenso auch von der Übernahme namhafter Assimilationsfunktionen zufolge Blattreduktionen.

In bezug auf andere anatomische Eigenschaften (Diaphragmenbildung, Markbeschaffenheit, mechanische Verstärkungen, Transpira-

tionsschutz usw.) sind binsenförmige Assimilationsorgane recht mannigfaltig. Es handelt sich im Prinzip um Verhältnisse, die als Spezialausbildung der Monokotylenanatomie in Beziehung zu den schlecht durchlüfteten Standorten dieser Gewächse aufzufassen sind.

b) Die Entstehung von Binsenform durch Rückbildung der Laubblätter

Nur in wenigen Gattungen ist eine auffallende habituelle und anatomische Annäherung der Blätter an die Stengel festzustellen. Eine große Zahl weiterer Cyperaceen verdankt ihre Binsenähnlichkeit der Ausbildung ihrer Stengel, verbunden mit der Verkümmerung der Laubblattspreiten auf habituell wie physiologisch unbedeutende Rudimente. Diese Reduktion ist in der Familie der Cyperaceen recht verbreitet und betrifft nicht nur Arten, welche keine binsenförmigen oder schwertförmigen Blattspreiten ausbilden können *(Schoenoplectus lacustris, Schoenus tendo, Eleocharis palustris),* sondern auch solche mit unifazialen Blättern: *Cladium tenax, Tetraria punctoria* und *Chorizandra cymbaria* zum Beispiel besitzen pro Sproß nur noch ein bis zwei Blätter mit ausgebildeten Spreiten, und bei *Lepidosperma pauperum* und *L. perteres, Lepironia mucronata, Holoschoenus romanus* var. *Thunbergii* finden sich an älteren Pflanzen überhaupt keine Laubblätter mehr.

Daß es sich bei diesem Fehlen der Blattspreiten um abgeleitete Verhältnisse handelt, belegt das fast stete Vorhandensein von Spreitenrudimenten. Besonders klar ist es bei den Arten *Lepidosperma pauperum, L. perteres, Cladium junceum* und *Holoschoenus romanus,* deren Jungpflanzen noch Blätter mit voll ausgebildeten Spreiten tragen.

c) Überblick

Alle Einzelmerkmale (unter Vorbehalt der anatomischen), die in der Einleitung (S. 107 bis 108) als «Binsenmerkmale» bezeichnet wurden, sind, soweit sie bei Cyperaceen auftreten, *merkmalsphyletisch abgeleitet.* Ihre Entstehung aus ursprünglicheren Formen kann an klaren Entwicklungsreihen verfolgt werden. Es verdient beachtet zu werden, daß es teilweise die *gleichen Progressionsschritte wie bei den Juncaceen* sind und daß sie zu gleichen Formen führen.

Wie bei den Juncaceen (S. 151 bis 152) ist auch bei manchen Cyperaceen — am vollkommensten in den Gattungen *Lepironia* und *Chorizandra* — in größerem oder geringerem Maße zu beobachten, daß die verschiedenen Entwicklungen den Effekt einer *einheitlichen, in sich geschlossenen Gesamterscheinungsform* herbeiführen.

2. *Bemerkungen über die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den binsenförmigen Cyperaceen*

Binsenförmige Pflanzen treten in drei Verwandtschaftsgruppen der Cyperaceen auf:

Scirpeen: *Schoenoplectus, Holoschoenus, Eleocharis* u. a.

Rhynchosporeen: (Monographie-Vorarbeiten: Kükenthal, 1938 bis 1944)
Schoenus, Tetraria, Lepidosperma, Cladium

Mapanieen: (Monographie-Vorarbeiten: Pfeiffer, 1925)
Chorizandra, Lepironia, Chrysitrix

Jede Gruppe enthält außer den genannten mehrere weitere Gattungen, deren Vertreter nicht oder nur in geringem Maße binsenförmig sind. Auch innerhalb der angeführten Gattungen ist nur ein Teil der Arten binsenförmig: Bei *Schoenus* und *Tetraria* sind es einzelne Arten. Die Gattung *Cladium* enthält die nicht binsenförmige, flachblättrige Untergattung *Eu-Cladium* (*Cladium Mariscus* Pohl et aff.) und zudem viele Arten mit schwertförmigen Assimilationsorganen, desgleichen *Lepidosperma.*

Das Auftreten von Binsenmerkmalen innerhalb der Cyperaceen ist somit *vereinzelt* und *zerstreut.* Daraus ist zu schließen, daß die Binsenform innerhalb der Cyperaceen *zu verschiedenen Malen durch konvergente oder parallele Entwicklung* entstanden ist.

Das wird bei der näheren Betrachtung und Gegenüberstellung der verschiedenen Gattungen besonders deutlich: Jede Sippe hat in morphologisch-anatomischer und chorologischer Hinsicht ein deutlich anderes Gepräge. Man vergleiche etwa die drei miteinander näher verwandten artenarmen Gattungen *Chorizandra* (4 Arten), *Lepironia* (1 Art) und *Chrysitrix* (2 Arten), welche von allen andern Cyperaceen isoliert stehen, mit *Lepidosperma* und *Holoschoenus,* so erweist sich das auch im bedeutenden Unterschied in der Evolutionsstufe bezüglich der Binsenform, welche in den einzelnen Gruppen erreicht wird: Bei den erstgenannten ist die Abwandlung extrem, bei *Lepidosperma* etwas geringer, bei *Holoschoenus* und *Schoenus* mäßig.

III. Andere Monokotylen

A. Restionaceen

Diese in Südafrika und Australien beheimatete Familie besitzt keine typisch binsenförmigen Vertreter. Dagegen kommen bei manchen einzelne gestaltliche Eigenschaften vor, die bei Juncaceen und Cyperaceen Voraussetzungen für die Entstehung von Binsenform sind.

So sind, wie bei manchen Cyperaceen, die Laubblätter fast bei allen Vertretern auf trockene Schuppen reduziert, und die Stengel erfüllen allein die Assimilationsaufgabe. Es sind meist drehrunde, senkrechtstehende und im Innern mit einer Markhöhle versehene Organe. Verschiedene *Hypodiscus*-Arten besitzen zudem noch schaftartig verlängerte Internodien, wodurch sie ziemliche Binsenähnlichkeit erlangen.

Anatomisch sind Merkmale festzustellen, welche als Einrichtungen zum Ertragen trockener, besonnter Standorte angesehen werden (Pfitzer, Gilg).

Eine zweite, wohl tiefergreifende Übereinstimmung mit Juncaceen und Cyperaceen besteht darin, daß *hypotrophe und unifaziale Blattspreiten* vorkommen. So bei Spreitenrudimenten von *Restio compressus* Rottb., *Elegia deusta* Kth. und *Elegia asperifolia* Kth. Besonders gut zeigen das die Vertreter der Gattung *Anarthria,* die einzigen Restionaceen mit wohlausgebildeten Blattspreiten: *A. gracilis* R. Br. (Abbildung von Querschnitten bei Arber, 1922) besitzt drehrunde Spreiten, welche unmittelbar über der Scheide noch eine undeutlich begrenzte Adaxialrinne zeigen, die sich dann distal ausrundet, so daß völlige Unifazialität erreicht ist. *A. scabra* R. Br. (Abbildung Arber, 1922) und *A. laevis* R. Br. tragen lange, schwertförmige Laubblätter. Sie zeigen gleichen Habitus wie die schwertblättrigen *Cladium*- und *Lepidosperma*-Arten.

Die untersuchten Blattspreiten zeigen deutlich, daß Übergangsreihen zwischen bifazial-flachen und unifazial-zylindrischen bzw. unifazial-schwertförmigen Spreiten bestehen, die genau den gleichen charakteristischen Verlauf nehmen wie bei den beiden vorerwähnten Familien: *zunehmende Hypotrophie, Verschwinden der Blattränder und der adaxialen Rinne.* Wie dort sind diese Übergänge auch an jedem einzelnen Blatt von der Basis gegen die Spitze hin zu beobachten.

B. Xyridaceen

In der Gattung *Xyris* treten neben Arten mit schwertförmigen auch solche mit zylindrischen Blattspreiten auf. *Xyris Dusenii* Malme (leg. P. Dusén, 13.11.1909, Brasil, «in paludosis») zum Beispiel ist eine dichthorstige Pflanze mit lauter grundständigen, vertikalstehenden Blättern und schaftartigen, knotenlosen Stengeln. Die drehrunden oder leicht bilateral abgeplatteten Blattspreiten (Durchmesser zirka 1,5 mm) gleichen den Stengeln sehr. Über der Scheide, die in einer Ligula endigt, läßt sich auf der Adaxialseite der Spreite eine rinnenförmige Einsenkung beobachten, welche wenige Zentimeter weiter oben allmählich verschwindet. Querschnitte zeigen, daß diese Rinne einer Lücke zwischen zwei Leitbündelsträngen entspricht.

Die Gewebeanordnung in diesen unifazialen Spreiten stimmt mit derjenigen vieler oben beschriebener Juncaceen und Cyperaceen überein: Als konzentrische Ringe umgeben folgende Gewebezonen das großzellige Mark: Unter einer sehr dickwandigen Epidermis liegt eine Schicht Palisadenzellen. An diese grenzt innen eine mehrschichtige Zone von asterenchymatischem Schwammgewebe, in welcher die Leitbündel eingebettet sind. Je drei bis fünf derselben sind durch Bastfaserhüllen zu einem Strang zusammengefaßt.

Xyris Dusenii in allen Teilen recht ähnlich sind *Xyris Pancheri* Rendle (Neukaledonien: Plaine des lacs, marécages, Herb. J. Franc Nr. 1882) und *X. teres* Alb. Nielsson (Brasil, in palud. leg. P. Dusén Nr. 7761). Ihre Blattspreiten sind leicht bilateral abgeflacht. Bei ihnen wie bei der borstenförmig rundspreitigen *X. operculata* Labill. f. *Brownei* (Kth.) Malme (Australien, New South Wales, leg. J. L. Boorman, 12, 1907) ist über der Blattscheide eine schmale, nach oben hin verschwindende adaxiale Rinne festzustellen. In den Gestaltungsverhältnissen stimmen die Blätter dieser Xyridaceen also mit denen binsenförmiger Juncaceen und Cyperaceen überein.

C. Liliaceen, Hämodoraceen, Amaryllidaceen

Innerhalb dieser Familien sind unifaziale Blätter häufig. Meist handelt es sich um schwertförmige Organe (ähnlich *Iris*): *Tofieldia, Pleea, Narthecium, Nietneria, Hewardia, Xeronema, Haemodorum, Hagenbachia, Dilatris, Lachnanthes, Wachendorfia, Xiphidium, Phlebocarya, Tribonanthes, Lophiola, Blancoa, Conostylis, Anigosanthus.* Außerdem sind auch mehr oder weniger kreiszylindrische Blattspreiten anzutreffen: *Johnsonia lupulina* R. Br., *Xerotes turbinata* Endl., *Xerotes spartea* Endl., *Allium* div. spec., *Haemodorum teretifolium* R. Br., *H. paniculatum* Lindl., *Phlebocarya pilosissima* F. v. M., *Tribonanthes odora* Endl., *Conostylis Androstemma* F. v. M. und andere (vgl. Schmidt, Scharf und Schulze l. c.).

Eine Art verdient ihrer frappanten habituellen Binsenähnlichkeit wegen besonderer Erwähnung, die Liliacee *Johnsonia lupulina* R. Br. Diese in SW-Australien beheimatete Pflanze trägt auf einem Schaft einen Blütenstand, der durch das unterste Hochblatt in seitliche Stellung abgedrängt ist. Die Spreite dieses Blattes ist, wie der Stengel, drehrund oder etwas bilateral abgeplattet. Sie ist unifazial (Querschnitt abgebildet bei Arber, 1920). Ein zentrales, nicht besonders weites Mark wird von einem Ring von Leitbündeln umgeben, welche mit je einer subepidermalen Bastrippe in Verbindung stehen. Die Konsistenz von Stengel und Blatt ist sehr zäh (vgl. Schulze). Standort: «Sandy places, fully exposed to the sun» (The Garden 29, 1886, S. 142).

Phlebocarya pilosissima F. v. M. (Amaryllidacee), *Conostylis Androstemma* F. v. M. (Amaryllidacee) und *Haemodorum teretifolium* (Haemodoracee) besitzen borstenförmige, unifaziale Rundblätter. Sie werden erwähnt, da sie die gleiche Erscheinung zeigen, wie sie bei Juncaceen, Restionaceen und Xyridaceen zu beobachten ist, daß über der Blattscheide die Spreite noch zwei nahe beieinanderliegende, distal verschwindende Blattränder besitzt, welche eine adaxiale Rinne umgeben.

D. Scheuchzeriaceae

Scheuchzeria palustris L. hat mit ihren vertikalen, ungefähr runden Blattspreiten Binsenähnlichkeit. Der anatomische Aufbau dieser Organe ist ein sehr lockerer, das eingeschlossene Luftvolumen relativ groß (Blattquerschnitte Abb. 51). Die ganze Blattoberfläche wird von Assimilationsgewebe und einer Reihe von Leitbündeln unterlagert, welche alle, auch auf der Adaxialseite, ihr Phloem der Epidermis zugewandt haben. Das Blattinnere ist von zahlreichen Gewebebrücken durchsetzt, in welchen die drei größten Leitbündel verlaufen.

Unmittelbar über der Blattscheide sind zwei deutliche Blatträndер ausgebildet, verstärkt durch je einen subepidermalen Baststrang. Eine Besonderheit von *Scheuchzeria* ist es, daß sich meist *ein* Blattrand auflöst, während der zweite deutlich bleibt; es entsteht so der eigenartige Fall eines unifazialen Blattes mit einer einzigen Blattrandkante (Abb. 51 *b*). Gelegentlich findet man auch Blätter, deren beide Blattränder bis zur Spitze reichen (Abb. 51 *a*) und solche, wo beide verschwinden.

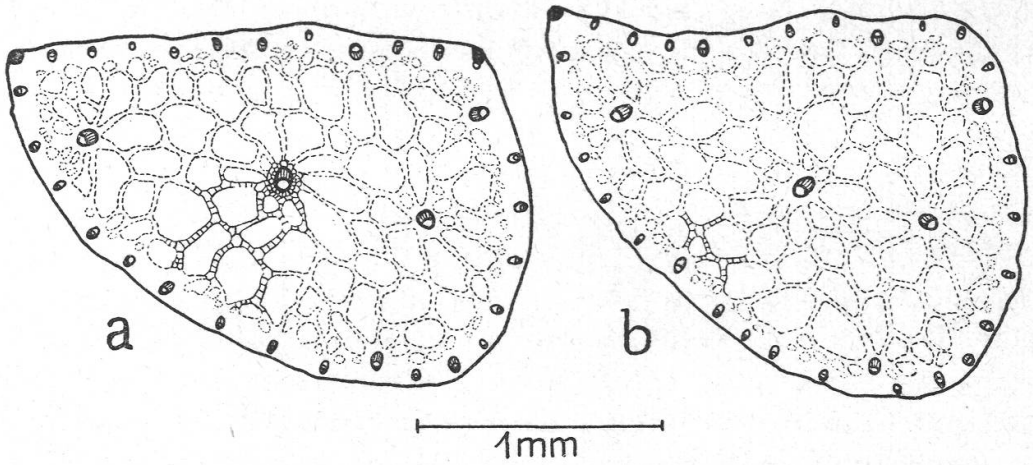


Abbildung 51
Scheuchzeria palustris L.
Querschnitte durch zwei Blattspreiten

Festgehalten werden muß, daß hier die Unifazialität des Blattes bei wenig ausgeprägter Hypotrophie durch ein Verschwinden der Blattränder und anatomische Angleichung der Adaxialseite an die Abaxialseite zustande kommt.

Ähnliche Bauverhältnisse wie *Scheuchzeria palustris* zeigt die heute zu den Potamogetonaceen gestellte *Triglochin palustris* L.

IV. Dikotylen

Die einzigen drei wirklich als binsenförmig zu bezeichnenden Arten unter den Dikotylen, die ausfindig gemacht werden konnten, sind *Um-*

belliferen. Sie sind von B r i q u e t in seinen «Recherches sur les feuilles septées chez les Dicotylédones» dargestellt. B r i q u e t s Beschreibung sind die folgenden Daten entnommen:

Ottoa oenanthoides Kth. (monotypische Gattung, *Apioideae-Smyrnieae;* Mexico, Columbia, 2500 bis 3500 m ü. M.): Rhizom; alle Blätter basal; Infloreszenz auf Schaft. Blattspreiten kreiszylindrisch, kahl, längsgestreift. Blattquerschnitt kreisrund; Gewebeanordnung durchaus radiär in konzentrischen Ringen um den lufthaltigen Markraum: Epidermis mit dicker Cuticula, Spaltöffnungen in Rinnen versenkt; zwei Schichten Palisaden; ein Ring Leitbündel mit Kollenchymbrücken zur Epidermis; Endothel. Der Innenraum wird durch Diaphragmen unterteilt, welche aus Parenchym, Kollenchym und Leitbündelzellen bestehen.

Crantzia lineata Nutt. (monotypische Gattung, *Apioideae-Ammineae-Seselinae;* Nord-, Mittel- und Südamerika, Pazifische Inseln, Neuseeland). Blattbau sehr ähnlich *Ottoa,* jedoch viel zarter.

Tiedmannia teretifolia DC. *(Apioideae-Peucedaneae-Ferulinae;* Florida). In allen Teilen kräftiger gebaut als *Ottoa oenanthoides:* Drehrunde Blätter steif, stechend, mit subepidermalen Rippen aus Bast (nicht Kollenchym). Auch die Leitbündel sind von verholzten Bastfasern begleitet. Die Diaphragmen bestehen aus Sklerenchym mit aufgelagerten Leitbündelanastomosen. Sie sind mit Luftlücken versehen. Im Markraum findet sich ein Asterenchym, das nach der Abbildung B r i q u e t s (l. c., S. 464) sich von demjenigen bei *Juncus* kaum unterscheiden läßt.

Die Übereinstimmung dieser drei Umbelliferen mit den bei vielen Juncaceen, Cyperaceen und andern Monokotylen gefundenen Verhältnissen in bezug auf Habitus, Morphologie und Histologie ist außerordentlich. Es kann nicht verwundern, daß sie sich auch auf *ökologische* Belange erstreckt: Alle drei sind Sumpfpflanzen (*Crantzia* gedeiht selbst in tiefem Wasser). Anderseits scheinen besonders *Tiedmannia* und *Ottoa* auch Extreme an Einstrahlung und Austrocknung aushalten zu müssen. B r i q u e t schreibt darüber in bezug auf *Tiedmannia:* «Sans doute, c'est une plante vivant dans la vase et dont la base au moins se trouve submergée: mais ce n'est que pendant une période. En d'autres temps, elle se trouve exposée aux ardeurs du soleil subtropical de la Floride, l'eau qui la baignait disparaît, la vase se dessèche et son appareil végétatif est obligé de faire face à des conditions extrêmes.» «De là le développement considérable du système mécanique, les tissus protecteurs contre une transpiration et une insolation trop énergiques, la sclérification des diaphragmes.» Es handelt sich somit nicht eigentlich um Wasserpflanzen, sondern um Pflanzen wechselnder extremer Bedingungen.

Müßte man dartun, welch starken gestaltbestimmenden Faktor die Umwelt darstellt, so wäre diese Übereinstimmung einiger Umbelliferen

mit verwandtschaftlich doch völlig fernstehenden Juncaceen ein erstaunliches Beispiel. Eine solche Betrachtung birgt aber die Gefahr in sich, daß die konstitutionelle Grundlage, die solche Bildungen allein ermöglicht, zu wenig beachtet wird. Es scheint zum Beispiel kein Zufall zu sein, daß gerade die Umbelliferen binsenähnliche Formen hervorgebracht haben, ist es doch eine der Dikotylenfamilien, in denen auch andere, sonst bei Monokotylen verbreitete Eigenschaften vorkommen. Es sei nur an die meist sehr breite, stengelumfassende Blattinsertion mit der Bildung ausgeprägter Blattscheiden sowie an die Vorkommnisse grasähnlicher, parallelnerviger Blätter bei *Eryngium*- und *Bupleurum*-Arten erinnert. Dabei wird natürlich nicht gesagt, daß die «Monokotylenmerkmale» der Umbelliferen gleichen merkmalsphyletischen Ursprungs seien wie diejenigen der Monokotylen.

Dritter Teil: Überblick

1. Das Ziel der vorliegenden Untersuchung

Die «Binsenform», ein auffallender Habitustyp (physiognomische Definition S. 107 f.), der in verschiedenen Familien der Monokotylen und ganz vereinzelt auch bei den Dikotylen (Umbelliferen) auftritt, gelangt hier zur Darstellung, wobei versucht wird, anhand der ontogenetischen Entstehungsweise und der Verhältnisse in verschiedenen Verwandtschaftskreisen diese Wuchsform entwicklungsgeschichtlich-kausal zu verstehen.

2. Feststellungen früherer Autoren

Binsenförmige Pflanzen sind von Systematikern benannt und eingeordnet und von Morphologen auf typologische Beziehungen untersucht worden. Indessen sprechen nur Ökologen unabhängig von systematischer Zugehörigkeit und morphologischer Gliederung der Pflanzen von «Binsenform». Ihr Interesse galt vorerst der Feststellung, inwieweit «Binseneigenschaften» für die Pflanzen an bestimmten Standorten von Vorteil seien. Die kausale Fragestellung zur Leben-Umwelt-Beziehung führte von der «Anpassungs»-Vorstellung zum Begriff der «Epharmose», der konstitutionellen Entstehung umweltadäquater Organisation (Däniker, 1954). Diese neueren theoretischen Anschauungen, die in ihrem Werdegang in der Einleitung (S. 106 bis 107) skizziert sind, stellen die Erforschung der entwicklungsgeschichtlichen Entstehungsweise der Merkmale, die *Merkmalsphylogenie,* als dringend in den Vordergrund.

3. Neubearbeitung binsenförmiger Pflanzen unter Ausdehnung der Betrachtung auf verschiedene Verwandtschaften, insbesondere seltene Formen der südlichen Hemisphäre, und Berücksichtigung der ontogenetischen Entstehungsweise der «Binsenmerkmale»

a) Morphologischer und anatomischer Aufbau binsenförmiger Pflanzen

Die Juncaceen sind von verschiedenen Autoren (Buchenau, Blau, Graebner, Adamson u. a.) in dieser Hinsicht beschrieben worden. Sie erfahren hier eine Nachuntersuchung und in knapper Form eine Neudarstellung, wobei vor allem die teils schon von Buchenau beschriebene Jugendentwicklung ausführliche Berücksichtigung erfährt. Eingehendere Behandlung wird mehreren südhemisphärischen Cyperaceen zuteil, von welchen als meist einzige Beschreibungen die Diagnosen vorliegen. Weitere binsenähnliche Pflanzen aus den Familien der Cyperaceen, Restionaceen, Xyridaceen, Liliaceen, Haemodoraceen, Amaryllidaceen, Scheuchzeriaceen und Umbelliferen dienen als wertvolle Verbreiterung der Vergleichsgrundlage.

Aus der Fülle der im speziellen Teil niedergelegten Beobachtungen kann als erstes Resultat die Tatsache herausgelesen werden, daß es in den verschiedenen Familien immer die gleichen morphologischen Bauverhältnisse sind, die Binsenhabitus verursachen:

Alle binsenförmigen Pflanzen sind horst- oder rasenbildende, ausdauernde Kräuter. Dadurch, daß alle Achsenverzweigungen (abgesehen vom Blütenstand) und ebenso die Blattinsertionen unterirdisch oder höchstens wenig über Boden liegen, entsteht im Habitusbild auffällige Verzweigungslosigkeit der Assimilationsorgane (vgl. die physiognomische Definition der Binsenform S. 107 f.). Die basale Lage der Blattansätze bringt es mit sich, daß die Infloreszenz von einem einzigen, langgestreckten Internodium in die Höhe gehoben wird (Schaft).

Bezüglich der Assimilationsorgane, welche die eigentlichen Träger des Binsenhabitus sind, können lediglich *zwei Hauptvarianten* unterschieden werden:

1. Die Blattspreiten sind nur als unbedeutende Rudimente entwickelt oder fehlen ganz. Die binsenförmigen *Stengel* sind daher die hauptsächlichen oder einzigen Assimilationsorgane der Pflanzen. Dieser Typ wurde bei den Juncaceen nicht festgestellt; sehr verbreitet ist er dagegen unter den Cyperaceen *(Eleocharis palustris, Schoenoplectus lacustris, Holoschoenus romanus* var. *Thunbergii, Schoenus tendo, Lepidosperma pauperum, L. perteres, L. Forsythii* u. a., *Cladium junceum, Cl. philippinense, Chorizandra cymbaria, Lepironia mucronata)* und Restionaceen (alle Gattungen mit Ausnahme von *Anarthria*).

Bemerkenswert ist dabei, daß an allen Arten, deren Jungpflanzen untersucht werden konnten *(Holoschoenus romanus, Lepidosperma*

pauperum, L. perteres, Chorizandra cymbaria und *Cladium junceum)* sich die «Blattlosigkeit» erst bei älteren, erstarkten Pflanzen einstellt; die Jungpflanzen besitzen noch Blätter mit wohlentwickelten Spreiten. Dabei konnte die interessante Beobachtung gemacht werden, daß die letzten dieser noch vollentwickelten Jugendblätter bei einigen Cyperaceen *(Chorizandra cymbaria, Lepidosperma pauperum, L. perteres* und *Cladium junceum)* unifaziale Spreiten tragen, d. h. also eine weitgehende Abwandlung vom normalen, bifazialen Blattbau zeigen. Unifazialität der Blätter, die bei andern Pflanzen (z. B. Juncaceen) die Voraussetzung für binsenförmige Gestaltung ist, kommt hier durch die Spreitenreduktion nur während einer meist sehr kurzen Phase der späteren Jugendentwicklung zur Geltung.

2. Die Blattspreiten sind wohlentwickelt. Sie teilen sich mit den Stengeln in die Aufgabe der Assimilation. Wie diese stehen sie vertikal und sind ihnen in Gestalt und innerem Aufbau oft so vollkommen angeglichen, daß sich Blatt- und Stengelquerschnitt nicht mehr unterscheiden lassen. Es sind völlig oder angenähert unifaziale Organe. Beispiele solchen Aufbaus sind die *Junci genuini* (exkl. *Juncus Jacquini), Junci thalassii,* die Cyperaceen *Cladium articulatum, Lepidosperma chinense, Tetraria punctoria,* Jungpflanzen von *Lepidosperma pauperum, L. perteres, Chorizandra cymbaria* und bezüglich des Tragblattes der Infloreszenz *Lepironia mucronata* und die Liliacee *Johnsonia lupulina.*

Die Monokotylensippen mit binsenförmig-unifazialen Rundblättern zeigen trotz verschiedener Familienzugehörigkeit auffallende morphologische Gemeinsamkeiten: Diese Blattformen sind mit flach-bifazialen, die meist in der gleichen Gattung oder gar an den Jungpflanzen der Art selber auftreten, durch Zwischenformen verbunden, welche einander sehr ähnlich sind (unten, im merkmalsphyletischen Abschnitt dargestellt!). Ferner finden sich in fast jedem der untersuchten Verwandtschaftskreise neben rundblättrigen auch Arten mit schwertförmig-unifazialen Blättern und meist noch Zwischenformen. Schließlich ist die Blattgliederung in Scheide und Spreite bei den Vertretern der verschiedenen Familien eine entsprechende: Zwei Scheidenöhrchen bzw. eine durch deren mediane Vereinigung entstandene «Ligula» grenzen die beiden Blattpartien gegeneinander ab; Übergänge zwischen ungegliedertem und durch Scheidenöhrchen gegliedertem Blatt sind bei den Juncaceen, solche zwischen Scheidenöhrchen und Ligula bei einzelnen Cyperaceen (z. B. *Schoenus nigricans*) und andern zu beobachten.

Auch bei der Gestaltung des Tragblattes der Infloreszenz (Definition: Anmerkung[1], S. 122) beruht die Habitusähnlichkeit trotz verschiedener Familienzugehörigkeit der Pflanzen, soweit es die untersuchten Monokotylen betrifft, auf einer tieferen morphologischen Übereinstimmung: Dieses Blatt steht am Knoten über dem langen Schaft-Interno-

dium, setzt dessen Richtung über den Blütenstand hinaus fort und drängt diesen in seitliche Lage ab (Abb. 45). Es ist meist nicht allein in der vertikalen räumlichen Orientierung, sondern auch in Durchmesser, Form und Aufbau dem Stengel weitgehend angeglichen. Soweit beobachtet werden konnte (*Junci genuini, Schoenoplectus*-Arten), zeichnen sich diese Blätter durch einen großen *Entwicklungsvorsprung* vor der Infloreszenz aus. Wenn das Tragblatt schon beinahe seine endgültige Länge erreicht hat, beginnen aus seiner Scheidenhöhle erst die Teile des Blütenstandes auszubrechen. Dies ist eine bemerkenswerte Entwicklungseigenschaft, die ja auch bei den basalen Blättern festgestellt wurde und dort ebenfalls die Senkrechtstellung begünstigt und oft die Entwicklung weiterer Blätter unterdrückt. — Laubblattartige Tragblätter, welche als Scheinfortsetzung der Infloreszenzschäfte deren schlanke Spießform bedingen, sind bei folgenden Pflanzen anzutreffen: Juncaceen: *Junci genuini* (exkl. *J. Parryi* und zum Teil *J. Jacquini), Junci poiophylli* (als Ausnahme bei *J. setaceus* und *J. capillaceus), Junci thalassii (J. acutus, J. maritimus);* Cyperaceen: *Chorizandra, Lepironia, Chrysitrix* (Abb. 45), *Holoschoenus romanus, Schoenoplectus div. spec., Tetraria punctoria, Cladium acutum* u. a.; Liliaceen: *Johnsonia lupulina.*

Die *anatomische Untersuchung binsenförmiger Assimilationsorgane* erschließt, abgesehen von der oben erwähnten außerordentlichen Übereinstimmung des Aufbaues von Stengel und Blattspreite, wie sie bei manchen Arten festzustellen ist, ebenfalls Gemeinsamkeiten, die über die Grenzen der Gattungen und Familien hinweggehen: Leitbündelgeflechte führende Diaphragmen zum Beispiel, welche der Aussteifung der röhrenförmigen Assimilationsorgane dienen, finden sich nicht allein bei den Juncaceen *(Junci septati, subnodulosi* und zum Teil *alpini)* und Cyperaceen *(Cladium articulatum, Cl. rubiginosum, Cl. teretifolium, Chorizandra cymbaria, Lepironia mucronata),* sondern selbst bei den Umbelliferen *(Ottoa oenanthoides, Crantzia lineata, Tiedmannia teretifolia)* und sind nach Briquet auch bei andern Dikotylenfamilien verbreitet. Auch das Sternzellgewebe ist in den verschiedensten, auch nichtbinsenförmigen Verwandtschaften anzutreffen (z. B. nach einer Abbildung von Briquet bei der Umbellifere *Tiedmannia teretifolia* in sehr ähnlicher Form wie bei Juncaceen). Die Sternzellen zeigen durch Streckung unterschiedlicher Zellabschnitte und durch Wandverdickungen eine Mannigfaltigkeit von Ausbildungstypen: Man findet sie nicht nur häufig im Mark, sondern auch im Assimilationsgewebe und als Bestandteile von Diaphragmen.

Im übrigen sind die anatomischen Verhältnisse recht uneinheitlich. Wohl findet man auch hinsichtlich der Gewebeanordnung immer wieder gleiche Bilder: röhrenförmige Assimilationsorgane, bestehend aus konzentrisch angeordneten Gewebezonen. Epidermis, Assimilationsgewebe, Baststränge und Leitbündel bilden die feste «Röhrenwand», welche ein

weites, interstitienreiches, stark lufthaltiges Mark («Röhrenlumen») umgibt. Der Raumanteil des letzteren ist oft sehr groß. Dieser Ausbildungstyp ist jedoch nur die Regel; in Abweichung davon besitzen die ausgesprochen binsenförmigen *Junci thalassii* durchaus massive Stengel und Blätter ohne größere Lufträume.

Bei den übrigen binsenförmigen Pflanzen fallen besonders zwei Bautypen der Assimilationsorgane auf, die sich in der Art ihrer mechanischen Verstärkung unterscheiden: Sehr starke «Röhrenwände» umgeben einen ungekammerten Markraum bei den *Junci genuini, Lepidosperma, Tetraria punctoria* und *Holoschoenus romanus*. Zartere «Röhrenwände» und zusätzliche Verstärkung durch harte Querscheidewände, die den Markraum durchsetzen, finden sich dagegen bei den *Junci septati, subnodulosi* und zum Teil *alpini,* bei *Cladium articulatum, Chorizandra cymbaria, Lepironia mucronata* und den erwähnten Umbelliferen.

Aufmerksamkeit wird in dieser Untersuchung auch dem Bau der Epidermis gewidmet: Die Dicke ihrer Außenwand ist sehr verschieden; sie mißt zwischen 3 μ *(Juncus subnodulosus)* und 15 bis 27 μ *(Schoenus tendo).* Bei allen beschriebenen südhemisphärischen Cyperaceen und Xyridaceen ist sie beträchtlich (5 bis 15 μ). Die Cucitula ist oft sehr dünn; in einzelnen Fällen erreicht sie dagegen mehrere μ Stärke *(Juncus acutus, Cladium junceum, Schoenus tendo).*

Es sind bei diesen meist an sumpfigen Orten lebenden Pflanzen somit nicht selten Strukturen anzutreffen, welche allgemein als die Transpiration herabsetzend bekannt sind. Bei vier Arten sind sogar die Spaltöffnungen tief unter das Niveau der Epidermisoberfläche versenkt *(Juncus subulatus, Cladium junceum, Tetraria punctoria, Lepironia mucronata),* und zwei weitere zeigen andere Sonderbildungen im gleichen Sinne: Die Atemhöhlen von *Juncus acutus* sind, ähnlich wie bei vielen Restionaceen, mit sehr starkwandigen Zellen ausgekleidet, und bei *Schoenus tendo* weisen die Spaltöffnungsapparate durch die bedeutenden Wandverdickungen und die Versenkung der Nebenzellen unter die Schließzellen stark abgewandelten Bau auf.

b) Zur Ökologie binsenförmiger Pflanzen

Die Standortsangaben über binsenförmige Pflanzen sind bei den Juncaceen (S. 141 bis 143) und Cyperaceen (S. 192 bis 193) im Detail dargestellt. Die dort gemachten Feststellungen und die aus Briquet zitierten Angaben über die Umbelliferen (S. 202 bis 203) gelten mehr oder weniger auch für die binsenförmigen Pflanzen aus andern Familien. Zur Hauptsache handelt es sich um folgendes:

Beinahe alle «Binsen» sind Pflanzen offener, d. h. den Temperaturextremen, der Sonnenstrahlung und den austrocknenden Winden frei

ausgesetzter Standorte. Stärkere Beschattung ertragen sie nicht. An jedem Standort binsenförmiger Pflanzen scheinen einzelne Faktoren für Pflanzenwuchs sehr ungünstig zu sein: In den meisten Fällen sind es dicht-tonige, zum Teil staunasse Böden mit großer Wasserretention. Deren Elektrolytgehalt ist zwar in vielen Fällen günstig; einige Arten gedeihen jedoch auf Salzböden, andere auf sehr oligotropher Unterlage (z. B. in Neukaledonien auf Serpentinton). Besonders einige südhemisphärische Arten scheinen zwischen Perioden stagnierender Feuchtigkeit Zeiten starker Austrocknung ertragen zu müssen.

In weitestem Rahmen betrachtet stellen sich binsenförmige Pflanzen in die Reihe derjenigen mit verschiedenen anderen Wuchsformen, deren ökologische Spezialisation darin besteht, an ausgesprochenen Mangelstandorten noch eine organische Tätigkeit zu entfalten.

c) Die merkmalsphyletische Bewertung der «Binsenmerkmale»

Die als «Binsenmerkmale» bezeichneten äußeren Formeigenschaften erweisen sich, wie für einzelne Juncaceen schon Buchenau, Adamson u. a. nachgewiesen haben, als die merkmalsphyletisch abgeleiteten. Das wird vornehmlich aus zwei Tatsachen geschlossen: Die untersuchten *Jungpflanzen* zeigen in den meisten Fällen (außer *Cladium*) an ihren Primärsprossen keine Binsenform; diese stellt sich schrittweise im Lauf der Blatt- und Sproßfolge ein. Ferner zeigt sich bei der Betrachtung des *weiteren Verwandtschaftskreises* sowohl innerhalb der Juncaceen wie darüber hinaus der ganzen Liliifloren sowie der gesamten Cyperaceen, daß die morphologischen Binsenmerkmale sporadisch auftretende Sonderbildungen sind, welche sich aus den vorherrschenden Bauverhältnissen ableiten lassen.

Die verschiedenen Verwandtschaften stehen bezüglich der Entwicklung der «Binsenmerkmale» auf sehr verschiedenen Stufen: Bei vielen sind sie nur andeutungsweise vorhanden; andere *(Cladium spec.)* sind darin so fortgeschritten, daß schon die Primärsprosse die abgeleiteten Verhältnisse zeigen.

Bei den Entwicklungen, die zu Binsenform führen, handelt es sich um folgende Erscheinungen:

A. Verschiebungen in der Entwicklung der Längsabschnitte von Blatt und Stengel

sind in dreierlei Weisen an der Herausbildung von Binsenhabitus beteiligt:

1. Durch Verkürzung der basalen Internodien kommen die Blattinsertionsstellen und die Verzweigungen in Bodennähe zu liegen. Das

fertile Internodium erfährt dagegen eine sehr starke Verlängerung; es trägt als Schaft den Blütenstand. Solche Verhältnisse sind auch bei manchen nichtbinsenförmigen Pflanzen verschiedener Familien anzutreffen.

2. Die Reduktion aller Blattspreiten auf kurze Rudimente ist eine Erscheinung, welche den Juncaceen fehlt, bei einigen Cyperaceen jedoch an älteren Pflanzen eintritt (S. 203 f.) und bei den Restionaceen mit Ausnahme von *Anarthria* die ganze Familie betrifft. Zusammen mit schaftartiger Ausbildung bewirken die ohnehin radiären, vertikalstehenden Stengel, welche als die einzigen Assimilationsorgane ausgestaltet sind, den Binsenhabitus dieser Pflanzen.

3. Den kompliziertesten Fall stellt die Herausbildung extremer Verschiedenheit der Längenproportionen zwischen Blattscheide und -spreite der verschiedenen Blätter an den Sprossen der Juncaceen, insbesondere der *Junci genuini* und *subnodulosi* dar: Das oberste, jüngste Blatt jedes Sprosses nimmt nahezu endständige Stellung an, indem nach seiner Entstehung jede weitere Blattbildung aufhört. Es besteht, abgesehen von einer mikroskopisch kleinen Scheidenhöhle, aus einer großen, vertikalstehenden Spreite. Alle älteren Blätter besitzen dagegen eine sehr große Scheide, während ihre Spreite höchstens noch als borstliches Rudiment vorhanden ist (dargestellt S. 148 bis 151). — Außer den Juncaceen, bei welchen sie in ihrer Entstehung in der Sproßfolge der Jungpflanzen sowie bei Zwischenformen *(Juncus Jacquini* u. a.) zu verfolgen sind, werden solche Verhältnisse annäherungsweise noch bei der Cyperacee *Cladium tenax* beobachtet.

B. Die Angleichung von Blattspreiten und Stengeln

äußert sich in der Form und der räumlichen Orientierung. Die Blattspreiten machen dabei bedeutende Wandlungen durch, welche zu starker Stengelähnlichkeit führen. Sie nehmen *radiäre Struktur* an und werden *unifazial.* In keinem Fall ist diese Ausbildung ursprünglich; sie geht, wie an der Jugendentwicklung und an zahlreichen Zwischenformen insbesondere aus den Gattungen *Juncus* und *Lepidosperma* beobachtet wurde, auf ganz charakteristische Weise aus der dorsoventral-bifazialen hervor. Dabei spielt nicht nur die in der Literatur bekannte Förderung der Blattunterseite gegenüber der Oberseite *(Hypotrophie)* eine Rolle, sondern nach eigenen Untersuchungen mit ihr kombiniert, ein *Erlöschen der Blatträndер* und ein *Ausrunden und Angleichen der verbleibenden adaxialen Blattoberseite an die Unterseite* (Abb. 18 und 19, S. 146). Stets werden beide Vorgänge miteinander angetroffen; oft steht die Hypotrophie im Vordergrund, d. h. die Blatträndер erlöschen erst in sehr fortgeschrittenem Hypotrophiestadium *(Junci genuini, Lepidosperma);* in andern Fällen setzt der Angleichungsvorgang zwischen Adaxial- und Abaxialseite des Organs viel früher ein *(Junci septati, Scheuchzeria palustris).*

Das Unifazialwerden der Blattspreiten verläuft innerhalb der untersuchten Monokotylen bemerkenswert einheitlich. Gleiche Übergänge von dorsoventral-bifazialen zu unifazial-radiären sowie auch zu unifazial-schwertförmigen Blattspreiten treten in der oben beschriebenen Weise außer bei Juncaceen auch bei Cyperaceen (Übergänge besonders in der Gattung *Lepidosperma*), Restionaceen (S. 197 f.), Xyridaceen (S. 198 f.), Amaryllidaceen, Haemodoraceen (S. 199) und in etwas abweichender Form bei *Scheuchzeria* (S. 200) auf. Dabei entstehen nicht in allen Fällen binsenförmige Assimilationsorgane, sondern vielfach borsten- oder schwertförmige (*Lepidosperma*- und *Cladium*-Arten), und nicht selten verkümmern die Blattspreiten während der Ontogenese (S. 203 bis 204).

Auch bezüglich der *vertikalen Orientierung,* mit welcher der radiäre Bau in Zusammenhang steht, erreichen die Blätter Stengelähnlichkeit. Sie wird durch folgende Eigenheiten räumlich ermöglicht: bei den nichtblühenden Sprossen der *Junci genuini* und *subnodulosi* durch die praktisch endständige Stellung des jeweils einzigen Laubblattes, bei den *Junci thalassii, Cladium articulatum* u. a. durch ein nahes Aneinanderliegen der aufeinanderfolgenden Blätter mittels sehr langer Scheiden und bei den Tragblättern der Infloreszenzen, welche die Scheinfortsetzungen der Schäfte bilden, durch deren Entwicklungsvorsprung vor den übrigen Teilen des Blütenstandes (vgl. S. 204 f.).

C. *Die Ausbildung anatomischer und funktioneller Sonderverhältnisse* läßt sich dort merkmalsphyletisch gut beurteilen, wo sie in Zusammenhang mit der äußeren Morphologie stehen. Das gilt z. B. für die Gewebeanordnung in röhrenförmigen, unifazialen Blättern. Hier zeigen ontogenetische Entwicklung und systematischer Vergleich ebenfalls, daß es sich um abgeleitete Verhältnisse handelt.

4. Allgemeine Betrachtung und Beurteilung des Binsenhabitus im System und als Entwicklungseigentümlichkeit

Sippen typisch binsenförmiger Pflanzen (Arten, Sektionen, kleinere Gattungen) treten im System vereinzelt in verschiedenen Verwandtschaften auf (Juncaceen, Liliaceen, Xyridaceen, Cyperaceen, Umbelliferen). Jede Familie oder größere Gattung umfaßt neben binsenförmigen auch Vertreter mit anderem Wuchs. Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß Binsenform *unabhängig in verschiedenen Sippen* entstanden sein muß und daß es sich dabei um ein *jüngeres Geschehen* handelt, das sich nach der Trennung der Entwicklungszüge in Familien und zum Teil Gattungen und Sektionen abgespielt hat.

Diese Feststellung paralleler Entwicklung führt zur Frage der *Ursachen.* Die ökologischen Vergleiche binsenförmiger Pflanzen zeigen

eine enge *Abstimmung auf ähnliche Umweltbedingungen.* Frühere Autoren sprachen von «gleichsinniger Anpassung an analoge Umweltverhältnisse» (Linsbauer).

Die Genetik hat in der Aufdeckung des Mechanismus von Mutation und Selektion einen Weg des Verstehens solcher «Anpassungen» gezeigt. Es sei hier besonders auf die Entdeckung und experimentelle Bestätigung des Baldwin-Effektes, der «genetischen Assimilation» modifikativ erworbener Eigenschaften (Waddington, Simpson), hingewiesen.

Verschiedene am vorliegenden Material gemachte Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Entwicklung unter gleichen Umweltverhältnissen als Erklärung allein nicht genügen kann:

Die Einzelmerkmale, welche in ihrem Zusammenwirken Binsenhabitus hervorrufen, sind im System weit verbreitete Eigenschaften, die oft in anderer Kombination an anderen Wuchsformen auftreten. Ihre Entstehung verläuft oft in verschiedenen Familien bis in Details gleich, für welche sich keinerlei Umweltbezug und Selektionswert nachweisen läßt (z. B. die Art der Übergänge von bifazialen zu unifazialen Blättern oder die Übergänge vom einfachen zum zweigliedrigen Blatt über die Ausbildung von Scheidenöhrchen zur Ligula, die Abdrängung des Blütenstandes in seitliche Lage durch das Tragblatt u. a. m.).

Diese in verschiedenen Verwandtschaften parallel verlaufenden Wandlungen haben weitgehend den Charakter *autonomen, umweltunabhängigen Geschehens.* Die Entstehung der Binsenform in verschiedenen Familien dürfte daher im wesentlichen auf *Gemeinsamkeit der ererbten Grundorganisation* der betreffenden Pflanzen beruhen, also letztlich doch als verwandtschaftsbedingt zu verstehen sein. (Das gilt bezüglich der morphologischen Eigenschaften wenigstens innerhalb der Monokotylen, für manche anatomisch-histologische Merkmale für Mono- und Dikotylen.)

Literaturverzeichnis

Adamson, R. S., 1925. On the leaf structure of *Juncus*. Annals of Botany, **39.**

Arber, Agnes, 1918. The phyllode theory of the monocotyledonous leaf with special reference to anatomical evidence. Annals of Botany, **32,** 465—501.

— 1920. On the leaf structure of certain *Liliaceae,* considered in relation to the phyllode theory. Annals of Botany, **34,** 447—465.

— 1921 (*a*). The leaf structure of the *Iridaceae,* considered in relation to the phyllode theory. Annals of Botany, **35,** 301—336.

— 1921 (*b*). Leaves of the *Helobiae.* Bot. Gaz., **72,** 31—38.

— 1922. Leaves of the *Farinosae.* Bot. Gaz., **74,** 80—94.

B., 1886. Burtonias and Johnsonias. The Garden, **29,** 142.

Balfour, J. H., 1871. *Juncus effusus* with both spirally twisted and spirally curled leaves. Journ. of Botany, **9,** 281.

Becherer, A., 1929. Notes critiques sur le *Scirpus Holoschoenus* L. Candollea, **4,** 130—145.

Blau, Joh., 1904. Vergleichend-anatomische Untersuchungen der schweizerischen *Juncus*-Arten. Diss., Zürich.
Briquet, J., 1897. Recherches sur les feuilles septées chez les Dicotylédones. Bull. Herb. Boissier, **5,** 453—468.
Buchenau, Fr., 1889. Über eine trügerische Form von *Juncus effusus* L. Verh. Bot. Verein Provinz Brandenburg, **31,** 231—236.
— 1890. Monographia Juncacearum. Englers Bot. Jahrb., **12,** 1—495.
— 1896. Studien über die australischen Formen der Untergattung *Junci genuini*. Englers Bot. Jahrb., **21,** 258—267.
— 1901. *Marsippospermum Reichei* Buchenau, eine merkwürdige neue Juncacee aus Patagonien. Ber. Dtsch Bot. Ges., **19,** 159—170.
— 1906. *Juncaceae*. A. Engler, Das Pflanzenreich IV, 36.
Buxbaum, Fr., 1951. Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen. Wien.
Čelakovský, L. J., 1903. O listech monofacialních. Abh. böhm. Akad., **40.** Referat in Bot. Centralblatt, **93,** 343 (Nemec).
Chermezon H., 1910. Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Diss. (thèses), Paris.
— 1928. Sur les feuilles ensiformes de quelques cypéracées. C. R. d. séances Ac. Sciences, **186,** 967.
— 1929. Les cypéracées à feuilles ensiformes. Arch. de Botanique, **3,** Bull. mens. n° 5, mai. Caen.
Däniker, A. U., 1945 (*a*). Die differenzierte Entwicklung. Vorläufige Mitteilung. Archiv d. Julius-Klaus-Stiftung. Erg.Bd. zu **20** (Festgabe A. Ernst).
— 1945 (*b*). Über die phylogenetische Entwicklung. Archiv d. Julius-Klaus-Stiftung, **20,** 461—466.
— 1954. Evolution und Epharmose. Verh. d. Schweiz. Naturforsch. Ges., 134. Jahresvers., Altdorf 1954 (56). Mitt. a. d. Bot. Museum d. Univ. Zürich, **200.**
Didrichsen, A., 1894 und 1897. Om Cyperaceernes Kim. I und II. Botanisk Tidskrift København, **19** und **21.**
Domin, K., 1911. Morphologische und Phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 2e série, **9,** 117—326.
Drude, O., 1913. Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig.
Duval-Jouve, M. J., 1871. Sur quelques tissus de Joncées, de Cypéracées et de Graminées. Bull. Soc. Bot. de France, **18,** 231—239.
— 1873. Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones aquatiques. Paris.
Fleischer, E., 1874. Beiträge zur Embryologie der Monocotylen und Dicotylen. Diss. Leipzig.
Gilg, E., 1891. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der *Restiaceae*. Englers Bot. Jahrb., **13,** 541—606.
Goebel, K., 1884. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk, Handbuch d. Bot., **3,** 99—432.
— 1891. Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Teil. Marburg.
— 1913. Organographie der Pflanzen. I. Teil, 2. Aufl. Jena.
— 1932/33. Organographie der Pflanzen. III. Teil, 3. Aufl. Jena.
Graebner, P., 1895. Studien über die norddeutsche Heide. Englers Bot. Jahrb., **20.**
— Siehe Kirchner, Loew und Schröter.
Guillaumin, A., 1938. Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie. Revision des Cypéracées. Bull. Soc. Bot. de France, **85,** 37—47.
Haberlandt, G., 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig.
Hansgirg, A., 1903. Phyllobiologie nebst Übersicht der biologischen Blattypen. Leipzig.

Heinricher, E., 1884. Über isolateralen Blattbau mit bes. Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., **15,** 502—567.

Hooker, J. D., 1878. *Aponogeton spathaceum* E. Meyer, var. *junceum.* Curti's Bot. Magazine, **34,** Tab. 6399.

v. Humboldt, A., 1806. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen.

Irmisch, Th., 1864. Zur Naturgeschichte des *Juncus squarrosus.* Verh. d. Bot. Vereins Provinz Brandenburg, **6,** 238—243.

Kaphahn, S., 1905. Beiträge zur Anatomie der Rhynchosporeenblätter und zur Kenntnis der Verkieselungen. Beih. Bot. Centralblatt, **18,** I. Abt., 233—272.

Kerner v. Marilaun, A., 1888. Pflanzenleben, 1. Band. Leipzig.

Kirchner, Loew und Schröter. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band I, Abt. 1, 3.

Kükenthal, G., 1938—1944. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Rhynchosporoideae.* Fedde Repert., **44, 46, 47, 48, 50, 51, 52, 53.**

Lampa, Emma, 1900. Untersuchungen über einige Blattformen der Liliaceen. Österr. Bot. Zschr., **50,** 421—425.

Laurent, M., 1904. Recherches sur le développement des Joncées. Ann. Sc. Nat., 8e série, Bot., **19,** 97—194.

Oberdorfer, E., 1949. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. Stuttgart und Ludwigsburg.

Pfeiffer, H., 1920. Zur Systematik der Gattung *Chrysitrix* und anderer *Chrysitrichinae.* Ber. Dtsch. Bot. Ges., **38,** 6—10.

— H., 1920. Revision der Gattung *Ficinia* Schrad. Bremen.

— 1921. Der heutige Stand unserer Kenntnisse von den Kegelzellen der Cyperaceen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **39,** 353—364.

— 1925. Vorarbeiten zur systematischen Monographie der Cyperaceae-Mapanieae. Bot. Archiv, **12,** 446—472.

— 1927. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen. I. Anatomie der Blätter. Beih. Bot. Centralblatt, **44,** I. Abt., 90—176.

Pfitzer, E., 1870. Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen: II. Über das Hautgewebe einiger Restionaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., **7,** 532 bis 587.

Poulsen, V. A., 1891. Anatomiska Studier over *Xyris*-Sloytens vegetative Organes. Kopenhagen.

Rikli, M., 1895. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit bes. Berücks. der inneren Parenchymscheide. Diss., Zürich, Berlin.

Roth, Ingrid, 1949. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit bes. Ber. von Stipular- und Ligularbildungen. Diss., München. Planta, **37,** 299—336.

Sachs, J., 1879. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, **2,** 226—284.

Scharf, Wilh., 1892. Beiträge zur Anatomie der Hypoxideen und einiger verwandter Pflanzen. Bot. Centralblatt, 13. Jahrg., **52,** 145—153, 177—184, 209—217, 241—249, 289—296, 321—327.

Schlickum, A., 1895. Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. Diss., Marburg.

Schlittler, J., 1951. Die Gattungen *Eustrephus* R. Br. ex Sims und *Geitonoplesium* (R. Br.) A. Cunn. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **61,** 175—239. Mitt. a. d. Bot. Museum d. Univ. Zürich, **189.**

— 1953. Blütenartikulation und Phyllokladien der *Liliaceae,* organphylogenetisch betrachtet. Fedde Repert., **55,** 154—258.

Schmidt, C., 1891. Über den Blattbau einiger xerophiler Liliifloren. Bot. Centralblatt, **47,** 1—6, 33—42, 97—107, 164—170.

Schulze, R., 1893. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Englers Bot. Jahrb., **17,** 295—394.

Schwendener, S., 1874. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig.

Seidel, Käthe, 1951. Zur Ökologie von *Scirpus lacustris.* Ber. Dtsch. Bot. Ges., **64,** 342—352.

Simpson, G. G., 1953. The Baldwin Effect. Evolution, **7,** 110—117.

Solereder, H., und Meyer, F. J., 1928—33. Systematische Anatomie der Monocotyledonen. Berlin.

Souèges, R., 1933. Recherches sur l'embryogénie des Joncacées. Bull. Soc. Bot. de France, **80,** 51—69.

Thielke, Ch., 1948. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. Planta, **36,** 154—177.

Tietje, P., 1916. Zur Kenntnis der Entwicklung der Junaceen und Cyperaceen. Diss., Göttingen.

Trécul, A., 1876. Théorie de la modification des rameaux pour remplir des fonctions diverses, déduite de la constitution des Amaryllidées, etc. C. R. d. séances Ac. Sciences, **83,** 258—263.

Troll, W., 1935—39. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Band, Vegetationsorgane. Berlin.

Tschirch, A., 1881. Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea, **43,** 139—252.

Velenovsky, J., 1905—13. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Teil I—IV, Prag.

Waddington, C. H., 1953. The "Baldwin effect", "Genetic Assimilation" and "Homeostasis". Evolution, **7,** 386.

Warming, E., 1896. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsche Ausgabe von E. Knoblauch, Berlin.

Weaver, J. E., and Clements, F. E., 1929. Plant Ecology. New York and London.

Weimarck, H., 1946. Studies in *Junaceae,* with special reference to the species in Ethiopia and the cape. Svensk Botanisk Tidskrift, **40,** 141—178.