

Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes

von

C. E. B. BREMEKAMP.

Es gibt eine ganze Reihe Gräser mit geschlossener Blattscheide. Bei anderen aber sind die Ränder der Scheide frei und in diesem Falle greifen sie so über einander hin, dass bei den aufeinander folgenden Blättern abwechselnd der rechte Saum den linken und der linke den rechten umfasst. Wird der Stengel so gehalten, dass die eine Blattzeile sich zur linken, die andere sich zur rechten Seite des Beobachters befindet, so sind die deckenden Ränder der Blattscheiden ihm entweder alle zugewendet oder sie sind alle auf der Hinterseite für ihn verborgen. Dieser Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite wird in manchem Falle noch weiter akzentuiert durch Eigentümlichkeiten in der Grösse und der Form der Öhrchen an der Grenze von Blattscheide und Spreite. Sehr deutlich tritt sie auch in der Knospenlage hervor. Die Spreite ist nämlich imselben Sinne wie die Scheide, aber viel stärker eingerollt, also auch abwechselnd rechts und links; die übergreifende Hälfte ist dabei meist etwas breiter.

Dass aber auch bei den Gräsern mit geschlossener Scheide und duplicativer Knospenlage die Stengel dorsi-

ventral sind, zeigt sich, wenn die Achselknospen mit in Betracht gezogen werden. Die ersten Blätter der Seitensprosse liegen bei allen Gräsern sämtlich auf derselben Seite der Hauptachse.

Besonders scharf kann die Dorsiventralität zuweilen in der Infloreszenz ausgeprägt sein (*Nardus stricta*, *Dactylis glomerata*, *Cynosurus cristatus*, *Panicum colonum*). Goebel bemerkt hierüber in der neuen Auflage seiner „Organographie“ (I S. 301): „ wahrscheinlich ist diese nur eine Steigerung der dorsiventralen Ausbildung, die auch an den Vegetationsorganen der Gräser sich mehr oder weniger deutlich wahrnehmen lässt.“ Auch Hackel (in Engler und Prantl II. 2. 1887. S. 5) hat schon hierauf hingedeutet. Die betreffende Stelle findet man weiter unten zitiert. An dem Beispiele von *Dactylis glomerata* wird dann zugleich gezeigt, dass der Infloreszenz und dem beblätterten Stengel dieselbe Symmetrie zukommt.

Nach Hofmeister (Allgemeine Morphologie, 1868. S. 588) wird der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite hervorgerufen durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft. Seine Überlegungen können folgendermassen zusammengefasst werden: Alle Grassprosse weichen von der Vertikalen ab, die Achse des Keimlings z. B. im Folge der schiefen Lage des Embryos im Samen; eine rein vertikale Aufrichtung dieser Achse kommt selbst bei hochstengelligen Gräsern wie Mais und Zuckerrohr nicht vor. Eine Achse der zweiten oder höheren Ordnung steht während Anlage und Entwicklung notwendig schief mit Bezug auf den Horizont.

Hofmeister hat versucht die Gültigkeit dieser Auffassung zu beweisen, indem er Keimlinge der Wirkung von Zentrifugalkräften unterwarf. Er meldet über das Ergebnis dieser Versuche, dass es ihm tatsächlich gelungen ist auf dieser Weise Bauch- und Rückenseite zu verwechseln. Da aber auch sonst hin und wieder derartige Ab-

weichungen auftreten¹⁾ und Hofmeister nicht angibt, wie oft er die Erscheinung beobachtet hat, wird es angebracht sein, diese Frage vorläufig als noch ungelöst zu betrachten. Die logische Berechtigung seines Versuchs ist übrigens auch fraglich. Es muss weiterhin Einspruch erhoben werden gegen seine Bemerkung, die Achse hochstengeliger Gräser stehe niemals vertikal. Die Stengel des Zuckerrohrs z. B. können als vollkommen senkrecht betrachtet werden, und wenn man auch gelegentlich einen findet, der von der Vertikalen abweicht, so ist keinerlei Beziehung zu erkennen zu der Dorsiventralität, wovon hier die Rede ist und welche nach wie vor dieselbe bleibt. Dasselbe gilt übrigens für die niederliegenden Stengel anderer Gräser, welche sich vielfach drehen und somit die Lage ihrer Symmetrieebene zum Horizonte fortwährend ändern. Es scheint also, dass dieser Punkt schon im Embryo für die ganze Pflanze entschieden wird. Ob aber vielleicht dort die Schwerkraft eine Rolle spielt, ist eine Frage, welche vorläufig ohne Antwort bleiben muss.

Über die Weise, worauf die verschiedenen Sprosse derselben Pflanze sich zu einander verhalten, findet sich eine nähere Andeutung bei Hackel (l. c. S. 3). Dieser constatiert: „Jeder Zweig beginnt mit einem adossierten, zweikieligen, selten (Cynodon) zweispaltigen, häutigen Vorblatte, auf welches die anderen Blätter so folgen, dass ihre Mediane sich mit der des Mutter- und Vorblattes kreuzt. Dabei sind die aufeinanderfolgenden Zweige antidrom (d. h. fällt das erste Blatt des einen links vom Mutterblatte, so fällt das des nächsten rechts u. s. w.) so dass die ersten Blätter aller Zweige auf dieselbe Seite der Hauptachse fallen.“

¹⁾ cf. J. C. Schoute. Die Bestockung des Getreides. Verhandlungen d. Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam. Tweede Sectie XV. 2. (1910). S. 20—24.

Wie aus der Beschreibung Hackel's hervorgeht, sind die Zweige auf derselben Seite alle unter einander gleich, Zweige auf verschiedenen Seiten jedoch einanders Spiegelbild ¹⁾. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man eine Pflanze betrachtet wie das Zuckerrohr, das sich durch reichliche Verzweigung und durch die ansehnliche Grösse seiner Achselknospen besonders für solche Forschung eignet. Wir können dann ausserdem noch etwas weitergehen und nachspüren, in welcher Beziehung die Symmetrie des Tragblattes zu derjenigen des Achsel sprosses steht.

Bei dem zweikieligen Vorblatte greift ebenso wie bei den andern Blättern dieser Pflanze der eine Rand über den andern hin. Der deckende Saum des Vorblattes und derjenige des ersten wahren Blattes des Achsel sprosses sind hier einander entgegengesetzt; beim zweiten ist aber der deckende Saum wieder derselbe wie beim Vorblatte, u. s. w. Vergleichen wir aber das Tragblatt mit dem Vorblatte, so finden wir nicht die regelmässige Abwechslung wie zwischen den aufeinanderfolgenden Blättern desselben Sprosses. Regelmäss gibt es aber doch: beim Trag- und Vorblatte deckt immer der gleichnamige Saum (man vergleiche Fig. 1).

Im Falle, dass beim Tragblatt der rechte Saum den linken bedeckt, haben wir demnach, dass nach einander beim

Tragblatte	Vorblatte	1sten Blatte	2en Blatte	3en Blatte	der
rechte	rechte	linke	rechte	linke	

Rand den anderen für unser Auge verbirgt.

¹⁾ Auch unter den Hauptstengeln findet man bei derselben Art immer zwei gleichstarke Gruppen, welche einanders Spiegelbild sind. Bei der einen fallen die ersten Blätter der Seitenzweige alle rechts, bei der anderen Gruppe alle links vom Rücken der Koleoptile. Sehr leicht ist der Unterschied zu erkennen bei den Formen mit convolutiver Knospenlage. In diesem Falle genügt es beim Keimling auf die Einrollung des ersten Blattes zu achten.

Im entgegengesetzten Falle finden wir, dass beim
 Tragblatte | Vorblatte | 1sten Blatte | 2en Blatte | 3en Blatte | der
 linke | linke | rechte | linke | rechte | der
 Saum über den anderen hingeschlagen ist.

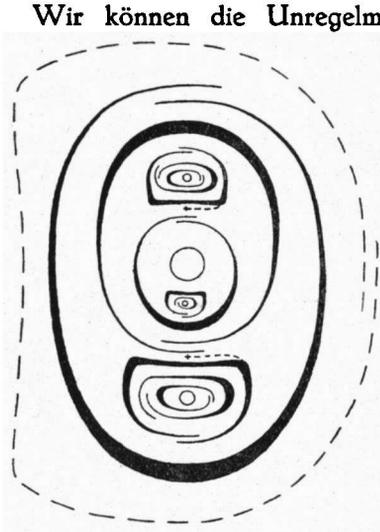


Fig. 1.
 Sprossverhältnisse von *Saccharum officinale* L.

Aufeinanderfolge hervortritt, eliminieren, wenn wir annehmen, dass das zweikielige Vorblatt morphologisch gleichwertig ist mit zwei wahren Blättern. Die Ränder, welche einander überdecken, gehören dann zu zwei verschiedenen, einseitig mit einander verwachsenen Blättern. Zuerst Blatte muss dann der Rand, welcher den anderen überdeckt, zum zweiten der überdeckte gerechnet werden.

Auf Grunde dieser Voraussetzung weiterbauend müssen wir uns vorstellen, dass das erste der beiden verwachsenen Blätter vergleichbar ist mit dem ersten wahren Blatte des Achselsprosses auf derselben Weise, wie dieses mit dem dritten kongruiert, während die zweite Komponente übereinstimmt mit dem zweiten und vierten wahren Blatte.

Die Reihe wird also:

Tragblatt	1ste Komp. des Vorblattes	2e Komp.	1stes Blatt	2es Blatt	3es Blatt
rechts	links	rechts	links	rechts	links
oder: links	rechts	links	rechts	links	rechts.

Die Unregelmässigkeit ist somit verschwunden.

Zur selben Auffassung über dem morphologischen Werte dieses Vorblattes gelangte van Tieghem (Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Série V, Tome XV, 1872, ibidem Série VIII, Tome III, 1897) auf ganz anderem Wege. In der Infloreszenz von *Coix Lacryma-Jobi* fand er nämlich stets in der Achsel des Vorblattes zwei Knospen, eine rechts und eine links von der Medianen. In diesem Bezug erwähnt er auch dessen beide Kiele und seine Zweispaltigkeit. Überdem hatte Dutailly (Bull. de la Soc. Linn. de Paris 1879. S. 213) gezeigt, dass die erste Anlage des Vorblattes aus zwei verschiedenen, einander gegenüberstehenden und auf einander folgenden Gewebeknötchen zusammengesetzt ist, während die Gewebewucherungen sich erst später ausbreiten und zusammenfließen.

Für die oben gegebene Betrachtung ist es gleichgültig, dass die Symmetrieebenen von Haupt- und Seitensprossen einander rechtwinklig kreuzen. Tatsächlich sollte man erwarten, dass diesen Sprossen dieselbe Symmetrieebene zukäme¹⁾. Die Drehung des Achselsprosses, womit die Verwachsung der beiden ersten Blätter zum zweikieligen Vorblatte unlöslich verbunden ist, bildet ein besonderes Problem, wovon in einer weiteren Mitteilung noch die Rede sein wird. Hier interessiert uns nur, dass diese Drehung bei *Saccharum* so stattfindet, dass die Hälfte des Vorblattes, welche wir mit dem ersten Blatte homologisiert haben, abwechselnd rechts und links vom Tragblatte liegt, namentlich rechts, wenn beim Tragblatte der

¹⁾ Die Ährchen von *Lolium* und einigen anderen Hordeen sind nicht gedreht mit Bezug auf den Hauptspross. Übrigens findet man in der Infloreszenz die Drehung immer, auch in den Ährchen selbst. Diese sind bekanntlich beblätterte Zweige, wo in den Achseln der oberen Blätter (paleae inferiores) die Blüten gefunden werden. Die Vorspelze (palea superior), welche der Blüte vorangeht, ist deren zweiwertiges Vorblatt. An Vergrünungen von *Lolium perenne*, bei welchen die Vorspelze ganz unverändert war, fand ich statt der Blüte beblätterte Zweige, welche ebenfalls die charakteristische Drehung aufwiesen.

linke Saum den rechten überdeckt, links, wenn umgekehrt der rechte Saum über den linken geschlagen ist. Der dorsiventrale Bau des Tragblattes beherrscht also auch die Drehung der Achselknospe.

Im Gegensatz zum Verhalten bei *Saccharum* findet man bei den meisten Gräsern mit gedrehter Knospenlage die Blatthälften, deren Saum bedeckt ist, gegen den Rücken des Vorblattes gewendet. *Zea Mays* L. und *Nardus stricta* L. können als Beispiele dienen.

Bei *Zea* liegt die Hälfte des Vorblattes, welche wir mit dem ersten Blatte homologisiert haben, rechts vom Tragblatt, wenn dessen rechter Saum den linken bedeckt, und links davon, wenn das Tragblatt links gerollt ist. Bedenken wir, dass die Blätter von *Zea* und von *Saccharum* mit Bezug auf das Vorblatt in entgegengesetztem Sinne gedreht sind, so kommen wir zum Schluss, dass der Achsel spross in beiden Fällen nach derselben Seite verschoben ist.

Bei der von Irmisch (Morphologische Mittheilungen über die Verzweigung einiger Monocotylen. Bot. Ztg. 1855) untersuchten *Nardus stricta* L., womit nach den Diagrammen Schoute's (l. c. Fig. 6 und Fig. 7) Weizen, Roggen, Gerste, Hafer und Kanariensame übereinstimmen, findet man ein anderes Verhalten (Fig. 2). Das erste wahre Blatt des Achsel sprosses zweiter Ordnung ist hier nicht wie bei *Saccharum* und *Zea* vom Hauptstengel abgewendet, sondern lehnt sich ihm mit seinem Rücken an. Die erste Komponente des Vorblattes ist also auch dem Hauptstengel zugewendet. Die Drehung

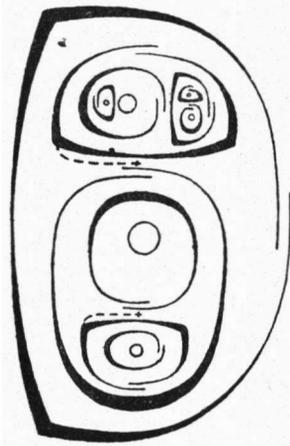


Fig. 2. Sprossverhältnisse bei *Nardus stricta* L.

ist hier demnach verschieden von derjenigen bei *Saccharum* und *Zea*. Mit Bezug auf die Einrollung des Tragblattes steht sie zur letztgenannten Pflanze in Gegensatz, mit *Saccharum* aber in Übereinstimmung. Wie bei diesem Grase ist bei *Nardus* die Drehung des Achselsprosses nach rechts gerichtet, wenn beim Tragblatte der linke Saum den rechten bedeckt, nach links, wenn umgekehrt der linke vom rechten umfangen wird.

Die Einrollung der Blätter ist hier beim

Tragblatte	Vorblatte	1sten Blatte	2en Blatte	3en Blatte
rechts	rechts	rechts	links	rechts
oder: links	links	links	rechts	links.

Lösen wir das Vorblatt wieder in seine Komponenten auf, so wird die Reihe:

Tragblatt	1ste Komp. des Vorblattes	2e Komp.	1stes Blatt	2es Blatt	3es Blatt
rechts	rechts	links	rechts	links	rechts
oder: links	links	rechts	links	rechts	links.

Tragblatt und 1ste Komponente des Vorblattes sind hier also im gleichen Sinne eingerollt. Dieses erklärt sich aus der Drehungsrichtung des Sprosses. Wäre sie dieselbe wie bei *Saccharum* und *Zea* gewesen, so würden wir auch an diesem Objekte die gleiche, regelmässige Abwechslung von rechts und links gefunden haben.

Dass die Einrollung des (ganzen) Vorblattes nicht direkt vergleichbar ist mit derjenigen der anderen Blätter lässt sich eben an diesem Beispiel sehr schön zeigen. Das Vorblatt der *Nardus stricta* trägt nämlich eine Achselknospe¹⁾, welche, wenn es rechts gerollt ist, selbst mit

¹⁾ Diese Knospe wird von Irmisch angedeutet als die Hauptknospe. Sie endet in einer Infloreszenz und ihr erstes Internodium nimmt Teil an der Bildung des wickelartig zusammengesetzten Rhizoms. Ausser ihr findet sich bei *Nardus* nur noch eine Knospe, welche in der Achsel des ersten wahren Blattes sitzt und einen rein vegetativen, in seinem Ganzen zu Grunde gehenden Spross gibt. Ihr morphologisches Verhalten wurde oben skizziert.

einem links gerollten Vorblatte anfängt; ist das als Tragblatt fungierende Vorblatt umgekehrt links gerollt, so ist das Vorblatt seines Achselsprosses es rechts. Die Reihe ist in diesem Falle also:

Tragblatt	Vorblatt	1stes Blatt	2es Blatt
rechts	links	links	rechts
oder: links	rechts	rechts	links,

Wir müssen nun aber bedenken, dass das als Tragblatt fungierende Vorblatt zweiwertig ist. Die Beobachtung lehrt weiter, dass die Achselknospe nicht in der Mitte des Vorblattes sitzt sondern vor der Hälfte, deren Saum bedeckt ist, vor derjenigen Hälfte also, welche wir mit dem zweiten Blatte homologisiert haben. Oben fanden wir, dass, wenn das Vorblatt rechts gewunden ist, die zweite Komponente es links ist, und umgekehrt, wenn links, dann rechts. Setzen wir diese Werte an der Stelle der oben angeführten, so bekommen wir die Reihe:

Tragblatt	Vorblatt	1stes Blatt	2es Blatt
links	links	links	rechts
oder: rechts	rechts	rechts	links,

dasselbe Verhalten somit wie bei der Achselknospe eines gewöhnlichen Blattes. Auch hier also eine schlagende Bestätigung unserer Auffassung der morphologischen Zweiwertigkeit des Vorblattes.

Von dem zweikieligen Vorblatte muss die zweinervige Koleoptile scharf geschieden werden. Da diese sowohl mit dem vorhergehenden Epiblast als mit dem nachfolgenden ersten Laubblatte alterniert, kann sie nur als einwertiges Blatt aufgefasst werden. Überdem befindet die Achselknospe der Koleoptile sich immer in der Mitte zwischen den beiden Gefässbündeln, also der Achselknospe des ersten Laubblattes gegenüber (nur bei der Gerste ist sie nach Schoute l. c. S. 10 und 16 ein wenig verschoben), während die Achselknospe des zweikieligen Vorblattes immer auf derjenigen Seite gefunden wird, welche

wir mit dem zweiten Blatte homologisiert haben. Die Zweinervigkeit der Koleoptile ist ohne jede Bedeutung. Die Scheiden der Gräser besitzen nie einen Hauptnerv, sondern immer mehrere, ganz gleichwertige Parallelnerven. Zuweilen können einige davon stärker hervortreten. Bei *Oryza* z. B. zeigt nach *Velenovsky* (Morphologie der Pflanzen II S. 328) das auf der Koleoptile folgende und mit ihr alternierende Scheidenblatt zwei seitliche Nerven, welche stärker als die übrigen sind.

Wenden wir uns nun zur Dorsiventralität der Infloreszenz.

Hackel sagt hierüber (l. c. S. 5): „Die 2-zeilige Anordnung erleidet jedoch oft durch das stärkere Wachstum der einen Seite der Hauptachse (und zwar jener, welche in der Knospe von der Erde mehr abgewendet war) eine Verschiebung; die Zweige rücken auf der anderen Seite mehr zusammen, der Blütenstand wird einseitig, wie an den Rispen von *Dactylis*, *Cynosurus*, den Ähren der Chlorideen etc. besonders deutlich zu sehen ist.“

„Dieser Eindruck wird bei den Rispen noch verstärkt durch das Verhalten der Secundärzweige. Denn nach dem S. 3 entwickelten Gesetze der Antidromie fallen die ersten Secundärzweige alle auf dieselbe Seite des Halmes; da sie nun meist nahe der Basis entspringen und weiter verästelt sind, so erscheint diese Seite der Hauptachse viel blütenreicher.“

Das Verhalten der Rispen ist richtig wiedergegeben. Auf derselben Weise lässt sich aber auch die Dorsiventralität von *Dactylis* und *Cynosurus* erklären. Von einer Förderung der Rückenseite, wodurch bei den Chlorideen und einigen andern Gräsern, *Paspalum* z. B. an den ährenförmigen Teilinfloreszenzen die Ährchen auf die Bauchseite zusammengedrängt werden, ist hier kaum etwas merkbar. Die ausgesprochene Dorsiventralität wird bei *Dactylis* wesentlich bedingt durch die starke Entwicklung der ersten Zweige jedweder Ordnung und das Zurück-

treten der folgenden. Beigehendes Diagram (Fig. 3) zeigt weiterhin, wie die ersten Blätter der Seitenachsen und die ersten Verzweigungen der Seitenäste der Infloreszenz tatsächlich auf dieselbe Seite fallen. Auch bei *Cynosurus cristatus* L. (Fig. 4) liegen die Verhältnisse sehr einfach. Die Hauptachse der Infloreszenz trägt beiderseits eine Reihe von Seitenachsen. Von diesen endet jede in einem fertilen Ährchen, dessen Symmetrieebene senkrecht auf derjenigen der Hauptachse steht. Ausserdem tragen sie

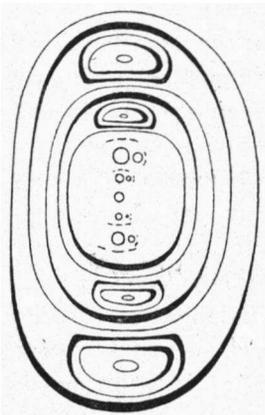


Fig. 3. Diagramm des Blütenprozesses von *Dactylis glomerata* L. Nur die basalen Blätter und die vornehmsten Äste der Infloreszenz sind angegeben.

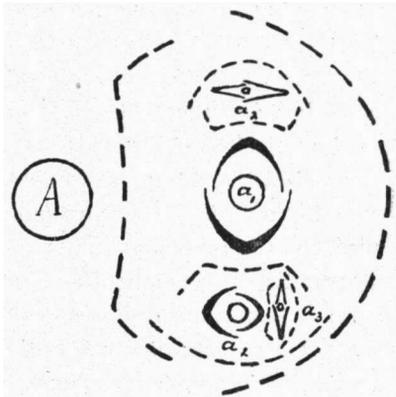


Fig. 4. Infloreszenz von *Cynosurus cristatus* L. A deren Hauptachse. a_1 , a_2 , a_3 Seitenachsen resp. der 1sten, 2ten und 3ten Ordnung. Die punktierten Linien geben die fehlenden Trag- und Vorblätter an. Die fertilen Ährchen sind mit gebogenen, die sterilen mit geraden Blatthälften angedeutet.

alle zwei Seitenzweige, deren Symmetrieebenen wieder mit den ihrigen gekreuzt sind. Der unterste dieser Seitenzweige zweiter Ordnung endet auch in einem fertilen Ährchen und trägt seinerseits einen Seitenzweig, der somit dritter Ordnung ist und dessen Symmetrieebene auch wieder senkrecht auf derjenigen der Achse zweiter Ord-

nung steht; der oberste der Seitenzweige zweiter Ordnung stellt ebenso wie der Seitenzweig dritter Ordnung ein steriles Ährchen dar. Hier wird die stark ausgeprägte Dorsiventralität also durch die stärkere Entwicklung der ersten Seitenzweige zweiter Ordnung hervorgerufen.

Die Dorsiventralität der Infloreszenz von *Nardus stricta* L. ist ebenso scharf ausgeprägt wie diejenige der Teilinfloreszenzen der Chlorideen. Ein Unterschied ist aber, dass die Ährchen nicht mit der Achse gekreuzt sind, sondern (in derselben Weise wie bei *Lolium*) median stehen. Fassen wir die einzelnen Ährchen als endständig auf, die ganze Infloreszenz als ein wickelartiges Sympodium (wie wir einem im Rhizome dieser Pflanze begegnen), so ist jede morphologische Unregelmässigkeit verschwunden, die Dorsiventralität ist dann nur scheinbar, die mediane Stellung der Ährchen in Übereinstimmung mit der Erwartung. Sollte man einwenden, dass eine derartige, sympodiale Infloreszenz etwas ganz Besonderes ist unter den Gräsern, so kann ich nur antworten mit einem Hinweise auf den Bau des Rhizoms dieser Pflanze, der ebensogut in dieser Familie einzig darsteht. Auch in anderer Hinsicht nimmt die Gattung eine Sonderstellung ein: man denke nur an die einzige Narbe und an die verkümmerten Hüllblätter. Die mediane Stellung der Ährchen an sich berechtigt uns wohl nicht zu dieser abweichenden Auffassung. Bei *Lolium* kann man sie nicht als endständig auffassen, da diese Gattung nahe verwandt ist mit *Festuca*, wie die Bastarde zwischen ihnen (cf. Ascherson und Graebner, Synopsis der Mitteleuropäischen Flora II. 1. S. 767) beweisen. Die Infloreszenzen müssen hier somit homologe Bildungen sein. *Nardus* gehört aber wohl nicht in der Nähe von *Lolium*.

Die sehr merkwürdige Krümmung der Ährenachse bei *Lepturus incurvatus* Trin., welche bei einer mediterranen Form zuweilen fast ringförmig wird, gehört nicht hierher. Die Ährchen finden sich das eine Mal auf den Flanken,

ein anderes Mal auf den gekrümmten Seiten oder sie gehen bei derselben Ähre von hier auf die Flanken über; kurz es ist keinerlei Beziehung zu erkennen zwischen der Einkrümmung und irgend einer morphologischen Ebene in der Ähre. Wahrscheinlich wird sie durch Licht oder durch Schwerkraft bedingt. Da mir aber nur Herbarpflanzen zur Verfügung standen, kann ich hierüber weiter nichts aussagen.