

Aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich

Gestaltwandel bei Blütenständen von Dicotyledonen

Von

Hans Ulrich Stauffer

Mit 13 Abbildungen im Text und auf 4 Beilagen

Ausgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	217
Glossar	217
Erklärung der Schemazeichnungen	219
II. Einzelbeispiele	219
1. <i>Santalum</i>	219
2. <i>Lysimachia</i>	221
3. <i>Hebe</i> und <i>Veronica</i>	223
4. <i>Helleborus foetidus</i> L.	226
5. <i>Hypericum</i>	227
6. <i>Legousia Speculum-Veneris</i> (L.) F. E. L. FISCHER	228
7. <i>Bongardia</i> und <i>Leontice</i>	231
8. <i>Epimedium</i>	232
9. <i>Thesium</i>	233
10. Analogiebeispiele	236
III. Diskussion	238
1. Über die Bedeutung der Aufblühfolge	238
2. Zur Abgrenzung der Infloreszenz und zum Trollischen Synfloreszenz- begriff	240
3. Zum Positionsphänomen	243
4. Einiges zur Phylogenie der Infloreszenzen	245
5. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen	249
Literatur	250

I. Einleitung

Zur Terminologie, Morphologie und Phylogenie der Blütenstände existiert eine umfangreiche Literatur, die auch in neuerer Zeit stark angewachsen ist. RICKETT 1944, 1955 beschäftigt sich besonders mit terminologischen Problemen. Von morphologischen Arbeiten nenne ich einmal solche von TROLL und seinen Mitarbeitern (HEIDENHAIN 1952, TROLL 1950, 1957, TROLL und HEIDENHAIN 1951, TROLL und WEBER 1955, WEBERLING 1961); erwähnt seien auch GUSULEAC 1957, HAMANN 1958, 1960 und SCHLITILER 1945. BOLLE 1940 legt den

Entwurf einer mathematisch begründeten Theorie der Blütenstände vor, während SCHÜEPP 1942 eine Charakterisierung nach dem zeitlichen Verlauf von Anlage, Wachstum und Aufblühen gibt. Über die Phylogenie der Infloreszenzen hat sich nach PARKIN 1914, PILGER 1922 und ZIMMERMANN 1935 neuerdings TAKHTAJAN 1959 geäußert.

Wenn trotzdem hier der Versuch gewagt werden soll, einiges zur Morphologie der Blütenstände mitzuteilen, so deshalb, weil Beobachtungen vorgelegt werden sollen, die nur teilweise in die Konzeption der oben angeführten Arbeiten passen. Das soll an ausgewählten Einzelbeispielen dargestellt werden. Aus den Beispielen lassen sich Aussagen über mögliche Zusammenhänge unter den verschiedenen Blütenstandsformen gewinnen. Sie erlauben ferner, Stellung zu nehmen zu dem von TROLL vertretenen Begriff der Synfloreszenz und Hinweise zu geben über die Stellung der Blütenstände am Vegetationskörper.

Viele Anregungen zu dieser Arbeit verdanke ich Gesprächen mit Wissenschaftlern unseres Instituts, besonders mit den Herren MARKGRAF, SCHMID, SCHLITTLER, PEISL und GREUTER, denen ich dafür sehr zu Dank verpflichtet bin. Soweit es sich bei den zur Untersuchung verwendeten Belegen nicht um frisches Material handelte, stand mir Herbarmaterial aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich zur Verfügung. Auch hierfür habe ich dem Direktor, Herrn Prof. Dr. F. MARKGRAF, sehr zu danken. Meine Frau, LISA STAUFFER-IMHOOF, hat unter meiner Anleitung alle Abbildungen entworfen und ausgeführt, ihr gilt mein ganz besonderer Dank.

In der Infloreszenzmorphologie - wie allgemein in der Morphologie - werden die meisten Begriffe von verschiedenen Autoren verschieden definiert und angewendet. Die Definitionen sind außerdem sehr oft unzureichend. Um mich im folgenden eindeutig ausdrücken zu können, schicke ich ein kurzes Glossar der wichtigsten Begriffe voraus, so wie ich diese hier-beschreibendverstehen will. Das Glossar enthält keine grundsätzlich neuen Auffassungen, wohl aber möglichst klar gefaßte Definitionen, die auch das Kriterium der Aufblühfolge mit einschließen.

Glossar

Infloreszenz, Blütenstand: Blütentragendes Sproßsystem, das als Achselorgane stets nur weitere blüten tragende Sproßsysteme oder Blüten trägt, niemals vegetative Sprosse. Innerhalb des gesamten Systems öffnen sich die Blüten entsprechend ihrem Anlegungsalter.

Partialinfloreszenz, Teilblütenstand: Blütentragendes Sproßsystem, das an der Haupt- oder an einer Seitenachse beliebiger Ordnung eines Blütenstandes steht.

Parakladium, Bereicherungssachse: (= Nebenblütenstand BOLLE; Nebensproß SCHÜEPP) Achsensystem mit einem oder mehreren Blütenständen, das bis auf einen Blütenstand reduziert sein kann und das unterhalb eines Blütenstandes in derselben Vegetationsperiode, aber später als dieser zur Entfaltung gelangt.

Panícula, Rispe: Reichverzweigter Blütenstand, an dem alle Achsen mit Endblüten abschließen und die Verzweigung an Haupt- und Seitenachsen nach außen kontinuierlich abnimmt, so daß alle Blüten mehr oder weniger gleichzeitig aufblühen.

Thyrus: (= Cymo- Botrys EICHLER; Pleiochasium PARKIN pro parte, BOLLE pro parte, TAKHTAJAN, non EICHLER) Blütenstand, dessen mit oder ohne Terminalblüte endende Hauptachse in beliebiger Zahl (im Minimum 1) Dichasien oder Monochasien trägt, welche spitzwärts auf Triaden oder Einzelblüten reduziert sein können. Von den Terminalblüten der Seitenachsen erster Ordnung öffnen sich die basalen zuerst, dann aufsteigend die übrigen.

Dichasium: Partialinfloreszenz, die mit einer mit zwei Vorblättern versehenen Blüte beginnt, welche als erste aufblüht; aus den Achseln der zwei Vorblätter folgen zwei mit Vorblättern versehene Blüten zweiter Ordnung, die als zweite aufblühen, aus deren Vorblattachsen vier Blüten dritter Ordnung usf.

Monochasium: Partialinfloreszenz, die mit einer mit einem oder zwei Vorblättern versehenen Blüte beginnt, welche als erste aufblüht; aus einer Vorblattachsel entwickelt sich eine analog gebaute Blüte zweiter Ordnung, die als zweite aufblüht; usf.

Triade, Blütendreier : (= Dichasium RICKETT, TAKHTAJAN, non BRAUN)

Partialinfloreszenz, die mit einer mit zwei Vorblättern versehenen Blüte beginnt, welche in der Regel als erste aufblüht; aus den Vorblattachsen entsteht je eine Blüte zweiter Ordnung, eine weitere Verzweigung erfolgt nicht, unabhängig davon, ob die Blüten zweiter Ordnung mit Vorblättern versehen sind oder nicht.

Racemus, Traube: Blütenstand, dessen mit oder ohne Terminalblüte endende Hauptachse in beliebiger Zahleinfache, gestielte Blüten trägt, von denen sich die basalen zuerst, dann aufsteigend die übrigen öffnen.

Umbella, Dolde: Blütenstand, bei dem gestielte Blüten durch Internodienstauchung des Endes der Hauptachse in Mehrzahl alle mehr oder weniger vom gleichen Punkte ausgehen.

Capitulum, Köpfchen: Blütenstand, bei dem die mehr oder weniger sitzenden Blüten gedrängt auf dem mehr oder weniger verdickten oder verbreiterten Achsenende stehen.

Racemo - Panicula, Traubenrispe: Blütenstand von rispigem Bau, bei dem jedoch an Stelle der Blüten der Rispe Trauben stehen (Rispe aus Trauben). (Ebenso lassen sich alle andern sogenannt "heterotaktischen" Infloreszenzen bezeichnen, z. B. Umbella - Panicula, Doldenrispe [Rispe aus Dolden]; Capitulo - Panicula, Köpfchenrispe [Rispe aus Köpfchen]; Thyrsos - Panicula, Thyrsenrispe [Rispe aus Thyrsen]; Capitula - Racemus, Köpfchentraube [Traube aus Köpfchen]; Capitulo - Thyrsus, Köpfchenthyrus [Thyrus aus Köpfchen]; usw.)

Racemus compositus, zusammengesetzte Traube: Traube, die an Stelle der Einzelblüten Trauben trägt, dabei im Endabschnitt durch eine (einfache) Traube begrenzt sein kann oder nicht, gleichgültig, ob alle diese Trauben Endblüten tragen oder nicht. (Analog lassen sich bilden: Umbella composita, zusammengesetzte Dolde; Capitulum compositum, zusammengesetztes Köpfchen; usw.)

Erklärung der Schemazeichnungen

Achse normal		
Achse gestaucht oder jung		
Blütenstiel artikuliert, bzw. Achse an Modellbeispielen		
Blattorgan laubig		
Blattorgan hochblattartig		
Öffnungszustand	Einzelblüte	generalisierte Infloreszenz
nicht spezdfiziert		
in Knospe		
halboffen		
offen		
in Frucht, jung		
in Frucht, reif		

Arabische Ziffern bezeichnen die Reihenfolge des Aufblühens, Römische Ziffern bezeichnen Teile, z. B. Partialinfloreszenzen, in der Reihenfolge des Aufblühens der jeweils ersten Blüte.

P = Parakladium, römische Indexzahlen bedeuten die Reihenfolge des Aufblühens der jeweils ersten Blüte.

Ⓐ = Abbildung A.

Alle Schemata sind in die Fläche dargestellt, auf den Feinbau monochasialer Partialinfloreszenzen wurde hierbei nicht Rücksicht genommen.

II. Einzelbeispiele

1. *Santalum*

Das Beispiel befaßt sich insbesondere mit der Stellung der Blütenstände am Vegetationskörper. Abb. 1 A stellt ein Sproßende von *Santalum album* L. (DEGENER 27249) dar. Das ganze blühende Sproßsystem wird in einem Schub hervorgebracht. Es ist eine zum Teil laubig beblätterte Rispe, die noch zahlreiche blühende Beispresse erzeugt, welche in der Abbildung der Übersichtlichkeit halber weggelassen wurden. Die Partialinfloreszenzen sind Rispen, alle Achsen schließen mit Terminalblüten ab. Die Teilblütenstände stehen dekussiert. Die Aufblühfolge ist nicht eingetragen. Es sind stets die termina als Ganzes die untersten Partialrispen zuerst aufzublühen. Die Unterschiede im Aufblühen sind jedoch im ganzen abgebildeten System nicht sehr groß.

Bei *S. Freycinetianum* GAUDICHAUD entstehen in der Regel ähnliche Blütenstände wie bei *S. album*. Die Partialrispen sind jedoch nie mit laubigen Blattorganen ausgestattet, sondern immer mit Brakteen. In Abb. 1 B ist ein Ausnahmefall eines Sproßendes dargestellt, wie es einmal bei DEGENER 27261 gefunden wurde. Das Achsenende ist hier zur vegetativen Phase zurückgekehrt und hat ein Blattpaar ohne weiter entwickelte Achselorgane ausgegliedert, nachdem der vorherige Quirl Brakteen getragen hatte.

S. pyrularium A. GRAY ist nahe mit *S. Freycinetianum* verwandt. Hier wird, wie Abb. 1 C zeigt, die Rückkehr zum vegetativen Verhalten der Achsenspitze normal. Am Sproßende (dargestellt DEGENER 27253) findet man unter der vegetativen Spitze nur ein bis zwei Paare von Partialrispen. Dabei ist (ähnlich wie auch bei *S. Freycinetianum*) das Aufblühen von Quirl zu Quirl stärker verzögert als bei *S. album*. So waren bei dem abgebildeten Exemplar in den zwei unteren Partialrispen (I) alle Blüten abgeblüht, in den zwei oberen (II) alle Blüten offen oder am Aufgehen.

Man könnte, wenn man *S. pyrularium* allein betrachtet, die Partialrispen als seitliche Infloreszenzen ansprechen. Tatsächlich handelt es sich um homologe Organe zu den Partialrispen von *S. album*.

Es zeigt sich bei diesem Beispiel also, daß eine normalerweise mit Endrispe und Endblüte abschließende Achse sprunghaft zu vegetativem Wachstum zurückkehren kann und daß ein solches Verhalten bei nächst verwandten Arten sich fakultativ oder obligat einstellt.

Ähnliche Beobachtungen liegen von weiteren Holzpflanzen aus verschiedenen Familien vor. Die nahe mit *Santalum* verwandte australische Gattung *Eucarya* kann genannt werden; PARKIN 1914 schildert eine ähnliche Übergangsserie von *Drimys*, eine weitere konnte ich bei *Calophyllum* feststellen. Auch bei Rubiaceae und Melastomataceae findet man derartige Beispiele.

2. *Lysimachia*

Dieses Beispiel demonstriert eine Reduktionsreihe von Blütenständen sowie die Abgrenzung der Parakladien.

Für die Betrachtung der Blütenstände der Gattung *Lysimachia* wollen wir ausgehen von den Myrsinaceae, zu denen nach HANDEL-MAZZETTI 1928 enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen. Als Beispiel einer Myrsinaceae-Infloreszenz wählen wir diejenige von *Maesa rufescens*

A. DC, Die Abb. 2 A, gezeichnet nach MEDLEY WOOD 5309, führt uns die Traubenrispe dieser Art vor. Es ist zu sehen, wie die terminale Traube ihrer Umgebung im Aufblühen etwas vorausgeht, und wie die unteren Seitentrauben vor den oberen aufblühen. Die unterste Seitenachse erster Ordnung trägt z. B. eine junge Frucht noch am 6. Seitenorgan von unten, die zweitunterste noch am 5. Seitenorgan, die folgenden am zweiten, die nächsten drei am untersten, dann fehlen junge Früchte an den Seitenachsen. Die Trauben als Ganzes verhalten sich bezüglich des Aufblühens ihrer jeweils ersten Blüte genau wie die Einzelblüten in einer Rispe von entsprechend lockerem Bau. Die Infloreszenz ist scharf abgegrenzt und trägt als Blattorgane nur Brakteen. Unter jeder Blüte stehen zwei sterile Vorblätter, die in der Schemazeichnung weggelassen sind. Nebenbei soll erwähnt werden, daß bei *Maesa* derartige Infloreszenzen bald terminal, bald lateral (wie bei *M. rufescens*) vorkommen, dasselbe ist bei zwei anderen Myrsinaceae-Gattungen, *Ardisia* und *Parathesis*, zu beobachten.

Vergleichen wir nun mit *Maesa* die Infloreszenz von *Lysimachia vulgaris* L., von der in Abb. 2B ein Einzelfall (THULI s. n., 27. 8. 1912) herausgegriffen ist. Auf den ersten Blick wird man diese ebenfalls als Traubenrispe ansprechen. Wie bei *Maesa* ist eine Endtraube vorhanden, die gegenüber den Seitenorganen vorausentwickelt ist. Unter der Endtraube stehen drei Quirle von einfachen Seitentrauben, darunter folgen zwei mit verzweigten Achsen-systemen, die mit Trauben abschließen. Das gesamte Verzweigungssystem ist von innen nach außen abnehmend laubig durchblättert. Die unverzweigten Seitentrauben entsprechen im Aufblühen dem Verhalten bei *Maesa*, die unteren blühen vor den oberen auf. Anders die verzweigten Systeme, die unter den Trauben folgen. Es ist deutlich zu sehen, daß deren unteres (P_{II}) weniger weit entwickelt ist als das obere (P_I). Ersteres stellt daher mit Sicherheit eine Bereicherungssache dar. Das wird auch noch durch das unterste Blattpaar verdeutlicht, welches kleine Knospen in den Achseln trägt. Ist das System P_I noch zur Infloreszenz zu rechnen oder ebenfalls ein Parakladium? Beim Vergleich mit *Maesa* fällt auf, daß hier die unterste einfache Seitentraube genau gleich weit aufgeblüht ist wie P_I . Das 6. Organ von unten ist jedesmal die oberste offene Blüte, während bei *Maesa* bei der untersten einfachen Traube zwar auch die 6. Blüte die oberste offene darstellt, beim darunter folgenden verzweigten System dagegen noch die 8. Blüte offen steht. Da die unterste einfache Seitentraube höher steht als P_I , so ist bei *Lysimachia* P_I verspätet und deshalb ebenfalls als Bereicherungssache aufzufassen.

Es ergibt sich hieraus, das *Lysimachia vulgaris* als Infloreszenz eine mit offener Endtraube begrenzte zusammengesetzte Traube aus offenen Trauben besitzt. Die Bereicherungsinfloreszenzen sind genau gleich gebaut, blühen aber (in absteigender Folge) später auf. Die untere trägt an der Basis ein Blattpaar mit Achselknospen und ist damit zugleich ein Beispiel für das Positionsphänomen.

Abb. 2 C zeigt die Infloreszenz von *L. ramosa* WALLICH (nach MERRILL B. S. 822). Bei flüchtiger Betrachtung scheint die Aufblühfolge dieser Art ganz unregelmäßig. Aus jeder Blattachsel der Hauptachse kommen ein oder zwei Blüten hervor, zuunterst in Frucht, dann als Knospen, dann wieder aufgeblüht, zuoberst als Knospen. Die nähere Analyse zeigt Übereinstimmung mit der Infloreszenz von *L. vulgaris*. Die stark reduzierten Seitentrauben sind gestaucht zu kleinen Dolden. Wiederum beginnt die unterste mit dem Aufblühen und aufsteigend folgen die übrigen. Die Endtraube ist ihrer Umgebung voraus entwickelt. Auffallend ist das Vorkommen von sterilen Blattorganen an den Achsenenden was eine Tendenz zur Durchwachsung andeutet.

Bei *L. thyrsoflora* L., Abb. 3 A (RAU s. n., s. d.) ist die Hauptachse der Infloreszenz spitzenwärts zum vegetativen Verhalten zurückgekehrt, ohne die Endtraube zu bilden. Von den Seitentrauben blühen die unteren vor den oberen auf. Die untersten befinden sich schon weitgehend im Fruchtzustand, das oberste Paar zeigt noch ausschließlich Blütenknospen. Diese Seitentrauben

sind den einfachen Seitentrauben der *L. vulgaris* homolog. Bereicherungsachsen treten bei *L. thyrsiflora* in der Regel nicht auf.

Bei sehr vielen Arten der Gattung ist die Infloreszenz in der Weise reduziert, daß nur noch die Endtraube vorhanden ist. Abb. 3 B zeigt als Beispiel *L. dubia* AIT. (nach BALANSA s. n., s. d.). Die kräftige Endtraube trägt bereits etwa bis zur Mitte junge Früchte. Die seitlichen Triebe P_I - P_V sind sofort als Bereicherungsachsen zu erkennen, da sie in absteigender Reihenfolge mit dem Aufblühen ihrer endständigen Trauben beginnen, welche alle gegenüber der Infloreszenz der Hauptachse stark verspätet sind.

Schließlich kann auch die einfache Endtraube durchwachsen. So kommt man zum Verhalten von *L. Nummularia* L., wie es in Abb. 3 C (MUELLER s. n., 24. 8. 1923) und 3 D (FRIES s. n., 6. 1861) dargestellt ist. In Abb. 3 D sind zwei Paare von Bereicherungsachsen (P_I, P_{II}) ausgebildet, in Abb. 3 C fehlen Parakladien. Seriale Beiblüten können die Verhältnisse zuweilen noch komplizieren.

Zusammenfassend läßt sich feststellen: bei den holzigen Myrsinaceae sind die Infloreszenzen am reichsten verzweigt, bei den krautigen *Lysimachia* Arten werden sie reduziert durch Verlust des basalen, reicher verzweigten Abschnittes (Traubenrispe - Zusammengesetzte Traube - Traube). Durchwachsungen kommen bei allen diesen Typen vor. Es ist sorgfältig zwischen Infloreszenz und Bereicherungsachsen zu unterscheiden, wozu als wichtigstes Kriterium das der Aufblühfolge gleichwertiger Organe herangezogen werden kann.

3. *Hebe* und *Veronica*

Das dritte Beispiel ist ein Parallelfall zum zweiten und schildert wiederum eine Reduktionsreihe.

Unter den Scrophulariaceae gibt es nur wenige baumförmige Holzpflanzen: die Gattung *Paulownia* und manche Vertreter von *Hebe*. *Paulownia* wird zuweilen auch mit den Bignoniaceae in Beziehung gebracht, mit denen überhaupt enge Verwandtschaft besteht. Diese bekundet sich auch in den Infloreszenzen, die in beiden Familien im Grundbau übereinstimmen. Bei den holzigen Bignoniaceae finden wir Rispen oder Trauben aus offenen Thyrsen, z. B. in der Gattung *Arrabidaea*. Auch *Paulownia* hat eine (allerdings oft stark reduzierte oder bis auf den Endthyrus zurückgebildete) Traube aus offenen Thyrsen mit Endthyrus. Endblüten kommen in beiden Familien nicht vor. Wenn die Vorblätter steril sind oder fehlen, entstehen aus den Thyrsen Trauben. Das ist bei sehr vielen Scrophulariaceae der Fall, so bei den Gattungen *Hebe* und *Veronica*, die näher betrachtet werden sollen, nachdem HAMANN 1958, 1960, Studien über die Infloreszenzen dieser Gattungen vorgelegt hat. Dabei wird man *Hebe* und *Veronica* nicht direkt miteinander in Beziehung setzen können, sondern besser die beiden Gattungen als zwei parallele Entwicklungsschwärme aus gemeinsamem Ursprung zu betrachten haben, sind sie doch gegenwärtig u. a. durch ihre Chromosomenverhältnisse scharf geschieden.

Betrachten wir zuerst Infloreszenzen von *Hebe* in Abb. 4. Abb. 4 A zeigt den von der Blattregion klar getrennten endständigen Blütenstand von *H. Hulkeana* (F. MUELL.) COCKAYNE et ALLAN gezeichnet nach PETRIE s. n., d.): Eine Rispe aus Trauben, die Endtraube ihrer Umgebung vorausentwickelt, die unteren Seitenachsen zuerst und dann aufsteigend die folgenden mit Blüten beginnend.

Ganz analog wie bei *Lysimachia* kann nun entweder die Infloreszenz durchwachsen oder dadurch reduziert erscheinen, daß die basalen, reicher verzweigten Teile wegfallen. Diese Reduktion läßt sich über die Zusammengesetzte Traube mit Endtraube (Abb. 4 D: *H. Hastii* [HOOK. F.] COCKAYNE et ALLAN nach COCKAYNE s. n., s. d.) bis zur einfachen Endtraube bei *H. Hectori* (HOOK. F.) COCKAYNE et ALLAN (Abb. 4 E nach PETRIE s. n., s. d.) und Verwandten verfolgen. Durchwachsungen gibt es bei der Traubenrispe, wobei dann die

Seitenorgane Traubentriaden sind (so bei *H. Colensoi* [HOOK. F.] COCKAYNE, Abb. 4 B nach PETRIE s. n., s. d.), oder besonders häufig bei der Zusammengesetzten Traube (hierher eine große Zahl von Arten, z. B. *H. salicifolia* [FORST. F.] PENNELL, Abb. 4 C nach EGLI s. n., s. d.).

Die Aufblühfolge läßt sich immer von *H. Hulkeana* her verstehen. In Abb. 4 B ist sie nicht eingezeichnet, da nur fruchtreife Individuen vorlagen; immerhin ließ sich auch hier noch erkennen, daß das untere Paar von Partialin-floreszenzen weiter entwickelt war als das obere.

Durchwachsungen der einfachen Endtraube ist mir für *Hebe* nicht bekannt geworden. Die laubige Durchblätterung ist sehr oft im Gegensatz zu *H. Hulkeana* recht ausgeprägt.

HAMANN legt bei seiner Beurteilung der *Hebe*-Infloreszenz großes Gewicht auf die Blattstellung, die in den Trauben meist dispers ist, während unterhalb opponierte Blätter wie im vegetativen Bereich auftreten. Bei *H. Hulkeana* kann man beobachten, wie die Blattpaare sich allmählich etwas verschieben und schließlich Dispersion eintritt (ähnlich war es auch bei *Lysimachia vulgaris*). Die Blattstellung ist jedoch im Infloreszenzbereich bei *Hebe* sehr variabel, und es gibt nicht wenige Arten, bei denen auch die Blüten in den Trauben opponiert stehen, z. B. bei den endständigen Trauben von *H. Hectorsi*, aber auch bei den achselständigen traubigen Partialinfloreszenzen von *H. pimeleoides* HOOK. F. und Verwandten. Wieweit dieses Merkmal zur Sicherstellung von Homologien in engeren Verwandtschaftsgruppen verwendet werden könnte, müßte durch monographische Studien in der ganzen Gattung abgeklärt werden und kann auf Grund weniger herausgegriffener Beispiele nicht beurteilt werden.

Die Gattung *Veronica* läßt sich weitgehend mit *Hebe* parallelisieren. Freilich ist mir kein Fall von Traubenrispen bekannt geworden. Die Grundform für alle *Veronica*- Infloreszenzen sehe ich in einer mit Endtraube versehenen Zusammengesetzten Traube, wie sie in Abb. 5 A (Coquoz s. n., 22. 6. 1928) mit laubigen Blattorganen dargestellt ist. Solche Infloreszenzen finden sich bei *V. latifolia* L. em. SCOP. (= *V. urticifolia* JACQ.) unter schweizerischem Herbarmaterial etwa an einem Viertel aller Pflanzen. Man kann wiederum sehen, daß die Endtraube ihrer Umgebung etwas vorausseilt, und daß bei den Seitentrauben die unteren vor den oberen mit Aufblühen beginnen. Bei *V. latifolia* läßt sich sodann die Durchwachsung des Infloreszenzendes sehr schön stufenweise beobachten, indem als häufigster Fall die Achse über einem Traubenpaar blind endet (Abb. 5 B, MEYER s. n., 5. 1883), während in seltenen Fällen eine Rückkehr zum vegetativen Verhalten durch Anlegung von ein bis drei Blattpaaren an der Spitze zu konstatieren ist (Abb. 5 C u. D, nach EGLOFF s. n., 8. 1904). Das zuletzt geschilderte Verhalten ist bei vielen Arten, z. B. *V. Chamaedrys* L. völlig konstant. Die Seitentrauben dieser Arten sind somit den seitlichen Partialinfloreszenzen der ursprünglichen Zusammengesetzten Traube homolog.

Bei zahlreichen *Veronica*-Arten ist die Infloreszenz auf die Endtraube reduziert, genau wie das auch bei *Hebe* vorkommt. Als Beispiel gebe ich in Abb. 5 E *V. longifolia* L. (VETTER s. n., 18. d.). Die Seitentrauben sind hier nicht Partialinfloreszenzen, sondern Bereicherungsachsen P_I- P_{III}, die sich in absteigender Folge entwickeln. Sie sind homolog der Endtraube, also nicht homolog den Seitentrauben von *V. latifolia* und Verwandten. Deutlich ist bei den Parakladien die Zunahme der Blattpaare unter den endständigen Trauben von P_I zu P_{III} als Positionsphänomen zu sehen.

Man könnte übrigens die Verhältnisse bei der abgebildeten *V. longifolia* auch noch anders deuten. Es gibt keinen sicheren Beweis dagegen, daß man nicht auch eine endständige Traubentriade zur Infloreszenz dieses Belegs erklären könnte, denn das oberste Seitentraubenpaar könnte auch bei dieser Ansicht später mit Aufblühen beginnen als die Endtraube. P_{II} und P_{III} wären dann Parakladien, die gegenüber der Infloreszenz etwas verarmt blühen würden. Zuweilen (nicht im abgebildeten Falle) kann man bei P_{II} und den tiefer noch folgenden Parakladien in den Achseln der beiden obersten Laubblätter kleine Seitentrauben beobachten, die diese Ansicht stützen könnten. Da untereinander gleichwertige Organe fehlen, ist keine sichere Entscheidung möglich. Bei vielen, besonders annuellen *Veronica*-Species ist jedoch sicherlich nur noch die Endtraube vorhanden.

In der Gattung kommt es weiter zu einer laubigen Durchblätterung und auch zur Durchwachsung der Endtraube bei *V. filiformis* SM., worüber man die Einzelheiten bei TROLL und insbesondere bei HAMANN vergleichen möge.

Veronica erscheint gesamthaft zwar parallel zu *Hebe*, aber etwas abgeleiteter. Wiederum zeigen sich die Erscheinungen, die wir bereits von *Lysimachia* her kennen: Reduktion der Infloreszenzen durch Beschränkung auf den apikalen Teil, Durchwachsung von Blütenständen verschiedener Verzweigungsstufen.

4. *Helleborus foetidus* L.

Dieses Beispiel wird zur Erläuterung eines komplizierten Einzelfalls einer Infloreszenz herangezogen.

Die Blütenstände der Gattung *Helleborus* sind durch PARKIN geschildert und abgebildet worden. Dabei hat dieser Autor auch auf die Aufblühfolge geachtet, ohne allerdings hieraus Schlüsse auf das Wesen dieser Infloreszenzen zu ziehen.

In Abb. 6 sind zwei Fälle von Blütenständen von *Helleborus foetidus* L. dargestellt. Abb. 6 A ist nach einer Pflanze entworfen, die Frau W. STAUFFER am 22. 1. 1961 auf der St. Petersinsel (Bielersee, Schweiz) gesammelt hat. Der terminale Blütenstand, der gut abgegrenzt auf dem die überwinterten Laubblätter tragenden Schaft steht, endet mit einer allen andern Blüten vorausentwickelten Endblüte (1). Darunter finden sich an der Hauptachse lauter mehr oder weniger reich verzweigte Dichasien als Seitenorgane. Das Aufblühen begann in diesem Fall etwas über der Mitte der Gesamtlänge mit einer Seitenblüte ersten Grades (2) und dehnte sich von dieser aus aufwärts und abwärts auf weitere Seitenblüten ersten Grades (3, 4) aus. Innerhalb der einzelnen Dichasien ging das Aufblühen in normaler Weise von einer Achsenordnung auf die nächste über.

Rein gestaltlich könnte dieses ganze Gebilde als Thyrsus aufgefaßt werden: Eine Achse, die zahlreiche dichasial ausgebildete Partialinfloreszenzen trägt und mit Endblüte abschließt. Die merkwürdige Aufblühfolge läßt jedoch vermuten, daß es sich um ein komplizierteres Verzweigungssystem handelt, das in irgend einer Weise reduziert ist.

Die Klärung der Verhältnisse wird durch zuweilen vorkommende Blütensysteme von der Art wie in Abb. 6 B (kultiviert Botanischer Garten Zürich, 2. 1962) geliefert. In der Zeichnung sind nur die Seitenblüten erster und zweiter Ordnung eingetragen, die weiteren zur Vereinfachung weggelassen. Ebenso wurde auf eine Eintragung der Blühzustände verzichtet. Hier sind an der Basis vier Seitenachsen vorhanden, die nicht Dichasien darstellen, sondern je drei Seitenachsen zweiten Grades tragen, die sich dann wieder dichasial verzweigen. Damit geben sich diese vier Achsen als Thyrsen zu erkennen. Nun ist es ausgerechnet das erstfolgende Dichasium über diesen Thyrsen, dessen Endblüte (2) nach der Endblüte der Hauptachse (1) als erste sich öffnet, gefolgt von weiteren Dichasienendblüten (3, 4), während erst mit einiger Verzögerung der oberste der vier basalen Thyrsen seine Endblüte entfaltet und nur langsam und in absteigender Folge die weiteren Thyrsenendblüten folgen. Hieraus läßt sich ganz klar erkennen, daß unter einem normal aufblühenden Endthyrsus mit Endblüte vier Bereicherungsinfloreszenzen P_I - P_{IV} ebenfalls als Thyrsen mit Endblüte stehen. Bemerkenswert ist dabei, daß diese Bereicherungachsen gestaltlich völlig mit der Infloreszenz zu einer Einheit zusammengefügt sind und gemeinsam mit dieser sich vom Unterbau abheben. Wenn sich die Bereicherungsthyrsen stärker reduzieren, werden sie zu Dichasien und lassen sich dann an der Verzweigung nicht mehr von den Partialinfloreszenzen des endständigen Thyrsus unterscheiden. Das ist in Beispiel Abb. 6 A der Fall, wo nur die Aufblühfolge Klarheit über das Wesen der Seitenorgane schaffen kann.

Ähnlich wie bei *Helleborus* sind auch die Thyrsen in der Gattung *Ranunculus* ausgebildet, wo man bei reichblütigen Arten wie *R. lanuginosus* L. genau dieselben Feststellungen an einer allerdings viel lockerer gebauten Infloreszenz machen kann, sowohl bezüglich Aufbau als auch

bezüglich Aufblühfolge. Dort ist zugleich der untere Teil der Infloreszenz und besonders der Abschnitt mit den Bereicherungsachsen laubig durchblättert und geht in dieser Beziehung gleitend in den vegetativen Unterbau über.

5. *Hypericum*

Dieses Beispiel liefert eine Ergänzung zum vorausgegangenen.

In Abb. 7 A ist ein blühendes Achsenende von *Hypericum perforatum* L. (FRANKE s. n., 6. 1881) wiedergegeben. Die gegenständig beblätterte Hauptachse schließt mit einer Endblüte (1), die sich als erste öffnet. Die drei unter der Endblüte folgenden Paare von Seitenorganen (III, II, I) sind Dichasien mit monochasialen Endigungen oder Monochasien. Die Endblüten erster Ordnung des Paares I (2) öffnen sich als erste nach der Endblüte der Hauptachse, dann folgen die des Paares II (3), anschließend die des unter Paar I stehenden Paares von Seitenorganen P_I (4) und hierauf die des Paares III (5). Das Paar P_I besteht nicht aus Dichasien, sondern seine Achsen wiederholen, wenn auch etwas reduziert, den Aufbau des darüber stehenden endständigen Achsenabschnittes. Es handelt sich demnach gesamthaft wiederum nur zum Teil um eine Infloreszenz, die aus einem mit Terminalblüte begrenzten Thyrsus besteht und die Paare I, II und III umfaßt, zum Teil um Bereicherungsachsen P_I , P_{II} usw., die verspätet sich entfalten und deutlich das Positionsphänomen zeigen.

Die Infloreszenz von *Hypericum olympicum* L., die als weiteres Beispiel aus dieser Gattung herausgegriffen werden soll, zeigt bemerkenswerte Variabilität. Diese ist in Abb. 7 B (LEUTWEIN s. n., 29. 3. 1848), Abb. 7 C (CORREVON s. n., 19. 6. 1923) und Abb. 7 D (LEUTWEIN s. n., 4. 1849) veranschaulicht. Bereicherungsachsen haben sich in keinem Falle entwickelt, sie sind lediglich durch Knospen in den Blattachsen positionsmäßig markiert. Die Variationsreihe geht von einem mit Endblüte versehenen Thyrsus aus reduzierten Monochasienpaaren I und II über eine endständige Triade bis zu einer endständigen Einzelblüte. Diese Reihe läßt sich wiederum durch Schwund der basalen Glieder des Thyrsus herleiten, so daß letztlich nur noch dessen die Hauptachse abschließende Endblüte vorhanden ist. Die Aufblühfolge stimmt mit der der entsprechenden Teile bei *H. perforatum* überein.

Zu Abb. 7 E, *H. opacum* T. et G. (Biltmore Herb. 3991^d) gelangen wir am besten von Abb. 7 C aus. Wie dort beschränkt sich der Endthyrsus auf die Endblüte und ein Paar von Partialinfloreszenzen, darunter folgt hier allerdings ein (vegetatives) Paar von Parakladien (P_I). Die Partialinfloreszenzen sind wohlentwickelte Dichasien, die zum Teil monochasiale Endigungen zeigen. Hier wird also bei reduzierter Zahl von Partialinfloreszenzen durch fortgesetzte Verzweigung aus den Vorblättern die Blütenzahl gesteigert. Bei einzelnen Arten geht diese Art der Steigerung der Blütenzahl noch sehr viel weiter. So fanden sich etwa bei *H. parviflorum* ST. HIL. am Beleg LORENTZ 158 bis neun sproßgenerationen, was bei vollständiger dichasialer Besetzung einer Blütenzahl von 511 entsprechen würde. Tatsächlich waren jedoch manche Zweige früher beendet oder unvollständig dichasial entwickelt, so daß total rund 200 Blüten zu beobachten waren.

Ähnliche Gestaltungsreihen sind auch für andere Verwandtschaftsgruppen bekannt. PARKIN hat sie für *Helleborus* aufgezeichnet und GUSULEAC schildert sie, wenn auch mit einer total anderen Auslegung, für die Caryophyllaceae, wo sich zahlreiche völlig parallele Erscheinungen finden wie die hier für *Hypericum* geschilderten, z. B. in der Gattung *Silene*.

6. *Legousia Speculum-Veneris* (L.) F. E. L. FISCHER

Dieses Beispiel schließt sich eng an die vorher besprochenen an. Es bietet außerdem Gelegenheit, auf die Ausgestaltung der Parakladien näher einzutreten.

Über die Blütenstände der Campanulaceae liegen Darstellungen von GOEBEL 1931 sowie von HEIDENHAIN vor. Bemerkungen dazu finden sich ferner bei TROLL und WEBER, wobei diese

Autoren von der durch HEIDENHAIN gewonnenen Auffassung abweichen. Aus umfangreicheren Untersuchungen in dieser Familie greife ich nur das Beispiel des Frauenspiegels heraus, das einerseits den Bau und die Variabilität des blühenden Abschnittes für die ganze Familie weitgehend zu erhellen vermag und andererseits geeignet ist, das Positionsphänomen zu schildern.

Abb. 8 A zeigt den Gesamtaspekt einer reich blühenden Pflanze von *Legousia Speculum-Veneris* (L.) F. E. F. FISCHER (STAUFFER s. n., 30. 6. 1961). Die zerstreut beblätterte Hauptachse endet mit der erst aufblühenden Terminalblüte (1). Unter dieser (vergleichbar mit den Verhältnissen bei *Helleborus* oder *Hypericum*) sind die ersten acht Seitenorgane als Monochasien oder Dichasien ausgebildet, wobei die Endblüte des untersten Dichasiums (2) zuerst aufblüht, gefolgt von weiteren Endblüten in aufsteigender Folge (3, 4, 6). Wir erkennen damit wiederum einen durch Endblüte begrenzten Thyrsus als Infloreszenz. Darunter finden sich zahlreiche Bereicherungsachsen P_I , P_{II} usw., die im Aufbau den Endabschnitt der Hauptachse widerspiegeln, also ebenfalls Thyrsen mit Endblüte tragen. Die Bereicherungsinfloreszenzen entfalten sich absteigend nacheinander, so ist etwa die Endblüte von P_I (5) die fünfte im gesamten System, diejenige von P_{II} (7) die siebte usw. Abwärts tragen die Parakladien zunehmend mehr Blätter.

Arme Individuen derselben Population zeigen das in Abb. 8 B dargestellte Verhalten. Es ist nur die Infloreszenz der Hauptachse vorhanden, Parakladien kommen nicht zur Entwicklung. Da aus den Vorblättern der Seitenblüten erster Ordnung keine Verzweigung erfolgt, bietet sich die Infloreszenz in Gestalt einer kleinen, mit Endblüte begrenzten Traube dar. Das Aufblühen stimmt mit dem entsprechenden Abschnitt unter Abb. 8 A genauestens überein, nach der Endblüte (1) öffnet sich die unterste Seitenblüte (2) und dann aufsteigend die weiteren (3, 4, 5, 6).

In Abb. 9 sind zwei weitere, reich verzweigte Individuen derselben Population dargestellt. Die Thyrsen sind als ganze generalisiert. In Abb. 9 A finden sich im oberen Teil der Hauptachse Verhältnisse, die im wesentlichen mit Beispiel Abb. 8 A übereinstimmen, wobei allerdings die Zahl der Parakladien nur vier beträgt. Unter dem Thyrsus der Hauptachse, dessen Endblüte (1) als erste der ganzen Pflanze aufblüht, folgen zuerst zwei auf die Infloreszenz beschränkte Parakladien, dann zwei, die unter dem Thyrsus noch je ein Blatt mit Achselknospe tragen. In der Figur sind bei allen Seitenorganen die Blätter zur Vereinfachung weggelassen, ihre Achselprodukte jedoch immer eingezeichnet. Die Parakladien wiederholen somit das Verhalten der Hauptachse über der jeweiligen Ansatzstelle in etwas reduzierter Form. Die Achselorgane der drei folgenden Blätter der Hauptachse sind im Knospenzustand verblieben. Die basalwärts folgenden Seitenachsen betrachten wir mit Vorteil von unten beginnend. Aus den Achseln der Keimblätter entwickeln sich keine Sprosse. Das folgende Blattpaar der Hauptachse, das den Übergang zur Dispersion zeigt, trägt in seinen Achseln die beiden kräftigsten Seitensprosse der Pflanze, deren Endblüten (2, 3) sich als zweite und dritte des Gesamtsystems öffnen. Im Aufbau wiederholen diese Parakladien ebenfalls den über ihrer Ansatzstelle stehenden Teil der Hauptachse in etwas reduzierter Form. Aufwärts an der Hauptachse folgen aus vier weiteren Blattachsen ähnliche Sprosse, deren Endblüten in aufsteigender Folge erblühen und die jeweils das Verhalten der Hauptachse über ihrem Ansatzknoten kopieren. Es macht sich am Gesamtsystem also eine Hemmungszone geltend, die zwischen den oberen, absteigend mit Aufblühen beginnenden und den unteren, aufsteigend beginnenden Parakladien eingeschoben ist. An den Parakladien ist bei der Kopie der Hauptachse diese Hemmungszone auf den ganzen Basalteil ausgeweitet, so wie es bei schwächeren Pflanzen oft auch an der Hauptachse der Fall ist.

Im Falle Abb. 9 B erscheint nun diese Hemmung (außer im basalsten Teil) an der Hauptachse weitgehend aufgehoben. Es sind zwar an dieser Pflanze keineswegs alle Bereicherungsachsen erster Ordnung vorhanden, aber die vorhandenen sind mehr oder weniger über die ganze Länge der Hauptachse verteilt. Alle Parakladien wiederholen auch hier in etwas reduzierter Form das Verhalten der Hauptachse über ihrer Ansatzstelle. Wiederum blüht die Endblüte des Thyrsus der

Hauptachse (1) als erste im Gesamtsystem auf, es folgen dann die Endblüten der unteren Bereicherungsachsen (2, 3 usw.) in aufsteigender und diejenigen der oberen Parakladien in absteigender Reihe, bis die beiden Blühzonen in der Mitte zusammenstoßen. Innerhalb der Parakladien erfolgt das Aufblühen wie unter Abb. 8 A.

Man könnte sich eine Pflanze vorstellen, an der alle Parakladien erster Ordnung ohne Hemmung ausgebildet sind, ebenso an diesen die Parakladien zweiter Ordnung und im basalen Teil der unteren Bereicherungsachsen erster Ordnung noch solche dritter Ordnung. Es entstünde so ein sehr vollständiges Verzweigungssystem, das als Rispe aus mit Endblüte begrenzten Thyrsen bezeichnet werden könnte. Wollte man weiter annehmen, daß beim Aufblühen die Endblüten aller Thyrsen zur gleichzeitigen Entfaltung kämen, so wäre der Idealfall erreicht, daß die gesamte annuelle Pflanze zur Infloreszenz geworden wäre. Es gäbe keine Blattachsel ohne Axillarzweige mit Blüte oder Partialinfloreszenz.

Es ist kaum anzunehmen, daß dieser Grenzfall je in der Natur gefunden werden kann. Er ist aber in manchen Gattungen annueller Pflanzen mindestens bezüglich des Verzweigungssystems mit guter Annäherung verwirklicht, z. B. in Einzelfällen bei *Veronica arvensis* L., ebenso bei anderen *Veronica*-Arten, die ihren vegetativen Unterbau stark abgebaut haben. Ähnliches findet sich bei Cruciferae, Oenotheraceae, Gentianaceae, Rubiaceae und neben *Veronica* auch noch bei anderen Scrophulariaceae.

7. *Bongardia* und *Leontice*

Das Beispiel wird herangezogen, um Zusammenhänge zwischen scheinbar sehr verschiedenartigen Blütenständen aufzudecken.

Die Gattungen *Bongardia* C. A. MEY. und *Leontice* L. der Berberidaceae sind in sehr vielen Merkmalen identisch und so nahe verwandt, daß sie oft nicht generisch getrennt werden.

Die Infloreszenzen (Abb. 10 A von *Bongardia Chrysogonum* [L.] SPACH, V. STERNECK s. n., 8. 4. 1907; Abb. 10 B von *Leontice Leontopetalum* L., LEUTWEIN s. n., 18.3. 1862) scheinen auf den ersten Blick sehr verschieden.

Bongardia besitzt eine arme, rispenartige Infloreszenz, deren thyrsoider Endabschnitt überwiegt. Alle Achsen schließen mit Endblüten ab, die ihrer Umgebung deutlich vorausentwickelt sind; Vorblätter sind nur vorhanden, wenn sie Achselorgane tragen. Die untersten Partialinfloreszenzen beginnen zuerst aufzublühen, die weiteren schließen in aufsteigender Folge an.

Ganz anders *Leontice*. Hier finden wir eine zusammengesetzte Traube, die von einer Endtraube abgeschlossen wird, welche ihrer Umgebung vorausentwickelt ist. Von den Seitentrauben blühen zuerst die unteren, dann in aufsteigender Folge die übrigen auf. (Abb. 10 B zeigt indes, daß die unterste Seitentraube verspätet entwickelt und zugleich auch ärmer ausgebildet ist. Die Erscheinung, daß bei rispigem oder traubigem Gesamtbau an der Basis ein oder wenige Partialelemente etwas reduziert erscheinen, läßt sich recht oft beobachten. Solche etwas verarmten Partialglieder dürfen nicht mit Parakladien verwechselt werden.)

Wie lassen sich diese zwei Infloreszenzen bei sicherlich nahe verwandten Taxa miteinander in Beziehung setzen? Man vergleiche die zur Erläuterung beigelegten Modellabb. 10 C und D, die frei erfunden sind.

Nimmt man an, die Ausgangsform für beide Typen hätte eine etwas reichere Rispe vom Muster *Bongardia* besessen, was in Abb. 10 C dargestellt wird, wobei auch hier die starke Ausprägung des thyrsoiden Endabschnittes vorausgesetzt wird, so läßt sich die Infloreszenz von *Leontice* in erster Annäherung (Abb. 10 D) durch zwei Voraussetzungen gewinnen: erstens durch Verlust der Endblüten der thyrsoiden Partialsysteme (Haupt- und Seitenaachsen), zweitens durch Sterilität und gleichzeitigen Abort der Vorblätter. Daß die Annahme einer thyrsoiden Rispe als Ausgangsform zu

Recht besteht, wird auch durch andere Gattungen der Berberidaceae bekräftigt, wo solche Rispen z. B. bei *Nandina domestica* THUNBG. vorkommen. Man vergleiche auch die im nächsten Beispiel behandelte Infloreszenz von *Epimedium*. Ferner finden sich in der Familie Fälle, wo bei derselben Art Endblüten bald vorkommen, bald fehlen, so unter *Berberis*. Unsere erste Voraussetzung darf daher als berechtigt angenommen werden. Auch das Sterilwerden und Abortieren von Vorblättern läßt sich anderwärts in der Familie beobachten und wird uns ebenfalls bei *Epimedium* wieder begegnen.

Von Abb. 10 D ist nur noch ein verhältnismäßig kleiner Schritt zu Abb. 10 B, der in einer wesentlichen Vermehrung der Blütenzahl pro Achse besteht, und der wiederum bei *Epimedium* parallel zu beobachten ist.

Wir haben somit hier ein Beispiel vor uns, wie Rispe und Zusammengesetzte Traube miteinander in Beziehung stehen können. Dieses Beispiel gewinnt deshalb Bedeutung, weil es in einer Familie vorkommt, die zwischen Ranales und Rhoadales vermittelt. Es ist wahrscheinlich, daß sich bei der Rhoadales- Infloreszenz ähnliches abspielt, und man könnte, ausgehend etwa von der thyrsoiden Rispe der Papaveraceae *Macleaya cordata* (WILLD.) R. BR., auf gleiche Weise zu der Traubenrispe der Cruciferae-Gattung *Crambe* gelangen, wobei dann die Hauptmasse der Kreuzblütler in der Infloreszenz bis auf die Endtraube reduziert erscheint.

8. *Epimedium*

Wiederum ein Parallelbeispiel zum eben behandelten Falle.

Abb. 11 A zeigt die Rispe von *Epimedium pubigerum* MORR. et DCNE. (CZERNIAVSKY s. n., 13.4.1917). In Übereinstimmung mit den im vorausgehenden Abschnitt geschilderten Infloreszenzformen bei Berberidaceae ist die Rispe stark thyrsoid ausgestaltet, indem teilweise an dichasialen Partialinfloreszenzen mit monochasialem Ausgang Seitenachsen bis vierter Ordnung erscheinen, und indem die Zahl der dichasialen Partialinfloreszenzen gegenüber einer normalen Rispe deutlich ansteigt. Von einer Thyrsentraube kann andererseits jedoch auch nicht gesprochen werden, denn bei dieser müßte im Gegensatz zum rispigen System eine deutliche Sprungstelle zwischen Endthyrsus und oberstem Seitenthyrus auftreten, was bei *Epimedium* nicht vorkommt.

Das Aufblühen bei *E. pubigerum* nähert sich etwas der Gleichzeitigkeit, besonders soweit Blüten gleicher Achsenordnung verglichen werden. Die Terminalblüten sind ihrer Umgebung wie bei *Bongardia* etwas vorausent-wickelt, und die von unten nach oben fortschreitende Folge beim Aufblühen von Blüten gleicher Achsenordnung läßt sich im Schema beispielsweise an den Seitenblüten zweiten und dritten Grades im thyrsoiden Endabschnitt erkennen, wobei auch einzelne Störungen vorkommen können.

Andere Arten von *Epimedium* zeigen nun Übergänge von dieser rispigen Infloreszenz zu Trauben mit Endblüte. So vermittelt z. B. *E. Perralderianum* Coss., Abb. 11 B, VETTER s. n., 24. 5. 1887, zu *E. pinnatum* FISCH, Abb. 11 C, VETTER, s. n., 15. 5. 1884. Abb. 11 B kann aus Abb. 11 A abgeleitet werden durch Reduktion auf den oberen Teil der Rispe, durch Verlust der Achselorgane der Vorblätter mit Schwinden derselben, wobei an der Basis der Endtraube in Beispiel Abb. 11 B noch einige Vorblätter zu beobachten waren, sowie durch Vermehrung der Blütenzahl im traubigen Endabschnitt. Dieser Ausbau der Endregion zeichnet sich ja schon an der Rispe durch den thyrsoiden Endabschnitt deutlich ab. Noch weiter sind diese Tendenzen bei *E. pinnatum* fortgeschritten. Hier ist nichts weiter als eine Traube mit Endblüte und vorblattlosen Seitenblüten vorhanden, wobei deren Zahl nochmals vermehrt ist. Wiederum ist zu erkennen, daß die Endblüte im Aufblühen ihrer Umgebung etwas voraus-eilt, daß aber auch die Seitenblüten stark auf Gleichzeitigkeit tendieren, wobei aber doch die akropetale Folge noch zu erkennen ist.

Nach BOLLE gehen niemals reiche Trauben aus Rispen hervor. *Epimedium* liefert jedoch gerade zu einem solchen Umwandlungsvorgang ein schönes Beispiel, und weitere ließen sich

nennen etwa für *Thalictrum*, dessen Infloreszenzgrundform eine typische Rispe darstellt. Über thyrsoid gestaltete Rispen z. B. bei *T. isopyroides* C. A. M. kann man auch in dieser Gattung eine Formreihe bis hin zur reinen Traube von *T. alpinum* L. beobachten, die immerhin auch bis 16 Blüten tragen kann, und bei der die sonst in der Gattung stets vorhandene Terminalblüte nicht mehr regelmäßig vorkommt.

Als weiteres Beispiel für Zusammenhänge zwischen Rispen und Trauben sei noch die Gattung *Acer* herausgegriffen. Wiederum sind hier typische Rispen (etwa bei *A. niveum* BL., *A. tataricum* L.) vorhanden, die bei manchen Sippen durch Förderung des thyrsoiden Endabschnittes in Thyrsen übergehen. Von Thyrsen (Beispiel: *A. spicatum* LAM.) gelangt man zu reinen Trauben mit Endblüte (*A. pennsylvanicum* L., mit bis 16 Blüten pro Traube). Auch hier tendieren die Trauben in der Aufblühweise stark zur Gleichzeitigkeit, ebenso bei *Thalictrum*, und lassen damit den Rispencharakter noch irgendwie durchblicken.

9. *Thesium*

Dieses Beispiel liefert weitere Hinweise auf die gestaltliche Verschmelzung einer Infloreszenz mit Parakladien.

Die Blütenstände der Gattung *Thesium* sind Thyrsen oder Trauben mit oder ohne Endblüte. Unsere einheimischen Arten besitzen alle keine Endblüte, bei den Arten mit Thyrsus sind die Partialinfloreszenzen selten mehr als siebenblütig. Bei südafrikanischen Arten kommen dagegen reicher verzweigte Partialfloreszenzen von dichasialem Charakter vor; man vergleiche hierzu etwa die bei STAUFFER 1961 in Abb. 5 G wiedergegebene Partialinfloreszenz von *T. triflorum* THUNB.

Für unsere einheimischen Arten ist weiter charakteristisch, daß sich unter der Traube oder dem Thyrsus der Hauptachse Bereicherungsachsen finden, die gleich gebaute Infloreszenzen tragen und in typischer Weise in absteigender Folge zur Entfaltung kommen. Basalwärts schließt sich eine Hemmungszone an, so wie es sich aus Abb. 12 A für *T. alpinum* L. (STAUFFER s. n., 6. 1961, aus mehreren Individuen schematisiert) erkennen läßt, wo die unteren Parakladien P_{III} und folgende nur noch beschränkt zur Entwicklung kommen. Bei dieser Art handelt es sich um die traubige Infloreszenzform, da die Vorblätter steril bleiben. Zum besseren Verständnis des Schemas sei noch hinzugefügt, daß es bei *Thesium* sehr oft zu einer Verwachsung des Tragblattes und seines Achselproduktes kommt in der Weise, daß das Tragblatt am Achselprodukt emporgehoben erscheint.

Ausgehend von den eben für *T. alpinum* geschilderten Verhältnissen wurde in Abb. 12 B rein theoretisch ein Schema für eine Art mit fertilen Vorblättern und damit armthyrsoider Infloreszenz entworfen. So etwa sollte man die blühende Region bei *T. bavarum* SCHRANK (= *T. montanum* EHRH.) erwarten. Tatsächlich jedoch zeigt sich bei dieser Art ein stark abweichendes Verhalten, wie es für einen typischen Einzelfall in Abb. 12 C (KEHLHOFER s. n., 6. 1908, etwas schematisiert) dargestellt ist.

Zwischen dem Thyrsus der Hauptachse und den typischen Bereicherungsachsen P_I, P_{II}, die hier mehr oder weniger zu Trauben verarmt sind, schalten sich nämlich Übergangsbildungen (I-IV) ein, die zwischen Partialinfloreszenzen und Thyrsen resp. Trauben vermitteln. Diese Übergangsbildungen mildern die Sprungstelle und tragen dazu bei, die Infloreszenz und die Parakladien zu einem gestaltlichen Ganzen zusammenzufügen. Morphologisch bestehen sie aus verarmten begrenzten Thyrsen. I zeigt am Grunde der Endblüte über den beiden wie üblich ausgebildeten Ästen des Dichasiums noch ein winziges Blättchen, das als steriles Tragblatt einer dritten Seitenblüte aufzufassen ist. II zeigt bereits vier Seitenblüten, von denen die unterste noch aus einem Vorblatt verzweigt ist, die aber alle doldig stehen und damit noch weitgehend den Charakter des Dichasiums wahren. III ist gleich gebaut wie II, das unterste Internodium zwischen den

Seitenblüten ist jedoch gestreckt. In IV sind immer noch vier Seitenblüten vorhanden, davon die unterste aus einem Vorblatt verzweigt, jetzt sind aber zwei Internodien gestreckt, und wie bei I findet sich unmittelbar unter der Endblüte ein steriles Tragblatt einer weiteren Seitenblüte. Nun erst folgt der Sprung zum Parakladium I, einem fast ganz zur Traube reduzierten Thyrsus. Die Ausbildung der Übergangsbildungen ist bei *T. bavarum* einer bedeutenden Variation unterworfen; diese Gebilde pflegen aber nur in seltenen Fällen zu fehlen und sind für diese Art typisch.

Bezüglich des Aufblühens nehmen diese Übergangsbildungen ebenfalls eine Zwischenstellung ein. Regelmäßig beginnt nämlich das Blühen der Gesamtpflanze hier, zumeist an einer der obersten Übergangsinfloreszenzen, im Beispiel Abb. 12 C mit der Endblüte von I. Aufsteigend setzt es sich von dort in den reinen Thyrsus der Hauptachse fort, absteigend in die Parakladien.

Übergangsbildungen zwischen Partialinfloreszenzen und Parakladien sind schon mehrfach beschrieben worden. HAMANN erwähnt sie als seltene Ausnahmen für *Veronica*-Arten mit offener Traube als Infloreszenz; TROLL und HEIDENHAIN schildern sie für Cruciferae ebenfalls beim Infloreszenztyp der offenen Traube. Es ist bemerkenswert, daß sie gerade bei *Thesium*, dessen Infloreszenz ursprünglich ein geschlossener Thyrsus zugrundeliegt, an einzelnen Arten mit Regelmäßigkeit auftreten können. Sie sind dabei übrigens auch bei Arten mit offener Traube möglich, wie das Beispiel von *T. pyrenaicum* POURRET (= *T. pratense* EHRH.) lehrt, wo sie ebenfalls in den meisten Fällen zu finden sind. Sie bedeuten gewissermaßen ein Zurückgreifen auf die ursprüngliche Infloreszenzform der Gattung.

Nun gibt es aber auch innerhalb von Infloreszenzen Sprungstellen, z. B. bei allen Trauben aus offenen Thyrsen mit Endthyrsus oder bei zusammengesetzten offenen Trauben mit Endtraube. Auch hier lassen sich solche Übergangsbildungen denken, so gut wie zwischen Infloreszenzen und Parakladien. Gefunden habe ich sie bisher bei einer Thyrsentraube aus offenen Thyrsen, bei der Bignoniacee *Arrabidaea corymbifera* (VAHL) BUR. am Beleg HASSLER 12365, wo sie sich ähnlich darbieten wie bei *Thesium bavarum*. Bei Zusammensetzungen aus geschlossenen Trauben oder Thyrsen lassen sich solche Übergangsbildungen nicht sicher erkennen, weil sie sich gestaltlich nicht von den Partialinfloreszenzen unterscheiden. Es ist zu erwarten, daß sie noch vielfach gefunden werden, sofern Trauben aus offenen Thyrsen mit Endthyrsus systematisch geprüft werden.

Zu *Thesium* ließe sich noch ergänzen, daß mit *T. rostratum* M. et K. diese Gattung bei uns auch einen Vertreter mit durchwachsener Traube besitzt, bei dem zugleich die Vorblätter fehlen. Bemerkenswert in dieser Gattung ist weiter, daß es darin auch eine Gruppe von Arten gibt, bei denen die Infloreszenzen bis auf die Endblüte reduziert sind und nur diese übrigbleibt. Genau dasselbe habe ich schon früher (STAUFFER 1959) innerhalb der Tribus Anthoboleae für eine andere Gruppe von Santalaceen festgestellt. Auch dieser Reduktionsvorgang besteht im Verlust des basalen Teils der ursprünglichen Infloreszenz.

10. Analogiebeispiele

Bei jeder Beschäftigung mit Infloreszenzmorphologie fallen die zahlreichen Analogien auf, die zwischen sicher nicht homologen Verzweigungssystemen im floralen Bereich vorkommen, Beispiele dieser Art wurden u. a. von TROLL 1928 im Zusammenhang mit der Besprechung von Pseudanthien gegeben. Insbesondere verglich dieser Autor die mannigfaltigen Infloreszenzstände der Compositae mit einfachen Infloreszenzen. Es lassen sich da sehr viele Parallelen herausarbeiten. Ähnliches gilt für die Cyathien von *Euphorbia*, deren Anordnung ganz analog zur Anordnung einfacher Blüten sich darbietet. Als Beispiel verweise ich auf die in TROLL 1928 wiedergegebene Abb. 50 (p. 102) von drei endständigen "Dichasien".

Solche Analogien betreffen besonders auch die oft als "zusammengesetzt" bezeichneten Blütenstände. Ein Beispiel aus der Familie der Cruciferae soll das in Abb. 13 A erläutern. Diese Abbildung zeigt das Infloreszenzschema von *Crambe Kralikii* Coss., gezeichnet nach STROHL-

MOSER s. n., 1921. Die Infloreszenz ist ein Traubenthysus, die Partialinfloreszenzen sind Traubenmonochasien. Die Infloreszenz stellt ein vollständiges Analogon zu einem Thysus aus Monochasien mit Endblüte dar, auch bezüglich Aufblühfolge wenn wir uns jede Traube bei *Crambe* durch eine Einzelblüte ersetzt denken.

In Abb. 13 B ist *Crambe* das Beispiel von *Capsella Bursa-pastoris* (L.) MEDIKUS gegenübergestellt, gewonnen aus der Analyse von ROHRER s. n., 10.6. 1904. Diese Gegenüberstellung ist nur deshalb erfolgt, um zu verdeutlichen, daß es sich bei *Crambe* um eine Infloreszenz und nicht etwa um Parakladien unter einer Endtraube handelt. *Capsella* besitzt eine einfache Endtraube, und hier haben wir es bei den Auszweigungen mit Parakladien zu tun, was sich aus der absteigenden Folge des Aufblühens ergibt, die sich hier aus der Zahl der schon gebildeten Früchte leicht ablesen läßt. Bei *Crambe* dagegen beginnen die untersten Seiteninfloreszenzen ersten Grades als erste aufzublühen, dazu ist - wie meistens - die die Infloreszenz abschließende Traube gegenüber ihrer Umgebung etwas vorausentwickelt.

Analogien wie die des Traubenthysus zum Thysus sind ungeheuer zahlreich. Sie kommen zum Teil auch in höheren Kategorien vor, und dafür gibt es besonders bekannte Beispiele bei den Compositen. Es sei nur an *Echinops* erinnert, dessen Kopf aus Köpfen auf Grund des merkwürdigen Aufblühens erstmals von R. BROWN richtig gedeutet wurde, oder an Arten der Gattung *Leontopodium*, wo mehrfach zusammengesetzte Kopfstände sich wieder zu im Aspekt einzelblütenartigen Gebilden zusammendrängen. Auch bei anderen Pseudanthien lassen sich diese Kondensationen noch höherer Verzweigungskategorien beobachten.

Wesentlich für unsere Betrachtung ist aus diesen Beispielen nur das eine: daß in jedem Falle mit großer Sorgfalt untersucht werden muß, ob ähnlich sich darbietende Organkomplexe wirklich homolog sind oder nur Analogien vorführen. Im Bereich der Infloreszenzen sind die Gestaltungsmöglichkeiten beschränkt. Es handelt sich stets um Achsen, Blätter, Verzweigungen und Abschlüsse der Achsen durch Blüten oder blütenartige Gebilde. Daß bei der großen Zahl der Objekte deshalb viel gleich Aussehendes auf verschiedenen Wegen oder Homologiestufen erreicht wurde, muß daher geradezu vorausgesetzt werden.

III. Diskussion

1. Über die Bedeutung der Aufblühfolge

1857 veröffentlichte GUILLARD eine Infloreszenzklassifikation, die sich im wesentlichen auf die Aufblühfolge stützte, das Resultat langer und sehr sorgfältiger Beobachtungen, Schon bei der ersten Mitteilung äußerte BAILLON entschiedene Kritik: Die Aufblühfolge sei für die Beurteilung der Infloreszenzen wenig geeignet und vor allem gar nicht konstant. Da GUILLARD seine Klassifikation zudem mit terminologischen Neuerungen spickte, fand sie auch in der Folge keine Anhänger, und EICHLER 1875 bemerkt (p. 33):

"Man ist gegenwärtig, und mit Recht, darüber einig, daß für die Charakterisierung der Blütenstandsformen die Art der Verzweigung der Hochblattaxe in erster Linie, äußeres Ansehen, Aufblühfolge u. dgl. nur nebenbei in Betracht zu ziehen sind."

Was EICHLER hier als Wertung der Infloreszenzkriterien aussagte, hat sich seither wenig geändert. So findet man etwa bei GOEBEL 1931 nur im Hinblick auf biologische Fragen ausführlichere Hinweise auf das Aufblühen (p. 160-162). In morphologischer Hinsicht ist dieser Autor der Auffassung, daß es nur auf die Anlegung und nicht auf die Öffnung der Blüten ankomme (p. 85). Weiter sagt er dort: "Bei einer cymösen Synfloreszenz prägt sich allerdings der cymöse Charakter in der absteigenden Entwicklungsfolge der Blüten aus, aber als wesentlicher (von GOEBEL gesperrt) Unterschied kann dies Merkmal nicht gelten."

Auch TROLL 1957 gibt bei seiner umfangreichen Übersicht über die Infloreszenzen nur wenige Hinweise auf die Aufblühfolge, besonders wenige bei komplizierten Infloreszenzen. Fast alle Beispiele von Rispen, die der Autor aus dem Bereich der Dicotyledonen gibt, sind mit Knospenstadien illustriert, aus denen kaum Aufschluß über das Aufblühen gewonnen werden kann. Die wenigen Text-Hinweise auf das Aufblühen etwa von *Echinops* oder *Verbascum* oder die Bemerkung bei den Scheindolden (p. 389): "Auf den ersten Blick fällt ... die basipetale Aufblühfolge auf. Sie wird an Scheindolden allgemein beobachtet und gehört sozusagen zu ihrem Wesen" betonen fast das von EICHLER geprägte "nebenbei". TROLL macht keinerlei Versuch, die Aufblühfolge planmäßig für die Beurteilung der Infloreszenzen mit heranzuziehen.

Dieser Versuch ist in neuerer Zeit von zwei Autoren unternommen worden, die zum Verständnis der Infloreszenzen deshalb einen bedeutenden Beitrag geleistet haben, weil sie damit mehr Kriterien zur Beurteilung gewinnen. Ohne in den Fehler eines GUILLARD zu verfallen, gerade nur die Aufblühfolge zu berücksichtigen, haben diese beiden Arbeiten vor allem auch die Zusammenhänge zwischen Verzweigung und Aufblühen aufgedeckt. Die beiden Studien, fast gleichzeitig und unabhängig voneinander erschienen, stammen von BOLLE 1940 und SCHÜEPP 1942, also von zwei besonders auch mathematisch interessierten Forschern. Beide kommen zu einer Klassifikation der Infloreszenzen in drei Kategorien: cymöse (resp. gabelige), racemöse (resp. traubige) und rispige. Beide Autoren können zeigen, daß bei allen diesen drei Haupttypen Verzweigungsform und Aufblühfolge völlig miteinander verknüpft sind, indem das Aufblühen dem morphologischen Alter der Blüten folgt. Beide Autoren haben als das Gesetz der Rispe die Gleichzeitigkeit der Endigung erkannt. Beide haben das abweichende Verhalten der Bereicherungsachsen bezüglich der Relation Anlegung/ Aufblühen konstatiert, das schon GUILLARD gekannt hatte. BOLLES Ableitungen sind weitgehend aus mathematischen Überlegungen entsprungen, SCHÜEPP stützt sich mehr auf seine genauen Messungen am lebenden Objekt; so kommt es zu manchen Divergenzen der beiden Autoren: BOLLE nimmt das Plastochron als konstant an, SCHÜEPP weist in Einzelfällen nach, daß es ändert, BOLLE macht Annahmen über die Anlegung der Seitenglieder, die SCHÜEPPS Beobachtungen nicht entsprechen; trotzdem ändert all dies an der grundsätzlichen Übereinstimmung und Richtigkeit der beiden Ansichten nichts, sondern bedingt nur gewisse Modifikationen. Vor allem interessiert uns hier die Feststellung, daß die beiden Autoren darin übereinstimmen, daß das Aufblühen in den Infloreszenzen streng gesetzmäßig erfolgt.

Man hat früher, wenn es um die Frage der Aufblühfolge ging, immer betont, daß diese oft unregelmäßig sei. Es trifft sicher zu, daß oft Fälle vorkommen, wo sich die Aufblühfolge anders verhält, als nach dem Schema zu erwarten wäre, aber gerade solche Fälle brauchen eine genaue Untersuchung und besonders auch Vergleichung mit nächstverwandten Arten. Die Aufblühfolge ist nicht zufällig, sondern etwas Typisches, Gewordenes. Wenn sie innerhalb einer Art variiert, so tut sie es in einer genau so begrenzbaren Art wie andere morphologische Merkmale, von denen auch niemand erwartet, daß sie ohne Variationsbreite seien. Freilich braucht es bei komplizierteren Infloreszenzen einigen Aufwand, um auch dieses Kriterium in die Untersuchung einzubeziehen. Meine vorstehend mitgeteilten Einzelbeispiele scheinen mir aber doch genügend zu erhärten, daß sich dieser Aufwand für ein besseres Verständnis der Infloreszenz und speziell auch für die Abgrenzung der Infloreszenz gegenüber den Parakladien als unbedingt notwendig erweist. Darauf wird unten noch zurückzukommen sein.

Hier soll nur noch betont werden, daß ich bei meinen Untersuchungen nichts gefunden habe, was der BOLLE-SCHÜEPPschen Auffassung wesentlich Widersprechen würde. So sind etwa alle von mir gefundenen Infloreszenzen in den von BOLLE aufgestellten Kategorien unterzubringen. Einige Verfeinerungen werden an diesen freilich anzubringen sein, dort wo die Natur einfach andere Verhältnisse zeigt, als die idealen Modelle verlangen. Als Beispiel möchte ich nur die bereits

oben p. 231 erwähnte Erscheinung nennen, daß die unterste(n) Partialinfloreszenz(en) von Rispen oder von durch mehr oder weniger gleichzeitige Endigung rispenähnlichen Infloreszenzen sehr oft sowohl schwächer als auch zeitlich verspätet sind. BOLLE hatte einen solchen Fall bei seinem *Syringa*-Beispiel, sie begegnen recht oft.

2. Zur Abgrenzung der Infloreszenz und zum Trollsehen Synfloreszenzbegriff

Wie soll die Infloreszenz vom Unterbau abgegrenzt werden? Man hat vielfach Blattausbildungskriterien hierfür herbeiziehen wollen, und es ist TROLL zu verdanken, überzeugend gezeigt zu haben, daß eine derartige Abgrenzung etwas überaus Künstliches an sich hat. Deshalb etwas Künstliches, weil wiederum nur ein Kriterium zur Entscheidung herbeigezogen wird. Berücksichtigt man dagegen Verzweigung, Blattstellung, Blattbau und Aufblühfolge bei der Abgrenzung, wird man selten im Zweifel sein, wo diese zu erfolgen hat. TROLL hat mit Recht zahlreiche "axilläre Einzelblüten" bei krautigen Pflanzen und besonders bei Annuellen als Bestandteile von Infloreszenzen mit foliosen Hochblättern herausgestellt, z. B. bei *Veronica hederifolia* L. Bei derartig reduzierten Annuellen, wo beinahe die ganze Pflanze aus Infloreszenz und Parakladien besteht, welche ebenfalls völlig reproduktiv sind, kann die Assimilation überhaupt nur noch vermittelt der Hochblätter erfolgen, die eine ganz andere Gestaltung erfahren als bei Gewächsen mit reichem vegetativem Unterbau. Man wird daher zur Abgrenzung der Infloreszenz nicht auf der Gestaltung der Blätter basieren können.

TROLL 1950 hat, ausgehend von hapaxanthen Krautpflanzen vom Typus etwa von *Lupinus luteus* L., eine Abgrenzung in Endinfloreszenz und Bereicherungstriebe gegeben. TROLL umschreibt diese Abgrenzung langwierig, gibt aber nirgends scharfe Kriterien, wie sie erfolgen kann. So wird z. B. auf das Grundinternodium hingewiesen (p. 379), "das häufig auffallend verlängert ist". Von den Bereicherungstrieben wird (p. 379) gesagt: "Sie werden naturgemäß in akropetaler Richtung angelegt. Ihre Entfaltung jedoch geht zumeist in basipetaler Richtung vor sich. Es gelangen also die der Primärinfloreszenz benachbarten Bereicherungstriebe vor allen anderen zur Entwicklung."

Die von TROLL angeführten Beispiele zeigen als Endinfloreszenzen ausschließlich solche ohne Endblüte, offene Trauben von Cruciferae, offene Dolden von Primulaceae und offene Thyrsen von Labiatae. 1951 untersuchen TROLL und HEIDENHAIN bei Cruciferae u. a. die Länge des Grundinternodiums. Dabei zeigt sich, daß dieses in vielen Fällen gar nicht durch besondere Länge hervortritt.

1952 beschäftigt sich HEIDENHAIN mit den Blütenständen der Campanulaceae. Jetzt verwertet sie auch die Aufblühfolge und gelangt bei diesen oft mit Endblüte versehenen Blütenständen zu einer Begrenzung einer thyrsoiden (von ihr als Rispe bezeichneten) Endinfloreszenz und von ebenfalls thyrsoiden Bereicherungstrieben (p. 624): "Die Floreszenz unserer Pflanze (*Campanula Rapunculus* als Beispiel für den Bauplan) zeigt somit zwei durch die Gestalt der Seitenzweige unterschiedene und voneinander abgrenzbare Abschnitte. Der untere von ihnen entspricht der Bereicherungszone, der obere der Endinfloreszenz. Damit im Einklang steht die Aufblühfolge, die im oberen Abschnitt nach der für racemöse Infloreszenzen gültigen Regel akropetal, im unteren dagegen, entsprechend der für Bereicherungstriebe verbindlichen Gesetzmäßigkeit, basipetal verläuft."

HEIDENHAIN spricht hier das Gesetz aus, das schon GUILLARD kannte und das auch BOLLE und SCHÜEPP wieder formulierten. Ganz anders TROLL 1955 (in TROLL und WEBER) gibt er eine neuerliche Darstellung seiner "Synfloreszenz". Als "Endfloreszenz" nennt er einerseits die schon 1950 genannten offenen Infloreszenzen, andererseits Einzelblüten (p. 38): "Weittragende Bedeutung hat die Erkenntnis erlangt, daß sich bei vielen Synfloreszenzen an Stelle der Endfloreszenz eine bloße Blüte (Endblüte) vorfindet. Gleiches gilt alsdann für die

Bereicherungstriebe. Diese verfügen, soweit sie der Endblüte benachbart sind, nur über die Vorblätter. An den abwärts folgenden Bereicherungstrieben ist die Blattzahl vermehrt, und zwar in gleichem Maße, als der Abstand von der Endblüte zunimmt."

Ein solches System kann durch basiton-mesotone Förderung rispenartig sich darbieten, durch akrotonie Förderung dagegen dichasial oder monochasial TROLL kommt so zum Schluß (p. 39), "daß es sich bei den sog. Rispen um Synfloreszenzen handelt." Derartige Synfloreszenzen könnten auch die Form von Trauben annehmen. "Von hier aus lösen sich die Schwierigkeiten, die bei der Bearbeitung der Campanulaceeninfloreszenz durch HEIDENHAIN insofern entstanden sind als eine Abgrenzung der angenommenen Endfloreszenz von der Bereicherungszone nicht überzeugend gelungen ist. Es ist eben eine solche Grenze in Wirklichkeit gar nicht vorhanden. Vielmehr wird eine Endfloreszenz nur vorgetäuscht, und zwar dadurch, daß die Bereicherungstriebe im Endabschnitt der Synfloreszenz, wenn nicht deren gesamter Erstreckung nach, auf ihre Endblüte reduziert sind."

TROLL erwähnt die Aufblühfolge mit keinem Wort. Einzig in den zur Demonstration von Basis-Mesotonie und Akrotonie beigefügten Synfloreszenzschemata, die übrigens in Anlehnung an GOEBEL 1931 Fig. 72 entworfen sind, läßt sich bei der rispigen Form erkennen, daß die Endblüten der Seitenachsen erster Ordnung absteigend aufblühen, und zwar auch in dem Bereich, der noch traubig gezeichnet ist.

In den folgenden Jahren hat TROLL weitere, vor allem terminologische Beiträge zu seinem Synfloreszenzbegriff geliefert, die bei WEBERLING 1961 resümiert sind (p. 247 ff.). Hier ist das oben erwähnte Schema mit absteigendem Aufblühen der Endblüten unverändert wiedergegeben. Es wird jetzt zwischen "monotelen" und "polytelen" Synfloreszenzen unterschieden, ferner werden die Begriffe der "Pseudofloreszenz", des "Segregationsinternodiums" und der "offenen Synfloreszenz" erläutert, was man an der betreffenden Stelle nachlesen möge. Die TROLLsche Auffassung ist im wesentlichen gegenüber 1955 unverändert geblieben. Wichtig erscheint noch der Hinweis, daß ausdrücklich alle Parakladien unter sich als serial homolog erklärt werden, auch sagt jetzt WEBERLING (p. 247): "Nach TROLL haben wir es bei den Blütenständen fast stets mit Synfloreszenzen zu tun."

Kehren wir nach diesem notwendigen Exkurs zu unseren Beispielen zurück! Betrachten wir *Helleborus*, *Legousia* und *Hypericum*, oder andere Gattungen, die hier nicht behandelt werden, wie *Rubus*, *Saxifraga*, *Ranunculus*, *Symphytum*. Immer werden wir einen Thyrsus mit Endblüte im Endabschnitt der Achse finden, dessen Partialinfloreszenzen von unten nach oben mit dem Aufblühen beginnen, während die darunter folgenden Seitenorgane, die den Aufbau des Endthyrsus mehr oder weniger vollständig wiederholen, sich in absteigender Folge öffnen. Hier ist eine morphologische Grenze, sowohl bezüglich Verzweigungsmodus wie auch bezüglich Aufblühen, ganz klar zu erkennen. Wäre nämlich bei *Legousia*, wie TROLL behauptet, die Blattzahl in gleichem Maße vermehrt, wie der Abstand von der Endblüte zunimmt, wie ließe sich dann verstehen, daß unter der Endblüte etwa im Beispiel unserer Abb. 8 A zuerst acht Seitenorgane mit konstant zwei Blättern folgen und dann plötzlich solche mit vier, fünf und sechs Blättern?

Nach TROLL kann zwar an dieser Stelle zuweilen ein verlängertes Internodium ("Segregationsinternodium") auftreten, dem jedoch nur beschreibende Bedeutung zukomme, da es keine Begrenzung bilde, durch welche morphologisch zu unterscheidende Abschnitte voneinander getrennt würden.

Es gibt natürlich auch blühende Verzweigungssysteme, die genau den von TROLL entworfenen Synfloreszenzschemata entsprechen, bei denen die Infloreszenz bis auf die Endblüte oder doch bis auf diese und eine oder zwei Partialinfloreszenzen von dichasialem oder monochasialem Charakter reduziert ist und darunter Bereicherungssachsen das Blühen fortsetzen; so etwa bei den Polemoniaceae (vgl. WEBERLING 1957) oder Solanaceae. Bei diesen Familien ist eine derartig

reduzierte Infloreszenz weithin konstant geworden, und die Abwandlung erfolgt in anderen Merkmalen.

Die TROLLschen Schemata sind auf Grund einer Generalisierung der Verhältnisse bei den Polemoniaceae entstanden. Welche Schwierigkeiten sich bei ihrer Anwendung auf andere Familien ergeben, das zeigen die langen Diskussionen, die WEBERLING 1961 für die Valerianaceae führen muß. Gerade in dieser Familie wird es bedenklich, zwischen einem Thyrsus ohne Endblüte und einem solchen mit Endblüte einen fundamentalen Unterschied in der Weise zu postulieren, daß der eine sich aus Partialinfloreszenzen, der andere dagegen aus Parakladien zusammensetzt, weil hier an Stelle der Endblüte eine "Gabel" auftritt, während verwandte Familien eine Endblüte besitzen. Es fällt WEBERLING jedenfalls nicht leicht, die morphologische Grenze zwischen Endthyrsus und Parakladien, die ihm – trotz nahezu konsequenter Vernachlässigung der Aufblühphänomene – aus der Verzweigung vieler Arten sichtbar geworden ist, wieder so zu verwischen, daß sie als unwesentlich abgetan werden kann und die Valerianaceae sich in das Polemoniaceae-Schema der "monotelen Synfloreszenz" einzwängen lassen. Dabei wird sogar eingeräumt (p. 255), "daß es TROLL gelungen ist, auch innerhalb einiger anderer Familien Übergänge zwischen den beiden Synfloreszenztypen aufzufinden", so daß auch WEBERLING nicht mehr zu zögern braucht, die Blütenstände der Valerianaceae als Übergangsformen zwischen monotelen und polytelen Synfloreszenzen anzusprechen. Wie man sich allerdings den Übergang von Partialinfloreszenzen zu Parakladien vorzustellen hat, wird nicht erläutert.

Wir verkennen nicht die Tatsache, daß sehr viele blühende Verzweigungssysteme sich aus einer endständigen Infloreszenz und aus blühenden Parakladien zusammensetzen. Das ist seit GUILLARD bekannt und auch durch BOLLE und SCHÜEPP hervorgehoben worden. Man kann den Begriff "Synfloreszenz" auf ein solches System anwenden. Soweit vermögen wir TROLL zu folgen. Dabei möchten wir allerdings diesen Begriff weitgehend auf krautige Gewächse einschränken und vor allem dort nicht anwenden, wo blühende Systeme anlegungs- und entfaltungsmäßig um eine Saison auseinander liegen, wie bei vielen Holzpflanzen unter gemäßigttem Klima. Auch bei den in einem Schub entstehenden blühenden Verzweigungssystemen tropischer Bäume kann nicht ohne weiteres mit der "Synfloreszenz" einer Krautpflanze parallelisiert werden.

Nicht zu folgen vermögen wir TROLL bei der betonten Zweiteilung der Synfloreszenzen in monotele und poly tele und bei der Abgrenzung der (End-) Infloreszenz für die polytele Synfloreszenz als terminale Einzelblüte. Für uns besteht zwischen einem Thyrsus mit oder ohne Endblüte kein fundamentaler Unterschied, kommt er doch z. B. bei den Campanulaceae oder bei *Thesium* in nächst verwandten Einheiten vor, genau wie die Traube mit oder ohne Endblüte bei Berberidaceae oder Ranunculaceae. Thyrsus mit und ohne Endblüte besitzen nach unserer Meinung homologe Abschnitte mit Partialinfloreszenzen, die unter sich serial homolog sind, so gut wie bei einer Traube oder Rispe.

Es können demnach alle möglichen geschlossenen oder offenen Blütenverzweigungssysteme einfacher oder komplizierter Art als (End-) Infloreszenz auftreten, unterhalb aber Bereicherungsinfloreszenzen vorkommen oder fehlen. Recht oft zeigt sich dabei, daß Infloreszenz und blühende Parakladien gestaltlich wieder zusammengeschmolzen werden, sei es indem die Parakladien in der Verzweigung den Partialinfloreszenzen sich annähern (*Helleborus*) oder indem Übergangsbildungen auftreten (*Thesium*). Dabei ist die Aufblühfolge oft konservativer als gewisse Verzweigungsmerkmale, die besonders bei Rispe und Thyrsus sich verwischen. Von dieser Zusammenschmelzung der Synfloreszenzen, die ein Analogon zum Phänomen der Pseudanthien darstellt, kommen die Schwierigkeiten bei der Aufklärung der Campanulaceen-Blütenstände.

3. Zum Positionsphänomen

Unter dem Positionsphänomen verstehen wir die Tatsache, daß die Ausgliederung von Seitenorganen (Partialinfloreszenzen oder Parakladien) bezüglich Zahl der daran vorhandenen Blätter mit ihrer Stellung an der relativen Hauptachse eng verknüpft ist. Diese längst bekannte Tatsache hat vor allem SCHÜEPP 1942 bei seinen Untersuchungen beschäftigt, der eine vorzügliche Darstellung hiervon gibt. Er zitiert dabei auch A. BRAUN 1851, p. 31, welcher sagt, "daß die einzelnen Sprosse, und zwar ebensowohl die Hauptsprosse als die Seitensprosse, in der Mehrzahl der Fälle nicht alle Stufen der pflanzlichen Metamorphose, welche dem Stock als Ganzes zukommen, an sich zur Darstellung bringen ... Die Formation, mit welcher ein Sproß anhebt, steht meist in Beziehung zur Region des Muttersprosses, aus welchem er seinen Ursprung nimmt. So sehen wir häufig eine in dieser Beziehung genau abgestufte Reihenfolge von Sprossen aus den aufeinanderfolgenden Regionen des Hauptsprosses entspringen, z. B. mit Niederblattbildung beginnende Sprosse aus der Niederblattregion, mit Laubblättern beginnende Sprosse aus der Laubblattregion, mit Hochblattbildung beginnende aus der Hochblattregion ... Es ist aber auch ein Rückgreifen des Sprosses zu einer niederen Formation sowie ein Vorgreifen zu einer höheren Formation möglich".

Unser oben angeführtes Beispiel von *Legousia* kann als Muster für den Fall angenommen werden, wo die Parakladien recht genau das Verhalten der Abstammungsachse über ihrem Ansatzpunkt kopieren. Ähnlich ist es auch bei *Lysimachia vulgaris*. Das in Abb. 13 B gegebene Schema von *Capsella* wäre ein Beispiel für zurückgreifende Ausgestaltung der Bereicherungsachsen, ein anderes *Lysimachia dubia*. Dabei werden aber auch hier in Relation zur Stellung der Parakladien an der Hauptachse an den tiefer stehenden Parakladien mehr Blätter ausgegliedert als an den obersten. Im Grenzfall kann es dazu kommen, daß alle Seitenorgane über längere Achsenabschnitte hinweg die gleiche Blattzahl zeigen, so wie das bei den Parakladien von *Helleborus foetidus* in Abb. 6 A zu sehen ist. Daß tiefer stehende Parakladien eine geringere Blattzahl ausgliedern als höher stehende, habe ich niemals gefunden. Sehr oft findet jedoch eine Hemmung statt in der Weise, daß tiefer stehende Organe gar nicht voll auswachsen.

Für die drei Haupttypen der Infloreszenzen schildert SCHÜEPP das wechselnde Verhalten bezüglich Vorgreifen oder Rückgreifen der Seitenachsen. Der Grenzfall gleicher Blattzahl über längere Abschnitte hinweg ist in der Traube oder im Thyrsus verwirklicht. Auch für die Infloreszenzen habe ich nur als besondere Ausnahme finden können, daß tiefer stehende Seitenorgane eine geringere Blattzahl ausbilden als über ihnen stehende. Eine solche Ausnahme sind die etwas reduzierten Äste an der Basis von Rispen, wie sie bereits geschildert wurden.

Es wäre reizvoll, die genetische und physiologische Seite dieses Positionsphänomens näher zu betrachten. Daß die Verzweigungsform auf Genwirkung beruhen kann, zeigt sich beispielsweise bei den Kreuzungsversuchen, die HAERLE 1932 bei *Veronica* Sect. *Pseudolysimachia* durchgeführt hat. Bei diesen Arten sind, auch nach Ausweis unserer Abb. 5 E, nur wenige Parakladien an der Sproßspitze entwickelt, dann folgt eine längere Hemmungszone. Bei einer Kreuzung aus derartigen Eltern ergab sich eine völlige Aufhebung der Hemmung, was HAERLES Abb. 45 schön zeigt. Dieses Verhalten kann mit Sicherheit als genetisch bedingt angesehen werden.

Es sei ferner an die wechselweise Hemmung der saisondimorphen Arten erinnert, bei denen ganz ähnliche Verzweigungstypen fixiert erscheinen, wie wir sie bei *Legousia* in einer Population bunt wechselnd antreffen. Eine gewisse genetische Fixierung des Verzweigungsverhaltens findet sich auch bei einer von NAPP-ZINN 1957 untersuchten Rasse von *Arabidopsis Thaliana* (L.) HEYNHOLD. Daß die Genwirkungen über Wuchsstoffverteilungen erfolgen, ist dabei wahrscheinlich.

Offen bleibt, ob in labilen Populationen wie *Legousia* ein reiches Allelspektrum deutlich wird, oder ob es sich hier um eine umweltbedingte Mannigfaltigkeit handelt, die sich durch wechselnde Ernährungsmöglichkeiten ergibt. Das könnten nur Versuche entscheiden.

Ein besonders schönes Beispiel für das Positionsphänomen gibt WEBERLING 1961 in Abb. 37 für *Valeriana urticaefolia* HBK. Die in I abgebildete normale Pflanze hat sieben vegetative Blattpaare und darüber einen End-thyrus mit fünf Paaren von Partialinfloreszenzen. In II war die Hauptachse in ihrem Wachstum irgendwie gestört und hat nur vier Blattpaare hervorgebracht. In den drei unteren stehen als Bereicherungsachse Achsen mit Endthyrsen, aus dem obersten Blattpaar entspringen dagegen Partialinfloreszenzen. In III hat die Achse ihr Wachstum bereits nach drei Blattpaaren eingestellt, und es treten nur aus den Achseln des obersten Blattpaars Seitenzweige in Erscheinung, die nun, genau ihrer Lage entsprechend, als arme Thyrsen ohne sterile Blattorgane an der Basis ausgebildet sind. IV zeigt schließlich, daß an der Übergangsstelle (es ist aus der Figur nicht einwandfrei zu erkennen, ob drittes oder viertes Blattpaar von unten) aus einem Blattpaar je eine Partialinfloreszenz und eine Bereicherungsachse entspringen können. Solche Unregelmäßigkeiten an Sprungstellen kommen öfter vor. TROLL und HEIDENHAIN 1951 bringen dazu das Beispiel von Cruciferentrauben (Abb. 62), bei denen sogar Einzelblüten unter Parakladien stehen, ähnliches berichtet HAMANN für Einzelfälle bei *Veronica*. Bei solchen Beispielen darf jedoch nicht übersehen werden, daß die vorhandenen Blattspiralen nicht miteinander bezüglich ihrer Achsenorgane übereinzustimmen brauchen, was man besonders schön bei *Veronica* erkennen kann und worüber HAMANN eingehend berichtet.

Aus dem Nebeneinandervorkommen einer Partialinfloreszenz und einer Bereicherungsachse im selben Wirtel auf Homologie dieser beiden Gebilde zu schließen, wie WEBERLING es tut und wie auch TROLL und HEIDENHAIN es andeuten, möchte ich nicht wagen.

4. Einiges zur Phylogenie der Infloreszenzen

Bereits in der Einleitung ist auf Arbeiten hingewiesen worden, die sich mit der Phylogenie der Infloreszenzen beschäftigen. Dabei ist zu unterscheiden zwischen vorwiegend deduktiv-theoretisierenden Abhandlungen, wie diejenigen von NAEGELI 1884, CELAKOVSKY 1893, ZIMMERMANN 1935 und TAKHTAJAN 1959, und empirischen Untersuchungen an lebenden Gewächsen, unter denen PARKIN 1914 insbesondere die Umwandlungen der Blütenstände in Verwandtschaftsreihen herausgriff, während PILGER 1922 vor allem die Stellung der Infloreszenzen am Vegetationskörper von Holzpflanzen untersuchte. Unbedingt zu erwähnen ist hier auch die Arbeit von SCHLITTLER 1945 über die Blütenstände des Anthericumtypus. Sie bringt eine monographische Bearbeitung der Infloreszenzen aus einem beschränkten Verwandtschaftsbereich, verbunden mit allgemeinen Erörterungen über die Blütenstände. Außerdem liegen in sehr vielen monographischen Arbeiten engerer Verwandtschaftskreise wertvolle Angaben über die Abwandlungen der Infloreszenz vor.

Mit PILGER teilen wir die Auffassung, daß phylogenetische Betrachtungen über die Infloreszenz im Rahmen etwa der gesamten Angiospermen weitgehend hypothetischen Charakter haben. Der Organkomplex der Infloreszenz ist äußerst plastisch, dazu kommt, daß oft Analogien von Homologien kaum zu trennen sind.

Anders ist das jedoch im Bereich engerer Verwandtschaften, wo sehr oft gerade die Infloreszenzmorphologie ganz wesentlich zur Klarstellung der Verwandtschaften beitragen kann, was in der Regel, wie auch TROLL und WEBERLING betonen, noch viel zu wenig ausgewertet wird.

Außerdem erscheint es möglich, einige Aussagen zu machen über die Umwandlungsvorgänge, die bei den Blütenständen vorkommen. Aus diesen läßt sich dann doch eine gewisse Vorstellung

über den Ablauf der Phylogenie im großen gewinnen, nur dürfen solche generellen Vorstellungen nicht mit Beispielen rezenter Pflanzen illustriert werden.

Zu diesen Umwandlungsvorgängen können gezählt werden:

1. Die Umgestaltung des Achsenendes: Vorkommen einer weit vorausentwickelten Endblüte - Endblüte zwar noch vorhanden, aber nicht mehr voraus entwickelt - Endblüte geschwunden - Durchwachsung des Achsenendes. (Das Parallele kann auch mit einem terminalen Infloreszenzabschnitt größeren Ausmaßes geschehen.)

2. Die Beschränkung der Verzweigung aus den Blütenvorblättern: Vorblätter fertil – Vorblätter steril.

3. Das stufenweise Wegfallen basaler Infloreszenzabschnitte.

4. Vermehrung oder Verminderung der Gliederzahl

5. Die Umgestaltung der Deckblätter: Laubige Deckblätter - brakteose Deckblätter - Deckblätter geschwunden. (Sekundäre Rückkehr von brakteosen zu laubigen Deckblättern bei manchen Kräutern wahrscheinlich.)

6. Streckung und Stauchung von Internodien, damit verbunden Veränderungen in der Blattstellung und Verschiebungen in der Übergipfelung von Haupt- und Seitenachsen.

7. Krümmungen und Drehungen von Achsen und Blättern.

8. Verwachsungen von Achsen und Blättern oder Achsen gegenseitig oder Blättern gegenseitig.

9. Das Auftreten von Beisprossen.

Die wesentlichsten Vorgänge sind die unter erstens bis viertens genannten.

Zu 1.: Die Endblüte darf für die Dikotyledonen mit großer Wahrscheinlichkeit als ursprüngliches Merkmal angesehen werden. PARKIN hat den Vorgang ihres Bedeutungsschwundes bis zum völligen Abort gut geschildert. Mit dem Schwund der Endblüte ist jedoch das Ende dieser Entwicklungstendenz noch nicht gefunden, die sich in der vegetativen Durchwachsung des Infloreszenzendes oder eines basaleren Infloreszenzabschnittes ausdrückt. PARKIN kannte solche Vorgänge zwar, hat sie jedoch als eigene Kategorie der interkalaren Infloreszenz aufgefaßt, ohne einen Zusammenhang mit den terminalen Infloreszenzen zu sehen. Dabei blieb ihm nicht verborgen, daß Übergänge vorkommen, doch glaubte er diese als pseudoternale Infloreszenzen den interkalaren anschließen zu müssen und sie nicht mit den terminalen in Beziehung bringen zu können. Unsere oben für diese Umwandlungsvorgänge gegebenen Beispiele dürften zur Genüge verdeutlichen, daß interkalare Infloreszenzen sich auch umgekehrt von terminalen ableiten lassen.

Zu 2.: Auch die Verzweigung aus den Vorblättern darf wohl als etwas Primäres angesehen werden. Dafür spricht, abgesehen davon, daß eine Differenzierung in Achselorgane tragende und solcher entbehrende Blätter bereits eine Spezialisierung bedeutet, besonders die Tatsache, daß dichasiale und monochasiale Endauszweigungen bei den Blütenständen der Dikotyledonen in der Mehrzahl der Fälle vorkommen. Das hat übrigens RICKETT bewogen, das Dichasium resp. das zur Triade verarmte Dichasium als ursprünglichste Infloreszenz anzusehen. Er hat dabei nicht beachtet, daß diese Gebilde regelmäßig nur als Teile größerer Zusammensetzungen vorkommen und einzeln selten sind.

Auch die Beschränkung der Verzweigung aus den Vorblättern ist von PARKIN genau erfaßt worden.

Zu 3.: Der Vorgang des stufenweisen Wegfallens basaler Infloreszenzabschnitte ist meines Wissens bisher noch nie als wesentlicher Umwandlungsfaktor für Infloreszenzen beschrieben worden. Man hat zwar ausgiebig über Akrotonie und Basitonie diskutiert, besonders bei NAEGELI, GOEBEL und TROLL, man hat auch von Beschränkung der Verzweigung des unteren (besser: inneren) Infloreszenzbereiches gesprochen. Die Verzweigung in jeder Infloreszenz kann nach SCHLITTLER 1945 auf eine untere (innere) racemöse und eine obere (äußere) cymöse verteilt werden. (Letztere ist identisch mit der schon besprochenen Verzweigung aus den Vorblättern.) Im

Grenzfall kann die innere Verzweigung bis auf zwei Blattachsen (“endständiges Dichasium”) oder eine Blattachsel (“endständiges Monochasium”) abgebaut werden. Ist das die Folge einer Akrotonie? Man müßte dann, wie GOEBEL in seinem Schema, 1931, p. 88, Fig. 72 II, auch andeuten, unter einem solchen endständigen Dichasium oder Monochasium Blattachsen mit unentwickelten Anlagen von Partialinfloreszenzen finden.

Vergleichen wir jedoch unser *Hypericum*-Beispiel, bei dem ein solches endständiges Dichasium mit einem Thyrsus im Zusammenhang stehe*). In Abb. 7 E ist unter dem Enddichasium nichts von reduzierten Partialinfloreszenzen zu sehen, sondern der erste Knoten unter der Infloreszenz trägt Parakladien. Genau dasselbe kann man bei *Silene* und anderen Caryophyllaceae beobachten. Das heißt aber, daß die Infloreszenz nicht akroton gefördert, sondern auf ihr oberstes Ende reduziert ist (wobei als nächster Schritt noch die Reduktion auf die bloße Endblüte möglich ist, was bei *Hypericum* und *Silene* wie in vielen anderen Gattungen ebenfalls begegnet). Bei derartigen Infloreszenzen kann eine Steigerung der Blütenzahl nur noch durch wiederholte Auszweigung aus den Vorblättern erzielt werden, da gemäß Positionsphänomen die Blattzahl an der Seitenachse erster Ordnung auf zwei (die Vorblätter) beschränkt ist.

Es ist also viel richtiger, von einem Schwund basaler Infloreszenzteile zu sprechen als von akrotoner Förderung. Dieser Schwund läßt sich auch beobachten bei unserem *Hebe*-Beispiel, wo in mehreren Stufen von der reichen Traubenrispe zur zusammengesetzten Traube schließlich nur eine kleine Endtraube übrig bleibt und unter dieser sich nichts findet, was als Rest des unteren Infloreszenzteilens aufgefaßt werden könnte, sondern Bereicherungstrieb, die den Aufbau der beschränkten Endinfloreszenz genau kopieren.

Man könnte den geschilderten Vorgang in Analogie setzen zu dem, was beim Übergang vom Baum mit seinem gewaltigen Verzweigungssystem zum Kraut mit seinen beschränkten Verzweigungsmöglichkeiten über dem Kotyledonarknoten geschieht. Hierzu paßt ganz gut, daß besonders reich verzweigte Infloreszenzen vorwiegend bei Holzpflanzen auftreten, wo Rispen oder rispige Zusammensetzungen aus thyrsoiden oder traubigen Partialinfloreszenzen besonders in den Tropen sehr häufig sind, während bei unseren Kräutern besonders häufig der Thyrsus und seine Abwandlungen vorkommen.

Bei den krautigen Gewächsen tritt vielfach eine reich gegliederte Synfloreszenz an die Stelle der (reduzierten) Infloreszenz. Genau so wie die Infloreszenzen können die Verzweigungssysteme der Parakladien gabelig, traubig oder rispig ausgestaltet werden. Im Extremfall kann die Infloreszenz gänzlich verschwinden und nur die Parakladien die reproduktive Funktion übernehmen, wofür die Euphorbien der Sect. *Anisophyllum* als Beispiel dienen können. Das Analogon hierzu wäre ein Kraut, dessen Keimachse über den Wurzeln völlig wegfällt und das sich aus den Wurzeln vegetativ weiterentwickelt.

Zu 4.: Neben der Erscheinung des Wegfalls des basalen Infloreszenzteilens gibt es wohl ebenso häufig die Verminderung der Gliederzahl. Dafür haben PARKIN und neuerdings TROLL 1957 prächtige Beispiele gegeben: Einblütige Trauben, Dolden und Köpfchen als Extrem.

Allgemeine Verarmung reich verzweigter Infloreszenzen kann wohl auch vorkommen; SCHLITTLER 1945 gibt Beispiele für die Monokotyledonen, für die Dikotyledonen fehlen sie in diesem Umfange bestimmt. BOLLE erwähnt *Chamaemeles* in solchem Zusammenhang.

*) In GOEBELS Schema, das von den Campanulaceae her abgeleitet wurde, steht es mit einer Rispe im Zusammenhang, die neben dem Thyrsus in jener Familie vorkommt. Da aber Rispen obligat einen thyrsoiden Endabschnitt besitzen, kann von einem endständigen Dichasium oder Monochasium aus nicht entschieden werden, ob ein Thyrsus oder eine Rispe zugrunde liegt. Das Schema kann mit anderen Worten ebensogut für einen mit Endblüte begrenzten Thyrsus angewendet werden.

Die sich aus der Vermehrung der Gliederzahl ergebenden Verhältnisse bedürfen keiner weiteren Erörterung.

Zu 5.: Auch hierzu ist wenig zu sagen. Bei der sekundären Rückkehr zur laubigen Ausbildung denke ich an Typen wie *Veronica hederifolia* L., *Lysimachia Nummularia* und ähnliche. Der Schritt ist nicht groß und dürfte sprunghaft möglich sein, wenn man sich der häufigen Verlaubungen als Bildungsabweichung im floralen Bereich erinnert.

Zu 6.-9.: Diese Verhältnisse brauchen nicht weiter besprochen zu werden. BOLLE hat über diese Abwandlungen einen guten Kommentar geliefert. Sie stellen das Beiwerk dar, das für den Einzelfall wichtig ist.

5. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen

Die Gewächse blühen und stehen dabei in Relation zu Bedürfnissen der Bestäubung und Samenverbreitung. Es evolvieren so Gebilde, die wir als "Infloreszenzen" bezeichnen. Die Natur kennt diesen Begriff nicht. Hieraus entstehen unsere Schwierigkeiten bei der Schaffung einer Definition und besonders bei der Aufstellung einer allgemeinen Theorie der Infloreszenz auf deduktiver Grundlage.

Bei unserer Betrachtung werden wir der Natur um so eher gerecht, je mehr Kriterien wir zur Analyse herbeiziehen. Treten bei der Einführung eines neuen Kriteriums Differenzen zu einer bestehenden Theorie auf, so ist deshalb nicht das neue Kriterium zu verwerfen, wohl aber die Theorie zu überprüfen. Wir müssen von der Natur ausgehen und nicht von vorgefaßten Meinungen.

Zweck der vorliegenden Studie sollte sein, von empirischen Beobachtungen her gewisse Schwächen bestehender Theorien aufzuzeigen. Es konnte keine neue und umfassende Theorie der Infloreszenz hier dargeboten werden. Wohl aber gelang es, gewisse Tendenzen bei der Abwandlung der Blütenstände allgemein zu formulieren und ebenso war es möglich, innerhalb von Verwandtschaftsgruppen klare Progressionsreihen herauszuschälen, weil sich hier die Homologien genügend sicher erkennen lassen.

Es erscheint jedoch sehr gewagt, aus derartigen Beispielen eine allgemeine Theorie aufzubauen in der Weise, daß man solche Progressionsreihen als verbindliche Teilstücke in ein allgemeines Schema einbaut, wie PARKIN und TAKHTAJAN es versucht haben. Denn wenn es zum Beispiel in einer Verwandtschaft gelingt, eine Traube als Reduktionsform eines Thyrsus nachzuweisen, so beweist das doch längst noch nicht, daß alle Trauben auf diese Weise herzuleiten wären. Auch muß vielfach bei Progressionsreihen offenbleiben, in welcher Richtung sie zu lesen sind.

Wenn ich dennoch da und dort verleitet wurde, aus meinen eigenen, zahlenmäßig beschränkten Beobachtungen zu verallgemeinern, so bin ich mir bewußt, daß solche Verallgemeinerungen durch neue empirische Beobachtungen ihre Korrektur erfahren müssen. Was unsere Kenntnis in diesem Bereich auf die Dauer fördert, sind unbelastet von theoretischen Vorstellungen gewonnene Beobachtungen an den Objekten.

Literatur

ALLAN, H. H., 1961: Flora of New Zealand 1. Wellington.

BOLLE, F., 1940: Theorie der Blütenstände. – Verh. Bot. Verein. Provo Brandenburg 80, 53-81.

BRAUN, A., 1851: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig.

CELAKOVSKY, L. J., 1893: Gedanken über eine zeitgemäße Reform der Theorie der Blütenstände. – Bot. Jb, 16, 33-51.

EICHLER, A. W., 1875: Blütendiagramme 1. Leipzig.

GOEBEL, K., 1931: Blütenbildung und Sproßgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). 2.

Ergänzungsband zur Organographie. Leipzig.

- GUILLARD, A., 1857: Idée générale de l'inflorescence. – Bull. Soc. Bot. France 4, 29-41, 116-124, 374-381, 452-464, 932-939.
- GUSULEAC, M., 1957: Analyse des Blütenstandes der Caryophyllaceen nebst einem Ausblick auf das Gesamtproblem der Infloreszenzen. – Rev. de Biologie, Bucarest, 2, 215-245.
- HAERLE, A., 1932: Die Arten und Formen der *Veronica*-Sektion *Pseudolysimachia* KOCH auf Grund systematischer und experimenteller Untersuchungen. – Bibl. Bot. 104.
- HAMANN, U., 1958: Morphologische und histogenetische Studien an *Veronica*-Arten I: Zur Morphologie der Blütenstände im Hinblick auf einen allgemeinen Infloreszenzbegriff. – Bot. Jb. 78, 69-118.
- 1960: Morphologische Beobachtungen an *Hebe diosmifolia* (Scrophulariaceae), besonders ihren Infloreszenzen. – Bot. Jb. 79, 405-427.
- HANDEL-MAZZETTI, H., 1928: A revision of the Chinese species of *Lysimachia*, with a new system of the whole genus. - Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 16, 51-122.
- HEIDENHAIN, B., 1952: Über die Blütenstände der Campanulaceen. – Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Natw. Kl. 621-650.
- v. NAEGELI, C., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig.
- NAPP-ZINN, K., 1957: Untersuchungen über den Aufbau der Infloreszenz bei *Arabidopsis thaliana*. – Beitr. Biol. Pflanzen 34, 113-128.
- PARKIN, J., 1914: The evolution of the inflorescence. – J. Linn. Soc. Bot. 42, 511-563.
- PILGER, R., 1922: Über Verzweigung und Blütenstandbildung bei den Holzgewächsen. – Bibl. Bot. 90.
- RICKETT, H. W., 1944: The classification of inflorescences. – Bot. Rev. 10, 187-231.
- 1955: Materials for a dictionary of botanical terms. III. Inflorescences. - Bull. Torrey Bot. Club 82, 419-445.
- SCHLITTLER, J., 1945: Untersuchungen über den Bau der Blütenstände im Bereich des Anthericumtypus. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 55, 200-239.
- SCHÜEPP, O., 1942: Beschreibung von Blütenständen auf Grund des zeitlichen Verlaufs der Anlage, des Wachstums und des Aufblühens. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 52, 273--316.
- STAUFFER, H. U., 1959: Revisio Anthobolearum. Aarau.
- 1961: Santalales-Studien V-VIII. - V.jschr. Naturf. Ges. Zürich 106, 387- 418.
- TAKHTAJAN, A., 1959: Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- TROLL, W., 1928: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.
- 1950: Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Math.-Natw. Kl. 377-415.
- 1957: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Zweiter Teil: Die blühende Pflanze. Jena.
- TROLL, W., und HEIDENHAIN, B., 1951: Beiträge zur Kenntnis racemöser Infloreszenzformen. - Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Natw. Kl. 141-213.
- TROLL, W., und WEBER, H., 1955: Morphologie einschließlich Anatomie. - Fortschr. Bot. 17, 16-50.
- WEBERLING, F., 1957: Die Infloreszenzen von *Bonplandia* CAV. und *Polemonium micranthum* BENTH. und ihre vermeintliche Sonderstellung unter den Blütenständen der Polemoniaceae. – Beitr. Biol. Pflanzen 34, 195-211.
- 1961: Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung. – Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Natw. Kl. 155--281.
- ZIMMERMANN, W., 1935: Die Phylogenie der Angiospermen-Blütenstände. – Beih. Bot. Cbl. 53, 95-121.

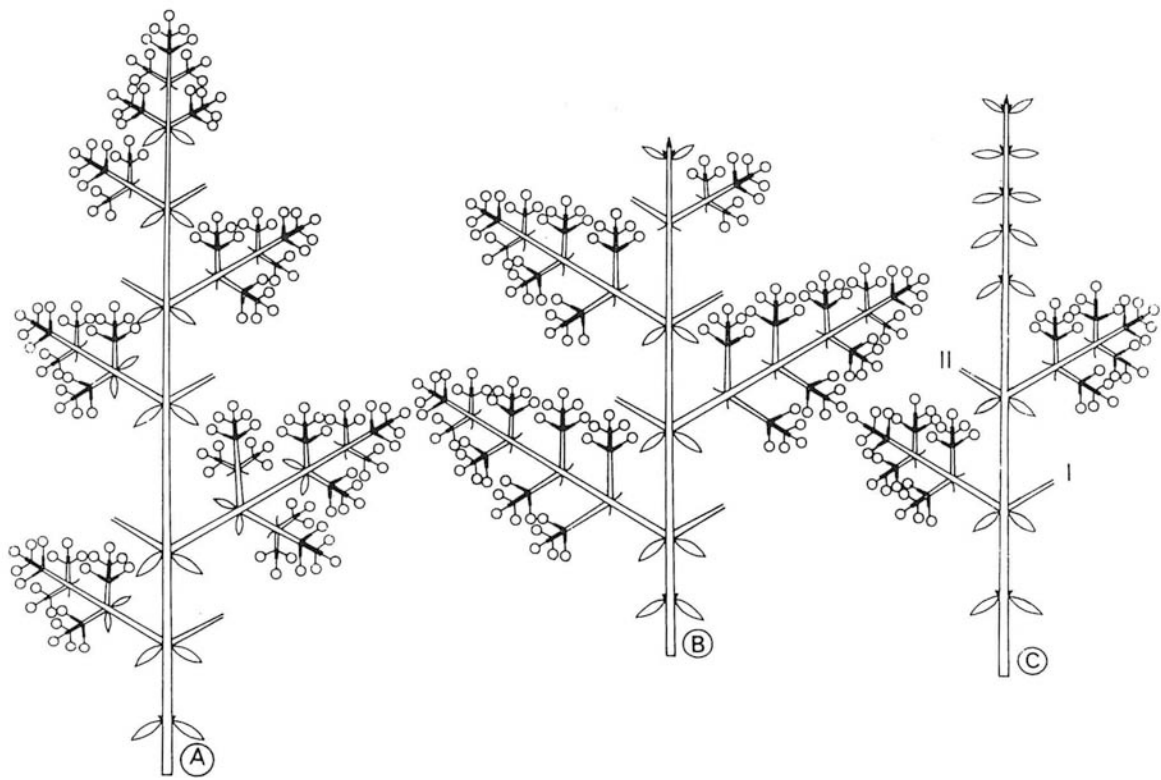


Fig. 1. A. *Santalum album*. B. *S. freycinetianum*. C. *S. pyrularium*

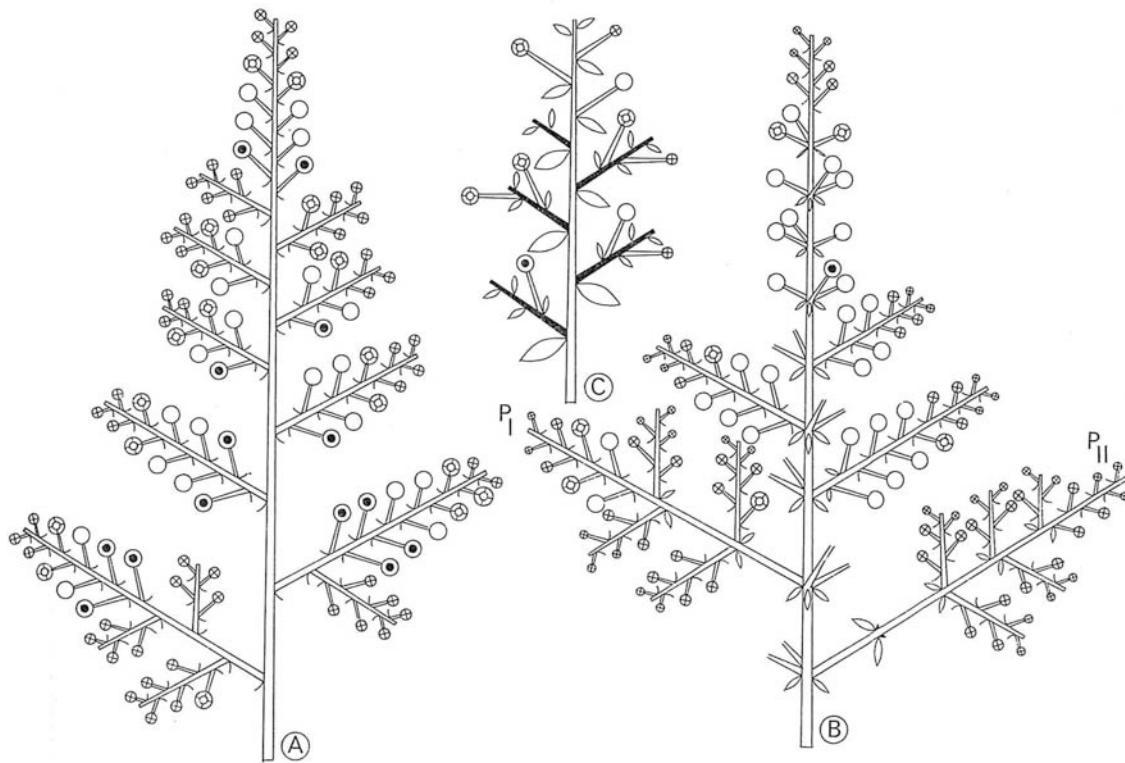


Fig. 2. A. *Maesa rufescens*. B. *Lysimachia vulgaris*. C. *L. ramosa*

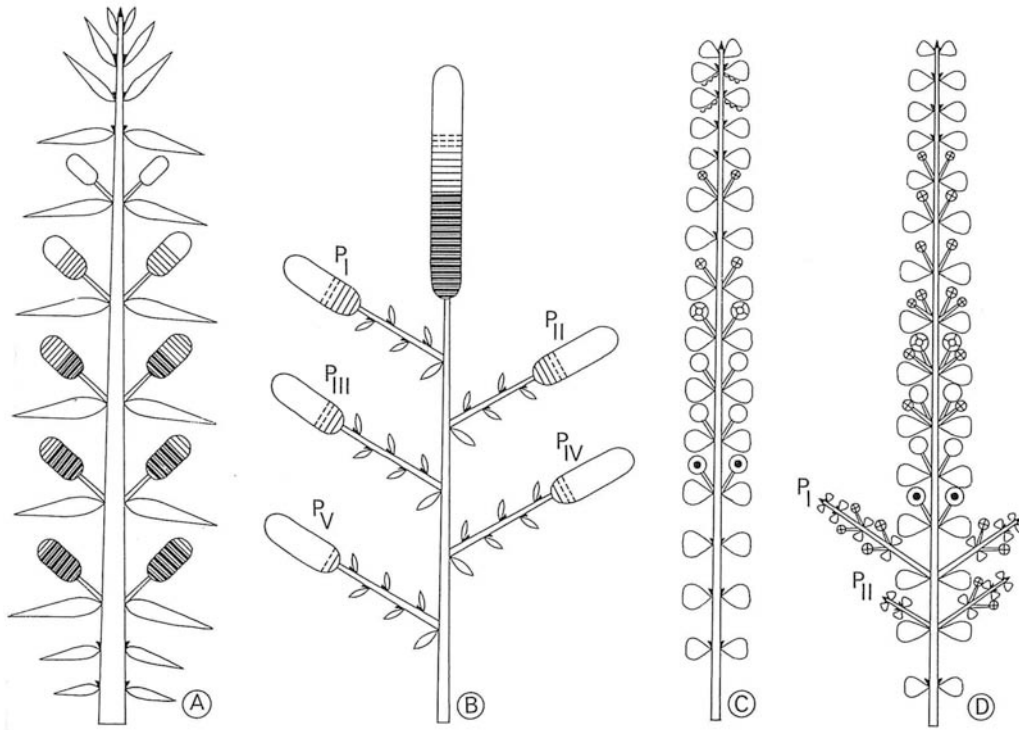


Fig. 3. A. *Lysimachia thyrsofolia*. B. *L. dubia*. C & D. *L. nummularia*

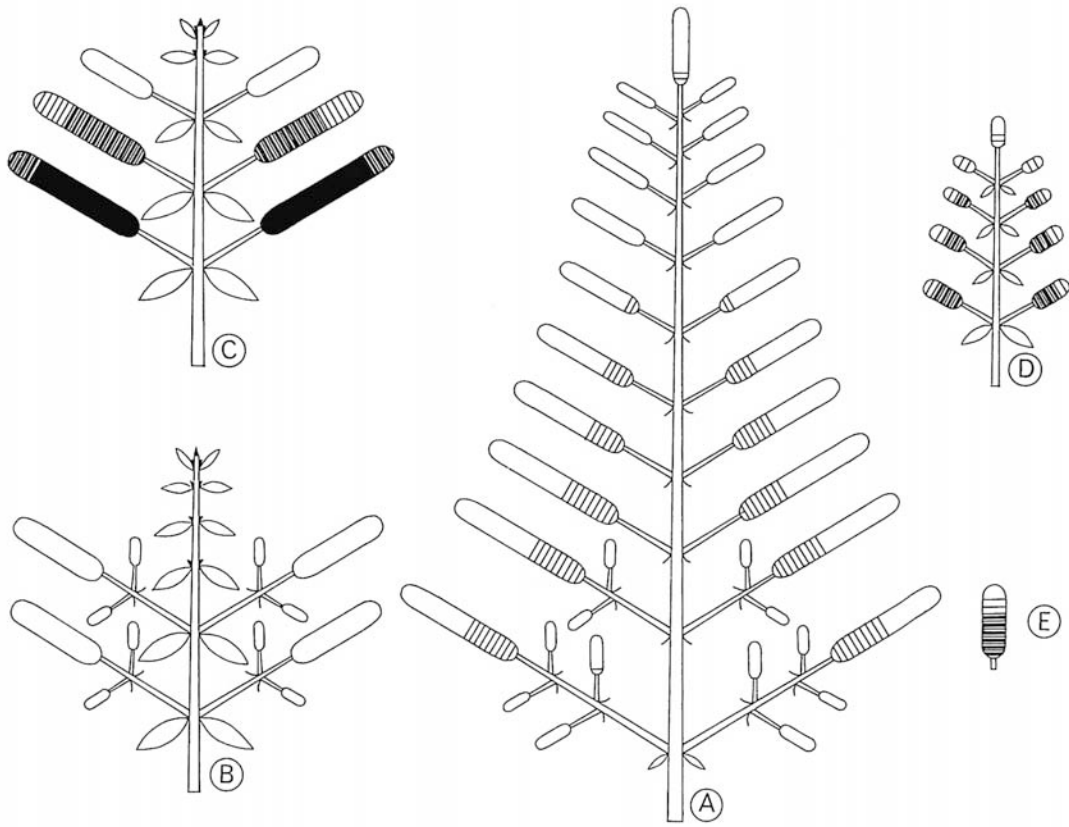


Fig. 4. A. *Hebe hulkeana*. B. *H. colensoi*. C. *H. salicifolia*. D. *H. hastii*. E. *H. hectori*

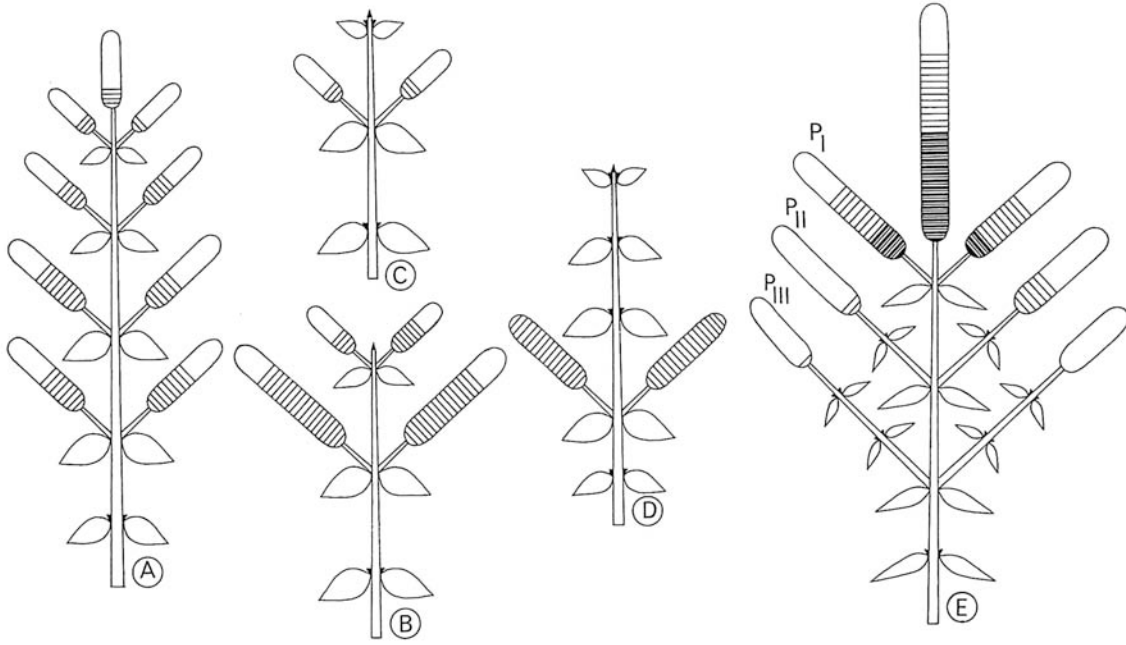


Fig. 5. A-D. *Veronica latifolia*. E. *V. longifolia*

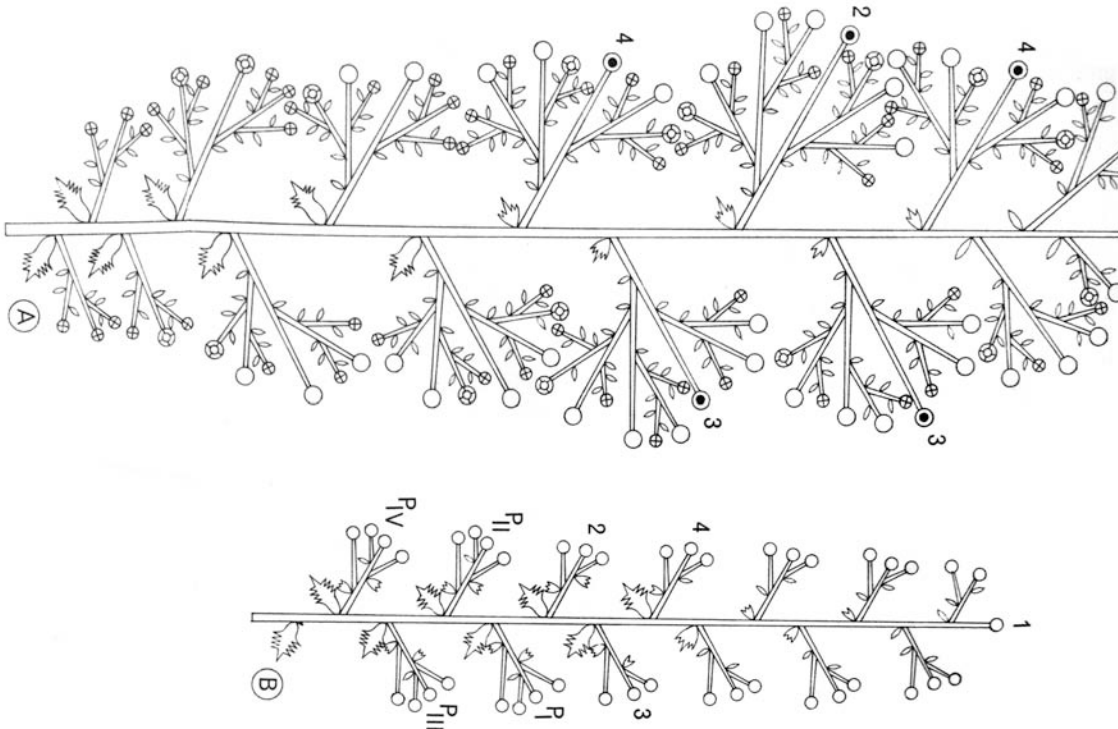


Fig. 6. A & B. *Helleborus foetidus*

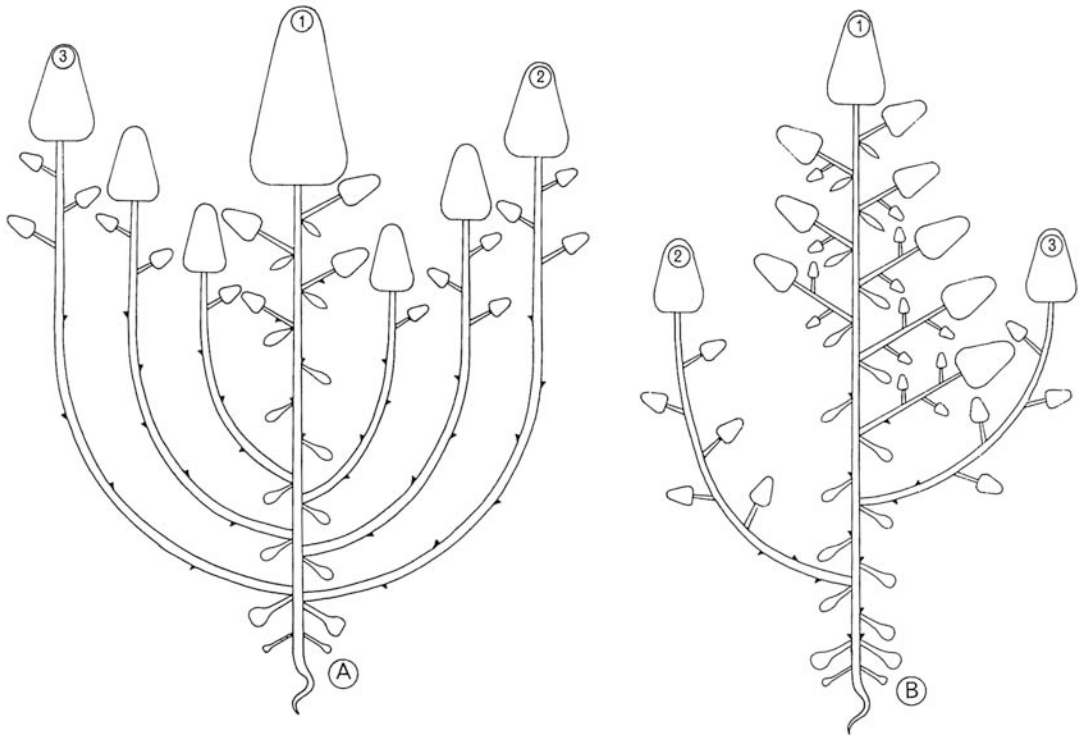


Fig. 9. A & B. *Legousia speculum-veneris*

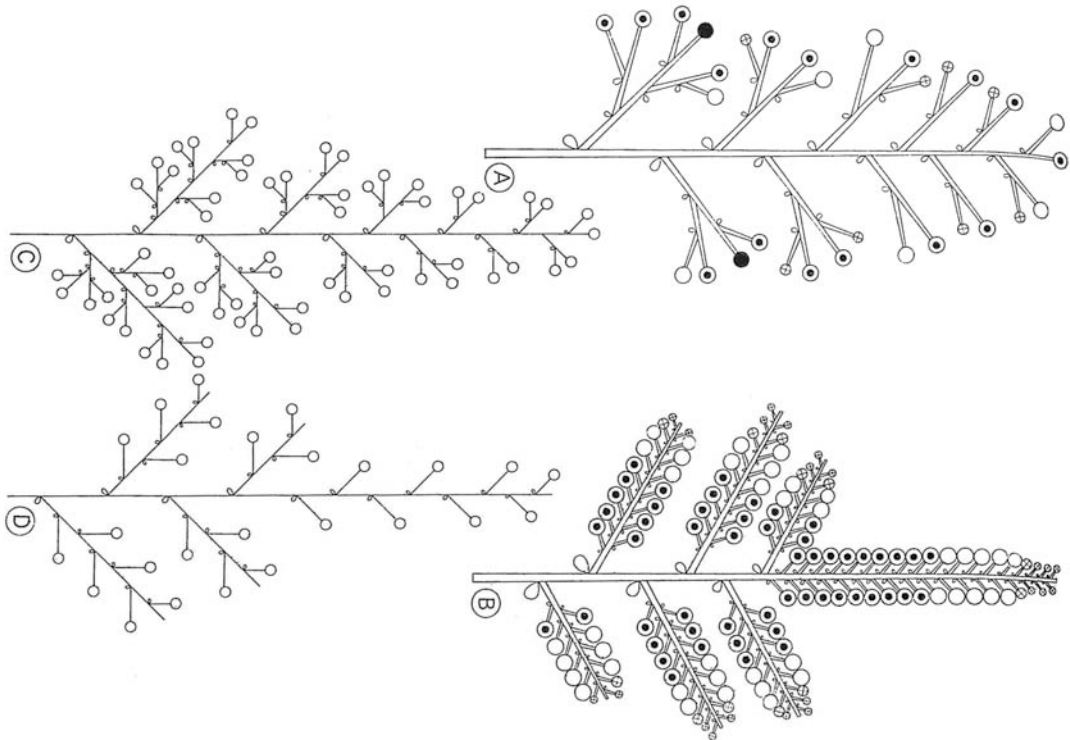


Fig. 10. A & C. *Bongardia chrysogonum*. B & D. *Leontice leontopetalum*

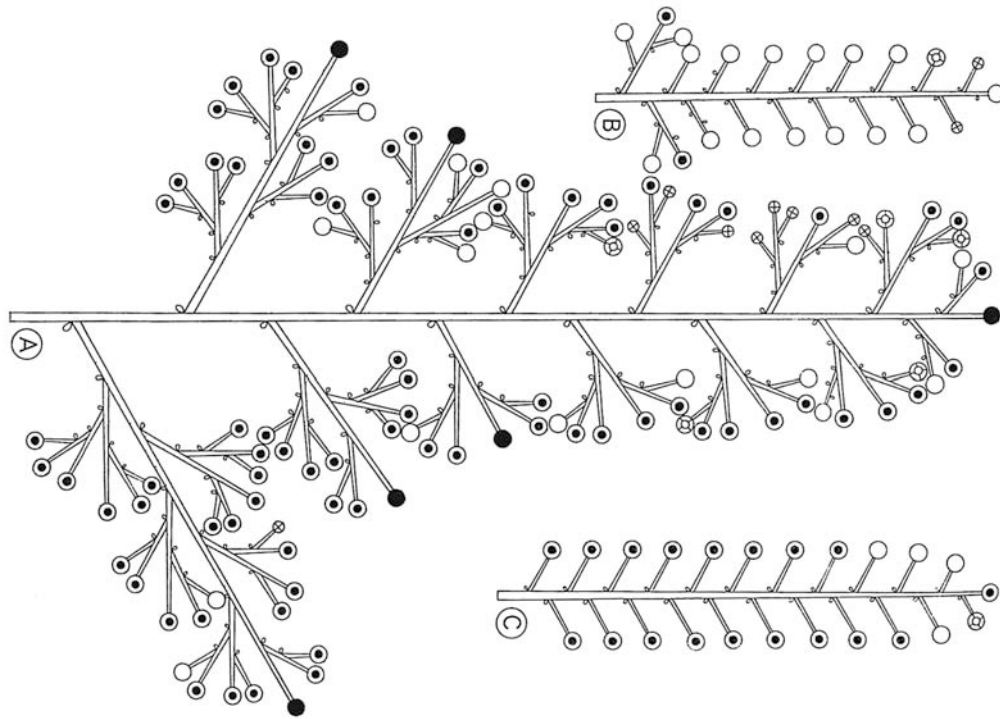


Fig. 11. A. *Epimedium pubigerum*. B. *E. perralderianum*. C. *E. pinnatum*



Fig. 12. A. *Thesium alpinum*. B & C. *T. bavarum*

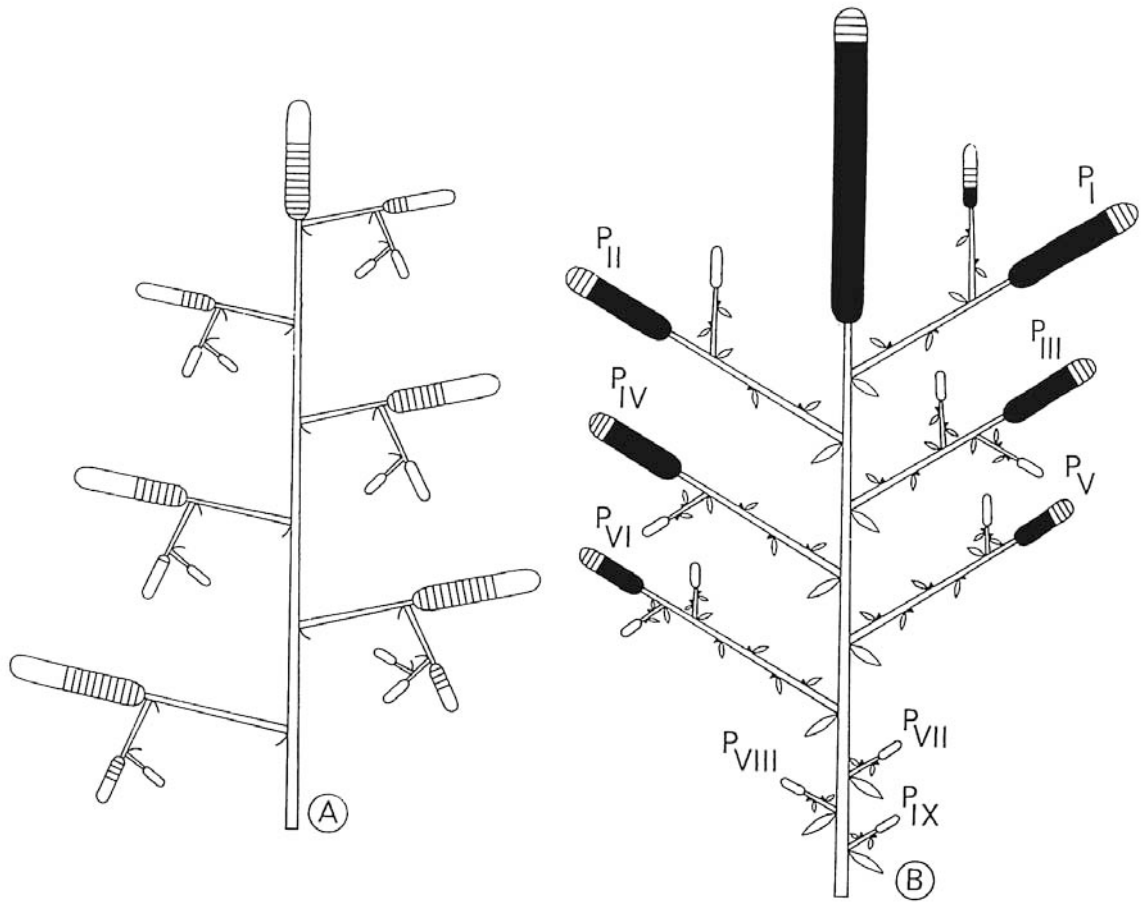


Fig. 13. A. *Crambe kralikii*. B. *Capsella bursa-pastoris*