Zur Organographie der Lemnaceen.

Von **K. Goebel.**

Mit 12 Abbildungen im Text.

Die folgende Mitteilung behandelt drei für die Organographie der Lemnaceen — eine der merkwürdigsten Pflanzenfamilien — bedeutungsvolle Fragen:

I. Die Asymmetrie des Vegetationskörpers und ihre Beeinflußbarkeit.
II. Die Gestaltung von Wolffiella.
III. Die morphologische Deutung des Aufbaus der Vegetationsorgane.

Die einzelnen Teile des Lemnaceenvegetationskörpers mögen zunächst als „Glieder" bezeichnet werden — ihre Deutung bleibt dem III. Abschnitt vorbehalten.

I.

Auf die schon früheren Forschern bekannte Tatsache, daß die beiden neuen Glieder, die aus einem Lemnaceenglied hervorgehen, untereinander ungleich sind, derart, daß man ein gefördertes (+ · ·) Glied und ein gemindertes (— · ·) Glied unterscheiden kann, wurde in des Verf.'s „Morphologie des Asymmetrischen [1])" aufs Neue hingewiesen. Diese Erscheinung äußert sich in verschiedenen Graden. Sie kann z. B. bei Spirodela polyrrhiza (Fig. 1) soweit gehen, daß jeweils nur die + Glieder zur Weiterentwicklung gelangen und so schraubelartige Verzweigungssysteme entstehen. An demselben Orte (pag. 186, Anm. 2) wurde auch die Vermutung ausgesprochen, daß die beiden Glieder (+ und —) gegenüber äußeren Einwirkungen verschieden sich verhalten könnten.

Die weitere Untersuchung hat gezeigt, daß dies in der Tat der Fall ist.

Dies zeigt namentlich Lemna trisulca. Sie lebt gewöhnlich (im nichtblühenden Zustande) untergetaucht. Unter günstigen Wachstums-

---

1) Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen (1920), V. Abschnitt, pag. 186 ff.

bedingungen tritt ein Unterschied zwischen + und — Gliedern so gut wie nicht hervor. Vielmehr treten, da beide fast gleichartig ausgebildet sind und jedes Glied zwei neue Seitenglieder hervorbringt, wie Fig. 2 zeigt, „dichasial“ verzweigte Gliederverbände auf.

Aber man kann auch schraubelig verzweigte (Fig. 3) im Freien finden. Das gab Veranlassung zu der Frage, ob man diese Wuchsform künstlich hervorrufen könne. Das ist, wie das Folgende zeigen wird, leicht zu erreichen.

Zunächst sei zur Verhütung von Mißverständnissen hervorgehoben, daß es sich bei diesen Schraubelverbänden nicht etwa um Pflanzen

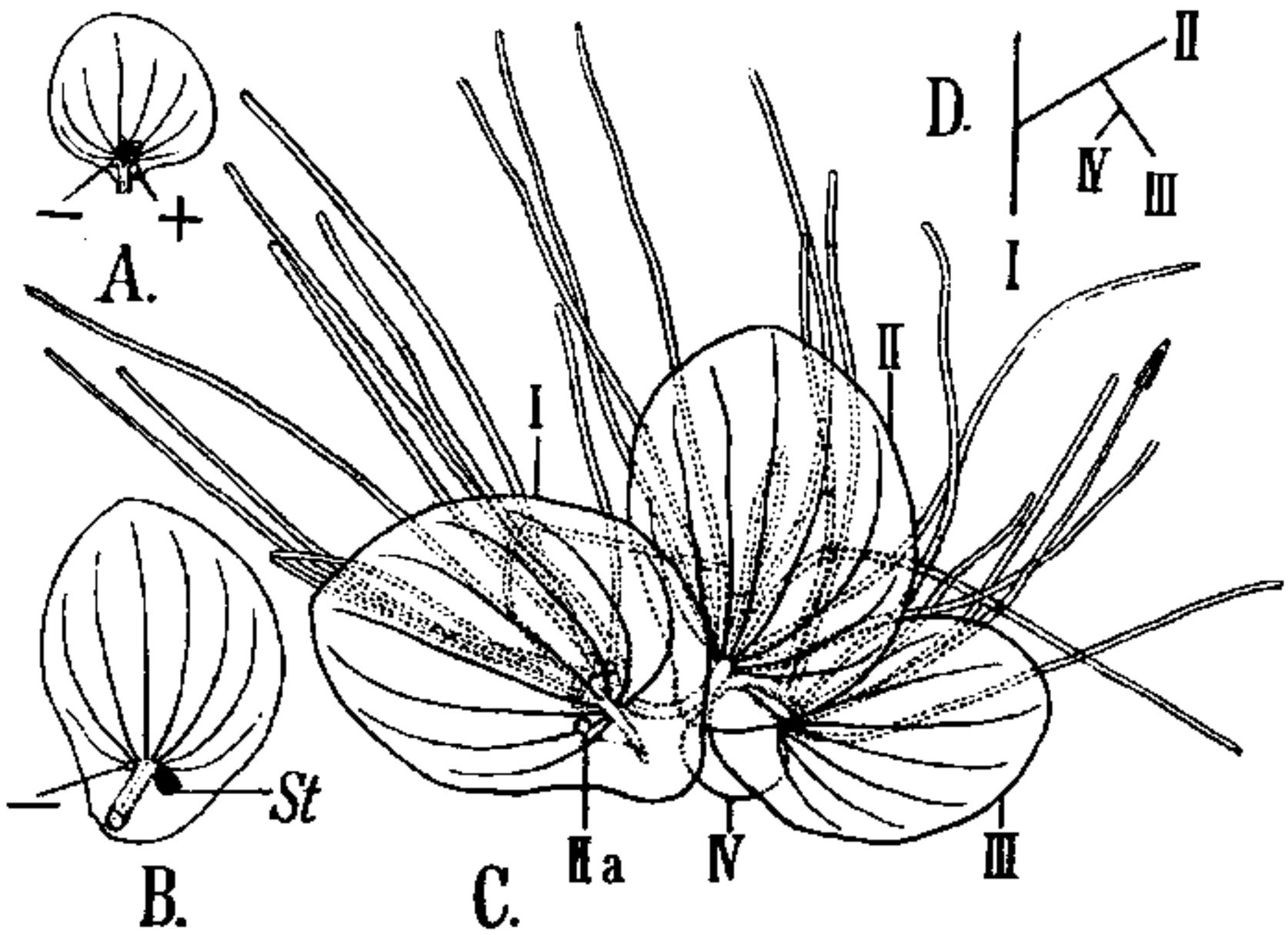

Fig. 1. Spirodela polyrrhiza. C. Pflanze mit vier Gliedern von oben, schwach vergr. I—IV. die auseinander (wie in Schema D. angedeutet ist) schraubelartig hervorsprossenden Glieder. Eigentlich bringt jedes Glied zwei neue hervor. Das Minusglied (eines ist in C. bei IIa sichtbar) bleibt aber frühzeitig in der Entwicklung stehen. (Aus Goebel, Die Entfaltungsbewegungen.)

handelt, welche geblüht haben. Auch an diesen können solche Verbände deshalb entstehen, weil die Infloreszenz an Stelle des Minusgliedes auftritt, während das Plusglied vegetativ bleibt. Um derartige Pflanzen handelte es sich bei den anzuführenden Versuchen nicht. Die Minusglieder waren nicht durch Blütenbildung ersetzt, sondern in ihrer Entwicklung gehemmt und als „Anlagen“ leicht nachzuweisen, obwohl sie äußerlich, d. h. aus der „Tasche“, in welcher sie verborgen sind, nicht hervortraten. Man kann sie aber, wie gezeigt werden soll, zur Weiterentwicklung veranlassen.

Zunächst wurde versucht, ob die „Dichasien“ sich in die Schraubelform überführen lassen.

Es wurden 20 Pflanzen mit gut entwickelten „Dichasien“ in Schalen, die unten Erde, oben Wasser enthielten, bei geminderter Be-

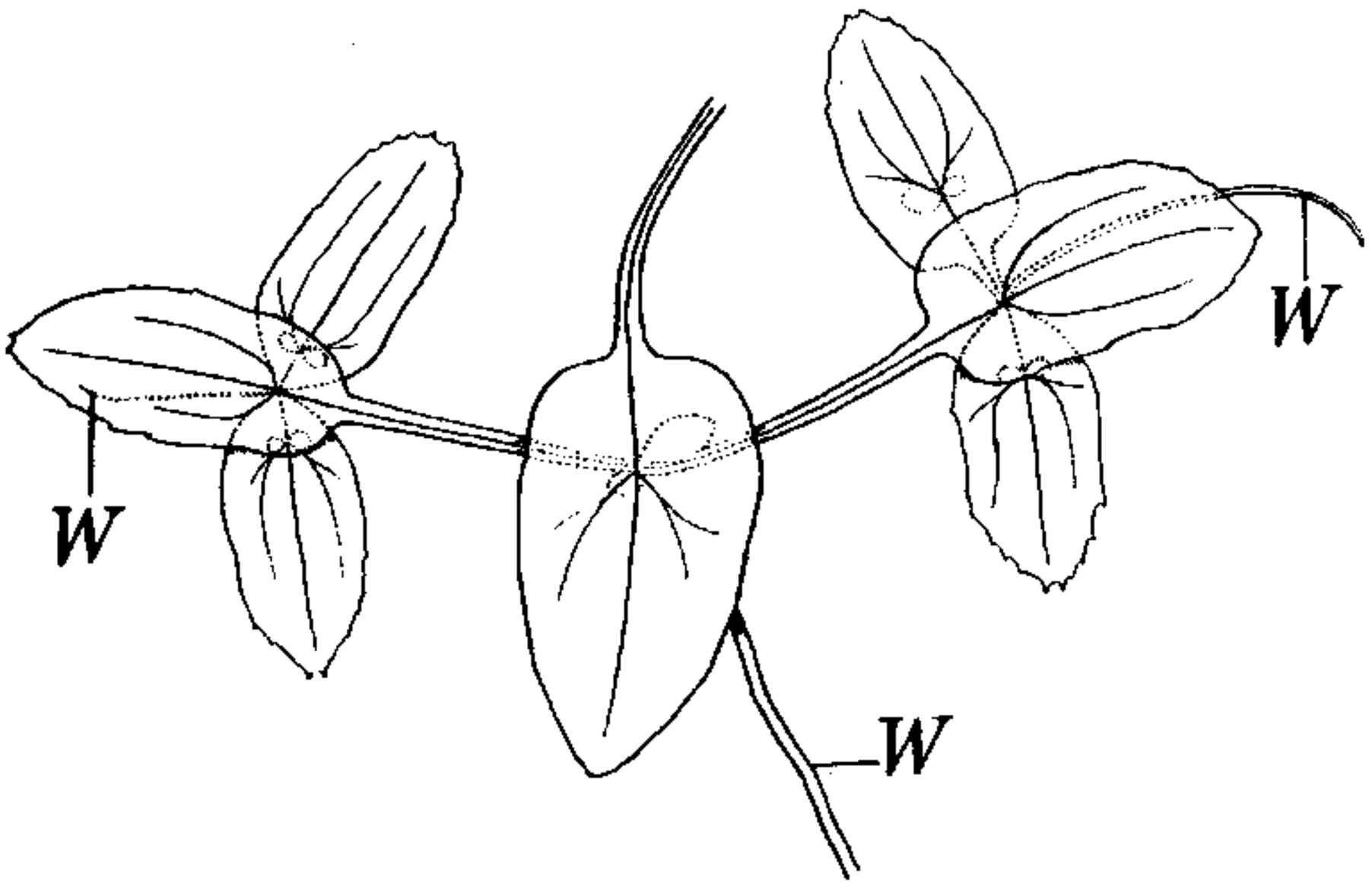

Fig. 2. Lemna trisulca. Habitusbild einer „dichasial“ verzweigten Pflanze, vierfach vergr., von oben. Jedes Glied bringt zwei, nicht auffällig voneinander unterschiedene Seitenglieder hervor. (Aus Goebel, Organographie, 2. Aufl.)

leuchtung (im Hintergrund eines Zimmers) kultiviert. Die Ende September eingesetzten Pflanzen wurden Ende Dezember geprüft. Alle 20 hatten statt der Dichasien Schraubeln gebildet, manche außerordentlich schön.

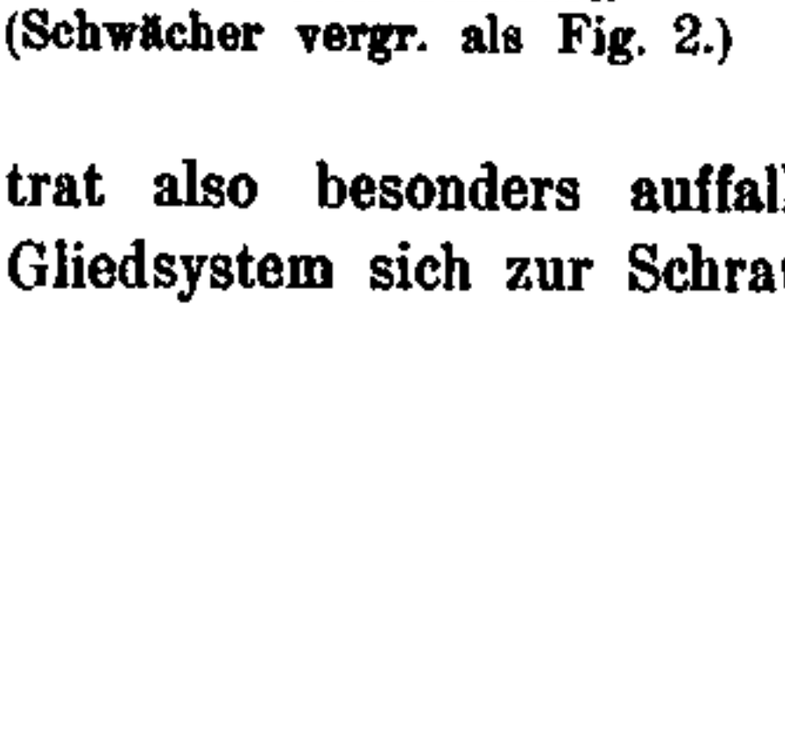

Fig. 3. Lemna trisulca. „Schraubel“ von einem schwach beleuchteten Standort. (Schwächer vergr. als Fig. 2.)

Es fanden sich auch Übergangsbildungen von Dichasien zu Schraubeln. D. h. es hatten sich an einem Gliede zunächst zwei neue Glieder entwickelt. Aber nur eines davon hatte einen „Stiel“ und weitere seitliche Glieder ausgebildet, das andere war zwar über die Tasche erheblich hinausgewachsen, aber dann stecken geblieben. Auch blieb manchmal eines der beiden Dichasialglieder, statt eine Schraubel zu bilden, ganz zurück. Die Asymmetrie trat also besonders auffallend auch dadurch hervor, daß nur ein Gliedsystem sich zur Schraubel weiter entwickelte.

In zwei Fällen trat ein „Umschlag" ein, der zeigt, daß + und — Glied nicht immer unabänderlich festgelegt sind. D. h., es entwickelte sich ein Glied, das man seiner Stellung nach für ein Minusglied halten mußte, zum + Gliede. Von 20 zu gleicher Zeit und unter gleichen Bedingungen (in einer Schale unmittelbar daneben) gezogenen Schaubelpflanzen waren 16 übrig geblieben. Keine war dichasial geworden, obwohl sie gut weiterwuchsen. Es waren Schraubeln mit 10 Gliedern darunter. Nur an 4 davon waren einzelne der gehemmten Glieder ausgewachsen, ohne sich aber weiter zu verzweigen. Es kann das nicht wundernehmen. Denn auch die + Glieder können zeitweilige Hemmungen erfahren, die dann die Entwicklung des gegenüberliegenden — Gliedes bedingen.

Auch der umgekehrte Versuch gelang mit gleicher Sicherheit. Es handelte sich darum, aus Schraubelpflanzen bei sonst gleichen Verhältnissen Dichasialpflanzen zu machen. Schon nach kurzer Zeit (10 Tage), nachdem die Schraubelpflanzen in bessere Beleuchtung gebracht worden waren, trat bei den neugebildeten Gliedern wieder die normale Wuchsform ein, d. h. also, das — Glied entwickelte sich ebenfalls. Ja, es kamen sogar einzelne der vorher gehemmten Minusglieder der Schraubelpflanze nachträglich noch zur Entwicklung. Sie waren gehemmt durch die Entwicklung der + Glieder. Die Hemmung tritt aber nur bei verhältnismäßig ungünstigen äußeren Bedingungen ein; bei günstigen tritt die Korrelation nicht hervor.

Das Vorhandensein einer Korrelation zwischen den zwei Gliedern bei Lemna trisulca geht auch aus folgendem Versuch hervor.

Am 20. Sept. wurde bei neun rein schraubelig verzweigten Pflanzen, die einem Standort im Freien entnommen worden waren, das jüngste Glied entfernt. Am 16. Okt. hatten alle das dem entfernten entgegengesetzte Glied entwickelt, das normal gehemmt geblieben wäre. Die Pflanzen wurden bei schwachem Licht kultiviert, um eine durch äußere Faktoren (hier das Licht), nicht durch Korrelation bedingte Förderung des gehemmten Gliedes zu vermeiden. Man könnte, da die aus dem Freien geholten Pflanzen unter anderen als ihren bisherigen Bedingungen weiter wuchsen, annehmen, daß trotzdem eine solche direkte Beeinflussung stattgefunden habe. Aber von 15 Kontrollexemplaren (deren letztes Glied nicht entfernt worden war) hatten 14 ihre Schraubelform behalten, nur bei einem war eine zweiseitige Verzweigung eingetreten. Das war auch bei dem neuen Gliede einer der operierten Pflanzen erfolgt, vielleicht deshalb, weil die Lichtintensität noch zu stark war, um die korrelative Hemmung des einen Gliedes in die Erscheinung treten zu

lassen. Daß eine solche vorhanden ist, scheint mir aus dem Mitgeteilten mit Sicherheit hervorzugehen. Die Schraubelbildung tritt also deshalb ein, weil unter ungünstigen Ernährungsbedingungen nur das + Glied zur Entwicklung gelangt und dabei zugleich korrelativ die Entwicklung des Minusgliedes hemmt.

Diese Vorgänge können uns auch einen Anhaltspunkt geben zur Analyse der Entstehung der Wickel- und Schraubelbildung in den Blütenständen, die man bis jetzt nur rein formal aus der Dichasienbildung abgeleitet hat. Darüber wird anderwärts zu berichten sein.

Diese Lemnacee stellt eines der am leichtesten feststellbaren Beispiele für die Beeinflußbarkeit der Gestaltung dar. Es kommt dabei in Betracht: 1. die durch innere Organisation gegebene, aber wie wir sehen, nicht durchaus festgelegte Verschiedenheit zwischen + und — Glied.

2. Die verschiedene Reaktionsfähigkeit beider auf Ernährungseinflüsse. Denn daß es sich hierbei in erster Linie um eine verschiedene Versorgung der beiden Glieder mit Assimilaten handelt ist mir nicht zweifelhaft, obwohl das nicht unmittelbar erwiesen wurde[1]). Man wird wahrscheinlich dieselbe Wirkung auch durch anderweitige Beeinflussung der Ernährung erzielen können.

3. Die Korrelation zwischen + und — Glied. Diese tritt aber nur dann auffallend hervor, wenn die Belichtung eine geringe ist.

In diesem Fall erfährt auch der anatomische Bau eine Vereinfachung, die wegen des Vergleiches mit den unten zu besprechenden Wolffiellen erwähnt sein mag.

An einem „normal“ gebauten Glied von Lemna trisulca nimmt ein interzellularraumreiches Gewebe den Hauptteil des Gliedes ein. Es ist nur am Rande umgeben von einem wegen des Fehlens von größeren Lufträumen heller erscheinenden, aus 3—4 Zellschichten bestehenden. In den bei schwacher Beleuchtung gewachsenen Gliedern dagegen ist das aus mehr Zellschichten bestehende Interzellularraumgewebe sehr verringert. Das einfacher gebaute nimmt mehr Raum ein.

---

1) Man kann natürlich auch annehmen, daß es sich um eine unmittelbare Beeinflussung des Wachstums durch das Licht handle. Indes würde dadurch die Korrelation zwischen + und — Glied nicht verständlich. Ob es sich dabei um die Menge der durch Lichtwirkung entstehenden Baumaterialien oder um besondere organische „growth-promoting substances“ (auximones) handelt, wie sie Bottomley annimmt, ist eine andere Frage (vgl. W. J. Bottomley, Some effects of growth-promoting substances (auximones) on the growth of Lemna minor. Proc. of the royal Soc., March 8, 1917.

Was für Lemna trisulca nachgewiesen wurde, gilt wahrscheinlich auch für andere Lemnaceen, wenn sie vielleicht auch nicht alle gleich leicht beeinflußbar sind.

Es ist ganz gut möglich, daß z. B. bei Formen von Spirodela polyrrhiza, wie die in Fig. 1 abgebildete, das -|- Glied von vornherein, d. h. also auch bei günstigen Ernährungsbedingungen gegenüber dem — Glied so gefördert ist, daß dieses auch bei den günstigsten Ernährungsbedingungen nicht mehr sich entwickeln kann. Es fragt sich nur, ob nicht durch Entfernung des + Gliedes das schon frühzeitig gehemmte — Glied noch zur Entwicklung gebracht werden kann.

II. Wolffiella.

So merkwürdig auch alle Lemnaceen sind — als die sonderbarsten dieser sonderbaren Pflanzenformen müssen doch die Wolffiellen bezeichnet werden.

Ihr Namen rührt von Hegelmaier[1]) her, welchem wir auch die Kenntnis ihrer Formbildung verdanken. Diese Kenntnis war aber bisher eine unvollständige. Einerseits bezeichnet Hegelmaier selbst[2]) die Wolffiellen als „noch etwas rätselhafte Gewächse", andererseits war mir seine, unten anzuführende Äußerung über die Beziehungen der Wolffiellen zu Wolffia und den übrigen Lemnaceen so wenig verständlich, daß ich schon lange den Wunsch hatte, Wolffiellen selbst entwicklungsgeschichtlich untersuchen zu können. Herbarmaterial eignet sich bei der Zartheit der Pflanzen wenig dazu. Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Reiche in Mexiko erhielt ich in Alkohol gelegte Süßwasserplanktonpflanzen von einem Tümpel in der Nähe der Stadt Mexiko. Außer Riccia natans und „fluitans" (beide steril, letztere deshalb nur als zur fluitans-Gruppe gehörig erkennbar) fanden sich darunter Lemna valdiviana, Wolffia columbiana, und — spärlicher als die anderen — Wolffiella lingulata und W. gladiata.

Die Wolffiellen fallen schon durch ihren für eine Samenpflanze sehr einfachen anatomischen Bau auf. Dieser geht über den eines Farnprothalliums oder eines thallosen Lebermooses wenig hinaus.

Der schmale, flache Vegetationskörper besitzt weder Spaltöffnungen, noch Leitbündel noch Wurzeln. Nach Hegelmaier sollen gelegentlich in der Nähe der Seitenränder 1—2 Spaltöffnungen auftreten. Mir sind solche nicht vorgekommen. Daß ihr Fehlen auf Rückbildung beruht, braucht kaum besonders betont zu werden. Als letzten Rest

1) F. Hegelmaier, Die Lemnaceen. Leipzig 1868.
2) a. a. O., pag. 131.

eines Leitbündels könnte man allenfalls die gestreckten Zellen am „Stiel" der Wolffiella-Glieder betrachten. — Sie sind nur wenige Zellschichten dick (vgl. Fig. 4) und hängen als dünne, sonderbare Gebilde zwischen den anderen erwähnten Planktonpflanzen. Den anderen Lemnaceen, mit denen sie zusammenwachsen, gegenüber machen sie den Eindruck von „armen Verwandten", die sich mit einem untergeordneten Platze begnügen, der den auf dem Wasserspiegel schwimmenden Formen kaum gut genug wäre. Namentlich werden sie diesen gegenüber nur verhältnismäßig spärlich Licht erhalten. Sie bilden gewissermaßen einen „Unterwuchs" unter und zwischen den anderen. Obwohl man ohne Beobachtung lebender Pflanzen kein sicheres Urteil fällen kann, möchte ich doch die Wolffiellen als Schattenpflanzen betrachten, die den

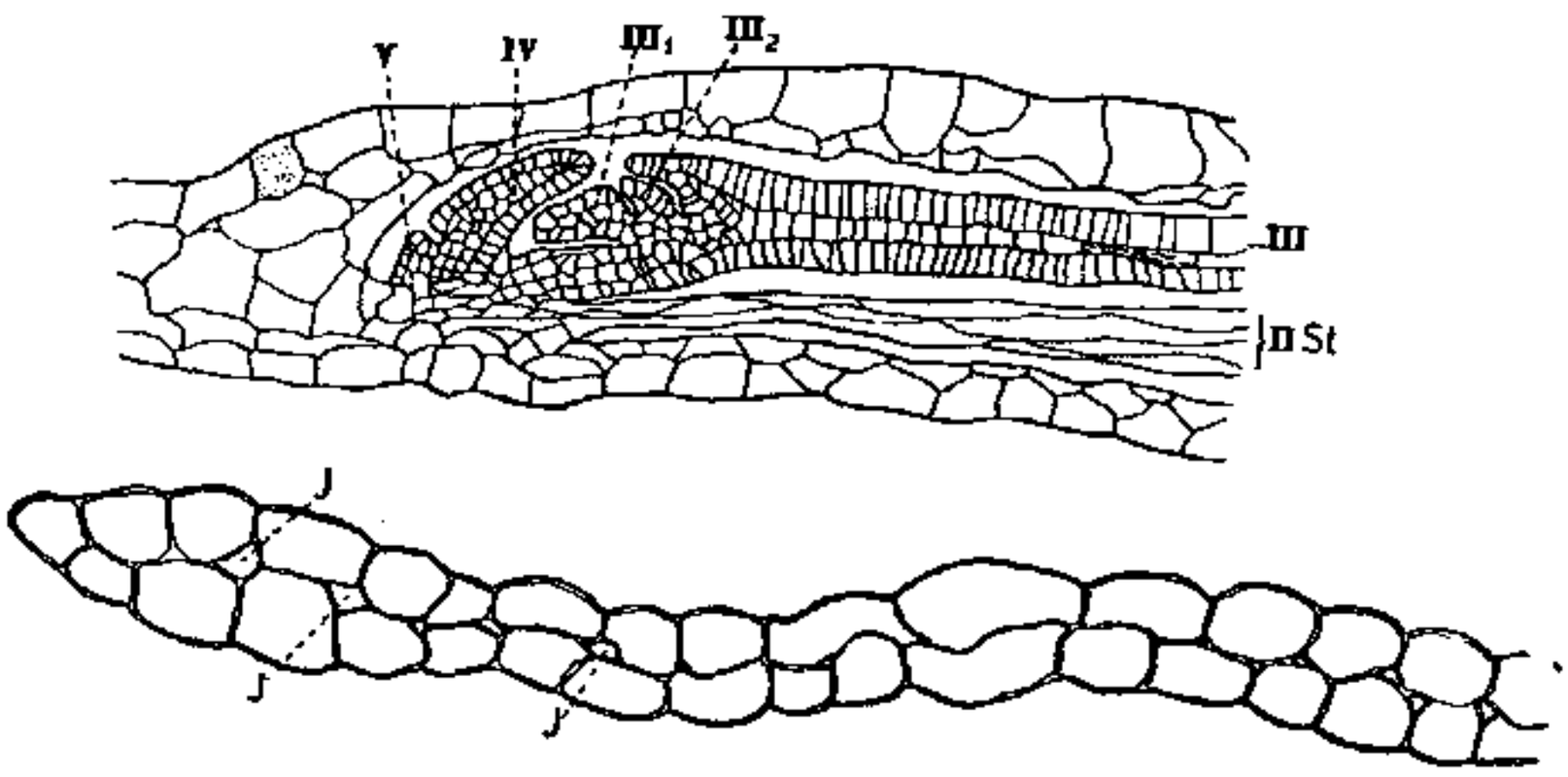

Fig. 4. Wolffiella lingulata. Oben Längsschnitt durch die Grube eines Gliedes (125 mal vergr.) mit zwei neuen Gliedern, die ihrerseits auch je ein neues angelegt haben. Unten Querschnitt durch ein ausgewachsenes Glied (nahe dessen Spitze) (190 mal vergr.). II *St* Stielteil des zweiten Gliedes; III, drittes Glied; IV Beiglied vom III, III_2 Beiglied zu III_1; *J* Interzellularräume. (Zeichnung von Dr. K. Süssenguth.)

anderen, namentlich den oberflächlich schwimmenden Lemnaceen gegenüber auf geringere Lichtintensität gestimmt sind. Sie können diese aber gut ausnützen, da sie sehr dünn und flach sind.

Bei W. lingulata weisen die Glieder im Jugendzustand drei Zellschichten auf; eine mittlere (die sich im unteren Teile jedes Gliedes noch durch perikline Wände spalten kann) und eine diese umgebende Hautschicht. Dieser untere Teil enthält verhältnismäßig große Interzellularräume, wenn sie auch gegenüber denen anderer Lemnaceen sehr an Ausdehnung zurücktreten. Im oberen Teil des Gliedes fehlt die Mittelschicht — es sind also nur zwei Zellagen vorhanden. Der Bau ist so ein noch einfacherer als der von Lemna trisulca, die im nichtblühenden Zustand bekanntlich gleichfalls untergetaucht lebt. Sie

besitzt noch die Mittelschicht, die beiderseits von einer Oberhaut bedeckt ist.

Auf die übrigen anatomischen Verhältnisse (z. B. die Sekretzellen, den Mangel an Kalziumoxalat u. a.) soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Manche Wolffiellen sind kaum breiter als der Durchmesser einer Lemnaceenwurzel. Sie können sich also leicht an andere schwimmende Wasserpflanzen anhängen. Sie leben untergetaucht — ob sie aber zur Blütezeit, wie Wolffia Welwitschii, größere Interzellularräume und Spaltöffnungen entwickeln und den Wasserspiegel erreichen, wissen wir nicht, denn die Blüten sind bis jetzt nicht bekannt, auch ich habe leider keine gefunden.

Der Habitus der Wolffiellen wird aus den Abbildungen Fig. 5 hervorgehen.

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint er von dem von Wolffia nicht allzusehr abzuweichen. An Wolffia erinnert ja nicht nur der einfache anatomische Bau sowie der Mangel an Kristallzellen, sondern auch die Wurzellosigkeit.

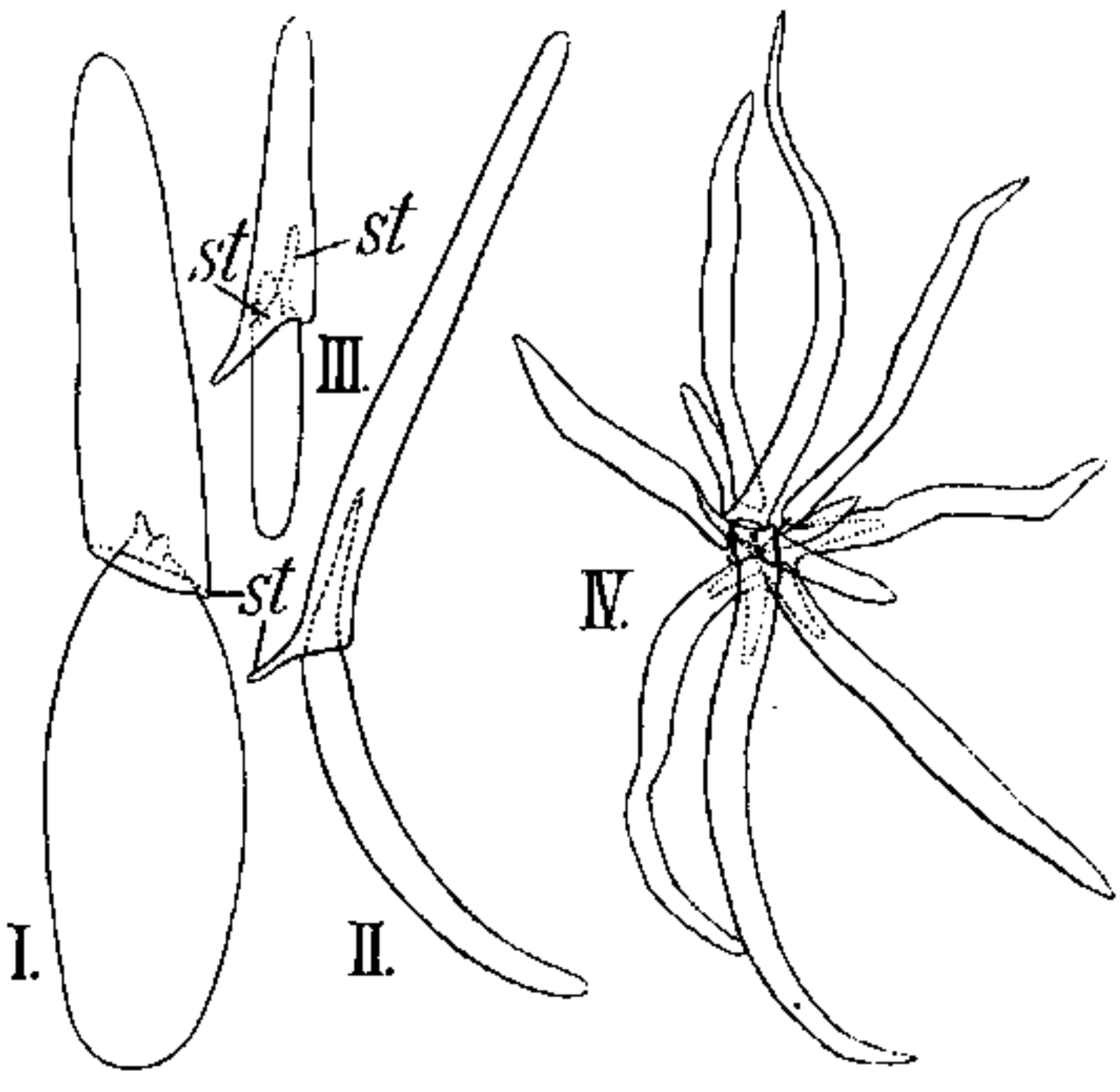

Fig. 5. I. Wolffiella lingulata Hegelm. Bei derselben schwachen Vergrößerung gezeichnet wie W. gladiata (II). *St* Stiel. III. Schema für das Wachstum von Wolffiella. IV. Auffallend großes Exemplar von W. gladiata, bei welchem viele Glieder miteinander im Znsammenhang geblieben sind. Schwächer vergrößert als I und II.

Aber die Symmetrieverhältnisse sind bei Wolffiella anders als bei Wolffia. Das mag zunächst mit Hegelmaiers Worten wiedergegeben sein[1]). „Vor allem liegt, wenn der Sproß auf einer seiner flachen Seiten liegt, die Stelle seiner ehemaligen Anheftung[2]) am Muttersproß nicht, wie zu erwarten wäre, an dem hinteren Ende der einen breiten Wand der Tasche . . ., sondern an dem hinteren Ende des einen Seitenrandes

1) Hegelmaier, Die Lemnaceen, pag. 42.
2) *St.* Fig. 5. (G).

derselben[1]); jugendliche Sprosse sämtlicher Arten sind hier in ein zartes, aus einer ganzen Anzahl sehr gestreckter Zellen bestehendes Sproßstielchen ausgezogen, welches später verloren geht[2]).... Der ganze Sproß erscheint daher nicht durch einen seine flachen Seiten halbierenden[3]), sondern durch einen den Flächen parallelen Schnitt in zwei gleiche Hälften teilbar, also gleichsam in horizontaler Richtung symmetrisch. Dies alles würde auch mit gewöhnlichen morphologischen Verhältnissen einer Wolffia, wofern man sie sich etwa auf die Seite umgelegt und von den Seiten her plattgedrückt denken würde, vereinbar sein. ... Die Analogie mit dieser Gattung würde daher, wie leicht ersichtlich ist, verlangen, daß die Lage der Anheftungsstelle und des Fibralstranges in zwei einander entstammenden Sprossen, wenn man sie in gleiche Lage gebracht denkt, eine entgegengesetzte, z. B. bei einem Tochtersproß, dessen Muttersproß jene Teile rechts liegen hätte, links wäre. Aber das Gegenteil findet statt; die zwei einander entstammenden Sprosse sind in der angeführten Beziehung einander kongruent, die einander entstammenden sind, ohne Vertauschung der Flächen gleichgestaltet" ... Es ist mir, trotz des „leicht ersichtlich", nicht gelungen, zu verstehen, wie diese Ausführung gemeint ist.

In der schematischen Abbildung Fig. 5, III habe ich die Symmetrieverhältnisse — wie sie im fertigen Zustand aussehen — wiedergegeben. Man sieht, daß der „Stiel" immer auf derselben Seite des jeweiligen Gliedes liegt[4]). In der angeführten Abbildung auf der linken. Das dritte Glied ist also immer dem „Stiel" des ersten zugewendet. Vielleicht meinte dies Hegelmaier, wenn er sagt, die „Sprosse" seien einander „kongruent".

Das angegebene Verhalten ist nach unserer Auffassung von Wolffiella das selbstverständliche. — Es soll nachgewiesen werden, daß die neuen Glieder immer in derselben Weise auf der dem alten Gliede abgekehrten Außenseite entspringen, wie bei Spirodela oder bei blühenden Pflanzen von Lemna trisulca u. a. Diese Auffassung weicht aber durchaus ab von der des verdienten Lemnaceen-Monographen. In seiner letzten

---

1) Vgl. unser Schema Fig. 5, III. (G).

2) Bei W. gladiata fand ich es meist erhalten, vgl. Fig. 5, II, (G.)

3) Vgl. das Schema Fig. 7. Die Abbildungen in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, sind Kopien nach Hegelmaier, bei denen aber gerade das für Wolffiella Wichtigste nicht sichtbar ist.

4) Selbstverständlich muß der Beschauer die einzelnen Glieder stets in derselben Lage betrachten, die Spitze jedes Tochtergliedes ist ja der des Muttergliedes abgekehrt.

Äußerung über Lemnaceen[1]) sagt Hegelmaier von dem „dorsoventralen Sproßcharakter“: „erst bei der seltsamen, noch immer eine kleine Gruppe von Rätseln in sich schließenden Gruppe der Wolffiellen erfährt er eine allerdings ganz auffallende Wandlung: man müßte, um den Sproß einer solchen Pflanze von dem der Wolffien nach Formgestaltung und Lagerung abzuleiten, den letzteren auf die eine Seite umgelegt und von seinen beiden Seiten her plattgedrückt und von diesen Seiten die eine zur Rücken-, die andere zur Bauchfläche geworden denken, gleichzeitig aber die Orientierung der Tochtersprosse zu ihrem relativen Muttersproß in der Weise verkehrt, wie es eben aus den früheren . . . Darstellungen sich ergibt“. Auf pag. 303 führt er Wolffiella als zweifelhafte Gattung an und meint, daß hier die Rücken- und Bauchfläche der Wolffiensprosse gleichsam zur Seitenkante geworden sei, doch mit dem Unterschied, daß die Tochtersprosse bezüglich der Orientierung ihrer Seitenränder zum Muttersproß gegenüber der bei den Wolffien ebenfalls ver-

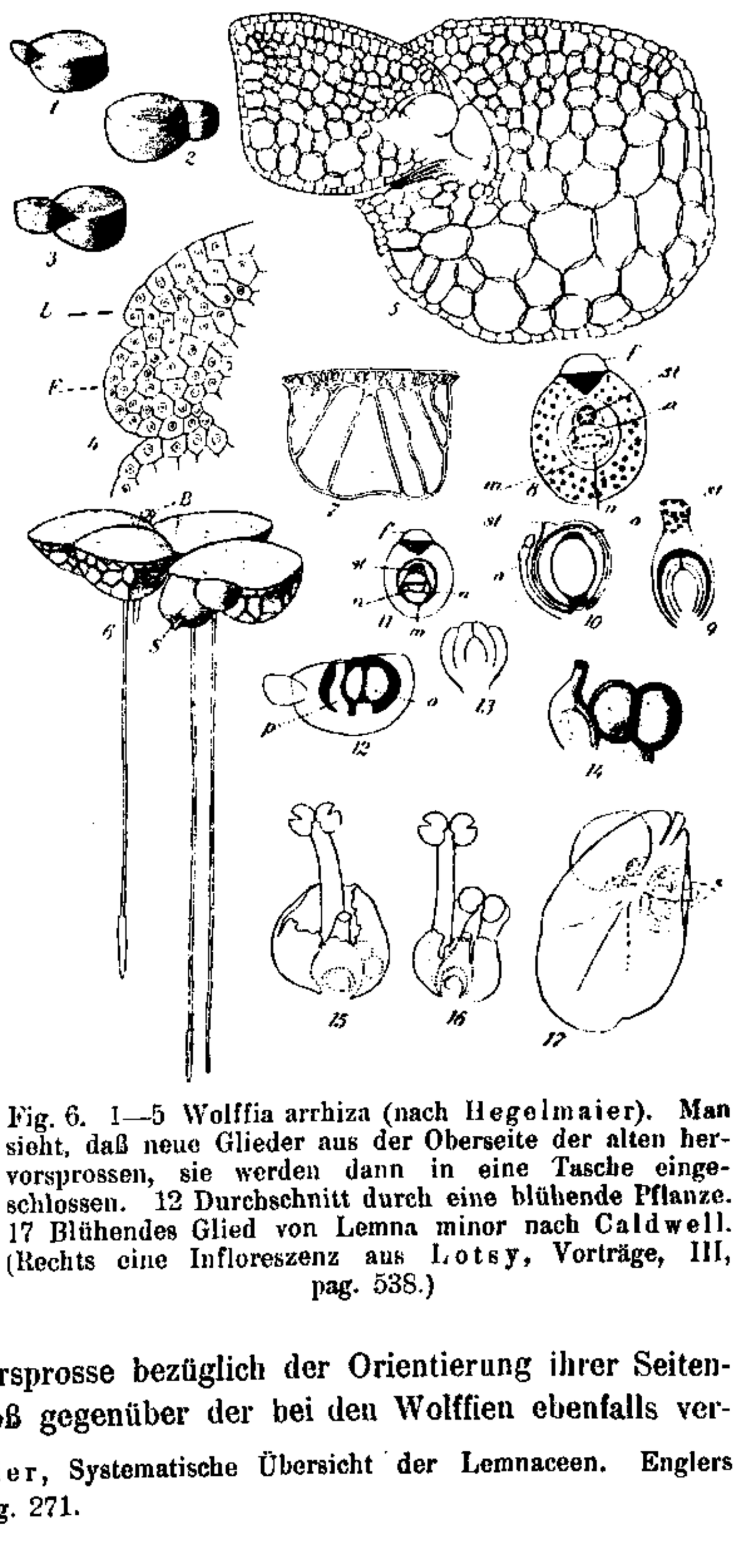

Fig. 6. 1—5 Wolffia arrhiza (nach Hegelmaier). Man sieht, daß neue Glieder aus der Oberseite der alten hervorsprossen, sie werden dann in eine Tasche eingeschlossen. 12 Durchschnitt durch eine blühende Pflanze. 17 Blühendes Glied von Lemna minor nach Caldwell. (Rechts eine Infloreszenz aus Lotsy, Vorträge, III, pag. 538.)

1) Fr. Hegelmaier, Systematische Übersicht der Lemnaceen. Englers Jahrb., XXI, 3 (1895), pag. 271.

kehrt sei. „Die Sprosse daher, was ihre Basalteile betrifft, in ihrer dorsiventralen Lage unsymmetrisch, die Symmetrieebene — wenn man den Vergleich mit den Wolffien festhält — den Flächen des Sprosses parallel verlaufend." Ich habe in der schematischen Fig. 7, *1—3*, Hegelmaiers Ansicht darzustellen versucht. Wir würden demnach den eigentümlichen Fall vor uns haben, daß die Wolffiellen sich um 90° gedreht und dann abgeflacht hätten. Die beiden Flächen würden dann je einem Stück Ober- und einem Stück Unterseite eines gewöhnlichen Lemnaceengliedes entsprechen — eine Vorstellung, fast ebenso verwickelt (und, wie hinzugefügt werden darf, ebenso unhaltbar) als die Konstruktion, mit der Hegelmaier die Lemnaceenmorphologie auf den gewöhnlichen Sproßaufbau der Samenpflanzen zurückzuführen suchte. Im wesentlichen auf dasselbe würde es hinauskommen, wenn man sagen würde, daß die Wolffiellen unifazial entwickelt seien (Fig. 7, *4*), etwa wie ein Irisblatt. Das würde vielleicht annehmbar sein, wenn sie etwa mit einer Kante nach oben, also in Profilstellung, im Wasser schwimmen würden. Das tun sie aber, soweit man aus dem Verhalten des konservierten Materials schließen kann, nicht. Vielmehr liegen sie flach (wie die übrigen Lemnaceen) im Wasser. Außerdem stimmt damit die einseitige Lage des Stieles nicht. Tatsächlich ist nun die Lösung des Wolffiellen-Rätsels eine meiner Ansicht nach verhältnismäßig einfache. Man braucht keine Umlegung und auch keinen Wechsel der „Symmetrieebene". Die Gestaltung läßt sich verstehen, wenn man die Symmetrieverhältnisse der ganzen Gruppe berücksichtigt.

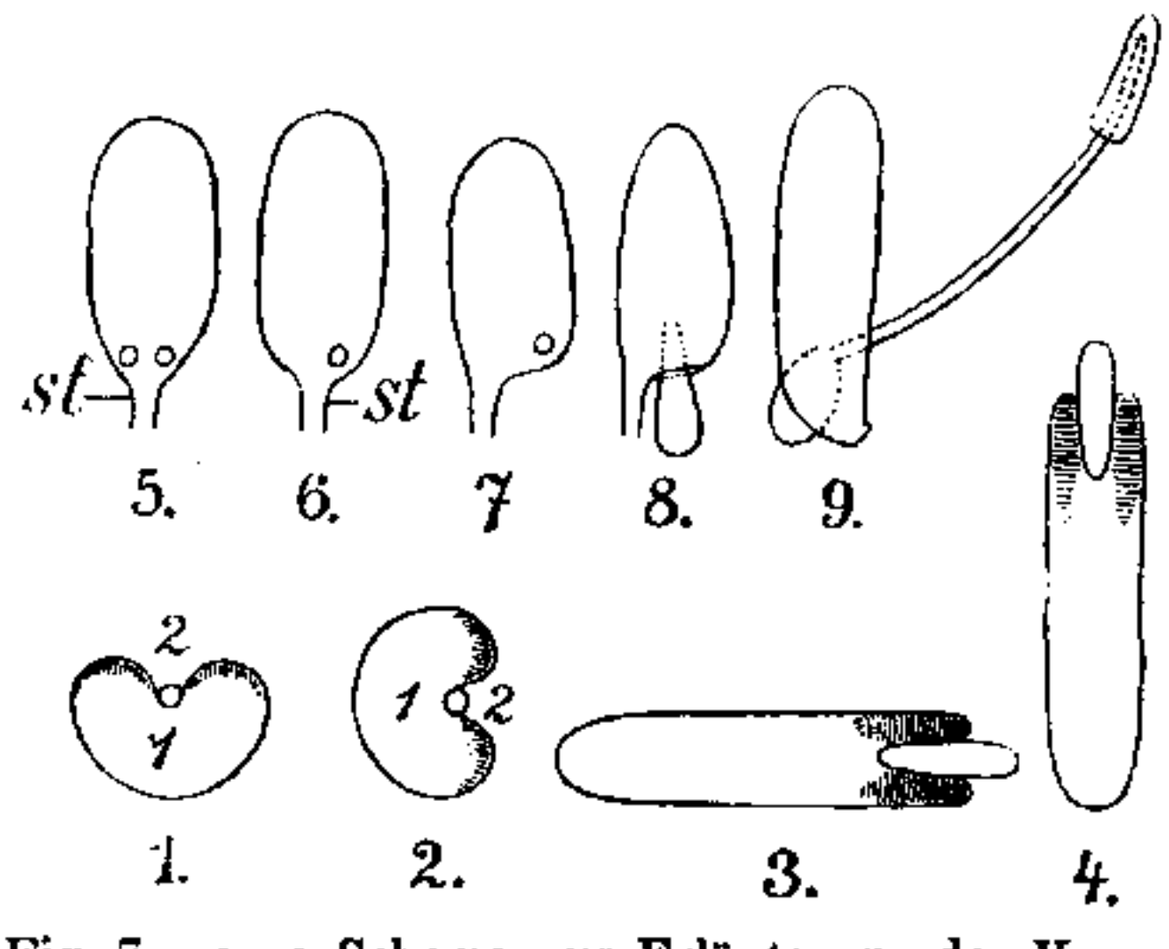

Fig. 7. *1—3* Schema zur Erläuterung der Vorstellung Hegelmaiers über den Zusammenhang von Wolffia mit Wolffiella. *1* Querschnitt durch ein Glied einer gewöhnlichen Wolffia. Die Oberseite ist schraffiert, auf dieser entsteht median ein neues Glied *2*. *2* gegen *1* um 90° gedreht und in 3 stark abgeflacht — würde Wolffia ergeben. *4* Wolffiella als unifaziale Wolffia. *5—8* die Ableitung des Verf. in Oberansicht. *5* Lemnaceentypus. *6* nach Verschwinden des einen Gliedes. *7* und *8* Wolffiella. *9* Einseitig verzweigte Pflanze von Lemna valdiviana, schwach vergrößert.

Ausgegangen sei von Lemna. Wie oben betont, sind die Lemnaceen, aber mit Ausnahme von Wolffia arhiza (Fig. 6, *1—5, 12*) und den mit ihr über-

einstimmenden Arten asymmetrisch, sie haben eine Plusseite und eine Minusseite, die bald stärker, bald schwächer voneinander verschieden sind. Auf jedem Lemnaglied entspringen auf der Oberseite zwei neue (Fig. 7, *5*), die aber oft verschieden stark entwickelt sind, manchmal so, daß nur eins dauernd zur Ausbildung gelangt (Fig. 7, *6*). Der Stiel des Muttergliedes ist bei geringer Asymmetrie annähernd median (Fig. 7, *5*). Bei stärkerer kann er auf die der neuen Sprossung abgekehrte Seite rücken. So ist es z. B. bei dem in Fig. 7, *9* abgebildeten Fall von Lemna valdiviana, wo ausnahmsweise das zweite Glied ganz verkümmert war.

Denken wir uns den Stiel *st* auch etwas mehr nach einer Seite gerückt (Fig. 7, *7*, *8*), so haben wir im wesentlichen die Gestaltung von Wolffiella erreicht. Wir hätten auch von Wolffia ausgehen können, bei der nur ein Glied in medianer Stellung angelegt wird. Wolffiella unterscheidet sich dadurch, daß das neue Glied auf der Oberseite nicht median, sondern nahe einer Seitenkante entsteht.

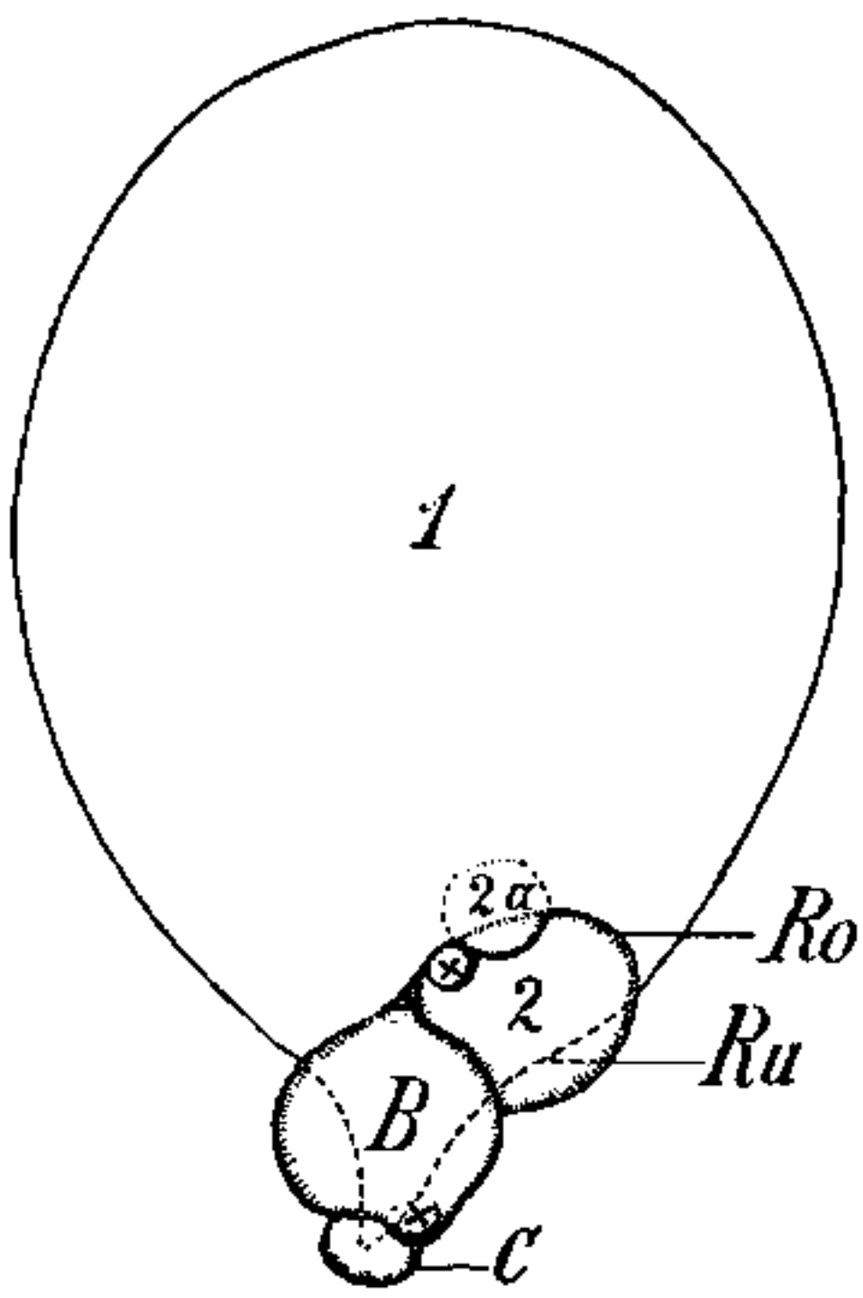

Fig. 8. Wolffiella lingulata. Freipräpariertes junges Glied (stark vergr.) *1*. *Ro* oberer, *Ru* unterer Rand der Tasche. In dieser Glied *2* und die Beiglieder *B* und *C* von *1*; *2a* Beiglied von Glied *2*. Mit × die jüngsten Glieder bezeichnet. Man sieht deutlich, daß diese einseitig auf der Oberseite ihrer Mutterglieder entstehen. Die spätere Spitze von *2* liegt etwa der Zahl Zwei (nach unten) gegenüber, nicht etwa wie bei *B* nach oben, das mit × bezeichnete Septenglied von *2* liegt also ebenso wie das von *1* auf der rechten Seite der Längsachse des Gliedes.

Daß das wirklich so ist, ergab die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Diese zeigte an freipräparierten aufgehellten Gliedern (Fig. 8), daß auch bei Wolffiella das neue Glied (× Fig. 8) auf der oberen Fläche des alten entsteht, nur stark exzentrisch. Dementsprechend macht seine Längsachse mit der des alten Gliedes zunächst einen spitzen Winkel, was später, wenn es in der großen Tasche steckt, nicht mehr hervortritt. Das neue Glied stellt sich dann oft fast in die Verlängerung des alten. In Fig. 8 ist von Wolffiella lingulata ein junges freipräpariertes Glied *1* gezeichnet. Sein Tochterglied ist *2*, dessen Tochterglied bei × als Höcker schon wahrnehmbar ist. Es ist das dieselbe Anordnung der Seitenglieder wie bei der in

Fig. 1 abgebildeten Spirodela polyrrhiza. Man sieht aber in diesem Entwicklungsstadium deutlich, daß Hegelmaiers Annahme, die Symmetrieebene verlaufe in der Abflachungsebene, nicht zutrifft. Die Wolffiellen sind vielmehr asymmetrisch wie Spirodela[1]). Man sieht das besonders auch daran, daß der obere Rand (*Ro*) der Tasche, in welche das neue Glied eingeschlossen wird, noch viel kürzer ist, als der des unteren (*Ru*), welcher einfach durch Weiterwachsen des Gliedrandes entstand. B und C sind Beiglieder von *r*, denn in jeder Tasche entstehen (unabhängig voneinander) mehrere Glieder, deren Entwicklung dann, wenn die Glieder länger sind, miteinander in Verbindung bleiben, zu so phantastischen Formen führt, wie eine in Fig. 5, IV für Wolffiella gladiata abgebildet ist. Die älteren Glieder werden von den sich aus der Tasche herausschiebenden jüngeren beiseite geschoben. Es bildet sich ein zusammenhängendes Konglomerat von Gliedern. Wer eine solche Pflanze zum ersten Male zu Gesicht bekommt, wird sie zunächst kaum für eine Samenpflanze halten: flache Zellkörper ohne Spaltöffnungen und ohne Leitbündel, die eher den Thallophyten als den höheren Pflanzen anzugehören scheinen, bilden miteinander eine Kolonie, indem die jungen Glieder immer die alten beiseite schieben. Nur selten bleiben aber so viele miteinander im Zusammenhange wie das bei der in Fig. 5, IV abgebildeten Pflanze der Fall war — meist lösen sich die Glieder viel früher voneinander los. Genauere Betrachtung und namentlich der Vergleich mit nur zweigliedrigen Exemplaren ergibt freilich sofort, daß es sich um eine Lemnacee handelt. Bei dieser ist aber nichts umgedreht und nichts verkehrt, vielmehr nur eine auch sonst wahrnehmbare Eigentümlichkeit besonders stark ausgeprägt.

Damit dürfte das Wolffiella-Rätsel (was den vegetativen Aufbau betrifft) gelöst sein, und zwar als ein Spezialfall, der bei den Lemnaceen hervortretenden „Tendenz zur Asymmetrie".

Diese äußert sich auch bei einigen Wolffia-Arten. Bei W. arrhiza u. a. stehen die Infloreszenzen auf einer annähernd medianen Grube eines Gliedes (Fig. 6, 12). Bei W. hyalina und W. repanda stehen die Blütenstände dagegen asymmetrisch bzw. exzentrisch, und zwar genau wie die Seitenglieder von Wolffiella: wie bei Mutter- und Tochterglied (jeweils von der Insertionsstelle nach der Spitze hin betrachtet) gleichsinnig — rechts oder

---

1) Es ist aus der in Fig. 11, III wiedergegebenen Abbildung Rostowzews zu entnehmen, daß auch das erste Glied der Keimpflanze von Lemna minor so entsteht, daß der Stiel (d. h. das Hypokotyl) am alten Glied nicht median, sondern seitlich steht. Wolffiella hätte also eigentlich eine Eigentümlichkeit behalten, die bei Lemna nur im ersten Keimungsstadium auftritt.

links. Darin liegt, wie mir scheint, ein allgemeineres Interesse des Falles. Wir sehen, wie alle diese Abweichungen sich auf eine in der Familie liegende „asymmetrische Tendenz“ zurückführen lassen. (Wie bei Wolffiella die Infloreszenzen stehen (wenn sie überhaupt auftreten), ist natürlich nicht mit irgendwelcher Sicherheit zu vermuten, und das Raten ist mißlich. Da aber, wenn es vorbeigeht, ein anderer, welcher das nachweist, sich zu freuen pflegt, so möchte ich es doch tun. Am wahrscheinlichsten erscheint es mir, daß eine seitliche Infloreszenz vorhanden ist, und zwar auf der Seite, auf welcher das Seitenglied steht.

Wie man sich den Zusammenhang von Wolffia und den übrigen Lemnaceen vorstellen kann, wird im 3. Abschnitt zu erörtern sein.

III.

Die Erörterung der Frage, wie man die Vegetationsorgane der Lemnaceen auffassen solle, ist aus mehr als einem Grunde nicht überflüssig. Einmal nämlich gehen die Ansichten darüber auch jetzt noch sehr weit auseinander, andererseits spiegelt sich in der Begründung der verschiedenen Auffassungen die Geschichte der verschiedenen morphologischen Richtungen.

Die Ähnlichkeit der abgeflachten Glieder der Lemnaceen mit Blättern führte zunächst dazu, sie für Blätter zu halten, eine Ansicht, die neuerdings wieder in den Vordergrund getreten ist. Als man aber die Entwicklungsgeschichte der typischen Blätter, namentlich ihre Entstehung an den Sproßvegetationspunkten näher kennen lernte, schien das Verhalten der auseinander hervorsprossenden (außerdem Blütenstände hervorbringenden) Glieder der Lemnaceen so sehr den Regeln für die Blattbildung zu widersprechen, daß man sie für Sproßachsen erklärte.

Dies geschah namentlich durch Schleiden [1]), der in seiner Charakteristik der Lemnaceen zwar sagt „Axis ad punctum redactus, cum foliis in frondem confluens“, aber in einer Anmerkung hinzufügt „dies im Geist der alten Schule geschrieben, ist leere Fiktion. Es muß heißen: „Caulis complanatus folia nisi floris organa nulla rudimentaria squamaeformia“ — eine Auffassung, die freilich in Widerspruch steht mit der pag. 238 desselben Buches vorgetragenen, daß bei Lemna die Unterdrückung der Achsengebilde und deshalb auch die des Spadix vollständig geworden sei. Es sind damit die drei Richtungen bezeichnet, innerhalb deren die Deutung der Lemnaceengestaltung sich bewegt: die eine nimmt an, daß die Blattbildung, die andere, daß die Sproß-

1) M. Schleiden, Prodromus monographiae Lemnacearum in Schleidens Beitr. zur Botanik, pag. 231, Anm. Leipzig 1844.

achsenbildung unterdrückt sei, eine dritte meint, daß Sproßachse und Blatt bei Lemna zusammenfließen.

Die Schleidensche — meiner Ansicht nach längst widerlegte — „Sproßtheorie" wird z. B. noch vertreten von Wettstein[1]) und Rendle[2]). Das derzeit verbreitetste deutsche Lehrbuch der Botanik erwähnt die Lemnaceen überhaupt nicht, braucht sich also auch über die hier in Rede stehende Frage nicht zu äußern. Die Auffassung, daß Sproßachse und Blatt bei der Bildung der Lemnaceenglieder zusammen beteiligt sind, läßt sich in verschiedener Weise fassen.

Van Hoven[3]) meinte, die Glieder seien zusammengesetzt aus einer Sproßachse (dem „Stiel"), der durch zwei axilläre Knospen abgeschlossen werde und an seinem Ende ein sitzendes Blatt trage. Wie aber diese Gestaltung (die ja von der sonst üblichen sehr abweicht) zustande kommt wird nicht weiter ausgeführt.

Die Meinung, daß es bei den Lemnaceen gar nicht mehr zur Ausgliederung von Sproßachsen und Blättern komme, daß ihr Vegetationskörper also aus einem thallusähnlichen „indifferenten" Gebilde bestehe, wäre ganz bequem, aber doch nur eine Umgehung des Problems. Man kann die Tatsache nicht aus der Welt schaffen, daß die Glieder der Lemnaceen durchaus Blattgestalt und Blattbau haben und daß in den Blüten Staubblätter und Fruchtblätter auftreten. Ohne zwingende Gründe wird man sich also zu einer sozusagen agnostischen Auffassung des Lemnaceenaufbaues nicht entschließen können. Wo bei Samenpflanzen thallusähnliche Vegetationskörper vorkommen, können wir außerdem jetzt deren Herkunft zweifelsfrei feststellen. Wir wissen z. B., daß der „Thallus" mancher Podostemaceen entweder aus einer Wurzel (z. B. bei Hydrobryum) oder einer Sproßachse (Lawia) hervorgegangen ist. Und auch der „Thallus" parasitischer Pflanzen, wie z. B. der Rafflesiaceen ist nicht etwa aus einem gewöhnlichen bewurzelten Sproß durch dessen allmähliche Rückbildung entstanden, sondern aus einer Weiterentwicklung des Haustoriums unter Wegfall der Ausbildung von vegetativen Sprossen und von Wurzeln. Die morphologische Deutung der Organbildung kann ferner nicht ohne Berücksichtigung der Lebensverhältnisse stattfinden. Zwar ist der Verf. keineswegs der Ansicht, daß die Lebensbedingungen die sonderbare Gestaltung der Lemnaceen herbeigeführt haben, daß die letzteren also direkt durch die ersteren

---

1) R. v. Wettstein, Lehrbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl. (1910).

2) Rendle, The classification of flowering plants I (1904), pag. 205.

3) Observations sur la physiologie des Lemnacées. Bull. de la soc. royale de botanique de Belgique 1869, VIII, pag. 41.

bedingt sei. Aber daß enge Beziehungen zwischen Gestaltung und Lebensbedingungen bestehen müssen, ist trotzdem selbstverständlich. Jedem der einmal beobachtet hat, in wie kurzer Zeit eine Wasserfläche sich mit einem dichten Überzug von Lemnaceen bedecken kann, führt diese Tatsache ohne weiteres die vorzügliche Eignung dieser Gewächse für ihren Standort vor Augen, eine Eignung, die natürlich nicht nur in der Gestaltung beruht. Die Deutung der Lemnaceenglieder als Sprosse nimmt aber keine Rücksicht auf die Lebensbedingungen dieser Pflanzen. Denn solche blattlosen Sprosse treffen wir sonst an bei Pflanzen, die an zeitweilig trockenen Standorten leben und dies durch Einschränkung der transpirierenden Oberfläche ermöglichen. Wie dagegen Pflanzen, die auf oder in dem Wasser schwimmen zu einer Verkümmerung der Blattbildung kommen sollten, ist vom „ökologischen" Standpunkt aus nicht einzusehen. Wenn Wettstein a. a. O. sagt: „An das Wasserleben in hohem Maße angepaßte Pflanzen, bei denen sich infolgedessen[1]) eine so weitgehende Reduktion der vegetativen Organe findet, wie eine solche bei Blütenpflanzen sonst nicht vorkommt", so vermag ich — selbst wenn man die Möglichkeit eines solchen kausalen Zusammenhanges zugibt — nicht einzusehen, wieso die Anpassung an das Wasserleben eine Reduktion der Blattbildung herbeigeführt haben sollte — die wir sonst bei keiner anderen im Wasser lebenden Samenpflanze finden. Vielmehr tritt bei diesen sonst allgemein eine sehr ausgiebige Blattbildung auf, sei es, daß es sich dabei um große oder um kleine Blätter handelt. Denn auch bei Wasserpflanzen sind die beiden Typen (nebst ihren Mittelformen) vertreten: zahlreiche kleine Blätter an stark verzweigten Sproßachsen und große Blätter an kurz bleibenden Sprossen. Wenn es also auch nicht ausgeschlossen (obwohl höchst unwahrscheinlich) ist, daß eine ursprünglich mit „Phyllocladien" ausgerüstete monokotyle Pflanze sich dem Wasserleben anpaßte, so liegt doch auch von Seiten der Sproßtheorie kein Grund für die Wettstein'sche Annahme vor, daß die Gestaltung des Vegetationskörpers — vor allem die angebliche Unterdrückung der Blattbildung — unmittelbar durch das Leben im Wasser bedingt sei.

Ebensowenig würde das auch für unsere Auffassung zutreffen, nach welcher es sich bei den Lemnaceen nicht um eine Reduktion der Blätter, sondern um die der Sproßachsen handelt. Wenn wir bei Wasserpflanzen, wie Elodea und Hippuris Sproßachsen mit mächtig entwickelten Vegetationspunkten antreffen, an denen rasch hintereinander zahlreiche

---

1) Sperrung von mir. G.

Blätter entstehen, die Lemnaceen dagegen sich sozusagen gar keine Zeit mehr lassen Sproßvegetationspunkte auszubilden, so werden wir nur sagen können, daß beide Typen der Organbildung, wie die alltägliche Erfahrung zeigt, für die gegebenen Lebensbedingungen „zweckmäßig“ sind, ohne daß wir eine direkte Abhängigkeit von den Lebensbedingungen erkennen können.

Daß die geringe Wurzelentwicklung mit der Kleinheit des Vegetationskörpers in Beziehung steht und sie schließlich bei Wolffia (wie bei einigen anderen Wasserpflanzen) ganz wegfallen kann, ist ebenso leicht verständlich, als daß die untergetaucht schwimmenden Formen einfacher gebaut sind als die, welche mit ihrer Oberseite die Luft berühren.

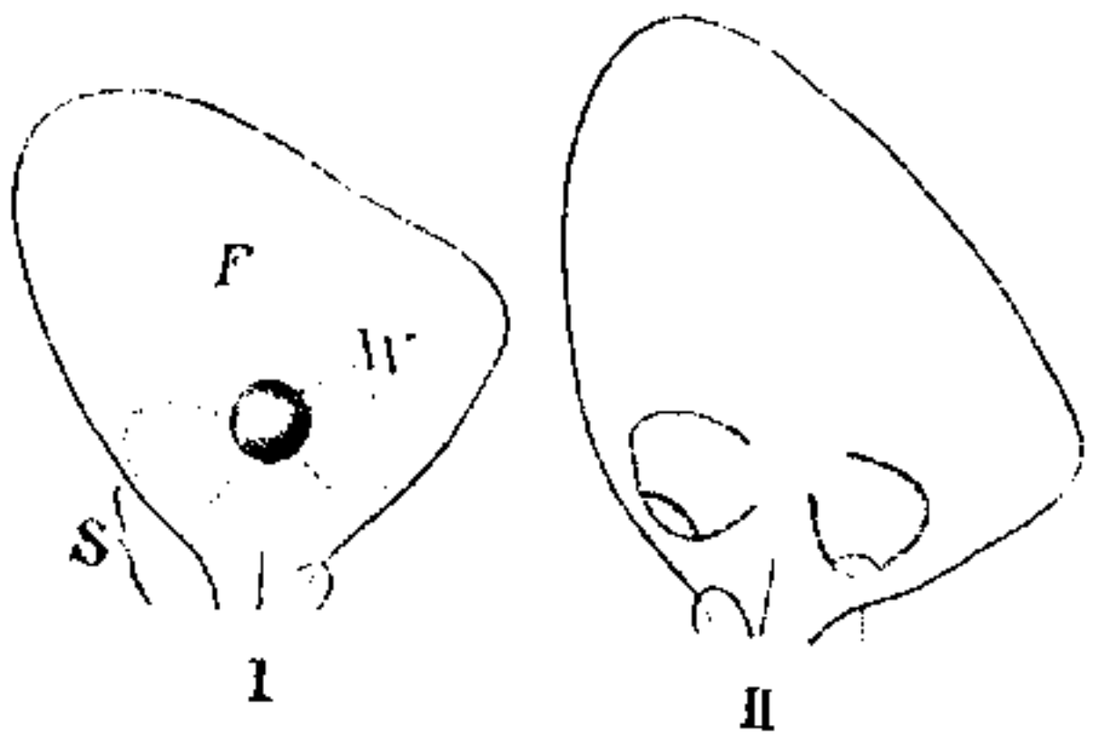

Fig. 9. Lemna trisulca. Freipräparierte junge Glieder I von unten (*W* Wurzelanlage), die zwei Seitenglieder auf der Oberseite durchschimmernd. *F* der oberhalb, *S* der unterhalb der neuen Glieder gelegene Teil des alten Gliedes. Rechts unten ein Nebenglied. II Glied von oben. Die beiden Seitenglieder in Taschen eingeschlossen.

Daß die Glieder alle in nahezu einer Ebene ausgebreitet sind, erleichtert die Lichtausnützung, ihre Kleinheit und ihre Schwimmfähigkeit die Verbreitung. Welche Seite zur Oberseite wird scheint von vornherein bestimmt zu sein, wenigstens ist es mir nicht gelungen eine Umänderung herbeizuführen.

Daß die neuen Glieder in der Jugend in „Taschen“ eingeschlossen sind (Fig. 9) (die später nur noch ihren unteren Teil bedecken), ist eine Eigentümlichkeit, die damit in Beziehung steht, daß bei den Lemnaceen keine eigentliche Knospenbildung stattfindet, also die jungen Blätter nicht von den älteren bedeckt heranwachsen können. Dem wird dadurch abgeholfen, daß die Taschenbildung an Stelle der Knospenbildung tritt.

Wir können also den Zusammenhang der Organbildung mit den Lebensverhältnissen deutlich wahrnehmen, ohne aber letztere als Ursache der ersteren zu betrachten.

Selbstverständlich sind solche ökologischen Erwägungen aber erst später aufgetaucht. Zunächst handelte es sich um den Versuch rein formal die Lemnaceen in das Schema der phanerogamen Organbildung einzureihen.

Auf die Hegelmaier'sche Begründung der Sproßtheorie braucht hier wohl nicht mehr eingegangen zu werden, da sie ihr Autor schließ-

lich selbst nicht mehr aufrecht erhalten hat. Trotzdem ist jene lange die herrschende geblieben und hat auch jetzt noch, wie die oben gegebenen Zitate — denen sich andere anreihen ließen — zeigen, Vertreter.

Es ist deshalb nicht überflüssig zu betonen, daß für diese Annahme kein einziger aus der Organisation der Lemnaceen selbst entnommener Grund angeführt werden kann. Weder entstehen die Seitenglieder nach Art der Achselsprosse in der Achsel eines — wenn auch noch so rudimentären — Deckblattes, noch zeigen die Glieder selbst irgendwelche an den Bau einer Sproßachse erinnernde Eigentümlichkeiten. Vielmehr muß nochmals hervorgehoben werden, daß es sich lediglich um ein morphologisches Dogma handelte, dem die Lemnaceen sich fügen mußten. Aus ihren Gliedern gehen neue Glieder und Blüten bzw. Blütenstände hervor. Blätter können weder neue Blätter noch Blüten hervorbringen, dazu sind nur Sproßachsen imstande. Folglich sind die Lemnaceenglieder Sproßachsen — wenn sie auch gar nicht danach aussehen! Das war eine durchaus berechtigte Schlußfolgerung, so lange man nur die „gewöhnliche“ Art der Organbildung kannte und glaubte, die Natur habe uns den Gefallen getan, den einzelnen Organkategorien fein säuberlich voneinander getrennte Eigenschaften mitzugeben, damit wir sie gut voneinander unterscheiden und definieren können!

Dieser Glaube ist aber durch die genauere Kenntnis der Organbildung längst als irrig erwiesen. Wir wissen, daß bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen Blätter andere Blätter und Infloreszenzen hervorbringen können, und daß die Blattbildung nicht an das Vorhandensein von Sproßvegetationspunkten gebunden zu sein braucht [1]).

Es liegt also kein Grund vor, welcher uns nötigte, den Gliedern der Lemnaceen, die jeder zunächst für Blattorgane halten wird, die Blattnatur abzusprechen. Im Gegenteil, es zeigte sich die Auffassung, daß es sich bei den Lemnaceen-Gliedern der Hauptsache nach um Blätter handle, als zutreffend.

Man ist dazu gelangt, einerseits durch den Vergleich der Lemnaceen mit der Pflanzengruppe, die man von jeher als die ihnen noch am nächsten stehende betrachtete, nämlich mit den Pistiaceen, andererseits durch die Beobachtung der Keimungserscheinungen der Lemnaceen selbst.

---

1) Die morphologische Dogmatik ging so weit, daß man sogar die Blätter der Pistien für Achsenorgane erklärte, wie dies z. B. auch von Hofmeister in seinen Vorlesungen (vor fast 50 Jahren) geschah.

Der Aufbau von Pistia ist namentlich durch die Untersuchung von Hegelmaier und Kubin[1]) bekannt geworden.

Bei der Keimung bilden sich eine Anzahl von Laubblättern, von denen jedes eine Art „Axillarstipel“ hat. Seitlich von jedem Blatt, und zwar in „anodischer“ Richtung, bildet sich eine Achselknospe. Diese „Verschiebung“ der Achselknospe ist eine auch sonst — in verschiedenem Grade — bei Monokotylen vorkommende. Ihr Zusammenhang mit der Spirotrophie wurde früher erörtert[2]).

An älteren blühenden Pflanzen dagegen tritt ein Wechsel von Laub und Niederblättern — ein, und zwar, wie angenommen wird, derart, daß die Pflanze sympodial sich aus einzelnen Sproßgliedern aufbaut, die bestehen aus einem Niederblatt, einem Laubblatt und einer Infloreszenz[3]).

Engler hat schon 1876 von Pistia aus die Gestaltungsverhältnisse von Lemna zu erklären versucht. Er verglich die Stellung der beiden Glieder einer Lemna mit der der Seitensprosse von Pistia — nur daß sie eben bei Lemna paarweise, nicht einzeln auftreten. Außerdem aber glaubt er für Lemna auch die terminale Stellung der Infloreszenz retten zu können. Er nimmt an, daß das Achsenende mit der Infloreszenz bei Lemna und Spirodela ganz auf die Seite (in die Tasche) zu liegen kommt.

Er hält auch 1920[4]) seine Hypothese noch insofern aufrecht, als sie dazu dient, die Analogie der Sproßverhältnisse der Lemnaceae mit Pistia darzutun. Eine genetische Ableitung der Lemnaceae von Pistia und den Araceae hält er dagegen nicht für erwiesen.

In der Engler'schen Hypothese wird man unterscheiden müssen zwischen dem Teil, der sich auf die Seitensprosse und dem, der sich auf die Infloreszenzen bezieht. Der erstere erscheint mir besser begründet als der letztere. Dieser ist eine Konstruktion, die der Übereinstimmung mit Pistia zuliebe vorgenommen wurde. Namentlich aber ist dagegen auch einzuwenden, daß die Keimungsgeschichte von Lemna keine Berücksichtigung erfahren hat. Diese zeigt, daß der Aufbau eben deshalb von vorneherein ein eigenartiger ist, weil die Ausbildung eines Sproßachsenvegetationspunktes unterbleibt. Man kann hier die Hypothese aufstellen, ursprüglich sei eine Infloreszenz

---

1) E. Kubin und J. F. Müller, Entwicklungsvorgänge bei Pistia Stratiotes und Vallisneria spiralis. In Bot. Abh. Herausgeg. von J. Hanstein, III, 4. Bonn 1878.

2) Goebel, Organographie 2. Aufl., pag. 209 ff.

3) Vgl. Engler, Das Pflanzenreich, IV, 23. F., pag. 252.

4) Engler, Das Pflanzenreich, a. a. O.

aus dem Vegetationspunkt des Keimlings hervorgegangen, diese aber später ganz verkümmert bzw. auf die Seitenglieder übergegangen. Aber damit wäre nicht viel gewonnen.

Dagegen kann man die Stellung der Achselknospe von Pistia benutzen, um die Annahme, daß auch bei den Lemnaceen ursprünglich nur Eine solche — die Plusknospe — vorhanden gewesen sei, zu stützen. Und die Tatsache, daß die einzelnen Sproßgenerationen von Lemna nur Ein Laubblatt haben, erinnert jedenfalls sehr an das Verhalten von Pistia.

Wie dem nun auch sei, jedenfalls betrachtet Engler den oberhalb der beiden „Taschen“ befindlichen Teil des Vegetationskörpers von Lemna und Spirodela als ein Laubblatt, den unteren als eine Sproßachse.

Der Verfasser vertrat die Auffassung, daß bei den Lemnaceen-Gliedern Blattorgane vorliegen.

In der Abhandlung „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“[1]) wandte er sich gegen den Versuch Hegelmaier's, die Organbildung der Lemnaceen durch Annahme von Verkümmerungen und Verschiebungen auf den Typus der gewöhnlichen Gliederung der Angiospermen zurückzuführen, ohne indes näher darauf einzugehen.

In den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“, II (1893), pag. 244, wurde auf Grund der Keimungsgeschichte und der Lebensweise der Lemnaceen die Ansicht vertreten, daß ihre Glieder Blättern entsprechen. Ein besonderer Sproßvegetationspunkt werde nicht ausgegliedert, vielmehr ist die Basis jedes Blattes als embryonales Gewebe tätig, aus welchem neue Glieder (oder Blütenstände) hervorgehen. Aus zwei verschiedenen Quellen leitet sich diese Auffassung ab: Aus dem Wegfall des morphologischen Dogmas bezüglich der Eigenschaften von Sproßachse und Blatt und aus der vergleichenden Betrachtung der Keimungsgeschichte.

Erinnern wir uns der Embryobildung der typischen Monokotylen, so ist sie bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß der Kotyledon am Embryo terminal steht. An seiner Basis befindet sich eine Vertiefung, welche den Kotyledon gegen das Hypokotyl abgrenzt (vgl. z. B. Fig. 12). Aus dieser entsteht der Vegetationspunkt des Embryos. Bei Lemna unterbleibt dessen Ausgliederung, es findet sich nur eine meristematisch bleibende Zone an der Basis des Kotyledon und ebenso der späteren Blätter, aus welchen die unteren Sprossungen hervorgehen[2]).

---

1) Arb. a. d. Bot. Institut in Würzburg. Herausgeg. von J. Sachs, II, pag. 370 (1880).

2) Es sei hier auch an das Verhalten einer von Lemna systematisch sehr entfernt stehenden Pflanze Welwitschia erinnert. In der Achsel ihrer zwei Blätter befinden sich, soweit wir wissen, keine Sproßvegetationspunkte, sondern meristematische Zonen, aus denen die Infloreszenzen hervorgehen.

Man kann die unterhalb dieser länger embryonal bleibenden Zone gelegene Partie als dem Hypokotyl entsprechend betrachten. Nur fehlt diesem, einer Sproßachse entsprechenden Stück jede selbständige Ausbildung. Es ist weder scharf gegen das terminale Blatt abgegrenzt, noch besitzt es einen an den einer typischen Sproßachse erinnernden anatomischen Bau. Das ist aber durch das Überwiegen der Blattbildung leicht erklärlich [1]). Verf. kam zu einer ähnlichen Annahme für die merkwürdigen, freilich noch nicht hinreichend aufgeklärten Ausläuferblätter von einigen Allium-Arten. Auch die Doppelnadeln von Sciadopitys können dafür angeführt werden (vgl. a. a. O. pag. 125).

Schon Dutailly [2]) hat übrigens die Keimung der Lemnaceen zur Deutung ihres Vegetationskörpers herangezogen. Er meint aber, der Kotyledon könne nicht ein Blattorgan, sondern müsse eine Sproßachse (la tigelle) sein — eine Deutung, die darauf beruht, daß man damals die terminale Entstehung des Kotyledons der Monokotylen noch nicht kannte. Trotzdem ist der Satz zutreffend (a. a. O. pag. 149): „. . . que le sympode bien développé d'un Lemna doit être considéré comme un sympode d'embryo's disposés à la suite les uns des autres, et dont les derniers n'atteignent guère (a cela près qu'ils peuvent porter des fleurs) une organisation plus complexe que le premier, qui es le véritable embryon".

Wenn wir dabei den Kotyledo dem der übrigen Monokotylen entsprechend als Blattorgan betrachten, so stimmt diese Auffassung der Lemnaceenglieder wesentlich mit der früher auch von mir vertretenen überein. Für den Gesamtaufbau aber ist es nicht ganz dasselbe, ob man die Glieder nur als Blätter oder jeweils als Blatt + rudimentäre Sproßachse betrachtet. Das letztere stimmt, wie wir sehen werden, nicht nur mit der Keimungsgeschichte am meisten überein, sondern auch der Gesamtaufbau spricht mehr dafür. Es ist aber damit nur die phylogenetische Frage betont. Denn eine vom Blatte irgendwie scharf abgegrenzte, sozusagen ein eigenes Dasein führende Sproßachse gelangt, wie schon betont wurde, nicht mehr zur Ausbildung. Für die unmittelbare Betrachtung sind und bleiben die Lemnaceenglieder Blätter, ebenso wie die Vitissprosse Monopodien. Etwas anderes aber ist es mit deren geschichtlichem Zustandekommen.

Wenn man die Lemnaglieder (ebenso wie die Kotyledonen der Monokotylen) als terminale Blätter an einer ganz rudimentären Sproß-

1) Organographie, 2. Aufl., pag. 126.

2) G. Dutailly, Sur la nature reélle de la „fronde" et du cotyledon des Lemna. Bull. mensuel de la société Linnéenne de Paris, Nr. 19 (1878), pag. 147.

achse betrachtet, verschwindet auch das Bedenken, das man gegen die Auffassung der Glieder als Blätter daraus entnehmen könnte, daß sie an derselben Stelle wie die Infloreszenzen entspringen.

Wenn bei Lemna die Seitenglieder rechts und links, bei **Wolffia** auf der Oberfläche (annähernd) median entspringen, so dürfte das damit zusammenhängen, daß bei Lemna median auf der Unterseite des Gliedes eine Wurzel (bei Spirodela ein Wurzelbüschel) sehr frühzeitig angelegt wird, deren Ausbildung in dem kleinen dünnen Vegetationskörper eine Erschöpfung dieser Zone und so eine Hemmung der Organanlage auf der Oberseite herbeiführen kann.

Wolffia ist bekanntlich wurzellos. — Hier fällt also der angenommene hemmende Einfluß der Wurzelentwicklung weg, und nun findet eine annähernd mediane Anlage der neuen Glieder statt.

Die Infloreszenzen dagegen behalten die Stellung, welche sie bei Lemna haben, d. h. entstehen z. B. bei Wolffia Welwitschii noch paarweise an den Stellen, an welchen bei Lemna auch die Infloreszenzen entstehen — bei anderen Wolffien kommen sie (wie früher erwähnt) nur auf der Plusseite zur Entwicklung, bei W. arrhiza sind sie fast in die Mediane gerückt. Diese Auffassung, welche eine einheitliche Betrachtung ermöglicht, scheint mir mehr als eine früher[1]) von mir vertretene mit der unbestreitbaren Tatsache im Einklang zu stehen, daß Wolffia gegenüber Lemna eine weiter rückgebildete Form darstellt. Bei der Keimung von Lemna entsteht, das erste Glied in etwas asymmetrischer Stellung. Wir können annehmen, daß es dem späteren + Glied entspricht, ein — Glied entwickelt sich erst später, wenn die meristematische Zone an der Basis des Blattes breiter ist. Bei Wolffiella schwindet es, wie wir sahen, wieder, bei Wolffia auch, nur rückt hier das neue Glied entsprechend der Verringerung der meristematischen Zone in Medianstellung.

Jedenfalls ist die Reihe — wenn sie auch keine beweisbare ist — eine eng zusammenhängende, und wie mir scheint, als Bild nützlich. Gegen meine Auffassung der Lemnaceenkeimung hat sich, vom Standpunkte des Konjekturalphylogenetikers aus, Lotsy[2]) gewendet.

Da dessen Einwendungen morphologisch durchaus unhaltbar sind, bin ich in der zweiten Auflage der „Organographie“ nicht darauf eingegangen. Indes ist es, aus den oben angeführten Gründen, doch viel-

1) Organographie, 2. Aufl. pag. 371.

2) J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, III, 1 (1911), pag. 539.

leicht nicht überflüssig, sie hier zu besprechen. Zunächst sei Lotsy's Äußerung angeführt:

«Goebel stützt sich bei dieser morphologischen Deutung auch auf den Keimling[1]). In seiner Organographie sagt er pag. 443:

„Bei der Keimung entwickelt sich der Kotyledon von Lemna zum ersten „Sproßglied", das mit dem folgenden im wesentlichen übereinstimmt, der Kotyledon aber ist das erste Blatt, folglich müssen die folgenden „Glieder" auch Blätter sein, wenn man den vergleichenden Standpunkt nicht ganz verlassen will."» Diese Meinung basiert darauf, daß das erste „Glied" bei Lemna aus einer Tasche des von Goebel als Kotyledon gedeuteten Organs entspringt.

Betrachtet man aber einen Längsschnitt einer jungen Keimpflanze von Lemna, so wird man mir beistimmen, daß man die vorliegenden Tatsachen auch in anderer Weise deuten kann. Ein solcher Längsschnitt ist hier dargestellt (Fig. 10). Die Anschauung Goebel's beruht nun darauf, daß er den ganzen grau gehaltenen Teil AA' als den Kotyledon betrachtet, dessen Spitze im Samen stecken geblieben ist, und B als das erste Glied, welches sich dann in einer Tasche des Kotyledons AA_1 bildet. Offenbar aber kann man A' als den einen Kotyledon, der sich zum Saugorgan umgebildet hat, betrachten, A als den zweiten Kotyledon, H als ein Hypokotyl, dem die Wurzel W entspringt und B als die Plumula. D ist nur der Deckel des Samens." Soweit Lotsy, der zu einer Zeit schrieb, in welcher „zweite Kotyledonen" bei Monokotylen gesucht wurden, da sie ein erwünschtes phylogenetisches Deutungsobjekt zu sein schienen. Schon die Betrachtung der Hegelmaier'schen Abbildungen von Embryonen und Keimpflanzen hätte aber Lotsy zeigen können, daß seine Vermutung vollständig der Entwicklung widerspricht und unhaltbar ist.

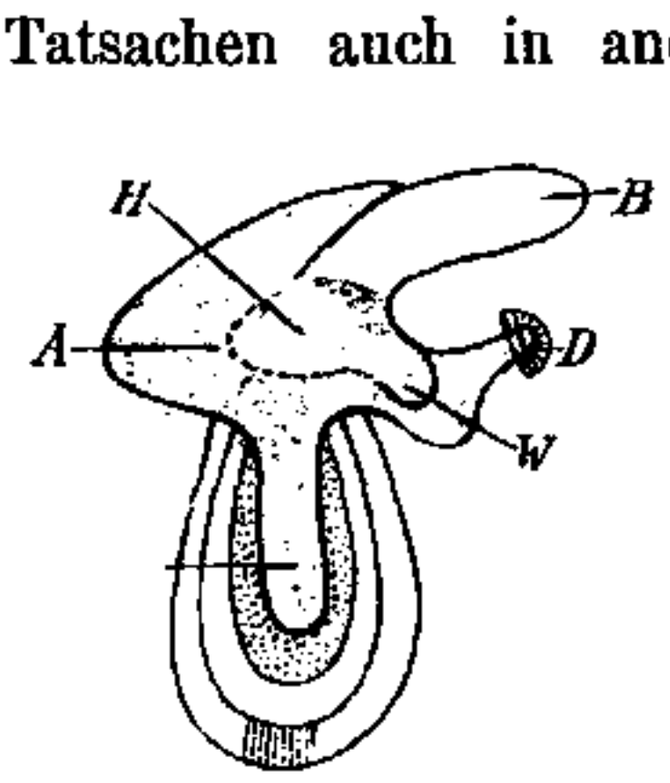

Fig. 10. Längsschnitt durch eine Keimpflanze von Lemna minor nach Hegelmaier (von Lotsy mit anderer Bezifferung wiedergegeben).

Noch deutlicher aber zeigen das die Abbildungen von S. Rostowzew[2]), dessen treffliche Arbeit über Wasserlinsen Lotsy, wie es scheint, übersehen hat. Auch mir sind, da der Text russisch geschrieben ist, leider

1) Was bei den beiderseitigen Größenverhältnissen etwas schwierig wäre! (G.).

2) S. Rostowzew, Zur Biologie und Morphologie der Wasserlinsen. (Russisch.) Mit 37 Fig. im Text und 9 Tafeln. Moskau 1905. Ein Referat darüber ist mir nicht bekannt geworden.

nur die Abbildungen zugänglich, diese genügen aber vollständig, um das oben Gesagte zu erweisen, wenn sie auch den früheren Hegelmaier'schen gegenüber nichts wesentlich Neues ergeben haben. Fig. 11, II zeigt den Längsschnitt durch den Mikropylarteil eines unreifen Samens von Lemna minor.

Uns geht hier nur der Embryo an. Dieser besteht zu etwa $^3/_4$ aus dem Kotyledo (*Cot.*) an dessen unterem Ende schon der erste An-

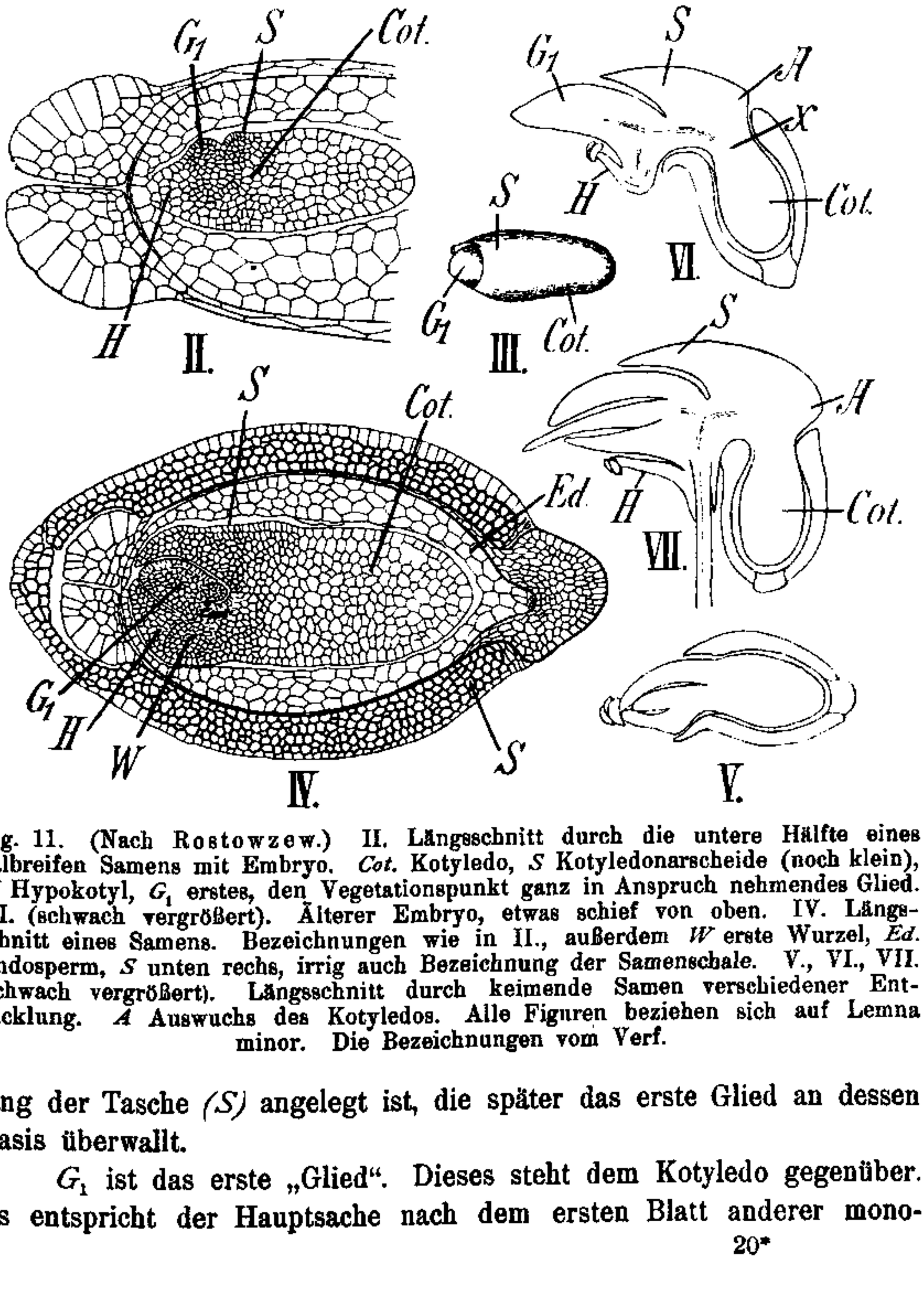

Fig. 11. (Nach Rostowzew.) II. Längsschnitt durch die untere Hälfte eines halbreifen Samens mit Embryo. *Cot.* Kotyledo, *S* Kotyledonarscheide (noch klein), *H* Hypokotyl, G_1 erstes, den Vegetationspunkt ganz in Anspruch nehmendes Glied. III. (schwach vergrößert). Älterer Embryo, etwas schief von oben. IV. Längsschnitt eines Samens. Bezeichnungen wie in II., außerdem *W* erste Wurzel, *Ed.* Endosperm, *S* unten rechs, irrig auch Bezeichnung der Samenschale. V., VI., VII. (schwach vergrößert). Längsschnitt durch keimende Samen verschiedener Entwicklung. *A* Auswuchs des Kotyledos. Alle Figuren beziehen sich auf Lemna minor. Die Bezeichnungen vom Verf.

fang der Tasche *(S)* angelegt ist, die später das erste Glied an dessen Basis überwallt.

G_1 ist das erste „Glied". Dieses steht dem Kotyledo gegenüber. Es entspricht der Hauptsache nach dem ersten Blatt anderer mono-

kotyler Embryonen, wie in der Oberansicht Fig. 2, III noch deutlicher hervortritt.

Der unterhalb G_1 befindliche Teil *H*, Fig. 2, ist ein sehr wenig entwickeltes Hypokotyl, das zum Kotyledo zu rechnen kein Grund vorliegt. In dem in Fig 11, IV abgebildeten Stadium ist alles weiter entwickelt und schon eine Wurzel *(W)* angelegt. Die Tasche deckt das erste Glied hier schon ganz zu.

Wie Lotsy's „zweiter Kotyledon" *A* zustandekommt, zeigen die weiteren Abbildungen.

Fig. 11, V stellt einen Keimling dar, an welchem der Deckel der Samenschale schon abgehoben ist.

Es handelt sich nun weiter darum, den schwimmenden Keimling in eine günstige Lage auf dem Wasserspiegel zu bringen. Es geschieht das, indem der Kotyledon (*Cot.*), (welcher der Hauptsache nach als ein keulig angeschwollenes Haustorium im Samen stecken bleibt):

1. sich in seinem unteren bei *x* etwas verschmälerten Teile so abbiegt, daß der aus der Samenschale hervortretende Teil des Keimlings horizontal auf die Wasserfläche zu liegen kommt (Fig. 11, VI);
2. der scheidenförmige Auswuchs des Kotyledons, oder die Kotyledonarscheide sich kräftig entwickelt und Chlorophyll ausbildet. Sie baucht sich dabei bei einigen (nicht allen) Lemnaceen etwas über die Samenschale hervor und macht dabei einen schüchternen Versuch sich der Schildform des Salviniakotyledons zu nähern. Es geschieht das, indem bei *A* die Kotyledonarscheide sich über ihre Anhangsstelle etwas hervorwölbt. Aber woher sollte hier ein zweites Blatt kommen?

So entsteht also Lotsy's „zweiter Kotyledon" — den man mit dem besten Willen nicht anders denn als etwas gänzlich Unmögliches bezeichnen kann.

Dasselbe gilt für Lotsy's weiteren Versuch, die Kotyledonarscheide von Hydromistria (Fig. 12) zum Rang eines zweiten Kotyledons zu erheben — eine Widerlegung kann hier füglich unterbleiben. Jedem, der sich die Sache selbst ansieht und nicht nur an Abbildungen Vermutungen knüpft, wird kein Zweifel darüber bleiben.

Damit glaube ich dargetan zu haben, daß die Einwürfe, die man gegen die Auffassung der Lemnaceenglieder als Blattorgane gemacht hat, teils auf unhaltbaren allgemeinen morphologischen Anschauungen, teils auf Irrtum beruhen. Es würde wenig Zweck haben, an das oben Mitgeteilte weitere Erörterungen zu knüpfen, z. B. darüber, ob das

häutige Gebilde von Spirodela einem Niederblatt von Pistia oder einer Art „Axillarstipel“ entspreche. Solche Erörterungen würden über Vermutungen doch kaum hinauskommen, während das oben Mitgeteilte nichts ist als eine vorurteilsfreie Wiedergabe der Beobachtungen. Wir brauchen auch keinen verwickelten Apparat von Hypothesen, um die Organbildung der Lemnaceen an die anderer Monokotylen anzuknüpfen. Sie stellen (wie in Organographie, 2. Aufl., pag. 370, hervorgehoben wurde) eine Art Parallele zu Dikotylen wie Streptocarpus und Monophyllaea dar. Wie bei diesen sind bei den Lemnaceen nur die ersten Organe des Embryos zur Ausbildung gelangt, alle anderen weggefallen. Die Blütenbildung tritt aber trotzdem ein.

Ein solcher Wegfall von ganzen Organreihen kommt auch sonst vor.

Es wurde früher [1]) das Verhalten der Orchidee Taeniophyllum, bei der die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert sind, mit dem von Phalaenopsis, einer anderen Orchidee, verglichen. Die Keimpflanzen der letzteren bringen zunächst reduzierte Blätter hervor, während die Wurzeln (und das Hypokotyl) als Assimilationsorgane funktionieren. Erst später bilden sich bei Phalaenopsis wohlentwickelte Laubblätter. Taeniophyllum aber bleibt einfach auf einem Stadium stehen, welches bei Phalaenopsis ein bald vorübergehendes Jugendstadium ist, d. h. es bringt es nur zur Bildung von Schuppenblättern. Es ist also nicht etwa nötig, anzunehmen, daß die Laubblätter, welche die Vorfahren von Taeniophyllum jedenfalls besessen haben, allmählich kleiner wurden und verkümmerten. Es brauchte einfach deren Bildung von vorneherein, also mit einem „Sprung“, schon bei der Keimung gehemmt zu werden! Einen ähnlichen Vorgang möchte ich auch für die Lemnaceen annehmen.

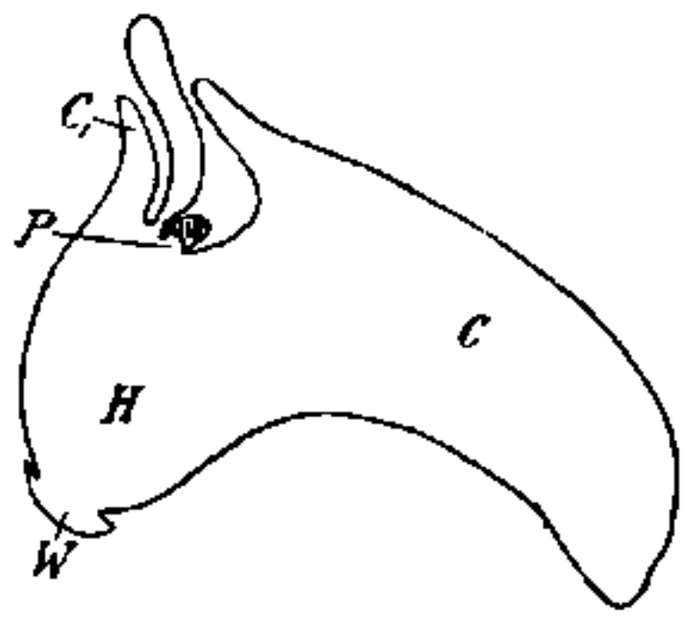

Fig. 12. Längsschnitt durch eine Keimpflanze von Hydromistria stolonifera. (Aus Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen.) *C* Kotyledonarscheide, von Lotsy als „zweiter Kotyledon“ betrachtet.

Sie sind aber weiter dadurch eigentümlich, daß sie, wie schon Dutailly hervorhob, die Organbildung des Embryos immer wiederholen, was bei Streptocarpus nur künstlich, bei Regenerationsversuchen herbeigeführt werden kann. Dadurch stellen die Lemnaceen, wie eingangs

---

1) Goebel, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln. Biolog. Zentralblatt XXXV (1915), pag. 209.

gesagt wurde, eine der merkwürdigsten Gruppen des Pflanzenreiches dar — wenigstens für die, welchen die Form eines der Hauptprobleme der Biologie darstellt.

Zusammenfassung.

1. Die Lemnaceenglieder haben der Hauptsache nach unzweifelhaft Blattcharakter. Den basalen Teil kann man als eine — einem rudimentär bleibenden Hypokotyl entsprechende — letzte Andeutung einer Sproßachse auffassen: Ein vegetativer Sproßvegetationspunkt kommt nicht mehr zur Ausbildung, die Blattbildung beschränkt sich an den Vegetationsorganen auf das dem Kotyledo entsprechende Blatt.

Diese Organbildung, die bei anderen Monokotylen nur am Embryo auftritt, wird bei den Lemnaceen beständig wiederholt. Die Rückbildung anderen Pflanzen gegenüber besteht also darin, daß die späteren Entwicklungsstadien weggefallen sind.

Diese Abweichung kann aber nicht als durch das Leben im Wasser bedingt betrachtet werden. Gewiß haben sich die Lemnaceen beschränkt auf die Organe, die sie zu rascher vegetativer Vermehrung — wie sie bei unbeschränkter Wasserzufuhr möglich ist — brauchen, nämlich die den Kotyledonen entsprechenden Laubblätter. Aber als Wirkung der Lebensbedingungen ist diese Art der Organbildung derzeit nicht nachweisbar.

2. Die von Lotsy gegen des Verfassers Auffassung der Lemnaceenkeimung gemachten Einwürfe sind unbegründet. Von einem „zweiten Kotyledon“ kann keine Rede sein.

3. Wenn man die Organbildung von Lemna, Spirodela, Wolffia und Wolffiella vergleicht, läßt sich folgende Reihe aufstellen:

a) Es unterbleibt die Ausgliederung eines Sproßvegetationspunktes an der Keimpflanze. Die weitere Entwicklung erfolgt durch Seitenglieder, welche die Gestalt des ersten wiederholen. Bei Lemna und Spirodela sind es deren zwei, ein Plus- und ein Minusglied, zwischen denen auf der Unterseite eine Wurzel sich ausbildet.

b) Bei Wolffia und Wolffiella fällt die Wurzel weg. Bei Wolffiella wird das Minusglied ganz unterdrückt, wodurch eine starke Asymmetrie auftritt, bei Wolffia behalten nur die Infloreszenzen die ursprüngliche Lage bei (W. Welwitschii), bei einigen fällt die auf der Minusseite befindliche weg. Die vegetativen Glieder aber rücken auf die Basis der Oberseite — schließlich auch die einzige Infloreszenz nahezu in die Mediane (W. arrhiza). Die seither rätselhafte Organbildung bei Wolffiella entsteht also nicht, wie Hegelmaier vergleichsweise angenommen

hatte, dadurch, daß Wolffia um 90° gedreht und plattgedrückt wird. Vielmehr entspricht Wolffiella einer stark asymmetrisch ausgebildeten Wolffia. Diese Asymmetrie ist nur eine besonders auffallende Äußerung einer in der ganzen Gruppe wahrnehmbaren „Tendenz".

4. Man kann unter günstigen Ernährungsbedingungen Lemna trisulca als „Dichasialpflanze" wachsen lassen, unter ungünstigeren, namentlich bei schwachem Lichte, als „Schraubelpflanze" (vgl. Fig. 2 u. 3). In letzterem Falle unterdrückt das Plusglied korrelativ das Minusglied, entfernt man das erstere, so entwickelt sich das letztere.

München, September 1920.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 114

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: Zur Organographie der Lemnaceen 278-305