

Zur Phylogenie der Hydathoden

Von

Hermann ZIEGENSPECK

Eingelangt am 15. November 1948

In der Arbeit von E. LIPPMANN (1925) findet sich eine ziemlich umfassende Zusammenstellung aller bekannten Vorkommen von Hydathoden, wie sie unter der Ägide von STAHL (1900, 1919) und seinen Mitarbeitern zusammengestellt wurde. Aber es fehlen darinnen eine ganze Anzahl von exotischen Familien. Anlässlich der systematischen Durcharbeit aller Familien der Spaltöffnungspflanzen (ROTHMALER 1948a) gelangte ich durch die Güte von Herrn Dr. PFEIFFER (Bremen), Prof. Dr. PILGER (Berlin), Prof. Dr. HERTER (Montevideo), Madame Dr. TARDIEU (Paris), Oberinspektor BOES (Erlangen) und Professor Dr. MARKGRAF (München) in den Besitz von Material aus fast allen Familien und war so imstande, meine Versuche mit Gewächshaus-, Freiland- und Naturpflanzen zu machen und mit Herbarmaterial zu erweitern. Die Ausscheidung wurde in der üblichen Weise durch Überdecken oder Auspressen mit Hg untersucht. Zugleich wurde die bevorzugte Transpiration der Spitzen, Blattzähne etc. mit den Verfahren der Fluoroskopie (ZIEGENSPECK 1945/48) nachgewiesen, wozu sich vielfach noch Schnittpflanzen gebrauchen ließen. Die Anatomie bzw. das Vorkommen von Hydathoden stomatärer und trichomatöser Natur wurde an Flächenschnitten oder auch an kleinen Blattstückchen nach Ausziehen und Aufhellen in selbstbereitetem Natriumhypochlorit durch Untersuchen in Chloralhydrat und Arsenit-Glyzerin-Gelatine behandelt.

Als BH = Behelfshydathoden bezeichne ich solche stomatäre Hydathoden (H), die sich gestaltlich kaum von den gewöhnlichen Stomata unterscheiden. Ich bemerke, daß auch die echten stomatären H sehr häufig mit normalen Stomata gepaart sind. Es verwundert das nicht, weil die Orte des Austrittes von Wasser in flüssiger Form auch Orte gesteigerter Transpiration stomatärer, kutikulostomatärer und rein kutikulärer Natur sind (ZIEGENSPECK 1945/48). Nicht alle verkrüppelten Spaltöffnungen an solchen Organteilen müssen aber H sein. Wir kennen eine ganze Reihe von reduzierten und hypertrophierten Spaltöffnungen an Orten, die niemals zur Guttation zu bringen sind, wie das für manche Vollmykotrophe und Parasiten von mir (ZIEGENSPECK 1944) aufgezeigt wurde.

Desgleichen muß man auch mit den Drüsenhaaren kritisch sein. Nicht alle sind wirkliche Tr = Trichomhydathoden, sondern nur die, bei

denen eine Ausscheidung wirklich beobachtet wurde. Einer besonderen Behandlung bedürfen die merkwürdigen, dünnwandigen feinzelligen An = Anhängsel. Diese sind häufig mit Hydathoden gepaart, oft aber z. B. bei *Salices* kann man ein Verschwinden der H auf ihnen beobachten. Es handelt sich um transpirationsfördernde Organe, welche in der Jugend oft tätig sind, beim erwachsenen Organe zu wirken aufhören und vertrocknen oder gar abgestoßen werden. Ihre Förderung des Zustromes von plastischem Materiale auf dem Wasserwege, hat nur während der Entfaltung Bedeutung. Das teilen sie mit sehr vielen temporären H und Tr.

Die umstrittenen Hp = Hydropoten sind keine einheitliche Bildung. Bei manchen Pflanzen, z. B. bei *Limnanthemum*-Arten konnte ich gelegentlich in den scharf umschriebenen Feldern noch vereinzelt die merkwürdigen Unterwasser-H auffinden, ein Zeichen dafür, daß die Angaben von RIEDE (1920) große Berechtigung haben und diese Hp = Hydropoten Orte geringeren Widerstandes gegen Austritt sind. Andere Fälle hinwieder könnten jedoch zwangloser im Sinne des Entdeckers MAYR (1917) mehr als Eintrittspforten als *loca minoris resistentiae* nach beiden Seiten gedeutet werden. Die Ap = Apikalöffnungen sind zumeist bei Wasserpflanzen selten bei manchen Landpflanzen (*Ranunculus* und *Hydrophyllaceen*) die Altersform der Hydathoden oder Hydathodenfelder. Nur ganz vereinzelt Fälle (*Scheuchzeria*) sind bekannt, wo der Zerfall der Epidermis auftritt, bevor diese H oder Spaltöffnungen abgliedert hat. Über die Wassergruben der Filicales (Wg) brauche ich kaum etwas allgemeines anzuführen. Leider ist die Literatur nicht ausreichend um die aktiven Epitheme (Ep) von den inaktiven zu unterscheiden und somit fällt auch der Unterschied zwischen aktiven und passiven stomatären Hydathoden aus.

Es soll nun noch etwas über die Familienanordnung gebracht werden. Ich habe hierzu die nach dem Königsberger Stammbaum (MEZ & ZIEGENSPECK 1926, 1929) gewählt, weil er als einziger wirklich die großen Züge klar bringt und die neuere Anerkennung durch WALTER (1948) bestärkt mich in dem Gedanken, daß dieser sich weiterer Anerkennung erfreut, als mir bekannt ist. Ich habe mich bemüht, die von uns noch nicht serologisch untersuchten Familien auf morphologische Erwägungen hin einzureihen. Es leitete mich daher das ENGLERsche System ebenso wie die Gedankengänge von WETTSTEIN. Oft waren auch Gedankengänge befruchtend, die von NETOLITZKY (1926) geäußert sind. Eine stammbäumliche Zeichnung mußte aus Rücksichten des *Formates* der Zeitschrift unterbleiben und ich habe es versucht in Tabellenform alles zu bringen. Die Anzahl der Arten der Familie habe ich dem Syllabus entnommen; ich lege keinerlei Gewicht auf das exakte Stimmen der Zahlen, sie sollen die Dimension kennzeichnen, damit man sieht, ein wie großer Prozentsatz jeglicher Familie wirklich untersucht

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydathoden			Ap	An	Hp	Wg	Tr	Reducierte H
			Ep	BH	H						
Ochnaceae	250	1									
Strassburgeriaceae											
Quiinaceae	16										
Marcgraviaceae	40	2			2		2				
Caryocaraceae	14										
Theaceae	200	2	2		2						
Guttiferae	820	11			10						
Cistaceae	160	7			2						
↓ Bixaceae	1	1								1	
Cochlospermaceae	18	2			2						
Koerberliniaceae	1										
Flacourtiaceae	500	3			1		2				
Violaceae	450	10	2	1	9		6				
Dipterocarpaceae	313	3			2						
Resedaceae	45	3		1	2						
Canellaceae	6	1									
Stachyuraceae	2	1			1						
Ancistrocladaceae	8										
Caricaceae	28	1									
Loasaceae	230	4	4		4				4?		
Cactaceae	1500	7									
Datisceae	4	1	1		1						
Begoniaceae	420	9			7						
Turneraceae	100	1			1						
Malesherbaceae	25	2		1?							
Passifloraceae	390	2									
Achariaceae	3	2			2						
<i>Sympetale Parietales</i>											
Cucurbitaceae	760	13	7		13					+	
Calyceraceae	24	2			2						
Goodeniaceae	250	2		?							
↓ Stylidiaceae	120	1									
Campanulaceae	730	37	37		37		37				+
Lobeliaceae	420	10	10		10						+
Compositae	13100										
Tubuliflorae		95	70		70						
Cynareae		25	25		25						
↓ Liguliflorae		38	34		34						
<i>Parietales-Ebenales</i>											
Droseraceae	87	5	4							5	
Elatinaceae	30	2				+				2	
Frankeniaceae	64	9								9	
Tamaricaceae	100	8								8	
Reaumuriaceae		4								4	
↓ Fouquieriaceae	5	3									4
											Tentakeln

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydat-hoden			Ap	An	Hp	Wg	Tr	Red H
			Ep	BH	H						
Ebenaceae	320	1									
Symplocaceae	280	5					5				
Sapotaceae	600	5					5				
↓ Styraceae	110	3	1		1		3				
<i>Parietales-Rhoeadales</i>											
Resedaceae	45	3		1	2						
Moringaceae	3	2									
Capparidaceae	450	1			1						
Tovariaceae	2	1			1						
↓ Cruciferae	1900	64	63	5	58						
Fumariaceae	150	10	10		10						
↓ Papaveraceae	300	22	22		22						
<i>Parietales-Sympetales</i>											
Flacourtiaceae	500	3			1		3				
Violaceae	450	10	2	1	9		2				
Oleaceae	390	15			4					14	
Buddleiaceae	85	1									
Loganiaceae	500	2								1	
Menyanthaceae	25	3	3		3		4				
Gentianaceae	775	8			2						
Asclepiadaceae	1700	3									
↓ Apocynaceae	1000	3			2?						
Myoporaceae	90	6									
Convolvulaceae	1100	25			1					25	
Cuscutaceae	90	2									
Globulariaceae	20	2			2						
Lennoaceae	4	1									
Scrophulariaceae:	2600										
Pseudosolaneae	200	5			2						
Antirrhineae	1750	18			18						
Digitaleae	262	27			27					+	
Rhinantheae	300	18		1?						18	
Gerardiae	90	8									
Orobanchaceae	150	3									
Gesneraceae	1100	7			7					?	
Nolanaceae	40	3									
↓ Solanaceae	1700	33			26					19	
Bignoniaceae	500	5					1			5	
Columelliaceae	2	1			1						
Pedaliaceae	50?	3			1		3				
↓ Martyniaceae	9	1			1						
Acanthaceae	2050	11	2		7					9	
Plantaginaceae	200	8			8	1					
Labiatae	3000	59			55					59	
Verbenaceae	760	10			8					6	
Phrymaceae	1	1			1						
Hydrophyllaceae	170	10			10	4					
↓ Boraginaceae	1550	37			31					3	

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydathoden			Ap	An	Hp	Wg	Tr	Red H
			Ep	BH	H						
Polemoniaceae	270	6			6						
Dipsacaceae	135	26	13		24					17	
Rubiaceae:	4500										
Galieae	450	21	3		21						
Valerianaceae	350	7	2		7						
Caprifoliaceae	340	27		1	9					15	
↓ Adoxaceae	1	1			1						
<i>Malvales</i>											
Dilleniaceae	310	2		1	1					1	
Chlaenaceae	22	1								1	
Elaeocarpaceae	150	3		1	1					3	
Tiliaceae	350	3		1	2					3	
Sterculiaceae	660	1									
Gonystilaceae	7										
Malvaceae	900	31		2	6					31	
Bombaceae	140										
↓ Scytopetalaceae	2	1					1				
<i>Euphorbiales:</i>											
Euphorbiaceae	4500										
Acalypheae	340	7			7						
Euphorbiae	618	15									
Rest d. Euphorbiaceae		5			2						
Callitrichaceae	26	2			2	2				2	
↓ Dichapetalaceae	80	5		1			2				
<i>Gruinales:</i>											
Pandaceae											
Oxalidaceae	340	28	6		23						
Geraniaceae	500	20	13	1	18						
↓ Tropaeolaceae	50	1			1						
Linaceae	150	5									
Humiriaceae	20										
Erythroxylaceae	100	1									
Zygophyllaceae	140	3									
Cneoraceae	12	2									
↓ Rutaceae	900	5									
Burseraceae	320	2									
Balsaminaceae	300	10			10		10				+
Hippocrateaceae	100	2								1	
Celastraceae	430	6									
Staphylaeaceae	20	2			2		2				
Stackhousiaceae	20	1									
Pentaphyllacaceae	1										
Corynocarpaceae	1	1		1							
↓ Salvadoraceae	9	1									

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydathoden			Ap	An	Hp	Tr	RH	Bemerkungen
			Ep	BH	H						
Aquifoliaceae	280	1									
Icacinaceae	110	2									
Rhamnaceae	500	2					1				
↓ Vitaceae	420	4			4						Perldrüsen?
Simaroubaceae	125	2									
Meliaceae	670	1									
Buxaceae	30	4			3						
Anacardiaceae	500	4					3				1 H in der Jugend
Melanthaceae	17	1									
Sabiaceae	70										
Akaniaceae											
Aceraceae	115	4			2						
Sapindaceae	1050	2									
↓ Hippocastanaceae	16	3									
Tremandraceae	23	1									
↓ Polygalaceae	780	5									
Malpighiaceae	500	2									
Vochysiaceae	80	1									
↓ Trigoniaceae	28										
Empetraceae	4	1									1 H in der Jugend
Cyrtillaceae	8	1									
Clethraceae	30	3			3						
Pirolaceae	20	6			6						
Monotropaceae	6	1									
Ericaceae	1350	20			4		1				1 H in der Jugend
Epacridaceae	430	1									
↓ Diapensiaceae	9	4			4						
<i>Centrospermae-Amentales.</i>											
Hydrastis		1	1		1						
Berberidaceae	123	11			4						
Dilleniaceae	310	2			1		1		1		
Phytolaccaceae	90	2									
Nyctaginaceae	160	2			1						
↓ Aizoaceae	600	6		1							
Plumbaginaceae	260	36							36		
Lentibulariaceae	250	7							7		
Primulaceae	500	34	6	1	32	1			6		1 H in der Jugend
Theophrastaceae	70	3							3		
↓ Myrsinaceae	1000	8			2		3		8		
Caryophyllaceae	1450	63	6	2	50						
Basellaceae	15	2									
↓ Portulacaceae	210	6			4						
Amaranthaceae	500	11		10							
Chenopodiaceae	500	33		5	13				3		
Polygonaceae	750	28			19				23		
Piperaceae	1000	7							7		

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydat-hoden			Ap	An	Hp	Tr	RH	Bemerkungen
			Ep	BH	H						
Thelygonaceae	1	1		1							
Hippuridaceae	1	1			1	1	1				
Octoknemataceae	3										
Opiliaceae	3	1									
Olacaceae	50?	4									
Grubbiaceae	3	1									
Santalaceae	250	3									
Myzodendraceae	2	2									
↓ Loranthaceae	850	6									
Proteaceae	1100	2									
↓ Balanopsidaceae	7										
Julianaceae	5										
Garryaceae	18										
Salicaceae	190	16			12		14			2	
Batidaceae	1	1									
Cynomoriaceae	1	1									
Balanophoraceae	40	4									
↓ Cytinaceae	10	1									
Rafflesiaceae	20	1									
↓ Hydnoraceae	9	1									
Julianaceae	5										
Juglandaceae	20	3	2		3						
Leitneraceae	2										
Myricaceae	55	2	1		2						
Fagaceae	350	7			1		5				
Betulaceae	80	12			12		2		6		
↓ Casuarinaceae	25	1									
Cannabinaceae	10	2			2				?		
Moraceae	700	72			68				3		
Urticaceae	250	36	23		36				+		
Ulmaceae	76	6			5				5		
Rosalesast: Ranunculaceae	1200	66	15	2	56	4		4			
Podostemonaceae	120	5									
Hydrostachyaceae	12	1									
Rosaceae: Spiraeoideae	2000	8	6	1	7						
Rosoideae		65	19		61						
Pomoideae		7	1	1	3						
Prunoideae		6			4		6				
Chrysobalanaceae		4			1						
Connaraceae	160	4									
Leguminosae	20000										
Mimoseae		6									
Caesalpinieae		15					+		1		
↓ Papilionatae		146			15		+		36		

Familiename	Artenzahl	Stomatäre Hydat-hoden			Ap	An	Hp	Tr	RH	Bemerkungen
		untersuchte Arten	Ep	BH						
Crossosomataceae	2	1		1?						
Saxifragaceae	650	48	24					5		
Saxifragoideae		1								
Francoideae		16	16							
Hydrangoideae										
Pterostemonoideae		6		1		3				
Escallonioideae		5	5							
Ribesioideae										
↓ Baueroideae										
Insectivorae										
Cephalotaceae	1	1						1		Äußere und innere Trichom-hydat-hoden
Sarraceniaceae	9	3						3		
↓ Nepenthaceae	40	3						3		
Pittosporaceae	79	1								
Byblidaceae	2	1						1		
Hamamelidaceae	50	2	2							
Platanaceae	5	2								
Eucommiaceae	1	1								
Bruniaceae	50	10				10				
Cunoniaceae	75	7		3						
Myrothamnaceae	2	1								
↓ Brunelliaceae	10	1								
Crassulaceae	500	53		15	1					
↓ Coriariaceae	5	1			1					
↓ Limnanthaceae	4	2			2	1				
Geissolomataceae	1	1					1			
Penaeaceae	20	1								
Oliniaceae	6									
Thymelaeaceae	460	3								
↓ Elaeagnaceae	16	2								
Halorrhagaceae	130	5			3	5	2	5		
↓ Gunneraceae	30	3			3		3			
Melastomataceae	1800	15		5	7		1		?	
Roridulaceae	2	1							?	
Rhizophoraceae	60	10								
Alangiaceae	16	1			1					
Nyssaceae	1									
↓ Combretaceae	450	13	7	4	7				1	
Oenotheraceae	470	24	10		24				1	
Trapaceae	1	1	1		1			1		
Lythraceae	450	5			4			1		
Punicaceae	2	1								
↓ Sonneratiaceae	12	1								
Lecythidaceae	130	1		1						

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydat-hoden			Ap	An	Hp	Tr	RH	Bemerkungen
			Ep	BH	H						
Myrtaceae	2750	7		1							1 Ham Keimling
Araliaceae	660	3			3						
Cornaceae	115	8	1		7						
Umbelliferae:	2600										
Hydrocotyleae		3	2	1	2		1				
Saniculeae		7	2		6		6			1	
↓ Apioideae		54	32		52		54			2	
Ranales-Monocotyledonen											
Ranunculaceae	1200	66	15	2	56	4		4	5		
Nymphaeaceae	42	5			5	1					
Triuridaceae	25										Extrem myko-troph
Juncaginaceae	15	3			2	3		1			
Alismataceae	72	11			11	9		11			
Butomaceae	7	4			4			1			
Hydrocharitaceae	45	4			2	2					
Sparganiaceae	200	2			2	2					
Typhaceae	90	3			3						
↓ Pandanaceae	220	1								1	
Cyclanthaceae	44	1									Verläufer-spitzen
Principes	1200	5									
Araceae	900	65			64	1					
↓ Lemnaceae	19	2									
Aponogetonaceae	15	2			2	2		2			
Potamogetonaceae	70	9			8	8		2			
↓ Najadaceae	31	2						2			
Pontederaceae	24	6			6	6					
Liliaceae	2600	30			15					+	
Iridaceae	770	21			19					+	
Amaryllidaceae	500	6									
Velloziaceae	70	1									
Agavaceae	53	4									
Haemodoraceae	33	1			1						
Stemonaceae	1										
Taccaceae	17	1			1						
Dioscoreaceae	220	8			+?				+?		
Cyanastraceae	4										
Orchidaceae:	7200										
Pleonandreae	92	4			4						
Monandreae	7100	20			10					+	
Musaceae	60	3			3						
Cannaceae	60	4			4						
Marantaceae	280	5			5						
↓ Zingiberaceae	800	6			6						

Familiename	Artenzahl	untersuchte Arten	Stomatäre Hydat-hoden			Ap	An	Hp	Tr	RH	Bemerkungen
			Ep	BH	H						
Flagellariaceae	7	1									
Juncaceae	90	8			8						
↓Cyperaceae	3000	12			11					1	
Commelinaceae	300	8			8						
Philydraceae	4										
↓Gramineae	3900	100			100					+	
Mayacaceae	8										
Burmanniaceae	60	1									
Bromeliaceae	1000	5									Extrem mykotroph
Thurniaceae	2										
Rapateaceae	10										
Eriocaulaceae	500	3			3	2					
Xyridaceae	50	1			1						
Restionaceae	250	1									
↓Centrolepidaceae	32										
I. Psilophyta-Polyciliatae											
Psilophyta											
Psilotaceae	4	1									Unbekannt Mykotroph
Equisetaceae	24	10			10						
Isoetaceae	60	4				4					
Primofilices											
Marattiaceae	60	3									Unbekannt Mykotroph
Ophioglossaceae	46	3									Mykotroph
Helminthostachys	1	1									Mykotroph
Ginkyoaceae	1	1									
Cycadaceae	90	4									
Osmundaceae	13	2									
Gleicheniaceae	30	1		1							
Mattoniaceae	2										
Dipteridaceae	1										
Schizaeaceae	70	3		1		1					
Marsiliaceae	58	3		3							
Hymenophyllaceae	200	2									
↓Salviniaceae	15	3		1			3				
Parkeriaceae	2	1		1							
Cytheaceae	200	4						4			
↓Polypodiaceae	2800	56						51	5		

ist. Ich weiß, wie gering dieser in manchen Familien sein muß. Ein Kritiker möge da selber untersuchen, bevor er ans Schreiben geht.

Den Abgang der großen Äste versuchte ich durch Zufügen von lateinischen Buchstaben und Zahlen anzudeuten. Die Zusammengehörigkeit von Sonderentwicklungen deutet ein Pfeil am Kopfe der durch Querstriche hervorgehobenen Teile an. Eine solche tabellarische Anordnung muß natürlich im Vergleiche mit einem Stammbaumbilde unübersichtlicher sein. Ich hoffe jedoch so die Dinge hinlänglich klar geschildert zu haben. Für Einzelheiten stehen ja die Stammbaumbilder (1 c) zur Verfügung.

Wo finden wir die ersten Hydathoden?

Sehen wir von den in dieser Hinsicht leider unbekanntem Psilophyta ab, so könnte man die erste Andeutung von BH bei *Lycopodium inundatum* aufzeigen. Andere Lycopodia hatten diese Einrichtung nicht. Die Oxypyrenversuche ließen jedoch keine klare Bevorzugung der Blattspitzen erkennen. Man könnte daher mit Recht hinter das BH ein Fragezeichen setzen.

Auch mit den Fluorochromen konnte ich keine bevorzugte Transpiration nach Guttation aus den Ligularorganen der Selaginellaceen beobachten. Wir bemerken jedoch, daß das Vorkommen einer CASPARYscheide am Grunde der Ligula zur Vorsicht mahnt, obwohl die CASPARYringe im Lakunargewebe keine absolute sondern nur eine relative Sperre darstellen. Die eigenartigen randständigen Stomata von *Selaginella rotundifolia* waren ebenso Orte kräftiger Transpiration, wie die randständigen Zahnhaare. Dagegen ließ sich die Ligula sicher als Aufnahmeorgan mit dieser Methode aufzeigen, wodurch eine Bestätigung der SEID'schen Versuche (1910) erreicht war. Die Anhäufung von Tracheiden an der Blattspitze hat offenbar nichts mit der Guttation zu tun, sondern ist ein Analogon des Transfusionsgewebes der Coniferales.

Inwieweit die heutigen Coniferales einschließlich der Gnetales als Beleg für ein Fehlen der Guttation bei den Urconiferales und Urangiospermen dienen können, kann man fragen. Das Fehlen derselben bei *Drimys*arten könnte im gleichen Sinne gedeutet werden. Bis hierher finden sich bekanntlich nur Tracheiden, welche doch einen größeren Widerstand gegen die Wasserleitung darstellen könnten als die durchlochten Tracheiden und Tracheen. Bei den Gnetaceae, die solche Durchlochung haben, und bei *Larix*, die sehr durchgängige Schließhäute der Tracheiden aufweisen, fehlt die Ausscheidung. Die Magnoliaceae mit Tracheen besitzen ausgesprochene Hydathoden. Wir müssen es also offen lassen, ob die Behelfshydathoden bereits bei den Psilophyten erworben, sich auf den Stamm der Biciliaten zwar vererbt haben, jedoch die lückenhafte Vertretung dieser Gewächse in der heutigen Flora einen scheinbaren

Erwerb bei den Magnoliaceae nur vortäuscht, oder ob die Hydathoden wirklich erst bei den Magnoliaceae auftreten.

Der Polyciliatenast (I) ist ebenso nicht völlig beweisend. Das Fehlen der Ausscheidung bei den Psilotaceae kann man ungezwungen auf das Fehlen der echten Wurzeln und die hochgradige Mykotrophie zurückführen, somit als Verlust deuten. Die *Equisetum*arten sind geradezu ein Schulbeispiel für Hydathoden deutlich aus den Stomata abgeleiteten Baues (ZIEGENSPECK 1938). Von den Sphenophyllaceae und Calamariaceae weiß man ebenso wenig wie von den Lepidodendraceae und Sigillariaceae (LOTSY 1909, 1911, FLORIN 1931).

Die Isoëtaceae, die wir als Urformen der Lepidophyta deuten, haben eine deutliche Ausscheidung aus dem Ligularorgan, das also trotz mancher Ähnlichkeit mit dem der biciliaten Selaginellaceae anders geartet ist und Löcher in der Epidermis besitzt. Zum mindesten ist also die Guttation auf dem Polyciliatenast erworben worden. Wir selber neigen zur Annahme des Vorkommens bei den Psilophyta.

Wenn wir von den transpirationsfördernden Organen ausgestorbener Pteridophyten absehen, sehen wir wieder bei den Eusporangiatae keine Hydathoden. Ungezwungen ist die Deutung des Verlustes infolge von Mykotrophie zumal für die Ophioglossaceae und Helminthostachys. Die Marattiaceae lassen sie gleichfalls vergeblich suchen, wie bereits STAHL (1900) hervorhebt und gleichfalls als Folge von Mykotrophie hinstellt. Aber auch da sind es nur kümmerliche Reste einer formenreichen fossilen Gruppe, die uns heute zur Untersuchung bleiben. *Ginkyo* (siehe MÄGDEFRAU 1948) läßt ebenso die Ausscheidung vermissen wie *Stangeria* und *Bowenia*, um ganz von der mehr xeromorphen anderen Cycadales zu schweigen. Hier liegt wieder in den Cycadofilices eine äußerst formenreiche Pflanzenwelt unbearbeitbar.

Die wenigen heutigen Osmundaceae haben (soweit untersucht) keine H, wir möchten da einen Verlust bei den erhaltenen Arten annehmen.

Die querannulaten Schizaeaceae haben BH u. An (*Schizaea* oder eine Art Wg (*Aneimia*) oder keine Organe dieser Art (*Lygodium*). Die Marsiliaceae dagegen tragen unverkennbare BH mit deutlicher Guttation.

Unter den Querannulaten sind die nur mit einschichtigen Blättern versehenen Hymenophyllaceae durch Fehlen gezeichnet, während bei Salviniaceae eine Ausscheidung und unvollkommene BH nachzuweisen sind.

Mit den Querannulaten teilt das Vorkommen von BH bei *Ceratopteris* unter den Parkeriaceae als ein Beweis, daß in den ursprünglichen Farnen wohl das Vorkommen von BH die Regel war.

Die schiefgestellte Annuli-tragenden Cyatheaceae und die längsannulaten Polypodiaceae haben offenbar die BH rückgebildet und dafür die bekannten Wassergruben entwickelt. Diese tragen sie selbst in

manchen xeromorphen Arten, andere solche (*Platynerium*, *Drymoglossum* etc.) reduzieren die Wassergruben.

Kehren wir nun zu dem mit Doppellinie gezeichneten Stamm der Angiospermen zurück. Im allgemeinen finden sich da echte stomatäre Hydathoden oder doch BH. Das Fehlen bei Bindeformen kann uns nicht überraschen. Das gilt bis zu den Compositae hinauf. Diese werden nun von einer ganzen Reihe von großen und kleineren Seitenentwicklungen und Ästen beibehalten. Monocotyledonen, Rosalesast, Cistiflorineae, Rhoadales, Malvales, Euphorbiales, Geraniales, Centrospermes und die eigentlichen Sympetales.

Andere Äste und Zweige, Familien und Unterfamilien verlieren diese \pm bis ganz: Euphorbia, Coniferales, Laurineae, Droseraceae-Ebenales, Santalales, Proteales, Hysterophyta, Rutales, Celastrales, Polygalales, Malpighiineae, Thymelaeineae usw. Wenn auch die extreme Mykotrophie mit ihrer geringen Wasserdurchströmung einen Verlust der Guttation zum mindesten der Erwachsenen zur Folge hat, so gilt das nicht schlechthin. Die Reihen der Pirolaceae zu *Monotropa*, die der Orchideenunterfamilien (*Listera-Neottia*) Gentianaceae (*Erythraea-Voyria*) sprechen. In anderen Fällen scheint aber die Ausscheidung schon vor der Mykotrophie (zum mindesten extremen) verloren gegangen zu sein (Tremandraceae, Polygalaceae). Es besteht ohne Zweifel eine Homologie mit den länger erhaltenen Stomata. Für einen Teil der Parasiten gilt dasselbe (Santalales). Freilich kennen wir aber auch einen Guttationsparasitismus (Rhinantheenreihe, ZIEGENSPECK 1944). Bei den periodischen Mykotrophen (Ericaceae, Empetraceae, Betulaceae) ist die Guttation und die stomatären H in der autotrophen Periode und beim Austreiben vorhanden. Auch in diesen Fällen darf man nie ein allgemeines Gesetz aufstellen wollen, sondern muß jede Familie und Reihe für sich betrachten. Die mehrfach erworbene Mykotrophie entstand nicht nach einem Schema.

Die Guttation und auch die Ausbildung der H ist für manche Familien und Familiengruppen besonders ausgeprägt: Gramineen, Rhoadales, Araceae, Umbelliferae. Es gibt Familien mit besonders großen einzelnen oder wenig zahlreichen H (Primulaceae, Papaveraceae, Hypericum, Saxifrageae, manche Ranunculaceae). Bei anderen ist es eine ganz dichte Stellung und große Anzahl kleiner H, welche den Charakter der Familie ausmacht: Rosaceae, Umbelliferae, Urticaceae. Die Stellung ist durchaus nicht immer an der Blattspitze oder der der Randeffigurationen. Wir finden flächenständige Hydathodenfelder (Urticaceae), Stellung auf der Unterseite. Die randständigen Nerven tragen oft eigenartige Rand-H (Nymphaeaceae, Saururaceae).

Unter den Wasserpflanzen gibt es zwei verschiedene Bauarten. Einerseits solche mit kräftiger Guttation und H auch unter Wasser: Callitrichaceae, Nymphaeaceae. Die Konvergenz oft äußerlich ähnlicher

Gebilde wie der Spitzen der Myriophyllaceae, *Helosciadium* und *Batrachium* ist bei genauem Studium unverkennbar. Auch sie tragen den Stempel der Organisation ihrer Stammfamilie.

Andererseits gibt es Wasserpflanzen ohne jegliche H und Wasserentnahme aus dem Untergrunde. Sie sind völlig auf das umgebende Wasser angewiesen *Vallisneria*, *Najas*, *Ceratophyllum* u. a. m. Die Apikalöffnungen eignen zumal der ersten Gruppe der Wasserpflanzen und Sumpfgewächse, nur selten auch Land- oder Sumpfpflanzen (*Ranunculus*, Hydrophyllaceae). Die Hydropoten sind offenbar mindestens zweierlei Ursprunges, wie sie ja auch mehrfach erworben wurden. Bei *Limnanthemum* konnten wir gelegentlich in den Hp-Feldern noch Unterwasserstomata vorfinden. Sie scheinen aus Ausscheidungsorganen entstanden zu sein (RIEDE 1920). Bei den Alismataceae scheinen sie mehr Aufnahmeorgan im Sinne von MAYR (1917) zum mindesten Austauschorte, also *loca minoris resistentiae* nach zwei Seiten.

Die Trichomhydathoden pflegen sich in besonderen Familien und Familiengruppen entwickelt zu haben. Sie sind ein mehrfacher Neuerwerb und daher nicht alle im gleichen Sinne zu deuten. Phaseoleen, Droseraceae, Tamaricaceae, Reaumuriaceae, Elatinaceae, Oleaceae, Convolvulaceae, Rhinanthaeae, Solanaceae, Bignoniaceae, Acanthaceae, Labiatae, Verbenaceae, Dipsacaceae, Acanthaceae, Malvales, Centrosperme Sympetales, Polygonaceae, Piperaceae, Papilionatae, Urticaceae, Insectivorae. Es sind zumeist mehr Salzdrüsen, Abscheidung von Lösungswasser (*Drosera*, *Nepenthes*, *Sarracenia*, Lentibulariaceae, Cephalotaceae) zur Resorption der Verdauungslösung der anderen Blattseite (KRUCK-ZIEGENSPECK 1932, KONOPKA 1930), Abscheidung lokaler Natur bei wachsenden Organen usw.

Das gilt auch von den eigenartigen Anhängseln. Diese haben zunächst noch zum Teil kleine H (Balsaminaceae, Salicaceae, Campanulaceae, Umbelliferae, manche Rosaceae). Diese können dann bei Verwandten völlig oder fast völlig verschwinden. Sie wirken vielfach nur in der Jugend und transpirieren zum mindesten stark, so den Transport zum wachsenden Organ vermittelnd und dadurch das Wandern plastischer Stoffe auf dem Gefäßwege erleichternd. Die Bevorzugung der Transpiration ließ sich mit Fluorochromen aufzeigen.

Leider ist es nicht auf diesem Raume möglich, die sehr ausgedehnten eigenen Untersuchungen und die kritische Bearbeitung der Literatur vorzunehmen. Die phylogenetische Betrachtung ist fruchtbarer als die rein systematisch-anatomische, welche nur beschränkte Unterscheidungsmöglichkeiten von Formenkreisen ergeben kann (PORSCH 1905).

Ebenso muß ich es mir versagen, die ungemein zahlreiche und verstreute Literatur an dieser Stelle einzeln aufzuführen. Ich muß auf die Arbeiten von LIPPMANN, SOLEREDER, LOTSY besonders hinweisen. Auch in meinen eigenen Publikationen ist viel zu finden.

Zusammenfassung

In der Arbeit wurden alle bis dahin bekannten Vorkommen von Hydathoden, Apikalöffnungen, Anhängseln, Wassergruben nach Familien geordnet zusammengestellt und durch eigene Untersuchungen eine möglichst vollständige Behandlung aller Familien der Spaltöffnungspflanzen zu erreichen gesucht. Die Anordnung geschah nach dem Königsberger Stammbaum. Es wurden soweit es der Umfang zuließ, kurze Folgerungen über die Phylogenie gezogen.

Literatur

- BURGERSTEIN, 1920: Transpiration. II. Teil. Jena.
- FLORIN, 1931: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Stockholm.
- GUTTENBERG, 1943: Die physiologischen Scheiden. Handbuch der Pflanzenanatomie. I. Abt. 2. V. Berlin.
- KONOPKA, 1930: Die Rolle des Kernes bei Verdauung, Sekretion und Reizbewegung von *Drosera rotundifolia*. Königsberger Gelehrte Ges. 7 Heft 2.
- KRUCK und ZIEGENSPECK, 1932: Die beiden Drüsenarten der Insektivoren. Bot. Arch. 34, 361—393.
- LIPPMANN, 1925: Über das Vorkommen der verschiedenen Arten der Guttation. Bot. Arch. 11, 361—464.
- LOTSY: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena.
— 1909: II. Cormophyta zoidogamia.
— 1911: III. Cormophyta siphonogamia.
- MÄGDEFRAU, 1948: Vegetationsbilder der Vorzeit. Jena.
- MAYR, 1917: Hydropoten. Diss. Erlangen.
- MEZ-ZIEGENSPECK, 1926: Der Königsberger serodiagnostische Stammbaum. Bot. Arch. 13.
— 1929: Serodiagnostischer (Königsberger) Stammbaum, 2. Aufl., Königsberg.
- HÖFLER-MOLISCH, 1947: Anatomie der Pflanzen. Jena.
- NETOLITZKY, 1932: Die Pflanzenhaare. Handb. d. Pflanzenanatomie. Abt. I. 2. Teil. Berlin.
— 1926: Anatomie der Angiospermensamen. Handb. d. Pflanzenanatomie. Abt. II. 2. Teil. Band X.
- PORSCH, 1905: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena.
- RIEDE, 1920: Hydropoten. Flora 14, NF. 1—118.
- ROTHMALER, 1948 a: Die Bedeutung des Generationswechsels für die Systematik. Forschungen und Fortschritte, 216—219.
— 1948 b: Über das natürliche System der Organismen. Biol. Zbl. 67.
- SEYD, 1910: Zur Biologie von *Selaginella*. Diss. Jena.
- SOLEREDER, 1908/9: Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart.
- STAHL, 1900: Sinn der Mykorrhizenbildung. Jb. wiss. Bot. 34.
— 1919: Physiologie und Biologie der Excrete. Flora 113.

WALTER, 1948: Grundlagen des Pflanzensystems. Stuttgart.

WETTSTEIN, 1911: Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl. Leipz.-Wien.

ZIEGENSPECK, 1938: Spaltöffnungen. I. Bot. Arch. 39, 268.

— 1941: Spaltöffnungen. III. Beih. FEDDES Rep. 123.

— 1944: Das Vorkommen von Spaltöffnungen bei heterotrophen Blütenpflanzen. Biol. generalis 17, 511—565.

— 1945/48: Fluoroskopische Versuche an Blättern über Leitung, Transpiration und Abscheidung von Wasser. Biol. gen. 18, 254—326.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [1_2-4](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegenspeck Hermann

Artikel/Article: [Zur Phylogenie der Hydathoden. 302-318](#)