

15. G. Senn: Schwimmblase und Intercostalstreifen einer neukaledonischen Wasserform von *Marsilia*.

(Mit Tafel V und einer Textfigur.)

(Eingegangen am 19. März 1909.)

In liebenswürdiger Weise übergab mir Herr Dr. H. CHRIST Herbarmaterial einer sterilen *Marsilia*, die durch VIEILLARD im Jahre 1865 und durch FRANC im Jahre 1908 in Neu-Kaledonien gesammelt worden war. Die eigentümliche blasenartige Anschwellung des Blattstieles unterhalb der Spreite (Fig. 1) sowie die stark rotbraune Streifung der Blattunterseite waren Herrn Dr. CHRIST aufgefallen.

Wegen der Sterilität beider Exemplare mußte auf eine sichere Bestimmung von vornherein verzichtet werden; gibt doch AL. BRAUN schon in seiner ersten Arbeit über *Marsilia* und *Pilularia* (1863, S. 415 f.) an, „daß die im Wasser wachsenden sterilen Formen selbst von sehr wesentlich verschiedenen Arten fast ganz ununterscheidbar sind“. Und daß wir es tatsächlich mit einer im Wasser gewachsenen Form mit Schwimmblättern zu tun haben, beweisen nicht nur die Schwimmblasen an den Blattstielen, sondern auch die braunen Streifen der Blattunterseite, welche AL. BRAUN (1870, S. 672 f.) ausschließlich bei Schwimmblättern konstatierte. Dieser Forscher stellte ferner in Übereinstimmung mit HILDEBRAND (1870, S. 5) fest, daß — *Marsilia deflexa* ausgenommen — alle Individuen mit solchen gestreiften Schwimmblättern unfruchtbar sind. Die Sterilität der vorliegenden neukaledonischen Pflanzen wurde offenbar auch durch ihre submerse Lebensweise verursacht.

Das von VIEILLARD gesammelte Material hat schon AL. BRAUN (1870, S. 748) vorgelegen. Dieser Forscher betrachtet es wegen der bedeutenden Größe der Blätter und des Vorhandenseins brauner Streifen auf der Blattunterseite auch als eine Wasserform, die „ohne Zweifel“ zu der von VIEILLARD ebenfalls in Neu-Kaledonien gesammelten, als *M. mutica* bestimmten Landform gehöre. Die Anschwellung des Blattstiels am Grunde der Spreite erwähnt er nicht.

Da das Vorkommen solcher Schwimmblasen bei *Marsilia* noch nicht bekannt und auch eine genauere Untersuchung der

braunen Streifen auf der Blattunterseite wünschbar war, habe ich diese Eigentümlichkeiten einer anatomischen Untersuchung unterzogen. Als Vergleichsmaterial benutzte ich frische Gewächshauspflanzen anderer Spezies und Herbarmaterial einer Wasserform von *M. quadrifoliata* L., das von AL. BRAUN und zwar aus Ichenheim (Baden) stammte. Auch diese Herbarpflanze verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. CHRIST, dem ich für die Überlassung des seltenen Materials und für die Veranlassung zu nachfolgenden Untersuchungen auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank ausspreche.

Aussere Morphologie.

Das 3—4 mm dicke Rhizom dokumentiert durch seine bis 14 cm langen Internodien seine Entstehung auf überschwemmtem Boden (vgl. AL. BRAUN, 1870, S. 676). Die ca. 2 mm dicken Blattstiele sind 20—40 cm lang. Etwa 1½ cm unterhalb der Spreite beginnt eine allmähliche Verdickung des Stiels bis zu einem maximalen Durchmesser von 4 mm. Die dickste Stelle liegt nur etwa 2 mm unterhalb der Spreite. Mit zunehmender Annäherung an letztere nimmt die Anschwellung wieder ab, und zwar so rasch, daß an der Ursprungsstelle der Spreite der Stiel wieder dieselbe Dicke zeigt wie in seiner unteren Partie. Die Schwimmblase ist somit keulenförmig und gleicht in Gestalt und Größe derjenigen von *Trapa natans*.

Die durch gerade Flanken und eine runde, ganzrandige Vorderseite ausgezeichneten Teilblättchen messen an dem VIEILLARDSchen Material, wie schon AL. BRAUN (1870, S. 669) angibt, ca. 30 mm in Länge und Breite. Als Maxima konstatierte ich 32,5 mm Breite und 32 mm Länge. Die von FRANC gesammelten Blätter waren noch bedeutend größer; am größten Teilblatt maß ich 40 mm Länge und 39,5 mm Breite. Der ganze Blattdurchmesser betrug 7,6 cm, alles Maße, welche die von AL. BRAUN (l. c.) als die größten bei *Marsilia* vorkommenden, für die Schwimmblätter von *M. Brownii* angegebenen Dimensionen (35 auf 40 mm und 7 cm Durchmesser) noch etwas übertreffen. Die Nerven des Blattes sind weiter voneinander entfernt als bei den Schwimmblättern von *M. quadrifoliata*. Damit hängt wahrscheinlich auch die Tatsache zusammen, daß die braunen Streifen, welche AL. BRAUN (1870) als Interstitial- (S. 671) oder als Intercostalstreifen (S. 748) bezeichnet, bedeutend breiter (bis 0,3 mm) sind

und deshalb auch leichter auffallen als die nur ca. 0,1 mm breiten von *M. quadrifoliata*. Wie ihr Name sagt, liegen die Streifen meist in den zwischen den Nerven befindlichen Interstitien und zwar fast durchweg in deren distaler Partie (Textfigur!). Wo die Streifen, wie das öfters vorkommt, in distaler Richtung über die Anastomosen der Nerven übergreifen, scheinen während des Wachstums des Blattes sekundäre Verschiebungen stattgefunden zu haben.



Unterseite eines Schwimmlattes von *Marsilia* in der Nähe des Randes.
Nervatur und Intercostalstreifen. Vergr. 5fach.

Anatomie.

Der **Blattstiel** — und übrigens auch das Rhizom — zeigt im Prinzip denselben Bau, den RUSSOW (1873, S. 26 f.) und alle späteren Forscher bei den Landformen beschrieben haben, nur daß jegliches Sklerenchym fehlt. Die zentrale Partie, welche das von einer braunen Scheide umgebene Gefäßbündel umgibt, wird ausschließlich durch zartwandiges Parenchym gebildet, in welchem die auch für die Landblätter beschriebenen Gerbstoffschläuche in Form eines unterbrochenen Ringes angeordnet sind. Von einer geschlossenen Sklerenchymscheide, wie sie bei den Luftblättern vorkommt, ist aber ebensowenig wie bei den Schwimmlättern von *M. quadrifoliata* (HILDEBRAND, 1870, S. 6) etwas zu sehen.

Um die zentrale Partie lagern sich in den Blattstielen der neu-

kaledonischen Art große Luftkammern, die durch einschichtige, radiär verlaufende Zellplatten voneinander getrennt sind (Fig. 2) — Verhältnisse, wie sie COSTANTIN (1886, S. 151) für die Schwimmblätter von *M. quadrifoliata* beschrieben hat. Die radiären Lamellen gehen an ihren peripheren Enden in eine einschichtige Parenchymlage über, welche der Epidermis anliegt. Diese besteht aus parallelepipedischen ($12\text{--}15\ \mu$ breiten und ebenso hohen, und $13\text{--}34\ \mu$ langen) Zellen. Spaltöffnungen sind darin, wie schon HILDEBRAND (1870, S. 6) für *M. quadrifoliata* angibt, nicht vorhanden, im Gegensatz zu den Stielen der Landblätter, die nach den übereinstimmenden Angaben HILDEBRANDS und RUSSOWS Spaltöffnungen besitzen.

Der Bau des Blattstiels ist auch in der stark verdickten Partie an der Blattbasis derselbe. Die Anschwellung wird lediglich durch eine stärkere Ausbildung der erwähnten Lufträume resp. der dazwischen ausgespannten Parenchymlamellen hervorgerufen (Fig. 3). Während diese, in radialer Richtung gemessen, in den unverdickten Partien des Stieles $0,5\text{--}0,6\text{ mm}$ hoch sind, weisen sie in der aufgetriebenen Partie die doppelte Höhe von 1 mm auf. Da die Volumzunahme des Stieles fast ausschließlich auf der Vergrößerung der Interzellularen beruht, wird der Auftrieb und damit die Schwimmfähigkeit des Blattes bedeutend erhöht.

Die **Blattspreite** zeigt ebenfalls alle Charaktere, welche für Schwimmblätter anderer *Marsilia*-Arten beschrieben worden sind. Am Querschnitt (Fig. 4) fällt, wie bei Stiel und Rhizom, die starke Entwicklung der Luftkammern auf, die fast die ganze untere Hälfte der Blattdicke — von $0,58\text{ mm}$ etwa $0,22\text{ mm}$ — einnehmen. Wie im Stiel, so legt sich auch in der Spreite das Gewebe der großen Lamellen in einer einzigen Schicht der Epidermis an. Die obere Partie des Blattgewebes besteht aus einer Lage langer Palissadenzellen, unter welchen Sammel- und Schwammparenchymzellen liegen.

Auch die Ausbildung der Epidermis zeigt aufs schlagendste, daß wir es mit einem Schwimmblatte zu tun haben. Spaltöffnungen finden sich nämlich ausschließlich auf der Oberseite, und zwar ca. 400 pro qmm. Ihre Schließzellen liegen in der Ebene der übrigen Epidermiszellen, wie dies HILDEBRAND (1870 S. 6 und Fig. 5) für die Wasserblätter von *M. quadrifoliata* angibt. In Übereinstimmung mit der Angabe dieses Forschers finden sich auch bei der neukaledonischen Form auf der Unterseite des Blattes keine oder nur ganz vereinzelt und dann schwach entwickelte Stomata. Die Epidermiszellen selbst sind auf der Oberseite

annähernd isodiametrisch mit schwach gewellten Seitenwänden. Diejenigen der Unterseite kommen in zwei Modifikationen vor. An den nicht braun gefärbten Stellen, welche im allgemeinen genau unter den Blattnerven liegen, sind die Epidermiszellen gleich groß wie diejenigen der Oberseite und unterscheiden sich auch in ihrer Gestalt nicht wesentlich von diesen, außer vielleicht durch eine etwas stärkere Wellung der Seitenwände.

In den **Intercostalstreifen** der Blattunterseite, die vorwiegend in den von den Nerven freigelassenen Maschen der Spreite sichtbar sind, haben die Epidermiszellen eine andere Form und erzeugen dank der braunroten Färbung ihrer Membranen die von bloßem Auge sichtbare Streifung der Unterseite. Eine solche wurde schon von METTENIUS (1865 S. 310 f.) beobachtet, und zwar an *M. mutica*, sowie an einer neugranadischen Art, die er deshalb *striata* nannte (nach AL. BRAUN = *M. deflexa*). Er stellte fest, daß den Intercostalstreifen Spaltöffnungen fehlen, und daß sie aus geraden, etwas verlängerten Epidermiszellen gebildet werden, während die anstoßenden Epidermispartien aus Zellen mit gewellten Seitenwänden bestehen und öfters mit Spaltöffnungen versehen sind. METTENIUS war der Ansicht, daß diese Streifung für bestimmte Arten charakteristisch sei, aber AL. BRAUN (1870, S. 672 f.) wies nach, daß sie allen Schwimmlättern der *Marsilien* zukomme; er hat sie bei nicht weniger als 18 Spezies beobachtet.

Immerhin ist die Ausbildung dieser Streifen nicht bei allen Arten dieselbe. So gibt AL. BRAUN für die von ihm untersuchten Spezies an, daß die Streifen aus 3—5 Zellreihen bestehen, was ich an dem von diesem Autor gesammelten Material von *M. quadrifoliata* bestätigen konnte. Entsprechend ihrer größeren Breite (vgl. S. 112) bestehen dagegen die schmalsten Streifen der neukaledonischen Form aus 7, die breitesten aus 14—16 Zellreihen. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß bei dieser Form auch die Nerven bedeutend weiter voneinander entfernt sind als bei *M. quadrifoliata*.

Wie BRAUN für die Schwimmlätter der von ihm untersuchten *Marsilia*-Arten angibt, sind auch bei vorliegender Form die Epidermiszellen der Intercostalstreifen kleiner als die normal ausgebildeten und besitzen gerade oder kaum gewellte Seitenwände. (Fig. 5.) Die Membranen scheinen etwas dicker zu sein als bei den übrigen Epidermiszellen. Damit hängt wohl auch die schon von METTENIUS (l. c.) beobachtete Tatsache zusammen, daß die Streifen, allerdings nur an getrocknetem Material, über die Blattunterseite etwas hervorragen; in turgeszenten Blättern ist dies nicht der Fall (Fig. 4 bei i).

Die braune Färbung der Membranen in den Intercostalstreifen ist offenbar auf Derivate des Gerbstoffs zurückzuführen, der in sehr beträchtlicher Menge im Innern der Intercostalzellen enthalten ist.

Eisenchlorid in Äther gelöst färbt den Zellinhalt grünschwarz, während die Membranen gelbbraun bleiben. Auch durch eine wässrige Kaliumbichromat-Lösung wird nur der Zellinhalt rotbraun gefärbt. Bei der Behandlung mit 5proz. Kalilauge färben sich dagegen die Membranen intensiv kupferrot, der Inhalt wird rotbraun. Ebenso färbt Chlorzinkjod Membranen und Inhalt braunrot; Osmiumsäure schwärzt sie. Die normal ausgebildeten Epidermiszellen werden durch diese Lösungen gar nicht oder nur schwach gefärbt.

Wir müssen also annehmen, daß der von AL. BRAUN (1870, S. 672) in den lebenden Zellen der Intercostalstreifen beobachtete homogen flüssige Inhalt zu einem guten Teil aus Gerbstoffen besteht. Aus diesen gehen offenbar auch die die Membranen braunrot färbenden Substanzen hervor, welche wohl mit den als Phlobaphenen bezeichneten Rindenfarbstoffen der Bäume identisch sind. Da diese Phlobaphene mit den Gerbstoffen zwar verwandt, aber doch von ihnen verschieden sind (vgl. CZAPEK 1905, S. 570), ist es nicht auffallend, daß sie nur bei einem Teil der Gerbstoffreaktionen Färbungen geben.

Außer dem allen Intercostalzellen eigenen Gehalt an Gerbstoffen zeigen einzelne derselben einen deutlich körnigen Inhalt. Die Behandlung mit Jod-Jodkaliumlösung ergibt, daß diese Zellen mit großen Stärkekörnern vollgepfropft sind (Fig. 5 bei st), ein auffallender Befund an Epidermiszellen! Die Art der Verteilung dieser vereinzelter stärkehaltigen Zellen gleicht aber so auffallend der Verteilung der Spaltöffnungen, daß wir wohl nicht fehlgehen, wenn wir diese stärkehaltigen Zellen als Spaltöffnungsmutterzellen auffassen, die nicht zur Bildung der Schließzellen geschritten sind. Die auffallende Tatsache, daß man solche stärkehaltige Zellen nur in den Intercostalstreifen findet, in den benachbarten farblosen Epidermispartien dagegen nicht, weist uns nun den Weg zu einer befriedigenden Auffassung von der Bedeutung der Intercostalstreifen.

METTENIUS (1865, S. 311) hat nämlich schon beobachtet, daß die neben den Interstitialstreifen liegenden Epidermispartien Spaltöffnungen tragen. AL. BRAUN (1870, S. 672) hat diese Angabe bei *M. deflexa* resp. *striata* nicht bestätigen können; dagegen fand ich an dem neukaledonischen Material wenigstens vereinzelte Stomata zwischen den Intercostalstreifen.

Ziehen wir ferner in Betracht, daß an jungen, unausgewachsenen Blättern unserer *Marsilia*, deren Teilblättchen kaum 1 cm lang sind, die Intercostalstreifen weder makro- noch mikroskopisch unterschieden werden können, indem alle Epidermiszellen gleich gefärbt und in gleicher Weise mit geraden Seitenwänden versehen sind, so kommen wir zu dem Schlusse, daß in den Intercostalstreifen die Differenzierung der Epidermis nicht so weit fortschreitet, wie in den daneben liegenden farblosen Partien. Damit hängt wohl auch der größere Gehalt der Interstitialzellen an organischer Substanz zusammen, der sogar an getrocknetem Material deutlich hervortritt.

Wir haben demnach die Intercostalstreifen der Schwimmblyer von *Marsilia* als Partien aufzufassen, in welchen die Epidermis ihre weitere Differenzierung vorzeitig eingestellt hat, so daß sie auch noch im ausgewachsenen Blatt eine Anzahl embryonaler Eigenschaften beibehält. Aus der Kleinheit ihrer Zellen muß ferner geschlossen werden, daß sich diese 1—2mal mehr geteilt haben als die normalen Epidermiszellen. Es sind jedoch keinerlei Anzeichen dafür vorhanden, daß die Zellen der Intercostalstreifen auch im ausgewachsenen Blatt noch eine besonders große Teilungsfähigkeit beibehalten haben.

Die zwischen den Intercostalstreifen liegenden Epidermispartien dagegen zeigen eine in jeder Hinsicht vollständige Differenzierung, nämlich die für diese Gewebeart typische Wellung der Seitenwände und Armut an plasmatischer Substanz. Wenn stärkehaltige Spaltöffnungsmutterzellen vorhanden gewesen wären, so haben sie sich zu (allerdings funktionslosen) Schließzellen differenziert.

Daß sich die Unterschiede in der Epidermisdifferenzierung in Form von Längsstreifen geltend machen, wobei die differenzierten Partien den Nerven zunächst liegen und die embryonalen Intercostalstreifen dem Abstand der Nerven entsprechend schmaler oder breiter ausgebildet sind (vgl. S. 112), hängt offenbar mit Verschiedenheiten in der Intensität des Stoffverkehrs zusammen. Man wird hierbei in erster Linie an ungenügende Ernährung der Zellen des Interstitialstreifens durch die Nerven denken müssen. Sollte es sich herausstellen, daß die Streifen erst entstehen, wenn das Blatt die Wasseroberfläche erreicht hat, so ließe sich der Vorgang etwa folgendermaßen erklären. Da die von Luft umspülte Blattoberseite lebhaft transpiriert, wird der die Gefäßbündel passierende Transpirationsstrom die Gewebe der Blattunterseite und besonders die von den Nerven weit entfernten und durch lakunöses Gewebe von ihnen getrennten Epidermiszellen kaum berühren, was für diese

geringe Ernährung und deshalb die Hemmung ihrer Differenzierung zur Folge hat.

Jedenfalls gehört die Bildung der Intercostalstreifen zu den zahlreichen Fällen von Hemmungsbildungen oder Hypoplasien, wie solche als Folgen submerser Lebensweise schon wiederholt beobachtet worden sind (vgl. KÜSTER 1903 S. 45 ff.). Und zwar geht aus der Kleinheit und der größeren Zahl der Intercostalzellen hervor, daß sich diese Bildung speziell den von KÜSTER auf S. 27 erwähnten Fällen anschließt, in denen sich die Zellen vor Erreichung der normalen Größe wieder teilen. Von besonderem Interesse ist bei unserer *Marsilia* die, wie ich glaube, bisher noch nicht beobachtete strenge Lokalisation der Hemmung, während sonst einer solchen alle Zellen eines bestimmten Gewebes unterworfen sind. In Übereinstimmung mit KÜSTER (1903 S. 33), der die Hypoplasien in der Mehrzahl der Fälle trotz verschiedenster Ätiologie als Folgen von Ernährungsstörungen auffaßt, betrachte ich auch diese lokale Hemmungsbildung als Folge lokal ungenügender Ernährung.

Ob das Vorhandensein der gerbstoffreichen Zellenzüge auf der vom Wasser bespülten Blattunterseite eine biologische Bedeutung habe, scheint mir mehr als zweifelhaft zu sein. Denn ob man den Gerbstoffgehalt als Schutz gegen Infektion oder gegen Tierfraß auffaßt, so ist nicht recht verständlich, weshalb nur einzelne Streifen mit diesem Schutzmittel versehen werden, andere denselben Angriffen ausgesetzte Partien dagegen nicht.

Ich behalte mir vor, die Entstehungsweise der Intercostalstreifen bei den *Marsilien* experimentell zu untersuchen und womöglich auch die Identität der mit Schwimmblasen versehenen neukaledonischen Wasserform an fruktifizierenden Exemplaren festzustellen.

Zusammenfassung:

1. Die Ausbildung der Schwimmblasen beruht auf einer Vergrößerung der auch in den übrigen Partien des Blattstiels vorhandenen, radiär angeordneten Luftkammern.

2. Die Intercostalstreifen bestehen aus kleinen gerbstoffreichen, geradwandigen, auf embryonaler Stufe stehengebliebenen Epidermiszellen. Diese Hemmungsbildung oder Hypoplasie ist offenbar eine Folge lokal ungenügender Ernährung.

3. Die Braunfärbung der Intercostalstreifen beruht auf

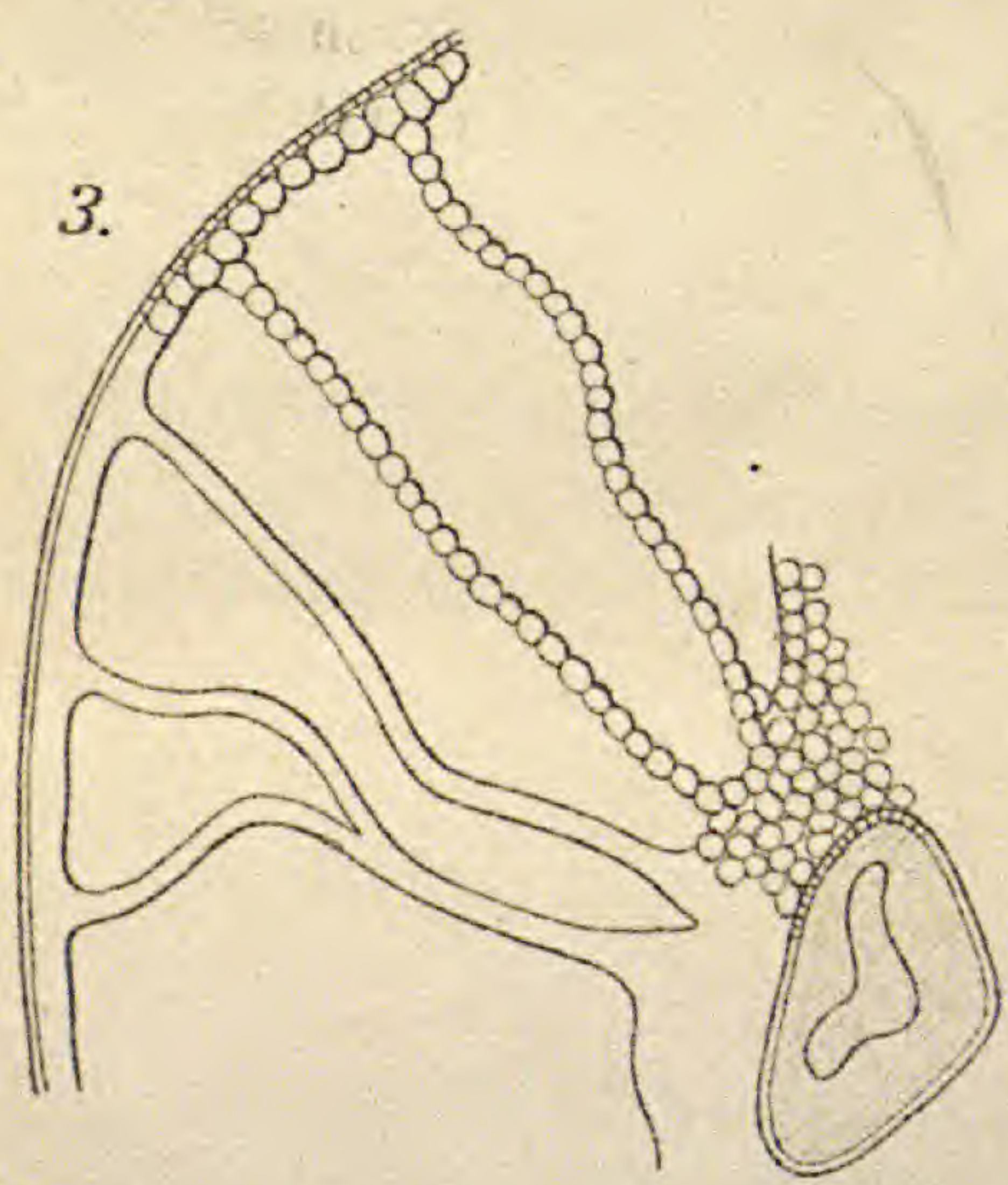
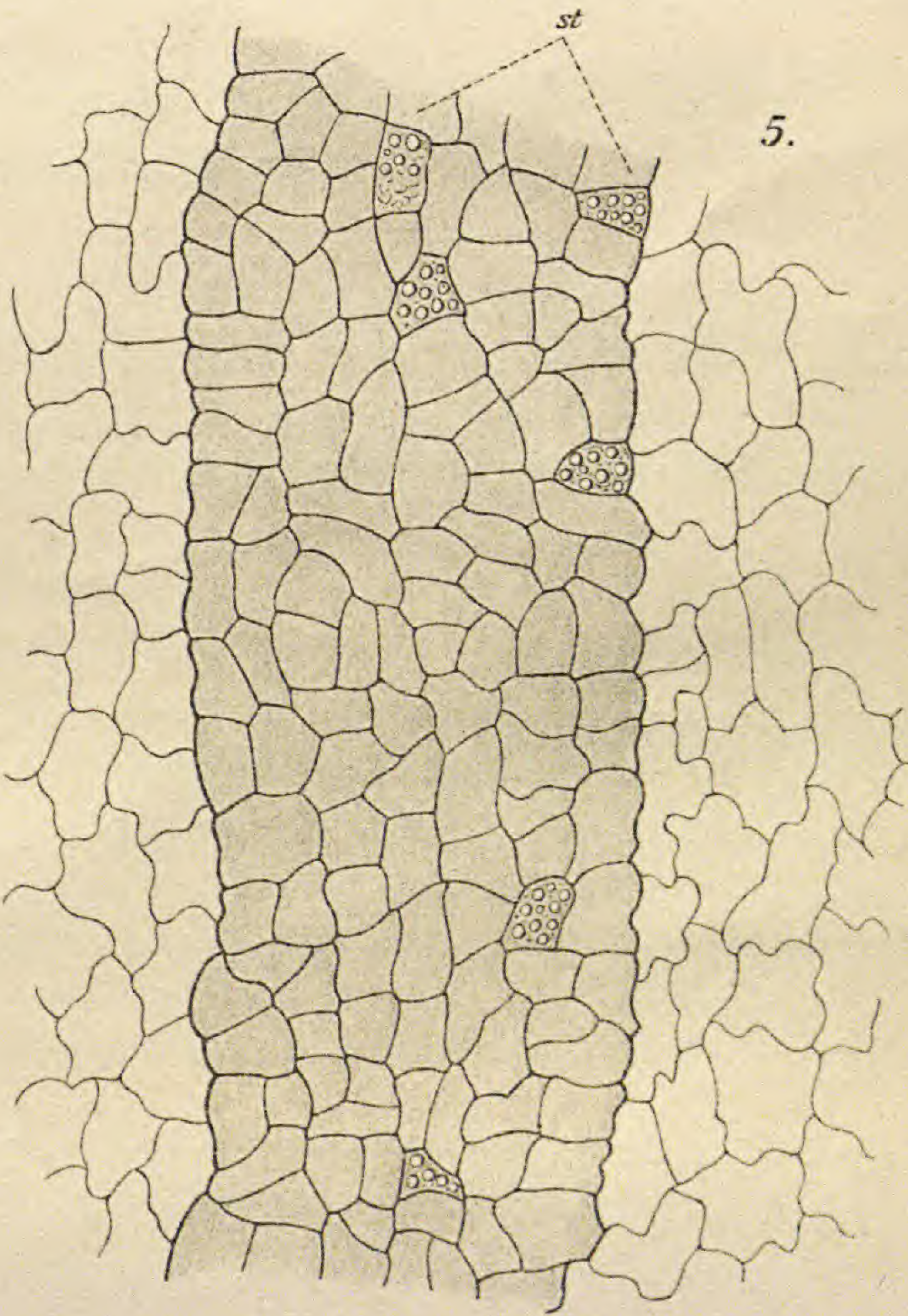
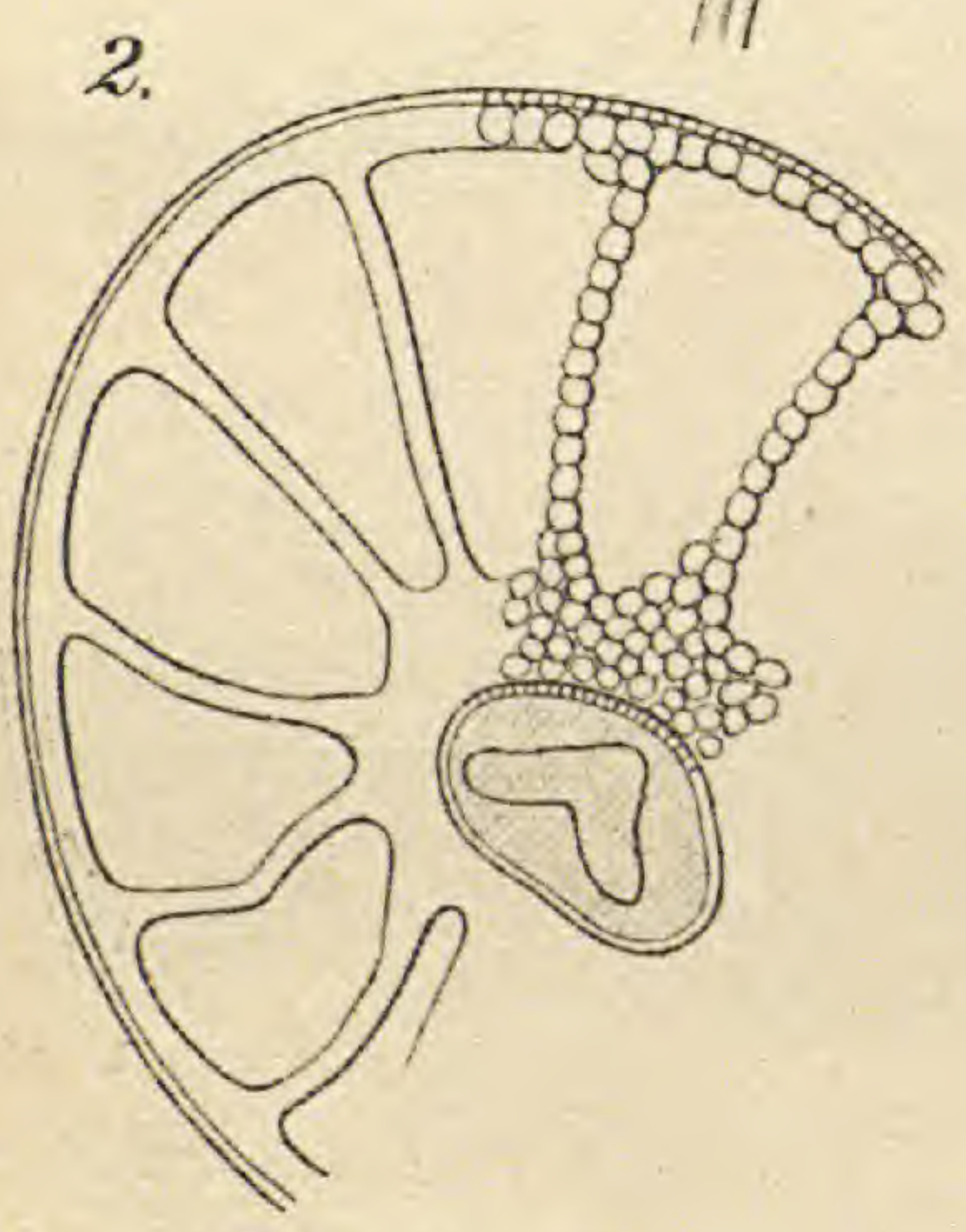
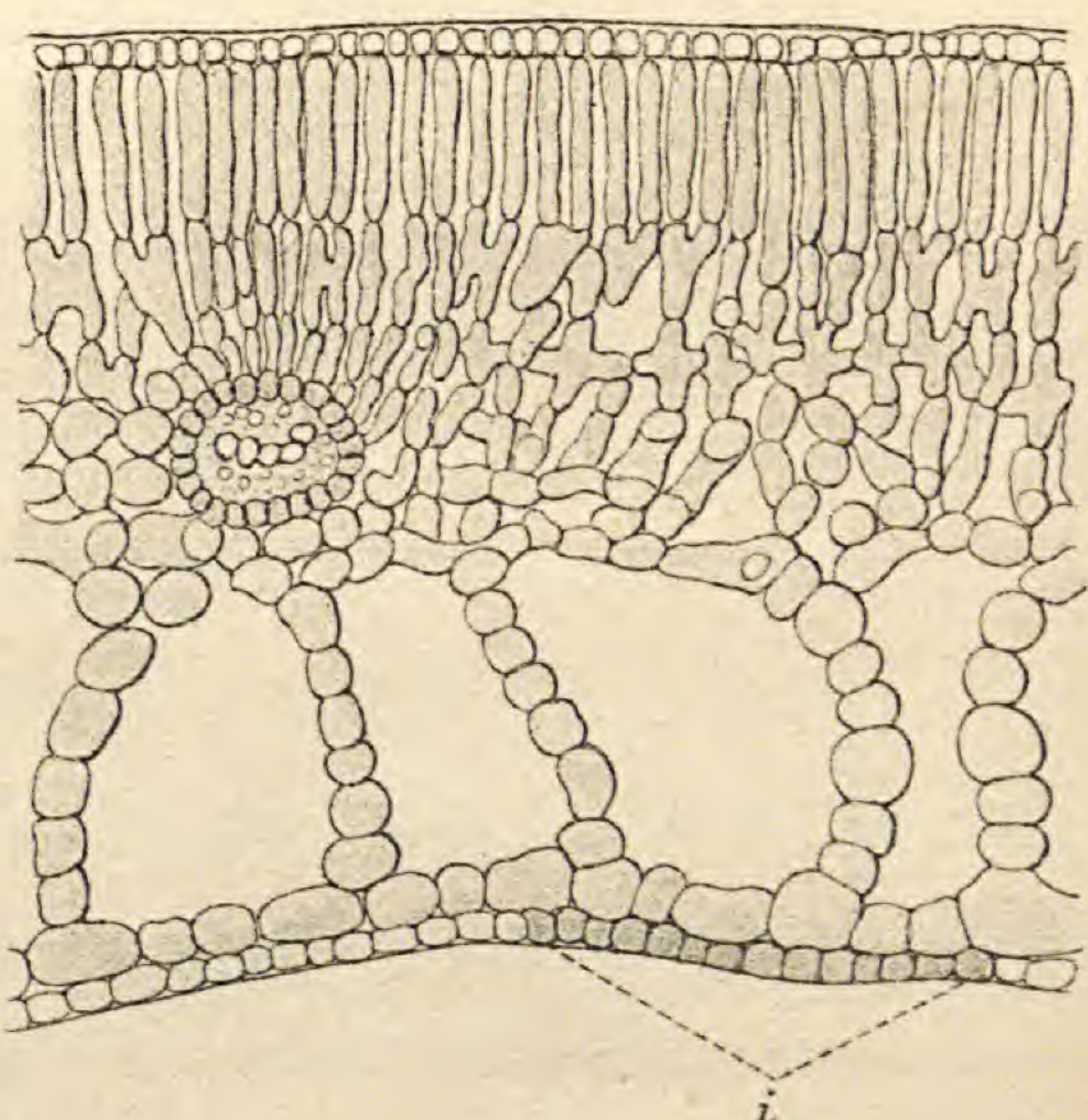
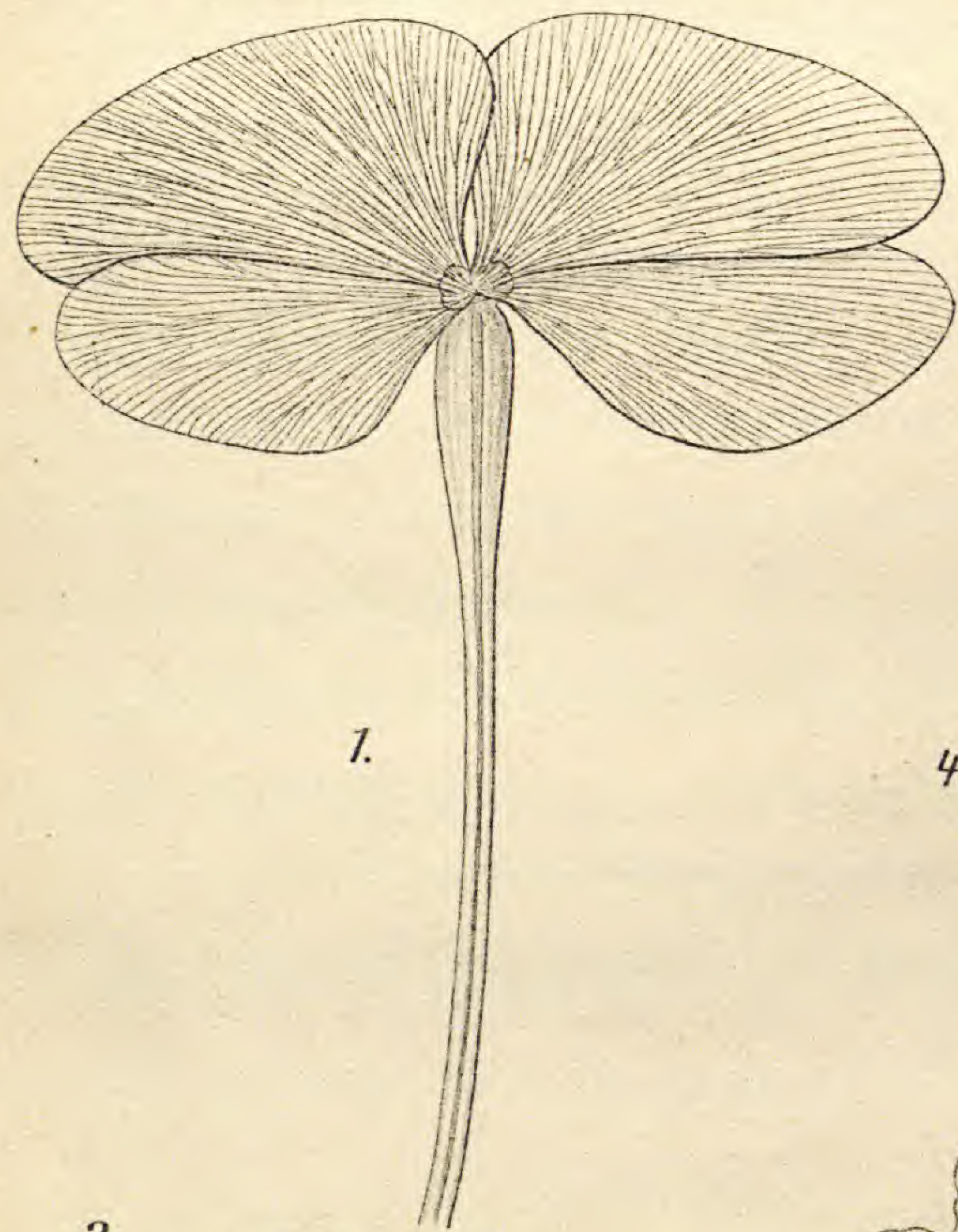
der Einlagerung von Gerbstoffderivaten in die Zellmembranen, in welchen die Gerbstoffe offenbar in Phlobaphene oder diesen ähnliche Stoffe umgewandelt worden sind.

Literaturverzeichnis.

1863. BRAUN, AL., Die Marsiliaceen-Gattungen *Marsilia* und *Pilularia*. Monatsberichte d. k. preuß. Ak. d. W. Berlin 1863. S. 413 ff.
1870. BRAUN, AL., Neuere Untersuchungen über die Gattungen *Marsilia* und *Pilularia*. Ebenda 1870. S. 653 ff.
1886. COSTANTIN, M. J., Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. Annales d. Sc. Nat. Bot. 7. Sér. 3. Bd. S. 94 ff.
1905. CZAPEK, F., Biochemie der Pflanzen. II. Bd. G. FISCHER, Jena.
1870. HILDEBRAND, F., Über die Schwimmlätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen. Botan. Zeitung, Jahrg. 28, S. 1 ff.
1903. KÜSTER, E., Pathologische Pflanzenanatomie. G. FISCHER, Jena.
1865. METTENIUS, G. H. in: Triana et Planchon, Prodrum Florae Novogranatensis. Annales d. Sc. Nat. Bot. 5. Sér. 3. Bd. S. 310 (*Marsilia* nach AL. BRAUN 1870 S. 671 durch METTENIUS bearbeitet).
1873. RUSSOW, E., Vergleichende Untersuchungen betr. die Histologie d. vegetat. u. sporenbildenden Organe usw. der Leitbündel-Kryptogamen usw. Mémoires Acad. imp. d. Sc. St. Pétersbourg. 7. Serie. Bd. 19. S. 1 ff.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

- Fig. 1. Schwimmlatt der neukaledonischen Wasserform von *Marsilia* mit Schwimmlase. Blatt aus dem VIEILLARDSchen Material mit 50proz. Acid. lactic. aufgekocht. Natürl. GröÙe.
- Fig. 2. Blattstiel-Querschnitt durch die unverdickte Partie. Vergr. 28.
- Fig. 3. Querschnitt durch die Schwimmlase. Vergr. 28.
- Fig. 4. Querschnitt durch das Blatt; die auf der Oberseite befindlichen Spaltöffnungen sind nicht eingezeichnet; i = Querschnitt durch einen Intercostalstreifen. Vergr. 83.
- Fig. 5. Intercostalstreifen mit anstoßender normaler Epidermis. st = stärkehaltige Zellen. Vergr. 200.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Senn Gustav

Artikel/Article: [Schwimmblase und Intercostalstreifen einer neukaledonischen Wasserform von Marsilia 111-119](#)