

Über die knöllchenartigen Niederblätter an dem Rhizom von *Marsilia hirsuta* A. Br. und ihre Beziehung zu den Primär- und Folgeblättern.

Von H. Glück, Heidelberg.
Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Niederblattbildungen sind morphologisch zu betrachten als Hemmungsbildungen von Laubblättern, die einem ganzen Laubblatt oder auch einem Teil eines solchen entsprechen können¹⁾. Sowohl die komparative als auch die ontogenetische Untersuchungsmethode führt zu ein und demselben Resultat. Ganz abgesehen davon aber kann man auch, wie zum ersten Male K. v. Goebel gezeigt hat, den experimentellen Nachweis führen, daß die Niederblätter Hemmungsbildungen von Laubblättern sein müssen. Die Ausläufer an der Keimpflanze von *Circaea* bilden Laubblätter, wenn sie oberirdisch bleiben; und schuppenartige Niederblätter, wenn sie in den Boden eindringen²⁾. Schneidet man im Herbst beblätterte Laubtriebe ab und behandelt man sie als Stecklinge, so wandeln sie sich direkt in Ausläufer mit Niederblättern um³⁾. Außerdem aber kann man auch Knospen, die sich unter normalen Verhältnissen zu Ausläufern entwickelt hätten, veranlassen, sich direkt in Laubtriebe umzuwandeln, wenn man die nach oben gerichtete Hauptachse abschneidet. K. v. Goebel gelangt schließlich zu dem Resultat, daß bei *Circaea* die Ausbildung der Laubblätter resp. Niederblätter allein von der verschiedenartigen Zufuhr organischer Stoffe abhängt⁴⁾. Ganz analoge Verhältnisse konnte K. v. Goebel bei *Prunus Padus* konstatieren. Wenn man Laubtriebe entgipfelt oder entlaubt, so werden die in der Anlage stehenden Knospenschuppen veranlaßt, die

1) H. Glück, Blatt- und blütenmorphologische Studien, Jena 1919, p. 280 ff. Außerdem siehe auch K. von Goebels Organographie, 1. Aufl., p. 574 f. und Botan. Zeitung, p. 794.

2) K. von Goebel, Organographie, 1. Aufl., p. 220.

3) K. von Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, p. 103.

4) K. von Goebel, Experimentelle Morphologie, 1908, p. 705.

zugehörige Blattfläche zu entwickeln, was sie sonst bei normaler Entwicklung nicht getan hätten¹⁾.

Ein besonderes interessantes Beispiel für die innige Beziehung, die Niederblätter und Laubblätter zueinander haben und deren Abhängigkeit von äußeren Standortsbedingungen stellt

Marsilia hirsuta A. Br.

dar. Ich habe diese Art schon vor mehreren Jahren als „*M. pubescens*“ aus dem Botanischen Garten in Montpellier bezogen durch Herrn Prof. Flahault. Doch konnte ich bald feststellen, besonders durch die Existenz der kleinen „Rhizomknöllchen“, daß *M. hirsuta* A. Br. vorliegt²⁾. Meines Wissens ist das die einzige Art in der Gattung, die durch solche „Knöllchen“ ausgezeichnet ist. Schon Alexander Braun³⁾ tut derselben Erwähnung. Außerdem aber habe ich früher schon gezeigt, daß *Marsilia hirsuta* wohl die einzige Art ist, die eine wohlausgebildete Wasserblattform bildet, wenn man die Pflanze bei 70—170 cm Tiefe unter Wasser kultiviert. Diese Wasserblattform, die ich als *M. hirsuta forma submersa* beschrieben und abgebildet habe⁴⁾, besteht aus horizontal verlaufenden Stengeln, die in zahlreiche Internodien sich differenzieren, und die die untergetauchten Wasserblätter tragen. Die typischen Wasserblätter bestehen aus einer rundlichen oder auch ovalen Blattfläche, die einem längeren Stiel ansitzen; außerdem aber erzeugen solche Ausläufer auch viele Übergangsblätter, die sich von den typischen Wasserblättern dadurch unterscheiden, daß sie eine zwei-, eine drei- oder auch vierlappige Blattfläche besitzen. Die ungeteilten Wasserblätter sind aber identisch mit Primärblättern, die in genau der gleichen Form auch der Keimling erzeugt. Derartige Keimlinge mit löffelförmigen Primärblättern hat auch Alex. Braun beschrieben und abgebildet⁵⁾. Abgesehen von der Wasserblattform bildet *M. hirsuta* aber auch noch eine Schwimmblattform, die durch langgestielte Schwimmblätter sich auszeichnet⁶⁾; es ist das eine Form, die wohl alle *Marsilia*-Arten überhaupt zu bilden vermögen. Vergleichen wir nun die Wasserblattform und die Schwimmblattform mit der Landform, so fällt uns zunächst auf, daß beide langgestreckte Rhizome und lange Internodien aufweisen, aber niemals „Knöllchen“ bilden; die Landform jedoch bildet kurze Rhizome, ent-

1) K. v. Goebel, Organographie, 1. Auf., p. 577 und Bot. Zeitung 1880, p. 775.

2) H. Glück, Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. III, p. 480 mit Fig. 82, in der auch die Knöllchen zu sehen sind.

3) Monatsber. der Berliner Akademie 1872, p. 651.

4) H. Glück, l. c. Bd. III, p. 482, Taf. V, Fig. 31 und Taf. VI, Fig. 32.

5) Alexander Braun, l. c. Monatsber. Berliner Akademie 1872, p. 643.

6) H. Glück, Wasser- u. Sumpfgewächse, Bd. III, p. 482 u. 483 (die Tabelle).

sprechend reduzierte Internodien und stets die besagten unterirdischen „Knöllchen“. Meine Vermutung, es möchten sowohl bei der Wasserform als auch bei der Schwimmblattform die „Rhizomknöllchen“ durch Laubblätter ersetzt sein, hat sich als richtig bestätigt. Ich habe solche Versuche zu wiederholten Malen immer mit dem gleichen Resultat angestellt: Auf dem Lande bildet die Pflanze kurze Rhizome von 5—20 cm Länge, kurze Internodien von 2—28 mm Länge und seitliche Auszweigungen von nur wenigen Millimetern Länge, an denen die Laubblätter rückgebildet sind auf Niederblätter von knöllchenartigem Aussehen. Im 20 cm tiefen oder auch noch tieferem Wasser bildet die Pflanze langgestreckte Rhizome, die bei der Schwimmblattform 46—136 cm lang sein können, während die Internodien eine Länge von 5—70 mm haben; bei der Wasserblattform sind die Rhizome 9—30 cm lang und die Internodien 2—20 mm. Bei beiden Formen kommen niemals „Knöllchen“ zum Vorschein, sondern nur Schwimmblätter resp. Wasserblätter. Man hat es also hier ganz in der Hand, ob man die Pflanze veranlassen will, Blätter zu entwickeln in Form von Wasserblättern oder Schwimmblättern oder ob man sie veranlassen will, knöllchenförmige Niederblätter zu bilden und Luftblätter.

Noch muß ich besonders hervorheben, daß die Bildung der knöllchenartigen Niederblätter Hand in Hand geht mit der Bildung der Früchte. Während die Landform normalerweise fruktifiziert, ist die Wasserblattform und die Schwimmblattform stets steril. Ähnlich verhalten sich ja eine recht beträchtliche Anzahl von Wasser- und Sumpfgewächsen, die ich früher eingehend behandelt habe¹⁾. Über das Verhältnis vegetativer und fruktifikativer Organe zueinander und ihre Abhängigkeit von bestimmten Faktoren vergleiche man auch das bei Goebel²⁾ Mitgeteilte. Betrachten wir jetzt die

knöllchenförmigen Niederblätter

noch etwas näher. Dieselben treten nur dann auf, wenn *Marsilia hirsuta* entweder als Landpflanze oder doch nur in wenige Zentimeter tiefem Wasser kultiviert wird.

Die „Knöllchen“ sind vorwiegend kugelig (Fig. 1 *V*, *VI*) seltener leicht konisch, so die zwei unteren „Knöllchen“ in Fig. 1 *V*. Die „Knöllchen“ können isoliert am Rhizom auftreten (*K* in Fig. 1 *II* u. 2 *I*); sie können aber auch zu zwei bis mehreren miteinander verschmolzen sein und kleine Seitenästchen bilden; wie das in Fig. 1 *I—V* zu sehen

1) H. Glück, Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. I und III.

2) K. von Goebel, Experimentelle Morphologie, p. 114 ff.

ist. Solche Seitenästchen sind im Umriß rundlich oder rhombisch und können eine variable Zahl von kleinen kugeligen „Knöllchen“ tragen. Häufig treten die „Knöllchen“ so massenhaft an kleinen, kurzen Seitenästchen auf, daß die Rhizome ein fast korallenartiges Aussehen annehmen infolge der vielen kleinen traubigen Seitenästchen. Die Oberseite dieser „Knöllchen“ ist mehr oder minder dicht besetzt mit kleinen lanzettlichen

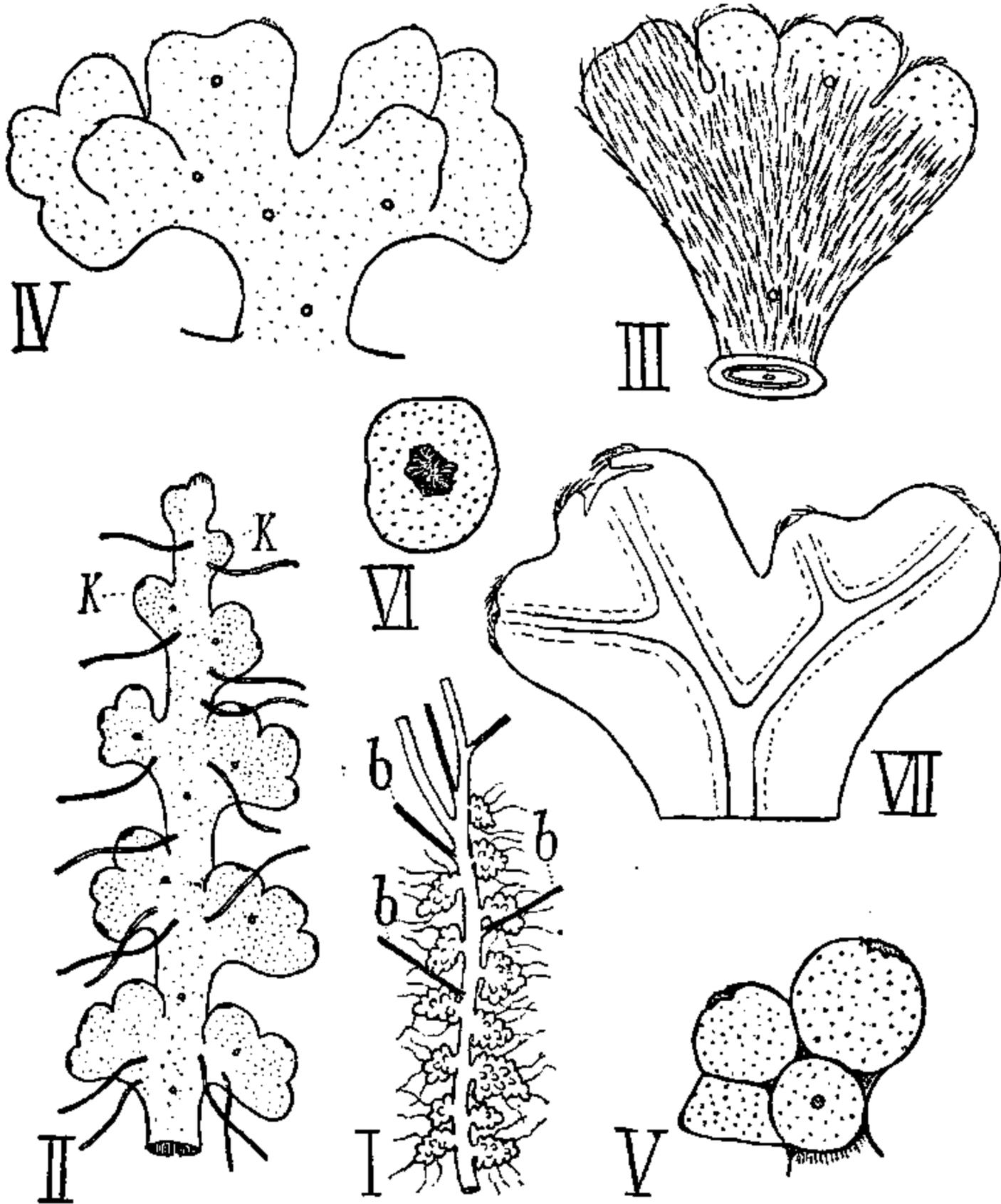


Fig. 1.

I Ein Rhizomstück von *Marsilia hirsuta* besetzt mit den seitlichen korallenähnlichen Auszweigungen, bestehend aus den knollenförmigen Niederblättern. Bei *b* sind die Ansatzstellen der alten Laubblätter zu sehen, außerdem viele feine Adventivwurzeln. Nat. Gr.

II Rhizomspitze einer Pflanze während des Winters, von der Unterseite betrachtet. Die Achse und die kleinen Seitenästchen sind weiß und hart. Außerdem sind mehrere Wurzeln und von einigen die Ansatzstellen zu sehen. Die Schuppenhaare sind verschwunden. 4× vergr.

und braunen Schuppenhaaren, die jedoch vergänglich sind und leicht abfallen, so daß die weißliche Oberfläche noch mit vielen kleinen punktähnlichen Narben besetzt erscheint (so in Fig. 1 II—V). An dem Scheitel sind die „Knöllchen“ meist mit einem kleinen Punkt versehen, der oft nur eine kleine dunkle Stelle andeutet, oft aber auch einem kleinen Grübchen entspricht, begrenzt von einigen schuppenähnlichen Vorwölbungen. Diese letzteren sind aber nichts anderes als die noch erhaltenen Reste einer Spreitenanlage. Nun entsteht die Frage, ob man die „Rhizomknöllchen“ als Blatt- oder Sproßgebilde auffassen soll? Ich muß dieselben für metamorphe Blattgebilde erklären¹⁾, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Sahen wir, daß die „Knöllchen“ bei Wasserblattformen und Schwimmblattformen gänzlich verschwinden zugunsten der Laubblätter.

2. Zeigen diese „Knöllchen“ an den Seitenästchen des Rhizoms eine zweizeilige Anordnung, die freilich an größeren Seitenästchen oft undeutlich wird, so daß kleine traubige Gebilde entstehen. Die Laubblätter an dem Rhizom von *Marsilia* zeigen aber auch eine zweizeilige Anordnung.

3. Zeigen diese „Knöllchen“ viele Übergänge zu den Laubblättern (Fig. 2) und kommen da verschiedene Modifikationen in Betracht:

1. Gibt es Übergänge, die eine zylindrische oder auch spindelförmige Gestalt besitzen und nach oben zugespitzt sind. Die Spitze selbst ist stets dunkel und zeigt eine minimale spiralige Einrollung; im übrigen jedoch sind diese Übergänge harte, weißliche Gebilde, die auf der Oberseite ebenfalls mit vergänglichen Schuppenhaaren besetzt sind. Die schwach eingerollte Spitze entspricht offenbar der stets in der Jugend eingerollten Blattspitze (Fig. 2 IV—VI).

III Ein kleines gelapptes Seitenästchen von der Unterseite betrachtet. Die Oberseite ist, abgesehen von der oberen Partie, noch mit lanzettlichen Schuppen besetzt. Die zwei Ringchen deuten die Ansatzstellen von zwei Adventivwurzeln an. 8× vergr.

IV Ein ähnliches Seitenläppchen wie in *III*, aber etwas stärker gelappt. Die Ansatzstellen von 5 Wurzeln sind sichtlich; die Schuppenhaare sind verschwunden. 8× vergr.

V Ein aus vier Knöllchen bestehendes Seitenästchen. Die zwei oberen Knöllchen sind kugelig, die zwei unteren sind konisch, das links unten befindliche ist von der Seite gesehen, das rechts unten befindliche ist von oben gesehen. 15× vergr.

VI Ein isoliertes „Knöllchen“ vom Scheitel gesehen mit einem relativ großen Grübchen, das durch radiär gestellte Haare verschlossen ist. 15× vergr.

VII Ein Längsschnitt durch ein kleines, aus mehreren Knöllchen zusammengesetztes Seitenästchen. Es sind vier „Knöllchen“ der Länge nach durchschnitten, von denen das mittlere auch ein Grübchen aufweist, das beiderseits von einem Spreitenrudiment eingeschlossen ist. 15× vergr.

1) Vgl. auch K. von Goebel, Organographie, 2. Aufl., p. 1005.

2. Gibt es Übergangsbildungen, die kurze, zylindrische Gebilde darstellen, ohne daß die Spitze spiralg eingerollt wäre. Dagegen findet man dann stets ein Büschel von Haaren vor, die sich senkrecht nach unten zu wenden (Fig. 2 a u. b in *II* u. *III*). Ganz ähnliche Haarbildungen treten übrigens an allen jugendlichen Blattanlagen auf, die deutlich eingerollt sind.

3. Gibt es Übergangsbildungen, die habituell den Blättern mit

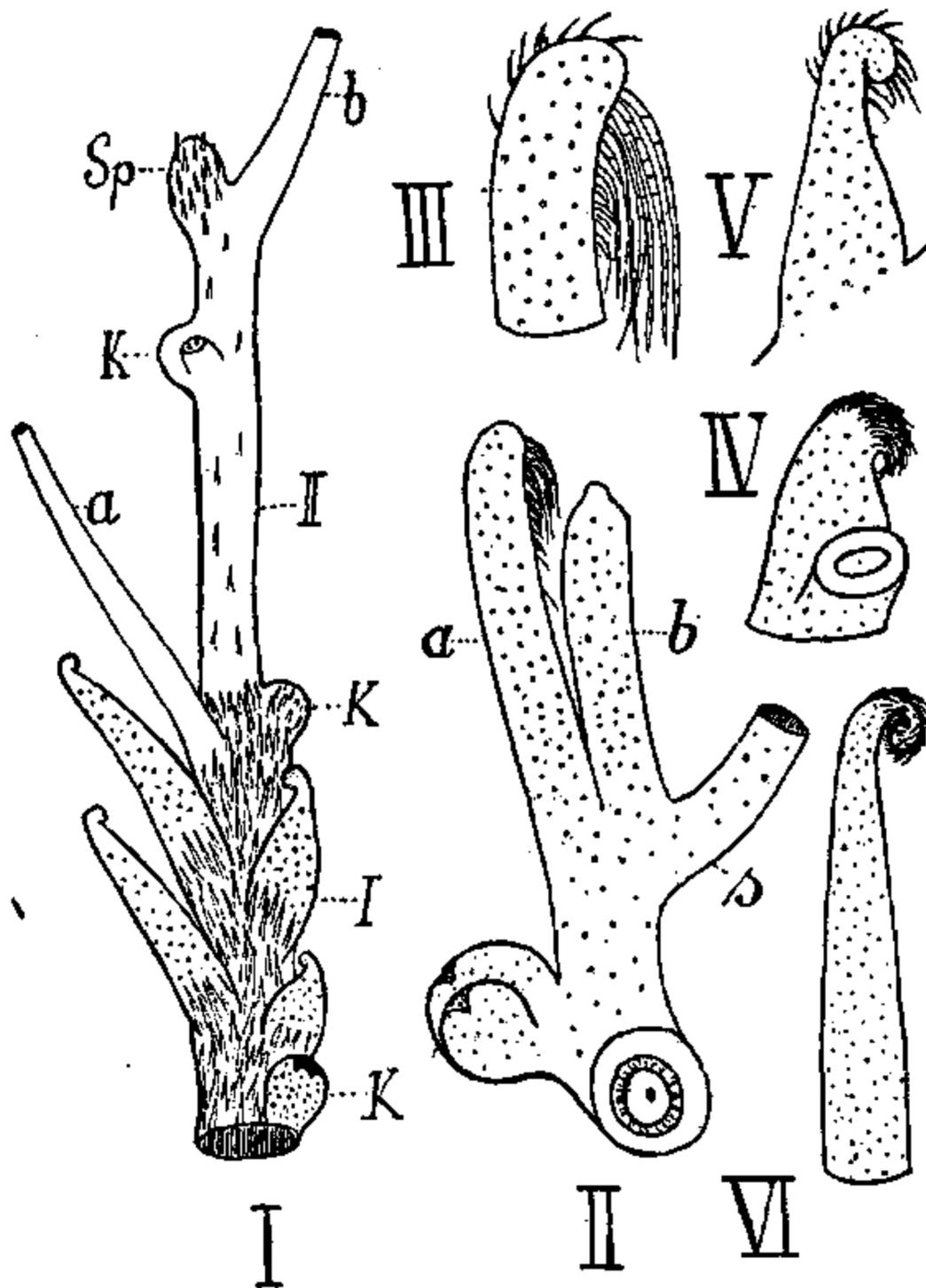


Fig. 2.

I zeigt die Spitze eines jetzt eben (Anfang März) auskeimenden Rhizoms. *I* ist das ruhende, dicht mit Schuppen besetzte und mit Stärke angefüllte Rhizom, das einige Knöllchen (= *K*) und mehrere Übergangsblätter trägt, von denen eines mit *I* bezeichnet ist. *II* ist das neu ausgetriebene Rhizomstück, das bei *K* noch zwei „Knöllchen“ trägt. *Sp* = Stammspitze; *a* und *b* sind die basalen Teile von zwei noch kümmerlichen Laubblättern.

8× vergr.

II zeigt ein Seitenästchen eines Rhizoms, das links unten zwei „Knöllchen“ trägt von normaler Form; außerdem zwei Übergänge (*a* u. *b*) von zylindrischer Gestalt, und ein gewöhnliches Laubblatt, von dem nur die Basis (= *s*) zu sehen ist. 8× vergr.

III zeigt die Spitze eines Übergangsblattes, wie es in *II a, b* dargestellt ist.

15× vergr.

IV, V, VI sind 3 Übergangsblättchen mit mehr oder minder stark spiralg eingerollter Spitze, die auch noch mit einseitwendigen Haaren besetzt ist. 15× vergr.

vierzähliger Spreite gleich sehen, die aber klein und kümmerlich bleiben und im unteren Teil des Blattstiels deutlich anschwellen und weißlich sind, während im übrigen der Blattstiel grün ist.

Diese Argumente dürften schon ausreichend sein, um die Blattnatur der kleinen „Rhizomknöllchen“ von *Marsilia hirsuta* zu beweisen. Wir müssen also diese „Knöllchen“ für die basalen Teile von Laubblättern oder Laubblattanlagen halten, an denen mitunter eine rudimentäre Spreite noch auftreten kann.

Nun könnte man aber noch die Frage aufwerfen, ob die „Rhizomknöllchen“ der Stielbasis der vierzähligen Folgeblätter entsprechen oder der Stielbasis der löffelförmigen Primärblätter. Meiner Ansicht nach entsprechen sie zum Teil der Basis der Primärblätter und zum Teil der Basis der Folgeblätter.

Daß in dem „Knöllchen“ zum Teil die Basis von Primärblättern enthalten sein muß, zeigt folgende Betrachtung: Alle Wasserpflanzen mit zwei Blattformen, Primärblättern und Folgeblättern können diese beiden Formen nicht nur im Wasser, sondern auch auf dem Land entwickeln, wie ich das schon an vielen Beispielen gezeigt habe¹⁾. Da nun bei *M. hirsuta* die Primärblätter als ungeteilte Wasserblätter ganz vorzüglich zur Entwicklung gelangen, und da außerdem bei der Landform von mir noch niemals ungeteilte Primärblätter aufgefunden wurden, auch nicht beim Neuaustreiben der Rhizome²⁾, so muß ich annehmen, daß die „Rhizomknöllchen“ größtenteils den basalen Teilen der Primärblätter entsprechen. Aber auch das Experiment spricht dafür, daß die „Knöllchen“ einer spreitenlosen Stielbasis entsprechen müssen. Wenn man *M. hirsuta* in 70 cm Wassertiefe versenkt oder tiefer, so bleibt die „Knöllchenbildung“ ganz aus und wird ersetzt durch die löffelförmigen Primärblätter. „Knöllchen“ und Primärblätter können sich also stets gegenseitig vertreten.

Daß aber die „Rhizomknöllchen“ zum Teil auch noch der Basis der Folgeblätter entsprechen, zeigt folgende Betrachtung: Schon oben (p. 5) haben wir gesehen, daß die „Knöllchen“ am Ende oft noch ein kleines Grübchen aufweisen, umschlossen von winzigen Schüppchen, welche die Reste der Fiederblattsegmente darstellen. Zweitens aber zeigen uns die vielen zwischen „Knöllchen“ und Folgeblättern vorkommenden Übergänge, daß die „Knöllchen“ zum Teil wenigstens der Stielbasis der Folgeblätter entsprechen müssen. Und schließlich zeigt auch das Experiment, daß die Rhizomknöllchen als Basis der nicht entwickelten Folgeblätter betrachtet werden dürfen. Wenn man die Landform von *M. hirsuta* in 20—50 cm Wassertiefe versetzt, so unterbleibt die „Knöllchenbildung“ und es werden an Stelle der „Knöllchen“ langstielige Folgeblätter (= Schwimmblätter) gebildet. „Knöllchen“ und Folgeblätter können sich also gegenseitig vertreten.

Hinsichtlich des anatomischen Baues der „Knöllchen“ sei noch kurz folgendes erwähnt:

1) H. Glück, Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. I und III.

2) Ich beobachtete die Bildung ungeteilter Primärblätter beim Austreiben der auf dem Land kultivierten Rhizome oft bei *M. strigosa*. Auch bei den im ganz seichten, ca. 10 cm tiefen Wasser austreibenden Rhizomen von *M. quadrifolia* fand ich isolierte langgestielte und ungeteilte Primärblättchen.

Im Querschnitt zeigen die „Rhizomknöllchen“ einen zentralen Gefäßbündelstrang und eine dicke, parenchymatische Rindenzone, die ganz mit Stärke erfüllt ist. Es funktionieren also die „Rhizomknöllchen“, ähnlich wie die fleischigen Niederblätter anderer Pflanzen als Reservestoffbehälter. Die Blattstiele (der Landform) jedoch besitzen einen zentralen Gefäßbündelstrang und eine stattliche Rindenzone, die von einer größeren Anzahl radiär gestellter, ansehnlicher und rechteckiger Luftkanäle durchzogen ist. Desgleichen zeigen aber auch die jungen Rhizomteile, welche kleine Seitenäste mit „Knöllchen“ tragen, im Querschnitt eine gleichmäßige parenchymatische Stammrinde, dicht mit Stärke erfüllt; während die langgestreckten Rhizome der Wasser- und Schwimmblattform ebenfalls eine mächtige Rindenzone besitzen, die kreisförmig angeordnete Luftkanäle umschließt. Letztere sind jedoch beträchtlich kleiner als die Luftkanäle in den Blattstielen, so daß außerhalb der kreisförmig gestellten Luftkanäle eine immer noch relativ dicke Stammrinde sichtbar ist.

Fassen wir das Mitgeteilte nochmals kurz zusammen, so ergibt sich: *Marsilia hirsuta* A. Br. ist unter allen bekannten Marsiliaceen bis jetzt die einzige Art, die kleine, kugelige Niederblätter am Rhizom bildet. Diese Niederblättchen entstehen jedoch nur bei der Landform, aber nie bei der Schwimmblattform oder Wasserblattform. Die Niederblättchen können isoliert am Rhizom auftreten, häufiger jedoch sind sie auf kleine Seitenästchen von traubiger Form lokalisiert, die dem Rhizom ein korallenartiges Aussehen verleihen. Die Niederblättchen sind meist kugelig, seltener konisch oder nach oben zugespitzt und am Ende ohne oder mit einem Grübchen versehen, das von schuppigen Gebilden, den Resten einer Spreite, umgeben sein kann. Morphologisch entsprechen die Niederblätter der Basis eines Blattstiels von Primärblättern oder Folgeblättern. Die „Rhizomknöllchen“ lassen sich ganz entsprechend der äußeren Umgebung entweder in Primärblätter oder in Folgeblätter umwandeln. Durch Versenken der Landpflanze in seichtes Wasser bilden sich an Stelle der „Rhizomknöllchen“ Folgeblätter (= Schwimmblätter). Durch Versenken der Landpflanze in tieferes Wasser von 70 cm und darüber bilden sich an Stelle der „Rhizomknöllchen“ löffelförmige Primärblätter.

Mit Rücksicht auf ihren Reichtum an Stärke funktionieren die „Rhizomknöllchen“ der *Marsilia hirsuta* als Reservestoffbehälter ebenso wie die Niederblätter anderer Pflanzen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Glück H.

Artikel/Article: [Über die knöllchenartigen Niederblätter an dem Rhizom von Marsilia hirsuta A. Br. 251-258](#)