

Über Blütenbau und Verwandtschaft des Strandlings, *Litorella lacustris* L.

Von Theo Eckardt, Halle (Saale)

Die reiche Pflanzenwelt unserer Heimat, die heute vor allem in ihrem Aufbau und ihrer Vergesellschaftung sowie der Verbreitung und systematischen Feingliederung einzelner Vertreter untersucht wird, vermag auch zu morphologischen Studien noch eine Fülle von Anregungen zu geben. Um die Erforschung der Gestaltungsverhältnisse einheimischer Gewächse haben sich schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts eine Reihe namhafter Forscher verdient gemacht wie Buchenau, Döll, Eichler, Wydler und vor allem der hervorragende Morphologe Thilo Irmisch aus Sondershausen. Die hier mitgeteilten Beobachtungen knüpfen einerseits an diese große, später verlorengegangene Tradition an, und sollen andererseits zeigen, wie mannigfach die an einer einzigen Pflanze zu lösenden Fragen sind und wie diese durch strengen Vergleich für die Verwandtschaftsforschung wertvoll werden können.

I.

Im Mittelpunkt dieser Untersuchungen steht der Strandling, *Litorella lacustris*, den wir in großer Menge auf einer Fahrt in das Plothener Seengebiet fanden; außerdem konnten die im Botanischen Garten zu Halle (Saale) gezogenen Pflanzen verwertet werden. Ein Gesamtbild einer blühenden Pflanze ist in Abb. 1 wiedergegeben. Die mehr oder weniger aufrechte Sproßachse ist sehr stark gestaucht, die schmalen langen Blättchen stehen daher in einer Rosette. Wie bei *Plantago*-Arten geht die Hauptwurzel früh zugrunde und wird durch zahlreiche sproßbürtige Wurzeln ersetzt. Es liegt offenbar auch hier, wie Weber (20, S. 272) schon bei *Plantago major* nachgewiesen hat, ein „Knotenwurzler mit Vertikalrhizom“ vor. Der Vegetationspunkt der Hauptachse wird nicht zur Blütenstandsbildung verbraucht, sondern wächst immer weiter wie bei vielen *Plantago*-Arten; von hinten her stirbt das stark gestauchte, aufrechte Rhizom allmählich ab wie bei liegenden (plagiotropen) Rhizomen (z. B. *Iris*, *Polygonatum* usw.). In den Achseln der Laubblätter werden auch 3 bis mehr Zentimeter lange Ausläufer entwickelt, die mit einigen Schuppenblättern besetzt sind und an ihrem Ende eine neue Rosette tragen, die durch sproßbürtige Wurzeln im Boden befestigt wird. Die gestreckte Achse des Ausläufers verrottet schon in einem Jahr, wodurch die Tochterrosette selbständig wird. Auf diese Art scheint sich der Strandling mehr zu verbreiten als durch Samen. Auf unserer Abbildung sind die Reste der untersten, zum Teil schon abgestorbenen

Blätter der Rosette entfernt, sodaß in der Achsel der nunmehr sichtbaren bereits Blütenstände angetroffen werden. Diese bestehen aus einer mittleren männlichen Blüte und seitlich am Grunde von ihr befindlichen 2—5 (und mehr) weiblichen Blüten. Im einfachsten Fall sind es 2 weib-

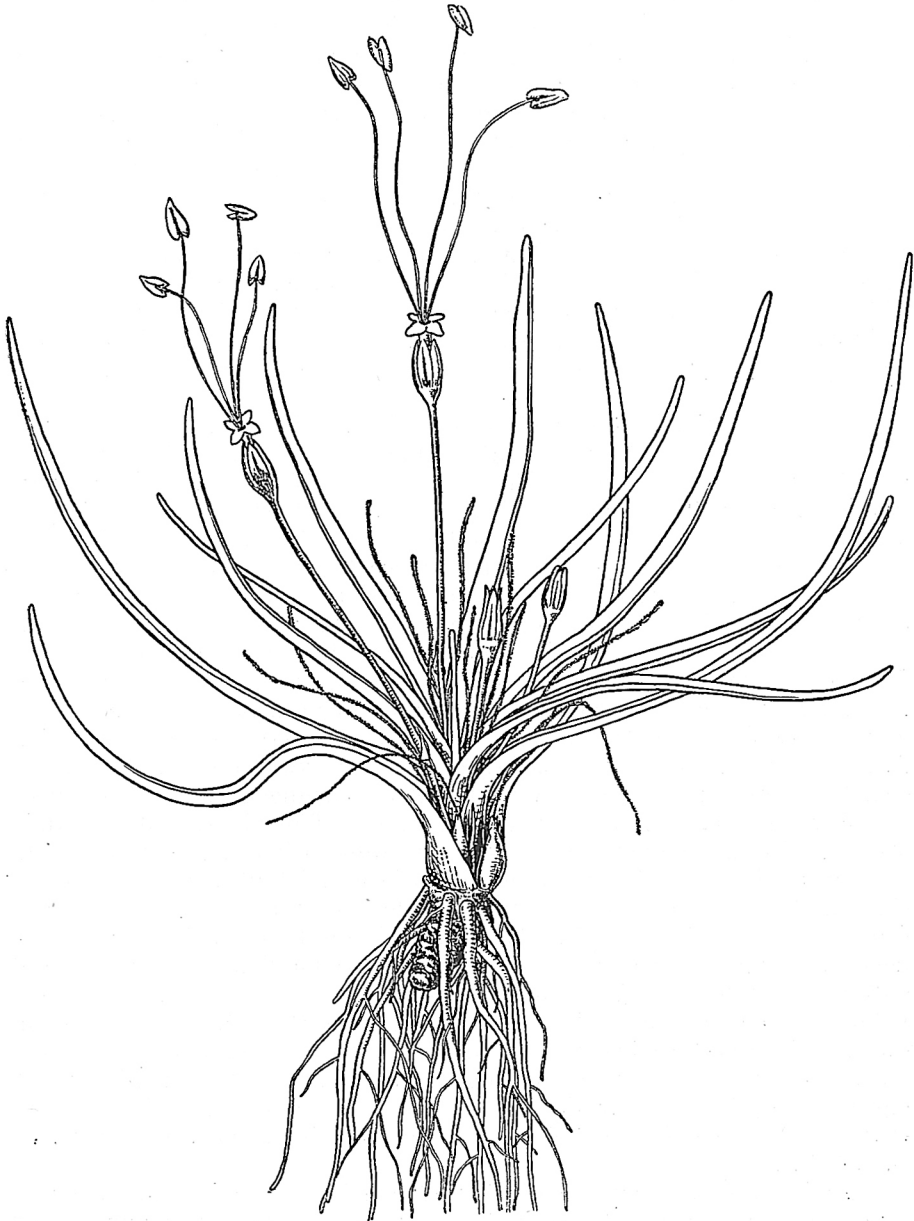


Abb. 1. *Litorella lacustris*, Gesamtbild einer blühenden Pflanze. Beachte die zahlreichen Scheingriffel, die aus der Laubblattrosette herausragen! Natürliche Größe (kräftiges Exemplar).

liche Blüten, die zu beiden Seiten der männlichen stehen. Die weiblichen Blüten blühen zuerst, ihre Scheingriffel sind schon verwelkt und in ihren Samen wächst der Embryo heran, wenn die männliche Blüte in voller Entfaltung steht.

Auf einem diagrammatischen Querschnitt durch einen Blütenstand (Abb. 2 VII) erfahren wir mehr über den Bau der einzelnen Blüten. In der Achsel des Laubblattes steht die Blütenstandsachse, aus der 4 weibliche Blüten entspringen; der Bereich der männlichen Blüte befindet sich weiter oben, ein Querschnitt durch sie ist in Abb. 2 VI gegeben. Die einzelnen weiblichen Blüten haben ihre eigenen Tragblätter (b_1 — b_4), dann folgen 2—4 dünne, zarte Blättchen, die Kelchblätter (schraffiert) und schließlich die Blumenkrone (schwarz gehalten), die einen dünnen, weißlichen Schlauch darstellt, in dem der untere Teil des Fruchtknotens steckt, während der Scheingriffel weit aus dieser Blumenkronenhülle herausragt (vgl. auch Abb. 1). In der weiblichen Blüte sind Staubblätter auch nicht in verkümmerten Resten zu finden, während in der männlichen Blüte ein Fruchtknoten angelegt wird, der allerdings auf einem gewissen Stadium seiner Entwicklung stehenbleibt.

Zum Vergleich mit der Gattung *Plantago* ist ein Diagramm der Blüte von *Plantago lanceolata* abgebildet (Abb. 4 I). Die Blüte ist vierzählig bis auf den aus 2 Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten; man kann aber, wie schon Eichler (6) ausgeführt hat, diese Vierzähligkeit aus der Fünfzähligkeit, wie sie bei den Tubifloren die Regel ist, ableiten durch die Annahme des Ausfalls des hinteren Kelchblattes, des Staubblattes und durch Vereinigung der beiden schräg-hinteren Blumenblätter in ein einziges Blattorgan, wie es bei *Veronica* der Fall ist. Während aber bei *Veronica* die Ausschaltung des hinteren Blütensektors durch die hier nachweisbaren, verkümmerten Blütenorgane belegt werden kann, ist das bei *Plantago* bisher weder entwicklungsgeschichtlich noch durch Mißbildungen (s. Penzig 15, 3. Bd., S. 168) möglich gewesen. Auch die zu ergänzenden Vorblätter der Blüte konnten bisher nie festgestellt werden; freilich sind die Beobachtungen über Bildungsabweichungen meist gelegentliche und wir zweifeln nicht, daß eine Auflösung in Fünfzähligkeit einmal gefunden werden kann. Es ist hier auch auffallend, daß bei *Plantago lanceolata* die 4 Kelchblätter so orientiert sind, daß sie auf den Ecken eines Fünfeckes stehen, dessen hinteres fünftes Eck freibleibt (Abb. 4 I). Ferner konnte ich bei einer männlichen *Litorea*-Blüte einmal 5 Kelchblätter feststellen (Abb. 2 VI) und außerdem findet bei *Litorea* und *Bougueria* im hinteren, gegen die Blütenachse gelegenen Sektor eine Minderung auch im Fruchtknoten statt. Die Einheitlichkeit der Familienvertreter bekundet sich sehr markant eben in dieser Minderung des adaxialen Sektors; wir haben ein schönes Beispiel für die von Goebel stammende, auf die Symmetrieverhältnisse der Blüte sich gründende Sektorentheorie (vgl. 9, S. 1843 ff.).

Auf Grund unserer wichtigsten allgemeinen Angaben können wir nun zur Deutung der Bauverhältnisse, zum Vergleich und zur Kritik der vorliegenden Literatur übergehen. Im vegetativen Aufbau ähnelt *Litorea* mehreren *Plantago*-Arten, ebenso im Blattbau und den Be-

stäubungsverhältnissen. Diese letzteren sind übrigens bei den windblütigen *Plantaginaceae* außerordentlich mannigfaltig (vgl. Ludwig, 13), viel mannigfaltiger, als zur Erreichung einer Bestäubung durch Wind überhaupt nötig wäre; offenbar handelt es sich hier um eine abgeleitete, nicht ursprüngliche Windblütigkeit. Es ist unsere Aufgabe, die eigenartigen und äußerlich verschiedenen Blütenverhältnisse von *Litorella* mit denen von *Plantago* in Übereinstimmung zu bringen und dadurch die verwandtschaftliche Beziehung zwischen beiden zu bekräftigen. Der Klärung bedürfen dabei vor allem: 1. der Blütenstand; 2. die Stellung und der Bau der männlichen Blüte; 3. der Fruchtknoten der weiblichen Blüte.

1. Mit dem Blütenstand hat sich zuerst Buchenau (3, S. 85) befaßt, der ihn für ein „Dichasium mit entwickelter Gipfelblüte“ hält. Eichler (6, S. 227) jedoch sah in dem Blütenstand eine „Ähre ohne Gipfelblüte“ wie bei *Plantago*; die weiteren Verzweigungen der weiblichen Blüten am Grunde der männlichen Blüte sollten allerdings nach diesem Autor dichasial erfolgen. Schumann (18) widmete der Infloreszenz von *Litorella* eine kleine Studie; denn hinsichtlich der Auffassung des Blütenstandes und der Bildung der Blüte meinte Eichler „in seinen Blütendiagrammen, daß von den möglichen Annahmen keine objektiv zu beweisen wäre. Aus diesem Grunde habe ich mich mehrere Jahre hindurch mit dem Gewächs beschäftigt“ (18, S. 250f.). Hinsichtlich der Bildungsweise und der Stellung der Blütenorgane hat Schumann eine ganz bestimmte Theorie aufgestellt, indem er nämlich deren endgültige Lage glaubt durch die Kontaktverhältnisse in der Blütenknospe „genügend mechanisch“ erklären zu können. Auf diese Ansicht kann hier nicht näher eingegangen werden, wir wollen nur die tatsächlichen Ergebnisse seiner Untersuchungen berücksichtigen. Hinsichtlich der Zahl der weiblichen Blüten lagen verschiedene Angaben vor, 2—3 Blüten sollten die Norm sein, gelegentlich sollten aber auch 4 vorkommen. Doch sowohl Bentham-Hooker (2, S. 1225) mit der Angabe „*flores* ♀ *ad basin pedunculi* ♂ *saepius 2, interdum usque ad 8 vidimus*“ als auch Baillon (1, S. 280) mit der Charakteristik „*floribus foemineis ad basin pedunculi masculi 1—8*“ erwähnen weit höhere Blütenzahlen. Schumann fand des Rätsels Lösung dadurch, daß er *Litorella*-Pflanzen den ganzen Sommer hindurch bis in den Herbst hinein beobachtete; er sah, daß dauernd neue weibliche Blüten aus dem Achselgrund des Tragblattes heraus entstehen, „so daß man im Herbste ganze Blütenbüschel, bis aus 10 und mehr Elementen zusammengesetzt, am Grunde des Stiels der männlichen Blüte beobachtet“ (18, S. 257). Merkwürdigerweise wurde diese Beobachtung nicht für die Deutung des Blütenstandes ausgewertet, sondern dieser der kausalmechanischen Blütenbildungstheorie zuliebe als „ein Dichasium“ angesehen, „nur insofern von den gewöhnlichen Verhältnissen abweichend, daß die Terminalblüte noch ein Schutzblatt besitzt. Die Bereicherung der Infloreszenz vollzieht sich durch unbegrenzte Blütenscharen, von denen gelegentlich auch eine Blüte an der Hauptachse entspringen kann“ (18, S. 260f.).

In Wirklichkeit ist es so, daß nicht Kontaktverhältnisse den Blütenbau bedingen, sondern daß der von vornherein herrschende Bautypus durch sie höchstens abgeändert werden kann. Bei *Litorella* zeigt die

Entwicklungsgeschichte deutlich den ährigen Aufbau der Infloreszenz (Abb. 2 VIII). Man sieht auch an der Leitbündelversorgung, daß die weiblichen Blüten nacheinander und auf verschiedener Höhe an der gestaucht bleibenden Blütenstandsachse entstehen. Die männliche Blüte steht scheinbar terminal, weil in diesem Fall der Achsenscheitel spurlos unterdrückt ist. Auch die Entwicklungsgeschichte zeigt nichts mehr von einer Achsenspitze, wie auch schon Eichler und Schumann versichert haben; das Blättchen unter der männlichen Blüte ist aber sicher kein leeres Hochblatt, sondern ist eben das Tragblatt dieser Blüte. Die weiblichen Blüten entspringen übrigens nicht nur auf der Vorderseite und den Flanken der Blütenstandsachse, sondern auch schräghinten (Abb. 2 VII). Wenn dieser Blütenstand zwar demjenigen unserer einheimischen *Plantago*-Arten fernsteht, gibt es doch innerhalb der Gattung *Plantago* in der Sektion *Plantaginella* (vgl. Pilger, 16 und besonders 17) Arten, in denen die Ähren meist zweiblütig und häufig einblütig sind; auch kommen hier bei einer Pflanze männliche und weibliche Ähren vor, wie bei *Plantago tubulosa*, oder die Reduktion geht noch weiter, wie bei *Plantago rigida*: „Die Ähre ist auf eine Blüte reduziert, die Blüten, die in größerer Anzahl in einer Rosette gebildet werden können, sind zwischen den Blättern versteckt, doch sieht man die Narben oder Staubblätter lang herausragen, und zwar sind die Blüten einer Rosette alle männlich oder weiblich“ (17, S. 93). Die Ähnlichkeit dieser südamerikanischen Formen mit *Litorella* ergibt sich schon ohne Abbildung allein aus dieser Beschreibung. Abzulehnen ist daher Schumanns Erwägung, *Litorella* von den *Plantaginaceae* zu entfernen, da sie „was den Blütenbau angeht, von jener Familie nicht unerheblich verschieden“ sei (18, S. 261); denn die angeblichen Verschiedenheiten lassen sich alle aus einem Bauplan heraus zwanglos verstehen.

Die Ährenauffassung des Blütenstandes von *Litorella lacustris* vermag die zweite Art, *Litorella australis* Griseb. schlagkräftig zu bestärken. *Litorella australis* wurde erstmals und unvollständig durch Lechler gesammelt und neuerdings durch Skottsberg (19) in Patagonien südlich vom 40. Grad und auf den Falklands-Inseln wieder entdeckt. Skottsberg hat die Pflanze auch eingehend beschrieben; sie ähnelt unserer Art sehr, wenn sie auch „durchgehend zarter“ ist. Das wesentliche dabei ist die Tatsache, daß die weiblichen Blüten viel weiter oben „an dem Stiel der männlichen Blüte“ sitzen und zahlreicher sind (selten 2, meist 3—7). Wir können daher die Schlußfolgerung dieses Autors nachdrücklich unterstreichen: „eine Cyma-Deutung (bei *Litorella lacustris*) ist, wenn man *Litorella australis* kennt, ganz undenkbar“ (19, S. 142). Ich mache darauf aufmerksam, daß auch bei *Litorella lacustris* gelegentlich weibliche Blüten höher hinauf am Hauptsproß stehen; was bei *Litorella australis* die Regel ist, nämlich Streckung der Blütenstandsachse auch unterhalb und in der Zone des Ursprungs der weiblichen Blüten, das ist bei unserer Art selten zu beobachten. Es kann also der Bau einer neuen Art bereits in der schwankenden Gestaltungsbreite einer bisher bekannten enthalten sein.

2. Die Stellung der männlichen, scheinbar terminalen Blüte ist ebenfalls schon heftig umstritten worden. Eichler behauptete, daß das zarte Tragblatt dieser Blüte schräg nach vorne bzw. hinten gerichtet

sei, wodurch die zum Tragblatt des Gesamtblütenstandes in aufrechtem Kreuz stehenden Blütenorgane in diagonale Stellung zu ihrem eigentlichen Tragblatt kämen, wie das bei *Plantago* der Fall ist (Abb. 2 VI). Schumann (18, S. 253) widerspricht dem auf Grund der Entwicklungsgeschichte; nach seinen Beobachtungen treten an der Blütenstandsachse 4 zweizeilig angeordnete Blätter auf: Blatt 1 und 2 tragen in ihren Achseln weibliche Blüten, Blatt 3 soll das unter der männlichen Blüte befindliche „Schutzblatt“ werden, während Blatt 4 das erste Kelchblatt der weiblichen Blüte darstellt. Es wird auch auf Payers Zeichnungen (14, Taf. 126) verwiesen, die angeblich das gleiche beweisen sollen. Ich kann diese Feststellungen jedoch gerade auf Grund der Entwicklungsgeschichte nicht bestätigen; das Tragblättchen der männlichen Blüte wird meist in einer seitlich vorderen Stellung angelegt (Abb. 2 VIII, *b*₅), wahrscheinlich entsprechend den Stellungsgesetzen innerhalb der Ähre. Diese Verhältnisse konnten auch durch Mikrotomschnitte bestätigt werden; es erscheint jedoch erwünscht, diese Stellungsverhältnisse und die Deckung der Blütenorgane in der männlichen Blüte weiterhin an reichlichem, jüngeren Material zu verfolgen. Einmal fand ich in der Achsel eines Tragblattes unterhalb der endständigen, männlichen Blüte eine zweite solche. Nach Döll (5, S. 627) ist „der Stiel der männlichen Blüte mit 2 Vorblättern versehen“; das ist jedoch nicht richtig, da dieses Verhalten sehr selten anzutreffen ist. Wenn unterhalb der oberen männlichen Blüte noch eine weitere auftritt, soll diese nach Schumann (18, S. 257) immer trimer sein; dies halte ich für unwahrscheinlich, der einzige, mir bekannt gewordene Fall war eine normal vierzählige Blüte. Auch konnten 5 Kelchblätter in einem Fall beobachtet werden (Abb. 2 VI). In den männlichen Blüten wird ein verkümmerter Fruchtknoten angetroffen, der eine aus der Mitte des Ovarbodens entspringende Samenanlage enthält. Die beiden den Fruchtknoten bildenden Fruchtblätter besitzen noch eigene Mittelnerven, die zugleich für die Orientierung der Gesamtblüte wichtig sind; wie Abb. 2 VI zeigt, stehen die beiden Fruchtblätter zum Tragblatt ebenso median wie bei *Plantago* (Abb. 4 I). Die Filamente der Staubblätter verlängern sich zur Blütezeit außerordentlich stark (über 2 cm lang) und ragen weit aus der Blüte heraus (Abb. 1), die Staubbeutel sind leicht beweglich an ihnen befestigt, sodaß beim leisesten Windhauch Ausstreuung des Pollens erfolgen kann.

3. Bei den weiblichen Blüten wechselt die Zahl der dünnen, unscheinbaren Kelchblätter von 2—4 (Abb. 2 VII, alle drei Möglichkeiten gezeichnet). Wenn 4 Kelchblättchen vorhanden sind, stehen sie tatsächlich wie bei *Plantago* diagonal, wie schon Buchenau (3) gefunden hatte; Schumann hielt dessen Angabe auf Grund seiner Theorie für falsch (18, S. 260); „eine solche Stellung wäre mir auch reell durchaus nicht vorstellbar, da der Raum zur Drehung fehlt und auch ein Anstoß zur Ausführung derselben nirgends nachgewiesen werden kann.“ Angeblich hat Schumann diese 4 Blättchen median-transversal gestellt gefunden, und zwar „an so jungen Knospen, daß über die ursprünglich mediane Lage ein Zweifel nicht obwalten kann“ (S. 253). 4 Kelchblätter werden ziemlich selten angetroffen, weitere Beobachtungen können diese Frage endgültig klären, in der sicher Buchenau rechtgegeben werden muß.

Die Blütenhülle stellt einen aus mehreren Blättern zusammengesetzten Schlauch dar; sie entsteht als einheitlicher Ringwall ohne eine Gliederung in die einzelnen Komponenten. Da auch Leitbündel für die einzelnen, darin enthaltenen Blütenblätter nicht ausgebildet sind, kann die Zahl dieser Organe nicht angegeben werden. Durch mehr oder weniger tiefe Risse wird die Mündung des Schlauches später ausgefranst; über die Zahl der nun auftretenden Lappen wurde viel diskutiert, ob sie median oder seitlich stehen, bzw. einer Ober- und Unterlippe entsprechen, wie viel es sind und ob sie in Beziehung stehen zu Zahl

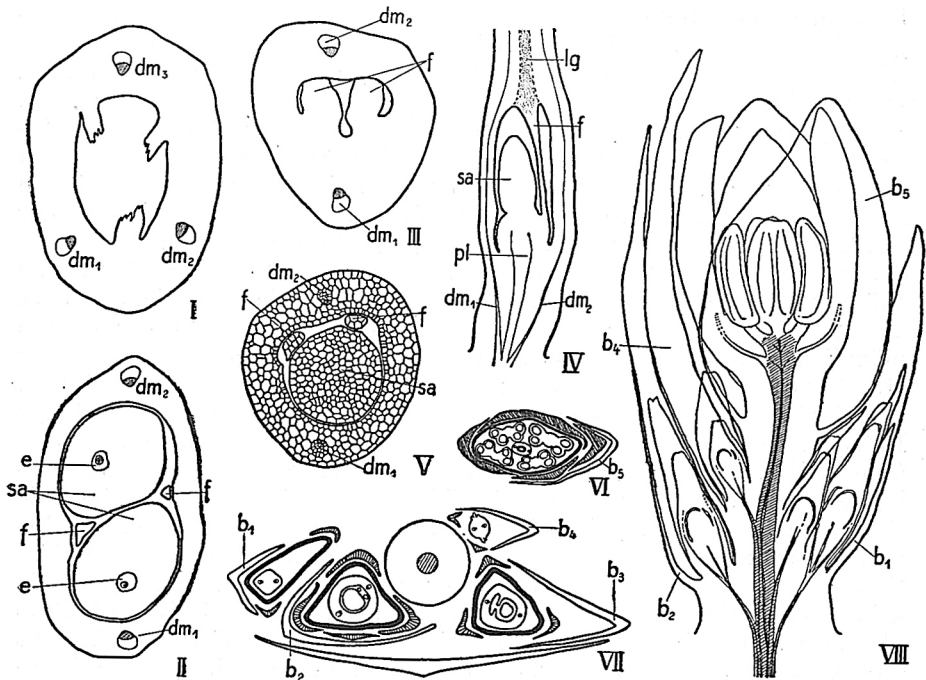


Abb. 2. *Litorella lacustris*. I dreiblättriger Fruchtknoten quer; II Fruchtknoten mit zwei fertilen Fächern quer; III oberste Region der Fruchtknotenöhrlung quer; IV gewöhnlicher Fruchtknoten, längs; V desgl. Mitte quer; VI Diagramm einer männlichen Blüte (mit 5 Kelchblättern); VII Diagramm der weiblichen Region des Blütenstandes; VIII Junges Entwicklungsstadium eines Gesamtblütenstandes, durchsichtig gemacht, vom Tragblatt her gesehen. b_1 – b_3 Tragblätter der weiblichen Blüten, b_5 der männlichen Blüte; dm_1 – 3 Mittelnerven der Fruchtblätter, ihr Holzteil schraffiert; f die „Fäden“, Reste einer ursprünglichen Scheidewand; sa Samenanlage; e Embryosack; pl Plazenta-bündel; lg Pollenschlauch-Leitungsgewebe.

und Stellung der Kelchblätter usw. Jedenfalls gibt diese nachträgliche Aufteilung des Kronsaumes keine sichere morphologische Handhabe zur Bestimmung der Zahl der Blumenblätter.

Der Fruchtknoten selbst ist sehr interessant und sein Bau weicht scheinbar bedeutend von *Plantago* ab; man nahm nämlich des öfteren nur 1 Fruchtblatt im Fruchtknoten an, also Monomerie (z. B. neuerdings noch Henderson 12). Es sind aber 2 Fruchtblätter vorhanden, deren

eines eine Samenanlage trägt, während das andere steril bleibt und sein Fach zusammengedrückt und leer erscheint (Abb. 2 IV). Die Entwicklungsgeschichte wurde ausführlich von Payer (14) wiedergegeben, doch ist ihm ein Irrtum unterlaufen: er hat die frühzeitig auftretende Samenanlage für die Scheidewand des Fruchtknotens gehalten. Diese Scheidewand, die wie bei den *Plantago*-Arten mit einer sehr dünnen Leiste mit der Fruchtknotenwand in Verbindung steht, bleibt beim Wachstum des Fruchtknotens zurück und reißt dabei von der Wand ab. Es entstehen aus ihr zwei „Fäden“ *f*, deren Ansatz in der Decke der Fruchtknotenöhle in Abb. 2 IV im Längs- und in Abb. 2 III im Querschnitt zu sehen ist. Im letzteren Fall ist ihr Ursprung aus der Fruchtknotenwandung sichtbar, weiter unten liegen die Fäden frei im Rücken der Samenanlage (Abb. 2 V). Die Samenanlage selbst sitzt auf einem basalen Sockel. Sie wird als aufrecht (orthotrop) beschrieben, so schon bei Eichler und auch in der Familienbearbeitung von Harms und Reiche (11, Abb. 1). Tatsächlich ist sie aber vollkommen anatrop, denn der Embryo liegt im Samen, nicht wie bisher angegeben wurde, mit dem Wurzelpol nach oben, sondern im Gegenteil mit der Sproßspitze nach oben und dem Wurzelpol nach unten. Die Mikropyle verwächst offenbar frühzeitig, wie das ja mehrfach vorkommt (z. B. bei *Hippuris* mit ebenfalls einem Integument in einer bestimmten Entwicklungsphase), ich konnte jedenfalls die Ausmündung der Mikropyle im älteren Fruchtknoten nicht finden (Abb. 2 IV). Diese Feststellung ist wichtig; denn *Litorea* fiel durch ihre angeblich aufrechte Samenanlage aus dem Rahmen der übrigen *Plantaginaceae* heraus. Die „Fäden“, wie gezeigt Reste ursprünglicher Scheidewände, waren auch Schumann durch ihren Seidenglanz aufgefallen, jedoch gab dieser Autor für sie keine bestimmte Deutung. Daß es sich tatsächlich um Teile einer Scheidewand handelt, zeigen unbestreitbar jene seltenen Fälle, in denen beide Fächer Samenanlagen hervorbringen (Abb. 2 II). Man sieht auch hier die Fäden und kann auch die Stellen erkennen, wo sie ehemals mit der Wand zusammenhingen. Einmal fand ich auch einen dreizähligen Fruchtknoten, der nur eine Samenanlage enthielt; in seinem oberen Teil sind ebenfalls Reste von Plazentarleisten in Form abgerissener Fäden sichtbar (Abb. 2 I); bekanntlich kommen bei *Plantago major* des öfteren ebenfalls dreizählige Fruchtknoten vor. Die stärkste Vereinfachung des Fruchtknotens ist andererseits dann eingetreten, wenn die Scheidewand nicht ausgebildet wird und die einzige Samenanlage scheinbar terminal im Grunde des Fruchtknotens entspringt; daß es sich hierbei um eine Hemmung in der Ausbildung handelt, zeigt der verkümmerte Fruchtknoten in den männlichen Blüten, der stets so gebaut ist.

Der Fruchtknoten trägt einen langen „Scheingriffel“ oder „verlängerten Narbenkopf“; Hanf (10, S. 128f.) hat die gleiche Ausbildungsform des Pollenschlauchleiters bei *Plantago*-Arten festgestellt und dafür die obigen Bezeichnungen geprägt. Es handelt sich dabei um Gebilde, die man sich aus der (kongenitalen) Verschmelzung zweier Griffeläste vorzustellen hat, daher sitzen die Narbenpapillen an ihnen bis weit herab, während echte Griffel frei von Papillen sind. Die beiden Fruchtblätter stehen median und das vordere ist fruchtbar, das leere Fach

liegt nach hinten. Payer hat die Stellungsverhältnisse fälschlicherweise gerade umgekehrt gezeichnet. Die Narbenpapillen befinden sich an den Verbindungslinien der beiden Fruchtblätter, d. h. sie sind kommissural und Buchenau muß sich hierin getäuscht haben, was bei den Drehungen der Scheingriffel leicht möglich ist; er gibt nämlich mediane Stellung der Papillen an. Auch die beiden winzigen Narbenlappen stehen über den Nahtlinien der Karpelle, entsprechen also nicht deren Spitzen.

Zusammenfassend läßt sich die große Übereinstimmung des Fruchtknotenbaues bei *Litorella* und *Plantago* feststellen; denn auch die basale Stellung der Samenanlage und die Minderung des rückwärtigen Frucht-



Abb. 3. *Bougueria nubicola*, Habitus (nach Decaisne). [1] Wenig vergrößert.

blattes lassen sich aus dem Blütentypus von *Plantago* und seinen Symmetrieverhältnissen verstehen.

II.

Die *Plantaginaceae* umfassen nur drei Gattungen, nämlich *Plantago* mit weit über 200 Arten, *Litorella* mit den zwei Arten, die wir schon kennen gelernt haben, und *Bougueria* mit der einzigen Art *Bougueria nubicola* Decsne., die in den Hochanden Boliviens und des südlichen Peru zu Hause ist (vom Standort erzählt auch ihr Name „die Nebelbewohnerin“). Dieses Gebirgspflänzchen ist in seinen Blüten wieder anders als *Plantago* und *Litorella* gebaut und muß daher zum Vergleich herangezogen werden. Von dieser Pflanze stand mir zu eigenen Beobachtungen eine Ähre in Herbarmaterial zur Verfügung¹⁾, ein Wuchsbild

¹⁾ Für die Möglichkeit der Einsichtnahme danke ich der Direktion des Botanischen Museums Berlin-Dahlem.

von ihr gab schon Decaisne (Kopie davon Abb. 3), der die Pflanze 1845 folgendermaßen beschrieb: „*Bougueria* genus, medium inter *Plantaginem* et *Littorellam*, priori habitu accedit, capsulae structura ad posteriorem vergit“ (4, S. 568). Hier sind zwar die Einzelblütenstände längst nicht so stark vereinfacht wie bei *Littorella*, aber dafür sind es die einzelnen Blüten um so mehr (Abb. 4 II, im Diagramm). Der dicht behaarte Kelch besteht aus 4 Blättern, die Blumenblätter sind zu einem Schlauch vereinigt wie bei *Littorella*, der oben in 4 oder mehr Lappen zerteilt ist (Abb. 4 IV). Neben rein weiblichen Blüten gibt es auch Zwitterblüten mit 1—2 Staubblättern; in den von mir

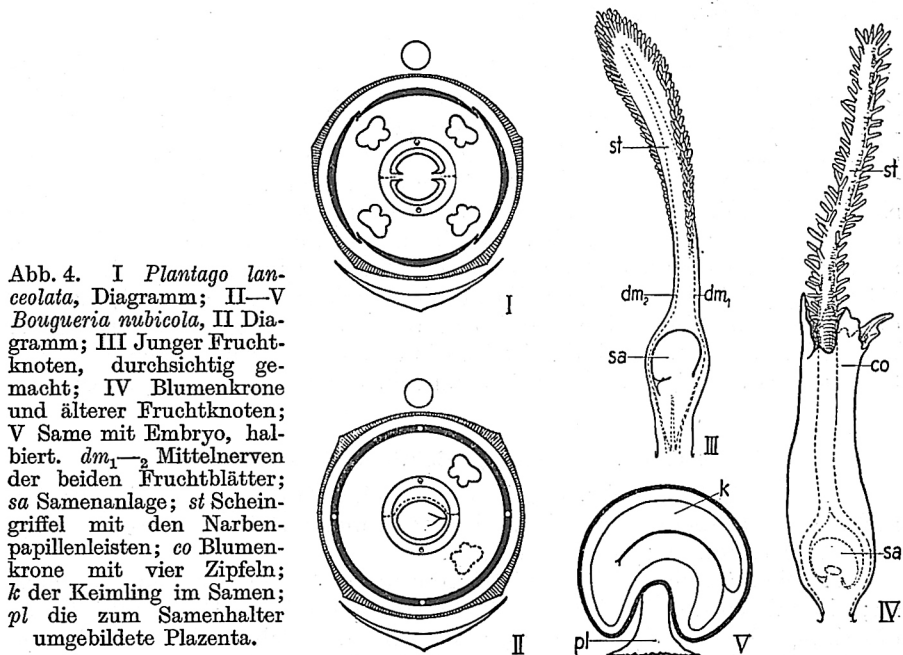


Abb. 4. I *Plantago lanceolata*, Diagramm; II—V *Bougueria nubicola*, II Diagramm; III Junger Fruchtknoten, durchsichtig gemacht; IV Blumenkrone und älterer Fruchtknoten; V Same mit Embryo, halbiert. dm_1 — dm_2 Mittelnerven der beiden Fruchtblätter; *sa* Samenanlage; *st* Scheingriffel mit den Narbepapillenleisten; *co* Blumenkrone mit vier Zipfeln; *k* der Keimling im Samen; *pl* die zum Samenhalter umgebildete Plazenta.

untersuchten Blüten konnte nur 1 Staubblatt festgestellt werden, das sich schräg hinten in der Blüte befand. Am meisten Beachtung verdient hier der Fruchtknoten, der als monomer, d. h. aus einem Fruchtblatt gebildet, beschrieben wird; offenbar ist auch bei Engler-Diels (7, S. 358) in der Familiencharakteristik der *Plantaginaceae* „Karpelle (2) oder 1“ die letztere Angabe auf *Bougueria* zu beziehen. Dieses hat jedoch ebenfalls einen aus 2 Karpellen gebildeten Fruchtknoten. Ein junges Stadium (Abb. 4 III) zeigt einen durchsichtig gemachten Fruchtknoten; an Leitbündeln (punktiert) sind wie bei *Littorella* die beiden Mittelnerven der Karpelle und ein Plazentarbündel vorhanden. In der einzigen Fruchtknotenöhle sitzt auf einer Plazenta die gekrümmte Samenanlage, deren Mikropyle nach unten ausmündet. Wir können diesen Bau ableiten von *Littorella*, wenn wir uns die Scheidewand aus ihrem Fruchtknoten völlig wegdenken; solche Fruchtknoten kommen,

wie wir erwähnt haben, tatsächlich vor und bei ihnen sitzt die Samenanlage auf einem grundständigen Sockel, der mehr dem vorderen Fruchtblatt genähert ist. Gerade so verhält sich *Bougueria*; ihr Fruchtknoten ist also nur scheinbar monomer oder pseudomonomer, und die Samenanlage gehört dem vorderen Fruchtblatt an, während das hintere steril bleibt und sich nur am Aufbau des Fruchtknotengehäuses beteiligt. Ebenso ausgebildet wie bei *Litorella* ist auch der Scheingriffel mit seinen Papillenreihen (Abb. 4 III und IV). Die Frucht ist ein Nüßchen, der nierenförmige Same sitzt auf der stielartig ausgewachsenen Plazenta *pl* und enthält einen gekrümmten Keimling (Abb. 4 V, mit *k* bez.). Leicht gekrümmte Samenanlagen und Keimlinge kommen übrigens auch bei *Plantago*-Arten vor; *Bougueria* entwickelt die Krümmung nur zu einem höheren Grad.

Bei einer vergleichenden Betrachtung erkennen wir, daß *Bougueria* trotz der innerhalb der *Plantaginaceen* stärksten Vereinfachung im Fruchtknotenbau im übrigen Gesamtverhalten *Plantago* nähersteht als *Litorella*. Der Strandling entfernt sich am meisten von *Plantago*, trägt aber unverkennbare Züge des gemeinsamen Familienbauplanes an sich. Beide *Litorella*-Arten, deren Verbreitungsgebiete weit voneinander entfernt sind, zeichnen sich auch durch die gleiche Lebensweise aus, sie sind Bewohner von Uferstandorten (meist Binnensee-Ufer). Nach Glück (8) ist die typische Form die Seichtwasserform, während es daneben noch eine reine Landform und eine Unterwasserform gibt. Noch nicht alle Fragen sind bei *Litorella* völlig geklärt und auch fernerhin kann dieses unscheinbare Gewächs zu reizvollen Beobachtungen dienen.

Zusammenfassung wichtiger Ergebnisse

1. Der Blütenstand von *Litorella* ist eine Ähre, deren Achsenspitze nicht mehr ausgegliedert wird. Die männliche Blüte steht daher nur scheinbar terminal (pseudoterminal).

2. Die männliche Blüte gehört dem unter ihr befindlichen Tragblatt zu; einmal wurden bei ihr 5 Kelchblätter gefunden. Es besteht Übereinstimmung mit dem *Plantago*-Diagramm. Sehr selten wird eine zweite männliche und ebenfalls vierzählige Blüte unterhalb der pseudoterminalen ausgebildet.

3. Die weiblichen Blüten entspringen rings an der Blütenstandsachse nacheinander und auf verschiedener Höhe (ähriger Bau).

4. Der Fruchtknoten besteht aus 2 Fruchtblättern, deren vorderes allein fertil ist; die Scheidewand bleibt bei seiner Entwicklung im Wachstum zurück, löst sich von der Fruchtknotenwand ab und zerreißt in zwei Fäden. Sehr selten sind dreiblättrige Fruchtknoten.

5. Gelegentlich unterbleibt die Bildung der Scheidewand, die Samenanlage sitzt dann frei auf der grundständigen Plazenta; dieses Verhalten zeigen stets die verkümmerten Fruchtknoten der männlichen Blüten. Es handelt sich in beiden Fällen um abgeleitete Hemmungsbildungen.

6. Die Samenanlage von *Litorella* ist nicht aufrecht (orthotrop), wie bisher angenommen wurde, sondern umgewendet (anotrop); die Mikropyle scheint früh zu verwachsen und täuscht dadurch die Ortho-

tropie vor. Der Embryo liegt in dem Nüßchen mit dem Wurzelpol gegen die grundständige Plazenta gerichtet und ist gerade.

7. Von *Bougueria nubicola* wird ein Diagramm gegeben; ihr Fruchtknoten ist nicht monomer, wie er bisher beschrieben wurde, sondern dimer, also aus 2 Fruchtblättern gebildet, deren vorderes die Samenanlage hervorbringt, während das hintere steril bleibt (pseudomonomerer Bau).

8. Den Blüten der 3 *Plantaginaceen*-Gattungen liegt ein einheitlicher Bautypus zugrunde. In Kelch, Krone und im Staubblattkreis muß völliger Ausfall bzw. Verschmelzung der bei ursprünglicher Fünzfähigkeit adaxial gelegenen Blütenorgane angenommen werden. In dem adaxialen Blütensektor tritt auch insofern eine Minderung ein, als die hinteren Fruchtblätter bei *Litorella* und *Bougueria* steril bleiben.

Literaturverzeichnis

1. Baillon, H.: Histoire des plantes, Bd. IX, 274—280. Paris 1888.
2. Bentham-Hooker: *Genera plantarum*. Vol. II, pars II, 1224. London 1876.
3. Buchenau, Fr.: Zur Naturgeschichte der *Litorella lacustris* L. Flora 42, 81—87, 705—706 (1859).
4. Decaisne, J.: *Bougueria*, novum Plantaginearum genus. The London Journ. of Bot. (W. J. Hooker), IV, 567—568 (1845).
5. Döll, J. Ch.: Flora des Großherzogthums Baden, Bd. II, 626—627. Carlsruhe 1859.
6. Eichler, A. W.: Blütendiagramme, Teil I. Leipzig 1875.
7. Engler-Diels: Syllabus der Pflanzenfamilien (11. Aufl.). Berlin 1936.
8. Glück, H.: Pteridophyten und Phanerogamen, in Pascher A. Die Süßwasserflora Mitteleuropas, Heft 15. Jena 1936.
9. Goebel, K.: Organographie der Pflanzen. 3. Teil (3. Aufl.). Jena 1933.
10. Hanf, M.: Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. Beih. Bot. Centralbl. Bd. LIV, Abt. A, 99—141 (1936).
11. Harms, H. und C. Reiche: *Plantaginaceae*. Engler-Prantl, Die Natürl. Pflanzenfam. IV, 3b, S. 363—373 (1895).
12. Henderson, L. B.: Floral anatomy of several species of *Plantago*. Amer. Journ. of Bot. 13, 397 (1926).
13. Ludwig, F.: Über die biologischen Eigentümlichkeiten der Plantagineen. Bot. Centralbl. I—IV, 1210—1212 (1880).
14. Payer, J. B.: Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
15. Penzig, O.: Pflanzen-Teratologie. Bd. 1—3 (2. Aufl.). Berlin 1921—22.
16. Pilger, R.: Über *Plantago Sectio Plantaginella* Decne. Engl. Bot. Jahrb. 50 (Suppl.), 61—71 (1914).
17. — Die Gattung *Plantago* in Zentral- und Südamerika. Engl. Bot. Jahrb. 62, 1—112 (1929).
18. Schumann, K.: Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.
19. Skottsberg, C.: Om *Litorella australis* Griseb. och dess betydelse för tolkningarna af blomställningarna hos släktet *Litorella* (mit dtsh. Zusammenfassung). Svensk Bot. Tidskr. 5, 133—143 (1911).
20. Weber, H.: Vergleichend-morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopoldina, Abh. d. Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Neue Folge 4, 227—298 (1936).