Beiträge zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus.

Von **Ernst Esenbeck.**

(Mit 59 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Der erste Teil der vorliegenden Arbeit knüpft an Beobachtungen über die Gattung Potamogeton an, welche Goebel in seinen „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ (1893, pag. 296—301) niedergelegt hat; es handelt sich gewissermaßen um eine Wiederaufnahme der Kulturversuche, die der genannte Autor damals eingeleitet und über deren Ergebnisse er später hatte berichten wollen. Seit jener Zeit hat sich eine ziemliche Menge von Literatur angehäuft und sowohl in den neueren biologischen, als auch in den systematisch-floristischen Werken finden sich reichlich Angaben verstreut, welche sich auf die Blattformen einheimischer Potamogeton-Arten beziehen: in erster Linie sind dies die Werke von Raunkiaer und Gräbner; schätzenswerte Angaben enthält auch die Monographie der bayrischen Potamogeton-Arten von Fischer, auf eine Anzahl anderer Arbeiten soll an geeigneter Stelle verwiesen werden. In allen diesen Arbeiten finden sich auch Notizen über das Auftreten von Landformen in der Natur; experimentell scheint aber trotz der Anregung Goebel's bisher niemand der Frage näher getreten zu sein, welche Potamogeton-Arten überhaupt noch imstande sind, Landformen zu bilden und wie weit diese anatomisch und morphologisch von den normalen Formen abweichen. Eine Ausnahme macht vielleicht Wächter (1897, pag. 373), der aber anscheinend mit Potamogeton schlechte Erfahrungen gemacht hat. Weitaus die wertvollsten Beobachtungen verdanken wir den Arbeiten Fryer's, wenigstens in bezug auf Landformen[1]).

Der zweite Teil der Arbeit steht mit dem ersten insofern in einigem Zusammenhang, als er eine Pflanze zum Ausgangspunkt nimmt, die gleichfalls als Beispiel weitgehender Anpassung an das Wachstums-

1) Während der Drucklegung ist eine Arbeit von E. E. Uspenskij erschienen, auf die bei Besprechung von P. perfoliatus noch kurz zurückzukommen ist.

medium gelten kann, nämlich Scirpus lacuster, auf den wiederum Goebel bereits vor Jahren aufmerksam gemacht hat. Literatur über die eigenartigen Wasserblätter dieser Pflanze existiert zwar jetzt auch schon in Fülle, aber meist nur über die anatomischen Verhältnisse; experimentelle Untersuchungen fehlen jedoch auch hier so gut wie vollständig. Im Anschluß an Scirpus lacuster soll weiterhin geprüft werden, ob bei einigen anderen Cyperaceen, die normalerweise nur assimilierende Blütenstandsachsen hervorbringen, die Fähigkeit, unter Umständen Blattspreiten zu bilden, noch verhanden ist.

I. Experimentelle und anatomische Untersuchungen über Landformen einheimischer Potamogeton-Arten.

Ehe wir an die Prüfung der Frage herantreten, welche Potamogeton-Arten noch imstande sind, Landformen zu bilden, müssen wir uns zuerst darüber klar werden, was wir unter „Landform“ verstehen wollen. Die Antwort scheint auf den ersten Blick einfach die zu sein, daß eine Landform dann vorliegt, wenn die betreffende Pflanze außerhalb des Wassers zu leben vermag, d. h. nicht zugrunde geht; der Verlauf der Untersuchungen hat gezeigt, daß diese Definition zu weit gefaßt ist. Viele sogenannte Landformen gedeihen unter gewissen Vorsichtsmaßregeln ganz leidlich monatelang, sie überdauern im Gewächshaus den Winter (vgl. das bei P. coloratus Gesagte), — und doch haben die anatomischen Befunde gezeigt, daß es sich in allen diesen Fällen im Grunde um ganz gewöhnliche Wasserformen handelte, die ihr Leben auf dem Lande eigentlich doch nur kümmerlich fristen. Als Typus einer echten Landform wollen wir Polygonum amphibium oder Marsilia betrachten, die nicht allein äußerlich, sondern vor allem durch den gänzlich verschiedenen anatomischen Bau sich als solche bekunden. Unsere Aufgabe wird also sein:

1. Das, was man bisher bei Potamogeton als Landform schlechthin bezeichnete, darauf zu prüfen, ob die anatomische Struktur wesentliche Unterschiede von den normalen, unter Wasser lebenden Formen aufweist, also mit anderen Worten, zu entscheiden, ob die Landformen, wie wir sie in der Natur finden, auch wirklich diese Bezeichnung verdienen.

2. Die einzelnen Arten als Landpflanzen zu kultivieren und die dabei auftretenden Veränderungen festzustellen.

3. Wird es schließlich von Interesse sein, zu erfahren, ob die durch den Mediumswechsel hervorgerufenen Veränderungen, — in der äußeren Gestalt und im inneren Bau, etwa auch unabhängig vom Medium erzielt werden können.

Die Fähigkeit, Landformen zu bilden, ist a priori bei denjenigen Arten noch am ehesten zu erwarten, welche durch den Besitz von Schwimmblättern dem Leben an der Luft ohnehin schon einen Schritt näher gerückt sind, indem ihre Oberseite als xerophil[1]), die Unterseite als hygrophil bezeichnet werden kann (Detto, 1904, pag. 145). Wir wollen uns bei unseren Untersuchungen daher auch zunächst an die mit Schwimmblättern ausgestatteten Potamogeton-Arten halten und uns erst in zweiter Linie den völlig submersen Formen zuwenden.

Der regenreiche Sommer 1912 war für die Beschaffung des nötigen lebenden Materials nicht gerade günstig und so habe ich denn in der Natur nur von drei Potamogeton-Arten sogenannte Landformen finden können, nämlich von P. natans, fluitans und coloratus; im übrigen war ich genötigt, mich an Herbarmaterial zu halten. Doch auch damit hatte es seine Schwierigkeiten; nach manchen vergeblichen Anfragen bei den verschiedensten Adressen wurde es mir durch das Entgegenkommen von Herrn Professor Schroeter (Zürich) ermöglicht, einige weitere als Landformen anerkannte Exemplare anatomisch zu untersuchen. Genaue zahlenmäßige Feststellungen über Größenverhältnisse der Epidermiszellen, Verteilung der Spaltöffnungen usw. waren natürlich auch so nicht möglich; denn nur bei sehr zahlreichem Material besteht Aussicht, einigermaßen richtige Mittelwerte zu erhalten.

Nach diesen Bemerkungen allgemeiner Natur wollen wir uns den einzelnen Arten zuwenden und mit der verbreitetsten beginnen, mit

Potamogeton natans.

Die f. terrester A. Br. wird in den meisten Florenwerken angegeben und auch — wenigstens was den allgemeinen Habitus anlangt — ziemlich übereinstimmend beschrieben. Goebel (1893, pag. 298), hebt ausdrücklich hervor, „daß sowohl die bandförmigen, als auch die Schwimmblätter in der Landform auftreten können“. Seine Vermutung, daß sich bei längerem Wachstum auf dem Trocknen vielleicht nur noch die höhere Blattform entwickele, scheint sich nach den Beschreibungen verschiedener Autoren zu bestätigen. So heißt es bei Fischer: „Untere Blätter fehlend oder verkümmert.“ Auch nach Graebner besitzen die Landformen keine „Phyllodien“; nach Irmisch (1858, § 3) und Schenck (Bonn, 1886) „mag“ es wohl vorkommen, daß unmittelbar nach den Niederblättern, gleich die vollkommenste Blattform auftritt. Fryer (1887) betont ausdrücklich, daß die unteren, linealen Blätter immer auftreten, und zwar seien sie immer länger als die

1) Oder vielleicht richtiger aërophil.

oberen (was allerdings bei der Kürze der Internodien und Schwimmblattstiele sehr leicht möglich ist). Auch in seiner, leider unvollendeten, Monographie der britischen Potamogetonen bleibt er entschieden darauf bestehen, daß den breiten, lederigen Blättern ein Paar von „schmalen Phyllodien“ vorangehen; daß sie vielfach übersehen werden, erklärt er damit, daß die bandförmigen Blätter bald zugrunde gehen. Für die Abbildung[1]) hat er eigens ein frühes Stadium gewählt, auf welchem außer den Schwimmblättern deutlich zwei lange Bandblätter zu sehen sind.

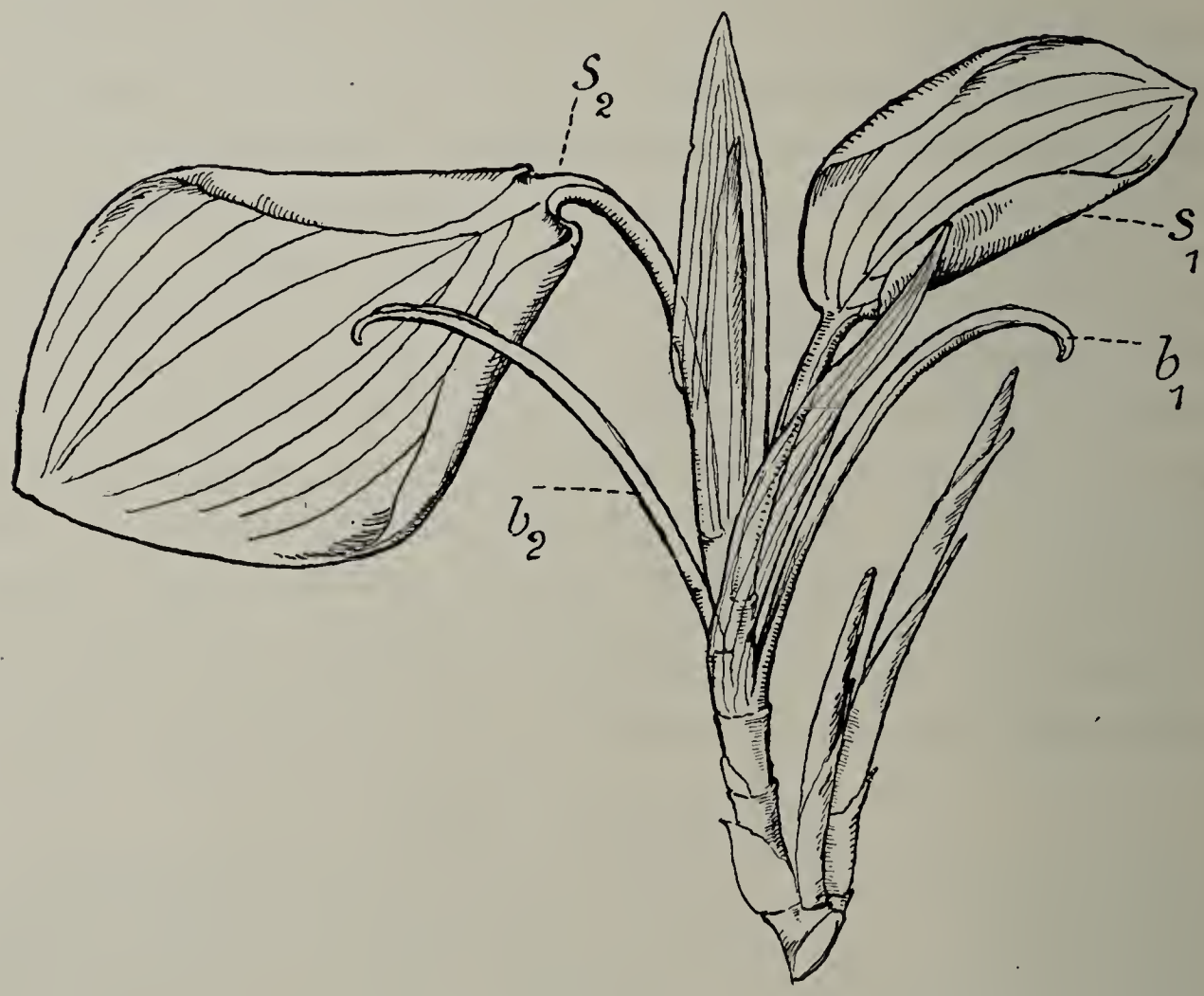


Fig. 1. Potamogeton natans, Landform. Den kurzgestielten Schwimmblättern (s_1, s_2) gehen zwei bandförmige Blätter (b_1, b_2) voraus.

Ende Mai 1912 hatte ich persönlich Gelegenheit, solche Landformen in der freien Natur zu sammeln in einem der großen Weiher westlich von Erlangen. Das Wasser war abgelassen, auf dem weichen, schlammigen Grunde lagen die kurzgestielten, rundlich-ovalen Schwimmblätter, dem Substrat dicht angeschmiegt; nur die noch in Knospenlage

1) Die Zeichnungen des Fryer'schen Werkes sind mit seltener Sorgfalt angefertigt und es ist nur zu bedauern, daß die Monographie nach drei Lieferungen abbricht; da außer bei Fryer (dessen Arbeit schwer zu erhalten ist) nur wenige Abbildungen von Landformen existieren, habe ich, soweit ich gute Exemplare besaß, selbst einige hier wiedergegeben.

befindlichen Blätter waren aufgerichtet. Nach Schenck sollen sich die Spreiten allerdings mehr oder weniger senkrecht stellen; nach Fryer besitzen sie keine Spur von den charakteristischen Blattgelenken und sind an der Basis leicht eingerollt. Das letztere kann ich bestätigen, das Gelenk ist aber sogar sehr deutlich ausgeprägt. Jedenfalls ist die Blattunterseite der ausgewachsenen Blätter vor dem schädlichen Einfluß der Trockenheit hinreichend geschützt. Das flüssige Medium, auf dem sie sonst liegen, wird also hier durch den wasserdurchtränkten Schlammgrund ersetzt. Wie auch aus der Fig. 1 ersichtlich ist, sind die Internodien kurz, die Blätter folgen daher dicht aufeinander, so daß bei einer größeren Anzahl von Schwimmblättern wohl ein büscheliges, rosettenartiges Aussehen resultiert. Sämtliche von mir gesammelten Exemplare besaßen auch einige bandförmige Blätter; im ganzen Habitus stimmen sie völlig mit der Abbildung Fryers überein; in Blüte habe ich von sämtlichen Exemplaren kein einziges gefunden. Unter dem untersuchten Herbarmaterial fand sich zwar ein Exemplar mit Blütenstand; es ist aber natürlich schwer zu entscheiden, ob diese Pflanze nicht schon geblüht hat, ehe sie auf das Trockene geriet; zum mindesten waren wohl die Blüten schon weit entwickelt. Auch die verhältnismäßig langen Blattstiele lassen in dem betreffenden Falle[1]) darauf schließen, daß es sich um eine Wasserform handelt, die verhältnismäßig spät auf Schlamm zu liegen kam. Nach Fryer (1898, pag. 7) sind Landformen von P. natans meist unfruchtbar: alle sogenannten blühenden Landformen, die er untersucht hat, haben ihr Wachstum im Wasser begonnen. Die anatomische Untersuchung nun, sowohl der frisch gesammelten, wie der Herbarpflanzen ergab keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den normalen Formen. Fig. 2 zeigt das Querschnittsbild eines solchen Luftblattes, das man ebensogut für ein gewöhnliches Schwimmblatt halten könnte. Auch die Zahl der Spaltöffnungen auf der Blattunterseite ist äußerst gering; zudem gibt Fig. 3 sogar eine Stelle im vorderen Drittel des Blattes, also gegen die Spitze zu, wieder, wo die Zahl der Stomata auch bei submersen Blättern verhältnismäßig am größten ist.

Was nun die Kulturversuche von solchen Landformen anlangt, so lassen sich im allgemeinen verschiedene Wege einschlagen. Das Sicherste wäre natürlich, die Bildung von Landformen im Freien, an Ort und Stelle, zu beobachten oder der Natur durch Trockenlegung

---

1) Es handelt sich um eine von O. Heer im Katzensee (Zürich) gesammelte Pflanze, die das botanische Museum des Polytechnikums Zürich besitzt.

vorzuarbeiten. Bei jedem anderen Verfahren muß man von vorne herein mit der Möglichkeit rechnen, daß durch den Transport, durch Verletzungen des Wurzelsystems usw. die Versuchsresultate derart geschädigt werden, daß ein großer Prozentsatz zugrunde geht, ehe ein deutlicher und einwandfreier Ausschlag zu erhalten ist. Selbst das relativ einfach erscheinende Verfahren, in der Natur vorgefnndene „Landformen“ zu verpflanzen, ist mir in den wenigsten Fällen gelungen. Auch unter der Glasglocke, auf feuchtem Substrat schrumpfen die anscheinend so derben Blattspreiten sehr bald zusammen; die neu austreibenden Blätter sind kleiner und nicht etwa dem Leben an der Luft mehr „angepaßt“, sondern nähern sich bereits den Wasserblättern. Meist vertrocknet dann die Stammknospe nach einigen Wochen, und wenn es hoch kommt, entwickeln sich in den Achseln der abgestorbenen Blätter Reserveknospen, deren erste Blätter den gewöhnlichen, riemenförmigen Wasserblättern völlig gleichen. Hält man das Substrat noch feuchter so bleiben die kurzgestielten Luftspreiten zwar frisch; in Wirklichket gehen die Pflanzen aber sogar rascher ein, da durch die Nässe die Wurzelbildung gehemmt wird, und die unterirdischen Teile der Gefahr des Abfaulens noch mehr ausgesetzt sind. Das Auftreten von Übergangsformen zu den Wasserblättern läßt auch bald irgendeine Schädigung vermuten. Meistens stellte sich heraus, daß die oberirdischen

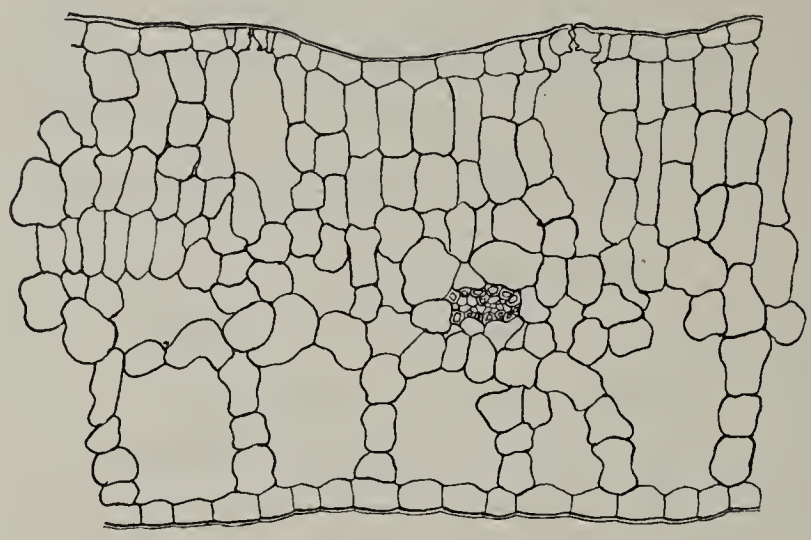


Fig. 2. Potamogeton natans, Landform (nach Herbarmaterial). Quèrschnitt durch eine Luftspreite. Auf der Unterseite lakunöses Parenchym wie bei gewöhnlichen Schwimmlättern.

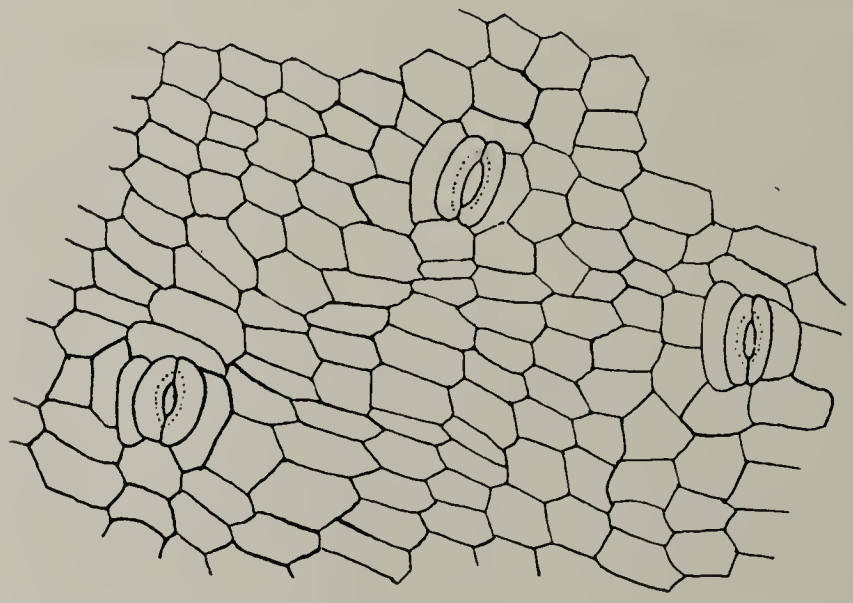


Fig. 3. Potamogeton natans, Landform. Blattunterseite (nahe der Spitze). Spaltöffnungen sehr zerstreut.

Teile entweder ganz, oder fast ganz vom Rhizom getrennt waren, — daß man es also im Grunde nur mehr mit Stecklingen zu tun hatte. Durch Einstecken der oberen Internodien einer normalen Wasserform in feuchte Erde wurde auch tatsächlich dieselbe Erscheinung hervorgerufen: auch hier entwickelten sich Reserveknospen mit riemenförmigen Primärblättern. War es also auch auf diesem Wege nicht gelungen, „Landformen“ länger in Kultur zu halten, so hatte sich wenigstens das eine wieder gezeigt, daß in den Wasserblättern Jugendformen zu erblicken sind, die bei jeder Verschlechterung der Lebensbedingungen unabhängig vom umgebenden Medium als Hemmungsbildungen zur Entwicklung gelangen: Also auch hier die gleiche Empfindlichkeit in der Reaktion auf irgendwelche störende Wachstumseinflüsse, wie sie Wächter (1897) bei Sagittaria beobachtet hat. Die Frage, ob bei längerer Kultur als Landpflanze P. natans vielleicht an den austreibenden Knospen von Anfang an nur noch die höhere Blattform entwickelt (vgl. Goebel, 1893, pag. 298) konnte aus den oben erwähnten Gründen also nicht völlig entschieden werden, weil eben die längere Kultur von Landformen noch nicht geglückt ist. Bei dieser Gelegenheit muß auch nochmals auf die Versuche von Mer (1882, pag. 175 ff.) hingewiesen werden, die auch bei Goebel diskutiert werden (1893, pag. 300). Mer beobachtete an seinen Luftsprossen von P. natans ebenfalls ein Zurücksinken auf die Primärblattform, und zwar im Herbst, was vielleicht auf eine Verminderung der Lichtintensität zurückzuführen ist. Goebel bezweifelt dieses Wiederauftreten der Wasserblätter bei Landformen, das er selbst niemals beobachten konnte (1893, pag. 300). Mer's Beobachtung läßt sich vielleicht damit erklären, daß die von ihm benützten Pflanzen eben nicht einmal Landformen im landläufigen Sinne waren, sondern nur Luftsprosse, die lediglich über den Wasserspiegel herausragten. Das Wiederauftreten der linearen Blätter schien Mer besonders merkwürdig, und er bezeichnet es als eine an den natürlichen Standorten sehr seltene Erscheinung. Aber schon Irmisch (1858) gibt an, daß er an nicht zur Blütenbildung gelangten Herbsttrieben oberhalb der vollkommenen Laubblätter wieder „Phyllodien“ in mannigfachen Übergängen, oder auch ohne solche, gesehen habe. Vergangenen Herbst habe ich selbst oft dieses Zurücksinken auf die Bandblattform beobachtet, im Freien an P. natans, im Gewächshaus an P. polygonifolius[1]).

1) Auch Glück bestätigt mir, daß diese Erscheinung durchaus nicht zu den Seltenheiten gehört.

Ein zweiter Weg, Landformen zu erhalten, wäre der, von der normalen Schwimmblattform auszugehen; diese Methode erweist sich aber bei P. natans deshalb als sehr wenig brauchbar, da die Internodien meist viel zu lang sind und die Blätter deshalb viel zu weit vom Substrat entfernt wären. Will man trotzdem von der Wasserform ausgehen, so muß man zu der bereits oben erwähnten Stecklingskultur greifen. Diese dritte Methode ist besonders dann von Interesse, wenn



Fig. 4. Potamogeton natans, Luftsproß. Die obersten Internodien einer normalen Pflanze, deren oberstes Schwimmblatt (*s*) noch vorhanden ist, wurden als Steckling gezogen. Die Achselsprosse haben dünne, sonst bei P. natans nicht vorkommende Spreiten gebildet.

man prüfen will, ob bei der Kultur auf dem Lande nicht etwa doch aus den Reserveknospen Blattspreiten sofort zur Entwicklung kommen können, — etwa, wenn man einen der Blütenbildung nahen Sproß benützt; auch hier waren, wie vorher bei den eigentlichen Landformen fast immer negative Resultate zu verzeichnen. Nur ein einziges Mal erhielt ich nach Abschneiden der jungen Blütenähre in der Achsel des obersten Schwimmblattes eine junge Knospe mit Blättern, die anatomisch (Fig. 5) und morphologisch (Fig. 4) ein Mittelding zwischen Schwimm-

blatt und Wasserblatt darstellten. Palisadenparenchym fehlte noch, aber die Blätter waren zu Spreiten ausgezogen und zwar bis fast auf die

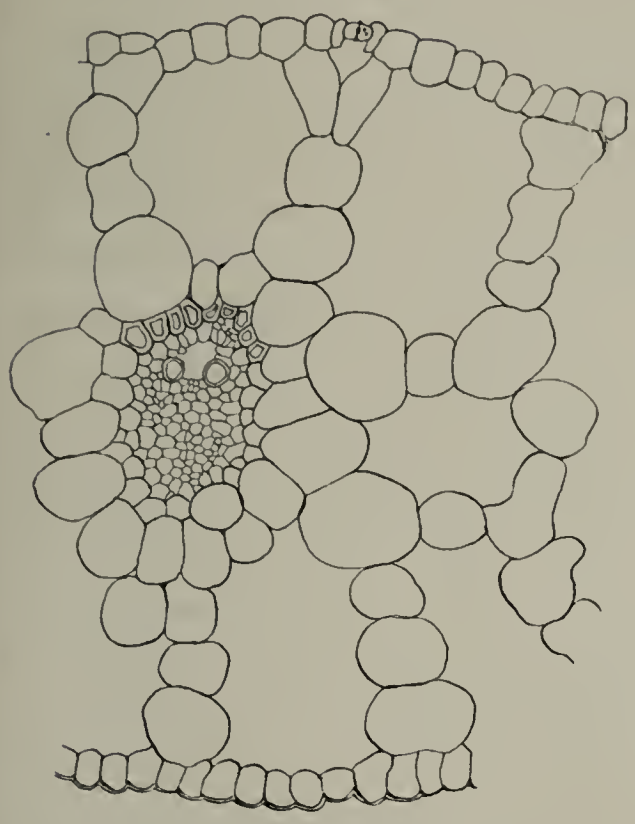


Fig. 5. Potamogeton natans. Querschnitt durch eine der in Fig. 4 gezeichneten, dünnen Luftspreiten. Auf Ober- und Unterseite lakunöses Gewebe.

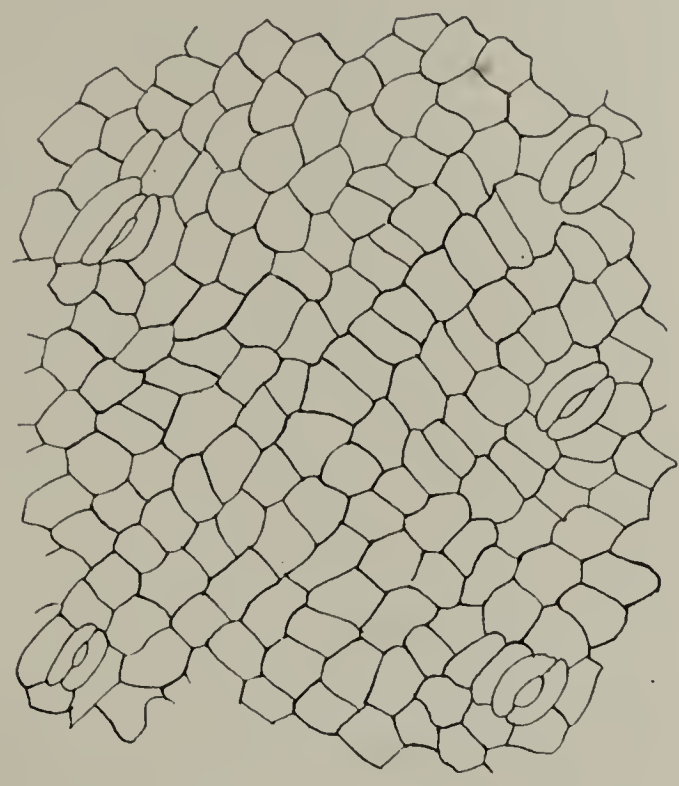


Fig. 6. Potamogeton natans. Oberseite der in Fig. 4 gezeichneten Luftspreite.

Basis herab. Die Verteilung der Spaltöffnungen auf der Unterseite entsprach der auch normalerweise vorkommenden geringen Zahl, die Oberseite besaß etwas mehr, als es sonst bei den Wasserblättern üblich ist (Fig. 6 u. 7). Trotz sorgfältiger Pflege habe ich die Pflanze bis jetzt nicht über dieses Stadium hinausgebracht.

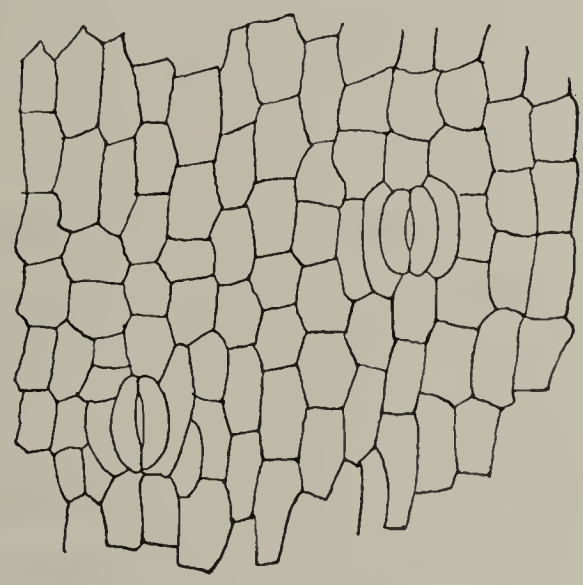


Fig. 7. Potamogeton natans. Unterseite einer der in Fig. 4 gezeichneten Luftspreiten.

Auch die Versuche, Rhizome mit Knospen als Landpflanzen zu behandeln, schienen nach Verlauf von mehr als einem Jahr nicht viel mehr Erfolg zu bringen, als dies bei den anscheinend nur kurze Zeit dauernden Versuchen Goebel's (1893, pag. 298) der Fall war. Die angelegten Knospen kamen zwar zur Entfaltung, gelangten aber fast nie über das Wasserblattstadium hinaus. Die Hauptschwierigkeit be-

stand auch hier wieder darin, die richtige Mitte zu finden zwischen Bodenfeuchtigkeit und Luftfeuchtigkeit. Die Pflanzen verhielten sich selbst auf dem besten Boden nicht viel anders, als wenn man sie nach gründlicher Reinigung in feuchte Tücher gehüllt in einer Deckelschale ans Licht stellte; im Gegenteil, das Wachstum war hier oft sogar ein üppigeres, als bei Topfkultur. In einem Falle gelang es aber doch, auch aus Rhizomen Pflanzen mit Schwimmblättern zu erhalten: Diesen gingen meist einige wenige Bandblätter voraus, so daß die Pflanzen den auch im Freien beobachteten „Landformen" vollständig glichen. Bisweilen begannen sich auch gleich von Anfang an kleine Schwimmblättchen zu entfalten; leider war es mir nicht möglich, diese Knospen abzubilden; denn als einmal die schützende Glasglocke vorübergehend auf einige Minuten entfernt worden war, ging die Kultur den Weg aller übrigen „Landformen". Die Blätter schrumpften zusammen, wie wenn sie eben aus dem Wasser gezogen worden wären und an der Luft gelegen hätten. Von einem anatomischen Unterschied konnte also auch hier keine Rede sein. Wenn sich die Pflanze trotzdem so weit entwickeln konnte, so mag dies seinen Grund darin haben, daß die verwendeten Rhizome in Erde überwintert hatten und besser eingewurzelt waren, als dies sonst bei Topfkulturen der Fall gewesen.

Von zwei weiteren Möglichkeiten etwaige Landformen zu erhalten, — nämlich aus Winterknospen und Samen, — wurde bei P. natans kein Gebrauch gemacht, doch soll später bei anderen Potamogeton-Arten darauf zurückgegriffen werden.

Bereits oben war wiederholt von dem Wiederauftreten der Bandblattform die Rede gewesen; es soll nun näher auf die Frage eingegangen werden, unter welchen Bedingungen diese Rückbildungserscheinungen hervorgerufen werden können.

Daß dies durch Versenken der Landform in ein Wassergefäß möglich ist, hat Goebel bereits gezeigt (1893, pag. 299). Das Resultat würde vielleicht auf eine direkte Beeinflussung durch das Medium schließen lassen; schon die Erfahrungen von Mer lehren jedoch, daß eine solche Umkehr in der Reihenfolge der Blattformen auch unabhängig vom umgebenden Medium eintreten kann. Eine Annäherung hierzu ist ja auch bei den oben beschriebenen Kulturversuchen von Landformen erhalten worden. Um nun zu prüfen, durch welche äußeren Faktoren die Bildung, bezw. das Wiederauftreten von Übergangs- und Wasserblättern abhängig ist, wurden möglichst gleich ausgebildete Pflanzen von P. natans teils auf normalem Substrat, teils auf sterilem Quarzsand, teils ohne jeglichen Boden kultiviert, und zwar wurden die

Versuche teils mit Nährlösung, teils mit Leitungswasser, teils auch mit destilliertem Wasser ausgeführt. Um die Einwirkung des Lichtes, welches wahrscheinlich bei jenen Herbstformen eine Rolle spielt, gleichfalls zu berücksichtigen, wurde die ganze Versuchsreihe einmal bei normaler Beleuchtung und einmal bei teilweiser Verdunklung angesetzt. Die sich hieraus ergebenden Kombinationen sind aus folgender Tabelle ersichtlich:

	Hell			Dunkel		
	auf Erde	auf Sand	ohne Substrat	auf Erde	auf Sand	ohne Substrat
In Nährlösung	[1]	[2]	[3]	[1a]	[2a]	[3a]
In Leitungswasser . . .	4	5	6	[4a]	**5a**	**6a**
In destilliertem Wasser .	7	**8**	**9**	[7a]	**8a**	**9a**

Von diesen zweimal neun Versuchen mußte bald eine große Anzahl ausschalten: Es zeigte sich nämlich, daß eine Kultur von P. natans in Nährlösung[1]) fast unmöglich ist (Nr. 1, 2, 3, 1a, 2a, 3a), ebenso gingen alle Dunkelkulturen auf guter Erde (also außer 1a auch 4a und 7a) meist schon nach wenigen Tagen (auch bei häufigem Wasserwechsel) zugrunde. Bei normaler Beleuchtung blieben sämtliche Kulturen, in denen Leitungswasser verwendet worden war (4 und 5), ebenso die, welche unter Vermeidung jeglichen Substrats an Aluminiumdraht unter Wasser gehalten wurden (6) monatelang normal, oder die Verringerung der Blattspreitengröße war eine ganz geringfügige. Dagegen traten in destilliertem Wasser (auf Sand Nr. 8 und ohne Substrat Nr. 9) die Rückbildungserscheinungen auf; — in erhöhtem Maße und besonders deutlich, wenn außerdem noch die Verdunklung mitwirkte (Nr. 8a und 9a); endlich zeigten auch die Dunkelkulturen in Leitungswasser (5a und 6a) die sukzessive Verschmälerung des Blattspreiten sehr schön.

Das Ergebnis dieser wenigen Versuche zeigt ziemlich deutlich, daß durch schlechte Ernährung, insbesondere durch Anwendung nährstoffreien Wassers, dann aber auch durch Herabsetzung der Assimilationstätigkeit infolge von Verdunkelung ein Wiederauftreten der Jugendform in verhältnismäßig kurzer Zeit erzielt werden kann. (Die Versuche wurden am 20. Mai 1912 angesetzt und am 10. Juli 1912

1) Wenigstens in den von mir benutzten Nährlösungen nach v. d. Crone und Knop.

abgebrochen.) Unter den Übergangsblättern befanden sich wiederholt auch solche mit löffelförmiger Verbreiterung (vgl. Fig. 8—10), wie sie Goebel, und früher Koch und Irmisch beschrieben, desgleichen auch Schwimmblätter mit durchscheinender Blattspreite, gleichfalls von Goebel angeführt. In der Natur kommen sie meist dann zur Ausbildung, wenn sie wegen der Wasserströmung gar nicht mehr zur Oberfläche gelangen konnten; sie dürften etwa mit dem identisch sein, was die Systematiker[1]) als var. prolixus Koch bezeichnen.

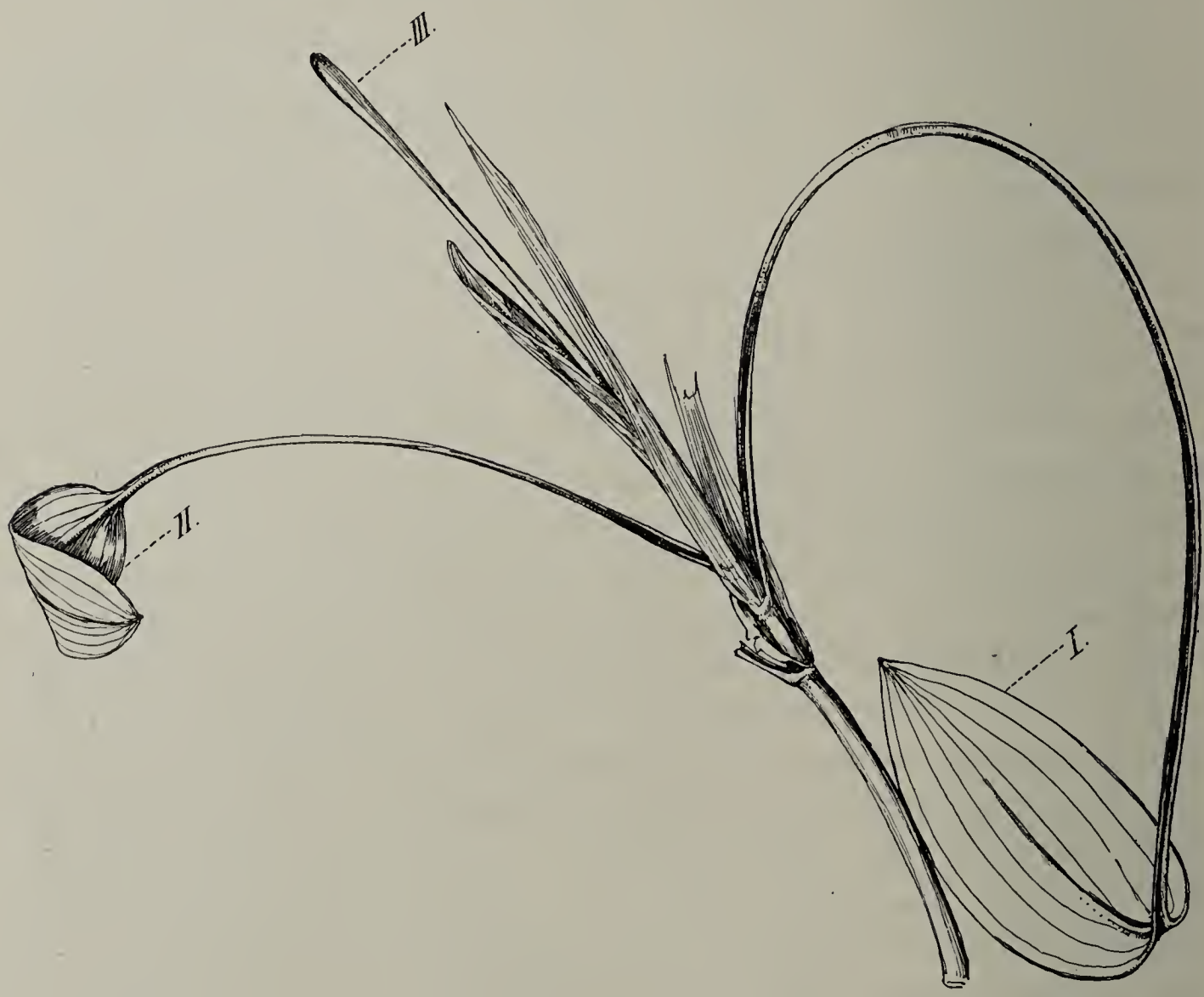


Fig. 8. Potamogeton natans. Rückschlagserscheinungen bei Kultur in destilliertem Wasser. *I* = letztes normales Schwimmblatt. *II* = Durchscheinendes Schwimmblatt (vgl. Fig. 11). *III* = Übergangsblatt mit löffelförmiger Spreite (vgl. Fig. 9 u. 10).

Fryer schreibt, wie dies früher ja meist geschah, diese durchsichtige Struktur der mechanischen Untertauchung zu. Die anatomische Untersuchung dieser Blätter ergab, daß das Palissadenparenchym nur ganz schwach zur Entwicklung gelangt ist. Die Epidermis der Ober-

1) Fischer nennt speziell diese Form mit durchscheinenden Blättern „f. lancifolius Fr.“.

und Unterseite führt Chlorophyll (vgl. Fig. 11). Es hat sich gezeigt, daß diese Übergangsschwimmblätter in ausgebildetem Zustand etwa den normalen Schwimmblättern zu vergleichen sind, wie sich diese in der Knospenlage darstellen (Fig. 12), wir haben hier also zugleich auch



Fig. 9. Potamogeton natans. Querschnittsbild eines löffelförmigen Übergangsblattes. Die mit punktierten Linien abgegrenzte Partie ist in Fig. 10 stärker vergrößert dargestellt.

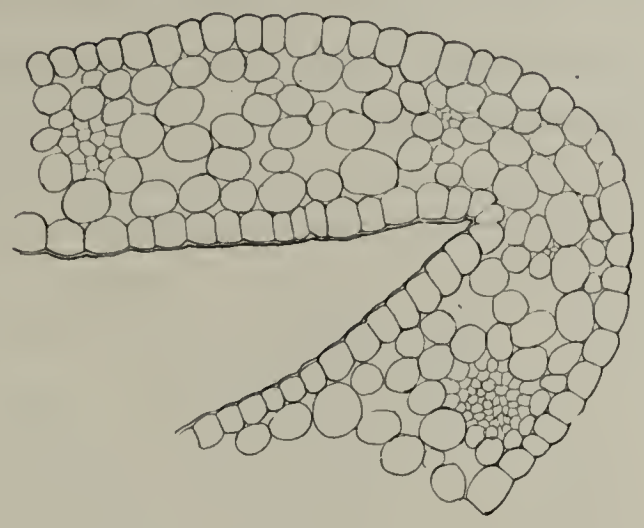


Fig. 10. Potamogeton natans. Anatomie eines löffelförmigen Übergangsblattes.

ein Verharren auf der anatomischen Jugendform. An den Achselsprossen, die bei Schwächung oder Absterben des Hauptvegetationspunktes in derartigen Kulturen (in destilliertem Wasser usw.) sich entwickeln, treten selbstverständlich sofort die Primärblätter auf; durch Abtrennung einzelner Internodien kann man sehr bald von P. natans Formen erhalten, die sich nach Habitus und Größe einem Potamogeton pectinatus schon ziemlich nähern, Formen, deren Existenz gleichfalls von Goebel (1913, pag. 301) angenommen wurde. Achselsprosse, die mit Spreitenblättern beginnen, habe ich dagegen bis jetzt nicht beobachten können, und doch scheinen auch solche vorzukommen; Raunkiaer hat sie wenigstens (1895/99, Fig. 37 *B*) abgebildet. Am ehesten müßten solche Knospen vielleicht zu erhalten sein, wenn man kräftig

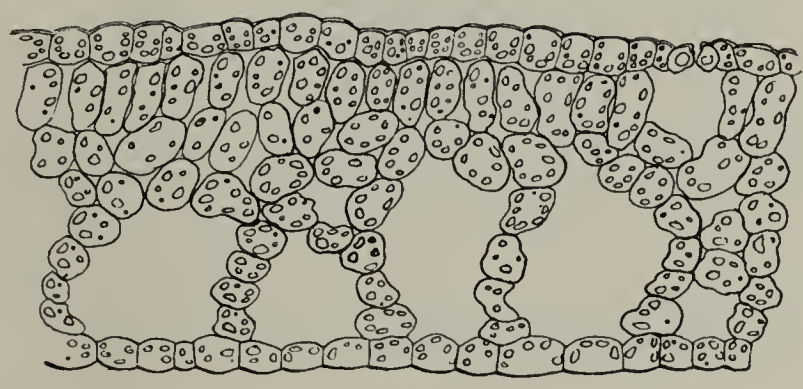


Fig. 11. Potamogeton natans. Querschnitt durch ein durchscheinendes Schwimmblatt. Palissadenparenchym schwach entwickelt, Epidermis der Unter- und Oberseite chlorophyllführend.

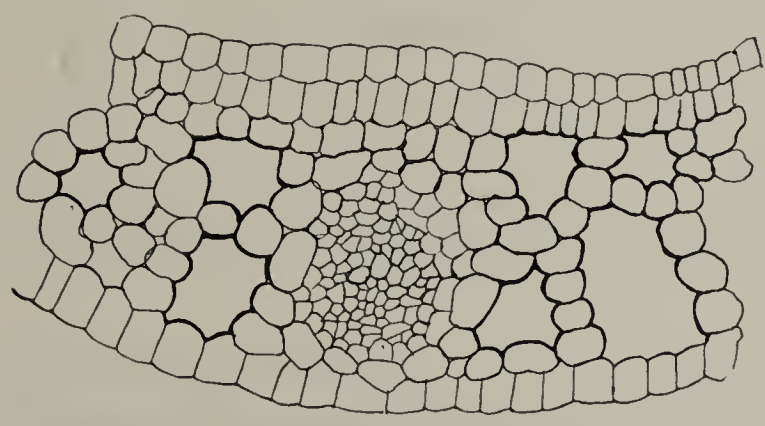


Fig. 12. Potamogeton natans. Anatomie eines normalen, aber noch nicht völlig entfalteten Schwimmblattes. Zahl und Größe der Palissadenzellen ähnlich wie in Flg. 11.

entwickelte Pflanzen in der Natur, also ohne vorherige Verpflanzung, entgipfelt[1]).

Ein schönes Gegenstück zu der Wiederhervorrufung der Jugendformen durch schlechte Ernährung wäre nun das Auftreten höherer Blattformen unter dem Einfluß besonders günstiger äußerer Bedingungen, also etwa die Ausbildung normaler Schwimmblätter unter Wasser. Während ich aber das erstere verhältnismäßig leicht, oft sogar ohne mein Zutun, erreichte, hatte es mit dem letzteren große Schwierigkeiten: Alle Versuche, durch Kultur in Nährlösung, durch Zuckerzusatz, Einleiten von Kohlensäure oder durch Anwendung von Reizmitteln (Kupfer- und Zinksulfat) das Auftreten von Schwimmblättern zu beschleunigen, blieben total ergebnislos. Nur der Vollständigkeit halber möchte ich eine Ausnahme erwähnen: Bei meinen mannigfachen Versuchen, die Assimilationstätigkeit zu erhöhen, wendete ich u. a. auch die von Agelstein (1910) stammende Methode an, wonach submerse Pflanzen am besten in ca. 1% Bikarbonatlösungen assimilieren. Tatsächlich habe ich in einigen wenigen Fällen bei P. natans Achselsprosse erhalten, welche bei Zusatz von 1% $KHCO_3$ zum Leitungswasser Übergangsblätter zeigten, die sich am meisten den in Fig. 4 dargestellten vergleichen lassen, nicht aber den in Fig. 8—10 wiedergegebenen, löffelförmigen Zwischenformen. In Fig. 13 ist ein Querschnittsbild der betreffenden Blattform gezeichnet. Zu einem abschließenden Urteil über diese Blattform konnte ich bis jetzt nicht gelangen; die Versuche müßten in größerem Maßstabe wiederholt werden.

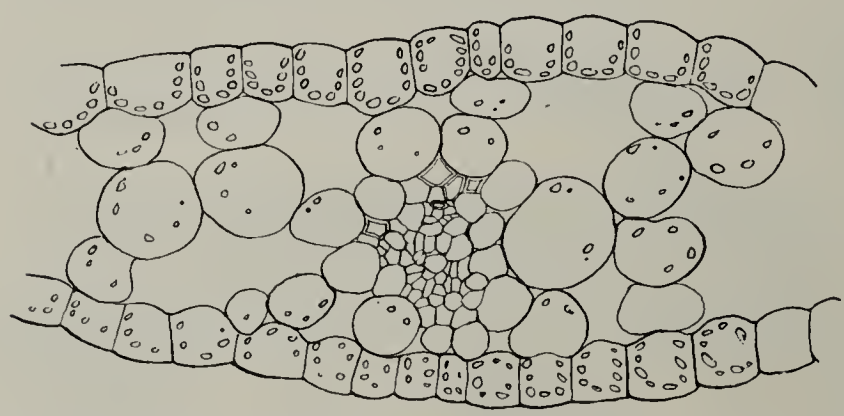


Fig. 13. Potamogeton natans. Anatomie eines in $KHCO_3$-Lösung gewachsenen Übergangsblattes.

Zum Experimentieren besonders geeignet erschien

Potamogeton fluitans,

da er, — in sehr klaren, rasch fließenden Gewässern heimisch —, keine umständliche Reinigung erfordert (wie dies bei anderen Potamogeton-Arten der Fall ist) und auch in der Kultur leichter rein zu halten ist.

---

1) Dieser Versuch soll im Laufe des Sommers noch für verschiedene Potamogeton-Arten nachgeholt werden.

Landformen werden in der Literatur verschiedentlich erwähnt, doch scheinen sie nicht so häufig beobachtet worden zu sein, wie bei P. natans Fischer (1907) sagt von dieser f. terrester, sie finde sich fast überall, wo P. fluitans wächst, an Ufern und seichten Stellen, selbstverständlich ohne Ähren. Eine genauere Beschreibung finden wir bei Graebner (1908, pag. 437) und Fryer (1898), welch letzterer auch eine Abbildung beigegeben hat, die besonders deshalb von Interesse ist, weil auch hier wieder das Vorhandensein von schmäleren, den Wasserblättern entsprechenden Primärblättern deutlich zum Ausdruck kommt. Nach seiner Beschreibung sind die unteren Blätter auf zwei bis drei reduziert, — schmal lineal; eine Spreite ist immer vorhanden, aber der Länge nach gefaltet. Besonders üppige Exemplare scheint Fryer gerade von dieser Spezies nicht gesehen zu haben, denn er bezeichnet die rosettenbildenden, oberen Blätter als schwach lederartig und meint überhaupt, daß die Pflanze selten Gelegenheit habe, zur Lebensweise auf dem Lande zu gelangen. Günstigeres Material scheint, — nach der Schilderung zu urteilen —, Graebner vorgelegen zu haben; kurz erwähnt wird diese Landform auch von Baumann (1911) und Waldvogel (1900), und auch sonst wird sich noch manche Angabe finden



Fig. 14. Potamogeton fluitans. Habitusbild einer Landform.

lassen. Das einschlägige Herbarmaterial konnte ich für diese Spezies nicht bekommen, dagegen konnte ich an dem für P. fluitans klassischen Standort (im Seebach bei Erlangen) auf dem feuchten Ufersand schöne Landformen sammeln (Ende Mai 1912); die Pflänzchen machten einen äußerst frischen Eindruck und waren ziemlich üppig entwickelt. Die Schwimmblätter waren zwar bedeutend kleiner als bei der Wasserform, waren aber trotz der frühen Jahreszeit schon in großer Anzahl vorhanden, während nebenan, an einer tieferen Stelle des Baches nur die leuchtend grünen, submersen Blätter zu sehen waren [1]). Fig. 14 soll den Habitus einer solchen Landform darstellen. Die untersten Blätter sind nicht mehr vorhanden, die Schwimmblätter sind kurz gestielt und ziemlich dicht aufeinanderfolgend, wie denn überhaupt die Kürze der Internodien wohl das einzige immer wiederkehrende Merkmal solcher Landformen, — auch bei anderen Arten —, sein dürfte. Wenn man überhaupt von echten Landformen bei Potamogeton sprechen will, so schien mir dies anfangs am ehesten hier, bei P. fluitans, der Fall zu sein. Das Ergebnis der anatomischen Untersuchung fiel aber auch hier, wie vorher bei P. natans, zuungunsten der Landform aus: Das Querschnittsbild des Landblattes (Fig. 15) und das des normalen Schwimmblattes (Fig. 16) ist im wesentlichen das gleiche [2]). Auch die Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite (Fig. 17 u. 18) entspricht

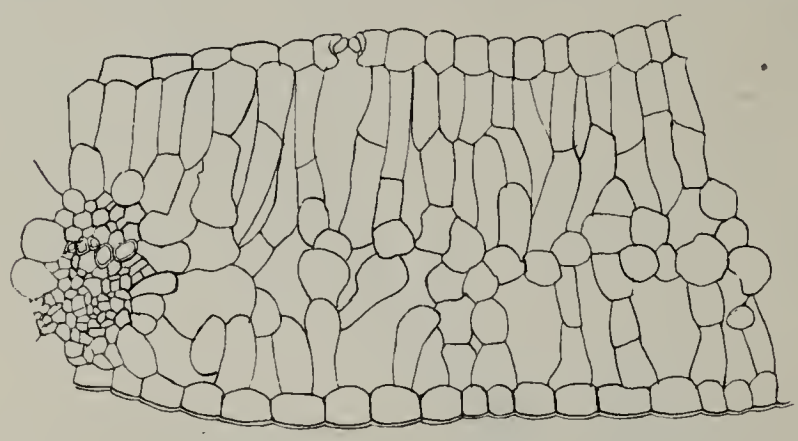


Fig. 15. Potamogeton fluitans. Anatomie der Landform.

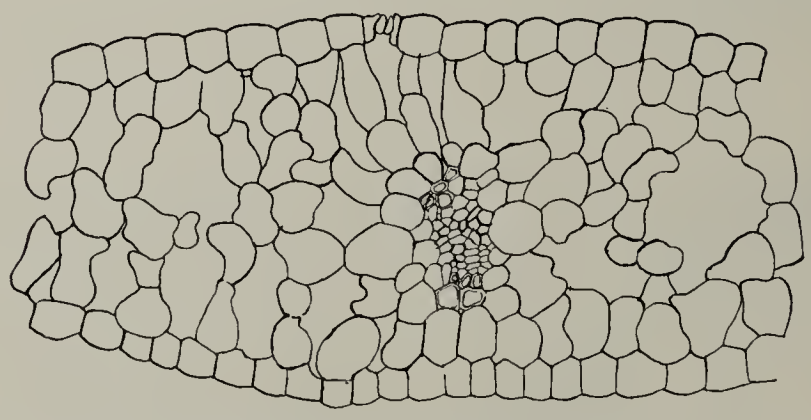


Fig. 16. Potamogeton fluitans. Anatomie eines normalen Schwimmblattes.

1) Zwei Monate später war die Schwimmblattbildung an der gleichen Stelle so stark, daß vom Wasserspiegel meterweit nichts mehr zu finden war; ja, die Blätter überdeckten und überschoben sich sogar gegenseitig, wie ich es bei keiner anderen Potamogeton-Art mehr gesehen habe.

2) Das in Fig. 15 sichtbare palissadenartige Parenchym der Unterseite ist nicht konstant; es kann bei Wasser- und Landformen vorkommen.

ganz den Verhältnissen bei Schwimmblättern. Die Hoffnung, wenigstens von P. fluitans Landformen dauernd in Kultur halten zu können, hat sich denn auch leider nicht erfüllt; weder unter Glas, noch zwischen Moos[1]) wollte die Pflanze gedeihen. Da ich verhältnismäßig viel Material zur Verfügung hatte, ließ ich im „Sumpf“ des alten botanischen Gartens ein eigenes Beet für diese Landformen einrichten, brachte sie unter Glas und ließ während der Mittagsstunden auch beschatten, — leider vergeblich. Am natürlichen Standort scheinen diese Pflanzen eben doch ziemlich regelmäßig von Wasser bespült zu werden, auch sind sie durch zahlreiche Uferpflanzen hinreichend geschützt, wozu außerdem als wichtiger Faktor die gute Bewurzelung kommen dürfte, die sich auch bei P. natans als sehr wesentlich ergab. Dagegen zeigte

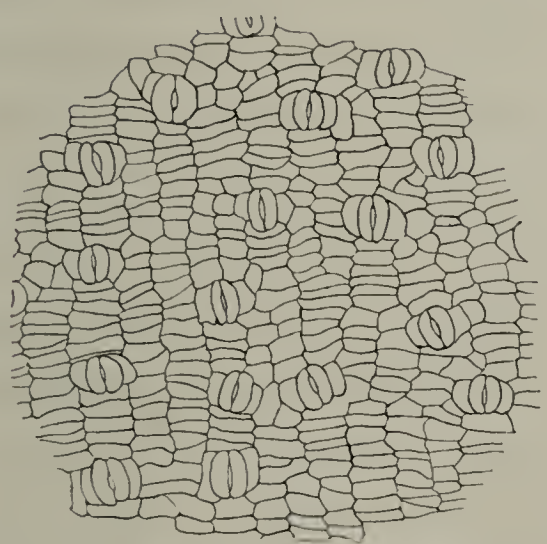


Fig. 17. Potamogeton fluitans. Landform, Blattoberseite.

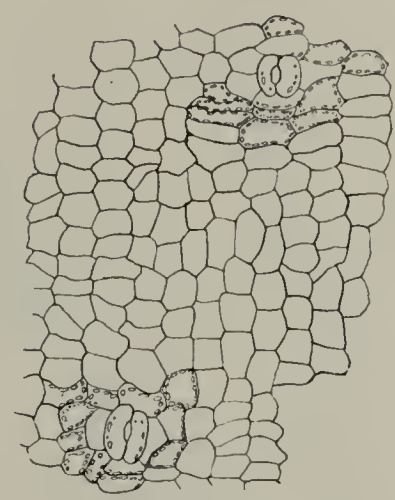


Fig. 18. Potamogeton fluitans. Landform. Blattunterseite.

sich wiederum, — womöglich noch auffälliger als bei P. natans —, als Reaktion auf die ungünstigen äußeren Bedingungen, die Erscheinung der Rückschlagsbildung, derart, daß auf die kurzgestielten Landblätter, oft nur durch ein einziges Übergangsblatt getrennt, durchsichtige, schmale Blätter folgten, die, abgesehen von der geringeren Größe, völlig den submersen gleichkamen.

Auch mit Stecklingskulturen hatte ich nicht den gewünschten Erfolg; dagegen bekam ich auch hier einmal an einer Achselknospe als erstes Blatt ein kleines, ziemlich kurzgestieltes Schwimmblättchen; ein zweites ist aber leider nicht nachgefolgt. Immerhin läßt diese Überspringung der Primärblattform auf eine Förderung der Blütenregion schließen. Es ist dies ein Anzeichen dafür, daß vielleicht die Ausbildung höherer Blattformen eben doch auch mit der für die Blütenbildung notwendigen besseren Stoffzufuhr zusammenhängt, — daß also

1) Eine künstliche Nachbildung der Lebensbedingungen von var. sphagnophila.

eine gewisse Parallelität zwischen blütenbildenden und schwimmblattbildenden Stoffen besteht, wie es ja auch bei den Gegenblättern von Ranunculus aquatilis der Fall zu sein scheint. Ebenso erhielt ich an entblätterten Sproßstücken aus der oberen Stengelregion, nachdem diese Internodien mehrere Wochen hindurch in feuchten Tüchern aufbewahrt worden waren, Achselsprosse, bei denen eine Umkehrung in der Reihenfolge der Blattformen wenigstens angedeutet schien. Jedenfalls standen die zuerst entfalteten Blätter der Form nach den Schwimmblättern noch näher, als die folgenden, auf welche die verschlechterten Lebensbedingungen erst voll und ganz einzuwirken schienen (Fig. 19). Dagegen wollte es nie gelingen, aus Rhizomen, die ich von Anfang an als Landpflanzen behandelte, jemals etwas anderes als Wasserblätter hervorzubringen. Das Aussehen einer solchen scheinbaren Landform mit dicht gedrängten, steil aufgerichteten „Wasser"-blättern mag durch Fig. 20 veranschaulicht werden.



Fig. 19. Potamogeton fluitans. In feuchter Luft entwickelter Achselsproß. Das erste Blatt (*I*) ist als Schwimmblatt, die folgenden (*II* u. *III*) sind als schmale Wasserblätter ausgebildet.

Winterknospen hatte ich nur wenige zur Verfügung; soweit sie auf dem Lande keimten, begannen sie mit „Phyllodien", auf die dann kleine Wasserblätter folgten, und bei diesen blieb es. Früchte zur Keimung zu bringen, ist mir bis jetzt überhaupt nicht geglückt.

War schon bei Kultur auf dem Lande eine Rückkehr zur Jugendform sehr leicht zu erreichen, so mußte dies um so mehr bei Verschlechterung der Lebensbedingungen unter Wasser zu erwarten

sein. Tatsächlich eignet sich P. fluitans besonders gut, wenn es sich darum handelt, die vollständige Umkehrung in der Reihenfolge der Blattformen zu demonstrieren. Außer dem Versenken in tieferes Wasser erwies sich wieder als besonders geeignet die Kultur in nährstoffarmem (destilliertem) Wasser, und zwar ohne Substrat, so daß also die Pflanze nur auf die Reservestoffe der Grundachse angewiesen war. Die Reaktion kann beschleunigt werden durch Verdunkelung und Abschneiden der besonders in destilliertem Wasser sehr rasch wachsenden Nebenwurzeln. Wie sich eine ursprüngliche Landform, nachdem sie etwa einen Monat lang die obige Behandlung durchgemacht hat, umgebildet hat, dürfte aus Fig. 21 ohne weiteres ersichtlich sein:



Fig. 20. Potamogeton fluitans. Luftsproß mit Wasserblättern. Internodien und Blattstiele sind kurz, die Spreiten sind steil aufgerichtet.

Die kurzen Internodien, mit entsprechend vielen Blattansätzen versehen, lassen schon erkennen, daß die mit l bezeichnete Region der ursprünglichen Landform angehörte. b_1, b_2 und b_3 sind die letzten Landblätter, doch zeigen die Internodien i_1 und i_2 schon eine deutliche Verlängerung. b_4 und b_5 sind bereits regelrechte Schwimmblätter; mit b_6, b_7 und den folgenden ist bereits das Wasserblattstadium erreicht. Die kurzen Blattstiele zeigen, daß das benützte Gefäß nur eine geringe Tiefe besaß; von einer Wirkung der Versenkung als solcher kann also hier kaum gesprochen werden; b_{10} läßt die beginnende Erschöpfung der Pflanze erkennen.

Was den entgegengesetzten Versuch betrifft, — die Hervorrufung der höheren Blattformen durch bessere Ernährung — so hatte ich hier wenigstens einen kleinen Erfolg zu verzeichnen. Ende Mai 1912 gesammelte Pflanzen, die sich damals noch auf dem Wasserblattstadium befanden, wurden ohne Substrat bei guter Beleuchtung zum Teil in Leitungswasser, zum Teil in 0,2 %iger Nährlösung (nach v. d. Crone) kultiviert. Während die letzteren, nachdem noch einige weitere Wasserblätter sich entfaltet hatten, zur Bildung von Schwimmblättern übergingen, blieben die Pflanzen im Leitungswasser dauernd auf dem Wasserblattstadium. Man kann nun entweder sagen: durch die gute Ernährung wurde die Bildung der Schwimmblätter begünstigt, oder aber auch, — was nach den Erfahrungen an anderen Potamogeton-Arten fast wahrscheinlicher sein dürfte, — die ausnehmend schlechte Ernährung (Fehlen jeg-



Fig. 21. Potamogeton fluitans. Rückschlag von der Landform zur schwimmenden und untergetauchten Form. Nähere Erklärung im Text.

lichen Substrates) habe die Bildung der Schwimmblätter verhindert. Aber immerhin wurde dieses Minus an Nährstoffen aus dem Boden im anderen Falle durch die künstliche Salzzufuhr ausgeglichen.

Bald zu den gleichblätterigen, bald zu den heterophyllen Arten wird

Potamogeton coloratus Vahl (= P. plantagineus Du Croz)

gerechnet. Sauvageau (1891, pag. 195) macht darauf aufmerksam, daß auch die oberen Blätter die gleiche Struktur zeigten, wie die untergetauchten, Palisadenparenchym fehle vollständig und auch die Oberseite weise nur wenig Spaltöffnungen auf. Fischer spricht zwar von besonderen Schwimmblättern, betont aber dabei, daß sie meist pergamentartig und durchscheinend seien, seltener lederartig; ähnlich äußert sich Fryer. Der Übergang von den unteren lanzettlichen zu den oberen eiförmigen Blättern ist ein ganz unmerklicher. Wenn die als Schwimmblätter ausgebildeten Spreiten sich weniger durchscheinend zeigen, so ist dies mehr auf optische Ursachen zurückzuführen, als auf anatomische Differenzen: bringt man solche Schwimmblätter unter Wasser, so zeigen sie die gleiche durchsichtige Beschaffenheit, wie die dauernd submersen unteren Blätter.



Fig. 22. Potamogeton coloratus. Habitusbild der Landform (nach Herbarmaterial).

Nach den Erfahrungen, die wir bisher sogar mit den „Landformen“ typisch heterophyller Arten gemacht haben, muß uns bei P. coloratus eine Anpassungsfähigkeit an das Luftleben wenig wahrscheinlich dünken; dennoch ist hier die Landform sogar ziemlich häufig und wird als var. rotundifolius Mert. et Koch beschrieben. Graebner nennt sie eine Form des flachen, stehenden Wassers, das sich stark erwärmt, was speziell bei dem Münchener Standort gut paßt; wegen

der kurzgestielten rundlichen Blättchen ist sie einem Plantago major nicht unähnlich (vgl. Fig. 22). Fryer meint, ungeachtet der zahlreich gebildeten Landformen verlange diese Spezies scheinbar doch eine nasse Atmosphäre, da ihre Zahl in lange aufeinander folgenden Trockenperioden stark dezimiert würde. Baumann (1911) weist auf die Anwesenheit der Spaltöffnungen hin; aber dieses Merkmal ist ein äußerst unsicheres und die Zahlendifferenzen müßten schon beträchtlich sein, wenn man danach Land- und Wasserform unterscheiden wollte. So kann es sehr wohl vorkommen, daß ein Landblatt weniger Stomata aufweist, als ein Schwimmblatt.

Der Münchner Standort für P. coloratus (im sogenannten Schwarzhölzl) ist deshalb besonders instruktiv, weil wir hier sämtliche Formen, die untergetaucht-flutende (nach Fischer v. fluviatilis), die schwimmende (v. vulgaris), die Seichtwasserform (v. helodes Dum.) und endlich die eigentliche Landform (v. rotundifolia M. et K.) in allen Übergängen wenige Schritte nebeneinander vorfinden. So sehen wir in der

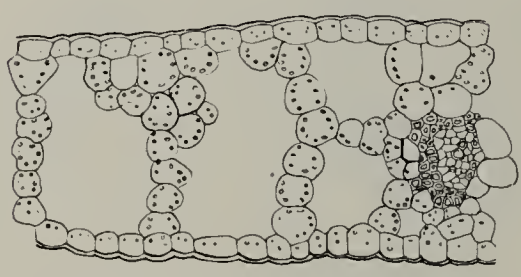


Fig. 23. Potamogeton coloratus. Anatomie eines Luftblattes.



Fig. 24. Potamogeton coloratus. Topfkultur einer scheinbaren Landform. Die über den Rand hinausragenden Blätter sind unter dem Einfluß der Luft geschrumpft.

Mitte des klaren, ziemlich rasch fließenden Baches den Kiesgrund mit den rotbraunen Pflanzen der flutenden Form bedeckt, während an Buchten, oft von überhängendem Rasen und Moos beschattet, die frisch grünen, breiten Schwimmblätter (sofern wir von solchen sprechen wollen) ausgebildet sind. In einer leichten Bodenvertiefung nebenan, die den größten Teil des Jahres mit einer wenige Zentimeter hohen Wasserschicht erfüllt ist, findet sich dann die Schlamm- und Landform, mit Rosetten kleiner, rundlicher, auffällig spröder Blätter, die zwar aus dem Wasser herausragen, aber bei jeder Luftbewegung benetzt werden können; wie sich diese Pflanzen in einem sehr heißen Sommer ver-

halten, war leider im Jahre 1912 nicht festzustellen. Pflanzen von ganz ähnlichem Aussehen enthielt auch das Züricher Herbarmaterial, nach dem auch die Fig. 22 hergestellt wurde; mit den Blütenständen hat es natürlich die gleiche Bewandtnis, wie oben bei P. natans. Besondere anatomische Merkmale waren weder an den von mir gesammelten, noch den getrockneten (Züricher) Landformen zu entdecken, also z. B. von einer Ausbildung von Palisadenzellen ist auch keine Andeutung vorhanden (Fig. 23).

Auch von P. coloratus suchte ich die Landformen in Kultur zu halten und zwar in einer Schale, die etwa zu zwei Drittel mit Erde gefüllt und am Rande mit einem feuchten Moospolster ausgekleidet wurde. In der so entstandenen Vertiefung — gewissermaßen der Bodensenkung — wurden die kleinen Räschen eingepflanzt und mit einer Glasglocke zugedeckt. Die zarte Konsistenz der Blätter und auch alle Angaben über die Lebensfähigkeit solcher Landformen, ließen ein Fortkommen der Kultur sehr fraglich erscheinen, und dennoch schien sich gerade P. coloratus widerstandsfähiger als alle anderen Arten zu erweisen. Eine der im Frühjahr 1912 angesetzten Kulturen hat Sommer und Winter überdauert, die Blätter sind noch jetzt nach mehr als einem Jahr von frisch grüner Farbe und größer als bei der gewöhnlichen Landform; die kurzen Internodien verleihen ihnen das rosettenartige Aussehen. Nachdem sich die Pflanzen von den Folgen des Ortswechsels erholt hatten, brauchten sie nur wenig begossen zu werden. Das Moos und die Glasglocke reichten hin, die Luft genügend feucht zu halten. Zur Blütenbildung war sie allerdings bis jetzt nicht zu bringen, aber das Ganze machte einen üppigen und gesunden Eindruck (Fig. 24). Wie vorsichtig man mit solchen scheinbaren Landformen jedoch sein muß, und wie richtig Fryer in dieser Beziehung über P. coloratus geurteilt hat, zeigte sich, als beim Photographieren die Glasglocke vorübergehend entfernt werden mußte. Die 4 Minuten Belichtungsdauer reichten hin, um die am weitesten herausragenden Blätter zum Schrumpfen zu bringen!

In anderen Fällen zeigten sich denn auch bei der Kultur solcher Landpflanzen wieder ähnliche Erscheinungen, wie vorher bei P. natans und P. fluitans, ein rasches Herabsinken auf ein Schwimm- und Wasserblattstadium, soweit man von einer solchen Unterscheidung Gebrauch machen will (Fig. 25). In einem Falle beobachtete ich auch einmal an einer Achselknospe die umgekehrte Reihenfolge der Blattformen, indem sich als erstes ein rundliches, Luftspreiten ähnliches Blättchen entfaltete, während die folgenden mehr und mehr den submersen Blättern der

var. fluviatilis sich näherten. Anatomische Differenzen lassen sich selbstredend nicht konstatieren, da ja ein prinzipieller Unterschied zwischen Luft-, Schwimm- und Wasserblatt dieser Spezies nicht existiert. Fig. 26 mag den Habitus dieses Pflänzchens darstellen.

In noch einer Beziehung erwies sich P. coloratus als ziemlich brauchbares Versuchsobjekt. Die Früchte sind nämlich verhältnismäßig leicht zur Keimung zu bringen, wenn man sie in fauligem Wasser eine Zeitlang warm stellt. Sofort nach Beginn der Keimung wurden die Pflänzchen getrennt: einige wurden unter Wasser, andere in Luft (natürlich unter Glas) weiterkultiviert. Als Substrat war in beiden Fällen Torferde gewählt worden. In den ersten Tagen ist die Entwicklung annähernd bei beiden gleich, nur daß die Luftblätter von Anfang an etwas gedrungener erscheinen, bald aber werden die Unterschiede deutlicher: Im Wachstum der Landkeimlinge macht sich eine auffällige Verlangsamung und bald völliger Stillstand bemerkbar, ohne daß aber die Pflänzchen zugrunde gegangen wären. Die Wasserkeimlinge strecken sich zusehends und ihre Blätter gewinnen allmählich das Aussehen der gewöhnlichen, untergetauchten Form (Fig. 27 u. 28). Das Kleinbleiben scheint also auch schon in sehr frühen Stadien eine der



Fig. 25. Potamogeton coloratus. Beginnende Rückschlagserscheinungen bei einer ursprünglichen Landform.

hauptsächlichsten Reaktionen auf die Kultur außerhalb des Wassers zu sein. Von besonderem Interesse war es nun, die anatomischen Verhältnisse zu vergleichen. Wie bei älteren Pflanzen, so zeigten sich auch hier keine prinzipiellen Unterschiede; besonders instruktiv ist auch die Verteilung der Spaltöffnungen: Sowohl Luft- als Wasserkeimpflanze kann sie besitzen und entbehren, ja es schien fast, als ob die durch die Kultur auf dem Lande bedingte Hemmung auch in bezug auf die Stomata sich äußern würde.



Fig. 26. Potamogeton coloratus. Achselsproß, dessen erstes Blatt in der Form einem Schwimm- oder Luftblatt noch gleicht.



Fig. 27. Potamogeton coloratus. Wasserkeimpflanze.

Was schließlich die Rückschläge auf Jugendformen bei Kultur ohne Substrat in Leitungs- oder destilliertem Wasser anlangt, so reagierten fast sämtliche Versuchsobjekte ungewöhnlich rasch in der bereits bei andern Potamogeton-Arten beschriebenen Weise. Besonders in einem Falle (Fig. 29, 30 u. 31) ging die Reduktion so weit, daß auf die breiteiförmigen Schwimmblätter nicht nur immer schmälere Wasserblätter folgten, sondern daß sogar die sonst nur bei Keimpflanzen zu beobachtende Verschmelzung der Blattspreite mit der Stipel auftritt (vgl. Glück, 1901, pag. 54), also eine vollständige Umkehrung der Blattfolge von dem höchstentwickelten Schwimmblatt bis zu den morphologischen Verhältnissen der Keimpflanze.

Während in Fig. 29 die Übergänge vom Schwimmblatt (*s*) über das schmälere, sonst bei Tiefwasserformen beobachtete Wasserblatt (*w*) zu dem mit der Stipel verwachsenen Blatte (*k*) wiedergegeben ist, sind in Fig. 30 und 31 die beiden obersten Partien vergrößert dargestellt, um den allmählichen Übergang der Stipularbildung zu zeigen.

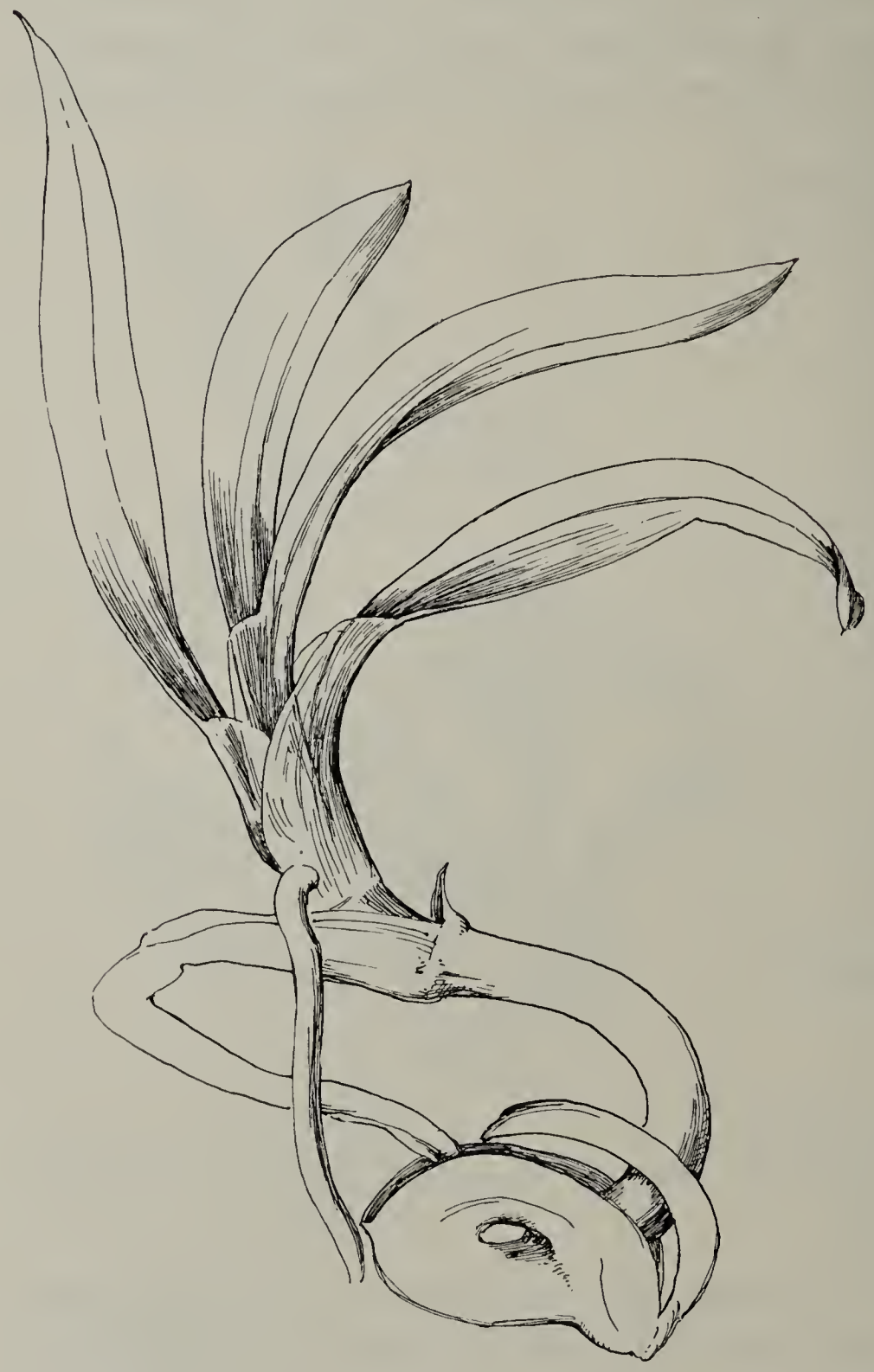


Fig. 28. Potamogeton coloratus. Landkeimpflanze. Aussehen am 14. Februar (am 14. April hatte sich der Keimling noch nicht weiter entwickelt!)

Anschließend an P. coloratus soll nun der in die gleiche systematische Gruppe[1]) gehörige

Potamogeton alpinus Balbis

behandelt werden. Anhaltspunkte über das Auftreten von Landformen bei dieser Art konnte ich bis jetzt weder aus der Literatur, noch aus dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial gewinnen, doch nach seinem ganzen Bau müßte P. alpinus eigentlich ebenso gut die Fähigkeit besitzen, es auf dem Lande unter günstigen Bedingungen einige Zeit auszuhalten, wie P. coloratus, zumal da ja P. alpinus unter Umständen sogar echte Schwimmblätter bildet.

1) Fischer vereinigt P. coloratus, alpinus und spathulatus zur Gruppe der Chartophylli F.

Wenn diese Spezies hier, in diesem Zusammenhang, besprochen wird, so geschieht dies in erster Linie deshalb, weil sich speziell an



Fig. 29. Potamogeton coloratus. Rückkehr vom Schwimmblattstadium (*s*) zum Keimblattstadium (*k*). Näheres im Text. Details in Fig. 30 und 31.

P. alpinus die Abhängigkeit — oder Unabhängigkeit — der Spaltöffnungsbildung vom umgebenden Medium studieren läßt[1]).



Fig. 30. Potamogeton coloratus. Die in Fig. 29 mit *I* bezeichnete Partie stärker vergrößert.

Goebel (1893, pag. 297) beschreibt u. a. den anatomischen Bau der bei dieser Art nur bisweilen zur Ausbildung gelangenden Schwimmblätter[2]). Da ich im Sommer 1912 kein einziges lebendes Exemplar

1) Vgl. die Notiz bei Neger (Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1913), pag. 260.

2) Es heißt dort: „Sie haben auf beiden Flächen Spaltöffnungen; während das Mesophyll der Wasserblätter nur aus einer Zellschicht besteht, ist das der Schwimmblätter viel ausgebildeter und der Blattbau ein deutlich dorsiventraler."

von P. alpinus bekommen konnte, welches Schwimmblätter entwickelt hätte, so war ich auf Herbarmaterial angewiesen. Die kräftigsten dieser Blätter, die ich anatomisch untersuchte, erinnerten schon ziemlich an die Schwimmblätter von P. natans, nur daß die Palisadenzellen keine solche Längenausdehnung erreichen; ihre Ausbildung erinnert vielmehr



Fig. 31. Potamogeton coloratus. Die in Fig. 29 mit *II* bezeichnete Partie stärker vergrößert.

an die, wie man sie bei der oben erwähnten Form von P. natans (f. prolixus) findet, oder etwa an die Schattenblätter der Landpflanzen.

In der von Goebel bei dieser Gelegenheit zitierten Arbeit von Mer wird auf das Vorkommen von Spaltöffnungen unter Wasser hingewiesen. Von dem nämlichen Autor besitzen wir an anderer Stelle

(1882) bemerkenswerte Angaben, welche deutlich erkennen lassen, daß die Bildung von Spaltöffnungen in einem gewissen Entwicklungsstadium auch dann eintritt, wenn die Wasseroberfläche noch nicht erreicht ist. Mer schreibt diese Vergrößerung der Spaltöffnungszahl in einem gewissen Entwicklungsstadium einer in seichtem Wasser oder in Luft eintretenden Verlangsamung des Wachstums zu; die Nährstoffe am Scheitel würden dadurch angehäuft und die Produktion der Spaltöffnungen werde begünstigt, indem an allen Punkten eine Vermehrung der Epidermiszellen eintrete. Weiter heißt es bei Mer: Aus einem ganz analogen Grund trifft man die Spaltöffnungen zweifellos auch an den „feuilles florales".

Tatsache ist, daß dei P. alpinus die den Blüten am nächsten stehenden Blätter Stomata tragen, auch wenn diese Blätter nicht als Schwimmblätter ausgebildet sind, und die Oberfläche des Wasserspiegels nicht erreichten. Die Untersuchung an verschiedenen Pflanzen ergab, daß die Zahl der Spaltöffnungen vom untersten zum obersten Blatte sukzessive zunehme. Besonders auffällig fand ich diese Erscheinung an den hier sich besonders zahlreich entwickelnden Achselsprossen. In der Blütenregion hatten bereits die ersten Blätter dieser büschelig stehenden Sprosse Stomata, sonst entsprachen sie völlig den normalen Wasserblättern.

Wie wenig das Auftreten der Spaltöffnungen vom umgebenden Medium abhängig ist, zeigt auch eine Beobachtuug Sauvageaus (1891, pag. 272): Er hat in einem reißenden Bache Exemplare von P. alpinus gesammelt, welche blühten, ohne jemals Schwimmblätter zu machen; die Internodien waren gestreckt, die Blätter schmal und lang (bis zu 20 cm!). Auf diesen Blättern hat nun Sauvageau immer eine große Anzahl von Spaltöffnungen gefunden, die auf die ganze Oberfläche verteilt waren. Auch einige einschlägige Beobachtungen von Fischer (1907, pag. 45) verdienen Erwähnung: Zur Zeit der Blüte und solange die Früchte noch klein waren, sah er nur wenige Schwimmblätter; 14 Tage später sei alles mit kleinen derben Schwimmblättern überdeckt gewesen. Es ist nicht unmöglich, daß es sich hier gleichfalls um Achselsprosse in der Blütenregion handelt, wo die Stoffe zur Ausbildung von Schwimmblättern vielleicht in höherem Maße zur Verfügung stehen. Die von mir fast regelmäßig beobachteten, Spaltöffnungen tragenden Blättchen der Achselsprosse wären vielleicht der erste Schritt zu solchen Schwimmblättern. Nicht uninteressant ist auch der folgende von Fischer beobachtete Fall, daß nämlich über einer Ähre mit lederigen Stützblättern wieder 1—2 Internodien mit häutigen

Blättern folgten, welche wieder von lederigen abgelöst wurden. Fischer nimmt hier eine allmähliche Erhöhung des Wasserspiegels nach Entwicklung des ersten Ährenstandes an; irgendeine vorübergehende Störung muß wohl hier die Ursache gewesen sein, erstaunlich ist es aber, daß dies Schwimmblattstadium so rasch wieder erreicht wurde. Versuche durch bessere Ernährung das Auftreten von lederigen Blättern in der Kultur zu bewirken, sind weder vor, noch nach der Blütenbildung geglückt. Von den zahlreichen Pflanzen, die ich aus dem Deininger Moor bei München zu diesem Zwecke in den Garten verpflanzen ließ, hat keine einzige auch nur eine Andeutung von Schwimmblättern erkennen lassen, so daß ich fast annehmen möchte, daß es sich hier um eine Rasse handelt, der die Fähigkeit, Schwimmblätter zu bilden, nicht mehr zu entlocken ist. Desgleichen scheiterten auch alle Versuche, die Pflanze auf dem Lande zu kultivieren, gleichviel ob nun von Achselsprossen oder von Winterknospen ausgegangen wurde.

In besonders hohem Maße wird die Fähigkeit, Landformen zu bilden

Potamogeton gramineus

zugeschrieben; nach Graebner soll er selbst auf Wiesen keine Seltenheit sein und eine große Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit besitzen; auch der Schilderung Baumann's zufolge kann er das Luftleben monatelang ohne Schädigung ertragen. Nach Fryer sollen diese Landformen es bis zur Anlage von Blütenständen bringen; zur Fruchtreife sind sie jedoch niemals gekommen, in welchem Falle man nach Fryer's Auffassung allein von einer wirklich „amphibischen" Pflanze sprechen dürfe.

Der vergangene Sommer hat Beobachtungen in der freien Natur über diese sonst anscheinend häufigen Landformen leider wiederum unmöglich gemacht, so daß auch hier keine lebenden Landformen zu erhalten waren. Die anatomische Untersuchung von zweifellosen Landformen aus dem Züricher Herbarmaterial ergab denselben Befund wie die vorher beschriebenen Arten: Die Luftspreiten waren von gewöhnlichen Schwimmblättern kaum zu unterscheiden, höchstens die stärkere Cuticula auf der Blattunterseite ließe sich als Abweichung anführen (Fig. 32).

Zum Kultivieren eignet sich diese sonst so plastische Spezies womöglich noch weniger als alle anderen. Es ist nicht einmal gelungen, sie unter normalen Bedingungen auf gutem Substrat in mäßig tiefem Wasser weiterzubringen. Auch Exemplare, die ich mitsamt dem natürlichen Boden in den botanischen Garten setzen ließ, waren nicht am

Leben zu erhalten. Gerade P. gramineus hat sich als ganz außergewöhnlich empfindlich auch gegen Leitungswasser erwiesen. Aber auch die Rückschlagserscheinungen, die sonst so leicht zu erhalten sind, blieben hier aus, ebenso scheinen sich außerhalb des Wassers aus Rhizomknollen keine Pflanzen weiter zu entwickeln; nach Entfaltung von wenigen Wasserblättern, die wie die submersen vereinzelte Spaltöffnungen zeigen, stellen sie das Wachstum ein. Die Rückkehr zur Jugendform, wie sie Goebel (1893, Fig. 89) abgebildet hat, konnte übrigens auch damals nur an axillären Ausläufern beobachtet werden; ein Zurücksinken auf die Wasserblätter am ursprünglichen Hauptsproß scheint hier nicht vorzukommen. An eine Veränderung der Blattformen allein durch Veränderung der Nahrungsbedingungen will insbesondere Baumann (1911) nicht recht glauben; der Schein ist auch allerdings gegen diese sonst so leicht zu bestätigende Annahme. Doch kann man in aufsteigender Reihenfolge sehr schön alle Übergänge von den Wasser- zu den Schwimmblättern beobachten, und man möchte daher doch glauben, daß auch das Umgekehrte möglich sein sollte. Daß es im Experiment bisher noch nicht gelungen ist, mag vielleicht seine Ursache darin haben,

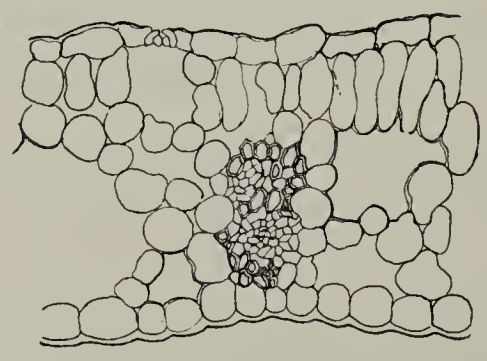


Fig. 32. Potamogeton gramineus (nach Herbarmaterial). Querschnitt dureh ein Blatt der Landform.

daß die Schwimmblätter gegen Versenken unter den Wasserspiegel auffallend empfindlich sind und mitsamt dem ursprünglichen Vegetationspunkt absterben, wodurch die Pflanze dann auf Vermehrung durch Achselsprosse angewiesen ist, die wie gewöhnlich, mit Wasserblättern beginnen; ein solcher Fall ist auch der von Goebel beschriebene. Für die Gestaltungsverhältnisse bei den Landformen ist es nun wichtig, ob aus solchen Achselsprossen nicht unter Umständen sofort breite Schwimmblätter oder wenigstens doch Übergangsblätter entstehen können. Wenn Pflanzen auf dem Wasserblattstadium trocken gelegt werden, so sollen nach Fryer die bereits angelegten Blätter zugrunde gehen und durch kleine Blattrosetten an den Knoten ersetzt werden. Ob diese sofort als Schwimmblätter ausgebildet sind, geht aus der betreffenden Stelle nicht hervor. Nach Graebner würden die untergetauchten Blätter fehlen oder vereinzelt auf der Schlammoberfläche liegen. Auch in dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial von Landformen waren meist einzelne Übergangsblätter vorhanden. Die Seichtwasserform (v. stagnalis Fischer), welche leicht in die Landform übergehen kann, zeigt bisweilen Achselsprosse mit nur einem Wasserblatt, auf

welches dann sofort breite, allerdings noch etwas durchscheinende Schwimmblätter folgen. Das erste Blatt zeigt fast keine Spreite und ähnelt sehr den phyllodienartigen Gebilden, die man bei keimenden Rhizomknollen dieser Spezies sehr häufig beobachten kann und die oft auch für P. Zizii und P. lucens beschrieben werden. In Fig. 33 ist eine derartige Seichtwasserform wiedergegeben.



Fig. 33. Potamogeton gramineus (nach Herbarmaterial). Die Achselsprosse beginnen mit breiten, aber noch etwas durchscheinenden Schwimmblättern.

Von dem nahe verwandten

Potamogeton Zizii

sind ebenfalls Landformen bekannt, die im allgemeinen dieselben Verhältnisse wie P. gramineus aufweisen, wie denn überhaupt P. Zizii öfters mit einem P. gramineus in vergrößertem Maßstabe verglichen wird. Nach Fischer bildet die Landform eine auf feuchtem Schlamm liegende Blattrosette; ganz ohne Primärblätter scheinen jedoch die Landformen auch hier nicht zur Ausbildung zu gelangen; wenigstens habe ich an dem Herbarmaterial als Vorläufer der eigentlichen Schwimmblätter immer einige phyllodienartige und häutige Blätter beobachtet. Die Grenzen sind hier allerdings noch schwerer zu ziehen als bei P. gramineus, weil die untergetauchten Blätter von vornherein breiter sind als bei diesem. Nach Baumann sind die Blätter vollständig dem Luftleben „angepaßt“ und besitzen auf beiden Seiten Spaltöffnungen.

Daß die „Anpassung“ nicht sehr weitgehend ist, zeigt wohl der in Fig. 34 gegebene Querschnitt einer solchen Luftspreite. Lebendes Material konnte ich von P. Zizii überhaupt nicht bekommen, so daß eine experimentelle Prüfung einstweilen unterbleiben mußte.

Aus dem gleichen Verwandtschaftskreis wären noch zu erwähnen P. coriaceus Nolte, P. nitens Weber und P. varians Morong, Arten, welche schwer zu bekommen sind, von denen aber ebenfalls Landformen beschrieben werden. Besonders auf die ausführlichen Angaben Fryer's (1887) über die letztgenannte Art soll hier der Vollständigkeit halber verwiesen werden. Fryer nennt diese Spezies die bemerkenswerteste in bezug auf ihre Fähigkeit, einer extremen Trockenheit und Hitze Widerstand zu leisten. Besonders die nun folgenden Angaben erscheinen mehr als zweifelhaft, wenngleich die Beobachtungen dieses Autors sonst den Eindruck größter Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit hervorrufen. Die Pflanze soll in einem ausgetrockneten, grasbewachsenen Teich mehrere Wochen ohne Schaden in einer Sonnentemperatur fortgekommen sein, die oft 100° überschritt (hoffentlich „Fahrenheit“)[1])! Aber selbst diese anscheinend sehr widerstandsfähige Form hat zwar geblüht, nie aber fruktifiziert. Dagegen sollen Anzeichen vorhanden sein, daß die Pflanzen, ohne zeitweise wieder untergetaucht zu leben, mehrere Jahre ausdauern. Fryer kannte in einem dieser ausgetrockneten Teiche die Landformen jahrelang, ehe er imstande war, die Wasserform überhaupt einmal anzutreffen. Den Schwimmblättern scheinen nach Fryer auch bei dieser Art häutige und schmälere Blätter vorherzugehen. Es erscheint nicht sehr wahrscheinlich, daß die durchscheinenden, doch jedenfalls ähnlich wie etwa bei P. coloratus gebauten Blätter, wirklich eine solche Zähigkeit besitzen. Die anatomische Untersuchung würde wohl auch keine bedeutenden Unterschiede ergeben.

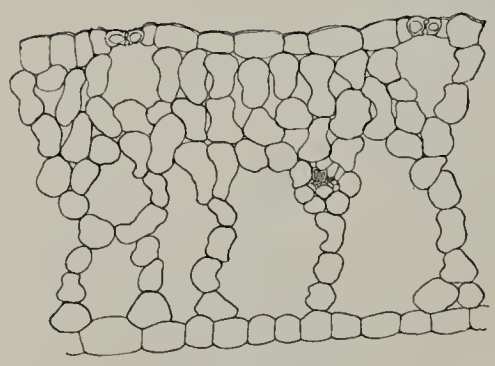


Fig. 34. Potamogeton Zizii (nach Herbarmaterial). Blattquerschnitt der Landform.

Alle bisher besprochenen Arten sind entweder immer, oder doch bisweilen imstande, lederige Schwimmblätter auszubilden[2]) und scheinen daher zur Erzeugung von Landformen immerhin einigermaßen geeignet. Bei dem nun zu besprechenden

---

1) Auch so wären es immerhin ca. 38° C.

2) P. coloratus dürfte an der Grenze stehen.

Potamogeton lucens

kann man von Schwimmblättern wohl kaum mehr reden; Fryer hat sorgfältig nach Schwimmblättern gesucht, aber selbst in ganz seichten und warmen Gewässern niemals auch nur eine Andeutung gefunden. Sobald die Pflanze vollständig an die Luft gesetzt wurde, vertrocknete sie, ebenso wie auch P. praelongus. Tiselius soll eine Landform angeben (nach Ascherson u. Graebner im „Pflanzenreich"). In ganz feuchter Luft ist es mir einmal gelungen, junge Knospen 14 Tage lang am Leben zu erhalten; von einer Fähigkeit, Landformen zu bilden, kann natürlich keine Rede sein. Wenn P. lucens dennoch in diesem Zusammenhange erwähnt wird, so geschieht dies hauptsächlich wegen einer Angabe Sauvageau's (1891, pag. 271) bezüglich der Verteilung der Spaltöffnungen, woraus ersichtlich ist, daß die Ausbildung dieser Organe noch von ganz anderen Faktoren als dem Vorhandensein oder Fehlen des Wassers abhängig ist. Von den völlig submersen Blättern (unter einer mehrere Zentimeter dicken Eisschicht!), welche Sauvageau im November untersuchte, zeigten alle Spaltöffnungen[1]) auf beiden Seiten; im folgenden Juni wurden vom gleichen Standort wieder Pflanzen untersucht: Die Spaltöffnungszahl war eine bedeutend größere, auf einer Fläche von $2^1/_2$ qcm mehr als 300. Es ist hierin vielleicht eine analoge Erscheinung, wie die Herbstrückschläge bei den heterophyllen Arten, zu erblicken. Dagegen war die Zahl verhältnismäßig gering bei Pflanzen, welche Sauvageau absichtlich in einem weniger tiefen Bassin kultivierte. Wahrscheinlich waren hier Störungen, wie sie beim Verpflanzen hervorgerufen werden, von hemmendem Einfluß; auch kam es vor, daß in tiefem Wasser die untersten Blätter mehr Spaltöffnungen besaßen, als die in der Nähe der Oberfläche — lauter Erscheinungen, die wenig für einen direkten Einfluß des Mediums sprechen. Auf analoge Verhältnisse bei Zanichellia soll später noch hingewiesen werden. — Von

Potamogeton perfoliatus

hat zwar Meyer (in Flor. Hann.) eine Landform aufgeführt, die aber jetzt doch allgemein als Schlammform (auch „echte" Landformen sind eigentlich nichts viel anderes!) betrachtet und von Meyer selbst mit seiner var. densifolius als synonym bezeichnet wird[2]). Fischer beschreibt weiterhin noch eine angebliche Landform dieser Spezies, welche am Chiemsee gesammelt wurde und fast ganz undurchsichtige

1) Ob funktionierende, ist nicht angegeben.

2) Die Angaben sind der Arbeit Fischer's entnommen.

Blätter besitzen soll; jedenfalls ist die Zugehörigkeit zu dieser Spezies zweifelhaft [1]).

Diese verschiedenen Angaben haben mich veranlaßt, einmal auch experimentell zu versuchen, ob P. perfoliatus nicht etwa doch in Luft fortzubringen sei: Es gelang, aus Rhizomen Pflänzchen heranzuziehen,



Fig. 35. Potamogeton densus. Ausgangsmaterial vor der Kultur in destilliertem Wasser.

deren Blätter kleiner und rundlicher waren und dichter gedrängt standen, aber keinerlei anatomische Unterschiede aufwiesen. In feuchter Luft konnten einzelne Exemplare etwa 1 Monat lang am Leben erhalten werden, faulten aber schließlich von unten her ab. Spaltöffnungen habe

1) Fischer glaubt nunmehr diese angebliche Landform einem P. gramineus oder vielleicht P. gramineus × perfoliatus zurechnen zu müssen (nach briefl. Mitteilung).

ich selbst bei P. perfoliatus nicht beobachtet, dagegen sollen nach Sauvageau (1891, pag. 272) bisweilen auf der ganzen Oberfläche solche vorkommen (vgl. auch die Arbeit Uspenskij's).

Versuche, durch Einleiten von Kohlensäure, Kultur in Zuckerlösungen und Zusatz von $CuSO_4$ (vgl. Goebel, 1908, pag. 45), die Pflanze zur Bildung von Spaltöffnungen zu veranlassen, mißlangen; nur die von Goebel für Myriophyllum angegebene Anthocyan-Färbung bei Kultur in Zuckerlösung habe ich auch hier erhalten, außerdem in $CuSO_4$ eine Verkleinerung der Blätter und Verkürzung der Internodien; von Spaltöffnungen aber war nichts zu sehen [1]). — Von Potamogeton densus wird über Landformen nirgends etwas angegeben, doch soll er bisweilen Spaltöffnungen besitzen, aber anscheinend ohne jede Regelmäßigkeit. Sauvageau (1891, pag. 273) fand bald in größerer und geringerer Tiefe gleich viele (20—40 pro Blatt), bald hatten die tiefer untergetauchten Blätter gar keine und die oberen eine größere Anzahl. In feuchter Luft ist P. densus nicht länger als 14 Tage fortzubringen.



Fig. 36. Potamogeton densus. Pflänzchen nach Kultur in destilliertem Wasser.

Selbst bei Kultur unter anscheinend ganz normalen Verhältnissen, in frischem Leitungswasser, bei guter Beleuchtung und auf gutem Boden,

1) Vgl. Nachtrag auf pag. 212.

zeigt sich P. densus auffallend empfindlich. Durch Kultur in destilliertem Wasser gelang es, eine Form zu erzielen, die z. B. nach Graebner (1908, pag. 498) selten und nur in stark fließendem, klarem Wasser zur Ausbildung gelangt und in der Natur als var. setaceus unterschieden wird. Fig. 35 u. 36 soll einen Vergleich ermöglichen zwischen den Dimensionen der normalen Pflanze und dieser in destilliertem Wasser erhaltenen Form, die übrigens kräftig assimilierte und eine frischgrüne Farbe besaß. Wie in vielen anderen Fällen, so dürften eben auch hier Gestaltungsverhältnisse, die dem fließenden Wasser als solchem zugeschrieben werden, lediglich auf Verschlechterung der Ernährung zurückzuführen sein, ein Punkt, worauf wir später bei Scirpus lacuster noch zurückkommen werden.

Wir sind nun bereits zu der Gruppe von Potamogeton-Arten gelangt, die niemals zweierlei Blattformen, sondern nur submerse Blätter ausbilden und die im allgemeinen (vgl. Goebel, 1893, pag. 243) als spaltöffnungslos betrachtet werden. Wie wir bereits bei den drei letzten Potamogeton-Arten sahen, muß man in bezug auf ein Urteil über Fehlen oder Vorhandensein von Spaltöffnungen sehr vorsichtig sein, und so liegen tatsächlich auch Angaben über Stomata für die Gruppe der „Graminifolii Fries“ vor; auch die Bildungsmöglichkeit von Landformen ist bei manchem Vertreter dieser Gruppe mindestens ebenso gut denkbar als bei P. perfoliatus. So hat Goebel (1908, pag. 52) z. B. von

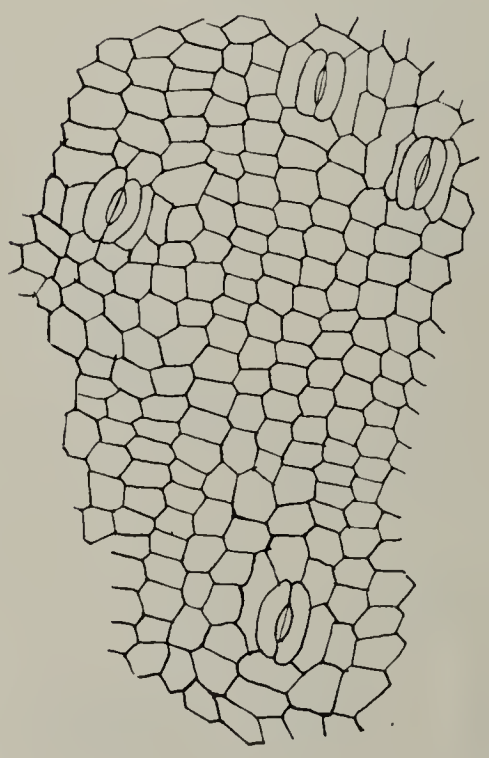


Fig. 37. Potamogeton pectinatus. Blattoberseite einer Landform (nach Herbarmaterial).

Potamogeton pectinatus

Landformen beobachtet, welche blühten und Blätter mit zahlreichen Spaltöffnungen besaßen. Auch Baumann (1911) gibt an, „daß zuweilen angeschwemmte oder aufs Trockene gelangende Pflanzen dieser Art noch einige Zeit außer Wasser zu vegetieren vermögen; ihre reduzierten, dem Luftleben „angepaßten“ Stengel und Blätter besaßen zahlreiche Spaltöffnungen. Sauvageau (1891, pag. 273) hat an P. pectinatus anscheinend nur wenige und an den übrigen Arten dieser Gruppe gar keine Stomata gefunden. Schenck (1886, Cassel) beschreibt zwar eine größere und kleinere Rasse, aber von Spaltöffnungen oder gar

Landformen erwähnt er nichts, wie er überhaupt das Vorkommen von chlorophyllfreier Epidermis und Spaltöffnungen an submersen Pflanzen nur als vereinzelte Ausnahmen betrachtet. Bei der Durchsicht des Münchner Herbarmaterials ist mir besonders eine Pflanze aufgefallen, die jetzt zwar unter P. filiformis liegt, aber vom Sammler als P. pectinatus f. terrester bezeichnet worden war. Mag die Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Art auch zweifelhaft sein, so viel steht jedenfalls fest, daß die Blätter zahlreiche Spaltöffnungen besaßen, auf der



Fig. 38. Potamogeton pectinatus (nach Herbarmaterial). Landform, Habitus.

Ober- und Unterseite über die ganze Fläche verteilt, und zwar nicht rudimentär, sondern zum Teil ganz normal gebaut (Fig. 37); der dichtgedrängte, büschelige Wuchs und die kurzen Internodien lassen es gleichfalls sehr wohl möglich erscheinen, daß eine außerhalb des Wassers wachsende Form vorliegt (Fig. 38). Außerdem kann der Sammler doch nicht ohne weiteres von einer Landform reden, so daß man seiner Angabe über die Standortsverhältnisse auf alle Fälle Glauben schenken muß.

Die Angaben Goebels und Baumanns, sowie dieser Herbarbefund haben mich veranlaßt, P. pectinatus versuchsweise auf dem Lande zu kultivieren. Das Experiment glückte, besonders wenn von Rhizomknollen ausgegangen wurde, über Erwarten gut. Es gelang, einzelne Pflänzchen monatelang am Leben zu erhalten; die Kultur war zwar unter Glas, wurde aber nur spärlich gegossen. Prinzipielle anatomische Unterschiede gegenüber dem Typus zeigten aber diese wie die Herbarpflanzen ebensowenig als alle bisher besprochenen „Landformen".

Jedenfalls ist durch diese Versuche erwiesen, daß auch grasblätterige Potamogeton-Arten außerhalb des Wassers eine Zeitlang zu vegetieren vermögen. P. pectinatus gedeiht zum mindesten auch nicht schlechter als etwa P. natans auf dem Bandblattstadium.

Besonders bemerkenswert ist endlich noch die Beobachtung Goebel's an Exemplaren von P. pusillus (1893, pag. 243 u. 297), welche nicht nur Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Blätter trugen, sondern sogar eine Art Stielansatz aufwiesen, also eine gewisse Annäherung an die Ausbildung von Schwimmblättern. Gleichviel, ob hier eine wirkliche Landform vorlag oder ob das Auftreten von Spaltöffnungen mit den blütenbildenden Stoffen in Beziehung zu bringen ist, die Tatsache allein, daß hier Spaltöffnungen vorkommen, ist auffällig, da diese Angabe die einzige in der Literatur ist. Nach langem Suchen ist es mir gelungen, an anscheinend normalen Wasserformen an den obersten Blättern, die unmittelbar den Blüten vorhergehen, gleichfalls Stomata aufzufinden[1]). Die von Goebel beschriebene Annäherung an Schwimmblätter ist außerdem auch deshalb von Interesse, weil es außereuropäische Arten gibt, die, wenn ihnen die Schwimmblätter fehlen, einem P. pusillus zum Verwechseln ähnlich sein sollen. Sauvageau meint damit den P. Vasey Robbins, der nach Graebner (1907, pag. 49/50) überhaupt nur selten Schwimmblätter hervorbringt und nur in seichtem Wasser[2]). Diese Ähnlichkeit soll durchaus nicht nur eine äußerliche sein, sondern nach Sauvageau auch in der Zahl der Blattnerven, der Parenchymausbildung usw. begründet sein. Bei den übrigen Potamogeton-Arten aus dem Verwandtschaftskreis von P. pusillus konnte ich an Stichproben aus Herbarmaterial zwar bis jetzt keine Spaltöffnungen beobachten, doch dürfte ihr Vorkommen wohl bei allen Potamogeton-Arten möglich sein.

In diesem Zusammenhang soll schließlich auch

---

1) Versuche über das Wachstum von P. pusillus auf dem Lande werden im Laufe des Sommers noch nachgeholt.

2) Diese Schwimmblätter sind nur 8—10 mm lang und 4—6 mm breit.

Zanichellia

nicht unerwähnt bleiben. Hier ist es wieder Sauvageau, dem wir Angaben über Spaltöffnungen verdanken. Bei Z. repens hat er stets auf der Ober- und Unterseite Stomata vorgefunden, und zwar von Blättern, die immer untergetaucht waren. Die Zahl soll in der Nähe der Oberfläche gestiegen sein. Z. pedicellata besaß bald gar keine, bald wieder bis zu 20 pro Blatt.

Ich habe lebendes Material von Zanichellia gleichfalls auf Spaltöffnungen hin untersucht und dabei gefunden, daß sie, wenn sie überhaupt auftreten, nur an den obersten Blättern zu finden sind, die aber oft noch weit von der Wasseroberfläche entfernt sind; ihr Vorkommen ist also von anderen Faktoren, als dem Medium, abhängig. Ein Versuch, Zanichellia am Lande zu kultivieren, mißlang; dagegen konnte ich Keimpflanzen einige Wochen am Leben erhalten. Spaltöffnungen traten hier aber niemals auf!

Bei Versuchen, ob etwa durch bessere Ernährung (in Zuckerlösung) die Zahl der Stomata zu erhöhen sei, erhielt ich zwar in verschiedenen Fällen auf den obersten Blättern Stomata; da diese aber, wie gesagt, auch sonst vorkommen, darf auf diese Erscheinung wohl kaum Wert gelegt werden.

Nach allem, was aus der früheren Literatur[1]) zu entnehmen und aus dem spärlichen Material an getrockneten und lebenden Pflanzen sowie aus den wenigen positiven Versuchsergebnissen zu ersehen war, möchte ich die Frage nach der Anpassungsfähigkeit der Gattung Potamogeton an das Landleben etwa folgendermaßen beantworten:

Wenn wir bei der ursprünglichen Fassung des Begriffes „Landform“ bleiben, so können wir selbst den mit lederigen Schwimmblättern versehenen Potamogeton-Arten dieses Prädikat nur in beschränktem Maße zuerkennen und müssen in diesem Punkte Fryer (1887) beipflichten, der, obgleich ihm äußerst widerstandsfähige Arten bekannt waren, doch die der Luft ausgesetzten Individuen als „stunted growths“ bezeichnete.

Neuerdings hat wohl am treffendsten Raunkiaer (1895/99, pag. 32) diese Landformen charakterisiert; seine Anschauung hierüber hat sich im großen und ganzen durch die vorliegenden Untersuchungen nur bestätigt. So heißt es am Schluß des betreffenden Absatzes: „Wahrscheinlich können alle mit Schwimmblättern ausgestatteten Pota-

1) Die Literaturangaben, besonders aus systematischen Werken, machen natürlich in keiner Weise Anspruch auf Vollständigkeit.

mogeton-Arten unter günstigen Verhältnissen Landformen bilden, und vermutlich kann man auch die Arten, welche ausschließlich submerse Blätter haben, zum Wachsen außerhalb des Wassers bringen, wenn man die Luft hinlänglich feucht hält, so daß eine zu starke Verdunstung verhindert wird."

Diese „günstigen Verhältnisse" sind in der Natur eben dann gegeben, wenn die Pflanzen gegen eine allzu starke Transpiration geschützt sind, sei es, daß sie in einem Sphagnum-Polster, sei es in einem feuchten, schattigen Graben oder auf Schlammgrund wachsen. Überall, wo diese Bedingungen erfüllt sind, werden sich solche scheinbare Landformen bilden können und auch geraume Zeit ausdauern, vorausgesetzt, daß die Bewurzelung eine kräftige ist und die Pflanze vor sonstigen schädlichen Einflüssen geschützt bleibt. Gerade das letztere aber ist es, was sich bei der Laboratoriums- und Gewächshauskultur nur schwer verwirklichen läßt. Gelingt es, alle Schädigungen, welche der Transport und das Verpflanzen mit sich bringt, möglichst auszuschalten, dann werden wohl so ziemlich alle Potamogeton-Arten außerhalb des Wassers, aber in wasserdampfgesättigter Atmosphäre zu kultivieren sein; nur darf man sich dabei nicht der Illusion hingeben, wirkliche Landpflanzen erhalten zu haben! Sie besitzen kein anatomisches Merkmal, das sie nicht auch unter normalen Bedingungen aufweisen können. Wesentlich für alle Landformen ist der sehr gedrungene Wuchs, der sich besonders in der Verkürzung der Internodien ausspricht, außerdem die Verkleinerung der Blätter und Interzellularräume. Palisadenparenchym kommt nur bei solchen Formen zur Ausbildung, wo es auch an normalen Schwimmblättern auftritt; ebenso besitzt die Blattunterseite, wie die aller echten Schwimmblätter, ein lakunöses Parenchym; echtes Schwammparenchym, eines der besten Kennzeichen echter Luftblätter fehlt diesen Landformen ebenso wie den Wasserformen. Auf Zahl und Auftreten von Spaltöffnungen endlich darf kein allzugroßes Gewicht gelegt werden. Bei den gleichblätterigen Arten können die untergetauchten Blätter ebenso wie die Luftblätter Stomata besitzen, — bei den heterophyllen kann die Unterseite der Schwimmblätter ebenso mit Spaltöffnungen ausgestattet sein, wie die der eigentlichen Luftblätter; von einer Umkehrung des Verhältnisses — daß die Unterseite mehr Stomata besitzt als die Oberseite — kann vollends keine Rede sein. Volkens (1884, pag. 12) gibt allerdings unter amphibischen Pflanzen, bei welchen diese Umkehrung eintritt, nicht nur Marsilia (für die es tatsächlich nachgewiesen ist) u. a. an, sondern auch Potamogeton. Welche Spezies damit gemeint ist, konnte ich nicht ermitteln.

Die wenigen Unterschiede, die zwischen Land- und Wasserformen zu ermitteln waren, sind also im Grunde nur gradueller Natur; von einer Anpassung kann man jedenfalls hier noch weniger als bei anderen Wasserpflanzen sprechen. Die Rückschlagserscheinungen bei den heterophyllen Formen zeigen außerdem deutlich, daß wir es bei den Wasserblättern mit einem Beharren bzw. Zurücksinken auf die Jugendform zu tun haben, was ganz unabhängig vom jeweiligen Medium durch die verschiedenartigsten Schädigungen erzielt werden kann.

II. Über das Auftreten von Laubblättern bei Scirpus lacuster und einigen anderen „blattlosen" Cyperaceen.

Wenn wir die wichtigsten Vertreter der formenreichen Familie der Cyperaceen auf die Ausbildung ihrer Vegetationsorgane hin uns ansehen, so können wir feststellen, daß bei vielen Laubblätter in großer Anzahl zur Entwicklung gelangen, — daß bei anderen deren Zahl nur eine verhältnismäßig geringe ist, während schließlich auch solche vorhanden sind, wo die Bildung von echten Blattspreiten ganz — oder nahezu ganz — unterdrückt wird[1]). Eine solche absteigende Reihe von reich beblätterten bis zu blattlosen Formen läßt sich nun nicht nur in der ganzen Familie, sondern auch innerhalb einzelner Untergruppen und selbst einzelner Gattungen konstatieren. Ein besonders günstiges Beispiel bietet uns die Gruppe der Scirpeen. Die einen, etwa Formen wie Scirpus silvaticus, gehen erst nach Ausbildung einer Anzahl von Laubblättern zur Bildung der Blütenstandsachsen über, während bei anderen, z. B. Scirpus lacuster, die Spreitenblätter nur bisweilen auftreten oder nur als Rudimente sich finden. Wieder andere gelten endlich im allgemeinen für vollständig blattlos, so z. B. Vertreter der Gattung Heleocharis, Scirpus polifer, Isolepis gracilis u. a. m.

Wie in der Einleitung erwähnt wurde, soll ausgegangen werden von

Scirpus lacuster,

der als Typus für die bei den Cyperaceen weit verbreitete Erscheinung gelten mag, daß die Assimilationsarbeit den Blütenstandsachsen übertragen wird, während die Blätter selbst nur als Scheidenblätter ausgebildet sind. Schon das Vorkommen rudimentärer Spreiten an den obersten dieser Niederblätter läßt vermuten, daß die Fähigkeit, echte

---

1) So zeigen z. B. infolge dieses Fehlens der Spreiten zwei sonst systematisch weit entfernte Pflanzen eine große habituelle Ähnlichkeit: Lepironia mucronata und Scirpus lacuster.

Laubblätter zu bilden, latent vorhanden sein dürfte und unter Umständen wieder hervorgerufen werden könnte.

Der erste, welcher das Vorkommen von grasähnlichen Blättern in tiefem oder strömendem Wasser erwähnt hat, dürfte wohl Scheuchzer gewesen sein (vgl. Goebel, 1893, pag. 285). Meist aber wurden diese Blätter entweder ganz übersehen [1]) oder doch mißdeutet, so von Tournefort, der sie für eine Alge hielt, während sie andere mit Vallisneria [2]) verwechselten. Von älteren Arbeiten, die sich mit diesen Blättern beschäftigen, sei auf die von Desmoulins (1849) und Durieu (1857, pag. 150) hingewiesen; daß man, selbst als die Herkunft dieser eigenartigen, flutenden Spreiten richtig gedeutet war, immer noch etwas ganz abnormes darin erblickte, beweist die Aufnahme dieser Wasserform in die Teratologie von Penzig (1890).

Der erste, der in die biologische Bedeutung dieser Blätter Klarheit brachte und auch ihre Anatomie beschrieb, ist auch hier wiederum Goebel (1893, pag. 285/86) gewesen. Alle späteren Arbeiten, von Schröter (1902, pag. 26/30), Glück (1911, pag. 229 ff.), Raunkiaer (1895, pag. 493), Magnin (1904, pag. 22) und Baumann (1911, pag. 238 ff.) haben die Befunde Goebels im wesentlichen nur bestätigt und erweitert; Baumann z. B. ist es gelungen, die Vermutung Goebels, daß die Keimpflanzen von Scirpus lacuster mit grasähnlichen Blättern beginnen, zu bestätigen; Raunkiaer hat besonders die anatomischen Verhältnisse eingehend behandelt und unterscheidet dorsiventrale Luft- und isolaterale Wasserblätter. Wenn trotz dieser zahlreichen Arbeiten an dieser Stelle nochmals auf die submerse Form von Sc. lacuster zurückgegriffen wird, so geschieht es, um auf experimentell-morphologischem Wege die Bedingungen des Auftretens der Wasserblätter einigermaßen klar zu stellen [3]). Im allgemeinen nimmt man an, daß die Wasserblätter in strömendem oder tiefem [4]) Wasser auftreten; da es aber nach allem, was man bisher über die Natur heteroblastischer Formen bei Wasserpflanzen beobachtet hat, wohl kaum das Medium als solches sein dürfte, welches die Ausbildung dieser Blätter bedingt,

---

1) Auch in neuester Zeit hat z. B. Porsch (1903) zwar die Halme, nicht aber die submersen Blätter beschrieben, obwohl Goebel (1893, pag. 285) auch auf die reduzierten Spaltöffnungen hinweist.

2) Die Unterschiede werden bei Schröter (1902, pag. 28) angegeben.

3) Vgl. Schröter, 1902, pag. 26: „Neben den Halmen treten unter noch nicht genügend aufgeklärten Bedingungen auch submerse Blätter als Assimilationsorgane auf.

4) Schröter glaubt, daß das letztere bei Sc. lacuster nicht der Fall sei. Vollmann (1914) bezeichnet diese Form des tiefen Wassers als „f. radiatus“.

und da vielmehr auch hier ein Zurückhalten oder eine Rückkehr auf eine tiefere, ursprüngliche Entwicklungsstufe vorliegt, so muß es möglich sein, diese Blattformen experimentell hervorzurufen. Nach Goebel werden sie um so eher auftreten, je weniger die Pflanze imstande ist, die zur Bildung der Halme notwendigen Stoffe hervorzubringen, wie dies eben z. B. in tiefem oder strömendem Wasser der Fall ist. Eine andere Schwächung dieser Art hat gleichfalls Goebel beobachtet: Die grasähnlichen Blätter treten nämlich auch dann auf, wenn die Halme regelmäßig entfernt werden, wodurch die Seitentriebe gleichfalls auf einer niedrigeren Stufe der Organbildung zurückgehalten werden. (Handelt es sich in diesen Fällen um eine Rückkehr zum Jugendstadium, so können wir bei den Keimpflanzen ein Zurückhalten erblicken.) Daß weder die Tiefe noch die Strömung derartige Rückschläge allein hervorrufen, läßt sich durch einen einfachen Versuch zeigen: Legt man kleine Rhizomstücke mit Knospen (von einer normalen Pflanze) in eine flache Schale, die nur wenige Zentimeter hoch mit destilliertem Wasser gefüllt zu sein braucht, so entfalten sich eben dieselben Wasserblätter, wie in einem tiefen Bassin oder einem fließenden Gewässer (vgl. Fig. 39). Allerdings blieben die Pflanzen völlig untergetaucht. Es fragt sich nun, ob es nicht gelingt auch unter Ausschaltung des Wassers solche Blätter zu erzielen.



Fig. 39. Scirpus lacuster. Wasserblätter, die sich an Rhizomstücken in einer Schale mit destilliertem Wasser gebildet haben. Nur für die photographische Aufnahme in einen tieferen Behälter gebracht.

Wie wir sahen, kann die Bildung von Blättern auch unter Wasser beschleunigt werden, durch Abschneiden der bereits vorhandenen Halme; es wurde nun versucht, ob dieser Eingriff auf dem Lande die gleiche Wirkung ausübt. Es gelang tatsächlich durch wiederholtes Entfernen der Halme schließlich an den jungen Knospen das Auftreten der Blütenstandsachsen zu verzögern, derart, daß auf die gewöhnlichen Niederblätter zunächst zwei bis sechs Laubblätter folgten, bis endlich ein abgeflachter, mit verkümmertem Blütenstand versehener Halm das Wachstum abschloß. Die so erhaltenen Pflanzen decken sich mit den in der Natur ziemlich häufigen beblätterten Landformen, die Baumann (1911), Raunkiaer (1895) und Glück (1911) eingehend beschrieben haben.

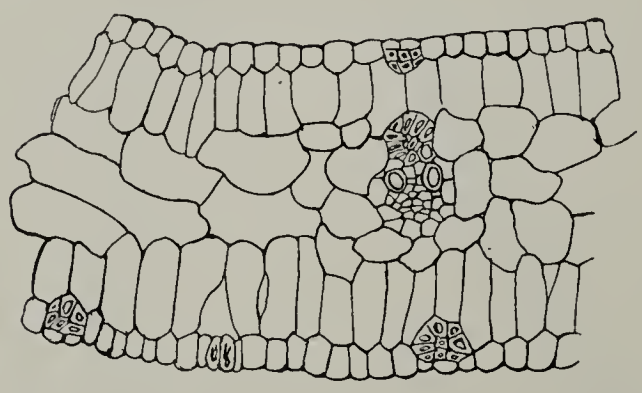


Fig. 40. Scirpus lacuster. Querschnitt durch das oberste Viertel einer Luftspreite. Palisadenparenchym auf beiden Seiten.

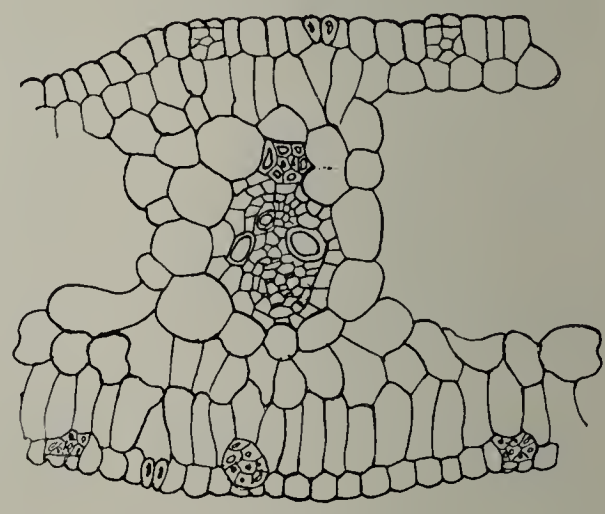


Fig. 41. Scirpus lacuster. Querschnitt durch das zweite Viertel einer Luftspreite. Das Palisadenparenchym auf der Oberseite verschwindet allmählich.

Als Ergänzung zur anatomischen Beschreibung dieser Luftspreiten wäre vielleicht nachzutragen, daß die den Halmen vorausgehenden Blätter in ihrem oberen Drittel isolateralen Bau zeigten, indem das zweireihige Palisadenparenchym sich von der Unterseite auch über die gesamte Oberseite fortsetzte unter gleichzeitigem Schwund der großen Interzellularräume. Gegen die Mitte zu glich der Bau ganz dem, wie er allgemein für diese Blätter angegeben wird, um sich gegen die Basis dem Bau eines submersen Blattes zu nähern, eine Erscheinung, die mit dem Blattwachstum zusammenhängen mag. Wir hätten also hier zugleich einen Hinweis darauf, daß das Wasserblatt auf diesem auch bei Luftspreiten auftretenden Stadium dauernd verharrt. In Fig. 40—43 sind Schnitte durch verschiedene Regionen eines solchen Blattes wiedergegeben.

Ähnliche Pflanzen, wie durch Abschneiden der Halme, wurden auch aus kleinen Rhizomstücken bei schlechter Beleuchtung erhalten.

Diese Pflanzen dürften also ungefähr dem entsprechen, was Glück als „Schattenform“ in der Natur beobachtet hat, die aber wohl unmerklich in die normale, gut beleuchtete Landform übergehen. Auch bei den letzteren sollen die Blütenstände noch ziemlich dürftig sein und Laubblätter sollen gleichfalls vorkommen. Glück spricht hier allerdings von Spreitenrudimenten, die aber nach seinen Angaben doch bis 33 cm Länge erreichen können. (Baumann nennt die gleichen Gebilde bei 29 cm schon Laubblätter und ich möchte doch auch vorziehen, hier von regelrechten Laubblättern zu sprechen.) Die nämlichen Resultate



Fig. 42. Scirpus lacuster. Querschnitt durch die mittlere Partie einer Luftspreite. Oberseite ohne jedes Palisadenparenchym. Typische Ausbildung des Luftblattes!

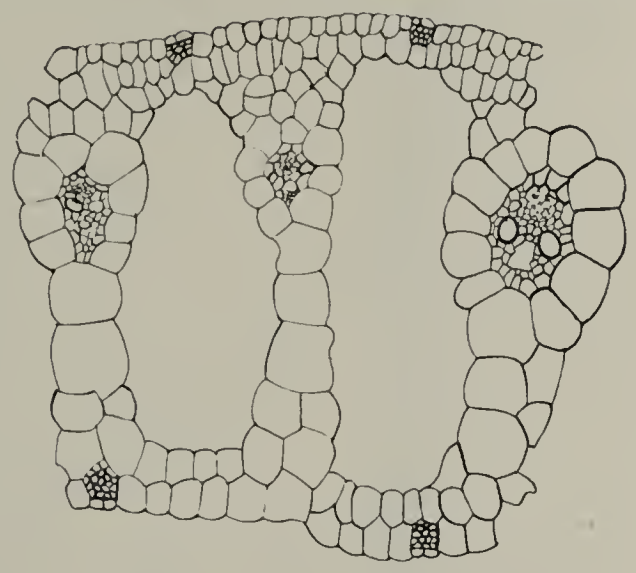


Fig. 43. Scirpus lacuster. Querschnitt durch die unterste Partie einer Luftspreite. Auch auf der Unterseite fast gar kein Palisadenparenchym! Annäherung an den Bau der Wasserblätter.

wie vorher durch Abschneiden und Verdunkeln bekam ich durch Kultur auf Sand in feuchter Atmosphäre. Die Halmbildung war wieder zugunsten der Blattbildung unterdrückt, aber stets hatten die Blätter, wenigstens im ausgewachsenen Zustande, den Charakter von Luftspreiten. Auf diesem Wege, allein durch Verschlechterung der Ernährung, schien also eine weitere Reduktion der Blätter bis zur Stufe der Wasserblätter nicht erreichbar; denn wenn man mit der Verschlechterung der Lebensbedingungen zu weit ging, etwa durch andauernde Verdunklung oder allzu häufiges Beschneiden, gingen die Pflanzen eben ein, ehe ein Ausschlag zu verzeichnen war.

Bisher war nun immer von normalen, halmbildenden Pflanzen ausgegangen worden. Wir wollen nun einmal den umgekehrten Weg einschlagen und versuchen, wie man, von der submersen Form ausgehend, durch Verbesserung der Kulturbedingungen in der Richtung der blattlosen normalen Ausbildung gelangen kann, außerdem soll dabei

versucht werden, ob vielleicht durch ungünstige Bedingungen, selbst außerhalb des Wassers, ein Beharren auf der Wasserblattform möglich ist: Gleichgroße Rhizomstücke mit je einem Büschel Wasserblätter, die aber bis auf ca. 10 cm herab zugeschnitten wurden, kultuvierte ich unter verschiedenen Bedingungen.



Fig. 44. Scirpus lacuster. Dunkelkultur; die Laubblätter (l_1—l_3) besitzen die anatomischen Merkmale der untergetauchten Blätter (vgl. Fig. 45).

1. Im ersten Falle wurde gute Gartenerde als Substrat gewählt, die Kultur stand an einem Südfenster, also in guter Beleuchtung. Mit Rücksicht auf die dünnen Wasserblätter wurde diese, wie die zwei folgenden Kulturen unter eine Glasglocke gestellt.

2. Beim zweiten Versuch wurde das nämliche Substrat gewählt, die Kultur wurde aber fast vollständig verdunkelt.

3. Beim dritten Versuch wurde schließlich zwar die Beleuchtungsintensität wie beim ersten gewählt, als Substrat wurde hingegen steriler Sand genommen.

Die unter Wasser angelegten Blattbüschel gingen in allen drei Fällen nach wenigen Tagen zugrunde, an ihrer Basis entwickelte sich in jeder Kultur je ein junger Sproß: Im ersten Falle (auf Erde, bei guter Beleuchtung) folgten auf die Niederblätter nur wenige — fünf bis sechs — Laubblätter und auf diese eine Blütenstandsachse, aller-

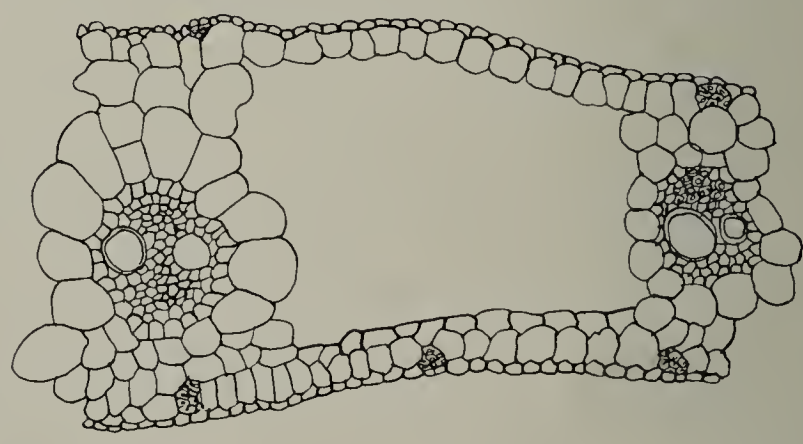


Fig. 45. Scirpus lacuster. Querschnitt durch ein Blatt der in Fig. 44 dargestellten Dunkelkultur.

dings noch ziemlich dürftig. Die Pflanze entsprach in ihrer Ausbildung den oben beschriebenen, etwas reduzierten Land-Schattenformen; die Blätter hatten völlig den Bau der gewöhnlichen Luftblätter. Die Dunkelkultur

ist über das Blattstadium überhaupt nicht hinausgekommen, und zwar zeigten die Blätter sämtliche Merkmale der submersen Form, von welcher ausgegangen worden war (Fig. 44). Die zuletzt gebildeten Blätter (zur Zeit der Herstellung der Fig. 44 noch nicht sichtbar) zeigten allerdings schwache Ansätze zu dorsiventraler Ausbildung, indem die Unterseite zwei Reihen chlorophyllführender Zellen aufweist, die wohl den sonst hier vorhandenen Palisadenzellen entsprechen, aber ganz isodiametrischen Bau zeigen (Fig. 45).



Fig. 46. Scirpus lacuster. Kultur auf sterilem Sand. Halmbildung wie bei Fig. 44 unterblieben, Blätter dorsiventral gebaut, rinnig (vgl. z. B. das mit *r* bezeichnete Blatt!).

Durch Herabminderung der Lichtintensität kann also, wenigstens eine Zeitlang auch außerhalb des Wassers ein Verharren auf dem Wasserblattstadium erzielt werden. Die auf Sand kultivierten Pflanzen stehen etwa in der Mitte zwischen den beiden anderen, indem einerseits die Zahl der Blattspreiten eine viel höhere und die Halmbildung bis jetzt

ganz unterdrückt ist[1]), andererseits ihre Anatomie den Luftblättern näher steht. Äußerlich gleichen sie diesen durch ihr rinniges Aussehen sogar vollständig, doch ist das Palisadengewebe noch etwas schwach ausgebildet (Fig. 46). Die Versuche lassen erkennen, daß das Licht, also die Assimilation, die Bildung höher entwickelter Blattformen im allgemeinen begünstigt; bei den submersen Formen dürfte es zum mindesten eine wichtige Rolle spielen und jedenfalls das Auftreten der Wasserblätter mehr beeinflussen, als der mechanische Zug, welchem von verschiedenen Autoren immer noch die langgestreckte Blattform vieler submerser Gewächse zugeschrieben wird. Auch Glück hat übrigens Dunkelkulturen gemacht und dabei Pflanzen erhalten, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den unter Wasser gewachsenen Pflanzen aufwiesen; doch schreibt er über das Resultat dieser Versuche, wie folgt: „Die Ursache der Reduktion ist hier natürlich eine ganz andere: Der vollständige Lichtmangel bildet hier die Reduktion, während zuvor das die Pflanze umgebende Wasser, sowie hauptsächlich Mangel an Luft usw. die Ursache der Reduktion bildete. Wir sehen also, daß zwei recht verschiedenartige Faktoren einen ähnlichen Hemmungsprozeß auf ein und dieselbe Pflanze ausüben können.“ Ob die Ursachen der Reduktion wirklich so verschiedene in beiden Fällen sind, ist eben die Frage. — Die Versuche endlich, auch unter Wasser durch Nährsalz- oder Zuckerzusatz eine Annäherung der normalen submersen Form an die Luftblattform, — oder etwa eine Beschleunigung der Halmbildung zu erzielen, fielen ebenso, wie in den analogen Fällen bei Potamogeton, völlig negativ aus.

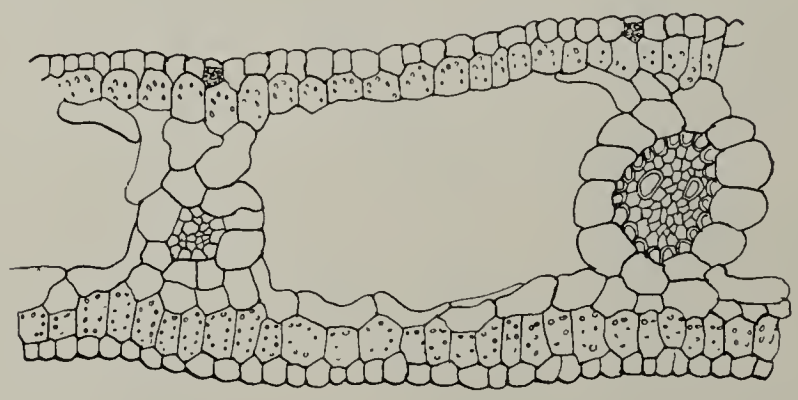


Fig. 47. Scirpus lacuster. Querschnitt durch das zweite Blatt einer Keimpflanze.

Daß man es bei der Bildung der Wasserblätter mit einem Beharren auf der Jugendform zu tun hat, läßt sich sehr schön auch aus der Anatomie der Keimpflanzen ersehen, die bei Baumann nur kurz erwähnt werden (vgl. hierzu Fig. 47).

Auch Glück nennt unter den Formen, wo die Wasserblätter einem stark vergrößerten Primärblatt entsprechen, gerade den Scirpus lacuster

1) Glück sagt von seinen Schattenformen ausdrücklich, daß diese bisweilen gar keine Blütenhalme mehr erzeugten, sondern nur Laubblätter trügen, wie submerse Pflanzen.

nicht. Die feinen Borsten am Blattrand, welche Schröter (1902, pag. 27) als charakteristisch für die Wasserblätter erwähnt. treffen wir bei den Keimpflanzen wieder an.

Beim Ausgehen von Keimlingen kann man endlich ein Verharren auf der Primärblattform sehr leicht erzielen; es sind dies dann solche Formen, deren Zurückbleiben Glück zu geringer Wasserzufuhr zuschreibt. Ein solches Hungerpflänzchen auf Sand, das seit einem Jahr sich fast nicht verändert hat, ist in Fig. 48 wiedergegeben. Der anatomische Bau (kurzes Palisadenparenchym!) deckt sich mit dem einer ausgewachsenen Schattenpflanze, wie ja überhaupt Schatten- und Jugendformen sich vielfach sehr ähnlich sehen oder überhaupt als gleichwertig gelten können (Fig. 49).

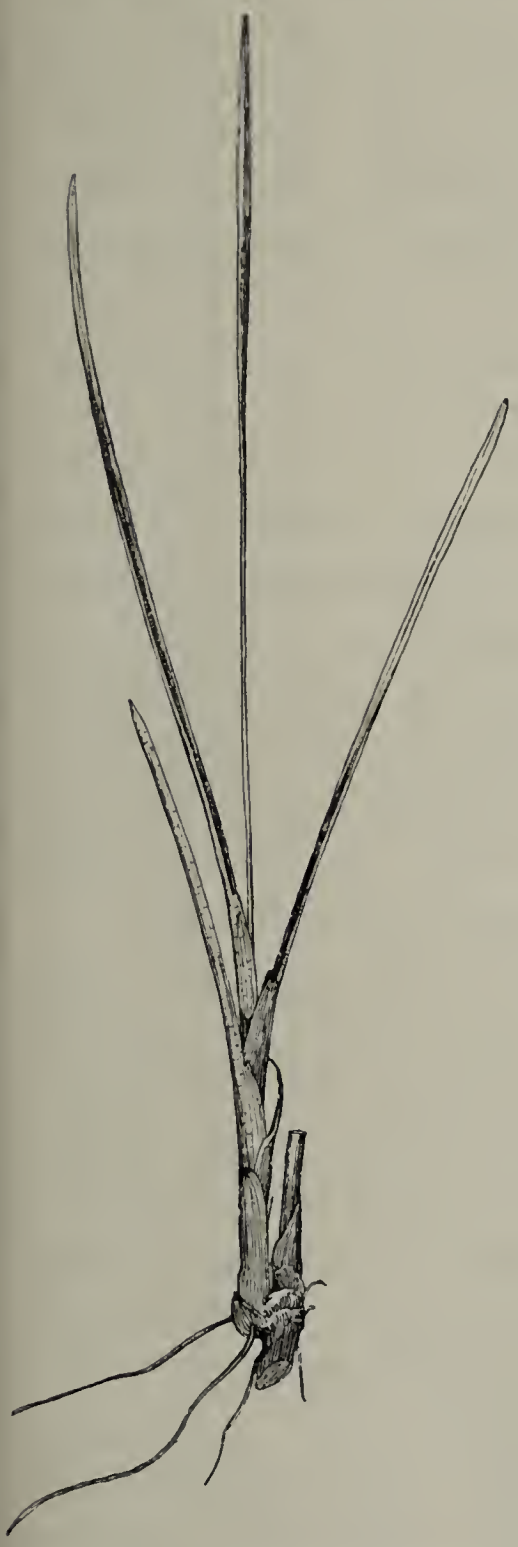


Fig. 48. Scirpus lacuster. Aus dem Samen gezogene, ca. 1jährige, auf Sand kultivierte Pflanze. Verharren auf der Jugendform!

Von Goebel und Glück werden schließlich auch noch solche Formen erwähnt, welche, der Richtung des Wasserstromes folgend, bisweilen Halme tragen, die sich aber über die Oberfläche nicht zu erheben vermögen. Auch Schröter fand im Rheindelta Halme ohne Blätter. Da ich bis jetzt zufällig keine derartigen Pflanzen in Untersuchung nehmen konnte,

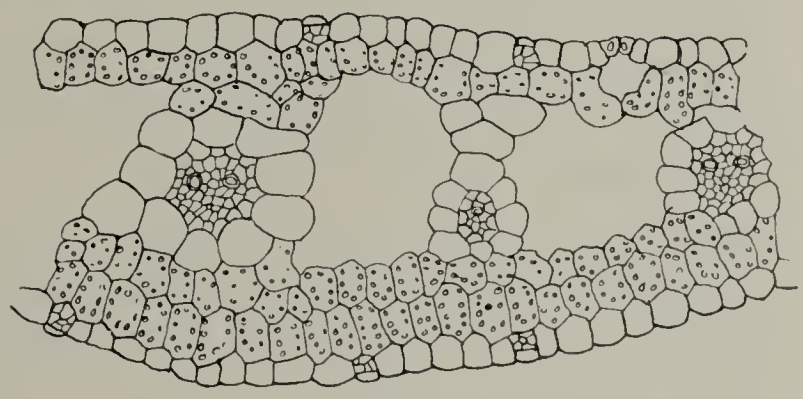


Fig. 49. Scirpus lacuster. Querschnitt durch ein Blatt des in Fig. 48 wiedergegebenen Pflänzchens.

mußten genauere Angaben hierüber vorläufig unterbleiben; sie werden gelegentlich nachgeholt werden. Vermutlich dürfte die Anatomie dieser Halme sich mit den reduzierten Sproßachsen der Schattenformen vergleichen lassen.

Von den zahlreichen Arten der Gattungen Scirpus, Heleocharis, Isolepis usw., die im allgemeinen der Blätter entbehren, sollen zunächst zwei in Betracht gezogen werden, die gerade reichlich zur Verfügung standen, Isolepis gracilis und Scirpus prolifer. Untersuchungen über Heleocharis palustris, acicularis, sowie über Scirpus parvulus und multicaulis sind zurzeit noch im Gang; sie werden an anderer Stelle, gemeinsam mit der Bearbeitung einiger exotischer Cyperaceen, speziell des von Goebel im Tapacooma-See (Brit. Guyana) gesammelten Scirpus submersus, demnächst veröffentlicht werden. Desgleichen soll bei dieser Gelegenheit auf die bei Cyperaceen weitverbreitete Erscheinung der Prolifikation näher eingegangen werden.

Was zunächst die bekannte Zimmerpflanze

Isolepis gracilis[1])

betrifft, so wird hier im allgemeinen die gesamte Assimilationsarbeit von den Blütenstandsachsen übernommen. Zunächst wurde versucht, die Pflanze durch völlig submerses Wachstum zur Bildung von Blättern zu veranlassen: In Nährlösung, Leitungs- und destilliertem Wasser, mit und ohne Substrat, in kaltem Wasser und im Warmhausbassin, überall ging die Pflanze bei dieser Behandlung in kürzester Zeit zugrunde; obwohl gegen trockene Luft sehr empfindlich, scheint Isolepis gracilis zu submersem Wachstum nicht imstande zu sein.

In einer zweiten Versuchsserie wurde nun die Pflanze unter gleichen Bedingungen kultiviert, jedoch so, daß die Halme über den Wasserspiegel emporragten. Diesmal wuchsen sämtliche Pflanzen äußerst üppig, was sich auch durch eine ganz außergewöhnlich kräftige Wurzelbildung äußerte. Blätter traten aber immer noch keine auf, bloß zeigten sich die Blütenstände bei den Kulturen in destilliertem Wasser teilweise verkümmert; auch fortwährendes Abschneiden der rasch nachwachsenden Wurzeln hatte nicht den gewünschten Erfolg. (Der Versuch dauerte vom 22. April bis 6. August 1912!) Eine weitere Verschlechterung der äußeren Bedingungen wurde nun dadurch erzielt, daß die jeweils neu auftretenden assimilierenden Halme fast alle entfernt wurden; und nun gelang es — aber nur in einem Versuch, zu dem außerdem destilliertes Wasser ohne jegliches Substrat verwendet worden war — echte Laubblätter zu erhalten, und zwar zeigte sich das erste Laubblatt bereits am 13. August. Da es fraglich schien, ob wirklich das Abschneiden der Halme oder nicht etwa doch das nährstoff-

1) Nach Schumann (1892, pag. 314) zu Scirpus setaceus gehörig.

freie Wasser im Verein mit der vorausgegangenen Behandlung diese Hemmungsbildung gezeitigt hatte, wurde dasselbe Experiment — mit Ausschaltung des Wassers — an normalen Topfpflanzen vorgenommen: Ein großes Isolepis-Polster wurde sozusagen abgemäht und außerdem noch auf sterilen Quarzsand verbracht; die Kulturbedingungen waren im übrigen normal. Schon so traten, auch bei reichlicher Wurzelbildung, an einzelnen jungen Sprossen echte Laubblätter auf; allgemein wurde diese Umwandlung, als die Kulturen zeitweise dunkel gestellt wurden. Durch Herabsetzung der Assimilation in Verbindung mit sonstiger Schwächung läßt sich also auch hier ein Rückschlag auf die blätterbesitzende Jugendform erzielen; eine solche liegt hier zweifellos vor, denn die Keimpflanzen sind mit ebensolchen Blattspreiten versehen. In Fig. 50 ist ein Stück des auf Sand gezogenen Polsters mit einem blattlosen und einem blattragenden Zweig dargestellt; Fig. 51 zeigt das Querschnittsbild einer solchen Blattspreite. Bei der Durchmusterung einiger Stöcke aus dem botanischen Garten gelang es mir schließlich, auch vereinzelte Sprosse mit Laubblättern aufzufinden; wodurch sie hier hervorgerufen worden waren, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Die betreffenden Sprosse befanden sich meist am Rande des Topfes; vielleicht mag Knickung und Trennung von dem übrigen Sproßverband mit teilweisem Lichtabschluß zusammen gewirkt haben.

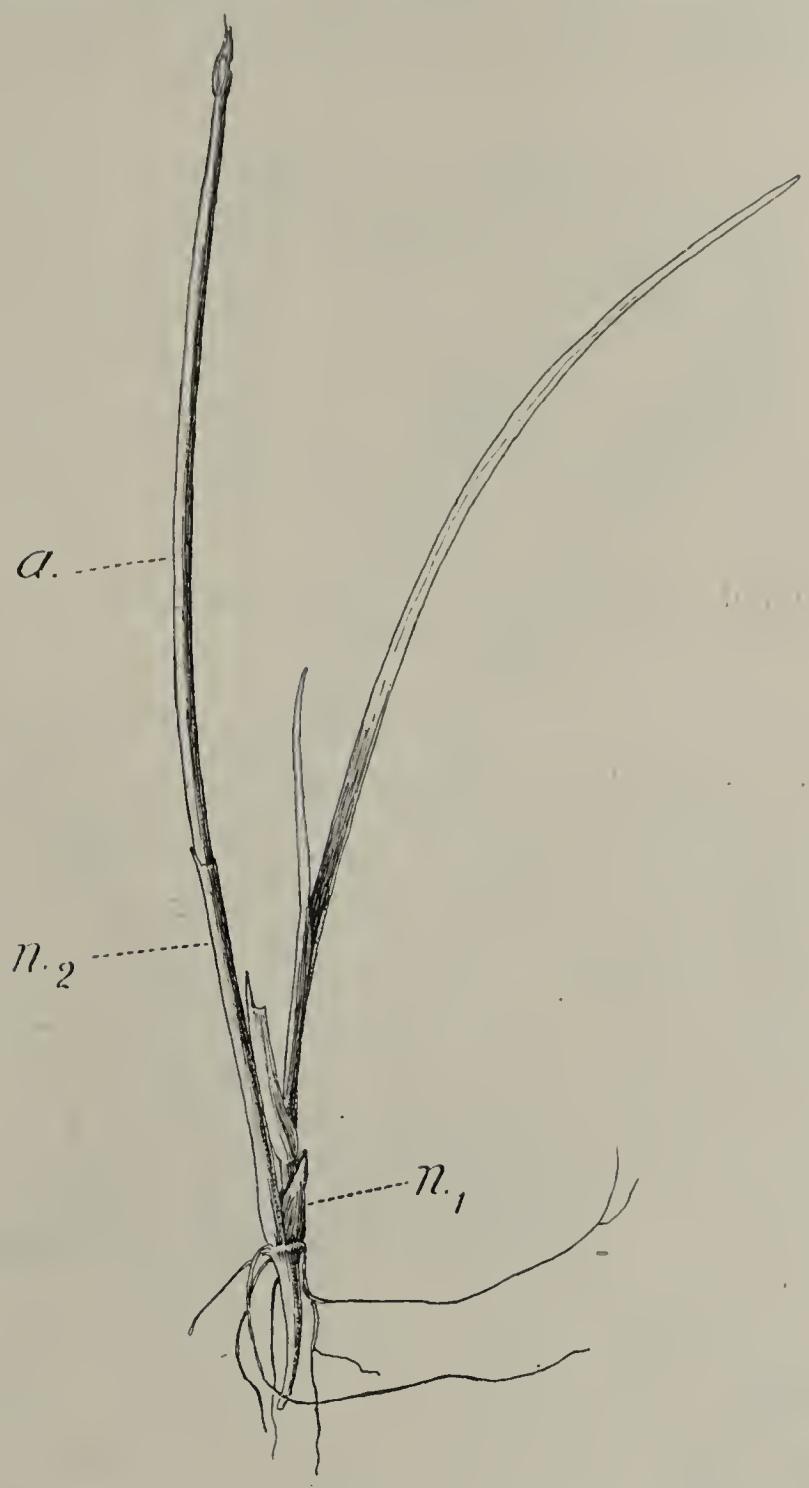


Fig. 50. Isolepis gracilis. Links normale Achse (a) mit 2 Niederblättern (n_1 und n_2); in der Achsel von n_2 ist ein Sproß mit echten Laubblättern aufgetreten.

Nicht uninteressant ist schließlich die Wahrnehmung, daß Isolepis-Pflanzen, welche einmal auf das Blätterstadium gesunken sind, anscheinend lange brauchen, bis sie wieder zur normalen Wuchsform übergehen. Der oben teilweise abgebildete Stock, den ich seit Januar in Kultur hatte, befand sich im Mai immer noch auf dem blattbildenden Stadium, obwohl er längst wieder normal beleuchtet war und auch nicht mehr zugeschnitten wurden. Versuche nunmehr, nachdem Blätter vorhanden sind, die Pflanze unter Wasser zu kultivieren, sind zurzeit noch im Gange; bis jetzt sind die Pflanzen noch am Leben, scheinen sich aber nicht recht behaglich zu fühlen.

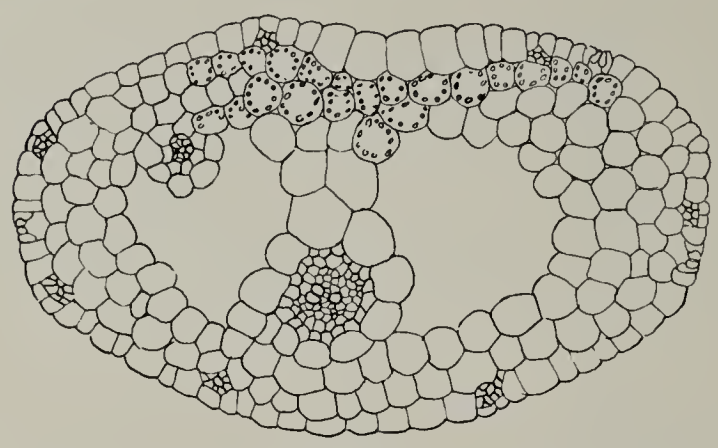


Fig. 51. Isolepis gracilis. Querschnitt durch ein Laubblatt.

Sehr geeignet für Versuche erwies sich

Scirpus prolifer Rottb.,

da er durch die in den Blütenährchen auftretenden Tochtersprosse sich sehr leicht vermehren läßt. Ihr Wachstumsoptimum besitzt die Pflanze offenbar in seichtem Wasser oder auf überschwemmtem Boden, wenigstens gelangen dabei die vegatativen Teile zu üppiger Entfaltung; Blüten habe ich bei dieser Seichtwasserform nie gesehen, um so zahlreicher treten dafür die Prolifikationen auf. Normalerweise folgen auf die scheidigen Niederblätter sofort die Halme, ähnlich wie bei Scirpus lacuster und vielen anderen Cyperaceen; die gleiche Ausbildung zeigen auch die vegetativen Tochtersprosse, die sich allmählich herabneigen und im schlammigen Grund Wurzel fassen, oder, wenn das Wasser etwas höher steigt, auf der Oberfläche schwimmen. Durch Abtrennung solcher Tochtersprosse verschiedenen Alters hat man es jederzeit in der Hand, sich mehr oder minder kräftige neue Sproßgenerationen zu verschaffen. In Fig. 52 ist ein normaler Halm mit Prolifikation dargestellt, Fig. 53 zeigt die Spitze eines solchen Halmes stärker vergrößert.

Daß Scirpus prolifer tatsächlich nicht immer „blattlos“ ist, wie er in den Diagnosen [1]) gewöhnlich gekennzeichnet wird, läßt sich durch Kultur unter ungünstigen äußeren Bedingungen auf verschiedenen Wegen zeigen.

---

1) Z. B. Bentham-Mueller, Fl. austr., Vol. VII, pag. 330.

1. Durch wiederholtes Abschneiden der neugebildeten Tochtersprosse.
2. Durch Kultur auf sterilem Boden.
3. Durch Ausgehen von der Keimpflanze.

Dagegen waren die Versuche, durch submerse Kultur allein die Reduktion zu erreichen, fast immer vergeblich. Alle drei Methoden

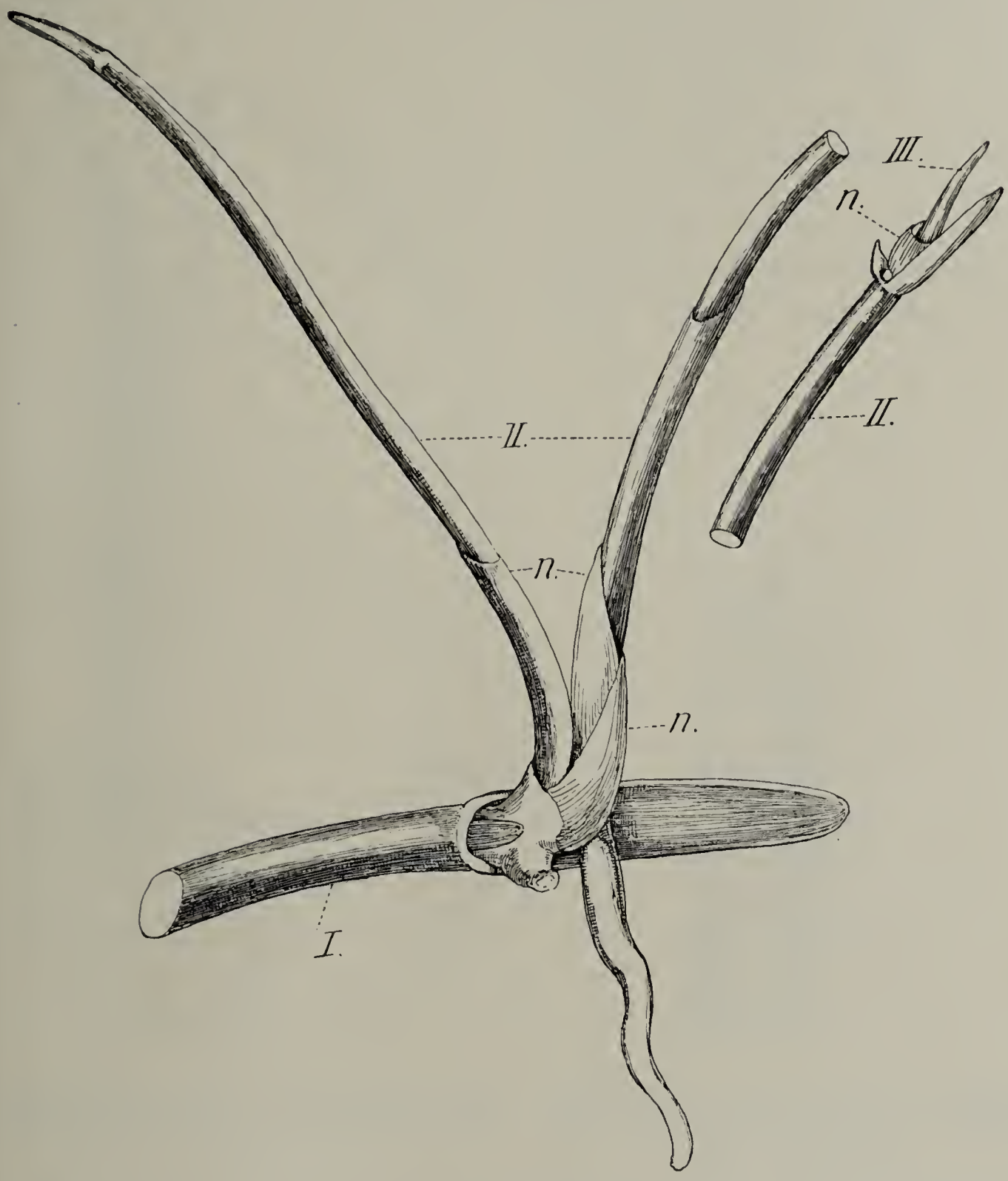


Fig. 52. Scirpus prolifer. Normale Ausbildung. *I* Sproß der 1. Generation. *II* Sproß der 2. Generation. *III* Sproß der 3. Generation. *n* = Niederblätter.

führen schließlich zum Ziel; nur dauert es bei kräftigen Pflanzen länger als bei solchen, die ohnehin schon ziemlich geschwächt sind. Nachstehend sollen einige der Versuche geschildert werden.

Eine Sproßgeneration war während des ganzen Sommers 1911 von Goebel in einem Glaszylinder zwischen Moos aufbewahrt worden: Die Halme hatten sich stark gestreckt und sahen etwas etioliert aus, wenigstens konnten die Sprosse nicht aufrecht gehalten werden, als ich sie am 20. Oktober 1911 in Sand einpflanzte. Als sie gut Wurzel gefaßt hatten, wurden sie am 26. Oktober unter destilliertes Wasser gesetzt. Solange die ganze Pflanze submers wuchs, unterblieb die Prolifikation; erst als die Oberfläche erreicht war, bildeten sich dünne Tochtersprosse, die aber noch keinerlei Veränderung erkennen ließen.

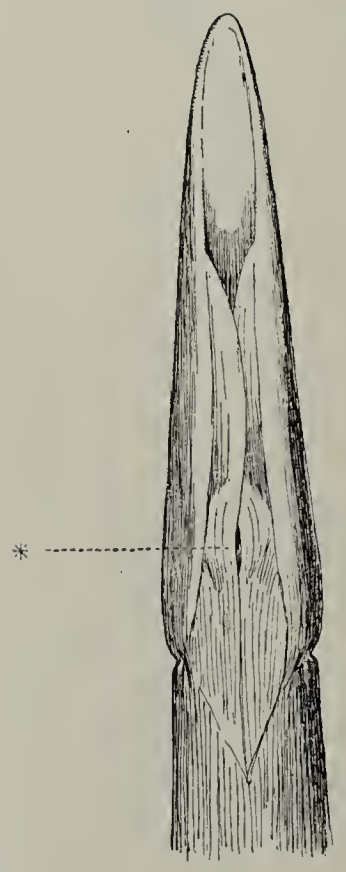


Fig. 53. Scirpus prolifer. Spitze einer Sproßachse; bei * schimmert die Tochtergeneration durch.



Fig. 54. Scirpus prolifer. Reduzierte Sproßgeneration mit echten Laubblättern (*l*).

Die Spitzen dieser Halme wurden nun von der Mutterpflanze getrennt und in Brunnenwasser geworfen, es traten neuerdings Prolifikationen auf, und diese Prozedur wurde solange wiederholt, bis schließlich Tochtersprosse zum Vorschein kamen, die durch eine seitliche Einrollung schon eine Veränderung vermuten ließen. Die Untersuchung

(am 15. April 1912!) ergab, daß die Pflanzen wirklich zur Bildung von Laubblättern übergegangen waren. Trotz der gewiß schlechten Behandlung war doch immerhin fast ein halbes Jahr nötig gewesen, um einen Rückschlag auf die Blätter bildende Form zu erzielen. Fig. 54 zeigt eine derartige Pflanze, während in Fig. 55 ein echtes Laubblatt im Querschnitt dargestellt ist. Aus einer anderen Serie von Kulturen, wobei von Anfang an die neugebildeten Tochtersprosse abgeschnitten wurden und abwechselnd eine Woche in destilliertem und dann wieder in Leitungswasser schwammen, erhielt ich Laubblätter etwas früher (Ende März). Ausdrücklich muß hervorgehoben werden, daß bei allen diesen Versuchen die Pflänzchen nicht untergetaucht waren, sondern stets auf der Flüssigkeitsoberfläche schwammen. Erst in letzter Zeit (Ende April 1913) habe ich an einer submersen Kultur zum erstenmal eine der — unter Wasser ohnedies selteneren — Prolifikationen beobachtet, die echte Laubblätter aufwies. Im allgemeinen verträgt Sc



Fig. 55. Scirpus prolifer. Querschnitt durch ein Laubblatt.



Fig. 56. Scirpus prolifer. Bildung von Laubblättern bei Kultur auf Sand.

prolifer die Kultur unter Wasser ziemlich schlecht. Die Halme schießen stark in die Höhe, zeigen ein helleres Grün und größere Interzellularräume, sterben aber sehr bald von unten her ab; ihr Verhalten entspricht ungefähr dem von Heleocharis palustris, wie es Glück (1911, pag. 558) angibt.

Verhältnismäßig rasch reagiert Scirpus prolifer bei Kultur auf Sand unter gleichzeitiger Abschwächung des Lichtes: Junge Sproßspitzen einer vernachlässigten und daher dürftigen Kultur wurden am 8. August 1912 auf feuchten Quarzsand gesetzt und das Licht wurde mit schwarzem Papier abgeblendet. Nachdem neugebildete Tochtersprosse wiederholt abgeschnitten und als Stecklinge eingesetzt worden waren, traten am 1. Oktober 1912, also nach kaum zwei Monaten, bereits Laubblätter auf; sie waren größer als bei den oben beschriebenen Pflanzen, und auch ohne mikroskopische Untersuchung sofort als solche zu erkennen. Eine der Pflanzen ist in Fig. 56 dargestellt.

Wie nicht anders zu erwarten, stimmen endlich auch die Blätter der Keimpflanzen mit den hier experimentell hervorgerufenen Laubblättern vollständig überein; Keimpflanzen dauernd auf dem Blattstadium zu erhalten, ist bis jetzt nicht gelungen. Bei einigermaßen guter Ernährung — auch unter Wasser — geht die Pflanze zur Sproßbildung über. Etwas, was dem untergetauchten Scirpus lacuster analog wäre, scheint also hier nicht vorzukommen. Bei sehr schlechter Behandlung gingen die Keimpflanzen natürlich überhaupt ein.

Ähnlich, wie vorher bei Isolepis gracilis fand ich nun auch hier, nachdem ich fast $1^1/_2$ Jahre hindurch eine Reihe von Versuchen angestellt hatte, das Experiment in eleganter Weise von der Natur, d. h. im tropischen Sumpf unserer neuen Gewächshäuser, selbst ausgeführt. Bisweilen kommt es vor, daß einer der Halme bereits ehe sich die Tochtergeneration zur Bewurzelung herabsenkt, geknickt, oder von Wassertieren angefressen wird oder teilweise abfault, was besonders in dem warmen Gewächshausbassin leicht eintritt, oder daß sonst durch irgendwelche äußere Einflüsse die Stoffleitung durch die Sproßachse gestört wird. In solchen Fällen kann man dann oft beobachten, daß die Tochtergeneration nicht mehr, wie normal, Niederblätter und Halme produziert, sondern zur Bildung echter Laubblätter schreitet.

Neben Scirpus lacuster wird von Glück der in Westeuropa verbreitete

Scirpus fluitans

zu den heteroblastischen Arten gestellt. Er bildet zwar auch Wasser- und Landformen, die durch Übergänge miteinander verbunden sind; während aber bei Scirpus lacuster Laubblätter nur ausnahmsweise, durch besondere äußere Bedingungen hervorgerufen, zur Ausbildung gelangen, ist bei Scirpus fluitans die Blattbildung das normale. Formen, bei denen die Assimilationsarbeit den Blütenstandsachsen allein zufällt, sind meines Wissens nicht bekannt. Scirpus fluitans gehört daher, streng ge-

nommen, nicht zu der hier zu behandelnden Gruppe. Da mir aber gutes Material [1]) gerade zur Verfügung stand, sollen hier kurz einige Beobachtungen erwähnt werden.

Wie auch Glück hervorhebt, vollziehen sich die Übergänge von der Land- zur Wasserform rasch und leicht, ebenso gelingt es bei einiger Sorgfalt, aus der Wasserform die Landform zu erhalten, oder, vielleicht richtiger, das, was Glück als terrestre Schattenform bezeichnet. Von Interesse für die Frage der Abhängigkeit der anatomischen Struktur vom Medium mag folgende Wahrnehmung sein, die mit den Erfahrungen bei Scirpus lacuster und Potamogeton übereinstimmt. Durch Kultur auf sterilem Sand und in abgeschwächtem Licht gelang es, die submerse Form auch außerhalb des Wassers geraume Zeit auf dem Wasserblattstadium zu erhalten, und ebenso ließen sich aus der Landform unter ähnlichen Kulturbedingungen Pflanzen ziehen, die sich, abgesehen von den kürzeren Internodien, nur wenig von der Wasserform unterschieden. In Fig. 57—59 sind zum Vergleich die normale Wasserform, die reduzierte und die normale Landform dargestellt.



Fig. 57. Scirpus fluitans. Querschnittsbild einer echten Wasserform (nach Alkoholmaterial von Prof. Glück).



Fig. 58. Scirpus fluitans. Querschnittsbild einer unter ungünstigen Bedingungen kultivierten, ursprünglichen Landform. Große Annäherung an die submerse Form!

Die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen über die Biologie einiger Cyperaceen — die, wie oben erwähnt, noch fortgesetzt werden sollen — möchte ich folgendermaßen zusammenfassen.

Auch die im allgemeinen blattlosen Arten: Scirpus lacuster, Isolepis gracilis und Scirpus prolifer können

---

1) Ich verdanke es dem großen Entgegenkommen von Herrn Professor Glück.

unter Umständen noch Laubblätter hervorbringen; deren Auftreten ist als eine Folge von ungünstigen Bedingungen jedweder Natur zu betrachten und stellt einen Rückschlag auf die Jugendform dar; für Scirpus lacuster und prolifer liegen auch entsprechende Keimpflanzen vor.

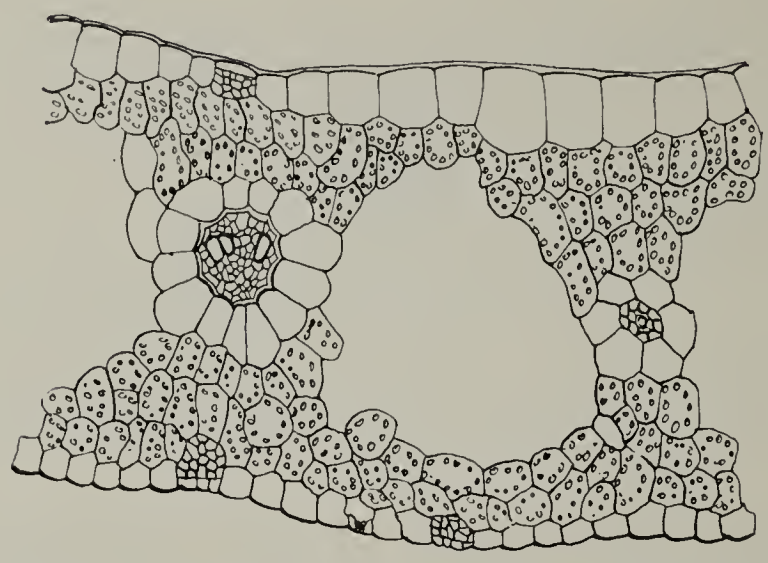


Fig. 59. Scirpus fluitans. Querschnittsbild einer echten Landform (nach Alkoholmaterial von Prof. Glück).

Die bei Scirpus lacuster in der Natur nur gelegentlich, bei Isolepis und Sc. prolifer für gewöhnlich überhaupt nicht auftretenden Blattorgane, können experimentell durch Kultur in abgeschwächtem Licht, durch Entzug der Reservestoffe oder sonstige schlechte Ernährung hervorgerufen werden.

Da die Spreitenbildung bei Scirpus lacuster auch außerhalb des Wassers auftreten kann, so dürfte in ihr keine Anpassung an das Medium zu erblicken sein.

Auch bei Scirpus fluitans kann in analoger Weise die Wasserform auf dem Lande erhalten werden.

Die vorliegende Arbeit, die ich hiermit beschließen möchte, wurde in der Zeit vom Spätherbst 1911 bis zum Frühjahr 1913 im Kgl. pflanzenphysiologischen Institut München auf Veranlassung und unter Leitung von Herrn Geh. Rat. v. Goebel ausgeführt. Besonders bei Bearbeitung der Gattung Potamogeton war bei der ungünstigen Witterung des Vorjahres oft mit erheblichen technischen Schwierigkeiten zu kämpfen, so daß von ca. 650 Kulturen kaum 50 zu einigermaßen brauchbaren Ergebnissen führten. Auch aus dem ersten Teil der Arbeit wurde daher eine Reihe von Versuchen vorerst nicht veröffentlicht, da diese nochmals in größerem Maßstabe in Freilandkulturen wiederholt werden müssen. Erheblich erleichtert hingegen wurde mir die Arbeit durch die hilfreiche Unterstützung, die mir von den verschiedensten Seiten zuteil ward. In erster Linie sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Chef, Herrn Geh.-Rat v. Goebel, für das andauernde Interesse den schuldigen Dank zu

entrichten, sowie für die stete Aufmunterung, mit der er mir über die häufigen Mißerfolge bei Kulturversuchen hinweghalf; zu großem Danke bin ich ferner Herrn Prof. Schröter verpflichtet, der es allein gewagt hat, mir kostbares Herbarmaterial anzuvertrauen, sowie Herrn Prof. Glück, der mir in liebenswürdigster Weise frische und konservierte Pflanzen verschaffte.

Schließlich ist es mir eine angenehme Pflicht, für die künstlerische Ausführung der Habitusbilder meiner Cousine, Frl. Sophie Esenbeck, den wohlverdienten Dank auszusprechen.

München, den 15. Mai 1913.

Kgl. Pflanzenphysiologisches Institut.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Agelstein, Udo, Über die Kohlensäureassimilation submerser Pflanzen in Bikarbonatlösungen. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. X, Heft 1. Breslau 1910.
2) Ascherson u. Gräbner, P., Bearbeitung der Potamogetonaceae in: Engler, Das Pflanzenreich. Leipzig 1907.
3) Baumann, Eugen, Die Flora des Untersees. Stuttgart 1911.
4) Desmoulins, Charles, Note sur les feuilles du Scirpus lacuster. Bordeaux 1849.
5) Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.
6) Durieu de Maisonneuve, in: Bull. soc. Bot. Fr. 1857, Tome IV.
7) Fischer, G., Die bayerischen Potamogetonen und Zannichellien. Ber. d. Bayr. botan. Ges., Bd. XI. München 1907.
8) Fryer, Alfred, On Landforms of Potamogeton. The Journ. of Bot. 1887, Vol. XXV.
9) Ders., The Potamogetons of the British Islands. London 1898—1900, Lovell Reeve & Co.
10) Glück, H., Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg 1901.
11) Ders., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. III. Teil: Uferflora. Jena 1911.
12) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil, 2. Lieferung. Marburg 1893.
13) Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
14) Gräbner, P. u. Flahault, M., Bearbeitung der Potamogetonaceae in: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abt. 1. Stuttgart 1908.
15) Irmisch, Th., Über einige Arten aus der natürlichen Pflanzenfamilie der Potameen. Verhandl. d. naturwiss. Vereins f. d. Prov. Sachsen u. Thüringen in Halle. Berlin 1858.

16) Magnin, La végétation des lacs de Jura. Ann. soc. bot. de Lyon 1904, Tome XXIX.
17) Mer, E., De la végétation à l'air des plantes aquatiques. Compt. rend. hebd. des séances de l'académie des sciences, Tome XCIV. Paris 1882.
18) Penzig, O., Pflanzenteratologie. Genua 1890.
19) Porsch, O., Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Wien 1903.
20) Raunkiaer, C., De Danske Blomsterplanters Naturhistorie I. Kopenhagen 1895—1899.
21) Sauvageau, C., Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques. Ann. d. sc. nat., 7. série, Tome XIII. Paris 1891.
22) Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
23) Ders., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Botanica, Heft 1. Kassel 1886.
24) Schröter, C. u. Kirchner, O., Die Vegetation des Bodensees. II. Teil. Lindau 1902.
25) Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau. Jahrb. d. Kgl. botan. Gartens Berlin 1884, Bd. III.
26) Wächter, W., Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora, Bd. LXXXIII. Marburg 1897.
27) Waldvogel, T., Der Lützelsee und das Lauterried. Arb. a. d. botan. Inst. des eidgen. Polytechnikums Zürich II. Zürich 1900—1901.
28) Schumann, K., Morphologische Studien. IV. Sproßaufbau und Blütenentwicklung von Scirpus setaceus L. Leipzig 1892.
29) Uspenskij, E. E., Zur Phylogenie und Ökologie der Gattung Potamogeton. I. Luft-, Schwimm- und Wasserblätter von P. perfoliatus L. Moscou 1913. (Separatabdruck aus Bull. des Natur. de Moscou 1913.)
30) Vollmann, Fr., Flora von Bayern. Stuttgart 1914.

Nachtrag zu pag. 187, Fußnote 1.

Zu einem wesentlich anderen Ergebnis in bezug auf P. perfoliatus kam Uspenskij (1913), der im Sseliger-See eine anscheinend unzweifelhafte Landform dieser Art gefunden hat. Während die Blätter einer gewöhnlichen Wasserform in der Regel nur 3 Schichten aufweisen, wurden sie bei der von Uspenskij beschriebenen Form 5—7schichtig; es trat eine Art von Palisaden- und Schwammgewebe auf, die Epidermis führte allerdings noch Chlorophyll, auch die Spaltöffnungen sind nur zum Teil gebaut, aber auf beiden Seiten vorhanden. Wenn es sich wirklich um einen echten P. perfoliatus handelt (was aus der Abbildung nicht deutlich ersichtlich ist), so wäre dies um so interessanter, als P. perfoliatus gerade zu den Formen gehört, die man als die am weitesten reduzierten betrachtet.
