Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen.

Von

Franz Mayr.

Mit 13 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Es ist eine allgemein herrschende Ansicht, daß die Wasserpflanzen in höherem oder geringerem Maße die Fähigkeit besitzen, mit der ganzen Epidermis ihrer Sproßteile gleichmäßig Wasser und Nährlösung aufzunehmen. Meine Untersuchungen haben indes ergeben, daß diese Annahme nicht in vollem Maße zutreffend ist, sondern daß es vielmehr eine große Anzahl von Wassergewächsen gibt, bei welchen nur bestimmte Zellen in der Epidermis des Sproßsystems im Gegensatz zum übrigen Hautgewebe dazu befähigt werden, Wasser und gelöste Stoffe in größerer Menge ins Innere der Pflanze eintreten zu lassen. Diese Zellen treten in der Regel zu größeren oder kleineren Gruppen zusammen und bedecken in einigen extremen Fällen sogar ganze submerse Blätter, wobei sie aber dann nicht auch in gleicher Weise an den Achsen derselben Arten vorkommen. So entstehen im allgemeinen deutlich umgrenzte, organartige Gebilde, welche je nach der Pflanzenart und je nach dem Orte ihres Auftretens sehr verschiedene Gestalt und Größe besitzen und die ich ihrer Funktion entsprechend mit dem Namen „Hydropoten", d. h. Wassertrinker bezeichnet habe.

In vorliegender Arbeit sollen die Hydropoten speziell im Bereiche der Angiospermen des näheren behandelt werden, wozu die einschlägigen Untersuchungen im Jahre 1913 zum größten Teile im botanischen Institute zu Erlangen ausgeführt wurden.

Für freundliche Unterstützung bei der Arbeit sei hiermit Herrn Professor Dr. H. Solereder, Erlangen, mein verbindlichster Dank entrichtet. Auch ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Professor Dr. L. Radlkofer, München, sowie Herrn Professor Dr. H. Glück, Heidelberg, für gütige Überlassung von Untersuchungsmaterial bestens zu danken.

Die Hydropoten.

I. Kapitel.

Allgemeines.

Kurze Charakterisierung der Hydropoten.

Eine Hydropote besteht in seltenen Fällen aus einer, in der Regel aus mehreren oder vielen Zellen und hebt sich äußerlich meist nur wenig, häufig gar nicht von dem sie umgebenden Gewebe ab. Ihr wichtigster Bestandteil gehört der Epidermis an, und bei einer Reihe von Pflanzen sind diese Organe überhaupt nur aus Epidermis-Zellen gebildet. Daneben gibt es aber sehr viele andere Gewächse, bei denen auch eine, seltener zwei oder drei subepidermale Zellschichten ganz oder teilweise in den Hydropotenapparat einbezogen werden können.

Jede Zelle einer Hydropote — wir wollen sie Hydropotenzelle nennen — ist durch ganz bestimmte Merkmale von den entsprechenden Zellen des übrigen Gewebes unterschieden.

Die Hydropotenepidermiszellen in erster Linie sind vor allem dadurch ausgezeichnet, daß ihre Kutikula derartig chemisch verändert ist, daß sie Wasser und Salzlösungen leicht diffundieren läßt und auch ihre Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Einflüsse meist in hohem Maße verloren hat. Infolgedessen geht sie bei vielen Pflanzen an den älteren Hydropotenzellen gänzlich zu grunde und fehlt schließlich oft auf große Strecken der Epidermis hin vollständig.

Die chemischen Reaktionen, durch welche sich die metamorphosierte Kutikula von der normalen unterscheidet, bestehen in der Hauptsache darin, daß sich erstere in einer alkoholischen Lösung von Sudan III nicht rot, sondern nur leicht orange färbt und daß sie in Eau de Javelle langsam löslich ist.

Wo diese Umwandlung der Kutikula vor sich geht, ist auch stets der darunterliegende, ursprünglich nur aus Zellulose bestehende Teil der Außenwände chemisch verändert. Die nämliche Erscheinung findet sich, oft allerdings in etwas geringerem Maße, ebenso in den zugehörigen Seitenwänden und erstreckt sich sehr häufig noch auf die Innenwände der Epidermis und auf die Wandungen der subepidermalen Zellen in der Hydropote. In all diesen Membranen läßt sich eine Substanz nachweisen, die mit keinem der mir bekannten Stoffe der pflanzlichen Zellenmembrane identisch ist.

Sie stellt, wie im Kapitel IV dieser Abhandlung gezeigt werden soll, offenbar nicht ein einfaches chemisches Umwandlungsprodukt der Zellulosewand dar, sondern wird sehr wahrscheinlich als selbständiger Stoff zwischen die Zelluloseteilchen der Wand eingelagert und soll daher im Folgenden nur als Imprägnierungssubstanz oder einfach als „Substanz" bezeichnet werden.

Ihre wichstigsten chemischen Eigenschaften sind folgende: Sie ist unlöslich in heißer konz. Schwefelsäure, dagegen nicht unschwer löslich in Eau de Javelle, ziemlich leicht löslich in 50 % Chromsäure und bei mehrtägigem Verweilen auch löslich in konz. Salpetersäure und Königswasser. Heiße konz. Kalilauge färbt gelb, bleibt aber sonst ohne sichtbare Einwirkung. Jod und Schwefelsäure geben bräunlichgelbe Färbung. Die Farbstoffe Fuchsin, Gentianaviolett und Anilinblau werden in großer Menge gespeichert, in geringerem Maße Eosin. Sudan III in alkoholischer Lösung färbt leicht orange, nicht aber rot, wie dies bei Kutin und Suberin der Fall ist.

Die natürliche Farbe der imprägnierten Membran ist meist hellgelblich, in älteren Blättern vielfach gelbbraun.

In physiologischer Hinsicht ist besonders wichtig, daß die mit der „Substanz" imprägnierten Zellwände der Hydropoten eine verhältnismäßig große Festigkeit und Widerstandsfähigkeit besitzen, sowie daß sie für Wasser und Salzlösungen gut permeabel sind, sicher freilich nicht in dem hohen Grade als nicht imprägnierte Zellulosewände.

Der Inhalt der Epidermiszellen einer Hydropote besteht aus einer ganz besonders reichlichen Menge von Protoplasma, in welchem sich an den grünen Pflanzenteilen oft auffallend viele, ziemlich kleine Chlorophyllkörner befinden, die aber im Gegensatz zu denen der übrigen Zellen fast nie nachweisbare Mengen von Stärke enthalten. Inhaltsstoffe, die als charakteristisch für die Hydropoten bezeichnet werden müßten, konnten in diesen Zellen nicht beobachtet werden.

Die Gestalt der Hydropoten-Epidermiszellen ist stets sehr einfach, fast ausnahmslos einfacher, als die der regulären Zellen derselben Lage. Sie sind, von der Fläche gesehen, verschiedenartig polygonal, auch rechteckig oder quadratisch, isodiametrisch oder seltener langgestreckt und besitzen gerade oder einfach gebogene, nur selten schwach undulierte Seitenränder. Ihre Flächenausdehnung ist mit einer einzigen Ausnahme viel geringer, als die der regulären Epidermiszellen in ihrer Umgebung, die Höhe ist manchmal geringer, manchmal größer wie bei letzteren, in den meisten Fällen aber ungefähr dieselbe. Die Außenwand der Zellen ist meist ziemlich dick, für gewöhnlich ein wenig dicker als an den übrigen Epidermiszellen, und ebenso verhalten sich sehr häufig die Seitenwände, wenigstens in ihrem äußeren Teile. Die Innenwände dagegen haben in der Regel normale Dicke.

Was die subepidermalen Hydropotenzellen anbetrifft, so kann von solchen im eigentlichen Sinne nur dann die Rede sein, wenn die unter der Epidermis einer Hydropote liegenden Zellen auch ganz oder teilweise von der „Substanz" imprägniert sind oder wenn sie andere Gestalt besitzen als die entsprechenden Zellen ihrer Nachbarschaft. An ein und demselben

Blatte ist oft nur an den größeren Hydropoten eine eigene subepidermale Hydropotenzellschicht ausgebildet, während die kleineren eine solche vermissen lassen.

Im Gegensatz zu den Epidermiszellen sind die subepidermalen Zellen einer Hydropote meist sehr groß und weitlumig, häufig sogar größer als die regulären Zellen derselben Schicht und stoßen, was auch charakteristisch ist, in der Regel ganz lückenlos aneinander. Ihre Gestalt ist in der Flächenansicht einfach, polygonal, rechteckig oder quadratisch, auch mehr oder weniger abgerundet, die Wände sind meist ziemlich dünn und ringsum oder in den der Epidermis zugekehrten Teilen mehr oder weniger stark imprägniert. Im Inneren befinden sich große Vakuolen und ein Plasmaschlauch, der neben dem Zellkern häufig auch Chloroplasten und Stärkekörner, beide aber nie in größerer Menge einschließt. Im übrigen weichen diese Zellen nicht von denjenigen ihrer Umgebung ab und der einzige nachweisbare Unterschied gegenüber den letzteren besteht in manchen Fällen, wie schon oben angedeutet, ausschließlich in der Inprägnierung ihrer Wände.

Die epidermalen und damit auch die hypodermalen Hydropoten-Zellen schließen sich nun, wie schon in der Einleitung kurz erwähnt wurde, in der mannigfaltigsten Weise zu größeren oder kleineren Gruppen und Verbänden aneinander. Vielleicht die primitivste Art dieses Zusammenschlusses, die sich nur bei Monokotylen findet, besteht darin, daß sie lange, oft sehr schmale, häufig schwach vorgewölbte Züge oder Streifen bilden, welche zumeist größere Nerven von Blattstielen und Spreiten oder auch Blatträndern begleiten, soweit diese Organe mit Wasser in Berührung stehen, seltener unabhängig von der Nervatur an submersen langgestreckten Achsen verlaufen. Diese Typen sollen mit dem Namen „lange Hydropoten“ bezeichnet werden, aus denen sich indes die „Randhydropoten“ wieder als eine besondere Form herausheben.

Ihnen gegenüber stehen die „kurzen Hydropoten“, welche, wie der Name andeutet, bei typischer Ausbildung als mehr oder weniger isodiametrische Gruppen in die Erscheinung treten und sowohl bei Monokotylen wie auch in einigen Familien der Dikotylen vorkommen. In der ersteren Pflanzengruppe zeigen sie in ihren Auftreten in der Regel ebenso wie auch die langen Hydropoten gewisse lokale Abhängigkeit von der Nervatur der Blattspreiten, an denen sie sich hier ausschließlich finden; nur bei einigen wenigen Arten (bei *Hydrocleis Commersoni* und *Damasonium alisma)* nehmen sie ihren Platz mit besonderer Vorliebe an den subepidermalen Milchsaftgängen, welche hier an der Unterseite der Schwimmblätter ein reich verzweigtes Netzwerk bilden. Bei den Dikotylen ist die Art des Vorkommens der kurzen Hydropoten je nach den Gattungen eine verschiedene; bei *Trapa natans* liegen sie nur unterseits in den Areolen der Schwimmblätter; bei *Myriophyllum spicatum* gleichmäßig zerstreut an der untergetauchten Achse; bei *Limnanthemum* endlich an allen schwimmenden oder submersen Teilen der Pflanze, ohne irgend welche Beziehung zu

Nerven oder sonstigen Organen im Innern des Gewebes aufzuweisen.

Sämtliche kurzen Hydropoten liegen entweder ganz in der Ebene der regulären Epidermis oder treten in mäßiger Wölbung über dieselbe hervor; nur in ganz seltenen Fällen bilden sie eine flach-muldenförmige Vertiefung. Ihre Zahl an den einzelnen Pflanzenteilen ist in der Regel eine sehr große.

Hydropoten, welche in verschiedener Hinsicht eine Art Zwischenstellung zwischen langen und kurzen einnehmen, finden sich an der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia*, wo sie meist längliche erhöhte Punkte von gelblicher Farbe in einer bläulichen Epidermis bilden.

Während an Schwimmblätterspreiten, welche kurze und lange Hydropoten besitzen, immer noch der größere Teil der unterseitigen Epidermis regulär bleibt, stellt nun die schwimmende Spreite von *Potamogeton natans* einen Fall dar, bei welchem alle Zellen der genannten Epidermis Hydropoten-Charakter tragen. Und schließlich gibt es auch einige submerse Gewächse, deren linealische oder zerschlitzte Blätter bis auf geringe Teile ringsum von Hydropotenzellen bedeckt sind, bei denen also jedes ausgewachsene Blatt in seiner ganzen Oberfläche gewissermaßen eine einzige große Hydropote bildet. Diese Erscheinung fand ich bei *Alisma graminifolium f. angustissimum,* bei *Ranunculus fluitans*, *R. aquatilis* und *R. divaricatus,* bei *Myriophyllum spicatum* und bei *Ceratophyllum demersum.*

Wie dies teilweise bereits aus den bisherigen Ausführungen hervorging, finden sich typische Hydropoten fast ausschließlich an solchen Pflanzenteilen, die mit Wasser in ständiger Berührung stehen, also an der Unterseite von Schwimmblättern, an den verschiedensten submersen Blattorganen (auch an Kelchblättern) und an submersen Achsen. Sobald aber derartige Teile, welche die Fähigkeit haben, Hydropoten zu tragen, schon in jungen Stadien über die Wasserfläche sich erheben, oder auch bei Landformen jener hier in Betracht kommenden Gewächse, die sonst nur submerse oder schwimmende Blätter besitzen, gelangen die Hydropoten in viel geringerem Maße zur Entwicklung, als dies beim Wasserleben der Fall ist.

An echten Luftblättern konnte ich bisher nur an verschiedenen, zu den Alismataceen gehörigen Sumpfpflanzen (bei mehreren Echinodorus- und einigen Sagittariaarten) kleine kurze Hydropoten in relativ geringer Zahl entdecken.

Die physiologische Bedeutung der Hydropoten kann, wie in Kapitel V dieser Abhandlung eingehend dargelegt werden wird, nur in der Aufnahme von Wasser und Nährlösung gesucht werden. Erwähnt soll hier lediglich folgende Erscheinung werden, da auf dieselbe im Kommenden sehr häufig Bezug genommen werden muß. Legt man ein lebendes Blatt einer Hydropotenpflanze in eine wässerige Lösung von Fuchsin, Gentianaviolett, Eosin, Anilinblau oder anderen ähnlichen Farbstoffen, so erscheinen in kurzer Zeit sämtliche Hydropoten in ihrem ganzen Umfange

deutlich gefärbt, während dies bei den regulären Epidermiszellen nicht der Fall ist. Es beruht dies darauf, daß der Farbstoff von außen her in sämtliche imprägnierte Zellwände eindringt und sogar nach einiger Zeit auch in das Innere der Epidermiszellen der Hydropoten eingesogen wird. Es ist dies ein ganz vortreffliches Hilfsmittel, um an einer Pflanze Art und Verteilung der Hydropoten zu studieren, und läßt sich sogar auch bei bereits getöteten Pflanzen mit Erfolg anwenden.

Über die metamorphosierte Kutikula der Hydropotenzellen und über die Imprägnierungssubstanz werden speziell die Kapitel III und IV der Arbeit eingehend handeln, worauf ich schon an dieser Stelle ausdrücklich hinweisen möchte. Im Kommenden soll nun aber vorerst die Morphologie der einzelnen Hydropotentypen des näheren betrachtet werden.

II. Kapitel.

Spezielle Morphologie der einzelnen Hydropoten-Typen.

I. Lange Hydropoten.

Als lange Hydropoten sollen all diejenigen zusammengefaßt werden, die nach Färbung mit Fuchsin oder ähnlichen Farbstoffen fast stets schon makroskopisch als schmale Striche oder Streifen in die Augen springen und sich dadurch auszeichnen, daß ihre Zellen meist sehr gleichmäßig in Längsreihen hintereinander angeordnet sind und in der Regel kurz- bis langrechteckigen Umriß mit vorwiegend graden Seitenrändern besitzen. Die Länge dieser Hydropoten schwankt zwischen wenigen Millimetern und vielen Zentimetern, ja sogar mehr als meterlang können dieselben werden; die Breite beträgt nur ganz selten bei besonders langen Hydropoten einen vollen Millimeter, für gewöhnlich mißt sie nur Bruchteile eines solchen.

Typische lange Hydropoten fand ich nur bei Monokotylen. Es gibt sogar eine große Anzahl von Blättern, Blattstielen oder Stengelteilen bei Pflanzen dieser Gruppe, an denen überhaupt nur lange Hydropoten vorhanden sind. Hierher gehören aus der Familie der Alismataceen fast ausnahmslos sämtliche submersen Bandblätter und Niederblätter, alle submersen Teile von Blattstielen und Blütenstengeln, soweit ich die genannten Organe bisher auf Hydropoten untersuchte, sowie auch die Ausläufer von *Sagittaria sagittifolia* bis zur Knolle. Ausschließlich lange Hydropoten finden sich ferner an den Blattstielen und den submersen Achsen der Butomacee *Hydrocleis Commersoni*[1]) und an den Stielen des submersen Blattes von *Aponogeton ulvaceus*.

---

[1]) Bezüglich der Nomenklatur siehe Anhang I!

a. Lange Hydropoten an Blattnerven.

α. Ihre allgemeine Verbreitung und ihre Verteilung am einzelnen Blatte.

Von allen langen Hydropoten besitzen die weitaus größte Verbreitung jene, welche größere oder auch kleinere Nerven von Blattstielen sowie Nerven 1. Ordnung von Blattspreiten begleiten. Sie finden sich in erster Linie an den oben angeführten Blättern und Blatteilen, an denen nur lange Hydropoten auftreten, und außerdem traf ich sie an der Unterseite von allen mir bisher bekannt gewordenen Schwimmblattspreiten der Alismataceen, sowie am Schwimmblatt von *Hydrocleïs Commersoni* und an der submersen Blattspreite von *Aponogeton ulvaceus*.

Wo die Nerven 1. Ordnung in den Spreiten nahe der Blattspitze schwächer werden, lösen sich die langen Hydropoten häufig in kleinere Stücke auf, die durch ihre Gestalt und in bezug auf Form und Anordnung ihrer Zellen nicht selten Übergänge zu den kurzen Hydropoten bilden. Andererseits sind ebenso an den dickeren Teilen der Nerven die langen Hydropoten oftmals in kürzere oder längere Stücke geteilt, doch zeigen in diesen die Zellen in der Regel ganz dieselbe Gestalt und Aneinanderreihung als bei den kontinuierlichen langen Hydropoten, so daß hier nicht wie oben von Übergängen zu kurzen Hydropoten im eigentlichen Sinne gesprochen werden kann.

An Nerven 2. oder 3. Ordnung der Spreiten konnte ich nie typische lange Hydropoten konstatieren.

Die primitivsten Blätter, an denen ich lange Hydropoten an den Nerven fand, sind die submersen Bandblätter gewisser Alismataceen, nämlich von *Elisma natans, Sagittaria sagittifolia, S. natans, S. pugioniformis* und *S. graminea* var. *Chapmani*. Bei der erstgenannten Art *Elisma natans,* deren submerse Bandblätter nur sehr geringe Breite besitzen, beobachtete ich an besonders kräftig entwickelten Blättern unterseits am obern Teile des Hauptnerven eine bis zur Spitze hin sich erstreckende Hydropote, von der indes bei schwächeren Blättern jegliche Spur fehlte. — Bedeutend zahlreicher und regelmäßiger sind Hydropoten der Nerven 1. Ordnung an den viel größeren submersen Bandblättern der genannten Sagittariaarten entwickelt. Bei *Sagittaria sagittifolia* beginnen dieselben unterseits als schmale Streifen in der Regel an der Basis des Blattes und folgen, zum Teil ohne auszusetzen, den 5—7 großen Nerven 1. Ordnung bis an die Spitze, wobei jeder derselben nur immer eine Hydropote trägt. Sehr große Tiefwasserblätter besitzen auch an der Blattoberseite spärlich lange Hydropoten, die vom Blattgrunde an mit vielen oft sehr großen Unterbrechungen teilweise bis in den oberen Teil des Blattes emporsteigen. So besaß ein ca. 120 cm langes und 1,6 cm breites Bandblatt oberseits an der Basis 6 sehr schmale Hydropoten nebeneinander, von denen einige über kleinen Nerven im häutigen Teil der Scheide lagen. In der Mitte des Blattes traten nur noch an den drei stärksten Nerven stellenweise lange Hydropoten auf, und nur am Hauptnerven fanden sich noch im obersten Viertel des Blattes hintereinander einzelne, bis einige Zentimeter lange Hydropotenstücke.

Bei *Sagittaria natans* verhalten sich die Bandblätter ungefähr ebenso wie gleichgroße analoge Blätter von *Sagittaria sagittifolia*.

Zahlreicher als selbst bei den großen Bandblättern der letztgenannten Art sind die langen Hydropoten an jenen von *Sagittaria pugioniformis* und *S. graminea* var. *Chapmani* (= *S. Chapmani* Mohr), von welchen ich aus dem Botanischen Garten zu München lebendes Material zur Untersuchung erhielt.

Die mir zur Verfügung gestandenen Blätter von *S. pugioniformis* besaßen eine Länge bis zu 25 cm und eine Breite bis 1,7 cm, die von *S. Chapmani* waren bis 35 cm lang und ca. 1,6 cm breit, die Dicke war in jedem Falle eine verhältnismäßig sehr beträchtliche.

Im Gegensatze zu *S. sagittifolia* befanden sich bei beiden Arten an dem vorliegenden Materiale unter der ober- wie unterseitigen Epidermis, meist nur durch eine Zellschicht von dieser getrennt, zahlreiche kleine periphere Gefäßbündel 1. Ordnung, die unter sich parallel in mäßigen Abständen von einander gegen die Spitze emporzogen. Ihnen folgten namentlich an der Unterseite des Blattes fast ebenso viele lange Hydropoten, die bereits an der Basis einsetzten, aber nur zu einem relativ kleinen Teil die Spitze erreichten. So zählte ich bei *S. pugioniformis* am Blattgrunde unterseits bis zu 19 Hydropoten, von denen sich beiderseits je 3 auf dem häutigen Teil der Scheide befanden; am breitesten Teile des Blattes über der Mitte waren noch 9 Hydropoten vorhanden, und von diesen gelangten ungefähr 5 zur Spitze. Bei *S. Chapmani* fand ich an der Basis unterseits 16 Hydropoten, von denen je 2 zu beiden Seiten auf die Scheide entfielen, in der Mitte des Blattes waren es 10, an der Spitze 1—5 Hydropoten. Einige Hydropoten verliefen bei beiden Arten, namentlich bei *S. pugioniformis*, kontinuierlich von dem Blattgrunde bis zur Spitze, die anderen erlitten besonders gegen ihr Ende zu häufig kürzere oder längere Unterbrechungen.

An der Blattoberseite traten bei *S. pugioniformis* im Scheidenteile 5—6 sehr schmale Hydropoten auf, von welchen aber nur eine einzige das obere Viertel des Blattes erreichte. Bei *S. Chapmani* beobachtete ich oberseits an der Basis nur 3 Hydropoten, von denen die mittlere bis in die obere Hälfte des Blattes hinauf zog. Hierbei muß aber erwähnt werden, daß, wie die Spaltöffnungsverhältnisse zeigten, bei beiden Arten die untersuchten Blätter mit ihrem oberen Ende entweder auf der Wasseroberfläche schwammen oder vielleicht sogar teilweise frei in die Luft ragten.

Mannigfaltiger als an den Bandblättern ist der Verlauf der langen Hydropoten an den in Stiel und Spreite differenzierten Schwimmblättern der Alismataceen.

Caldesia parnassifolia besitzt an dem dünnen, im Querschnitt dreikantigen Blattstiele an jeder der 3 Kanten, in welchen sich auch stets je ein kleines Gefäßbündel hinzieht, eine schmale Hydropote. Die an den beiden seitlichen Kanten gelegenen scheinen nie zu fehlen und erstrecken sich fast ohne Unterbrechung von der Basis bis unmittelbar an die Spreite. Die Hydropote an der unterseitigen Kante dagegen ist an sehr zarten Blattstielen erst

im obersten Teile zu entdecken, ist aber sonst regelmäßig an dem größten Teile des Stieles vorhanden und setzt sich auch in die Spreite hinein ohne Unterbrechung fort. Eine vierte schmale Hydropote tritt gelegentlich an stärkeren Stielen auch oberseits über dem Mittelnerven auf, endigt aber dann stets schon mehrere Zentimeter unter der Spreite. In dieser selbst zieht sich an allen Blättern von mittlerer Größe die Verlängerung jener Hydropote, die am Stiele die untere Kante einnimmt, ohne auszusetzen, als gleichmäßiger schmaler Streifen unterseits an der Mittelrippe hin und endigt erst an der Apikalöffnung der Blattspitze. Auch die seitlichen 4—10 Nerven 1. Ordnung[1]) besitzen ganz ähnliche Hydropoten, welche unmittelbar am Blattgrunde selbst oder 0,5 bis 2 mm über denselben beginnen und ebenfalls in der Regel erst an der Apikalöffnung zugleich mit den Nerven ihren Abschluß finden. Kurze Unterbrechungen der Hydropoten sind namentlich an den randlichen Nerven hie und da anzutreffen.

Eine unmittelbare Abzweigung dieser Hydropoten nach Nerven 2. Ordnung hin kann hier wie auch bei den langen Hydropoten der übrigen hierher gehörigen Arten nirgends beobachtet werden.

Ein wenig anders als bei *Caldesia* liegen die Verhältnisse beim Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia*. Vor allem ist hier die Zahl der langen Hydropoten, welche den rundlich-dreikantigen oft mehr als meterlangen Blattstiel begleiten, eine ganz erheblich größere. Drei relativ breite Hydropoten ziehen sich von der Basis bis nahe unter die Spreite ohne Unterbrechung an den 3 abgerundeten Kanten des Stieles hin, zahlreiche andere (bis zu 11 beobachtet) finden sich auf den drei schwach gewölbten Seiten, alle über größeren oder kleineren peripheren Nerven. Die zuletzt genannten, oft sehr schmalen Hydropoten sind zum Teil in jeder Beziehung den Hydropoten der Kanten ähnlich, zum größeren Teil aber erleiden sie häufig längere oder kürzere Unterbrechungen. Sämtliche laufen unter sich parallel dem Stiel entlang (ohne Anastomosen zu bilden) und endigen in der Regel einige Zentimeter unter der Spreite, wobei sie sich aber erst in kurze Reihen von strich- oder punktartig entgegentretenden Hydropoten auflösen. Der oberste Teil des Stieles ist meist auch frei von solchen.

An dem starken Mittelnerven der Spreite setzt nicht gleich wieder eine kontinuierliche Hydropote ein. Es treten nur längere und kürzere, strich- oder punktförmige Gruppen von Hydropotenzellen auf, welche sich in ziemlich großer Zahl über die Rippe verteilen und deren Zellen genau dieselbe Gestalt und Anordnung besitzen als die der eigentlichen langen Hydropoten. Erst im obersten stark verjüngten Teile des Nerven vereinigen sich bei vielen Blättern diese Gruppen zu einem gemeinsamen Streifen. Die seitlichen Nerven 1. Ordnung können sich im unteren breiten Teile ganz ebenso wie die Mittelrippe verhalten, im allgemeinen

[1]) Als seitliche Nerven 1. Ordnung bezeichne ich jene Nerven, die sich an parallelnervigen Blättern zu beiden Seiten des Hauptnerven parallel zu diesem von der Basis des Blattes bis gegen die Spitze hinziehen.

aber gilt als Regel, daß dieselben von unten an bis zu ihrer Endigung fast ununterbrochen von je einer schmalen langen Hydropote begleitet werden.

Bei *Damasonium alisma* ist an Schwimmblättern von mittlerer Größe der Verlauf der langen Hydropoten an den Nerven 1. Ordnung im wesentlichen fast ebenso wie bei *Sagittaria*. Der Stiel ist von der Basis an bis nahe an die Spreite von zahlreichen kräftigen langen Hydropoten umgeben, an der Mittelrippe der länglich eiförmigen Spreite setzt eine kontinuierliche Hydropote meist erst in einiger Entfernung über der Basis ein, während die seitlichen Nerven 1. Ordnung vom Blattgrund bis zur Spitze sehr schöne kontinuierliche Hydropoten besitzen.

Ganz analog verhält sich ferner auch bezüglich der langen Hydropoten sowohl Stiel wie Spreite typischer Schwimmblätter von *Alisma Plantago*, die allerdings nur unter besonders günstigen äußeren Verhältnissen auftreten.

Der rundlich-zweikantige Blattstiel von *Elisma natans* besitzt lediglich zwei lange Hydropoten, welche an den stark abgerundeten Kanten über den seitlichen Gefäßbündeln von der Basis bis nahe unter die Spreite hin verlaufen. An der Unterseite der eiförmigen Schwimmblattspreite fehlen nicht nur am Hauptnerv, sondern auch an den seitlichen Nerven 1. Ordnung durchgehende lange Hydropoten, es ziehen sich vielmehr an jedem einzelnen Nerven mehrere kürzere hintereinander hin, welche durch größere oder kleinere Strecken getrennt werden.

Ähnlich wie bei *Elisma* treffen wir häufig unterbrochene lange Hydropoten von Nerven 1. Ordnung auch an den Schwimmblattspreiten der tropischen Alismataceen *Lophotocarpus guyanensis* var. *typicus*, var. *madagascariensis* und var. *lappula* sowie von *L. Seubertianus*, deren Blätter rundliche bis breit-eiförmige Gestalt mit tief herzförmigem Grunde und mehr oder weniger spitzen Basalzipfeln besitzen.

An die besprochenen Alismataceen schließt sich bezüglich der langen Hydropoten an den Nerven eng die Butomacee *Hydrocleïs Commersoni* (Fig. 8, S. 317) an. Der im Querschnitt rundliche, ca. 7—15 cm lange Blattstiel ist von der Basis an ringsum von ziemlich zahlreichen (bis 9 beobachtet), relativ breiten Hydropoten besetzt, welche, zum Teil ohne auszusetzen, bis nahe an die Spreite hinanreichen, wo sie teils enden, teils sich verjüngen. Die letzteren — bis zu 5 an der Zahl — treten auf die ziemlich stark vorgewölbte, breite (luftführende) Mittelrippe der Blatt-Unterseite über. Die mittelste Hydropote ist in der Regel die stärkste und verläuft meist ohne Unterbrechung auf der Mitte der Rippe bis zur Blattspitze, die übrigen finden schon viel früher ihr Ende. Sehr schöne kontinuierliche schmale Hydropoten befinden sich ferner an den 6 seitlichen Nerven 1. Ordnung. Sie beginnen ca. 0,5—2 mm über dem Blattgrunde und erstrecken sich in der Regel ohne auszusetzen bis an die Spitze empor.

Ein etwas anderes Bild bieten Verteilung und Größe der langen Hydropoten an den submersen Blättern von *Aponogeton ulvaceus*. Die Spreite derselben ist sehr dünn und von verkehrteiförmig-länglicher Gestalt, der Stiel zart, häufig etwas länger als die Spreite und von halb-stielrundem Querschnitt. Am Stiele ziehen sich von der Basis an längs der beiden Kanten zwei schmale Hydropoten hin, die namentlich im oberen Teile häufig Unterbrechungen

erleiden und sich mit noch zahlreicheren Unterbrechungen in der Spreite unterseits an seitlichen Nerven 1. Ordnung fortsetzen. An der unteren konvexen Seite des Stieles treten in dessen oberer Hälfte gelegentlich einige lange Hydropoten von geringer Ausdehnung auf. An der unterseitigen Spreitenfläche fehlen lange Hydropoten auf der Mittelrippe, dagegen finden sich solche an allen seitlich davon hinziehenden Nerven 1. Ordnung. Sie erreichen hier indes nur selten die Länge von über 1 cm und folgen an den einzelnen Nerven in größeren oder kleineren Abständen als schmale Striche aufeinander. An der Blatt-Oberseite habe ich lange Hydropoten nirgends im Bereich der Hauptnerven, dagegen aber vereinzelt an den seitlichen Nerven 1. Ordnung gefunden. Sie sind meist kürzer und auch weniger zahlreich als die entsprechenden unterseitigen Hydropoten, verhalten sich im übrigen aber genau wie diese.

Blätter, die nur an ihrem Stiele lange Hydropoten besitzen, sind die „Luftblätter" von *Alisma Plantago, Sagittaria sagittifolia, S. pugioniformis, S. chilensis, Echinodorus ranunculoides* und anderen Alismataceen, wobei als „Luftblätter" nach dem Vorbilde von H. Glück solche Spreiten-Blätter bezeichnet werden sollen, die nur mit ihrem Stiele mehr oder weniger tief im Wasser stehen. Im allgemeinen ist an denselben die Anordnung der Hydropoten ganz ähnlich, wie es für den Stiel des Schwimmblattes von *Sagittaria* angegeben wurde, doch sind diese Organe hier hauptsächlich nur auf den submersen Teil beschränkt. Da die Stiele der „Luftblätter" stets ganz beträchtlich dicker sind als die der Schwimmblätter, ist an ihnen für eine größere Zahl von Hydropoten Platz gegeben und auch die einzelnen Hydropoten können hier oft eine weit größere Breite erreichen. So konnte ich an einem ca. 9 cm breiten Querschnitt eines Stieles von *Sagittaria* über 20 Hydropoten zählen, von denen einige sogar die Breite von ungefähr 1 mm besaßen, weitaus die breitesten langen Hydropoten, die ich bisher beobachtet habe. Auch die großen häutigen Blattscheiden dieser Blätter tragen an ihrer Außenseite, sowie z. T. auch an der Innenseite, mehrere deutliche Hydropoten und zwar da, wo sich im Innern des dünnen Gebildes kleine Gefäßbündel hinziehen.

Erwähnt sei noch zum Schlusse, daß auch die häutigen, oft mehrere Zentimeter langen Niederblätter an den Ausläufern von *Sagittaria sagittifolia* an ihrer Außenseite zahlreiche sehr schmale lange Hydropoten besitzen. Diese treten zugleich mit kleinen Nerven an der breiten Basis in das Niederblatt ein oder nehmen erst in demselben ihren Anfang und setzen sich mit öfteren Unterbrechungen, teilweise konvergierend, bis zur Spitze fort. Sie scheinen alle kleinen Gefäßbündeln zu folgen und können manchmal die Länge von 1—2 cm erreichen.

β. Anatomie der langen Hydropoten an Blattnerven.

Wie in dem Vorgehenden mehrfach angedeutet wurde, können die langen Hydropoten an den Nerven recht verschiedene Breite besitzen. Dies findet seinen Ausdruck vor allem in der Anzahl

der Längsreihen von epidermalen Hydropotenzellen, welche nebeneinander herlaufend die äußere Zellschicht der Hydropoten bilden. Diese Zahl ist bei ungefähr gleichgroßen Blättern derselben Art und von analogem Standort für analog gelagerte Hydropoten im allgemeinen sehr konstant, kann aber da, wo bedeutende Verschiedenheiten in der Größe einer Blattform möglich sind, auch, wie leicht begreiflich, beträchtlichen Schwankungen unterliegen.

So waren es an einem ca. 20 cm langen, 7 mm breiten Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia* aus 50 cm tiefem Wasser in dem mittleren Teile mit großer Regelmäßigkeit 5—7 Zellenreihen, welche sich an den Nerven zu je einer langen Hydropote zusammenschlossen, bei einem anderen weit größeren Bandblatte derselben Pflanze von 97 cm Länge und 1,4 cm Breite aus 4 m tiefem Wasser traf ich dagegen unterseits 9—15 Zellreihen in den nämlichen Hydropoten.

Diejenigen, die sich an der Oberseite eines solchen großen Blattes befanden, setzten sich im Scheidenteile aus 3—6, oberhalb desselben nur aus 3 Zellreihen zusammen.

An den Bandblättern von *Sagittaria pugioniformis* besaßen die langen Hydropoten der Unterseite im mittleren Teile des Blattes 2—6, die der Oberseite 2—3 Zellreihen, diejenigen an der Unterseite des Bandblattes von *Sagittaria Chapmani* bestanden in derselben Blatthöhe aus 2—8 Reihen.

Für die Schwimmblätter von Alismataceen und *Hydrocleïs* ergaben sich an Blättern von mittlerer Größe die aus der folgenden Tabelle ersichtlichen Zahlen.

	Ort der Hydropote.	Durchschnittl. Zahl der epid. Zellreihen in einer Hydropote
Caldesia parnassifolia	1. Stiel: a) seitliche Kanten.	bis 7
	b) unterseitige Kante.	„ 4
	2. Spreite:	
	a) Hauptnerv.	2—6
	b) seitliche Nerven 1. Ordnung	2—4
Sagittaria sagittifolia	1. Stiel.	bis 15
	2. Spreite:	
	a) Hauptnerv, unterer Teil	„ 7
	b) seitliche Nerven 1. Ordnung	3—7
Damasonium alisma	Spreite: Nerven 1. Ordnung	3—4
Elisma natans	Spreite: Nerven 1. Ordnung	2—4
Lophotocarpus guyanensis var. *typins*	Spreite: Nerven 1. Ordnung	bis 8
Hydrocleïs Commersoni	1. Stiel	bis 9 u. darunter
	2. Spreite:	
	a) Hauptnerv, mittlere Hydropoten	bis 7
	b) Hauptnerv, seitliche Hydropoten	2—6
	c) seitliche Nerven 1. Ordnung	bis 7

An submersen Blättern mittlerer Größe von *Aponogeton ulvaceus* sah ich unterseits lange Hydropoten, welche bis 9 Zellenreihen breit waren, oberseits war die Breite etwas geringer. Die weitaus größte Zahl von Zellenreihen fanden sich in den breiten Hydropoten der „Luftblatt"-Stiele von *Sagittaria sagittifolia*. An dem 9 mm breiten Querschnitt vom unteren Teile eines solchen Stieles zeigten sich Hydropoten, welche nicht weniger als 30 Längsreihen von Epidermiszellen besaßen.

Von diesem letzteren Falle abgesehen, bestehen also die langen Hydropoten nach vorstehender Übersicht überwiegend aus verhältnismäßig wenig Längsreihen von Zellen, was im Vergleich zu der oft sehr bedeutenden Länge dieser Organe besonders zu beachten ist.

Entsprechend der Vorwölbung der Nerven, an denen die langen Hydropoten sich befinden, sind auch die letzteren in der Regel leicht gewölbt, und dies nicht nur an den Rippen der Spreiten, sondern auch an den flachen Seiten der stärkeren Stiele, wo vielfach noch eine besondere leichte Eigenwölbung der Hydropoten deutlich bemerkbar ist.

Noch größer als die Übereinstimmung in der allgemeinen Verteilung und Gestaltung ist jene, welche all die besprochenen Hydropoten im Bau ihrer einzelnen Epidermiszellen aufzuweisen haben. Wie schon an und für sich die Epidermiszellen, welche Nerven oder Stiele begleiten, mit ihrer meist einfach rechteckigen Gestalt unter sich große Ähnlichkeit zeigen, so noch mehr all' diejenigen derselben, welche zu Hydropotenzellen umgebildet wurden. Ihre Gestalt ist kurz- bis lang-rechteckig, oder einfach polygonal, wobei die Längswände (Radialwände) im allgemeinen genau in der Richtung des Nerven verlaufen, die Querwände aber häufig schief auf letzteren stehen. Die Seitenränder sind meist grade, nur ziemlich selten leicht gebogen, eine Erscheinung, die auch an solchen kleinen Nerven zu finden ist, wo die regulären Epidermiszellen schon unregelmäßige Gestalt mit leicht undulierten Seitenrändern angenommen haben, wie ich dies vor allem bei *Lophotocarpus guyanensis* und auch bei *Caldesia* beobachtet habe. Ganz schwach undulierte oder etwas stärker gebogene Seitenränder an einer typischen langen Hydropote fand ich nur stellenweise bei den breiten Hydropoten des „Luftblatt"-Stieles von *Sagittaria sagittifolia*.

Die Größe der Hydropotenzellen ist von der Fläche gesehen stets geringer als die der regulären Epidermiszellen der Nerven. Dies kommt dadurch zustande, daß die Mutterzellen der Hydropoten mehr Querteilungen oder mehr Längsteilungen erfahren als die der regulären Zellen. Sehr häufig ist der erste Fall allein gegeben, sodaß dann Hydropotenzellen und reguläre Zellen gleiche oder wenigstens annähernd gleiche Breite und nur verschiedene Länge besitzen, oft treten beide Fälle gemeinsam auf und nur sehr selten, wie stellenweise bei *Elisma natans, Lophotocarpus guyanensis* und am Bandblatte von *Sagittaria Chapmani*, findet der zweite Fall allein, nämlich nur eine Verschmälerung der Zellen

statt. Freilich kann überdies ungleiche Ausdehnung auch zur Änderung des Größenverhältnisses beider Zellenarten beitragen. Folgende Tabelle zeigt Länge und Breite der Epidermiszellen der wichtigsten hierher gehörigen Hydropoten und ihnen soweit möglich gegenübergestellt die analogen Dimensionen regulärer Epidermiszellen analoger Lage. Die Werte sind hier wie in allen folgenden Tabellen in μ ausgedrückt.

	Ort der Zellen	Hydropotenzellen		reguläre Zellen	
		durchschnittl. Länge	durchschnittl. Breite	durchschnittl. Länge	durchschnittl. Breite
Sagittaria sagittifolia	Submerses Bandblatt (20 cm lang), Nerven 1. Ordnung, unterseits	55	25	—	—
S. pugioniformis	Submerses Bandblatt unterseits, Nerven 1. Ordn.	20–35	24	70-120	22—30
	oberseits Nerven 1. Ordn.	30—40	24	60	24
S. graminea var. *Chapmani*	Submerses Bandbl. unterseits, Nerven 1. Ordn.	45—90	12—25	bis über 90	27–45
S. sagittifolia	Schwimmblattstiel	47	28	78	28
	Spreite, Hauptnerv	30	30—45	bis 195	30—45
	Spreite, seitliche Nerven 1. Ordn.	30–43	22—30	62	30
Caldesia parnassifolia	Stiel, seitliche Kanten	30	22—25	—	—
	Stiel, unterseitige Kante	30	22—25	bis 95	30
	Spreite, Hauptnerv	30 stellenw. nur 16	22—30	—	—
	Spreite, 1. seitlicher Nerv 1. Ordn.	30-43	16—20	—	—
Damasonium alisma	Spreite, Nerven 1. Ordn.	60—90	9—12		
Elisma natans	Stiel, Kanten	250	15	—	—
	Spreite, Nerven 1. Ordn.	47-60	9—16	90-125	16
Lophotocarpus guyanensis	Spreite, Nerven 1. Ordn.	75—125	12	90-125	25
Hydrocleïs	Spreite, Hauptnerv	35	16	90	16
Commersoni	Spreite, seitlicher Nerv 1. Ordn.	30	19	—	—
Aponogeton ulvaceus	Spreite, unterseitiger Nerv 1. Ordn.	15–35	6—9	90	9–12
Sagittaria sagittifolia	Stiel des „Luftblattes“	35—110	20—40	60-125	25—50

Am Stiele des „Luftblattes“ von *Sagittaria sagittifolia* sind, wie aus der Tabelle ersichtlich, die Zellen der Hydropoten (und auch die regulären Begleitzellen der Nerven) sehr großen Schwankungen unterworfen. Dies rührt daher, daß hier die unmittelbar über den Nerven liegenden Zellen in einer Hydropote in der Regel relativ lang und schmal sind, während die seitlich gelegenen Zellen, die auch noch zur Hydropote gehören, meist kurze und breite Formen besitzen. Ähnlich verhalten sich die regulären Epidermiszellen an den Nerven.

Die Höhe der Hydropotenzellen ist in der Regel dieselbe wie die der regulären Begleitzellen der Nerven oder nur ganz wenig höher.

Sie betrug an einem großen (97 cm langen) Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia* an einem seitlichen Nerven 1. Ordnung ca. 25—30 μ, beim Bandblatte von *Sagittaria Chapmani* in den unterseitigen Hydropoten nur ca. 20 μ, an seitlichen Nerven 1. Ordnung bei Schwimmblättern von *Caldesia* 25—30 μ, von *Elisma* 22 μ, von *Hydrocleïs* 25 μ, beim „Luftblatt"-Stiel von *Sagittaria sagittifolia* 25—47 μ.

Die Außenwände der Hydropoten-Epidermiszellen sind in der Regel etwas dicker, manchmal, wie beim Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia,* sogar fast um das doppelte als die der seitlich angrenzenden regulären Epidermiszellen. Die Kutikula ist an den sämtlichen beschriebenen langen Hydropoten in der Weise, wie eingangs angegeben, chemisch verändert, scheint aber nur ziemlich selten ganz zu schwinden. Die Seitenwände sind vielfach wenigstens in ihrem äußeren Teile verhältnismäßig ziemlich dick. Die Imprägnierungssubstanz findet sich besonders reichlich in den Außenwänden, ferner in den Seitenwänden eingelagert und ist meist ebenso, wenn auch oft nur in sehr geringem Maße, in den Innenwänden zu finden.

In den Außenwänden der Hydropotenzellen von *Sagittaria Chapmani* konnte ich, abgesehen von der Kutikula, mit großer Deutlichkeit zwei Schichten unterscheiden, eine äußere ziemlich dicke Schicht und eine innere von nur geringer Höhe. Die letztere ist viel dichter und enthält mehr Imprägnierungssubstanz als die erstere, doch ist eine ganz scharfe Grenze zwischen beiden nicht vorhanden. Wo die Seitenwände zur Außenwand stoßen, zieht sich die äußere Schicht in einem kurzen Zwickel ein wenig in die Seitenwände hin; in diesen selbst aber ist von der genannten kleinen Stelle abgesehen keine Lamellierung wahrzunehmen.

Die Imprägnierungssubstanz verleiht je nach ihrer Menge den Wänden eine gelbliche bis gelblich braune Färbung, die beim „Luftblatt"-Stiel von *Sagittaria sagittifolia* so dunkel wird, daß hier namentlich nach Entfernung des Chlorophylls durch Alkohol die Hydropoten schon makroskopisch als bräunliche Streifen in die Augen fallen. Im Zellinnern findet sich sehr viel Protoplasma, in dem meist relativ sehr zahlreiche Chloroplasten enthalten sind.

Die subepidermalen Zellen, welche sich, eng aneinanderschließend, unter den Hydropotenzellen der Epidermis an den Nerven hinziehen, sind sämtlich größer als diese, besitzen kurz- bis länglich-rechteckige Gestalt und weichen äußerlich, soweit ich es beobachten konnte, nicht oder nur durch etwas geringere Länge von den regulären Zellen der nämlichen Lage ab. An größeren Hydropoten sind sie häufig leicht imprägniert. Nie sah ich Imprägnierung dieser Zellschichten bei mittelgroßen submersen Bandblättern von *Sagittaria,* während sie bei den Bandblättern von *Sagittaria pugioniformis* und *S. Chapmani* stets sehr gut vorhanden ist und auch bei *Aponogeton ulvaceus* nur selten fehlt. Bei dem „Luftblatt"-Stiel von *Sagittaria* konnte deutliche, wenn auch ziemlich

schwache Imprägnierung in 2—3 subepidermalen Schichten bis zum peripheren Gefäßbündel hin nachgewiesen werden.

Die Gefäßbündel, welche von den Hydropoten begleitet werden, sind von letzterem durch eine bis mehrere Zellen getrennt und weisen an dieser Seite häufig eine ziemlich breite Scheide von mehr oder weniger stark verdickten Faserzellen auf.

b. Randhydropoten.

Den Hydropoten der Blattnerven steht in jeder Beziehung eine andere Art von langen Hydropoten sehr nahe, die ich allerdings erst bei den submersen Bandblättern von *Sagittaria sagittifolia* und *Elisma natans* in typischer Ausbildung konstatieren konnte. Bringt man solche Blätter in eine wässerige Lösung von Fuchsin, so bemerkt man nach kurzer Zeit, daß sich nicht nur die Hydropoten an den Nerven, sondern auch der ganze Rand von der Basis bis zur Spitze in schmalen Streifen rot gefärbt hat. Untersucht man einen derartigen Streifen näher, so sieht man, daß derselbe sich unmittelbar an der Kante des Blattes selbst hinzieht, von wo aus er ein wenig nach der Oberseite und etwas mehr nach der Unterseite des letzteren vorgreift, sowie daß er aus mehr oder weniger zahlreichen Längsreihen rechteckiger bis länglich polygonaler Zellen mit meist geraden Seitenrändern besteht. Die Außenwände dieser Zellen sind oft fast ums Doppelte dicker als die der regulären Epidermis-Zellen und enthalten eine reichliche Menge von Imprägnierungssubstanz. Ebenso sind auch die Seitenwände meist etwas dicker als in den benachbarten Zellen und stets wenigstens im äußeren Teile gut imprägniert. Weitere Imprägnierung war bei einem 20 cm langen Bandblatte von *Sagittaria* nicht vorhanden, dagegen erstreckt sie sich bei den Bandblättern von *Elisma* auch auf die Innenwände und in geringem Maße auch auf alle Wände der subepidermalen Zellschichten. Die Kutikula ist chemisch verändert; bei einem Bandblatte von *Sagittaria* konnte ich sie an manchen Stellen am Rande überhaupt nicht mehr finden.

Von Randnerven sind diese Hydropoten unabhängig, wie sich besonders an solchen, meist zarteren Blättern zeigt, an denen der genannte Nerv teilweise etwas weiter als gewöhnlich von der Kante weg gegen die Mediane des Blattes zu abrückt. Man sieht dann, daß er von einer eigenen langen Hydropote begleitet ist, welche an solchen Stellen von der Hydropote am Rande durch einen schmalen Streifen regulären Gewebes getrennt wird, sonst aber in der Regel wegen der räumlichen Nähe mit derselben verschmilzt. Nach all dem dürfte für die letztere die Bezeichnung „Randhydropote“ ohne weiteres gegeben sein.

Bei einem ca. 20 cm langen Bandblatte von *Sagittaria* war die Randhydropote im allgemeinen 7—8 Reihen von Epidermiszellen breit, wovon 2 auf der Oberseite des Blattes lagen. An einem 97 cm langen Bandblatte zählte ich in derselben Hydropote im Querschnitt bis über 16 Epidermiszellen. Die einzelnen Zellen waren am kleineren Blatte sehr regelmäßig rechteckig mit graden Seitenwänden und im Durchschnitt 80 μ lang und 30 μ breit. Am

großen Blatt besaßen die entsprechenden Zellen vielfach mehr länglich-polygonale Gestalt mit graden oder leicht gebogenen Seitenrändern bei einer durchschnittlichen Länge von 85 μ und einer Breite von 30—45 μ. Die Höhe betrug 30 μ.

Ein 7—8 cm langes und 1 mm breites Bandblatt von *Elisma* wies in den Randhydropoten 6—8 Reihen von Epidermiszellen auf, von welchen 2—3 an der Oberseite des Blattes sich befanden. Die Länge der rechteckigen Zellen maß im Durchschnitt 80 μ, die Breite 22 μ.

Bei den submersen Bandblättern von *Damasonium alisma* und *Echinodorus ranunculoides* sind schöne kontinuierliche Randhydropoten nicht ausgebildet; doch finden sich schwach entwickelte derartige Hydropoten mit leichter Imprägnierung der Wände oft auf größere oder kleinere Strecken des Randes hin recht deutlich, lassen aber dann stets eine scharfe Umgrenzung nach jeder Richtung vermissen. Lange Hydropoten an den Nerven 1. Ordnung sind hier nicht oder nur ausnahmsweise und schwach bei *Damasonium* vorhanden.

An den Schwimmblattspreiten der Alismataceen habe ich typische Randhydropoten nicht gefunden.

c. Lange Hydropoten an submersen Achsen.

Wie an Spreiten und Blattstielen, können typische lange Hydropoten auch an submersen Achsenteilen sich finden, sind aber hier nicht an Nerven gebunden, wenn sie sich auch vielfach über peripheren Gefäßbündeln hinziehen.

An einem ausgewachsenen Ausläufer von *Sagittaria*, der vorne eine Winterknolle trägt, stellen sich die langen Hydropoten als schmale strichförmige Gebilde dar, welche nur ganz selten die Länge von einigen Zentimetern überschreiten, parallel zur Längsachse verlaufen, und in ziemlich großer Zahl rings um die Achse herum verteilt sind. Ein Ausläufer von ca. 2,5 mm Durchmesser besaß an verschiedenen Querschnitten 10—14 Hydropoten.

Die einzelne Hydropote kann aus 10 und mehr Längsreihen von Epidermiszellen bestehen und erweist sich im Querschnitt als leicht vorgewölbt. Die Epidermiszellen gleichen bezüglich der Beschaffenheit ihrer Zellwände, der Kutikula und ihres Inhaltes im wesentlichen genau den Hydropotenzellen am Stiel des Schwimmblattes von *Sagittaria*, besitzen also leicht verstärkte Außen- und Seitenwände, reichliche Imprägnierung, eine metamorphosierte Kutikula u. s. w. Ihre Gestalt ist länglich rechteckig mit geraden Seitenrändern und zwar mißt die Länge durchschnittlich 90 μ, die Breite an der Außenseite 22 μ, wogegen die regulären Zellen derselben Lage die enorme Länge von 160—250 μ und die geringe Breite von 16—19 μ besitzen.

Die größere Breite der Epidermiszellen in der Hydropote erklärt sich hier wohl in der Hauptsache aus der Vorwölbung der letzteren, wodurch sich die Zellen derselben vorn verbreiten müssen, sowie aus der Tatsache, daß diese gewölbte Hydropote nicht mehr Zellreihen enthielt, als ein gleichbreiter Streifen im regulären Gewebe. Die Höhe der Epidermiszellen in der Mitte der Hydropote beträgt ca. 25 μ, die der regulären Epidermiszelle durchschnittlich 19—22 μ.

Unter der gesamten Epidermis des Ausläufers zieht sich eine zusammenhängende Schicht langgestreckter, ziemlich weitlumiger Zellen hin. Im Bereich der Hydropoten sind die Wände dieser Zellen, wenn auch nicht immer, so doch in der Regel ganz oder teilweise mit der „Substanz“ imprägniert. Nach innen grenzen

an die subepidermale Schicht ziemlich große Interzellulargänge, doch stehen die Hydropoten durch einschichtige Längsscheidewände mit dem innern Gewebe in Verbindung.

Viel länger und auch breiter als die eben besprochenen Hydropoten sind diejenigen der submersen Achsen von *Hydrocleïs Commersoni*. An einer solchen Achse von ungefähr 1,5 mm Durchmesser beobachtete ich gleichmäßig um sie herum verteilt ca. 12 unter sich parallele Hydropoten, die ohne Unterbrechung vom Grunde derselben bis zu ihrer Spitze verliefen und eine leichte Vorwölbung besaßen. Sie waren bis zu 15 Zellreihen breit und besaßen länglich rechteckige Zellen, deren durchschnittliche Länge ca. 90 μ und deren Breite ca. 12—16 μ betrug im Gegensatz zu den 110 μ langen und 19—25 μ breiten regulären Epidermiszellen. In den übrigen Verhältnissen entsprechen diese Hydropoten ganz denen, die sich am Blattstiel der nämlichen Pflanze finden. Gefäßbündel von einiger Stärke waren unter ihnen nur in verhältnismäßig großer Tiefe oder überhaupt nicht vorhanden.

2. Hydropoten an der Winterknolle von Sagittaria sagittifolia.

Die submersen Ausläufer von *Sagittaria* entwickeln an ihrem Ende je eine Winterknolle, deren angeschwollener Teil aus 2 Internodien besteht und nach H. Glück[1]) an der Seichtwasserform 12—28 mm lang und 7—20 mm breit werden kann. Nach Abschluß ihres Wachstums im Herbste besitzt dieselbe im allgemeinen eine bläuliche Farbe mit zahlreichen „erhöhten gelblichen Flecken“, die von Glück (l. c.) und bereits vor ihm von Raunkiär in „De Danske Blomsterplanters Naturhistorie“, Bd. 1, 1895—99, erwähnt werden.

Diese Flecken stellen, wie sich nunmehr bei näherer Betrachtung zeigte, vollwertige Hydropoten dar.

Daß wir überhaupt an der Knolle derartige Gebilde antreffen, kann nicht weiter befremden angesichts der Tatsache, daß sich an den gestreckten Internodien der Ausläufer die im vorhergehenden Abschnitt besprochenen langen Hydropoten finden. Wie nun die Knolle selbst aus gestauchten und verdickten Indernodien sich zusammensetzt, so können ihre Hydropoten gewissermaßen als die gestauchten und verbreiterten langen Hydropoten der letzteren angesehen werden, und in der Tat nehmen sie auch eine Art Mittelstellung zwischen den langen und den kurzen Hydropoten ein, sowohl bezüglich ihrer allgemeinen Form als auch in der Gestalt und Anordnung ihrer Zellen.

Ihre Form ist meist oval, seltener rundlich, häufig auch langgestreckt, wobei der größere Durchmesser stets parallel zur Längsachse der Knolle gerichtet ist. Soweit sie vor der Ansatzstelle der häutigen Niederblätter liegen, welche am Knoten der

[1]) Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 1. Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alismataceen. Jena 1905.

Knolle entspringen, gehen sie an der Basis derselben in schmale kurze Hydropoten über.

Die Länge der Hydropoten an der Knolle schwankt zwischen 0,5 und 5 mm, die Breite kann bis 0,5 mm betragen.

Besonders auffallend an ihnen ist ihre starke Vorwölbung über die reguläre Epidermis-Fläche, die eine Höhe von über 35 μ erreichen kann. Stets sind eine oder zwei typische subepidermale Schichten von Hydropoten-Zellen vorhanden.

Ähnlich wie bei den langen Hydropoten der gestreckten Internodien des Ausläufers verläuft auch hier einige Zellschichten tief unter den Hydropoten vielfach ein kleines peripheres Gefäßbündel, doch kann von einer direkten Beziehung zum Nervensystem nicht gesprochen werden.

Sämtliche Zellen, auch die subepidermalen, sind wenigstens bei den längeren Hydropoten in der Regel in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen angeordnet, die zwar nicht so regelmäßig sind als bei den typischen langen Hydropoten, aber doch stark an diese erinnern.

Die Gestalt der Epidermiszellen der Hydropoten ist, wie es ihrer Anordnung entspricht, von der Fläche gesehen, vorherrschend rechteckig oder auch polygonal mit geraden, leicht gebogenen oder stellenweise leicht undulierten Seitenrändern. Die regulären Epidermiszellen, die in noch regelmäßigeren Reihen streichen, sind ähnlich geformt, besitzen aber viel häufiger leicht gewellte Seitenränder.

Ihrem Volumen nach gehören die genannten epidermalen Hydropoten-Zellen weitaus zu den größten, die ich an einer Epidermis beobachtet habe. Ihre Länge beträgt ungefähr 60—90 μ, die Breite 60—80 μ, die Höhe einschließlich der äußeren und inneren Zellwand ca. 75 μ. Die regulären Epidermis-Zellen sind dagegen ca. 60—80 μ lang, ca. 60 μ breit und 37 μ hoch. Es ist dies der einzige mir bisher bekannt gewordene Fall, in welchem die Epidermiszellen einer Hydropote größer sind als die Zellen der regulären Epidermis am selben Pflanzenteile. Der Hauptgrund hierfür ist wohl in der ungewöhnlichen starken Vorwölbung der ganzen Hydropote zu suchen.

Sehr interessante Verhältnisse haben die Wände der in Rede stehenden Hydropoten-Zellen aufzuweisen, die sich hier wegen der Größe des Objektes besonders leicht studieren lassen.

Die Außenwand kann die ansehnliche Dicke von ca. 6 μ erreichen, wogegen dieselben Wände der regulären Epidermiszellen nur ca 4 μ dick werden. Seiten- und Innenwände sind bedeutend dünner und besitzen ungefähr dieselbe Stärke als an den regulären Epidermiszellen. Wo die Seitenwände auf die Außenwand treffen, befinden sich ziemlich starke Zwickel, kleinere liegen an der Vereinigungsstelle von Seiten- und Innenwänden.

An eben ausgewachsenen Knollen sind die Außenwände stets von einer deutlichen Kutikula bedeckt, die sich von derjenigen der regulären Epidermiszellen schon äußerlich durch ihre Struktur und ihre Farbe unterscheidet. Die reguläre Kutikula trägt näm-

lich an ihrer Außenfläche zahlreiche kleine körnige Verdickungen und besitzt an frischen Schnitten eine weißliche Färbung, während die Kutikula der Hydropoten-Zellen vollständig glatt und hellgelb bis bräunlichgelb gefärbt ist. Die letztere Erscheinung ist offenbar bedingt durch die chemische Veränderung, wie sie sich auch hier durch Sudan III und Eau de Javelle in der bereits eingangs erwähnten Weise einwandfrei konstatieren läßt.

In dem übrigen Teile der Außenwand kann man besonders bei starker Vergrößerung unter Anwendung von Ölimmersion deutlich zwei Lamellen unterscheiden, eine äußere dicke *m* (vergl. Fig. 1), welche der Kutikula anliegt und eine innere *i*, die in der Regel kaum dicker als die Kutikula ist. Eine scharfe Grenze ist indes zwischen beiden Lamellen nicht vorhanden, sondern dieselben gehen in einer ganz schmalen Zone ineinander über. Sie besitzen

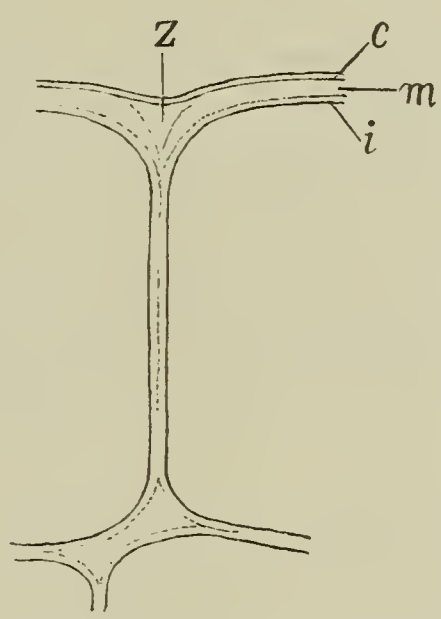

Fig. 1. *Sagittaria sagittifolia*, Winterknolle. Querschnitt durch die Zellwände in der Epidermis einer Hydropote.
c Kutikula. *m* äußere, *i* innere Lamelle der Außenwand. *z* Zwickel. Vergr. ca. 400.

stark gelbliche Färbung, die oft einen Stich ins Bräunliche annimmt, doch ist die innere Lamelle meist von etwas hellerer Färbung und etwas stärkerem Glanze. Die Lamelle *i* läßt sich auch an dem oben erwähnten Zwickel hin verfolgen und bleibt vielfach am größten Teil der Seitenwand sichtbar. In dem Zwickel zwischen Außen- und Seitenwand sieht man an Querschnitten von ausgewachsenenen Knollen zwischen der Kutikula und den in die Seitenwände hinein sich verschmälernden Lamellen *m* der benachbarten Zellen eine mäßig große, hellere Stelle *z* von dreieckiger Gestalt, einen „inneren Zwickel", der sich chemisch etwas anders verhält als die übrigen Membranen. Die Seitenwände selbst besitzen zahlreiche kleine Tüpfel.

An den Zwickeln zwischen Seiten- und Innenwänden und an letzteren selbst wird die Lamelle *i* beiderseits auf größere oder kleinere Strecken hin wieder erkenntlich, während die unter ihr sich befindende Membran wohl der Lamelle *m* entspricht.

Bei Anwendung geeigneter Reagentien (cf. Kapitel IV) ergibt sich vor allem, daß sämtliche Teile der Zellwände, von der Kutikula abgesehen, aus einer Zellulosegrundlage bestehen und ein reiches Maß von der Imprägnierungssubstanz enthalten. Der Unterschied zwischen den Lamellen *m* und *i* besteht, soweit ich es beobachten konnte, hauptsächlich darin, daß *i* ein viel dichteres Gefüge besitzt und auch verhältnismäßig mehr „Substanz" enthält als *m*.

An jüngeren Hydropoten ist neben der „Substanz" keine Verholzung der Wände vorhanden, dagegen erweisen sich die Wände von Hydropoten ausgewachsener Knollenteile deutlich als mehr oder weniger verholzt. Am meisten ist dies der Fall in den Außenwänden, in geringerem Maße an den Seitenwänden, während sich in den Innenwänden nur stellenweise Verholzung findet. Hierbei erstreckt sie sich stets vor allem auf die Lamelle *m* und mehr oder minder deutlich auf die Lamelle *i*; nur der Zwickel *z* bleibt davon frei.

Das Auftreten von Lignin in den Wänden bedeutet wiederum eine Ausnahmestellung der Hydropoten an der Knolle von *Sagittaria*, da ich dasselbe in keiner anderen Hydropote bisher gefunden habe.

In den Wänden der regulären Epidermiszelle der Knolle fehlt Verholzung fast vollständig. Dagegen sind dieselben in regelmäßiger Weise und in ziemlich hohem Grade ringsum von einer Substanz infiltriert, für welche ich die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten, und welche mit dieser auch identisch sein dürfte. Ebenso sind die Lamellen *m* und *i* auch in der Außenwand der regulären Epidermiszellen stellenweise ganz deutlich zu erkennen.

Der Inhalt der Epidermiszellen der Hydropoten an ausgewachsenen Knollen, die sich von der Mutterpflanze bereits abgelöst haben, besteht wie in den bisher betrachteten Fällen aus einer sehr beträchtlichen Menge von Plasma mit je einem großen Zellkerne. Während in den regulären Epidermiszellen eine sehr reichliche Menge von Stärke vorhanden ist, fehlt dieselbe in den Epidermiszellen einer fertigen Hydropote so gut wie gänzlich und ist nur in mehr randlich gelegenen Zellen in geringem Maße anzutreffen. Gerbstoffe konnten nicht nachgewiesen werden.

Die Zellen der äußersten subepidermalen Zellschicht der Hydropoten besitzen rechteckige bis polygonale Gestalt mit vorwiegend geraden Seitenrändern und sind ähnlich den Epidermiszellen größtenteils in Längsreihen angeordnet. Sie stoßen meist völlig lückenlos aneinander und liegen häufig ganz oder teilweise in der Wölbung der Hydropoten. Die regulären subepidermalen Zellen sind etwas regelmäßiger rechteckig und streichen in noch schöneren Reihen, ebenfalls ohne Interzellularen zu bilden. Wie in der Epidermis sind auch sie kleiner als die entsprechenden Hydropotenzellen.

So ist eine mittlere subepidermale Hydropotenzelle 100—115 μ lang, 70—115 μ breit und 78 μ hoch. Eine reguläre subepider-

male Zelle dagegen hat eine Länge von ca. 100 μ eine Breite von 85 μ und eine Höhe von 60 μ.

Nach innen folgt auf diese Zellschicht der Hydropoten an großen Knollen vielfach noch eine Lage ähnlicher Zellen von etwas geringerer Höhe, die ihrer ganzen Beschaffenhenheit nach noch zum Hydropoten-Apparat gehören und meist besonders plasmareich sind; indes ist die Abgrenzung der Hydropote nach dieser Richtung oft recht undeutlich.

Die Wände all dieser subepidermalen Zellen sind ziemlich dünn, von ungefähr derselben gelblichen bis gelblichbraunen Farbe wie die Epidermiszellen und sehr gut imprägniert. Eine Scheidung der Wand in die Lamellen *i* und *m* kann man stellenweise namentlich an den Zwickeln erkennen. Verholzung war in den subepidermalen Schichten der Hydropote nur ganz selten in geringem Maße zu beobachten.

Wie in der regulären Epidermis sind auch in der regulären subepidermalen Schicht an ausgewachsenen Knollen die Zellwände von der oben erwähnten Substanz imprägniert. Stellenweise geht diese Imprägnierung noch weiter nach einwärts, so besonders unter den Hydropoten, wo sie oft noch in der dritten und vierten Zellschicht unter der Epidermis zu finden ist, ohne daß aber die Zellen derselben ihrer Natur nach der Hydropote selbst eingerechnet werden müßten. Wo sich in dieser Tiefe unter der Hydropote ein Gefäßbündel befindet, wird dieses noch teilweise von den imgrägnierten Zellen umschlossen.

„Mit der Knolle selbst bleibt ein drittes, schmal zylindrisches und oft gekrümmtes Internodium fest verbunden, das je nachdem 0,5—3 cm lang ist und den Vegetationspunkt trägt.“ (Glück, l. c. St. 202.)

An diesem Internodium gelangen unter günstigen Umständen in ziemlich beträchtlicher Anzahl Hydropoten zur Ausbildung, die sich von denen der eigentlichen Knolle in mancher Beziehung unterscheiden; sie lassen sich infolge ihrer Eigenart im Gegensatz zu den bisherigen Fällen am besten nur entwicklungsgeschichtlich betrachten.

An den im Spätherbst gesammelten Knollen, die bereits in der Winterruhe sich befinden, ist das genannte Stengelstück von starken Niederblättern umschlossen, so daß es in keiner Weise mit dem umgebenden Medium in irgend eine Berührung kommen kann. Entfernt man aber die Niederblätter, so sieht man an dem Internodium meist bereits zahlreiche Hydropoten angelegt, die schon makroskopisch als kleine rundliche oder längliche Flecke von mehr gelblicher Farbe auf der bläulich gefärbten Epidermis hervortreten. An diesen Stellen haben die Epidermiszellen, die ursprünglich alle gleiche rechteckige Gestalt besitzen, bereits begonnen, durch eine vermehrte Zahl von Quer- und Längsteilungen Gruppen kleinerer Zellen zu bilden, welch letztere aber durch erhöhtes Flächenwachstum die angrenzenden regulären Zellen zumteil an Größe schon wieder eingeholt haben, so daß diese seitlich aus-

weichen mußten. Die einzelnen Zellen der Hydropoten-Anlage führen meist noch ziemlich zahlreiche Stärkekörner, besitzen aber nicht den blauen Farbstoff, der sich in den regulären Epidermiszellen befindet. Imprägnierung der Zellwände ist bei den etwas größeren Anlagen bereits in geringem Maße vorhanden, zum Teil auch schon in der subepidermalen Schichte und greift von diesen Zentren aus, allmählich immer schwächer werdend, in ziemlich weitem Umkreis auch auf die reguläre Epidermis über, welche ihrerseits zum größten Teile noch keine oder nur ganz schwache Imprägnierung zeigt. Die Kutikula ist allenthalben chemisch noch vollständig normal. Gegen den Vegetationspunkt zu werden die Hydropoten-Anlagen immer kleiner und verschwinden oft schon ein gutes Stück vor demselben gänzlich. Der geschilderte Zustand, der natürlich bei Knollen verschiedener Größe und verschiedenen Alters schon im Herbste verschieden weit vorgeschritten sein kann, bleibt während der ganzen Winterruhe unverändert. Erst im Frühjahr beginnt neues Wachstum. Das der Knolle ansitzende Indernodium streckt sich allmählich, die schützenden Niederblätter entfalten sich mehr und mehr und lassen die Feuchtigkeit der Umgebung direkt an die Epidermis des Stengels gelangen, an dem sich inzwischen auch die Anlagen der Hydropote weiter entwickelt haben.

An einer im Frühjahr gesammelten Knolle, welche bereits in das zuletzt geschilderte Stadium eingetreten war, befanden sich an dem fraglichen Internodium, das im gegebenen Falle nur eine Länge von ca. 2 cm errreicht hatte, ziemlich zahlreiche Hydropoten von meist gut umgrenzter, ovaler bis länglicher Gestalt. Ihre Breite maß bis gegen 220 μ, ihre Länge vielfach nur 450 μ, häufig aber auch mehr, wobei der längere Durchmesser natürlich stets parallel zur Längsrichtung des Stengels lag. Noch mehr als bei der eigentlichen Knolle fiel hier an den älteren Hydropoten deren ungemein starke Vorwölbung in die Augen, die in einigen Fällen von der Kutikularlinie aus gerechnet bis 120 μ und sogar etwas darüber betrug. An verschieden alten Hydropoten ließ sich ihre Entstehung mit Leichtigkeit verfolgen.

Ähnlich wie bei der Knolle besitzen die Epidermiszellen der jungen Hydropoten kurz rechteckige, quadratische oder polygonale Gestalt und sind wie die regulären Zellen in ziemlich deutlichen Längsreihen — bis zu 7 nebeneinander — angeordnet. Sobald die mittleren Zellen einer Hydropote ihre Teilungen eingestellt haben, beginnen sie sich mehr und mehr in die Höhe zu strecken, bis sie die doppelte bis fast dreifache Höhe der regulären Epidermiszellen erreicht haben. In den randlichen Zonen der Hydropote, wo die Teilungen etwas länger andauern, setzt die Streckung der Zellen erst nach und nach ein und findet an der Peripherie ihren Abschluß. Die sich streckenden Zellen werden nach außen etwas breiter und zeigen das Bestreben, sich an ihrem äußeren Ende kuppelförmig abzurunden. Imprägnierung der nicht sehr starken Wände ist bereits bei den Zellen vorhanden, die eben erst ihre Streckung beginnen, und hält mit dem fortschreiten-

den Wachstum gleichen Schritt. Solange die Epidermiszellen eine geschlossene Wölbung bilden, ist eine metamorphosierte Kutikula an ihnen vorhanden; sie zerreißt und schwindet allmählich, sobald die erwähnte kuppelförmige Abrundung der Zellen begonnen hat.

Die subepidermalen Zellen junger Hydropoten sind wie die regulären Zellen derselben Schicht von geringer Höhe, beginnen aber auch gar bald, sich zu strecken und können schließlich oft ganz enorme Höhe erreichen. Die Epidermiszellen älterer Hydropoten gehen nämlich infolge ihrer relativ ziemlich dünnen Wände häufig mehr oder weniger vollständig zu grunde, und sofort treten dann die subepidermalen Zellen an ihre Stelle. Sie strecken sich oft um das 4—6fache ihrer ursprünglichen Höhe und tragen dann an ihrem nicht selten keulig verbreiterten Ende die Reste der Epidermiszellen. Sowohl an jungen als besonders an alten Hydropoten sind die Wände der subepidermalen Hydropotenzellen ringsum imprägniert. Wo die Epidermiszellen bereits verschwunden sind, tritt die Imprägnierung auch noch in tieferen Schichten auf; dies ist besonders in den ziemlich häufigen Fällen gegeben, in welchen sich nahe unter der Hydropote ein Gefäßbündel hinzieht.

Die Dimensionen der hier angeführten Zellen stellten sich folgendermaßen dar: Die Hydropotenzellen der Epidermis waren meist 35—50 μ lang, in ihrem inneren Teile ca. 22 μ, im äußeren bis zu 45 μ breit und erreichten eine Höhe bis zu 105 μ. Die regulären Epidermiszellen dagegen waren ca. 80 μ lang, 22 μ breit und 37 μ hoch.

Die subepidermalen Hydropotenzellen waren im Durchschnitt ca. 90 μ lang, ferner vor der Streckung 25—50 μ breit und ebenso hoch; nach der Streckung betrug die Breite im äußeren Teile bis gegen 60 μ, die Höhe sogar bis 170 μ.

Erwähnt sei übrigens, daß nicht alle keimenden Winterknollen von *Sagittaria* an ihrem vorderen Internodium derartig stark vorgewölbte Hydropoten entwickeln. Wenn nämlich das genannte Internodium durch äußere Verhältnisse gezwungen wird, sich sehr stark in die Länge zu strecken, entstehen an ihm einfache lange Hydropoten, wie sie sich auch an den Ausläufern derselben Pflanze bilden.

Entsprechend dem verdickten Teile der Knolle besitzen auch an dem schmalen Internodium derselben die regulären Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schichten eine leichte Imprägnierung.

3. Kurze Hydropoten.

Allgemeines.

Die Hydropoten an der Knolle von *Sagittaria* stehen, wie bereits hervorgehoben wurde, an der Grenze zwischen langen und kurzen Hydropoten. Die letztgenannten bilden für sich eine äußerst mannigfaltige wichtige Gruppe und sollen nun im Folgenden des näheren betrachtet werden.

Von den langen Hydropoten unterscheiden sich die kurzen, wie schon der Name ausdrückt, vor allem durch ihre Ausdehnung und ihre Gesamtform, ferner aber auch durch Gestalt und Anordnung ihrer einzelnen Zellen. In ihrer schönsten Ausbildung

stellen sie kleine rundliche oder ovale Zellgruppen dar, häufig sind sie aber auch länglich, polygonal oder ganz unregelmäßig gestaltet. Niemals bilden sie gleichmäßige lange, schmale Streifen.

Die vorherrschende Form der Epidermiszellen ist eine kurz-polygonale, nur selten eine rechteckige oder quadratische. Die Seitenränder sind gerade oder gebogen, in einigen Fällen leicht unduliert.

Die Anordnung der Zellen innerhalb der kurzen Hydropoten ist meist eine sehr wenig regelmäßige. Bei manchen Arten allerdings stehen die Zellen teilweise auch in kurzen Längsreihen hintereinander, doch sind dann stets die freien Enden solcher länglicher Hydropoten gut abgerundet, was bei den eigentlichen langen Hydropoten nur ganz selten der Fall ist.

Wo lange und kurze Hydropoten am nämlichen Blatte auftreten, wie bei den monokotylen Arten, sind Übergänge zwischen beiden Typen häufig, so sehr auch die extremen Formen von einander abweichen.

Eine subepidermale Hydropotenschicht ist in der Mehrzahl der Fälle ziemlich regelmäßig vorhanden; auch mehrere (2—3) derartige Schichten habe ich in einem Falle (*Myriophyllum spicatum)* beobachtet.

An den einzelnen Pflanzen besitzen die kurzen Hydropoten im allgemeinen eine viel größere Möglichkeit lokaler Verbreitung als die langen. An den Spreiten submerser oder schwimmender Blätter können sie an allen Nerven und in den Areolen vorkommen, bei einigen dikotylen Gewächsen sind sie auch an submersen Blattstielen, Kelchblättern und Achsen vorhanden.

Während ich lange Hydropoten nur bei Monokotylen in typischer Ausbildung gefunden habe, konnte ich, wie schon angedeutet, kurze Hydropoten auch bei einigen dikotylen Pflanzenarten nachweisen.

a. Kurze Hydropoten bei Monokotylen.

Bei den Monokotylen treten kurze Hydropoten nur an solchen Arten auf, bei denen sich auch lange Hydropoten finden. Letztere haben hierbei wie bekannt ihren Platz vor allem an den submersen Achsen und Stielen, sowie an den Nerven 1. Ordnung und an den Rändern der Spreiten, soweit dieselben mit Wasser in Berührung stehen; die kurzen Hydropoten dagegen kommen in typischer Ausbildung fast nur an den Nerven 2. und 3. Ordnung, seltener in den Areolen der genannten Spreiten vor, bei zwei Arten treten sie längs subepidermaler Milchsaftgänge auf.

α. Kurze Hydropoten mit lokaler Beziehung zur Nervatur.

1. Ihre Verteilung am Blatte.

Blätter, an denen ich bisher derartige Hydropoten fand, sind die Schwimmblätter der Alismataceen: *Caldesia parnassifolia, Sagit-*

taria sagittifolia, Alisma Plantago, Elisma natans, Lophotocarpus guyanensis und *L. Seubertianus,* ferner das submerse Blatt von *Aponogeton ulvaceus* und das Schwimmblatt von *A. distachyus,* sowie auch die Luftblätter mehrerer exotischer Echinodorus- und Sagittaria-Arten. Die letztgenannten Luftblätter wollen wir ihrer besonderen Eigenart wegen vorerst außer acht lassen und von den übrigen zur Grundlage für das Studium der Hydropoten vor allem die Nervatur in ihren Hauptzügen ins Auge fassen.

Bei all den angeführten Alismataceen ziehen sich einige oder mehrere Nerven 1. Ordnung neben den Hauptnerven bogig bis zur Spitze der Blätter hin; bei den Schwimmblättern von *Sagittaria* und *Lophotocarpus* gehen annaloge Nerven auch in die beiden basalen Zipfel des Blattes hinab. (Vergl. Fig. 3, S. 304.)

Von den Nerven 1. Ordnung stoßen unter nicht sehr spitzem Winkel diejenigen 2. Ordnung ab und verlaufen unter sich parallel bis zum nächsten Nerv 1. Ordnung.

Bei *Caldesia* sind dieselben an den herzförmigen Blättern

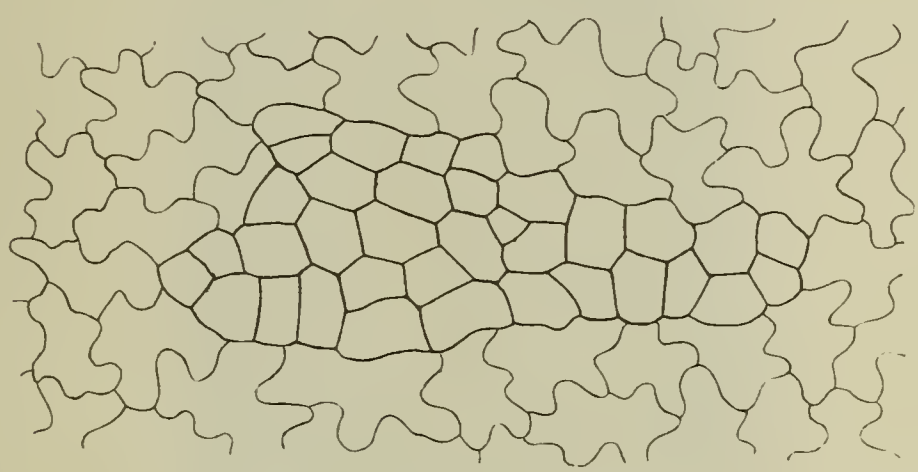

Fig. 2. *Caldesia parnassifolia.* Hydropote an der Unterseite des Schwimmblattes, Flächenansicht. Vergr. 100.

ungemein zahlreich und daher unter sich stark genähert: weitere Nerven, also solche 3. Ordnung, finden sich nicht oder nur ganz vereinzelt. Bei *Sagittaria sagittifolia, Lophotocarpus guyanensis,* var. *typicus* und *L. Seubertianus* sind Nerven 2. Ordnung reichlich vorhanden, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *Caldesia,* und zwischen ihnen spannt sich ein ziemlich stark verzweigtes Netzwerk von zarten Nerven 3. Ordnung aus. Bei *Alisma* endlich und in noch etwas höherem Maße bei *Elisma natans* sind die Nerven 2. Ordnung viel weniger zahlreich, dagegen aber gewinnen die Nerven 3. Ordnung stark an Bedeutung. Sie verlaufen unter sich annähernd parallel, stellenweise sich verzweigend und gelegentlich anastomisierend von einem Nerven 2. Ordnung bis zum andern und sind im wesentlichen den benachbarten Nerven 1. Ordnung gleich gerichtet.

Diese Nervatur bildet das Gerüste, dem sich die Hydropoten in verschiedener Weise anlagern und einfügen. An den Nerven 1. Ordnung finden wir die langen Hydropoten, wie sie bereits im vorhergenden Kapitel beschrieben wurden; im Bereiche der Nerven 2. und 3. Ordnung treten uns fast ausnahmslos nur kurze Hydro-

poten entgegen, doch ist ihre Anordnung bei den einzelnen Arten sehr verschieden.

Bei *Caldesia* sind die Nerven 2. Ordnung von Reihen länglicher, ovaler oder selten fast rundlicher, zum teil ziemlich breiter Hydropoten (Fig. 2) eingenommen, die stellenweise zu einem längeren Streifen von wechselnder Breite verschmelzen, aber in Anordnung und Form der Zellen nur selten den langen Hydropoten der Nerven 1. Ordnung ähneln. Mit diesen selbst treten sie niemals in Berührung, sondern nehmen stets erst in einiger Entfernung von denselben ihren Anfang. Vereinzelte, meist ziem-

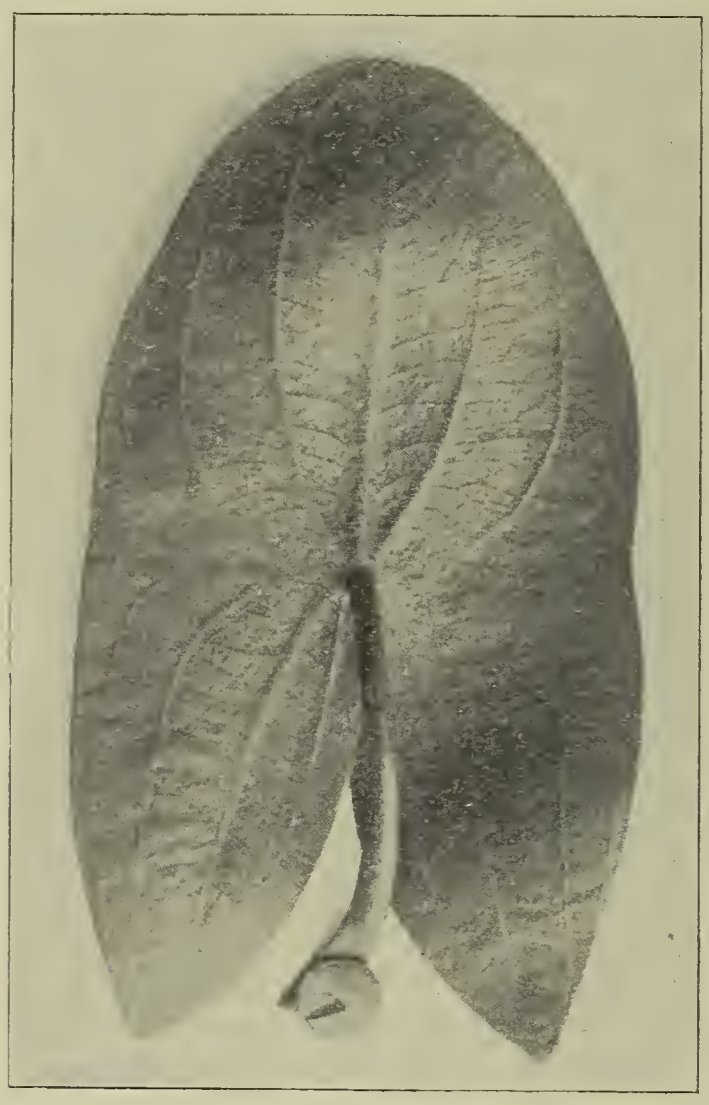

Fig. 3. *Sagittaria sagittifolia.* Schwimmblatt, Unterseite. Hydropoten mit Fuchsin gefärbt. Schwach verkleinert.

lich kleine rundliche Hydropoten finden sich auch unabhängig in den Areolen.

Sagittaria sagittifolia (Fig. 3) besitzt an den Nerven 2. Ordnung noch ausgedehntere Hydropoten-Streifen wie *Caldesia*, die bald breiter, bald schmäler werdend, ab und zu die Länge von ca. 1 cm erreichen, meist aber den anatomischen Bau der kurzen Hydropoten besitzen. Sehr häufig werden diese Streifen mehr oder weniger durch Reihen kürzerer länglicher Hydropoten ersetzt. An den stärkeren Nerven 3. Ordnung finden sich meist kurze ungleichheitliche Streifen von Hydropotenzellen, ähnlich wie an den Nerven 2. Ordnung, an den schwächeren, besonders da, wo sie sich gabeln, treten vereinzelt längliche oder rundliche Hydropoten auf.

Analog wie die Hydropoten der Nerven 2. Ordnung nie in direkter Verbindung mit denen der Nerven 1. Ordnung stehen, zweigen auch die Hydropoten der Venen nur sehr selten unmittelbar von denen der Nerven 2. Ordnung ab. Ganz unabhängige kleine Hydropoten, oder solche, die nur an einem subepidermalen Milchsaftgang sich befinden, habe ich in einigen Fällen beobachtet.

Ganz anders ist die Verteilung der Hydropoten bei *Alisma plantogo* und *Elisma natans*. Hier wirken die Nerven 1. und 3. Ordnung allein orientierend auf die ganze Blattstruktur, was sich besonders dadurch zu erkennen gibt, daß alle regulären Epidermiszellen in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen parallel zur Hauptrichtung der genannten Nerven sich ordnen. Infolgedessen gibt es an diesen Blättern keine oder fast keine Hydropoten, die den Nerven 2. Ordnung folgen würden, dagegen zahlreiche andere von lang- bis kurz-ovaler Gestalt, welche die Nerven 3. Ordnung

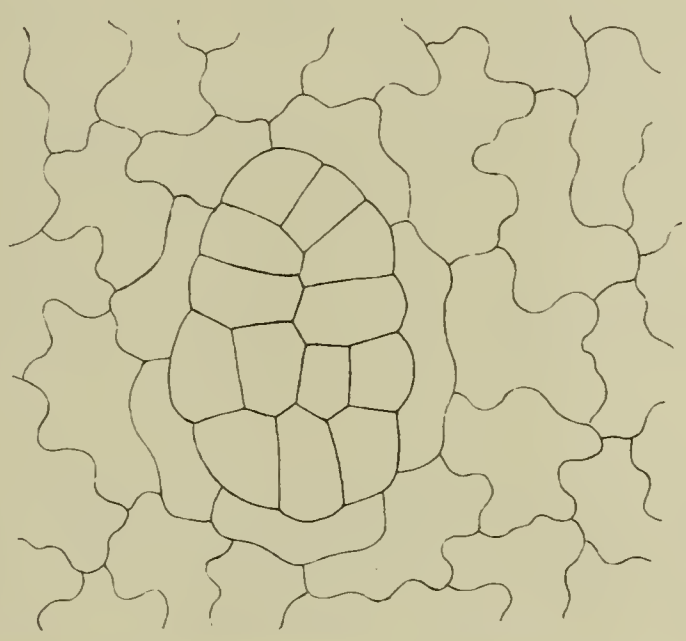

Fig. 4. *Lophotocarpus Seubertianus*. Hydropote an der Unterseite des Schwimmblattes, Flächenansicht. Vergr. 120.

begleiten oder, wenn abseits von diesen, doch wenigstens in deren Richtung streichen. Sehr häufig liegen derartige Hydropoten auch teilweise über den schräg aufsteigenden Nerven 2. Ordnung, ohne dabei ihre Orientierung irgendwie zu ändern. Hydropoten, die nicht im Bereich eines Nerven liegen, sind namentlich bei *Elisma* in größerer Menge zu finden als bei *Caldesia* und *Sagittaria*, sind aber gegenüber den anderen beträchtlich in der Minderzahl.

Während in den bisherigen Fällen die Verteilung und Richtung der Hydropoten in der Hauptsache entweder nur von den Nerven 2. Ordnung *(Caldesia)* oder nur von denen 3. Ordnung *(Alisma* und *Elisma)* oder von beiden zugleich, aber in verschiedener Weise *(Sagittaria)* abhängig war, haben wir nun an *Lophotocarpus guyanensis* var. *typicus* und *L. Seubertianus* Beispiele vor uns, wo sich die Hydropoten den beiden Nervenordnungen gegenüber fast ganz gleich verhalten. Die nicht sehr großen Hydropoten dieser Pflanzen sind meist sehr schön breit-oval (Fig. 4) und verteilen sich ohne bestimmte Richtung in großer Zahl gleichmäßig über die ganze

Unterseite der Blätter (Form derselben siehe S. 287). Hierbei treten sie mit Vorliebe an Nerven auf und zwar an denen 2. Ordnung nicht oder nur wenig mehr als an solchen 3. Ordnung, können aber auch in ziemlich großer Anzahl in den Areolen sich finden. Das letztere ist in noch höherem Maße bei der var. *madagascariensis* der Fall, welche kleinere und zartere Blätter mit viel weniger Nerven 3. Ordnung besitzt, als var. *typicus* und *L. Seubertianus*.

Viele Analogie mit den geschilderten Verhältnissen der Alismataceen zeigen diejenigen, die wir bezüglich der Anordnung der kurzen Hydropoten bei *Aponogeton distachyus* und *A. ulvaceus* finden. Die länglich-elliptische Schwimmblattspreite der erstgenannten Art besitzt mehrere Nerven 1. Ordnung, die unter sich durch sehr zahlreiche, sich sehr stark genäherte Nerven 2. Ord-

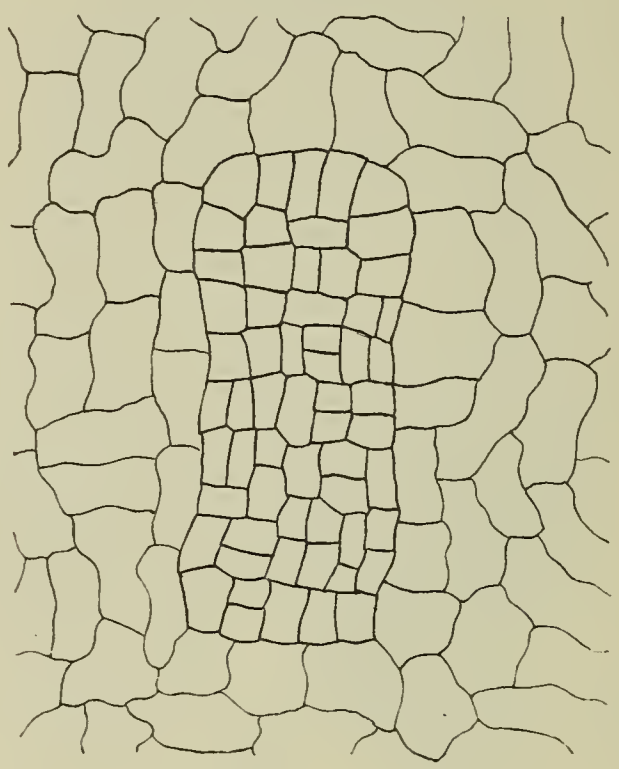

Fig. 5. *Aponogeton ulvaceus*. Hydropote an der Unterseite des Blattes, Flächenansicht. Vergr. 190.

nung verbunden sind. Zwischen den letzteren spannen sich mit ziemlich großer Häufigkeit zarte Nerven 3. Ordnung aus, die im wesentlichen wieder parallel zu denen 1. Ordnung verlaufen. Ähnlich wie bei *Alisma Plantago* und *Elisma natans* bestimmen diese Nerven 1. und 3. Ordnung die Orientierung der Zellen, besonders der Epidermiszellen des Blattes, welch' letztere auch hier in mehr oder weniger regelmäßigen Längsreihen angeordnet sind, und bestimmen ebenso direkt oder indirekt die Richtung der zahlreich vorhandenen kurzen Hydropoten. Diese sind meist von länglicher Gestalt und sämtlich mit dem größeren Durchmesser parallel zu den Nerven 1. und 3. Ordnung gelagert. Sehr häufig ziehen sie unmittelbar an Nerven 3. Ordnung hin, zum Teil liegen sie in den Areolen, nicht selten endlich streichen sie quer unter Nerven 2. Ordnung weg.

Einige interessante Abweichungen gegenüber diesem Typus bringt das dünne submerse Blatt von *Aponogeton ulvaceus*. Die Nerven 1. und 2. Ordnung sind hier ebenso angeordnet und ebenso zahlreich, aber viel zarter als bei *A. distachyus*, die Nerven 3. Ordnung fehlen gänzlich. Trotzdem sind die kurzen Hydropoten, die auch hier meist längliche Gestalt (Fig. 5) besitzen, wie bei *A. dystachyus* in die Längsrichtung des Blattes eingestellt und zwar sowohl in den Areolen, in denen sie sich sehr zahlreich finden, als auch in der Regel da, wo sie an Nerven 2. Ordnung liegen.

Diese Erscheinung läßt sich wohl am besten durch die Annahme erklären, daß *A. ulvaceus* phylogenetisch von ähnlichen Formen abzuleiten ist, wie sie *A. distachyus* und andere verwandte Arten darstellen. Auch *A. ulvaceus* hat wohl ursprünglich Nerven 3. Ordnung besessen, welche Ort und Richtung der Hydropoten hauptsächlich bedingten. Die Nerven 3. Ordnung sind verschwunden, was unter den gegebenen Umständen sehr leicht denkbar ist, und nur die Hydropoten sind in der alten Form geblieben. Erwähnen will ich noch, daß im Gegensatz zu *A. distachyus* eine deutliche Anordnung der regulären Epidermiszellen in Längsreihen oberseits wie unterseits in der Regel nicht zu erkennen ist.

Wie die langen Hydropoten, so treten auch die kurzen an den submersen Blättern nicht nur unterseits, sondern in derselben Gestalt und Orientierung auch an der Oberseite der Spreite auf, hier allerdings in viel geringerer Anzahl.

Die Reichlichkeit der besprochenen Hydropoten bleibt an allen Teilen eines Blattes im allgemeinen eine sehr gleiche. Sie ist bei vielen Arten, wie besonders bei *Lophotocarpus Seubertianus* und auch *Sagittaria sagittifolia* eine sehr bedeutende.

Bei einem großen gut entwickelten Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia* konnten in Areolen mittlerer Größe, welche von ca. 3 mm langen Stücken zweier benachbarter Nerven 1. Ordnung und zwei benachbarten ca. 6 mm langen Nerven 2. Ordnung umschlossen wurden, ungefähr 40—50 Zellgruppen verschiedener Größe beobachtet werden, wobei Hydropoten von mittlerer Ausdehnung einen Durchmesser von ungefähr 350—500 μ besaßen.

Für *Caldesia* läßt sich die Dichtigkeit der Hydropoten am besten durch die Angabe charakterisieren, daß die Nerven 2. Ordnung durchschnittlich auf nicht ganz der halben Länge von Hydropoten begleitet sind, deren durchschnittliche Breite ca. 62 μ beträgt. An einem Blatte beispielsweise, an dem der mittlere Abstand zwischen den Nerven 2. Ordnung 370 μ betrug, wurden an einem solchen Nerven von 2100 μ Länge die hydropotenfreien sowie die mit Hydropoten bedeckten Strecken gemessen. Ich erhielt hierbei folgende Werte in μ, wobei die fettgedruckten Zahlen die Maße der einzelnen Hydropoten bedeuten:

$$620 + \mathbf{220} + 90 + \mathbf{90} + 60 + \mathbf{590} + 90 + \mathbf{90} + 250 = 1110 + \mathbf{990}$$

Ähnlich war die Verteilung der Hydropoten an den übrigen Nerven und außerdem traten einzelne kleine Hydropoten in den Areolen auf.

Bei den übrigen Arten, bei denen die Verteilung der Hydropoten viel gleichmäßiger ist als bei *Sagittaria* und *Caldesia*, wurde einfach die durchschnittliche Zahl der Hydropoten, die auf einer rundlichen Fläche von 1100 μ Durchmesser auftraten, gemessen, sowie die Dimensionen mittlerer Hydropoten, und ich erhielt dabei folgende Werte, wobei wie immer gut entwickelte Blätter von normaler Größe gewählt wurden.

	Durchschnittl. Zahl der Hydropoten auf Flächen von 1100 μ Durchmesser	Dimension der Einzelhydropoten	
		Länge	Breite
Elisma natans	10—14	sehr wechselnd, 190—220*) im Mittel	47 seltener bis 94
Lophotocarpus guyanensis var. *typicus*	9—11	250	140
L. guyanensis var. *madagascariensis*	12 - 14	125	78
L. Seubertianus	16—19	250	160
Aponogeton distachyus	1—2	500—1200	340 - 440
A. ulvaceus a) unterseits b) oberseits	6 1—2	90—250	47—62

*) Die Maße sind, wie auch stets in den folgenden Tabellen dieser Arbeit, in μ angegeben.

Am geringsten ist die Dichtigkeit der Hydropoten bei *Alisma Plantago*, wo auf die oben angegebene Fläche kaum eine Hydropote trifft. Die einzelnen Hydropoten sind im Durchschnitt 44—90 μ breit und bis 300 μ lang.

2. Morphologie der kurzen Hydropoten mit lokaler Beziehung zur Nervatur.

Die Umgrenzung der kurzen Hydropoten ist bei *Alisma* und *Sagittaria* meist eine wenig scharfe, da in der Randzone reguläre Zellen und Hydropotenzellen oft unregelmäßig in einander greifen oder auch bezüglich der Gestalt sich in mehr oder weniger hohem Grade gegenseitig nähern. Etwas besser umschrieben sind die Hydropoten bei *Elisma*, noch besser bei *Caldesia* (Fig. 2, S. 303) und am besten bei *Aponogeton* (Fig. 5, S. 306) und bei *Lophotocarpus*. Bei letzterer Gattung und zwar vor allem bei *L. Seubertianus* (Fig. 4, S. 305) werden die Hydropoten vielfach noch von einem mehr oder minder vollständigen Kranze länglicher oft ziemlich schmaler regulärer Epidermiszellen umgeben, welche meist überdies durch geringere Undulierung auch der nicht an die Hydropoten grenzenden Seitenränder von den übrigen Epidermiszellen abweichen.

Die Gestalt der einzelnen Hydropoten wurde im wesentlichen im vorhergehenden schon angegeben und ist im Prinzip meist eine ovale.

Hier soll kurz noch eine Zusammenstellung der Formen folgen:

Bei *Sagittaria* und auch bei *Alisma* wechselt sie zwischen unregelmäßig länglichen Streifen und rundlichen Gruppen; bei *Elisma* sind die Hydropoten stets lang- bis kurz oval mit wenigen Abweichungen; bei *Caldesia* ist die Grundform ebenso eine ovale, die aber oft Abänderungen erfährt; breit oval sind die Hydropoten bei *Lophotocarpus*, wo diese Gestalt im allgemeinen konstant ist. Bei *Aponogeton* schließlich sind die Hydropoten in der Hauptsache unregelmäßig länglich polygonal, rechteckig oder oval, selten mehr rundlich, doch sind bei *A. ulvaceus* die Formen meist regelmäßiger als bei *A. distachyus*.

Die Größe der Hydropoten unterliegt, wie schon erwähnt, bei *Sagittaria* nach jeder Richtung hin sehr großen Schwankungen. Bei den anderen Arten ist die Länge vielfach recht wechselnd, so namentlich bei *Caldesia* und auch bei *Elisma*, die Breite dagegen bleibt im wesentlichen gut konstant. Am wenigsten variieren die Dimensionen bei *Lophotocarpus*.

Durchschnittliche Maße für die Größe der Hydropoten wurden bereits am Schlusse des vorhergehenden Abschnittes angegeben.

Eine eigene subepidermale Hydropotenschicht ist bei all den hierher gehörigen Arten an den größeren Hydropoten meist recht gut ausgebildet, kann aber stets an kleinen Hydropoten eines Blattes auch gänzlich fehlen. Wo sie vorhanden ist, erstreckt sie sich in der Regel ungefähr ebenso weit als die Hydropotenzellen der Epidermis, was besonders schön bei den Aponogeton-Arten zutrifft.

Die kurzen Hydropoten der Alismataceen zeigen in der Regel eine ganz schwache Vorwölbung, die nicht ganz identisch ist mit der Vorwölbung des Nerven, an dem allenfalls die Hydropote liegt (vgl. Fig. 6, S. 313) und sich meist auch da findet, wo kein Nerv über der Hydropote hinzieht. Bei *Aponogeton* dagegen treten die Hydropoten nicht über die Ebene des Blattes hervor.

Die Zahl der Epidermiszellen in einer Hydropote wechselt zwischen wenigen, ja sogar einer und sehr vielen. Die meisten Zellen können die Hydropoten von *Sagittaria* besitzen, am wenigsten sind es durchschnittlich bei *Lophotocarpus guyanensis* var. *madagascariensis*, wo die einzelnen Hydropoten mit besonderer Regelmäßigkeit meist nur 7—10, selten 12 Zellen enthalten. Die Zellen der subepidermalen Hydropotenschicht sind natürlich entsprechend ihrer bedeutenderen Größe viel weniger zahlreich.

In der Anatomie der einzelnen Hydropotenzellen verhalten sich die Aponogeton-Arten in mancher Hinsicht etwas anders als die Alismataceen, so daß es zweckmäßig ist, beide Gruppen getrennt zu betrachten.

Die Form der Epidermiszellen in typischen kurzen Hydropoten bei den Alismataceen (Fig. 2 und 4, S. 303, bezw. S. 305) ist in der Regel eine mehr oder minder isodiametrisch-polygonale, seltener eine mehr längliche oder eine rechteckige bis quadratische, wie letzteres besonders in den Hydropoten von *Elisma* der Fall ist. Die Seitenränder sind gerade oder nur leicht gebogen, nur am Rande ist die Biegung vielfach stärker und zwar vor allem da, wo es die Abrundung der ganzen Hydropote fordert. Durch ihre einfache Gestalt und vor allem durch die Form der Seitenränder unterscheiden sich die Hydropotenzellen meist gut von den regulären Epidermiszellen desselben Blattes. So besitzen diese letztgenannten Zellen bei *Sagittaria* meist annähernd polygonale Umrisse mit leicht undulierten Seitenrändern, bei *Caldesia* und *Lophotocarpus* (vgl. Fig. 2 und Fig. 4) sind die Zellen unregelmäßig gestaltet mit stark gebuchteten Seitenrändern; *Elisma* besitzt rechteckige bis quadratische Epidermiszellen mit leicht undulierten Seitenrändern. Am geringsten ist der Unterschied bei

Alisma, wo die regulären Epidermiszellen polygonale Gestalt mit graden oder gebogenen Seitenrändern aufweisen.

Wie in der Gestalt weichen reguläre und Hydropotenzellen meist auch beträchtlich in ihrer Größe von einander ab und zwar in der Weise, daß letztere stets kleiner sind als erstere, wie wir dies ja auch bereits bei den langen Hydropoten beobachtet haben. In folgender Übersicht sind sich die mittleren Flächendimensionen kurz gegenübergestellt.

	Mittlerer Flächendurchmesser bezw. Flächendimensionen	
	der Hydropoten-epidermis-zellen	der regulären Epidermis-zellen
Caldesia parnassifolia	23—30	70
Sagittaria sagittifolia	30—40	60
Alisma Plantago	20—35	30 - 60
Elisma natans	Länge 30 manchmal mehr Breite 15—25	Länge 45—75 Breite 25—40
Lophotocarpus guyanensis var. *typicus*	45	60—90
var. *madagascariensis*	22	31—47
L. Seubertianus	30	45—60

Die Höhe der Epidermiszellen in den Hydropoten weicht nicht oder nur wenig von derjenigen der regulären Epidermiszellen ab. In letzterem Falle ist dann die Hydropotenzelle stets niedriger.

Bei *Caldesia* z. Beisp. beträgt die Höhe bei beiden Zellen 20—28 μ, bei *Sagittaria* an den Hydropotenzellen 20—22 μ, an den regulären Zellen ca. 25 μ, bei *Elisma* bezw. 30 und 40 μ.

Die Wände der Hydropotenzellen sind ringsum sehr gut mit „Substanz“ imprägniert, am meisten wie stets die Außenwand. Diese ist auch in der Regel dicker, als die entsprechenden Wände der regulären Epidermiszellen, bei *Elisma*, stellenweise sogar ums Doppelte, sonst aber ist der Unterschied nach dieser Richtung meist nur ein geringer.

Seiten- und auch Innenwände der Hydropoten sind gegenüber den regulären Zellen kaum merklich verdickt und besitzen wie vor allem auch die Außenwände leicht gelbliche Farbe.

Bei *Sagittaria* und bei *Elisma* sind in einzelnen Zellen kleine körnige Anlagerungen innen an der Außenwand vorhanden, die bei *Sagittaria* ein wenig größer sind als bei *Elisma*. Es ist dies eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie besonders stark ausgeprägt bei *Limnanthemum nymphaeoides* finden werden. Außerdem konnte ich bei den untersuchten Hydropoten, namentlich bei *Sagittaria*, stellenweise im inneren Teile der Außenwand eine dünne Lamelle von besonders dichter Konsistenz unterscheiden, welche der Lamelle *i* in den Hydropoten der Winterknolle von *Sagittaria* (Fig. 1, S. 297) entspricht. Nach Behandlung mit konz. Schwefelsäure wurden in der Außenwand der Hydropotenzellen von *Sagittaria* und *Caldesia* an Flächenschnitten nicht selten mäßig große hellere Stellen von ovaler bis rundlicher Gestalt sichtbar, von denen meis

je eine seltener zwei bis drei auf eine Zelle trafen. Hier war offenbar weniger Substanz in die Wand (speziell in eine mittlere Lamelle *m*) eingelagert als in den benachbarten Teilen.

Die Wände der regulären Epidermiszellen enthalten bei den angeführten Arten mit Ausnahme von *Elisma natans* keine Imprägnierung. Bei dieser Pflanze allein waren die Wände der oberseitigen wie unterseitigen Epidermiszellen an den von mir untersuchten Spreiten leicht von einer Substanz imprägniert, die sich gegen konz. Schwefelsäure, Eau de Javelle, Phloroglucin und Salzsäure, sowie gegen Sudan III ebenso verhielt als die „Substanz" der Hydropoten. Die Kutikula an diesen Zellen war völlig normal.

Die chemisch veränderte Kutikula der Hydropotenzellen bleibt an den meisten Hydropotenzellen als dünnes Häutchen auch im Alter sichtbar. Manchmal aber geht sie in den mittleren Teilen größerer Hydropoten völlig zugrunde, was ich besonders bei *Sagittaria*, in geringerem Maße bei *Caldesia* beobachtet habe. Die Farbe der Kutikula an den Hydropotenzellen ist in der Regel bräunlich-gelb, während dieselbe an den übrigen Epidermiszellen meist weißlich oder farblos ist.

Im Innern der in Rede stehenden Zellen findet sich eine verhältnismäßig sehr beträchtliche Menge von Plasma mit einem schönen rundlichen Zellkern und einer großen Menge von Chloroplasten, einer größeren, als sie in den regulären Epidermiszellen enthalten ist. Bei *Sagittaria* sind die Chloroplasten der Hydropotenzellen im Durchschnitte etwas kleiner als die der übrigen Zellen und besitzen gelbgrüne Farbe, während die anderen mehr blaßgrün erscheinen. Mit Jod-Jodkalium konnten in allen Chlorophyllkörnern der regulären Epidermiszellen kleine Stärkekörner nachgewiesen werden, die Chloroplasten der Hydropotenzellen dagegen ließen solche merkwürdigerweise gänzlich vermissen. Im Gegensatz hierzu zeigten sich bei *Caldesia* in den zahlreichen Chlorophyllkörnern der Hydropoten-Epidermiszellen mit Jod-Jodkalium ganz kleine Stärkekörner; es ist das übrigens die einzige Pflanze, an der ich bisher mit Sicherheit Stärke in den Chloroplasten der Hydropoten-Epidermis konstatieren konnte.

Die einzelnen, mit all' den eben besprochenen Eigenschaften ausgestatteten Epidermiszellen reihen sich nun, wie schon angedeutet, in ganz bestimmter Weise innerhalb einer Hydropote aneinander und zwar so, wie es der Form der letzteren und derjenigen der einzelnen Zellen entspricht. Da die vorherrschende Gestalt dieser Zellen eine unregelmäßig polygonale ist, fügen sie sich auch meist regellos zusammen, ohne irgendwelche Reihen zu bilden; wohl aber gewahrt man sehr oft kleine Gruppen von Zellen, welche noch ungefähr in der Weise beisammen liegen, wie sie aus einer gemeinsamen Mutterzelle durch verschiedenartige Teilungen entstanden sind.

Auch in den erwähnten, oft sehr lang gestreckten Hydropoten an den Nerven 2. Ordnung von *Caldesia* und *Sagittaria* ist diese unregelmäßige Ordnung der Zellen am häufigsten gegeben, wodurch sie sich wesentlich von den typischen langen Hydropoten unter-

scheiden. Freilich finden sich daneben in derartigen Hydropoten nicht allzu selten Stellen, wo sich rechteckig bis quadratisch geformte Zellen in meist nur relativ kurzen Längsreihen aneinanderschließen; hier muß dann von Übergängen zwischen kurzen und langen Hydropoten gesprochen werden.

In den meist ziemlich schmalen Hydropoten von *Alisma Plantago* und mehr noch bei denen von *Elisma natans* weisen die Zellen auch sehr häufig eine gewisse Anordnung in Längsreihen auf, doch sind diese nicht nur ungleich kürzer, sondern auch viel unregelmäßiger als bei den langen Hydropoten. Sie kommen hier nur dadurch zustande, daß überhaupt sämtliche Epidermiszellen des Blattes und natürlich auch bereits deren Mutterzellen in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen parallel zu den Nerven 1. und 3. Ordnung streichen. Die Enden der länglichen Hydropoten sind überdies stets sehr gut abgerundet, was ich bei den eigentlichen langen Hydropoten nie in gleicher Weise beobachtet habe.

Manche Analogie mit den Epidermiszellen der Hydropoten haben deren subepidermale Zellen aufzuweisen.

Ihre Form ist von der Fläche gesehen polygonal oder rechteckig, oft nach irgend einer Seite etwas verlängert mit meist geraden oder einfach gebogenen Seitenrändern; die letzteren sind nur bei *Lophotocarpus guyanensis* var. *lappula* und in geringerem Maße bei den anderen Varietäten derselben Art unregelmäßig grob gewellt. Ihre Flächenausdehnung beträgt das Doppelte bis Vierfache der zugehörigen Epidermiszellen. Im Querschnitt (vgl. Fig. 6) sind sie rechteckig-oval bis rundlich und besitzen auch stets eine ziemlich beträchtliche Höhe.

Mit den Seitenwänden schließen sie meist lückenlos aneinander, nur am Rande der Hydropote nähern sie sich in der Form den locker aneinander gefügten regulären Zellen des Schwammgewebes.

Wo über einer Hydropote ein Gefäßbündel hinstreicht, sind die unmittelbar darunterliegenden subepidermalen Zellen der Hydropoten, namentlich soweit sie direkt an Zellen der Gefäßbündelscheide grenzen, meist von mehr rechteckiger Gestalt, parallel zum Gefäßbündel geordnet und häufig ziemlich stark in der Richtung des letzteren verlängert.

Dies ist am stärksten ausgeprägt bei *Caldesia* (vgl. auch Fig. 6), wo die Gefäßbündel näher über der unterseitigen Epidermis hinziehen als bei den übrigen Arten. Die fraglichen subepidermalen Zellen sind hier oft 3—5 mal länger als breit und gleichen auf diese Weise stark den darüber liegenden Scheidezellen, welche an der Unterseite der Bündel meist nur eine recht geringe Höhe und oft leicht sklerenchymatisch verdickte Wände besitzen. Diese schmalen subepidermalen Hydropotenzellen von *Caldesia* laufen in 2—3 Reihen nebeneinander her und gehen da, wo die Hydropote noch weiter seitlich vom Nerven sich ausdehnt, nach dieser Richtung hin in mehr isodiametrische Formen über.

Ein Vergleich dieser subepidermalen Zellen mit den regulären Zellen derselben Schicht und analoger Lage ist wie bei der Epidermis so auch hier von größter Wichtigkeit. Während in der

Epidermis das Volumen der Hydropotenzellen stets beträchtlich geringer ist als jenes der regulären Zellen, ist hier gerade das Gegenteil zu konstatieren. Zwar sind die Flächendurchmesser im wesentlichen bei beiden in Rede stehenden subepidermalen Zelltypen die gleichen, doch nehmen die regulären Zellen in der Fläche überall sehr zahlreiche, oft weite Interzellularen zwischen sich und berühren sich nur durch mehr oder weniger breite, kürzere oder längere Arme. Die Höhe der Zellen ist in beiden Fällen ungefähr die gleiche, nur bei *Elisma* fand ich sie für die regulären Zellen geringer.

Bei *Caldesia* waren subepidermale Hydropotenzellen mittlerer Größe nahe einem Gefäßbündel 60—90 μ lang und 30—40 μ breit. Bei *Sagittaria* schwankte der Flächendurchmesser der nämlichen Zellen zwischen 45—110 μ; am häufigsten betrug er 70 μ. Bei *Lophotocarpus guyanensis* var. *typicus* fand ich für denselben 45—80 μ, bei var. *madagascariensis* ca. 47 μ, bei *L. Seubertianus* 60—90 μ.

Bei *Elisma* sind die subepidermalen Zellen meist rechteckig, wobei an dem untersuchten Blatte die Länge ca. 90 μ, die Breite ca. 45 μ betrug.

Die ähnlich gestalteten Zellen von *Alisma Plantago* waren durchschnittlich 45—60 μ lang und 35 μ breit.

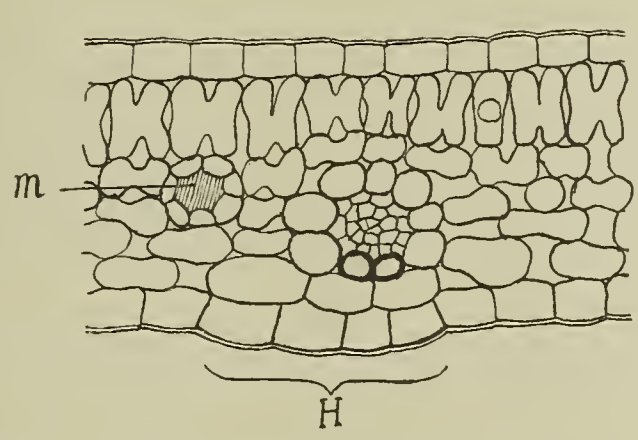

Fig. 6. *Caldesia parnassifolia*, Blattquerschnitt.
H Hydropote unter einem Nerv 2. Ordnung. *m* Milchsaftgang. Vergr. 150.

Die Höhe der subepidermalen Hydropotenzellen maß bei *Caldesia* 22—25 μ bei *Sagittaria* 28—34 μ, bei *Elisma* 30—50 μ. Bei letzterer Pflanze betrug die Höhe der regulären Zellen derselben Schicht nur 16—31 μ; bei den übrigen Arten war kein nennenswerter Unterschied zu bemerken.

Die Wände der subepidermalen Hydropotenzellen besitzen meist ungefähr die nämliche Dicke als die angrenzenden Zellen des Schwammgewebes; nur bei *Elisma* waren sie deutlich ein klein wenig dicker. Imprägnierung ist wohl in der Mehrzahl der Fälle, wenn oft auch nur schwach, vorhanden und erstreckt sich dann meist auf sämtliche Wände.

Am schönsten konnte ich diese Imprägnierung an frischen Schwimmblättern von *Sagittaria* und an solchen von *Elisma* beobachten, wo sie nur ganz selten zu fehlen scheint. Bei *Lophotocarpus* dagegen ließ sich an dem Herbarmaterial, das mir allein zur Verfügung stand, nur ziemlich selten deutliche Imprägnierung der subepidermalen Schichten nachweisen. Bei *Caldesia* fehlte dieselbe ebenso häufig gänzlich, in anderen Fällen erstreckte sie sich nur auf die langgestreckten Zellen unter dem Gefäßbündel. Bei *Alisma* war sie in der Regel nicht vorhanden.

Der Inhalt der subepidermalen Hydropotenzellen besteht aus einem kräftigen Plasmaschlauch mit Zellkern und großen Vakuolen. Chloroplasten und auch Stärkekörner sind sehr häufig in geringer Zahl im Plasma bemerkbar.

Gegenüber den eben besprochenen Hydropotenzellen der Alismataceen stellen diejenigen von *Aponogeton distachyus* und *A. ulvaceus* (cf. Fig. 5, S. 306, und Fig. 7) in mancher Beziehung einen eigenen Typus dar.

Die Gestalt der Epidermiszellen in den Hydropoten dieser beiden Pflanzen ist im allgemeinen eine rechteckige, seltener eine polygonale oder quadratische, mit vorwiegend geraden Seitenrändern, wobei der längere Durchmesser der rechteckigen Zellen in der Regel parallel zur Längsrichtung der Hydropoten und somit auch zu jener des ganzen Blattes steht. Diese Zellform wird dadurch bedingt, daß die länglich-rechteckigen Mutterzellen, die natürlich bereits in der angegebenen Richtung streichen, sich fast nur durch Längs- und Querteilungen in mehrere Tochterzellen zerlegen. Die letzteren bleiben innerhalb der Hydropoten vielfach derart mit-

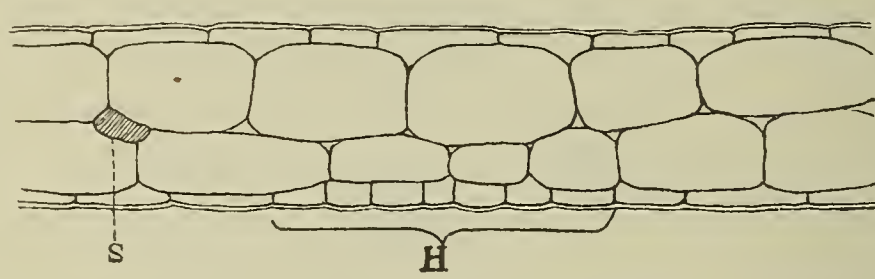

Fig. 7. *Aponogeton ulvaceus*. Blattquerschnitt mit Hydropote *H* und Sekretschlauch *s*. Vergr. 250.

einander zu einer Gruppe vereinigt, daß man auch im Alter ihre gemeinsame Abstammung deutlich erkennen kann, was wir ja auch bereits bei Alismataceen angetroffen haben. Eine durchgehende Anordnung der einzelnen Zellen in regelmäßigen Längsreihen kommt auf diese Weise nicht zustande.

Die regulären Zellen sind bei *Aponogeton distachyus* polygonal bis rechteckig, in der Regel in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt, mit meist leicht gebogenen Seitenrändern. Bei *A. ulvaceus* sind sie etwas mehr unregelmäßig gestaltet und besitzen stärkergebogene bis leicht undulierte Seitenränder.

Die Flächenausdehnung der Epidermiszellen der Hydropoten ist im Verhältnis zu jener der regulären Epidermiszellen eine sehr geringe, wie folgende kleine Tabelle zeigt:

	Hydropotenzellen		reguläre Epidermiszellen	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Aponogeton distachyus	30—45	18—38	45—90	30—60
A. ulvaceus	15—25	12—18	30—60	18—30

Die Höhe der Epidermiszellen ist bei beiden Arten in den Hydropotenzellen ein wenig größer als im regulären Gewebe. Sie beträgt bei *A. ulvaceus* im ersten Falle meist 6—9 μ, bei den regulären Epidermiszellen dagegen in der Regel nur 3—7 μ.

Die Außenwände der Hydropotenzellen sind relativ dünn, immerhin aber etwas dicker als in den Nachbarzellen, die Seitenwände sind ebenso ziemlich zart. Bei *A. ulvaceus* ließen all die genannten Hydropotenwände stellenweise kleine knotige Verdickungen erkennen. Die Imprägnierungssubstanz ist in sämtlichen Wänden in sehr reichlichem Maße vorhanden. Die natürliche Farbe der Zellwände ist braun-gelblich, im Alter oder im getrockneten Zustande dunkler, wodurch die Hydropoten schon mit der Lupe sichtbar werden. Eine Kutikula konnte ich an älteren Hydropoten von *A. ulvaceus* an Querschnitten nur an den randlichen Zellen, nie aber im mittleren Teile entdecken.

Der Inhalt der Epidermiszellen der Hydropoten von *A. ulvaceus* ist vor allem durch gänzlichen Mangel an vollentwickelten Chlorophyllkörnern ausgezeichnet; wohl aber enthält er solche rudimentären Charakters in geringer Menge.

Die subepidermalen Zellen der Hydropoten besitzen bei beiden Aponogetonarten rechteckige bis quadratische oder polygonale Gestalt, wogegen die regulären Zellen derselben Schicht fast nur polygonale Formen aufweisen. Sämtliche Zellen, auch die regulären, stoßen (letztere im Gegensatz zu den analogen Zellen der Alismataceen) lückenlos aneinander. Die Größe der Hydropotenzellen ist eine verhältnismäßig recht geringe. Sie ist bedeutend geringer, als die der übrigen subepidermalen Zellen, eine Erscheinung, durch welche die kurzen Hydropoten der beiden Aponogetonarten wesentlich von denen der Alismataceen und auch anderer Familien abweichen.

	Subepidermale Hydropotenzellen		Reguläre subepidermale Zellen	
	Flächendurchmesser	Höhe	Flächendurchmesser	Höhe
Aponogeton distachyus	25—60		74—120	
A. ulvaceus	25—37	12—20	47—62	25—28

Die Zellwände sind dünn und nur bei alten Hydropoten ringsum imprägniert. Bei jüngeren, aber auch schon ausgewachsenen Hydropoten findet sich in der Regel nur in den Außen- und Seitenwänden deutliche Imprägnierung.

Wie in der Epidermis finden sich bei *A. ulvaceus* auch in den subepidermalen Hydropotenzelllen keine ausgebildeten Chloroplasten, sondern nur einige rudimentäre, im Gegensatz zu den seitlich angrenzenden regulären Parenchymzellen, welche zahlreiche schöne Chlorophyllkörner besitzen.

β. Hydropoten an subepidermalen Milchsaftgängen.

Eine besondere Art von Hydropoten stellen diejenigen dar, die ich bei der Butamacee *Hydrocleïs Commersoni* und der Alismatacee *Damasonium alisma* an der Unterseite der Schwimmblätter im Gefolge subepidermaler Milchsaftgänge gefunden habe.

1. Verteilung und Gestalt der Hydropoten.

In jedem der langgestreckten Felder, die an den genannten Blattflächen von je 2 benachbarten Nerven 1. Ordnung eingeschlossen werden, spannt sich unmittelbar über der Epidermis ein reichverzweigtes Maschenwerk ziemlich englumiger Milchsaftgänge aus, von denen jeder im Querschnitt 4—5 Epithelzellen besitzt. Die Systeme aneinandergrenzender Felder werden unter sich nur durch ziemlich wenige Gänge verbunden, die unter den Nerven 1. Ordnung kreuzen. In der Regel ziehen die Gänge frei, ohne Nerven 2. oder 3. Ordnung direkt zu begleiten, trotzdem aber werden sie von diesen in ihrer gesamten Anordnung deutlich beeinflußt.

Bei *Hydrocleïs* (Fig. 8), wo die quer verlaufenden Nerven 2. Ordnung besonders zahlreich und gut entwickelt sind, sind die Maschen der Milchsaftgänge nur in der Nähe des Hauptnerven in der Richtung des letzteren gestreckt, in den mehr seitlich gelegenen Feldern dagegen sind dieselben mehr isodiametrisch, von ovaler bis rundlicher oder rechteckiger bis quadratischer Gestalt, wobei einzelne Gänge tatsächlich nicht selten den Nerven 2. Ordnung folgen. Der Durchmesser einer einzelnen Masche beträgt ca. 1—2 mm.

Im Nervensystem von *Damasonium* andrerseits führen ebenso wie bei *Elisma* die mit den Nerven 1. Ordnung ungefähr gleich gerichteten Nerven 3. Ordnung bedeutend die Vorherrschaft gegenüber denen der 2. Ordnung, die hier nur in ziemlich weiten Abständen voneinander auftreten. Dementsprechend sind die Maschen der Milchsaftgänge fast durchgehend beträchtlich in der Richtung der Nerven 3. Ordnung in die Länge gezogen. Die einzelnen Gänge folgen ab und zu streckenweise diesen Nerven und bilden nahe den Nerven 2. Ordnung häufig Anastomosen. Die Länge einer Masche geht an Blättern mittlerer Größe bis zu 3 mm, die Breite mißt in der Regel nur ca. 1 mm.

All die Milchsaftgänge können in ihrem ganzen Verlaufe von längeren oder kürzeren Streifen oder Gruppen von Hydropotenzellen begleitet sein, derart, daß nach Färbung mit Fuchsinlösung an den betreffenden Blättern schon makroskopisch Systeme von schmalen Hydropoten sichtbar werden, die sich in den Hauptzügen genau mit dem oben geschilderten Maschenwerk der Milchsaftgänge decken. Nur längs der Nerven 1. Ordnung bleiben ganz schmale Streifen von diesen Hydropoten frei, so daß letztere nie mit den langen Hydropoten der genannten Nerven in direkte Verbindung treten. Bei näherer Betrachtung gewahrt man, daß die

Hydropotenstreifen längs der Milchsaftgänge sehr häufige, wenn auch meist nur ganz kurze Unterbrechungen erleiden, so daß die Länge der einzelnen Hydropoten in der Regel weniger als 1 mm und nur selten mehr als 3 mm beträgt.

Die Breite ist sehr wechselnd, aber doch im Durchschnitt ungleich geringer als die Länge und beträgt bei beiden Arten meist nur ca. 90—160 μ. Häufig treten indes vor allem dort, wo Milchsaftgänge anastomosieren oder wo solche enden, beträchtliche Verbreiterungen ein. Entsprechend dem Zug der Gänge sind die Hydropoten gerade oder gebogen, manchmal senden sie nach der Seite kurze Ausläufer ab, so daß ihre Form eine äußerst mannigfaltige sein kann. Hierdurch unterscheiden sie sich im allgemeinen stark von den eigentlichen langen Hydropoten, wenn auch einzelne längere Hydropotenstreifen an den Milchsaftgängen von *Damasonium* in mancher Beziehung an dieselben erinnern.

Fig. 8. *Hydrocleïs Commersoni.* Schwimmblatt, Unterseite. Hydropoten in Fuchsinlösung gefärbt. Schwach verkleinert.

In den größeren Maschen finden sich namentlich bei *Hydrocleïs* häufig einzelne kleinere Hydropoten von länglicher bis rundlicher Gestalt, die unabhängig von den Milchsaftgängen sind, sich aber häufig an Nerven anlehnen.

Eine eigene Schicht subepidermaler Hydropotenzellen ist längs der Milchsaftgänge in der Regel vorhanden.

2. Anatomie der einzelnen Hydropotenzellen.

Die Epidermiszellen der Hydropoten weichen bei *Hydrocleïs* und *Damasonium* in der Regel weniger in Gestalt und Größe von den regulären Epidermiszellen desselben Blattes ab, als dies bei den meisten bisher besprochenen Arten der Fall war.

Bei *Hydrocleïs* sind die fraglichen Hydropotenzellen meist unregelmäßig polygonal, selten rechteckig, isodiametrisch oder nach

irgend einer Seite etwas gestreckt; die Seitenränder sind gerade oder einfach gebogen, manchmal auch ganz leicht gewellt. Die regulären Epidermiszellen haben ähnlichen Umriß, doch sind ihre Seitenränder fast stets unduliert, stellenweise nur leicht, sonst aber ziemlich stark.

Die Größe einer Hydropotenzelle beträgt im Flächendurchmesser ca. 30 μ, die einer regulären Epidermiszelle 40 μ; die Höhe mißt bei beiden Zelltypen ca. 25 μ.

Bei *Damasonium* ist die Form der Hydropotenzellen in der Epidermis meist länglich-polygonal bis rechteckig, nur selten isodiametrisch mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern.

Die regulären Zellen sind meist im Verhältnis weniger gestreckt und besitzen gebogene oder leicht undulierte Seitenränder; im übrigen gleichen sie den Hydropotenzellen.

Die Größenverhältnisse der letzteren können sehr verschieden sein, da sich neben langen und schmalen nicht selten kürzere breite Zellen finden. So betragen Länge und Breite in den einen Fällen 90 μ bzw. 18 μ, in seltenen Fällen aber auch 45 μ bzw. 35 μ. Die regulären Epidermiszellen sind dagegen im Durchschnitt 60—90 μ lang und 30—73 μ breit.

Die Anordnung der Epidermiszellen ist ihrer Form gemäß bei *Hydrocleïs* innerhalb der Hydropoten ebenso wie auch im regulären Gewebe zumeist eine ganz willkürliche und nur ganz selten ist auf kurze Strecken hin eine Anordnung in Reihen sichtbar. Anders verhält sich *Damasonium*, wo auch die regulären Epidermiszellen ähnlich wie bei *Elisma* in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen parallel zu den Nerven 1. und 3. Ordnung streichen. Hier verlaufen auch an den Milchsaftgängen die Epidermiszellen der Hydropoten häufig in Reihen, doch sind dieselben im allgemeinen nicht nur viel kürzer, sondern meist auch weniger regelmäßig, als bei den langen Hydropoten an den Nerven. Bei anderen Hydropoten, namentlich an besonders breiten Stellen, ist übrigens von einer solchen Anordnung nichts oder nur wenig zu bemerken.

„Imprägnierungssubstanz“ ist in allen Wänden der Epidermiszellen der Hydropoten reichlich vorhanden, vor allem in der ziemlich stark gelblich gefärbten Außenwand, die besonders bei *Hydrocleïs* oft doppelt so dick ist als jene der regulären Zellen. Die Kutikula ist an den Hydropoten völlig chemisch verändert, doch habe ich ein Schwinden derselben an älteren Hydropoten nicht beobachtet.

Der Inhalt der fraglichen Epidermiszellen ist ähnlich wie bei den früher beschriebenen Hydropoten. Bei *Hydrocleïs* sind in denselben zahlreiche kleinere Chloroplasten zu finden und zwar etwas mehr als in den regulären Epidermiszellen.

Unter den Epidermiszellen der Hydropoten finden sich vor allem die Milchsaftgänge, die im Querschnitt 4—5 niedrige Epithelzellen aufweisen. Die letzteren besitzen sehr zarte Wände, die sich nur ganz selten schwach mit der „Substanz“ imprägnieren.

Sie zeigen, nebenbei bemerkt, bei *Hydrocleïs* eine Höhe von ca. 9 μ, bei *Damasonium* eine solche von ca. 8 μ und besitzen oft sehr bedeutende Länge.

Das Lumen der Milchsaftgänge selbst mißt im Durchschnitt bei der ersteren Pflanze ca. 12 μ, bei der letzteren 9 μ.

Neben den Milchsaftgängen zieht sich bei jeder größeren Hydropote ungefähr soweit, als die Epidermiszellen derselben reichen, noch eine eigene Schicht subepidermaler Hydropotenzellen hin. Diese sind, wie bei den Hydropoten der früher besprochenen Alismataceen, sehr weitlumig, lückenlos aneinander schließend, von rechteckiger, seltener polygonaler Gestalt mit meist geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern.

Der Flächendurchmesser einer solchen Zelle beträgt bei *Hydrocleïs* ca. 80 μ, ihre Höhe bis 45 μ. Bei *Damasonium* sind die subepidermalen Zellen dem ganzen Blattbau entsprechend fast immer etwas in der Längsrichtung der Hydropoten gestreckt und im Mittel ungefähr 70—90 μ lang und 60—75 μ breit.

Das reguläre subepidermale Gewebe besteht bei *Hydrocleïs* fast nur aus der untersten Lage meist einzellschichtiger Scheidewände, welche ziemlich große Lufträume im Schwammgewebe umschließen. Die einzelnen subepidermalen Zellen sind von länglicher Gestalt und besitzen im Durchschnitt wohl meist ein etwas geringeres Volumen, als die Hydropotenzellen derselben Schicht, wenn sie auch in der Regel ungefähr die nämliche Höhe aufweisen. Bei *Damasonium* sind die regulären subepidermalen Zellen von mittlerer Größe unregelmäßig flacharmig-sternförmig und nehmen ziemlich große Interzellularen zwischen sich. Hier wie auch bei *Hydrocleïs* ist also ein ganz beträchtlicher Unterschied zwischen den subepidermalen Zellen des regulären Gewebes und der Hydropoten vorhanden.

Die Wände der subepidermalen Hydropotenzellen sind dünn und in der Regel leicht imprägniert; indes habe ich bei *Damasonium* seltener schöne Imprägnierung angetroffen als bei *Hydrocleïs*.

γ. Hydropoten an den Luftblättern mehrerer Echinodorus- und Sagittaria-Arten.

Sämtliche bisher betrachteten Hydropoten haben ihren Platz an Pflanzenteilen, die mit dem Wasser in direkter Berührung stehen. Im Gegensatz hierzu fand ich eine Reihe von exotischen sumpfbewohnenden Alismataceen, welche an der Unterseite ihrer Luftblätter Hydropoten besitzen, und wenn auch diese Organe nur von sehr geringer Ausdehnung und ziemlich spärlich über die Blattfläche zerstreut sind, so sind sie doch namentlich in theoretischer Beziehung von großem Interesse.

Die Arten, welche hier vor allem in Betracht kommen, sind folgende:

Echinodorus subalatus; E. spec., den ich unter dem Namen *E. subalatus* Griseb. aus der Gärtnerei von Henkel in Darmstadt bezog; ferner *E. humilis, E. intermedius, E. radicans, E. ellipticus f. γ ovata* und *f. δ minor*, sowie *Sagittaria chilensis* und *S. pugioniformis*.

Die Grundform des Blattes von den meisten dieser Arten ist eine lanzettliche, nur bei *Echinodorus humilis* ist sie breit-oval, bei *E. radicans* breit-eirund mit nierenförmiger Basis, bei *E. ellipticus f. γ ovata* und *f. δ minor* eine lang- bezw. kurz-elliptische.

Als Untersuchungsmaterial standen mir für *Echinodorus subalatus* und *Sagittaria pugioniformis* Blätter aus dem Kgl. botanischen Garten zu München-Nymphenburg, für *Ech. spec.* und *Sag. chilensis* solche aus der Gärtnerei von Henkel in Darmstadt zur Verfügung. Von den übrigen Arten lagen mir authentisch bestimmte Exemplare aus dem Herbarium Monacense und dem Herbarium Erlangense vor.

Der morphologische Typus aller hierher gehöriger Hydropoten ist ein recht einfacher und gleichmäßiger, sodaß sie in ihrer anatomisch-morphologischen Beschaffenheit ohne Schwierigkeit gemeinsam betrachtet werden können.

Besonders charakteristisch für dieselben ist, daß sie stets nur aus einer sehr geringen Zahl ziemlich kleiner Zellen bestehen und somit einen recht geringen Umfang haben. Die größten Hydropoten, die ich vereinzelt beobachtete, — es waren dies solche von *Ech. subalatus*, *E. humilis* und *Sag. chilensis* — enthielten 10 Zellen, in der Regel aber zählte ich viel weniger, oft nur 1 bis 2 Zellen. So besaßen die Hydropoten von *Ech. subalatus* meist 4—8 Zellen, die von *E. spec.* 3—5, von *E. humilis* 4—9, von *E. intermedius* 5, von *E. radicans* 3—4, von *E. ellipticus* 2—7, von *Sagittaria chilensis* 3—6 und von *S. pugioniformis* 3—7 Zellen.

Die Form der Hydropoten ist meist eine gut umgrenzte und je nach der Lage eine ovale bis längliche. Die letztere Form ist hauptsächlich an den größeren Nerven 1. und zum Teil auch 2. Ordnung zu finden, wo die regulären Epidermiszellen sehr langgestreckte Gestalt besitzen und die genannten Hydropoten dadurch entstanden sind, daß sich einfach eine längliche Mutterzelle mehrmals der Quere nach teilte und an den Enden sich abrundete. Häufiger sind indes mehr ovale Formen, die teilweise auch an den erwähnten größeren Nerven, meist aber an kleineren auftreten.

Den Ort, an dem sich diese Hydropoten finden, bilden also die Nerven jeder Ordnung an der Blattunterseite; am meisten bevorzugt sind aber Nerven mittlerer Größe. Bei den Echinodorus-Arten habe ich Hydropoten nie an stark vorspringenden Teilen der Nerven 1. Ordnung, speziell des Hauptnerven, beobachtet, während sie andererseits in vielen Fällen, namentlich bei den Sagittaria-Arten auch nicht an kleinen Nerven 3. Ordnung auftreten. Bei *Ech. subalatus* fand ich vereinzelte Hydropoten an subepidermalen Milchsaftgängen, bei keiner Art aber konnte ich solche mit Sicherheit in den Areolen konstatieren.

Die Reichlichkeit der Hydropoten ist bei allen Arten eine geringe; am geringsten ist sie bei *Ech. humilis*, wo man oft große Strecken absuchen muß, ehe man eine Hydropote findet.

Die einzelnen Hydropotenzellen in der Epidermis sind polygonal oder kurzrechteckig gestaltet; die Seitenränder sind gerade und meist nur da, wo es die Abrundung der ganzen Hy-

dropote am Rande erfordert, gebogen. An den stärkeren Nerven sind bei *Ech. subalatus* und einigen anderen Arten die Hydropotenzellen stellenweise leicht über die Umgebung vorgewölbt und können ab und zu fast papillenartigen Charakter annehmen.

Die regulären Epidermiszellen in der Umgebung der Hydropoten sind an den größeren Nerven, wie schon hervorgehoben, langgestreckt, oft mit zugespitzten Enden und mit geraden Seitenrändern. An den kleineren Nerven, die kein eigenes Begleitwebe besitzen, besteht der Unterschied in der Gestalt zwischen regulären und Hydropotenzellen hauptsächlich darin, daß erstere je nach der Art eine mehr oder minder starke Undulierung der Seitenränder aufweisen. Nur bei *Ech. humilis* haben die polygonal bis rechteckig geformten Epidermiszellen auch gerade oder gebogene Seitenränder; trotzdem fallen die Hydropoten durch Anordnung und Größe ihrer Zellen in die Augen.

Die Flächenausdehnung der Hydropotenzellen ist, wie zu erwarten, eine weit geringere, als die der regulären Zellen der nämlichen Lage. Einige Zahlen sollen das erläutern:

	Ort	Hydropoten-Epidermiszellen		Reguläre Epidermiszellen	
		Länge	Breite	Länge	Breite
Echinodorus subalatus	a) größere Nerven	oftnur20	20—25	150	20—30
	b) Nerven 3. Ordnung	30	30	60	60
E. spec.	größere Nerven	25—40	20—30	90-140	20 - 30
E. humilis	Nerven 3. Ordnung	30	30	60—75	45
E. radicans	größere Nerven	45	45		
Sagittaria chilensis	Nerven 1. Ordnung	oftnur18	25—30	70	40
S. pugioniformis	Nerven 1. Ordnung	18—30	15—30	105	30

Die Höhe der Hydropotenzellen ist ungefähr die nämliche oder infolge der leichteren Vorwölbung eine etwas größere, als die der regulären Zellen in der Umgebung.

Die Anordnung der Hydropotenzellen in der Epidermis ist im allgemeinen einfach eine derartige, wie es das Zustandekommen einer kleinen ovalen oder länglichen, gut umgrenzten Gruppe erfordert, wobei nicht selten die Zellen innerhalb der Hydropoten eine einzige kurze Reihe bilden.

Subepidermale Hydropotenzellen, die morphologisch von den regulären Zellen derselben Lage abgewichen wären, habe ich nur in ganz seltenen Fällen beobachtet. Besonders schön sah ich sie bei *Echinodorus humilis*. Hier befanden sich an den untersuchten Blättern unter den Hydropotenzellen der Epidermis solche, die beträchtlich größer und viel mehr abgerundet waren, als die angrenzenden regulären Zellen, allerdings aber nicht, wie dies bei den Schwimmblättern der Alismataceen der Fall ist, lückenlos an einander stießen, sondern Interzellularen zwischen sich nahmen.

Untersucht man nun die angeführten Arten mit Hilfe von konz. Schwefelsäure auf die Imprägnierung der Zellwände von Hydropoten und regulären Epidermiszellen, sowie ferner unter Anwendung von Fuchsinlösung auf die Funktionsfähigkeit der genannten Organe, so ergeben sich plötzlich sowohl zwischen den Arten selbst wie auch zwischen den einzelnen Hydropoten große Unterschiede.

An den Blättern von *Echinodorus subalatus*, *E. spec.* und *Sagittaria pugioniformis,* die ich aus den oben erwähnten Gärten lebend zur Verfügung hatte, waren die Wände sämtlicher Epidermiszellen oberseits wie unterseits, von den Schließzellen der Spaltöffnungen abgesehen, ziemlich gleichmäßig von einer Substanz imprägniert, für die ich wieder die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten. Am stärksten infiltriert erwiesen sich die Epidermiszellen größerer Nerven, wo übrigens auch die regulären subepidermalen Zellen leichte Imprägnierung besaßen. Unter diesen Umständen ist es natürlich, daß auch sämtliche Hydropotenzellen, und zwar sowohl die der Epidermis wie die der darunter liegenden Schichten, in den Wänden eine reichliche Menge der „Substanz" enthielten.

Trotzdem aber ließ sich mit Leichtigkeit nachweisen, daß ein ziemlich großer Teil dieser Hydropotenzellen rudimentären Charakter trug. Ließ man lebende Blätter der 3 Arten einige Zeit (ca. 20 Minuten lang) in verdünnter Fuchsinlösung untergetaucht liegen, so ergab sich folgende Erscheinung:

Zahlreiche Hydropoten hatten sich in all ihren Teilen rot gefärbt; die Farblösung war in die inneren Zellwände eingedrungen, ein deutliches Zeichen dafür, daß hier an allen Epidermiszellen der Hydropoten eine chemisch veränderte Kutikula vorhanden war, und wir hier vollwertige Hydropoten vor uns hatten. Bei anderen Hydropoten nahmen einige oder mehrere Zellen keinen Farbstoff auf und ebenso verhielten sich in ziemlich zahlreichen Fällen ganze Zellgruppen, die man morphologisch ohne Zweifel als Hydropoten ansprechen mußte. Die Kutikula hatte an den Hydropotenzellen wie an den regulären Epidermiszellen trotz der Imprägnierung keine chemische Veränderung erlitten, wodurch also diese Organe ganz oder teilweise rudimentären Charakter erhielten.

An einem Exemplar von *Echinodorus subalatus f. major* (Martius, Brasilia Prov.) aus dem Herbarium Monacense waren zwar die Hydropoten an den unterseitigen Nerven gut imprägniert, die regulären Epidermiszellen aber zeigten merkwürdigerweise keine oder nur geringe Spuren von Imprägnierung.

Bei den untersuchten lebenden Blättern von *Sagittaria chilensis* besaßen die beschriebenen Organe in der überwiegenden Mehrzahl ganz oder wenigstens teilweise vollwertigen Hydropotencharakter.

Ihre Zellen hatten sämtlich sehr gut imprägnierte Wände und färbten sich mehr oder weniger vollzählig in Fuchsinlösung rot. Diese eigentlichen Hydropoten, die hier hauptsächlich nur an größeren Nerven 1. und 2. Ordnung auftraten, waren stets von einem ziemlich breiten Strich von Epidermiszellen umgeben, die

stellenweise durch geringere Flächenausdehnung sich den Hydropotenzellen näherten, im übrigen aber die Form der regulären Epidermiszellen besaßen. Die Wände dieser Zellen zeigten ebenfalls eine deutliche Imprägnierung, die von der Hydropote nach außen zu langsam schwächer wurde, und ähnlich verhielt es sich in der subepidermalen Schicht. Die regulären Zellen in Epidermis und subepidermaler Schicht, die außerhalb der genannten Ringe lagen, waren ohne Imprägnierung. Die Zahl der Zellen mit imprägnierten Wänden, die beispielsweise eine Hydropote von 5 Zellen umgaben, betrug häufig gegen 20. Die Kutikula dieser Zellen war aber sets völlig normal.

Echinodorus humilis besaß an den mir vorliegenden Blättern (aus dem Herbarium Erlangense) leichte Imprägnierung der Zellwände nur in den Hydropoten und zwar hier sowohl in der Epidermis wie in der subepidermalen Schicht; im entsprechenden regulären Gewebe war solche nicht zu finden. Nach vorsichtigem Aufhellen mit Kalilauge und Auswaschen mit Wasser färbten sich in Fuchsinlösung an ganzen Blattstückchen die Hydropotenzellen rascher als die regulären Epidermiszellen, ein Umstand, der auf eine metamorphosierte Kutikula an den Hydropoten und somit auf Vollwertigkeit der letzteren schließen ließ.

Bei *Echinodorus intermedius* und *E. radicans* (untersuchte Pflanzen aus dem Herbarium Monacense) verhielt sich ein Teil der Hydropoten ähnlich, wie die soeben beschriebenen von *Echinodorus humilis*. Sie besaßen eine wenn auch meist nur ganz schwache Imprägnierung ihrer Zellwände und eine chemisch veränderte Kutikula. Bei einem anderen Teile der Hydropoten dagegen ließ sich in den Wänden keine Spur von Imprägnierungssubstanz entdecken und ebenso schien die Kutikula derselben chemisch unverändert zu sein; diese Hydropoten sind offenbar auch als rudimentär zu bezeichnen. Die reguläre Epidermis zeigte bei beiden Arten nur an größeren Nerven stellenweise ganz leichte Imprägnierung.

Die Erklärung der eben geschilderten Erscheinung stößt auf verschiedene Schwierigkeiten, doch dürfte folgende Annahme wohl am meisten Wahrscheinlichkeit für sich haben. Alle die beschriebenen kleinen Hydropoten haben von vornherein die Möglichkeit, sich zu vollwertigen Organen zu entwickeln. Diese Entwicklung erfolgt aber nur dann in ihrem ganzen Umfange, wenn die Bedingungen hierfür besonders günstig gelagert sind, vor allem also, wenn das Blatt zu rechter Zeit hinreichend lange mit Wasser in Berührung kommt. All die oben angeführten Arten sind Sumpfpflanzen, die, soweit es mir bekannt wurde, am besten in seichtem Wasser gedeihen, und da ist es sehr leicht möglich, daß die Luftblätter derselben durch Steigen des Wasserspiegels oder sonstige Umstände oft auf längere Zeit mit Wasser benetzt werden. Hierbei können sich an entsprechend alten Blatteilen die Hydropoten-Anlagen vollständig entwickeln und in Funktion treten. Auch Befeuchtung der Blätter mit Regen dürfte unter Umständen imstande sein, die nämliche Erscheinung hervorzurufen. Andrer-

seits aber werden die Hydropoten wenigstens teilweise mehr oder weniger in der oben angegebenen Weise rudimentär bleiben, wenn eine genügend lange Einwirkung des Wassers auf dieselben nicht zustande kommt. Eine klare Lösung der Frage wird indes nur das Experiment geben können.

Die Tatsache, daß all die hier in Betracht kommenden Blätter nur immer zeitweise mit Wasser benetzt werden, macht es auch erklärlich, daß die Hydropotenanlagen nur eine so geringe Ausdehnung besitzen. Eine besonders günstige Folge dieser Kleinheit der Hydropoten für die Pflanze besteht darin, daß hierdurch an der Luft kein zu großer Verlust an Wasserdampf entstehen kann, wie er bei größeren Hydropoten möglich wäre, denn die metamorphosierte Kutikula bietet natürlich keinen genügenden Schutz gegen Verdunstung. Immerhin aber wird auch aus den kleinen Hydropoten am trockenen Blatte etwas Wasserdampf entweichen, so daß hier die nämlichen Organe je nach den Bedingungen Wasser aufnehmen oder gleich den Spaltöffnungen Wasser abgeben können.

Bei *Sagittaria pugioniformis* folgen ontogenetisch auf submerse Bandblätter nach und nach alle Übergangsformen bis zum „Luftblatt“ mit lanzettlicher Spreite, wodurch der Schluß berechtigt erscheint, daß die „Luftblätter“ auch phyllogenetisch sich von den genannten Bandblättern ableiten. Da nun die letzteren, wie in einem früheren Kapitel bereits dargelegt wurde, lange Hydropoten besitzen, ist es leicht verständlich, daß sich überhaupt Hydropoten an dem „Luftblatte“ finden. Freilich darf man aber nicht die kleinen Hydropoten desselben einfach als Überbleibsel jener langen Hydropoten betrachten, denn während letztere nur an Nerven 1. Ordnung zu finden sind, treten die Hydropoten des „Luftblattes“ auch häufig an solchen 2. Ordnung auf.

In ähnlicher Weise mögen vielleicht auch die Hydropoten am Luftblatt der angeführten Echinodorus-Arten, welche lanzettliche Spreite besitzen, zu erklären sein, wenn dort auch Übergangsformen zwischen submersen Bandblättern und Luftblatt nicht zu finden sind.

Anders als bei *Sagittaria pugioniformis* liegen die Verhältnisse bei *S. chilensis*, wo ein eigenartiger Knick an der Basis der Spreite darauf hinzudeuten scheint, daß sich dieses Blatt von einer Schwimmform herleitet. Die letztere mag wohl in Analogie mit *Sag. sagittifolia* sowohl an den Nerven 1. Ordnung wie auch an denen 2. Ordnung größere Hydropoten besessen haben, die sich aber dann bei der Entwicklung zum Luftblatt bis zu den gegenwärtig noch vorhandenen kleinen Hydropoten reduziert haben. Als wirklich rudimentäre Reste der früheren großen Hydropoten könnten dann die vorerwähnten imprägnierten Zellen im Umkreis der Hydropoten betrachtet werden.

δ. Entwicklungsgeschichte der Hydropoten am Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia*.

Ehe wir die Monokotylen bis auf weiters verlassen, soll noch an einem ihrer Vertreter, nämlich an *Sagittaria sagittifolia*, die Entwicklung der Hydropoten am Schwimmblatt etwas eingehender betrachtet werden.

In frühen Stadien, in welchen das junge Blatt noch fest von den Scheiden älterer Blätter umschlossen ist, besteht seine ganze unterseitige Epidermis gleichmäßig aus sich teilenden Zellen, welche alle von einer dünnen Kutikula bekleidet werden, ohne jede Differenzierung. Wenn das Blatt noch nicht ganz die Hälfte seiner späteren Größe erreicht hat und sich allmählich anschickt,

die Scheide zu verlassen, werden die ersten Anzeichen der künftigen Hydropote sichtbar. An einigen Stellen, vor allem an den Nerven am Rücken des Blattes, treten kleine Gruppen oder Züge von Zellen auf, welche deutlich mehr Plasma enthalten als die Umgebung und sich infolgedessen auch mit Jod dunkler färben. Bald bemerkt man, daß diese Zellen sich intensiver teilen, als die regulären Epidermiszellen ihrer Nachbarschaft, und während die letzteren nun schon bald ihre Teilungen verlangsamen und einstellen, teilen sich jene noch eine ganze Weile unvermindert weiter. Inzwischen ist das Blatt in das Wasser hinausgetreten, streckt sich dem Wasserspiegel entgegen und beginnt sich langsam zu entrollen. Im Mesophyll rücken die einzelnen Zellen mehr und mehr auseinander, größere oder kleinere Interzellularen zwischen sich nehmend, nur unter den Hydropoten-Anlagen der Epidermis bleiben die subepidermalen Zellen, die auch hier schon von Anfang an besonders plasmareich sind, lückenlos aneinander gefügt, auch nach Abschluß der Teilungen während des ganzen weiteren Wachstums. Wenn sich die Blatthälften schon auf ein gut Stück enfaltet haben, sind in den am weitesten vorgeschrittenen Hydropoten-Anlagen die Teilungen bereits beendet, die einzelnen Zellen dehnen sich noch um ein beträchtliches nach jeder Richtung und wölben sich in ihrer Gesamtheit ganz schwach über die reguläre Epidermisfläche vor. Gleichzeitig nähern sich auch die regulären Epidermiszellen selbst durch entsprechendes Wachstum und durch Undulierung der Seitenränder mehr und mehr ihrer endgiltigen Gestalt und Größe, und so treten denn die Hydropoten teils als lange, teils als kurze Hydropoten immer deutlicher in die Erscheinung. In den mittleren Teilen des Blattes längs der Mittelrippe ist diese Entwicklung zuerst vollendet. Die randlichen Teile folgen Schritt für Schritt nach, und erst wenn die Spreite sich ganz entfaltet hat, sind die Hydropoten allenthalben in ihrer äußeren Gestalt fertig.

Nachdem das wachsende Blatt die Scheide verlassen hat, und bereits einige Hydropoten begonnen haben, ihre Zellteilungen einzustellen, nimmt in diesen alsbald auch die Imprägnierung der Zellwände ihren Anfang. Zuerst läßt sich die „Substanz“ stets in einigen fertig geteilten mittleren Epidermiszellen der jungen Hydropote in geringer Menge konstatieren, und von hier aus dringt sie dann allmählich in alle übrigen Zellwände bis an das reguläre Gewebe hin vor. In den einzelnen Zellen werden in erster Linie die Außenwände infiltriert, dann nach innen fortschreitend die Seiten- und die Innenwände.

Von der Epidermis aus geht die Imprägnierung schließlich langsam auch auf die subepidermalen Zellen über. Von den Wänden selbst bleiben in den Anfangstadien der Imprägnierung bei Behandlung mit konz. Schwefelsäure nur ganz dünne Häutchen der Substanz erhalten, erst nach und nach wird dieselbe angereichert, während gleichzeitig die Zellen sich noch beträchtlich vergrößern.

Den letzten und wichtigsten Vorgang in der Entwicklung der Hydropoten bildet die chemische Veränderung der

bis zu diesem Zeitpunkte völlig normalen Kutikula. Sie beginnt stets in den mittleren Teilen der Hydropoten, und zwar erst dann, wenn dort die Zellen namentlich in ihren Außenwänden bereits eine ziemlich beträchtliche Menge der Imprägnierungssubstanz aufgespeichert haben. Von diesem Zentrum aus greift nun die Veränderung der Kutikula auch auf die übrigen Hydropotenzellen über, wobei sie allenthalben der fortschreitenden Imprägnierung der inneren Teile der Außenwände unmittelbar nachfolgt.

Während der letzten Phasen dieser Entwicklung hat das Blatt in der Regel bereits den Wasserspiegel erreicht und seine Spreite auf demselben ausgebreitet. Vor diesem Stadium konnte ich bei manchen Blättern überhaupt nur ganz vereinzelte Hydropotenzellen entdecken, welche schon ihre volle Funktionsfähigkeit erreicht hatten. Die Ausgestaltung der Hydropoten-Anlagen zu vollwertigen Organen erfolgt hier eben im allgemeinen auf einer recht späten Entwicklungsstufe und findet ihren Abschluß immer erst an der vollentfalteten Spreite. —

Die Ontogenie der Hydropoten an den übrigen bisher besprochenen monokotylen Blättern nimmt, soweit meine Beobachtungen reichen, im wesentlichen einen ganz analogen Verlauf, der bei den meisten Arten wohl durch folgende Punkte bezeichnet wird: In frühem Stadium Anreicherung von Plasma in einigen Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht; in der Epidermis der Hydropotenanlage intensivere und länger anhaltende Zellteilung als in der regulären Epidermis; nach Abschluß der Teilungen allmählich fortschreitende Imprägnierung der Zellwände sowie dieser folgend chemische Veränderung der Kutikula. In vielen Fällen, wie bei *Lophotocarpus* u. a., hat auch eine besondere Abrundung der Hydropoten stattzufinden, welche bei *Sagittaria* nicht in dem Maße vorhanden ist.

b. Kurze Hydropoten bei Dikotylen.

Im Gegensatz zu den Monokotylen sind mir bei den Dikotylen bisher nur bei vier Gattungen aus drei Familien kurze Hydropoten bekannt geworden, nämlich bei *Trapa natans*, bei *Myriophyllum spicatum* sowie ferner bei den Gattungen *Limnanthemum* und *Villarsia* aus der Familie der Gentianaceen. Während sich aber bei allen kurzen Hydropoten der Monokotylen gewisse gemeinsame Züge finden ließen, ist dies bei den Dikotylen nicht der Fall, so daß es hier nötig ist, die einzelnen Vertreter getrennt zu besprechen.

a. Trapa natans, Schwimmblatt.

Wiewohl sich bereits mehrere Forscher, namentlich deutsche und französische, mit der Anatomie des Blattes von *Trapa natans* beschäftigt haben, konnte ich doch nirgends in der Literatur nähere Angaben über die Zellgruppen finden, die ich nunmehr als vollwertige Hydropoten erkannt habe. Äußerlich ist eben auch

hier der Unterschied zwischen regulären und Hydropoten-Zellen ein recht geringer, so daß die genannten Organe ohne Anwendung von Reagentien leicht übersehen werden können.

Wie bei allen Schwimmblättern, finden sich auch bei *Trapa* die Hydropoten nur an der Unterseite derselben und zwar liegen sie hier ausschließlich in den Areolen des Nervensystems. Hierdurch steht diese Pflanze in direktem Gegensatze zu den Alismataceen, bei denen wir ja die Hydropoten in erster Linie in Begleitung der Nerven fanden.

Zwischen den Nerven 2. Ordnung breiten sich am Blatte von *Trapa* sehr zahlreiche Nerven 3. Ordnung aus, die sich vielfältig verzweigen, häufig anastomosieren und mit ihren feinsten Verästelungen großenteils frei im Mesophyll enden. Die stärkeren Venen besitzen ähnlich den Nerven 2. Ordnung breite flachgewölbte Rippen von meist nur sehr geringer Höhe, welche leicht vertiefte Areolen von geringer Ausdehnung umschließen. In jeder dieser Areolen finden je nach ihrer Größe eine oder einige Hydropoten ihren Platz. Die Form dieser Organe selbst ist eine äußerst mannigfaltige, da sich dieselben stets einfach den Raumverhältnissen anschmiegen, wie sie durch das Nervensystem geschaffen werden. In der Regel weichen nämlich die Hydropoten selbst auch den feinsten Nerven und Nervenendigungen aus, welche kaum noch eine deutliche Rippenbildung aufzuweisen haben; dagegen werden die übrig bleibenden flachen Teile der Areolen in ihrer größten Ausdehnung von den Hydropoten eingenommen. Auf diese Weise entstehen Zellgruppen von rundlicher, länglicher, lappiger, nierenförmiger oder ganz unregelmäßiger Gestalt, und nicht gar selten ist sogar der Fall gegeben, daß dieselben in mehr oder weniger U-förmiger Krümmung um eine Nervenendigung herumgreifen. Die Flächenausdehnung dieser Gebilde ist natürlich auch von sehr wechselnder Größe und kann im Durchmesser ungefähr bis zu 0,5 mm betragen.

Jede Hydropote besteht aus einer sehr niedrigen epidermalen und einer ziemlich hohen subepidermalen Schicht. Eine eigene Vorwölbung der Hydropoten besteht nicht; im Gegenteil erscheinen sie manchmal ganz schwach muldenförmig vertieft.

Die Epidermiszellen der Hydropoten besitzen polygonale oder unregelmäßig-viereckige Gestalt, wobei sie meist nach irgend einer Richtung ein wenig verlängert sind. Ihre Seitenränder sind gerade oder gebogen oder ganz leicht unduliert. Die Form der regulären Epidermiszellen ist ganz ähnlich, doch sind die Seitenränder meist mehr gebogen oder ein wenig stärker gewellt.

Wichtiger als der Unterschied in der Gestalt ist jener in der Größe. Während nämlich die Hydropotenzellen einen mittleren Durchmesser von nur ca. 10—12 μ besitzen, haben die regulären Epidermiszellen einen solchen von 15—19 μ aufzuweisen. Die Höhe ist bei beiden Zellarten die gleiche und beträgt nur ca. 6 μ. Auch hier ist also das Volumen der Hydropotenzellen kleiner als das der regulären Zellen.

Eine weitere Abweichung der Hydropotenzellen gegenüber den regulären Zellen beruht in der Dicke und Form ihrer Zellwände. Die Seitenwände vor allem sind innerhalb der Hydropoten oft ums doppelte dicker als bei den übrigen Epidermiszellen. Bei Außen- und Innenwänden ist der Unterschied in derselben Richtung nicht so stark, doch immerhin ziemlich beträchtlich. Überdies besitzen die Wände der Hydropotenzellen manchmal mehr oder weniger starke knotige oder kurzleistenförmige Verdickungen, welche ins Innere des Zellumens vorspringen.

Die Imprägnierungssubstanz ist in allen Teilen der Wände in sehr reichlichem Maße vorhanden und verleiht denselben namentlich bei älteren Blättern eine gelblich-braune Farbe, wodurch die Hydropoten bei genauer Betrachtung schon makroskopisch sichtbar sind. Eine dünne Kutikula ist von den Hydropotenzellen bis ins Alter vorhanden, zeigt aber vollständig die bereits mehrmals erwähnte chemische Veränderung, wodurch sie für Wasser, Fuchsinlösung u. s. w. leicht permeabel ist.

Die Peripherie der Hydropoten wird von einer schmalen Zone von Zellen eingenommen, welche den Übergang zwischen Hydropotenzellen und regulären Zellen vermitteln. Infolgedessen fehlt eine scharfe Umgrenzung der Hydropoten.

Unter der gesamten Epidermis zieht sich eine kontinuierliche Schicht von Zellen hin, welche bedeutend größer sind als die Epidermiszellen und allenthalben lückenlos aneinanderschließen. Soweit diese Zellen unter den Hydropotenzellen der Epidermis liegen, sind sie ebenfalls als vollwertige Hydropotenzellen ausgebildet, wenn sie sich auch äußerlich von den regulären Zellen derselben Schicht nur ganz wenig unterscheiden. Die Form der Zellen in beiden Fällen ist in der Regel polygonal mit geraden, gebogenen oder ganz leicht undulierten Seitenrändern. Der Flächendurchmesser der Zellen beträgt überall ca. 30 μ, die Höhe ca. 16 μ.

Die einzigen, ohne Reagens sichtbaren Unterschiede bestehen in der Dicke und der Farbe der Zellenwände. Bei den Hydropoten nämlich sind auch in dieser Schicht die Außen- und Innenwände etwas dicker als bei den regulären Zellen und besitzen nicht selten kleine knotige Verdickungen, welche dort fehlen. Nur die Seitenwände der Hydropotenzellen sind namentlich in dem nach innen zu gelegenen Teile ebenso dünn als bei den regulären Zellen. Die Farbe der Wände der Hydropotenzellen ist wie in der Epidermis eine gelblich-braune, was natürlich wieder darin seinen Grund hat, daß dieselben ringsum in reichlichem Maße von der „Substanz“ imprägniert sind. Im regulären Gewebe fehlt allenthalben jegliche Imprägnierung.

Was den Inhalt der Hydropotenzellen anbetrifft, so verdient einzig die Tatsache Erwähnung, daß in den subepidermalen Hydropotenzellen weniger Stärkekörner zu sehen waren als in den Nachbarzellen. Einen sonstigen Unterschied zwischen regulären und Hydropotenzellen konnte ich bezüglich des Zellinhaltes nicht beobachten.

Nach innen zu grenzen unmittelbar an die subepidermale Schicht in der Regel große Lufträume oder die untersten Zellen der Scheidewände, welche die Lufträume umschließen.

Auf den großen Rippen des Blattes treten namentlich in der Umgebung der dort sich befindenden Haare ab und zu einzelne Zellen oder kleine Gruppen von solchen auf, welche vollständig den Charakter von Hydropotenzellen angenommen haben. Die Gestalt dieser Zellen ist genau dieselbe wie die der regulären Epidermiszellen der Rippen, nämlich eine im allgemeinen rechteckige. Von eigentlichen regelmäßig auftretenden Hydropoten kann indes hier nicht die Rede sein. Die Zellwände der mehrzelligen Haare selbst sind von einer Substanz imprägniert, die sich gegenüber den wichtigsten Reagentien ebenso verhält wie die „Substanz" der Hydropoten.

β. *Myriophyllum spicatum*, Achse.

Bringt man ein lebendes, nicht zu altes Stück der submersen Achsen von *Myriophyllum spicatum* in eine Fuchsinlösung, so werden nach kurzer Zeit dem freien Auge an den Internodien in großer Zahl rotgefärbte, nadelstichgroße Punkte sichtbar. Diese letzteren sind wiederum nichts anderes als kurze Hydropoten, die sich ohne besondere Anordnung über die ganze Achse hin verteilen.

Die einzelnen Hydropoten sind meist gut umgrenzt und von ovaler, seltener von rundlicher Gestalt. Sie können eine Länge von ungefähr 190 μ und eine Breite von ungefähr 120 μ erreichen, wobei der längere Durchmesser stets parallel zur Richtung der Achse liegt.

Eine besondere Eigentümlichkeit dieser Hydropoten besteht in der Art und Dauer ihrer Entwicklung, wodurch es zweckmäßig erscheint, dieselben gleich ontogenetisch zu betrachten.

Die Achse von *Myriophyllum* besitzt eine Epidermis von rechteckigen, ziemlich langgestreckten Zellen, welche im allgemeinen in Längsreihen verlaufen. Darunter liegt ein dichtes Rindenparemchym, das aus 4—5 Lagen weitlumiger ganz schwach kollenchymatisch verdickter Zellen aufgebaut ist, welche von der Fläche gesehen länglich-rechteckige bis länglich-polygonale Gestalt besitzen. Schon an sehr jungen Achsenteilen kann man in der Epidermis die Anfänge von Hydropoten bemerken, ebenso aber auch noch an weiter vorgeschrittenen Internodien, so daß man an günstigen Stellen ältere und jüngere Hydropoten nebeneinander findet.

An einem solchen Stücke, an welchem die regulären Epidermiszellen eben im Begriffe stehen, ihre Teilungen zu beenden, und auch schon eine nicht unbedeutende Größe erreicht haben, stellt sich die Entwicklung der Hydropoten in ihren Anfängen und in ihrem weiteren Verlaufe nach meinen Beobachtungen folgendermaßen dar.

Sie wird dadurch eingeleitet, daß zunächst in einer, dann in einigen benachbarten, besonders plasmareichen Epidermiszellen Teilungswände senkrecht zur Längsrichtung der Achse und dann damit abwechselnd auch solche in Radialebenen der letzteren (d. h. der Achse) eingeschaltet und so kleinere Zellen gebildet werden,

die schon von Anfang an das Bestreben zeigen, sich zu einer ovalen oder rundlichen Gruppe zusammenzuschließen. Die junge Hydropote wächst nun nach allen Seiten hin in die Fläche, indem sich die Teilungsvorgänge auch auf neue angrenzende Epidermiszellen ausdehnen und so ständig an der Peripherie kleine Zellen an die Gruppen angegliedert werden. Gelegentlich tritt an median gelegenen besonders hohen Epidermiszellen der Hydropoten auch eine Teilung parallel zur Außenwand auf, ein Vorgang, den ich sonst bei keiner Hydropotenepidermis beobachtet habe.

Die Form der Zellen, die bei den Teilungen entstehen, ist, wie leicht ersichtlich, in der Regel eine rechteckige oder quadratische, doch nehmen sie nach und nach mehr isodiametrisch-polygonale, später großenteils sogar rundliche Gestalt an, wobei sie sich ein wenig nach jeder Richtung hin dehnen. Die Seitenränder sind ursprünglich gerade, werden aber später namentlich an der Umgrenzung und schließlich im mittleren Teile der Hydropoten mehr oder weniger gebogen; die Zellenwände verdicken sich langsam, aber nicht viel mehr als jene der regulären Zellen. Gleichzeitig mit den Gestaltsveränderungen der Zellen wölbt sich die ganze Hydropote leicht über die reguläre Epidermis vor und drängt manchmal sogar deren angrenzende Zellen infolge ihres stärkeren Flächenwachstums schwach beiseite.

Bald nachdem die Teilungen in der Epidermis ihren Anfang genommen, beginnen auch die großen subepidermalen Zellen im Bereich der Hydropoten analoge Teilungen, wie sie dort vor sich gehen, und durch entsprechend gerichtete Wände werden kleinere subepidermale Hydropotenzellen von meist rechteckiger Gestalt geschaffen, welche aber auch nach einiger Zeit häufig mehr isodiametrisch-polygonale Umrisse bekommen.

Eine Hydropote in einem ziemlich jungen Entwicklungsstadium ist in Fig. 9 *A* im Querschnitt dargestellt.

Wenn in einer Epidermiszelle der Hydropote die letzte Teilung beendigt ist, läßt sich in ihren Wänden alsbald eine leichte Imprägnierung finden, die rasch stärker wird und auf die nachfolgenden Teilungszellen übergeht. Bei einer ausgewachsenen Epidermiszelle der Hydropoten sind sämtliche Wände in ihrer ganzen Dicke imprägniert. Hand in Hand mit der Imprägnierung der Zellenwände geht die chemische Veränderung der Kutikula, welche bis dahin in völlig normalem Zustande an den betreffenden Zellen vorhanden war. Auf die Dauer bleibt aber dieselbe an den Zellen nicht erhalten, sondern geht, meist nach einiger Zeit, in den medianen Teilen, späterhin auch gegen die Peripherie der Hydropoten hin, völlig zu grunde. Die Ursache dieser Erscheinung liegt darin, daß hier die Epidermiszellen, wie schon angedeutet, die starke Neigung haben, sich an ihrem vorderen Ende, d. h. an den Außenwänden, abzurunden, wobei die Kutikula zerrissen wird. Die subepidermalen Zellen der Hydropoten zeigen in diesem Stadium meist nur eine geringfügige Imprägnierung.

Wenn in einer Hydropote schon der ganze mittlere Teil volle Funktionsfähigkeit erreicht hat, gehen doch am Rande derselben

die Zell-Teilungen noch langsam weiter, indem von den angrenzenden regulären Zellen immer aufs neue kleine Teile abgetrennt und der Hydropote eingeführt werden. Nachdem aber auch dieser Vorgang seinen Abschluß gefunden, ist doch die Entwicklungsmöglichkeit der Hydropote noch nicht an ihrem Ende angekommen. Wenn nämlich eine Hydropote auf eine größere Strecke hin ihre Kutikula verloren hat, können die entblößten Epidermiszellen mit ihren mäßig dicken Außen- und dünnen Seitenwänden sehr häufig dem Einfluß des umgebenden Mediums nicht mehr lange widerstehen und kollabieren. Es ist nun nötig, daß für den Verlust der Epidermis Ersatz geschaffen werde, und so werden denn in den subepidermalen Hydropotenzellen in erster Linie sämtliche bestehenden Wände stärker imprägniert und teilweise

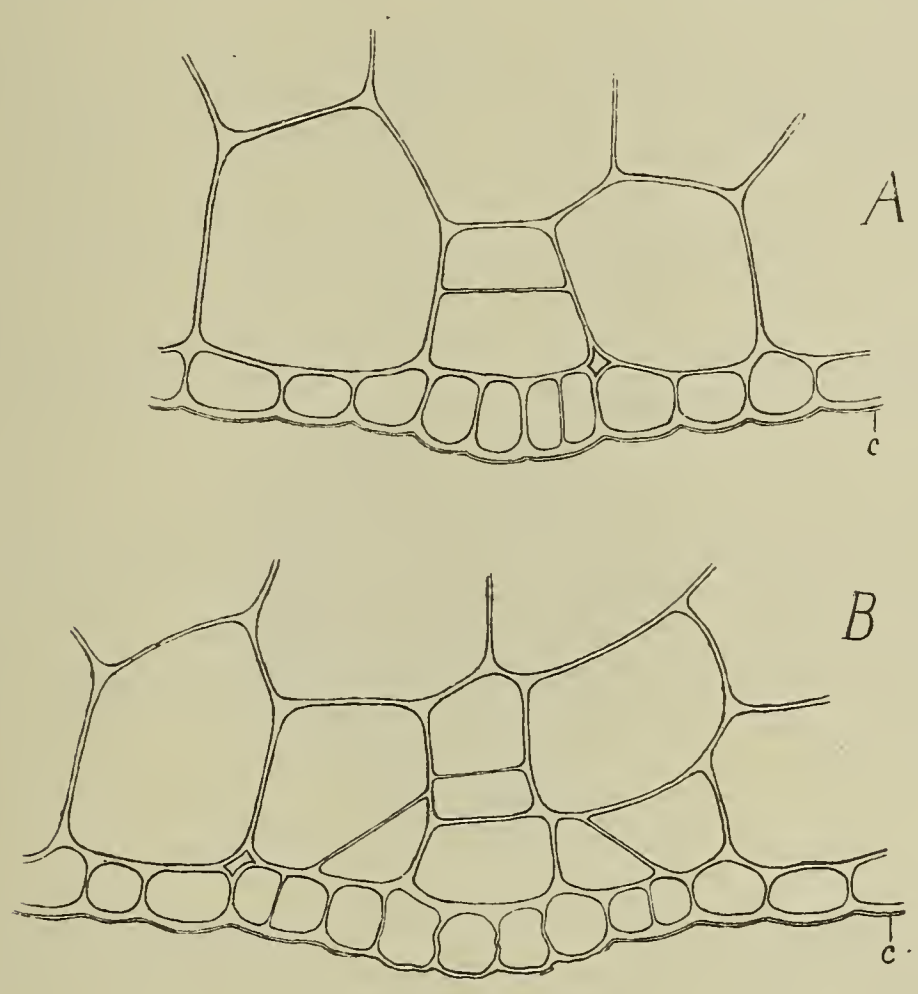

Fig. 9. *Myriophyllum spicatum*, Achse.
Querschnitte durch zwei verschiedenaltrige Hydropoten. An der älteren Hydropote in *B* ist die Kutikula *c* bereits größtenteils verschwunden und die Epidermiszellen beginnen zu kollabieren. Vergr. ca. 240.

wie vor allem die Außenwand, etwas verdickt. Überdies treten, was besonders wichtig ist, noch nachträglich neue Zellwände auf, welche den erforderlichen Abschluß der Hydropoten nach innen zu bewirken. An Querschnitten kann man beobachten, daß diese Wände an der Peripherie der Hydropoten direkt an den dort noch erhalten gebliebenen Epidermiszellen einsetzen und sich meist in einem mehr oder weniger kontinuierlichen Bogen durch das subepidermale Gewebe von einem Rande der Hydropote bis zum anderen erstrecken. So entsteht aus diesen Zellwänden eine im wesentlichen linsenförmige Fläche, die mit ihrer hohlen Seite nach

auswärts gerichtet ist und die Hydropoten nach innen und nach den Seiten hin abschließt. Je nach Bedürfnis können 2—3 derartige Wände hintereinander in derselben Richtung bis in die zweitinnere der ursprünglichen Parenchymschichten angelegt und meist auch noch mit „Substanz" imprägniert werden, so daß alte Hydropoten manchmal 3, selten sogar 4 niedrige Lagen von zum Teil erst nachträglich angelegten Zellen aufzuweisen haben. Quergestellte Abschlußwände können auch in den peripheren Epidermiszellen auftreten.

Fig. 9*B* zeigt an einer kleinen Hydropote nachträglich eingeschaltete Wände im subepidermalen Gewebe und in der Epidermis.

Die Dimensionen der hier in Betracht kommenden Zellen sind folgende:

Ort der Zellen		Länge	Breite	Höhe
1. Epidermis	a) Hydropoten	12–16	12–16	60—30
	b) reguläre Epidermis	45—80	16—22	16—22
				sehr wechs. meistens nur
2. Subepidermale Schicht	a) Hydropoten	22–30	20–25	25—35
	b) reguläres Gewerbe	45–80	30–47	45—80

Sämtliche Hydropotenzellen enthalten auch im ausgewachsenen Zustande eine reiche Menge von plasmatischem Inhalt, und zwar im allgemeinen mehr als die regulären Zellen. Die Hydropotenzellen der Epidermis besitzen auch eine beträchtliche Anzahl von Chlorophyllkörnern.

γ. *Limnanthemum.*

Zu den schönsten und bestentwickelten Hydropoten, die ich bisher gefunden habe, gehören zweifellos jene der Gattung *Limnanthemum.* Sie besitzen rundliche Gestalt (vgl. Fig. 11, S. 335) und sind meist von verhältnismäßig beträchtlicher Größe, so daß sie bei Färbung mit Fuchsin ohne weiters in die Augen springen. Besonders schön und zahlreich finden sie sich an der Unterseite der Schwimmblätter (Fig. 10), doch treten sie auch an allen anderen submersen Teilen der hierher gehörigen Arten auf, so am Rhizom, am Blattstiel und der Blattscheide, sogar auch an den untergetauchten Kelchblättern. Ihre Verteilung an den einzelnen Pflanzenteilen ist eine ungemein gleichmäßige, da sie bezüglich ihres Ortes im Gegensatz zu den Alismataceen und zu *Trapa* so gut wie gänzlich unabhängig vom Nervensystem sind.

Die Arten, an denen ich die Hydropoten näher untersuchte, sind *Limnanthemum nymphaeoides* und *L. Humboldtianum.* Merkwürdierweise unterscheiden sich diese Arten, die sich im übrigen besonders auch in der Blattform recht ähnlich sind, dadurch voneinander, daß bei ersterer die Hydropoten als schwache

Vorwölbungen, bei letzterer dagegen als tellerförmige Vertiefungen in der regulären Epidermisfläche erscheinen.

Den vertieften Hydropotentypus, wie er bei *L. Humboldtianum* vorkommt, hat bereits E. Perrot in einer Abhandlung über die Anatomie der Menyantheen in Bull. Soc. Bot. France, 1897, Tome 44, und in Ann. Sc. Natur, 8. Serie, Tome VII, 1898 (Anatomie comparée des Gentianacées) morphologisch beschrieben, wobei er auch zugleich Vermutungen über deren physiologische Bedeutung aussprach. Es soll hierauf bei Besprechung der Physiologie der Hydropoten im Kapitel V dieser Arbeit noch zurückgekommen werden, während wir an erster Stelle die Hydropoten der auch bei uns heimischen Art *Limnanthemum nymphaeoides* eingehender betrachten wollen.

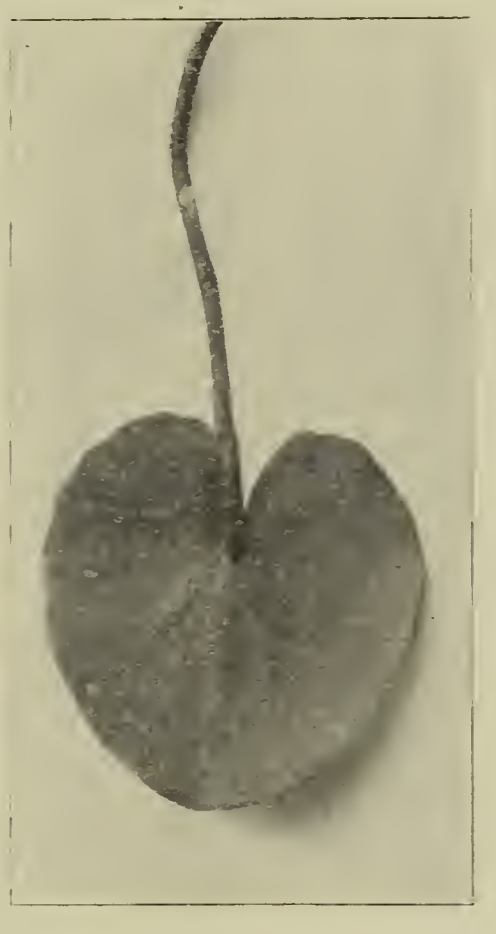

Fig. 10. *Limnanthemum nymphaeoides*, Schwimmblatt, Unterseite. Hydropoten in Fuchsinlösung gefärbt. Schwach verkleinert.

Das Schwimmblatt von *Limnanthemum nymphaeoides* (Fig 10) besitzt bekanntlich rundliche Gestalt mit tief herzförmigem Grunde. Von den Nerven desselben hat nur der Hauptnerv eine stärkere Rippenbildung aufzuweisen, dagegen fehlt eine solche an allen übrigen Nerven mehr oder minder gänzlich und so ist es verständlich, daß sich an diesem Blatte die Hydropoten, wie bereits oben angedeutet, sehr gleichmäßig über die ganze Fläche hin verteilen können. Nur an der Mittelrippe und zu deren Seiten liegen die Hydropoten weniger dicht beisammen, sind aber dort im einzelnen ein wenig größer als in den übrigen Teilen; gegen die Ränder zu werden sie im allgemeinen etwas kleiner und dichter.

Auch innerhalb kleiner Flächen in den mittleren Teilen der Blätter zwischen Mittelrippe und Rand ist indes die Größe der

Hydropoten eine äußerst wechselnde, da zwischen größeren immer zahlreiche kleinere liegen. Besonders häufig sind Hydropoten mit einem Durchmesser von 200 μ, doch sind auch solche, bei denen derselbe ungefähr 300 μ beträgt, nicht sehr selten.

Die Reichlichkeit der Hydropoten ist eine sehr große. Auf kreisrunden Flächenstücken von 1,7 mm Durchmesser zählte ich in den mittleren Teilen eines Blattes von normaler Größe in der Regel ca. 12 Hydropoten.

Die einzelne Hydropotenzelle der Epidermis (Fig. 11) besitzt polygonale, seltener rechteckige Gestalt mit meist geraden Seitenrändern; die regulären Epidermiszellen haben im allgemeinen polygonalen bis rechteckigen Umriß mit mehr oder weniger stark undulierten Seitenrändern. Die Flächenausdehnung ist bei den Hydropotenzellen eine recht geringe und zwar in der Regel eine ganz bedeutend geringere als bei den regulären Zellen. So fand ich für die letzteren einen mittleren Durchmesser von 44 μ, während die Hydropotenzellen nur einen solchen von 20 μ aufzuweisen hatten. Die Höhe der Hydropotenzellen beträgt im Durchschnitt 13 μ, die der regulären Zellen dagegen 18 μ.

Die Wände sind bei den regulären Epidermiszellen recht dünn, bei den Hydropotenzellen dagegen nach jeder Richtung nicht unbedeutend dicker. Die Außenwände tragen sehr häufig an der Innenfläche rundliche knotige Verdickungen von meist geringer Größe, oft in sehr beträchtlicher Zahl (bis zu 20 und mehr) in einer Zelle. Bei keiner anderen Hydropotenart habe ich diese Erscheinung in so hohem Maße angetroffen. Alle Wände der Hydropotenzellen der Epidermis sind in ihrer ganzen Dicke samt den warzigen Anlagerungen, welche ihrerseits auch eine Zellulosegrundlage besitzen, sehr gut mit der Imprägnierungssubstanz versehen, was diesen Zellen schon am frischen Blatte eine mehr bräunlichgrüne Farbe verleiht. In der regulären Epidermis kann Imprägnierung vollständig fehlen, doch ist sie nicht selten in einzelnen Teilen derselben in mehr oder weniger starkem Maße zu finden. Eine besondere Gesetzmäßigkeit konnte ich hierbei nicht entdecken, auf jeden Fall aber läßt sich konstatieren, daß hier auch die regulären Epidermiszellen eine starke Neigung zeigen, ihre Wände zu imprägnieren. Die Kutikula der Hydropotenzellen ist vollständig chemisch verändert und geht bei älteren Hydropoten häufig in deren mittleren vorgewölbten Teilen gänzlich zugrunde. An den regulären Epidermiszellen, auch wenn diese imprägniert sind, ist die Kutikula gänzlich normal.

An dünnen Querschnitten kann man auch hier bei starker Vergrößerung in der Außenwand der Hydropoten-Epidermiszelle unter der Kutikula 2 Lamellen unterscheiden, eine äußere ziemlich dicke und eine innere dünne, von denen die letztere ein dichteres Gefüge besitzt als die erstere und auch die knotigen Verdickungen trägt. Alle Schichten bestehen aus Zellulosegrundlage mit „Substanz", doch scheint letztere in der Innenlamelle in besonders reichem Maße vorhanden zu sein.

Der Inhalt der Hydropotenzellen besteht wie gewöhnlich aus einer sehr großen Menge von Plasma, in der zahlreiche kleine

Chlorophyllkörner eingebettet liegen, mehr als in den angrenzenden Zellen. Eisenbläuender Gerbstoff ist bei ziemlich zahlreichen Hydropotenzellen in ganz geringer Menge vorhanden; andere besondere Inhaltsstoffe konnte ich nicht nachweisen.

Innerhalb der rundlichen Hydropoten zeigen die Zellen in ausgewachsenem Zustande meist keine regelmäßige Anordnung und nur selten ist eine solche in konzentrischen Schichten um eine mittlere Partie herum zu erkennen. In den randlichen Teilen der Hydropoten nähern sich die Zellen derselben in Form, Größe und Dicke der Wände vielfach den regulären Zellen; überhaupt ist eine ganz scharfe Umgrenzung der Hydropoten in der Epidermis nicht gegeben.

Unter der gesamten Epidermis zieht sich eine kontinuierliche Schicht subepidermaler Zellen hin, welche etwas größer sind

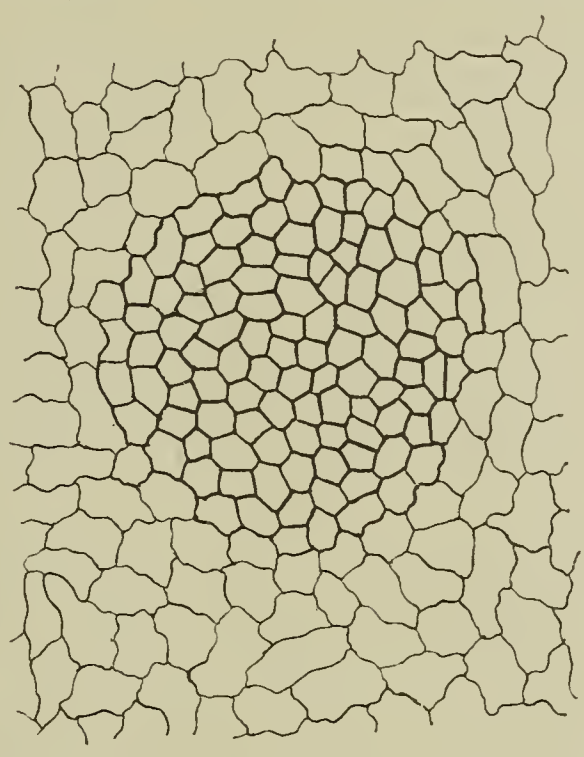

Fig. 11. *Limnanthemum nymphaeoides.*
Hydropote am Schwimmblatt; Flächenansicht. Vergr. 130.

als die Epidermiszellen und allenthalben lückenlos aneinander schließen. Im regulären Gewebe besitzen diese Zellen länglich-rechteckige bis polygonale Gestalt mit gebogenen oder geraden Seitenrändern, in den Hydropoten sind sie einfach polygonal und ihre Seitenränder gerade. Die Flächenausdehnung der regulären Zellen hat einen mittleren Durchmesser von 35—44 μ, die der Hydropotenzellen ist geringer und mißt im Durchschnitt nur 21—30 μ.

Die Höhe der regulären Zellen beträgt in der Regel 26 μ, die der Hydropotenzellen dagegen meist nur 20 μ. Die Zellwände sind bei beiden Zelltypen dünn, zeigen aber in den Hydropoten für gewöhnlich eine leichte Imprägnierung, welche den regulären Zellen gänzlich fehlt. Der plasmatische Inhalt der Hydropotenzellen ist auch in dieser Schicht sehr reich an Chlorophyll.

An älteren Hydropoten kommt es nicht gar selten vor, daß einzelne Epidermiszellen im mittleren Teile völlig zugrunde gehen und verschwinden. Es werden dann sämtliche an diese Lücke angrenzenden Wände sowohl die der seitlich angrenzenden noch erhaltenen Epidermiszellen wie auch besonders die

Außenwände der subpidermalen Zellen bedeutend verdickt und stärker imprägniert. An den letztgenannten Wänden treten dann an der Innenfläche vielfach auch die nämlichen knotigen und körnigen Verdickungen auf, die sich sonst nur in der Epidermis finden.

Ebensolche Hydropoten wie an den Blättern finden sich in großer Zahl gleichmäßig verteilt auch an den Blattstielen und Rhizomen. An den letzteren werden sie oft ums Doppelte größer als an den Blättern.

Eine unter dem Namen *Limnanthemum crenatum* F. Müll im botanischen Garten zu München-Nymphenburg sich befindende Art zeigte an der Unterseite der Schwimmblätter nach außen leicht vorgewölbte Hydropoten, welche zum Teil den stattlichen Durchmesser von über 400 μ besaßen, im übrigen aber ganz denen von *L. nymphaeoides* glichen. Die reguläre Epidermis derselben Blattfläche hatte an älteren Blättern fast in ihrer ganzen Ausdehnung starke Imprägnierung der Zellwände aufzuweisen, was auch schon äußerlich durch eine gelblich-braune Färbung der Zellen erkennbar war.

Wie schon erwähnt, sind die Hydropoten von *Limnanthemum nymphaeoides* stets in mäßiger Weise über die Epidermisfläche vorgewölbt. Indes ist es bei älteren größeren Hydropoten, namentlich wenn das betreffende Blatt aus dem Wasser genommen wird, gar nicht selten, daß dieselben in den mittleren Teilen nachträglich einsinken, während der Rand als niedrige ringförmige Erhöhung stehen bleibt. Auf diese Weise entstehen flach-kraterförmige Gebilde, und es scheint, als habe sich E. Perrot durch diese verleiten lassen, flachmuldenförmig vertiefte Zellgruppen in der Epidermis für alle Limnanthemumarten anzugeben.

Bei *Limnanthemum Humboldtianum* aber sind in Wirklichkeit auch die jungen lebenskräftigen Hydropoten in ihrer ganzen Ausdehnung schwachmuldenförmig vertieft. An dem Blatte dieser Art ist unterseits das ganze unter der Epidermis liegende Gewebe weit lockerer als bei *L. nymphaeoides;* eine zusammenhängende subepidermale Schicht ist nur in den Hydropoten vorhanden, nicht aber unter der regulären Epidermis, welche stellenweise direkt an die großen Lufträume des Schwammgewebes grenzt. Dieser Umstand mag wohl das entgegengesetzte Verhalten der Hydropoten bedingen.

Im übrigen sind die Verhältnisse in allen Punkten, die uns hier interessieren, ungefähr ebenso wie bei *L. nymphaeoides*. Erwähnt möge nur werden, daß an den untersuchten Blättern die Epidermiszellen in den runden Hydropoten häufiger als bei der anderen Art eine deutliche konzentrische Anordnung um eine mittlere Partie herum zeigten, und daß ich in den regulären Epidermiszellen nirgends eine Imprägnierung der Wände sah.

Die für die Hydropoten von *L. Humboldtianum* in Betracht kommenden Maße sollen der Vollständigkeit halber in folgender Tabelle angegeben werden:

Ort der Zellen		Flächendurchmesser	Höhe
1. Epidermis	a) Hydropoten	12—15	9
	b) reguläre Epidermis	24—45	12—15
2. Subepidermale Schicht	a) Hydropoten	30	15
	b) reguläres Gewebe	45	18

Der Durchmesser einer ganzen Hydropote betrug an dem untersuchten Blatte normaler Größe meist ca. 180 μ. Auf runden Flächenstücken von 1,7 mm Durchmesser zählte ich 5—8 Hydropoten.

E. Perrot bezeichnet in den oben angeführten Arbeiten die Hydropoten der Limnanthemumarten als „plages tannifères", d. h. als flache, gerbstoffhaltige Vertiefungen oder auch als „plages discoïdes brunâtres". Besonders bemerkt er die abweichende Gestalt und Größe der Zellen, die leichte Verdickung der Zellwände, sowie den großen Chlorophyllgehalt in den fraglichen Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht.

Ganz ähnliche Zellgruppen wie bei *Limnanthemum* fand Perrot auch an den Schwimmblättern von *Villarsia parnassifolia*, welche ebenfalls zu den Menyantheen gehört. Er beschreibt sie als „Depressions" in der Epidermis, welche von kleinen, „gerbstoffhaltigen" Zellen gebildet werden. Mir stand diese Pflanze zum Zwecke der Untersuchung leider nicht zur Verfügung, doch ist es zweifellos, daß wir auch hier vollwertige Hydropoten vor uns haben

Entwicklungsgeschichte der Hydropoten am Schwimmblatt von *Limnanthemum nymphaeoides*.

Die Entwicklung der Hydropoten am Schwimmblatt von *Limnanthemum nymphaeoides* erfolgt in allen Hauptpunkten ähnlich wie bei *Sagittaria sagittifolia*, zeigt aber doch einige Besonderheiten.

Auch an Blättern, die schon fast die halbe Größe der ausgewachsenen besitzen und sich bereits stark nach der Wasseroberfläche strecken, kann man an ihren noch eingerollten Teilen die ersten Anfangsstadien der Hydropoten finden. In einer gleichmäßig sich teilenden Epidermis sieht man nach und nach stellenweise kleine rundliche Gruppen von Zellen hervortreten, die sich einzig und allein durch reicheren Plasmagehalt von den übrigen unterscheiden. Die Zellen, die in der Peripherie dieser Gruppen liegen, beginnen nun, sich nicht mehr regellos, sondern vom Mittelpunkt derselben aus gerechnet, konzentrisch weiter zu teilen, so daß die Hydropotenanlage nach allen Seiten hin gleichmäßig weiterwächst. Bald hat nun die reguläre Epidermis in der Umgebung ihre Teilungen beendet, in der Hydropotenanlage aber gehen dieselben ebenso wie bei *Sagittaria* noch ziemlich lange weiter. Im Bereich der Hydropoten selbst werden in der Regel zuerst die mittleren Teile fertig gestellt; etwas später stellen die randlichen Partieen die Teilung ein und zwar erst, wenn der betreffende Blatteil schon nahezu seine endgültige Gestalt erreicht hat. Meist noch vor diesem Zeitpunkte beginnt die ganze Hydropote sich langsam schwach nach außen vorzuwölben, während gleichzeitig alle ihre Zellen sich noch beträchtlich nach jeder Richtung hin dehnen. Hierbei zeigen sie das Bestreben, möglichst isodiametrische Flächenformen anzunehmen, was besonders bei den mehr peripher gelegenen Zellen zutage tritt, die durch die Art der Teilungsvorgänge ursprünglich oft sehr stark in tangentialer Richtung ge-

streckt erscheinen. Die konzentrische Anordnung der Zellen, die in jungem Zustande vielfach recht deutlich vorhanden ist, wird hierbei durch gleitendes Flächenwachstum immer mehr verwischt. Die randlich gelegenen Zellen nehmen in der Regel Formen an, welche äußerlich einen gewissen Übergang zu den regulären Zellen bilden.

Einfacher als die Entwicklung der Epidermis ist jene der subepidermalen Schicht. Schon sehr frühzeitig tritt unter der gesamten Epidermis des Blattes eine gleichmäßige Lage von Zellen auf, welche während der ganzen weiteren Entwicklung eng aneinander gefügt bleiben. Soweit dieselben unter jungen Hydropotenepidermiszellen liegen, werden sie ebenso wie letztere mit einer besonders reichlichen Menge von Plasma ausgestattet, teilen sich im weiteren Verlauf etwas häufiger als die regulären Zellen der Nachbarschaft und beenden ihre äußere Ausgestaltung ungefähr gleichzeitig mit den Hydropotenzellen der Epidermis. Die Vermutung Perrot's, daß die subepidermalen Zellen der gegenständigen Organe durch nachträgliche Teilungen aus den Epidermiszellen entständen, beruht auf Täuschung.

Die Vorwölbung der Hydropoten wird häufig dadurch unterstützt, daß in der zweitinneren Zellenlage des Mesophylls noch besondere Teilungen parallel zur Epidermis erfolgen

Die chemischen Vorgänge in Zellwand und Kutikula nehmen ebenso wie bei *Sagittaria* erst in einem ziemlich späten Stadium ihren Anfang. Wenn die Zellen einer Hydropote wenigstens in der mittleren Partie derselben ihre Teilungen eingestellt haben und meist ungefähr den dritten Teil oder die Hälfte ihres künftigen Durchmessers besitzen, wird plötzlich die Imprägnierungssubstanz in den Wänden einiger zentral gelegener Zellen der Hydropoten nachweisbar. Hier sammelt sie sich gleich in recht beträchtlicher Menge an, und von diesem Mittelpunkte aus schreitet dann die Imprägnierung rasch nach allen Richtungen der Hydropoten weiter. Zuerst werden wie bei *Sagittaria* die Außenwände, dann die Seiten- und Innenwände der Epidermis, daraufhin auch die subepidermalen Zellen imprägniert, sämtliche erst schwach, bald aber in stärkerem Maße. Sowie in den Außenwänden der Epidermiszellen bereits eine ziemlich reichliche Menge von „Substanz" eingelagert ist, beginnt auch die Bildung der oben erwähnten körnigen Verdickungen an denselben.

Deutliche größere Gerüste von Hydropoten bleiben bei Behandlung mit konz. Schwefelsäure erst, wenn sich der betreffende Tel der Sprei te schon entrollt hat und einige Zeit mit dem Wasser in idirekter Berührung stand.

Sobald in den mittleren Zellen einer Hydropote die Imprägnierungssubstanz ausgeschieden ist, beginnt auch die bis dahin völlig normale Kutikula derselben sich chemisch zu verändern und Farblösung durchzulassen. Mit dem Vordringen der Imprägnierung in die übrigen Zellen hält in der Folge die Metamorphose der Kutikula gleichen Schritt, bis sie sich über sämtliche Zellen der Hydropote ausgebreitet hat. An günstigen Stellen am Rücken der Spreite

kann dies schon erreicht sein, kurz ehe dieselbe sich auf dem Wasserspiegel ausbreitet, im allgemeinen findet aber die Entwicklung erst dann ihren völligen Abschluß, wenn das Blatt bereits auf dem Wasser schwimmt.

4. Potamogeton natans.

Schwimmblatt.

Bei den bisher besprochenen Schwimmblättern war das numerische Verhältnis zwischen regulären und Hydropoten-Zellen an der Unterseite der Spreite ein sehr verschiedenes. Bei *Alisma Plantago* z. B. fanden wir relativ nur sehr wenige Hydropotenzellen, bei *Trapa natans* und anderen dagegen deren eine große Menge. Am Blatte von *Potamogeton natans* ist nun endlich der Fall gegeben, daß nicht ein Teil, sondern die Gesamtheit der unterseitigen Epidermiszellen der Spreite in typische Hydropotenzellen umgewandelt werden und so zusammen gewissermaßen eine einzige Hydropote von der Größe der ganzen Blattfläche bilden.

Die unterseitige Epidermis eines ausgewachsenen Schwimmblattes von *Potamogeton natans* besteht in den Areolen gleichmäßig aus kleinen meist sechseckigen Zellen, welche stellenweise in der Längsrichtung des Blattes etwas verkürzt, sonst aber isodiametrisch sind, gerade Seitenränder besitzen und in der Regel in Längsreihen verlaufen. Der mittlere Durchmesser der Zellen beträgt 16 μ, die Höhe einschließlich der Außenwand 16—19 μ. An den nur mäßig vorspringenden Nerven sind die Zellen naturgemäß in der Richtung derselben gestreckt, sonst aber ebenso wie in den übrigen Teilen des Blattes ausgestattet.

Nach innen zu grenzen an die Epidermis unmittelbar große Lufträume, welche von einschichtigen Scheidenwänden umgeben werden. Eine durchgehende subepidermale Schicht ist also nicht vorhanden.

Was den Epidermiszellen ihren Hydropotencharakter verleiht, das ist in allererster Linie natürlich die Beschaffenheit ihrer Wände (Fig. 12, S. 340).

Die Außenwand besitzt an ausgewachsenen unverletzten Zellen die beträchtliche Dicke von ungefähr 3,7—5 μ. Die Kutikula zeigt genau dieselbe chemische Veränderung, die wir bei allen echten Hydropoten fanden, und geht an älteren Blättern oft auf sehr große Strecken hin gänzlich verloren. In dem übrigen Teile der Außenwand lassen sich schon ohne Anwendung von Reagentien mit großer Deutlichkeit die zwei Lamellen *m* und *i* (cf. Fig. 12) erkennen, welche wir in ähnlicher Ausbildung bereits bei verschiedenen anderen Hydropoten angetroffen haben. Sie sind wie auch in den übrigen Fällen im Querschnitt nicht durch eine scharfe Linie voneinander geschieden, sondern gehen an der Grenze ineinander über. Die äußere Lamelle *m* kann bis gegen 3 μ dick werden und nimmt somit den größten Teil der Wand ein. Sie besitzt blaßgelbe Farbe und besteht aus Zellulose mit leichter Im-

prägnierung. Die bedeutend dünnere Lamelle *i* ist von bräunlich gelber Färbung und stellt ein sehr dichtes Gefüge von Zellulose und sehr viel Imprägnierungssubstanz dar. In ihr zeigen sich ab und zu auch kleine höckerige Erhöhungen. Die Lamelle *m* wird an älteren Blättern nach Schwinden der Kutikula häufig stellenweise korrodiert und geht gelegentlich bis an die Lamelle *i* hieran zu grunde, diese selbst aber hält allen äußeren Einflüssen gegenüber unverändert stand.

In einigen Zellen konnte ich nach innen zu mit großer Deutlichkeit noch eine dritte Lamelle (*p*) von meist mäßiger Dicke unterscheiden. Sie bestand aus Zellulose und zeigte nur ganz wenig Imprägnierung.

Die Seitenwände besitzen im Gegensatz zur Außenwand nur sehr geringe Dicke. An manchen Stellen ließ sich die oben angeführte Lamelle *m* als äußerst dünnes Häutchen auf eine kurze Strecke hin in die Seitenwände hinein verfolgen, im übrigen aber scheinen diese nur aus den nach innen sich fortsetzenden Lamellen *i* zu bestehen.

Sie sind reichlich imprägniert, am stärksten da, wo sie auf die Außenwand stoßen, nach einwärts dagegen bedeutend schwächer.

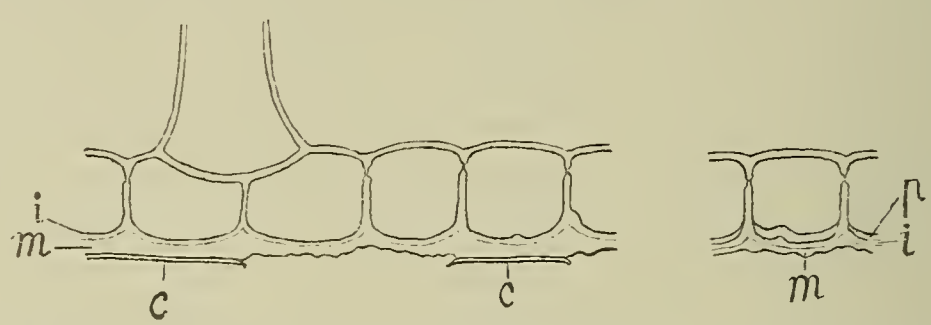

Fig. 12. *Potamogeton natans*. Querschnitt durch die unterseitige Epidermis des Schwimmblattes. *c* Kutikula, *m* äußere, *i* innere Lamelle der Außenwand; *p* gelegentlich auftretende innerste Lamelle. Vergr. 500.

In dem der Innenwand genäherten Teile besitzen sie eine große Menge von Tüpfeln.

Die Innenwände sind ungefähr von derselben Dicke wie die Seitenwände und besitzen mäßige Imprägnierung. An jungen Spreiten aber, welche eben die Wasserfläche erreicht haben, ist letztere in der Regel noch nicht vorhanden.

Der Inhalt der Epidermiszellen besteht aus einer reichen Menge Plasma mit zahlreichen Chlorophyllkörnern, in denen sich aber keine Stärkekörner nachweisen ließen.

Bei älteren Blättern sind sehr häufig auch die subepidermalen, ziemlich hohen Zellen der Scheidenwände, welche der Epidermis aufsitzen, in ihrem unteren Teile imprägniert.

Der Blattstiel von *Potamogeton natans* besitzt in seinem obersten, der Spreite anliegenden Teile ein ca. 1—2 cm langes Gelenk, dessen Epidermis völlig frei von Hydropotenzellen ist; unterhalb dieser kurzen Strecke dagegen zeigen sämtliche Epidermiszellen des Stieles ringsum wieder ausgesprochenen Hydropotencharakter. Bringt man also ein lebendes frisches Blatt der Pflanze in Fuchsinlösung, so erscheinen in ganz kurzer Zeit alle Zellen

der Blattunterseite und des Stieles mit Ausnahme der erwähnten Stelle in roter Färbung.

5. Submerse Blätter, welche in ihrem ganzen Umfange von Hydropotenzellen bedeckt sind.

Bei *Potamogeton natans* tritt deutlich das Bestreben zutage, möglichst alle Zellen, welche mit dem Wasser in ständiger direkter Berührung stehen, in Hydropotenzellen zu verwandeln. Wird dieses Prinzip auf ein völlig submerses Blatt angewendet, so kann an diesem in seinem ganzen Umfange keine einzige reguläre Zelle erhalten bleiben; es muß sich dasselbe vielmehr in der ganzen Oberfläche zu einer einzigen großen Hydropote umbilden.

Ich habe nun tatsächlich auch mehrere Arten von Wasserpflanzen gefunden, deren submerse Blätter diese Erscheinung in meist recht vollkommenener Weise besitzen; es sind dies *Alisma graminifolium f. angustissimum* ferner *Ranunculus fluitans, R. divaricatus* und *R. aquatilis, Ceratophyllum demersum* und *Myriophyllum spicatum.*

Der Hydropotenapparat dieser Arten beschränkt sich ebenso wie bei *Potamogeton* fast ausschließlich auf die Epidermis, und nur gelegentlich werden auch subepidermale Zellen durch Imprägnierung der Wände ganz oder teilweise in denselben einbezogen. Die Epidermiszellen selbst sind von geringer Größe, besitzen im wesentlichen polygonale Gestalt mit geraden, seltener einfach gebogenen Seitenrändern und streichen in der Regel in deutlichen Längsreihen.

Die Entwicklung des Hydropotenapparates am jungen Blatte beginnt bei den Ranunculusarten, bei *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* stets da, wo dasselbe zuerst sein Wachstum beendet, an der Spitze. Wenn dort die Zellen ihre Teilungen eingestellt haben, macht sich in ihren Wänden eine erst geringe, dann immer stärker werdende Imprägnierung bemerkbar und gleichzeitig mit ihr nimmt die chemische Veränderung der Kutikula ihren Anfang. Von der Spitze aus schreitet dieser Prozeß an allen Seiten des Blattes langsam nach abwärts, wobei sich aber seine Intensität häufig ganz allmählich vermindert, so daß dann auch bei ausgewachsenen Blättern die Epidermiszellen nahe der Basis oft nur in ganz geringem Maße die Eigenschaften von Hydropotenzellen aufweisen. Dies ist besonders deutlich bei den langen Blättern von *Ranunculus fluitans.* Bei *R. divaricatus* und *Ceratophyllum* ist übrigens, wie weiter unten noch näher dargelegt werden soll, eine scharf umschriebene Partie im unteren Teile des Blattes überhaupt vollständig frei von Hydropotenzellen.

a. *Alisma graminifolium f. angustissimum.*

Die submersen Bandblätter, welche für die angeführte Form charakteristisch sind, besitzen schmal-linealische Gestalt. Die polygonalen Zellen der oberseitigen und unterseitigen Epi-

dermis sind im mittleren Teile des Blattes meist isodiametrisch, im oberen dadegen sehr häufig kürzer als breit, gegen die Basis zu, an den Nerven 1. Ordnung und am Rande dagegen naturgemäß in der Richtung des Blattes gestreckt. Die Seitenränder sind meist gerade. In der oberen Hälfte des Blattes beträgt der Durchmesser einer Zelle unterseits nur 26—29 μ, oberseits 29—32 μ; die Höhe mißt beiderseits ungefähr 23—39 μ. Das Volumen der Zelle ist demnach ein recht geringes, was besonders auffallend ist, wenn damit das ganz bedeutend größere Volumen der regulären Epidermiszellen am submersen Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia* oder von anderen Alismataceen verglichen wird. Eine kontinuierliche subepidermale Schicht ist nicht vorhanden.

Die Epidermiszellen ausgewachsener Blätter mit Ausnahme jener im untersten Teile derselben besitzen eine deutlich chemisch veränderte Kutikula, welche aber, soweit ich es beobachten konnte, auch im Alter noch erhalten bleibt und höchstens am Blattrande und an den größeren Nerven streckenweise schwindet. In dem darunter liegenden mäßig dicken Teile der Außenwand lassen sich in der gewohnten Weise die zwei Lamellen *m* und *i* unterscheiden, von welchen letztere dünner aber dichter ist als erstere. Imprägnierungssubstanz ist reichlich vorhanden und zwar auch hier anscheinend in der Lamelle *i* in größerer Menge als in der Lamelle *m*. Die Seitenwände sind nur leicht verdickt und namentlich in der der Außenwand anliegenden Hälfte gut imprägniert. Wo drei Zellen aneinanderstoßen, befindet sich an der Außenwand ein ziemlich starker Zwickel, welcher besonders viel „Substanz“ enthält, und sich auch in die Kante der Seitenwände hinein verlängert. Die Innenwände sind nur ziemlich dünn und nicht überall imprägniert. Nicht gar selten findet sich indes auch in subepidermalen Zellen stellenweise leichte Imprägnierung.

Aber nicht an allen Teilen des Blattes verhalten sich die Epidermiszellen genau so, wie hier geschildert. Ganz unten gegen die Scheide zu wird die Imprägnierung der Zellen langsam schwächer, die Kutikula wird nur mehr teilweise oder schließlich gar nicht mehr chemisch verändert, und im Scheidenteile selbst ist, wie schon oben angedeutet, von einem Hydropotencharakter der Zellen größtenteils überhaupt nichts mehr zu erkennen. Im Gegensatz hierzu sind die Zellen am Rande und an den Nerven 1. Ordnung der Blattunterseite in ganz besonders hohem Grade imprägniert.

In Ermangelung geeigneten lebenden Materials konnte ich zwar leider die Entwicklung und Funktionstüchtigkeit der Hydropotenzellen bei den in Rede stehenden Bandblättern nicht eingehender untersuchen, allein verschiedene Anzeichen am ausgewachsenen und getöteten Blatte (Alkoholmaterial!) berechtigen zu der Annahme, daß die Hydropotenzellen am Rande und den genannten Nerven den übrigen in der Entwicklung ein wenig vorauseilen und eine noch größere Funktionsfähigkeit erlangen als die Zellen der Areolen. Darnach scheint das Blatt auch phylogene-

tisch erst Randhydropoten sowie lange Hydropoten an den unterseitigen großen Nerven besessen zu haben, ehe auch die Zellen der Areolen die Fähigkeit erwarben, Hydropoteneigenschaften anzunehmen.

b. Die Wasserranunkeln.

Die Arten *Ranunculus fluitans*, *R. divaricatus* und *R. aquatilis* besitzen bekanntlith stark zerschlitzte Wasserblätter mit annähernd steilrunden Abschnitten. Am eingehendsten untersuchte ich den Hydropotenapparat am Blatte von *R. fluitans*, das wegen seiner Größe hierzu am geeignetsten erschien.

Die Epidermiszellen dieses Blattes sind in ausgedehnten Längsreihen angeordnet und haben meist sechseckige, selten auch rechteckige oder quadratische Gestalt mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern und schwach abgerundeten Ecken. Ihre Breite beträgt mit großer Regelmäßigkeit 25—28 μ, die Länge ist ziemlich stark wechselnd, im allgemeinen aber nie größer,

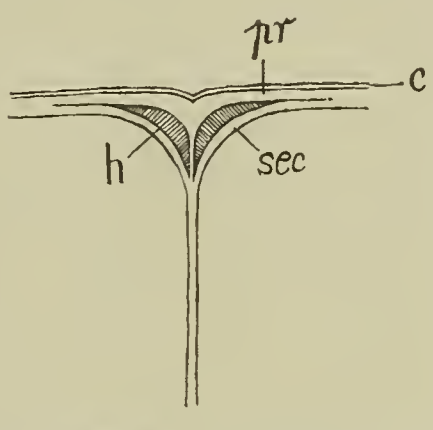

Fig. 13. *Ranunculus fluitans*. Querdurchschnitt durch Außen- und Seitenwand in der Epidermis des Blattes. *pr* Primär-, *sec* Sekundärlamelle, *c* Kutikula, *h* Hohlraum. Vergr. 600.

sondern meist kleiner als die Breite. Die Höhe mißt durchschnittlich 25 μ.

Nach innen grenzen an die Epidermiszellen weitlumige, langgestreckte Parenchymzellen, welche in der ganzen subepidermalen Schicht lückenlos aneinander stoßen.

Von ganz besonderem Interesse ist hier wiederum Bau und Ausgestaltung der Zellwände in der Epidermis. Die Außenwand besitzt die ziemlich geringe Dicke von ungefähr 3 μ und ist in all ihren Teilen ebenso wie die anderen Wände von blaßgelblicher Färbung. Die Kutikula ist am ausgewachsenen Blatte vollständig metamorphosiert und nur im untersten Teile des Stieles nimmt, wie schon früher erwähnt, der Grad der chemischen Veränderung sehr häufig langsam ab. An den feinsten Zipfeln älterer Blätter ist sie oft stellenweise nicht mehr zu finden.

Der übrige Teil der Außenwand (cf. Fig. 13) setzt sich aus zwei ungefähr gleich dicken Lamellen zusammen, welche hier aber nicht in allen Stücken der Lamellen *m* und *i* anderer Arten entsprechen und deshalb im Gegensatz hierzu als Primär- und Sekundärlamelle bezeichnet werden sollen. Die Primärlamelle

(pr) zieht sich gleichmäßig unter der Kutikula hin und setzt sich als ganz dünnes Häutchen in die Seitenwand hinein fort, wo sie die Mittellamelle bildet. In dem Winkel zwischen Außen- und Seitenwand schwillt sie zu einem kleinen Zwickel an. Die Sekundärlamelle *(sec)*, welche, wie erwähnt, in der Regel nicht dünner als die Primärlamelle ist, liegt dieser in eben ausgewachsenen Zellen an der ganzen Außenwand bis nahe an die Seitenränder hin unmittelbar an. Dort aber biegt sie, wie die Fig. 13 zum Ausdruck bringt, in leichter Rundung derart zu der zugehörigen Seitenwand ab, daß zwischen beiden Lamellen ein schmaler Hohlraum *(h)* frei bleibt. Unter demselben schmiegt sich die Sekundärlamelle wieder eng der primären an und bildet mit ihr und der entsprechenden Sekundärlamelle der Nachbarzelle die Seitenwand, welche allenthalben nur sehr geringe Dicke zeigt. An jüngeren Zellen sind die Hohlräume zunächst nur da sichtbar, wo die Außenwand mit zwei Seitenwänden eine Ecke bildet, später dehnen sie sich oben um die ganze Zelle herum aus und werden auch dann noch langsam etwas größer.

Die beste Trennung beider Lamellen wird durch geeignete Reagentien, besonders durch Javell'sche Lauge oder auch schon Glyzerin, bewirkt. Es löst sich hierbei an günstigen Präparaten die ganze Sekundärlamelle von der primären los, sowohl an der Außenwand wie an den Seitenwänden, und nur da, wo letztere an die Innenwand grenzen, erfolgt in einer schmalen Zone, ebenso wie in der Innenwand selbst, keine Spaltung. Imprägnierung ist in beiden Lamellen der Außen- und Seitenwände meist reichlich vorhanden, am meisten in dem kleinen Zwickel der Primärlamelle. Auch die Innenwand ist deutlich imprägniert und zwar besonders in den kleinen Zwickeln, die sie mit den Seitenwänden der Epidermis und der subepidermalen Schicht bildet. Weiter nach innen erstreckt sich die Infiltrierung der Wände nicht.

Der plasmareiche Inhalt der Zellen schließt sehr zahlreiche Chlorophyllkörner ein, welche normale Größe und normales Aussehen besitzen. Indes konnte ich mit Jod keine Stärke in denselben nachweisen.

Die Verhältnisse der Hydropotenzellen am Blatte von *Ranunculus divaricatus* entsprechen im allgemeinen ganz denen bei *R. fluitans*. Auch eine Primär- und Sekundarlamelle ist in der männlichen Ausbildung in den entsprechenden Zellwänden vorhanden und ebenso die kleinen Hohlräume zwischen beiden in den äußeren Ecken der Zellen. Im Gegensatz zu *R. fluitans* fand ich indes hier die Wände subepidermaler Zellen in ihrem ganzen Umfange leicht imprägniert. Sehr beachtenswert ist ferner, daß am ganzen Blattstiel bis zur Basis der zerschlitzten Spreite alle Zellen vollständig normal bleiben, während sie sich schon unmittelbar darüber in typische Hydropotenzellen verwandeln.

Bei *Ranunculus aquatilis* dagegen erstreckt sich der Hydropotencharakter der Epidermis wiederum ebenso wie bei *R. fluitans* auf den ganzen Blattstiel bis gegen die Achse hinab. Kleine Hohlräume in der Zellwandung, wie sie bei *R. fluitans* und *divaricatus*

vorkommen, habe ich nirgends beobachtet. Die Imprägnierung der Wände beschränkt sich im allgemeinen auf die Epidermis.

Erwähnt sei auch an dieser Stelle, daß ich an den Schwimmblättern von *R. aquatilis* merkwürdigerweise keine Hydropoten fand. Auch an der Achse der drei angeführten Arten sind solche nicht vorhanden.

c. *Ceratophyllum demersum.*

Die bekannten steifen dichtstehenden Blätter dieser wurzellosen Wasserpflanzen sind pfriemlich mit einer ziemlich starken Krümmung nach aufwärts gegen den Vegetationspunkt der Achse zu und tragen an der nach außen gekehrten Seite kleine zugespitzte Höcker mit je einem einzelligen Stachel.

Die Epidermiszellen besitzen meist polygonale, seltener rechteckige oder quadratische Gestalt mit geraden Seitenrändern. Ihre Breite mißt ca. 25—30 μ, die Länge ist mehr wechselnd, hat aber ungefähr denselben Mittelwert. Nach innen grenzen an die Epidermis sehr weitlumige, lückenlos aneinander gefügte Parenchymzellen.

Die Zellwände der Epidermis, namentlich Außen- und Seitenwände, sind ziemlich dick, dicker als bei *Ranunculus fluitans,* und besitzen da, wo die beiden genannten Wände aneinander stoßen, leicht verstärkte Zwickel. An einem kleinen, nur ca. 1 mm langen scharf umgrenzten Stück an der Basis des Blattes sind die Zellwände samt der Kutikula völlig normal, im ganzen übrigen Teile aber und zwar auch schon unmittelbar über der genannten Stelle sind sie in der Weise chemisch verändert, wie es bei typischen Hydropotenzellen der Fall ist. Vor allem ist hier die Kutikula allenthalben vollkommen metamorphosiert. Die Außenwände sind stets gut imprägniert, ebenso die Seitenwände, wenigstens im äußeren Teile, und ganz besonders überdies die Zwickel an den Stellen, wo drei Zellen aneinander grenzen. Nach innen zu wird die Imprägnierung schwächer und ist in der Innenwand selbst nur mehr in ganz geringem Maße oder gar nicht vorhanden. In seltenen Fällen können indes auch die Zellwände der subepidermalen Schicht in den der Epidermis genäherten Teilen ganz leicht infiltriert sein.

Stärkere Imprägnierung als in den übrigen Zellwänden findet sich in denen der Höcker in der Umgebung des Stachels. Die sehr dicken Wände des letzteren bleiben in heißer konzentrierter Schwefelsäure in ihrer ganzen Stärke ungelöst und scheinen neben Lignin auch die nämliche „Substanz“ zu enthalten wie die anderen Epidermiszellen. Interessant ist, daß bei der Entwicklung des ganzen Blattes die Imprägnierung der Zellwände in den Höckern der Blattspitze ihren Anfang nimmt und sich dort auch die Kutikula zuerst chemisch verändert. Von hier aus schreitet dann die Umbildung der Zellwände langsam gegen die Basis weiter.

Im Innern der Zelle befindet sich wie gewöhnlich viel Plasma mit zahlreichen Chlorophyllkörnern.

Die Achse besitzt keine Hydropotenzellen.

d. *Myriophyllum spicatum*, Blatt.

Das submerse Blatt von *Myriophillum spicatum*, bei dem wir bereits an der Achse die oben beschriebenen kurzen Hydropoten fanden, ist fiederspaltig mit borstlichen Abschnitten.

Die in Längsreihen streichenden Epidermiszellen sind kurz rechteckig, quadratisch oder polygonal mit geraden Seitenrändern. Ihre Breite beträgt mit großer Regelmäßigkeit 22 μ, die Länge ist meist etwas kürzer. Die Höhe mißt 19—25 μ. Unter der Epidermis liegt wie bei allen ähnlichen Wasserblättern eine Schicht eng aneinander schließender weitlumiger Parenchymzellen.

Die Zellwände der Epidermis sind sehr dünn; die Dicke der Außenwände mißt nur ungefähr 1,5 μ. Wo die Seitenwände auf die Außenwände auftreffen, schwellen sie zwickelartig an. An diesen Stellen, wie auch an der Außenwand selbst, gewahrt man nicht selten kleine knotige oder warzige Verdickungen, welche ins Zellinnere vorragen. Die Außenwand ist in ihrer ganzen Dicke gut imprägniert, die Seitenwände dagegen meist nur ungefähr in der äußeren Hälfte, wobei sich die Imprägnierung von der Außenwand nach innen zu langsam verliert. Die Innenwand selbst und Wände subepidermaler Zellen fand ich nur ganz ausnahmsweise leicht infiltriert.

Die Kutikula ist am ausgewachsenen Blatte deutlich chemisch verändert; nur über der Mitte der Zellen, namentlich gegen die Basis des Blattes zu, bleibt hier nicht gar selten ein rundliches oder ovales Stück derselben mehr oder minder normal, während sie dagegen im Bereich der verdickten Seitenränder stets metamorphosiert ist. In dem Bestreben, sich abzurunden, lösen sich die einzelnen Zellen in vorgeschrittenem Alter an ihrem äußeren Teile häufig auf eine ganz kurze Strecke hin von einander los, ein Vorgang, bei dem natürlich die Kutikula über den Zellwänden zerreißt. An den feinen Fiederchen alter Blätter kann dieselbe nach meinen Beobachtungen streckenweise überhaupt gänzlich zu grunde gehen.

Der Inhalt der Epidermiszellen ist der gleiche wie bei den ähnlichen submersen Blättern.

6. Trapa natans.

Stiel des Schwimmblattes. Achse.

Legt man einen ganzen lebenden Sproß von *Trapa natans* in verdünnte Fuchsinlösung, so färben sich nach kurzer Zeit nicht nur die bereits früher besprochenen Hydropoten der Spreite, sondern ebenso auch der ganze Stiel nicht zu junger Blätter, sowie die Achse mit Ausnahme ihres jüngeren, mehrere Zentimeter langen Teiles unterhalb der Blatt-Rosette. Die sich färbenden Zellen an den Blattstielen und besonders auch an der Achse haben indes verschiedene Eigentümlichkeiten aufzuweisen, wodurch sie sich von denen aller bisher besprochenen Hydropoten zum Teil wesentlich unterscheiden.

Am Blattstiele ist der interessanteste Teil der aufgeblasene. Die Epidermis desselben besteht an jüngeren Blättern aus kleinen, niedrigen Zellen, welche meist rechteckige oder quadratische, seltener polygonale Gestalt mit geraden oder gebogenen Seitenrändern besitzen. Die subepidermalen Zellen haben einen nicht unerheblich größeren Flächendurchmesser (mittl. Durchmesser ca. 19 μ) und nicht ganz die doppelte Höhe wie die Epidermiszellen, sind aber im übrigen diesen sehr ähnlich. Sie schließen ebenfalls lückenlos aneinander und bilden wie die Epidermiszellen mehr oder minder regelmäßige Längsreihen. Nach innen folgen weiterhin noch 1—2 analoge Paremchymschichten, und dann erst die großen Lufträume des Stieles.

Die Zellwände der Epidermis, auch die Außenwände derselben sind allenthalben nur von sehr geringer Dicke, etwas stärker sind diejenigen der subepidermalen Schicht. Imprägnierung ist in der Außenwand der Epidermis merkwürdigerweise nur in sehr leichtem Grade vorhanden, etwas mehr findet sich in den Seiten- und Innenwänden. Von der subepidermalen Schicht sind zunächst Außen- und Seitenwände ziemlich stark imprägniert. Die Kutikula scheint hier ebenso wie bei den bisher besprochenen Fällen chemisch sich zu verändern, sobald die Ausscheidung der „Substanz“ in der darunter liegenden Wandung erfolgte, geht aber dann infolge der weiteren Entwicklung der Epidermis rasch ganz und gar verloren. Die Zellen der Epidermis beginnen nämlich schon sehr bald sich in ihrem äußeren Teile mehr oder weniger weitgehend von einander zu trennen und kollabieren am eben ausgewachsenen Blatte nach und nach vollständig, so daß auf weite Strecken hin oft nur mehr kaum erkennbare Reste derselben erhalten bleiben. An den absterbenden Zellen ist von einer Kutikula bereits gar nichts mehr zu entdecken. Der Verlust der Epidermis wird dadurch ausgeglichen, daß die Imprägnierung in den Wänden der subepidermalen Zellen besonders auch in deren Innenwänden verstärkt wird und weiterhin mehr oder weniger tief auch in die Wände der darunter liegenden Zellen eindringt. Gelegentlich finden in diesen beiden Zellschichten noch nachträgliche Teilungen parallel zur Oberfläche des Stieles statt, manchmal treten außerdem auch noch neue Wände in Radialebenen des Stieles oder senkrecht zur Längsrichtung desselben auf. Die neu gebildeten Wände werden alsbald gut imprägniert. Es ist hier der merkwürdige Fall gegeben, daß nicht die Epidermis, sondern die subepidermalen Zellen die wichtigste Schicht an der Peripherie eines Blatteiles bilden und den Schutz des tieferliegenden Gewebes auf die Dauer allein zu bewerkstelligen haben.

Der Inhalt der jungen Epidermiszellen, sowie der subepidermalen Zellen am aufgeblasenen Teile des Stieles besteht aus glashellem Plasma ohne Chlorophyll.

Die Achse von *Trapa* besitzt unter der Epidermis ein vielschichtiges Rindenparenchym, dessen periphere Zellen ziemlich dünnwandig sind und im Flächenbilde parallel zur Längsachse gestreckt, im Querschnitte aber isodiametrisch-polygonal erscheinen. Querschnitte durch den in Fuchsinlösung sich

rot färbenden Teil einer Achse ungefähr 8 cm unter der Blattrosette zeigten, daß dort keine zusammenhängende Epidermis mehr vorhanden war, es wurde vielmehr der ganze Umfang des Stämmchens lediglich von den Resten kollabierter Zellen eingenommen, von denen man nicht unterscheiden konnte, ob sie ursprünglich zur Epidermis oder zur Rinde gehört hatten. Von einer Kutikula war nichts mehr zu sehen. Die Wände der kollabierten Zellen waren ziemlich stark imprägniert und ebenso vom noch lebenden Gewebe die Wände der äußersten 2 - 3 Zellschichten. Deutlich konnte man erkennen, daß bei dieser Achse bei zunehmendem Alter immer neue Zellen an der Peripherie kollabieren, während die Imprägnierung in entsprechender Weise nach innen zu auf immer neue Zellschichten übergreift. Einen Unterschied in chemischer Hinsicht zwischen der Imprägnierungssubstanz hier und in den Hydropoten der Blätter habe ich nicht gefunden.

Sehr zweifelhaft ist es, ob in diesem Falle wirklich von einer eigentlichen Hydropotenbildung gesprochen werden darf, oder ob nicht vielmehr die Imprägnierung allein oder hauptsächlich deshalb erfolgt, um die durch rein mechanische Einflüsse von einer Kutikula entblößte Achse nach außen hin möglichst gegen zersetzende Agentien zu schützen. Vielleicht liegt hier eine einfache „Metadermisbildung" im Sinne von A. Meyer vor, wie sie dieser Forscher am Rhizom von *Veratrum album* und *V. nigrum* (Archiv der Pharmazie. XX. 1882. p. 81) beschrieb. Die Färbbarkeit der Zellwände an der Peripherie der lebenden Achse in Fuchsinlösung würde hier, wo die Kutikula fehlt, nicht gegen die obige Annahme sprechen. Die imprägnierte Membran hat sich zwar an all den Pflanzen, wo ich sie daraufhin prüfte, als ziemlich gut permeabel für Wasser und Salze erwiesen, aber sie ist es doch in viel geringerem Maße als reine Zellulosewand und besitzt überdies eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen Zersetzung.

Am Rhizom von *Trapa* befinden sich zweierlei Wurzeln, im oberen Teile kurze Wasserwurzeln, in unterer lange Schlammwurzeln. Sehr interessant ist es nun, daß ich bei ersteren und zwar am Hauptast kurz vor Bildung der Seitenwurzeln sowohl die Wände der Epidermis wie der subepidermalen Schicht in reichem Maße von einer Substanz imprägniert fand, für die ich mit konz. Schwefelsäure, Eau de Javelle sowie Sudan III genau die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten am Blatte. Eine echte Verkorkung der subepidermalen Zellen konnte ich nicht finden; ob eine solche noch in späteren Stadien erfolgt, habe ich indes nicht untersucht. An den Schlammwurzeln dagegen ist die hypodermale Zellschicht deutlich verkorkt, während die Epidermiszellen in ihren Wänden wiederum die gleiche Substanz enthalten wie die entsprechenden Zellen der Wasserwurzeln. Da an den letztgenannten wie wohl an allen Wurzeln von vornherein eine Kutikula fehlt, scheinen dieselben, soweit es sich ohne eingehendere Untersuchung dieser Organe sagen läßt, in Bau und Funktion weitgehende Analogien zu den hydropotisierten Blatteilen der Wasserranunkeln, von *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* aufzuweisen.

III. Kapitel.

Die Kutikula der Hydropotenzellen, ihre physikalischen und chemischen Eigenschaften.

Wohl das wichtigste und interessanteste Merkmal der Hydropoten liegt in der chemischen Veränderung ihrer Kutikula. Wo diese nicht vorhanden ist, kann von einer echten Hydropote überhaupt nicht die Rede sein.

Die Kutikula am regulären Gewebe in der Nachbarschaft der Hydropoten ist bei den hier in Betracht kommenden Arten in der Regel eine verhältnismäßig ziemlich dicke, im Gegensatz zu sehr vielen anderen typischen Wasserpflanzen.

Wie nun die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigte, sind die jungen Hydropoten-Anlagen von einer Kutikula bedeckt, die sich in nichts von jener der regulären Zellen unterscheidet. Erst ziemlich spät beginnt die chemische Metamorphose, und aus diesem Grunde besitzt auch die Kutikula der fertigen Hydropote im allgemeinen die nämliche morphologische Ausgestaltung, vor allem ungefähr die nämliche Dicke wie die der übrigen Epidermis. Nur bei den ziemlich stark vorgewölbten Hydropoten an der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia* hat, wie bereits dargelegt wurde, die Kutikula der regulären Zellen eine schwach körnige Struktur aufzuweisen, während jene der Hydropoten glatt erscheint. Der einzige äußere Unterschied, den man wohl bei allen ausgewachsenen Blättern zwischen beiden Kutikula-Formen beobachten kann, beruht darin, daß die veränderte Kutikula gegenüber der regulären eine mehr gelbliche Farbe zeigt, die im Alter häufig auch einen schwach bräunlichen Ton erhält.

So wenig sich reguläre und Hydropoten-Kutikula rein morphologisch von einander unterscheiden, so sehr ist dies der Fall in physikalischer und auch chemischer Hinsicht, wobei aber von vornherein zu bemerken ist, daß trotz der Verschiedenheit der Arten, bei denen sich Hydropoten finden, die wesentlichen Eigenschaften der metamorphosierten Kutikula in den genannten Richtungen, soweit ich es bisher konstatiersn konnte, allenthalben die gleichen sind.

Vor allem ist dieselbe leicht permeabel für Wasser und Salzlösungen, eine Erscheinung, die beiläufig bemerkt, für die physiologische Erklärung der Hydropoten zweifellos von fundamentaler Bedeutung ist. Läßt man unter dem Mikroskope zum Beispiel zu frischen, nicht zu dünnen Flächenschnitten von der Unterseite eines lebenden Schwimmblattes von *Sagittaria sagittifolia,* welche in Wasser liegen, langsam von der Seite 10-prozentige Salpeterlösung in der Weise zufließen, daß dieselbe erst nur in starker Verdünnung, nach und nach aber in größerer Konzentration auf die Schnitte einwirkt, so tritt in allen Hydropotenzellen schon sehr bald Plasmolyse ein, während sich eine solche in den regulären Zellen erst bei bedeutend stärkerer Konzentration der Lösung bemerkbar macht. Bei *Limnanthemum nymphaeoides* gab ein ähnlicher Versuch dasselbe Ergebnis.

Leichter noch kann die Permeabilität der Hydropoten-Kutikula mit Hilfe einer mäßig verdünnten Fuchsinlösung erwiesen werden. Wie schon aus den früheren Kapiteln zur Genüge bekannt, wird von jeder lebenden, ausgewachsenen Hydropotenzelle durch die unverletzte Kutikula hierdurch der Farbstoff in die inneren Zellwände aufgenommen, und zwar ist die Färbung bei nicht zu starker Verdünnung schon in ganz wenigen Minuten auch makroskopisch bemerkbar.

Die Farblösung kann also die Kutikula der Hydropote mit Leichtigkeit passieren, von der regulären hingegen wird sie nie und nirgends, auch nicht bei mehrtägiger Einwirkung starker Lösung, nach innen durchgelassen. Letzteres ist nicht nur der

Fall bei allen jenen Pflanzen, welche Hydropoten besitzen, sondern auch bei solchen, bei denen die gesamte Aufnahme von Nährstoffen nur durch eine normale Kutikula vor sich gehen kann, bei denen also dieselbe immerhin eine verhältnismäßig große Durchlässigkeit besitzen muß, wie wir dies bei wurzellosen Arten von *Utricularia*, bei *Wolffia arrhiza* u. a. finden.

Sämtliche in den früheren Kapiteln angeführten Arten wurden bezüglich der Permeabilität der Kutikula mit Fuchsinlösung geprüft. Soweit möglich, wurden lebende Pflanzen zum Versuche verwendet und nur im Notfalle Alkohol- oder Herbar-Material, welches übrigens bei vorsichtiger Handhabung ebenfalls ganz sichere Resultate liefert.

Ebenso wie für Fuchsinlösung, fand ich die Hydropoten-Kutikula auch durchlässig für Lösungen von Eosin, Gentianaviolett und Anilinblau.

Mit der großen Permeabilität der metamorphosierten Kutikula hängt offenbar auch der Umstand zusammen, daß sie im Gegensatz zur regulären Kutikula von Wasser leicht benetzbar ist. Hebt man z. B. ein Schwimmblatt von *Trapa natans* vorsichtig aus dem Wasser, so kann man beobachten, daß das Wasser von der normalen Kutikula sehr rasch abläuft, an jener der Hydropoten aber haften bleibt, wobei sich die adhärierenden Tröpfchen meist genau den Umrissen der letzteren anschmiegen Die Benetzbarkeit der Hydropoten bildet wohl auch den Hauptgrund, weshalb sich an ihnen mit besonderer Vorliebe allerlei Algen ansiedeln, so daß E. Perrot (l. c.) diese Organe bei *Villarsia parnissifolia* mit Domatien vergleichen konnte; vielleicht allerdings treten durch die durchlässige Kutikula in ganz geringer Menge auch Nährsalze nach außen, durch welche die Algen angelockt werden.

Die physikalischen Beobachtungen wurden aufs trefflichste von chemischen Reaktionen unterstützt. Nach K. Kroemer (Bibl. bot. 59, 1903) ist der beste Farbstoff für Kutin und Suberin Sudan III, welches jeder normalen Kutikula eine sehr schöne und dauerhafte Rotfärbung verleiht. Die metamorphosierte Kutikula färbt sich aber auch bei mehr als 24stündigem Verweilen in einer konzentrierten alkoholischen Lösung dieser Substanz nicht hochrot, sondern nur leicht orange oder höchstens rötlich orange und nimmt überhaupt deutlich viel weniger Farbstoff auf als die reguläre. Noch wesenlich schärfer tritt der Unterschied zwischen beiden Kutikulaformen zu tage, wenn man zu den mit Sudan III gefärbten Schnitten unter dem Mikroskope langsam Eau de Javelle zufließen läßt. Sowie das Reagens die veränderte Kutikula erreicht hat, schlägt die Farbe derselben sehr rasch meist schon innerhalb 1 Minute von Orange in ein helles Bräunlich-gelb um, während die reguläre Kutikula ungleich langsamer reagiert und meist auch bei starker Einwirkung der Lauge noch ungefähr $^1/_2$ Stunde ihre rote Färbung beibehält. Besonders bei Pflanzenteilen mit langen oder kurzen Hydropoten läßt sich an dünnen gefärbten Querschnitten unmittelbar nach Einwirkung der Javelleschen Lauge der genannte Farbenunterschied an der Grenze

zwischen Hydropoten und regulärer Epidermis mit vollster Sicherheit erkennen.

Bleiben ähnliche, gefärbte oder ungefärbte Schnitte in starkem Eau de Javelle längere Zeit — eine Stunde bis zu einem halben Tag — liegen, so verschwindet merkwürdigerweise die Kutikula an den Hydropoten vollständig, was sich nur durch Lösung erklären läßt, wogegen sich die reguläre Kutikula auch nach vieltägiger Einwirkung, abgesehen von der Entfärbung, nicht merklich verändert.

Bei *Ranunculus fluitans* habe ich die Lösung der metamorphosierten Kutikula in Eau de Javelle schon innerhalb 10 Minuten unter dem Mikroskop mit Sicherheit direkt verfolgen können.

Durch die chemische Metamorphose wird auch die Widerstandsfähigkeit der Kutikula stark vermindert; es wurde in den früheren Abschnitten bereits häufig darauf hingewiesen, daß dieselbe an größeren oder kleineren Teilen von Hydropoten im Alter oft gänzlich zu grunde geht.

An den jungen Hydropotenanlagen verhält sich überall da, wo die Ausscheidung der Imprägnierungssubstanz in den Zellwänden noch nicht erfolgt ist, die Kutikula, wie schon erwähnt, vollständig normal, sie ist undurchlässig für Fuchsinlösung, färbt sich mit Sudan III rot und ist unlöslich in Javellescher Lauge. Sobald aber in der Außenwand einer jungen Hydropotenzelle die Imprägnierung eingesetzt hat, läßt sich in der zugehörigen Kutikula alsbald auch die chemische Veränderung konstatieren, und es scheint, daß zwischen dieser und der Imprägnierung ein noch unbekannter innerer Zusammenhang besteht. Die Metamorphose der Kutikula beginnt, soweit ich es beobachten konnte, in der innersten Schicht derselben über der Außenwand und dringt langsam fast schichtenweise nach außen vor, so daß man an manchen Zellen eine Kutikula finden kann, die nur in ihrem inneren Teile richtig metamorphisiert ist. Wenn beim Bandblatte von *Alisma graminifolium* und anderen submersen Blättern der Hydropotencharakter der Zellen gegen die Basis zu allmählich nachläßt, so scheint dies darauf zu beruhen, daß die chemische Veränderung in immer tieferen Schichten der Kutikula zum Stillstand kam.

Nach all dem bisher Gesagten haben wir also hier den interessanten Fall vor uns, daß eine als normal angelegte Kutikula im Laufe der Entwicklung weitgehend chemisch verändert wird, eine Erscheinung, die in ähnlicher Weise meines Wissens nirgends im Pflanzenreiche bisher beobachtet wurde. Das Ziel der Veränderung besteht wohl im wesentlichen darin, der Kutikula ihren fettartigen Charakter zu rauben und sie für Wasser und Nährlösung permeabel zu machen. Über den inneren chemischen Prozeß der Metamorphose ließ sich natürlich noch nichts Näheres erkennen.

IV. Kapitel.

Die Imprägnierungssubstanz.

Wie alle Hydropotenzellen eine metamorphosierte Kutikula aufzuweisen haben, so besitzen sie auch ohne Ausnahme in höherem oder geringerem Grade chemisch veränderte Wände. Diese

Veränderung der Wände erfolgt aber nach meinem Dafürhalten nicht in der Weise, daß sich die Zellulose derselben ihrerseits in einen anderen Stoff umwandeln würde, sondern beruht wohl darin, daß in die junge Zellulosemembran eine heterogene, chemisch selbständige Substanz eindringt und zwar jene, welche wir schon biher als „Imprägnierungssubstanz“ bezeichnet haben. Die obige Annahme läßt sich durch folgende Beobachtungen stützen. Behandelt man die Zellwände irgend einer Hydropote mit konz. Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak, so bleiben Häutchen aus einem bräunlichen Stoffe (im Folgenden als isolierte „Substanz“ bezeichnet) zurück, für den ich die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die frische imprägnierte Zellwand, abgesehen von den spezifischen Reaktionen der Zellulose, die von letzterer stets auch gegeben werden. Setzt man dagegen imprägnierte Membranen einige Stunden lang der Einwirkung von Eeau de Javelle aus, so bekommt man einen Rückstand, der nur noch die Reaktionen der Zellulose, nicht aber jene der „Substanz“ zeigt.

Diese Tatsachen scheinen mir auch gegen die Annahme zu sprechen, daß hier eine eigentliche chemische Verbindung zwischen der Imprägnierungssubstanz und der Zellulose stattfindet, sondern berechtigen wohl zu der Vorstellung, daß die erstere frei zwischen die Molekülgruppen der letzteren (die Mizelle) eingelagert wird.

Die natürliche Farbe der imprägnierten Wände ist in jungem frischen Zustande meist eine schwach gelbliche, wird aber im Alter je nach der Menge der „Substanz“ mehr und mehr bräunlich.

Die wichtigsten chemischen Reaktionen der Imprägnierungssubstanz, die zum Teil schon oben angegeben wurden, sind folgende:

In kalter und heißer konz. Schwefelsäure ist die „Substanz“ unlöslich. Derbere Häutchen derselben bleiben in der Regel sogar dann noch erhalten, wenn man die Schwefelsäure bis zu starkem Rauchen erhitzt.

In Eau de Javelle dagegen ist sie merkwürdiger Weise nicht unschwer löslich. Aus gut imprägnierten Wänden von Hydropotenzellen entfernt dieses Reagens die „Substanz“ meist schon nach einigen Stunden vollständig, so daß die zurückbleibenden Wandungen alsdann nur noch Zellulosereaktionen geben. Löst man aus den Zellwänden irgend welcher Hydropoten erst die Zellulose durch längere Behandlung mit konz. Schwefelsäure und wäscht dann die zurückbleibenden Häutchen der Imprägnierungssubstanz mit Wasser gründlich aus, so lösen sich dieselben in Javelle'scher Lauge meist in 10—30 Minuten glatt auf.

Zu Beginn der Einwirkung färbt Eau de Javelle die imprägnierte Membran wie auch die isolierte „Substanz“ lebhaft gelbbraun, doch verschwindet diese Färbung in kurzer Zeit.

Königswasser verleiht den imprägnierten Wänden eine gelbe Farbe und bringt allmählich nach mehreren Tagen die „Substanz“ zur Lösung. Ähnlich verhält sich konz. Salpetersäure, scheint aber noch langsamer zu lösen.

50 % Chromsäure löst in 10—15 Minuten alle imprägnierten Wände.

Kalilauge färbt die „Substanz“ in der Kälte gelb, in der Hitze bräunlich, bewirkt aber sonst auch bei langer Einwirkung und starkem Kochen sowohl bei der imprägnierten Wand wie bei der durch konz. Schwefelsäure isolierten und ausgewaschenen „Substanz“ keine sichtbare Veränderung.

Eine frisch bereitete Lösung von Kupferoxydammoniak sowie auch eine solche von Ammonoxalat lösen die „Substanz“ nicht.

In Glyzerin erfolgt auch bei starkem Erhitzen keine Reaktion.

Jodjodkalium färbt imprägnierte Wände sowie die isolierte „Substanz“ gelb. Bei Zugabe von Schwefelsäure wird letztere gelbbraun; die imprägnierte Membran dagegen erhält eine Mischfarbe zwischen dieser Farbe der „Substanz“ und der blauen der Zellulose. Je nach dem Grad der Imprägnierung überwiegen bald die blauen, bald die braunen Töne, in günstigen Fällen bekommt man eine schmutzige grünliche Färbung. Chlorzinkjod verhält sich analog.

Mit Phlorogluzin und Salzsäure, mit Anilinsulfat sowie auch mit Thallinsulfat läßt sich in den Wänden der Hydropotenzellen der Blätter und natürlich auch in der isolierten „Substanz“ nirgends eine Ligninreaktion erhalten. Mit dem erstgenannten Reagens färben sich die imprägnierten Wände rein gelb, zwar etwas dunkler als Zellulose, aber ohne einen Stich ins Rötliche. Die einzigen mir bekannten Hydropoten, deren Wände auch leicht verholzen, sind die an der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia*.

Gewissen Farbstoffen gegenüber besitzt die Imprägnierungssubstanz eine starke Neigung, dieselben in beträchtlicher Menge zu speichern; es sind dies vor allem Fuchsin, Gentianaviolett, Eosin sowie Anilinblau. Sowohl die imprägnierten Zellwände wie die isolierte „Substanz“ werden von ihnen sehr stark tingiert.

Sudan III wird dagegen nur in verhältnismäßig geringer Menge aufgenommen und färbt die imprägnierten Wände leicht gelb-orange bis rötlich-orange, niemals aber hochrot wie die verkorkten Membranen. Läßt man zu den mit Sudan gefärbten Wänden von Hydropotenzellen Eau de Javelle zufließen, so schlägt die Farbe derselben in kurzer Zeit in einen bräunlich gelben Ton um, der aber auch nicht lange der bleichenden Wirkung der Lauge widersteht. Verkorkte Wände behalten im Gegensatz hierzu bei gleicher Behandlung ganz bedeutend länger ihre rote Färbung bei. Die mit der „Substanz“ imprägnierte Lamelle und die verkorkte stehen also bezüglich ihres Verhaltens gegenüber Sudan III und Javelle'scher Lauge zu einander in demselben Verhältnis wie metamorphosierte und normale Kutikula.

Beim Abrauchen der Substanz mit konz. Schwefelsäure bleibt kein nennenswerter Rückstand; Einlagerung von Kieselsäure oder Salzen in bemerkenswerter Menge sind also nicht vorhanden.

In polarisiertem Lichte erscheinen stark imprägnierte Wände bei gekreuzten Nikols dunkel, schwächer imprägnierte hin-

gegen erfahren eine leichte Aufhellung, wobei sich offenbar der Einfluß der Zellulose bemerkbar macht.

Unter all den mir bekannten Stoffen der pflanzlichen Zellwand gibt es keinen, der die nämliche Reaktion geben würde wie die Imprägnierungssubstanz, der also mit dieser identisch wäre. Von den Korkstoffen z. B. unterscheidet sich dieselbe besonders durch das Verhalten gegenüber Eau de Javelle, Kalilauge, Königswasser, Chromsäure und Sudan III; von allen anderen hier in Betracht kommenden Stoffen weicht sie z. T. in noch weit höherem Maße ab.

Am meisten Ähnlichkeit in chemischer Beziehung scheint die „Substanz" merkwürdigerweise mit der metamorphisierten Kutikula zu besitzen, mit welcher sie das Verhalten gegen Sudan III und Eau de Javelle, gegen Jod und Schwefelsäure sowie gegen andere Reagentien gemeinsam hat.

Über die eigentliche chemische Natur der Imprägnierungssubstanz ließ sich indes noch kein bestimmtes Bild gewinnen. Leider konnte ich auch noch keine Reaktion finden, die nur für diese Substanz gelten würde und die etwa einer der bekannten Ligninreaktionen vergleichbar wäre. Aus diesem Grunde ist auch das Bedenken noch nicht ganz von der Hand zu weisen, daß die Imprägnierungssubstanzen verschiedener Arten nicht identisch sind, sondern zwar ähnliche, aber doch bis zu gewissem Grade verschiedene Stoffe darstellen, welche wir aber nur noch nicht voneinander zu unterscheiden vermögen. Die Gesamtheit der erhaltenen Reaktionen macht es vorerst aber doch wahrscheinlich, daß die „Substanz" einheitlichen Charakter trägt. —

Die Menge von Imprägnierungssubstanz, die in den einzelnen Zellwänden der Hydropoten auftreten kann, ist natürlich eine recht verschiedene. Am meisten davon findet sich, wie bekannt, stets in den Außenwänden der Epidermiszellen, wo sie sich auch ontogenetisch zuerst nachweisen läßt. Jede Hydropotenzelle, deren Kutikula bereits verändert ist, enthält so viel Substanz in der Außenwand eingelagert, daß von letzterer bei Behandlung mit konz. Schwefelsäure stets zum wenigsten ein ziemlich starkes kontinuierliches Häutchen übrig bleibt. In der Außenwand selbst ist wohl bei den meisten ausgewachsenen Hydropotenzellen der verhältnismäßig größere Teil der „Substanz" in einer inneren Schicht, welche an das Zellumen grenzt, eingelagert; die äußere Schicht ist zwar auch bis an die Kutikula hin imprägniert, aber in schwächerem Grade. Wie wir in früheren Kapiteln gesehen, kann durch diese Schichtung eine förmliche Lamellierung entstehen: nach innen zu bildet sich eine dünne Lamelle (*i*) (cf. Fig. 1, S. 297) mit einem sehr dichten Gefüge von Zellulose und sehr viel „Substanz", nach außen hin eine dickere (*m*), welche nur leicht imprägniert ist. Besonders schön läßt sich diese Verteilung der Schicht erkennen, wenn man die Einwirkung von konz. Schwefelsäure auf dünne Querschnitte von Hydropoten, beispielsweise von *Potamogeton natans* u. a., unter dem Mikroskope beobachtet. Wenn das Reagens die Außenwand einer Hydropotenzelle erreicht hat, quillt allein die äußere Lamelle *m* sehr stark auf und löst sich großenteils, während die innere Lamelle *i* in ihrer Form fast unverändert erhalten bleibt. Ungemein häufig kann man auch bei den verschiedensten Arten bei der nämlichen Behandlung eine blasige Auftreibung in den Außenwänden der Hydro-

poten sich bilden sehen, welche dadurch verursacht wird, daß die Lamelle *m* an bestimmten Stellen besonders stark quillt und die Kutikula und die Lamelle *i* blasig auseinander treibt. In einigen Fällen, so bei *Sagittaria sagittifolia,* bei *Caldesia parnassifolia*, sind diese Stellen nicht gar selten so scharf umgrenzt, daß man den Eindruck erhält, als sei gerade hier die Lamelle *m,* bezw. die ihr entsprechende Schicht im Gegensatz zu den übrigen Teilen besonders schwach imprägniert. Derartige Stellen fanden sich, wie schon in Kapitel II, S. 310, erwähnt wurde, in Ein- bis Dreizahl an einer Zelle und besaßen meist relativ ziemlich beträchtliche Größe und rundliche oder ovale Gestalt.

Die Lamelle *i* trägt an der Innenseite bei manchen Arten wie *Limnanthemum nymphaeoides, Trapa natans* u. a. sehr häufig kleine warzige oder knotige Auswüchse, welche sehr viel „Substanz" enthalten und bei Besprechung der betr. Arten bereits angeführt wurden.

Die Seitenwände der Hydropotenzellen in der Epidermis besitzen die stärkste Imprägnierung in der Regel da, wo sie auf die Außenwand auftreffen; eine Lamellierung oder Schichtung ist bei ihnen in den allermeisten Fällen nicht zu erkennen. Letzteres ist fast ausnahmslos auch bei den Innenwänden der Epidermis und bei den Wänden der subepidermalen Zellen der Fall, soweit dieselben Imprägnierung zeigen.

In den Zellwänden einer eben ausgewachsenen gesunden Hydropote ist die Imprägnierung meist in allen Teilen in der gleichen Gesetzmäßigkeit und in entsprechenden Graden vorhanden und beschränkt sich, abgesehen von den Pflanzenorganen, die auch in ihrer regulären Epidermis Imprägnierung enthalten, lediglich auf die eigentlichen Hydropotenzellen. Nicht selten aber, vor allem bei fortschreitendem Altern, wird in einzelnen Partien von Hydropotenzellen besonders viel „Substanz" angesammelt oder dieselbe wird bei einigen Arten wie *Limnanthemum* u. a. auch in den Wänden benachbarter regulärer Zellen ausgeschieden. Wie in der Entwicklungsgeschichte der Hydropoten die Imprägnierung überhaupt in der Regel oft in einem ziemlich späten Stadium einsetzt, erst dann nämlich, wenn die zu imprägnierende Epidermiszelle bereits die Teilung eingestellt hat, so erlischt die Fähigkeit, neue „Substanz" in die Zellwände einzulagern, bei den betreffenden Pflanzenteilen meist erst in einem beträchtlich hohen Alter.

Eine Lamelle, die nur aus Imprägnierungssubstanz allein bestanden hätte, konnte ich nirgends nachweisen; immer ist dieselbe an eine Zellulosegrundlage gebunden. Letztere läßt sich auch in der inneren Lamelle *i* der Außenwände der Hydropoten-Epidermiszellen stets ohne Schwierigkeit nachweisen, wenn man die „Substanz" durch Eau de Javelle herauslöst Dasselbe gilt auch für die warzigen und knotigen Verdickungen, die sich bei *Limnanthemum nymphaeoides*, bei *Trapa* u. a. an der Innenfläche der Außenwand finden. —

Sämtliche imprägnierten Wände von Hydropotenzellen, auch die stark imprägnierten Außenwände der Epidermis, sind für Salz-

lösungen in hohem Grade permeabel; dies beweisen dieselben Versuche, mit deren Hilfe oben die Durchlässigkeit der metamorphosierten Kutikula dargetan wurde und welche zeigten, daß in den Hydropotenzellen mit verhältnismäßig großer Leichtigkeit durch stark verdünnte Salzlösungen Plasmolyse hervorgerufen wird. Indes können die imprägnierten Wände auf keinen Fall in dem Maße permeabel sein als die reinen Zellulosewände; dies folgt schon daraus, daß die imprägnierte Membran ein dichteres Gefüge besitzt als eine entsprechende nicht imprägnierte Zellulosewand, was besonders die innere Lamelle *i* in der Außenwand der Hydropotenepidermis deutlich erkennen läßt.

Eine weitere wichtige physikalische Eigenschaft der imprägnierten Wände besteht in ihrer großen Widerstandsfähigkeit und Festigkeit. Obwohl die Hydropoten des Schutzes einer normalen Kutikula entbehren und oft sogar auf größere Strecken hin völlig von derselben entblößt werden, obwohl sie ferner sehr häufig gerade an den exponiertesten Stellen eines Pflanzenteiles, am Rande, an erhöhten Nerven, ihren Platz finden und vielfach sich auch selbst über die Epidermisfläche vorwölben, halten ihre Zellwände doch all den zersetzenden Einflüssen des sie umspülenden Wassers in der Regel mit einer geradezu staunenswerten Zähigkeit stand. Die dicksten Zellulosewände würden unter denselben Bedingungen rasch zu grunde gehen. Bei *Potamogeton natans*, wo in der Außenwand der Epidermiszellen zwischen Kutikula und der dünnen, stark imprägnierten Lamelle *i* eine ziemlich dicke, leicht imprägnierte Lamelle *m* sich befindet (cf. Fig. 12, S. 340), kann man an älteren Blättern nicht selten wahrnehmen, daß stellenweise auch die Lamelle *m* bis an die Lamelle *i* hin korrodiert ist, letztere selbst aber fand ich nie angegriffen. Den Grund dieser Widerstandsfähigkeit kann einzig und allein die reichliche Imprägnierung bilden, denn sonstige mechanische Schutzeinrichtungen fehlen.

Wird aus einer Hydropote mit heißer konz. Schwefelsäure alle Zellulose herausgelöst, so bleiben in der Regel von den imprägnierten Wänden steife feste Häutchen, und die einzelnen Zellen sinken, soweit sie gut imprägniert sind, nicht in sich zusammen. Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen, wie z. B. beim Blattstiel von *Trapa natans*, legen sich die bei der genannten Behandlung übrig bleibenden Häutchen in lauter kleine Falten.

Aus den angeführten Beobachtungen geht mit Klarheit hervor, daß die Imprägnierungssubstanz den Zellwänden Widerstandsfähigkeit gegen zersetzende Einflüsse, sowie eine beträchtliche Steifheit und Festigkeit zu verleihen imstande ist.

Die Leistungen der imprägnierten Zellwände der Hydropoten werden übrigens sehr häufig noch durch deren verhältnismäßig große Dicke nicht unbedeutend unterstützt.

In den physikalischen Eigenschaften, welche die imprägnierende Substanz den Zellwänden gibt, beruht auch zweifelsohne ihre physiologische Bedeutung für die ganze Hydropote. Fürs

erste muß sie den Zellen derselben die nötige Widerstandsfähigkeit und Festigkeit geben. Der mechanische Schutz einer normalen Kutikula ist ja an den Hydropoton nicht vorhanden, und so würden dieselben ohne einen entsprechenden Ersatz hierfür vorzeitig zu grunde gehen.

Auch die zweite, oben angegebene Eigentümlichkeit der „Substanz", die Permeabilität der Zellulosewand wenigstes bis zu einem gewissen Grade herabzusetzen, ist in physiologischer Hinsicht sicherlich ebenfalls von größter Wichtigkeit. Da die metamorphosierte Kutikula dem Durchtritt von Salzlösungen kein Hindernis bietet und stellenweise überhaupt gänzlich schwindet, wäre es ohne eine besondere Gegeneinrichtung wohl unausbleiblich, daß durch die einfachen Zellulosewände merkliche Mengen wertvoller Salze oder gelöster Assimilate aus dem Innern des Gewebes nach außen diffundierten. Speziell im Imbibitionswasser gewöhnlicher Zellmembranen bewegen sich ja stets wichtige gelöste Stoffe, welche dem direkten Einfluß des Plasmas entzogen sind und durch einfache Diffussion in das umspülende Wasser gelangen könnten. In der Imprägnierung aber besitzt die Hydropote die Möglichkeit, ihre Zellwände zu verdichten, die Menge der Imbibitionsflüssigkeit in denselben zu vermindern, die Wege, welche die Lösung zu passieren hat, zu verengen und so den Austritt wertvoller Substanzen aus den Wänden soweit herabzusetzen, als es ihre eigentliche Funktion ihr eben gestattet. Ein weiteres Mittel hierzu steht ihr nicht zu Gebote. Nicht unmöglich ist es sogar, daß die Zellulosewand durch eine gute Imprägnierung für Lösungen mit großen Molekülen, also für Eiweiß- und vielleicht auch für Zuckerlösung ganz oder fast ganz impermeabel wird, während sie für anorganische Nährsalze gut durchlässig bleibt.

Die oben angeführte Vorstellung, daß die Imprägnierung auch den Verlust wertvoller Stoffe zu verhindern habe, deckt sich bis zu einem gewissen Grade mit jener, die Arthur Meyer und K. Kroemer über die Bedeutung der Kutisierung und Verkorkung für die Epidermis und Hypodermis von Wurzeln sowie für Endodermen gewonnen haben. (Vgl. K. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. bot., 59, 1903.) Freilich bewirkt die Imprägnierung entsprechend der Funktion der Hydropoten keinen so dichten Abschluß des Gewebes nach außen hin als Verkorkung.

Unter dem erwähnten Gesichtspunkte erscheint es verständlich, weshalb die Imprägnierung so häufig auch in die subepidermale Schicht eindringt, obwohl dort in der Regel eine mechanische Verstärkung kaum nötig ist. —

Wie bei Besprechung der einzelnen Hydropotenarten schon mehrmals hervorgehoben wurde, habe ich Substanzen, welche unter sich und mit der Imprägnierungssubstanz der Hydropoten identisch zu sein scheinen, auch außerhalb der genannten Organe zum Teil in größerer Menge angetroffen und zwar besonders im Hautgewebe, in Gefäßbündelscheiden und innerhalb der Gefäßbündel vieler Pflanzen, wo sie die Zellwände infiltrieren. Nähere Angaben hierüber sollen im Anhange III (S. 369) zu dieser Arbeit Platz finden.

V. Kapitel.

Physiologie der Hydropoten.

E. Perrot (l. c. vgl. S. 333) glaubt die physiologische Aufgabe der flach muldenförmig vertieften Zellgruppen, der „plages tannifères", an der Schwimmblattunterseite von Vertretern der Gattung *Limnanthemum* darin erblicken zu müssen, daß sie die bis an die Blattunterseite durchdringenden Lichtstrahlen aufzufangen haben, um sie für die Assimilation oder zur Erwärmung des Blattes nutzbar zu machen. Der große Chlorophyllgehalt und die Struktur der Zellen scheinen ihm dafür zu sprechen. Die Ansicht Perrots wird aber schon allein dadurch widerlegt, daß obige Organe in sehr schöner typischer Ausbildung auch an solchen Stellen jener Pflanzen in großer Anzahl vorkommen, die zum Teil überhaupt nicht vom Lichte erreicht werden können, nämlich an den unteren Teilen langer Blattstiele und an allen Seiten des Rhizoms, welches großenteils am Grunde des Gewässers im Schlamme hinkriecht. Außerdem wäre es unter der Voraussetzung, daß die Ansicht des genannten Forschers die richtige ist, schwer zu verstehen, weshalb die fraglichen Zellgruppen sowohl nach einwärts *(Limnanthemum Humboldtianum)* wie auch nach auswärts *(L. nymphaeoides)* gewölbt sein können, da ja dann die Art der Strahlenreflexion — Perrot nennt die vertieften Zellgruppen eine Art von Reflektoren des Sonnenlichtes — in einen Fall gerade die entgegengesetzte wäre wie im andern. Weitere Gegenbeweise werden sich von selbst aus den später folgenden Darlegungen ergeben.

Ebenso leicht oder noch leichter als für die Hydropoten von *Limnanthemum* ließe es sich für diejenigen aller anderen Gattungen zeigen, daß sie nicht den Zweck haben können, den Gang der Sonnenstrahlen merklich zu beeinflussen.

Dagegen weisen bedeutsame anatomische und physikalische Momente mit aller Deutlichkeit darauf hin, daß es sich hier um Organe handelt, durch deren Vermittlung das Innere der Pflanze in irgend eine Beziehung zur Außenwelt, zum umgebenden Medium, tritt.

Hierfür spricht vor allem der Umstand, daß jede typische Hydropote ihren wichtigsten Bestandteil stets in der Epidermis der Pflanze liegen hat und das wesentlichste Charakteristikum dieser ihrer Epidermiszellen darin besteht, im Gegensatz zu den regulären Nachbarzellen eine für Salzlösungen permeable Kutikula und überhaupt eine permeable Außenwand zu besitzen, wie dies das auffallend leichte Eintreten von Plasmolyse (vgl. S. 349) gerade in diesen Zellen zeigt.

Ein weiterer Beweis für obige Behauptung ließ sich durch folgendes Experiment erbringen. In ein typisches Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia* wurde mittels einer Druckvorrichtung durch den abgeschnittenen Blattstiel mit mäßigem Überdruck Wasser eingepreßt. Der Versuch wurde an einem Abende angesetzt, und

am kommenden Morgen war das unter einer Glasglocke befindliche Blatt an seiner ganzen Unterseite, sowie auch teilweise am Stiele von kleinen Wassertröpfchen bedeckt. Da Spaltöffnungen oder Hydathoden an den betreffenden Blatteilen so gut wie gänzlich fehlten, konnte der Wasseraustritt nur an den zahlreich vorhandenen Hydropoten erfolgt sein.

An einer abgestorbenen Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia* hatte ein Schimmelpilz, dessen Myzel im Innern der Knolle üppig wucherte, fast ausschließlich in den Hydropoten einen Ausweg für seine Sporangienträger gefunden, eine Erscheinung, die wiederum darauf hinweist, daß das innere Gewebe der Knolle an den Hydropoten viel weniger stark nach außen hin abgeschlossen ist, als im Bereich der regulären Epidermis.

Die Beziehungen nun, welche die Hydropote zwischen dem Inneren der Pflanze und der Außenwelt herstellt, können nur darin bestehen, daß entweder leicht diffundierbare Stoffe, Wasser, Lösungen oder Gase, an derselben von innen nach außen abgegeben, oder von außen nach innen aufgenommen werden. Was zunächst freie Gase betrifft, so dürfen wir dieselben wohl von vorneherein aus der Betrachtung ausschalten, schon aus dem Grunde, weil sich ja die Hydropoten auch bei sehr vielen Schwimmblättern gefunden haben, bei denen die zahlreichen Spaltöffnungen der Oberseite ohnehin einen regen Gasaustausch bis in die letzten Zellen des lockeren Blattgewebes ermöglichen. Die Frage kann also nur noch lauten: werden Wasser bezw. Lösungen an den Hydropoten ausgeschieden oder aufgenommen?

Gegen eine Ausscheidung sprechen mannnigfache Gründe. Vor allem habe ich nirgends auch nur Spuren irgend einer Exkretionsfähigkeit an den Hydropoten wahrnehmen können, auch nicht an den in Kap. II, 3, a, γ, S. 319, beschriebenenen kleinen Hydropoten an den Luftblättern exotischer Echinodorus- und Sagittaria-Arten, wo sich jede Ausscheidung bei einiger Sorgfalt leicht würde beobachten lassen.

Außerdem besitzen vielleicht alle, sicher aber die meisten Blätter, an denen sich Hydropotenzellen finden, eigene typische Ausscheidungsorgane, nämlich Hydathoden oder Apikalöffnungen. Aus diesem Grunde gelang es nicht, bei Schwimmblättern von *Limnanthemum nymphaeoides* eingepreßtes Wasser ebenso an den Hydropoten der Spreite zum Austritt zu bringen wie beim Schwimmblatte von *Sagittaria* (vgl. oben). Das Limnanthemumblatt trägt nämlich am Rande der Spreite zahlreiche, sehr gut funktionierende Hydathoden, und an diesen perlte das eingepreßte Wasser in dicken Tropfen hervor; die Spreite von *Sagittaria* dagegen besitzt keine derartigen Organe am Rande, sondern nur eine Apikalöffnung an der Spitze, welche dem in großer Menge eingepreßten Wasser nicht genügend Ausweg bieten konnte.

Wären die Hydropoten wirklich Ausscheidungsorgane, so wäre es ferner nicht zu verstehen, weshalb Blätter, die in Berührung mit Wasser eine große Zahl von Hydropoten tragen, stets eine beträchtliche Reduktion derselben erfahren, sobald sie unter

sonst ganz gleichen Bedingungen über der Wasserfläche sich entwickeln, eine Erscheinung, auf die ich weiter unten noch einmal kurz zurückkommen werde.

Vielleicht den stärksten Gegenbeweis gegen die Annahme einer ausscheidenden Tätigkeit der Hydropoten bildet schließlich das wurzellose *Ceratophyllum demersum*, dessen sämtliche Blätter mit Ausnahme eines verschwindend kleinen Stückes an der Basis von typischen Hydropotenzellen bedeckt sind. Die Blattbasis und die ganze lebende Achse tragen eine normale Kutikula, die kaum einer großen Menge von Nährlösung den Durchtritt gestattet, und so wäre es schlechterdings nicht einzusehen, wie diese Pflanze ihr Leben fristen könnte, wenn ihre Hydropotenzellen nur der Sekretion dienen würden.

Es kann im Gegenteil gar keinem Zweifel unterliegen, daß hier bei *Ceratophyllum* die Blätter auch die Wurzelfunktion übernommen haben und daß die Aufnahme der Nährlösung größtenteils oder vielleicht vollständig da erfolgt, wo Kutikula und Außenwand der Epidermis am durchlässigsten sind, nämlich an den Hydropotenzellen.

Aber auch direkt kann der Beweis erbracht werden, daß die Hydropoten die Aufnahme von Wasser und gelöster Stoffe zu besorgen haben. Bringt man irgend eine lebende Hydropoten-Pflanze in eine verdünnte Lösung von Eosin, Fuchsin oder Gentianaviolett, so tritt der Farbstoff, wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, in kurzer Zeit an den Hydropoten ins Innere des Gewebes ein. Zwar werden zuerst nur die Wände der Hydropotenzellen, Außen-, Seiten- und Innenwände, meist auch der subepidermalen Schicht, gefärbt, aber nach verhältnismäßig nicht gar langer Zeit geht der Farbstoff auch ins Innere der Hydropoten-Epidermiszellen über und färbt dort besonders die körnigen Inhaltsstoffe des Plasmas. Auf dem Wege einfacher Diffusion würde eine solche intensive und rasche Färbung des ganzen Hydropoten-Apparates an der lebenden Pflanze kaum möglich sein, und man wird vielmehr annehmen müssen, daß die Hydropotenzellen die Lösung von außen direkt ansaugen.

Die Hautschicht des Plasmas kann dem Farbstoff selbst den Eintritt ins Innere der Zelle natürlich solange verwehren, bis sich derselbe in den umgebenden Zellwänden derartig konzentriert hat, daß die Diffusionskraft der Farblösung stärker ist als das Wahlvermögen des angrenzenden Plasmas. Dieser Punkt würde aber ohne saugende Wirkung des letzteren bei Anwendung ziemlich stark verdünnter Farblösung wohl nie erreicht werden.

Ein mittelgroßes typisches Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia* ließ ich an der Luft welken und bestimmte, als es bereits schlaff geworden war, sein Gewicht. Hierauf legte ich es schwimmend auf Wasser und brachte es nach 2 Stunden abermals auf die Wage. Es hatte in dieser Zeit bereits 57 % seines Gewichtes an Wasser aufgenommen und war wieder völlig steif und frisch geworden. Da ich den Blattstiel gut mit Paraffin verstopft hatte und die ganze reguläre Epidermis von einer schwer durchlässigen Kutikula bedeckt ist, konnte die rasche Wasseraufnahme in der Hauptsache nur an den Hydropoten erfolgt sein.

Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß hydropotentragende Schwimmblätter, die man mit abgeschnittenem und verstopftem Stiele auf Wasser schwimmen läßt, unter Umständen wochenlang völlig frisch und lebenskräftig bleiben, was bei Blättern ohne Hydropoten, soweit sie nicht eine permeable reguläre Kutikula besitzen, nicht in dem Maße der Fall ist.

Obige Darlegungen führen mit Sicherheit zu dem Schlusse, daß fragliche Organe in Wirklichkeit „Wassertrinker" sind. Natürlich werden sie aber nicht chemisch reines Wasser in die Pflanzen einzuführen haben, sondern ihre Aufgabe kann allein darin bestehen, mit dem Wasser gelöste Nährsalze aufzunehmen. Die Funktion der Hydropoten ist demnach dieselbe wie jene der Wurzeln.

Die Aufnahme der Nährlösung selbst erfolgt an der einzelnen Epidermiszelle einer Hydropote, wie schon oben dargelegt wurde, sehr wahrscheinlich in der Weise, daß dieselbe von innen her durch die permeable Außenwand direkt eingesaugt wird. Die saugende Kraft kann natürlich je nach den obwaltenden Umständen sehr verschiedene Größe besitzen, wird aber bei Schwimmblättern, die an ihrer Oberseite stark transspirieren, wohl sicherlich im allgemeinen beträchtlicher sein als bei ganz submersen Gewächsen. Dem Protoplasma der Epidermiszellen obliegt hierbei vor allem auch die wichtige Aufgabe, aus der Lösung, welche von außen an seine Hautschicht gelangt, mit der erforderlichen Menge Wassers gerade alle jene Salze diosmieren zu lassen, die von der Pflanze benötigt werden, unnütze oder schädliche Stoffe aber fern zu halten und gleichzeitig wertvollen Salzen den Austritt aus seinem Innern zu verwehren. Wenn es auch speziell bei der letztgenannten Aufgabe, wie bereits früher gezeigt wurde (vgl. S. 357), wohl bis zu einem gewissen Grad von der Imprägnierung der Zellwände unterstützt wird, so ist es doch in Anbetracht dieser Arbeit, die in den Hydropotenzellen der Epidermis zu leisten ist, vollkommen verständlich, daß sich dieselben von ihren regulären Nachbarzellen durch reicheres Plasma, durch kleinere Gestalt, einfachere Formen und geringeren Gehalt an Reservestoffen unterscheiden, denn all diese Momente können ihnen ihre Funktionen erleichtern.

Aus der Epidermis gelangt die aufgenommene Lösung in die großen subepidermalen Zellen, um von hier aus in das übrige Gewebe weiter zu wandern. Die Beziehungen der Hydropoten zur Nervatur, die wir bei den meisten hierher gehörigen Monokotylen fanden, können nur rein äußerlicher Natur sein und mögen ihre Begründung wohl allein darin besitzen, daß die phylogenetische Entwicklung der Hydropoten längs der Nerven besonders begünstigt war. Erwähnenswert ist die Tatsache, daß bei den Alismataceen die Gefäßbündelscheiden besonders an den Stellen, wo sich unter denselben Hydropoton befinden, in der Regel stark imprägniert sind, stärker als abseits von diesen Organen. Auch da, wo dieselben mit Vorliebe subepidermale Milchsaftgänge begleiten, konnte ich eine innere Beziehung zu denselben nicht entdecken.

Die auffallend große Zahl von Chlorophyllkörnern, die sich meist in den Epidermiszellen von Hydropoten an Blättern findet, erklärt sich vielleicht lediglich aus der entsprechend größeren Menge von Plasma in diesen Zellen. In manchen Fällen zeigen dieselben am ausgewachsenen Blatte rudimentären Charakter und scheinen großenteils überhaupt nicht mehr zu assimilieren. Nicht unmöglich ist es indes, daß sie besonders an jüngeren Organen doch Stärke bereiten, die aber rasch verzuckert und dann vielleicht sogar in die Imprägnierungssubstanz umgewandelt wird. —

Besonders wertvoll kann der Besitz von Hydropoten in der Laubblattregion wohl dann für eine Wasserpflanze werden, wenn dieselbe mit ihren Wurzeln in einem schlammigen oder moorigen Grunde steht, welcher eine beträchtliche Menge von Humussäuren enthält. —

Damit an einem Pflanzenteile, welcher Hydropoten tragen kann, dieselben in vollem Umfange sich entwickeln, ist, wie schon kurz erwähnt wurde, eine ständige direkte Berührung mit Wasser erforderlich. Ist eine solche nicht gegeben, so bleiben die Hydropotenanlagen mehr oder minder unentwickelt. Dies geht schon deutlich daraus hervor, daß an den Stielen der „Luftblätter" und an Blütenstengeln von Alismataceen, bei denen lange Hydropoten vorkommen können, sich dieselben in voller Ausdehnung immer nur im unteren Teile finden, soweit dieser ins Wasser taucht. — Auch an den Spreiten von Schwimmblättern läßt sich dieselbe Tatsache bestätigen. Ein Blatt von *Hydrocleïs Commersoni*, das bereits in einem frühen Stadium gezwungen wurde, sich über den Wasserspiegel zu erheben und fortan gegen Benetzung geschützt blieb, zeigte in ausgewachsenem Zustande fast nur an den Nerven 1. Ordnung einige schmale Hydropoten, die sich mit Fuchsinlösung rot färbten. Die weitaus meisten Zellen, welche Hydropotencharakter hätten annehmen können, waren regulär geblieben oder hatten nur ihre Wände ganz leicht imprägniert, ohne aber die Kutikula zu verändern. An Schwimmblättern von *Limnanthemum nymphaeoides*, die sich im Freiland über dem Wasserspiegel entwickelt hatten, beobachtete ich eine Reduzierung aber der Hydropoten um mehr als die Hälfte. Legt man nun solche an der Luft gezogene, schon ausgewachsene Schwimmblätter auf Wasser, so kann man beobachten, daß sich noch nachträglich die schon bestehenden Hydropoten derselben langsam etwas vergrößern und sich neue bilden, auch wenn der Blattstiel durchschnitten ist.

Bei den Landformen einiger Alismataceen, welche beim Wasserleben Schwimmblätter mit Hydropoten besitzen, kann auch bei der einzelnen Art die Rückbildung der genannten Organe in der Natur einen sehr verschiedenen Grad erreichen, der nach meinen bisherigen Beobachtungen von Zeit und Intensität der Benetzung mit Regen und Tau, sowie von der Luftfeuchtigkeit abhängig ist. Landpflanzen von *Damasonium alisma* (leg. H. Glück, Villars en Dombes, V. 04) ließen z. T. an ihren Blättern keine Spur von Hydropoten entdecken und nur in einigen Zellen geringe Imprägnierung, welche pathologischen Eindruck machte. Andere

Pflanzen derselben Herkunft besaßen an den großen Nerven kurze Stücke langer Hydropoten mit schwacher Imprägnierung.

Die von mir untersuchten Luftblätter von *Caldesia parnassifolia* (leg. Glück) besaßen dagegen meist eine verhältnismäßig große Zahl kleiner Hydropoten. Ähnliches war der Fall bei Landpflanzen von *Elisma natans*, die im Freien an sehr feuchtem Standorte gezogen wurden, dagegen fand sich eine viel geringere Zahl von Hydropoten an eben solchen Pflanzen, die in einem allerdings auch sehr feuchten Glaskasten kultiviert wurden, wo sie gegen Regen geschützt waren. — Leider war es mir noch nicht möglich, experimentelle Untersuchungen in größerem Umfange nach dieser Richtung vorzunehmen; immerhin aber kann man wohl schon jetzt behaupten, daß sich der direkte Einfluß von Wasser und Feuchtigkeit auf die Bildung und Ausgestaltung eines Organes wohl nur in sehr wenigen Fällen innerhalb des Pflanzenreiches so schön verfolgen läßt wie hier. —

Bei Pflanzen von *Sagittaria sagittifolia*, die in nicht zu tiefem Wasser stehen, findet ontogenetisch ein allmählicher Übergang von einer Form mit Schwimmblätttern zu einer Reifeform mit „Luftblättern" statt. Während die Spreite des typischen Schwimmblattes bekanntlich von zahlreichen Hydropoten bedeckt ist, erfahren diese an den nun folgenden „Übergangsblättern" bereits eine immer stärker werdende Reduzierung, bis sie an den echten „Luftblättern" vollständig verschwunden sind.

In den seltenen Fällen aber, wo sich an wirklichen Luftblättern Hydropoten als konstante vollwertige Organe finden, wie bei den in Kap. II, 3, a γ aufgeführten exotischen Echinodorus- und Sagittariaarten, treten dieselben stets nur in verhältnismäßig sehr geringer Zahl und in sehr geringer Größe auf. Ihre Funktion wird, wie überall da, wo solche Organe an Luftblättern vorhanden sind, wohl hauptsächlich darin bestehen, aus Regen oder Tau oder bei eingetretener Überschwemmung direkt Wasser und gelöste Salze aufzunehmen und vielleicht auch je nach den Umständen Spaltöffnungen zu ersetzen. (Vgl. S. 324.)

VI. Kapitel.

Einiges zur Phylogenie.

Über die phylogenetische Entwicklung der Hydropoten läßt sich natürlich nichts mit Sicherheit behaupten, doch drängen hier verschiedene Momente unwillkürlich dazu, auch über sie einige Betrachtungen anzustellen.

Bei vielen der systematischen Gruppen, bei denen sich Hydropoten finden, weisen Verwandtschaft oder auch besondere morphologische und biologische Erscheinungen deutlich darauf hin, daß dieselben erst in einer Zeit, da sie sich schon weitgehend voneinander differenziert hatten, vom Land- zum Wasserleben übergingen. Da die Hydropoten natürlich erst bei diesem Übergang oder nachher an einer Pflanze auftreten konnten, folgt daraus, daß sie sich an verschiedenen Stellen des Pflanzenreiches unabhängig voneinander entwickelten und daß wir es hier also mit dem interessanten Fall einer mehrfachen Konvergenz zu tun haben.

Als Zeichen eines Überganges vom Land- zum Wasserleben in einer — phylogenetisch gesprochen — nicht allzufernen Zeit werden u. a. gewöhnlich rudimentäre Spaltöffnungen an submersen Pflanzenteilen betrachtet. Solche fand ich an typisch submersen Bandblättern sehr vieler Alismataceen, an der Unterseite der Schwimmblätter von *Damasonium, Caldesia, Elisma* sowie von *Hydrocleïs* und auch von *Limnanthemum Humboldtianum*. Bei der letztgenannten Gattung wie auch bei den Wasserranunkeln ist die nahe Verwandtschaft mit fast lauter landbewohnenden Arten und Gattungen in derselben Hinsicht besonders bemerkenswert. Für die Alismataceen nimmt auch H. Glück (l. c.) einen derartigen Übergang vom Land- zum Wasserleben an

Selbständige Entwicklung der Hydropoten dürfen wir wohl im allgemeinen als wahrscheinlich annehmen fürs erste bei den Monokotylen, weiterhin aus der Gruppe der Dikotylen in den Ordnungen der Polycarpicae (*Ranunculus* und *Ceratophyllum*) sowie der Myrtifloren (*Trapa* und *Myriophyllum*) und in der Familie der Gentianaceen (*Limnanthemum*). Vielleicht ist speziell bei den Dikotylen der Hydropotenapparat sogar in jeder einzelnen Familie selbständig entstanden.

In diesem Zusammenhange ist es auch von Interesse, daß ich überdies bei Salvianiaceen und bei Ricciaceen hydropotenartige Einrichtungen fand, die also auch Konvergenzerscheinungen darstellen.

Der Weg, auf welchem sich die Pflanzen in den Besitz von Hydropoten setzten, dürfte meiner Ansicht nach bei den Alismataceen wohl noch ziemlich klar ersichtlich sein. Wie schon des öfteren erwähnt, werden im Bereich dieser Familie Imprägnierungssubstanzen auch im regulären Gewebe verschiedener Pflanzenteile lediglich zu mechanischen Zwecken ausgeschieden. Dies ist besonders auch der Fall in der Epidermis der Blätter und zwar findet sich hier die größte Menge von Substanz stets an den exponiertesten Stellen derselben, die am meisten des Schutzes bedürfen, nämlich an den vorspringenden Nerven oder bei zarten Spreiten auch am Rande. Es ist nun sehr gut denkbar, daß durch lokale Anreicherung von „Substanz" an derartigen Stellen bei den Blättern, die jetzt Hydropoten tragen, eine gewisse Disposition für die Bildung derselben geschaffen wurde, scheint ja doch gerade auch das chemische Agens, das die Metamorphose der Kutikula zu bewirken hat, in einem uns noch rätselhaften Zusammenhang mit der Imprägnierungssubstanz zu stehen. So würde es denn auch verständlich werden, weshalb sich bei primitiven Alismataceen-Blättern die Hydropoten immer nur am Rande und an den großen Nerven finden und weshalb dieselben auch bei so hochentwickelten Formen, wie sie die Schwimmblätter von *Lophotocarpus* darstellen, noch immer größtenteils an die Nerven gebunden sind.

Auch in anderen Familien, bei denen Hydropoten vorkommen, wird wohl die Entwicklung derselben in ähnlicher Weise vor sich gegangen sein: erst Anreicherung der „Substanz" an bestimmten Punkten aus rein mechanischen Gründen, dann allmähliche Bildung einer Hydropote an diesen Stellen.

Ein anderer Weg war kaum möglich.

Anhang.

I. Systematische Übersicht der Angiospermen, an denen bisher Hydropoten nachgewiesen werden konnten.

Vorbemerkung: Zur Vereinfachung wurden folgende Abkürzungen gebraucht: Bl. = Blatt; Ep. = Epidermis; H. = Hydropote; k. H. = kurze Hydropote; l. H. = lange Hydropote; N. = Nerven; O. = Ordnung; obers. = = oberseits; Sprt. = Spreite; Stl. = Stiel; subm. = submers; unters. = unterseits; Z. = Zelle.

A. Monocotyledones.

1. *Alismataceae.*[1])

Bezüglich der Nomenklatur der Alismataceen folge ich Fr. Buchenau in A. Engler, „Das Pflanzenreich. IV. 15. *Alismataceae.*" Leipzig 1903. Nur die Bezeichnung für die Gattung *Alisma* sowie für die Standortsformen der europäischen Alismataceen entnehme ich dem Werke von H. Glück, „Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 1. Teil. Die Lebensgeschichte der europäischen Alismataceen." Jena 1905.

1. a) *Alisma Plantago* Michalet. var. *latifolium* Knuth. *f. aquaticum* Glück. Stl. der „Luftbl.": l. H. an N. an den subm. Teilen. Schwimmbl., Stl.: l. H. an N. — Sprt.:[2]) l. H. an den N. 1. O.; k H. meist an N. 2. und 3. O.
   b) *A. graminifolium* Ehrh. *f. angustissimum,* Aschers. et Graebn. subm. Bandbl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
2. *Caldesia parnassifola* Parl. *f. natans* Glück Schwimmbl., Stl.: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. meist an N. 2. O. Blütenschaft: l. H. an subm. Teilen.
3. *Elisma natans* Buchenau.
   α) *f. sparganiifolium* Fries, subm. Bandbl.: Randh., z. T. l. H. an den mittleren N. 1. O. unters.
   β) *f. repens* Aschers. et Graebn., Schwimmbl., Stl: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. großenteils an N. 3. oder auch 2. O. Kelchbl.: die Z. des Randes tragen in unregelmäßiger Weise z. T. H.-Charakter.
4. *Damasonium alisma* Mill. (*D. stellatum* Pers. *apud* Glück.)
   α) *f. graminifolium* Glück, subm. Bandbl.: unregelmäßige kurze Randh.
   β) *f. natans* Glück, Schwimmbl. Stl.: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. meist an subepidermalen Milchsaftgängen.
5. a) *Echinodorus ranunculoides* Engelm.
   α) *f. zosterifolius* Glück, subm. Bandbl.: stellenweise unregelmäßige Randh.
   β) *f. typicus* Glück, Stl. der „Luftbl.": l. H. an N. an den subm. Teilen.
   b) *E. humilis* Buchenau.
   c) *E. intermedius* Griseb.
   d) *E. subalatus* Griseb.
   e) *E. radicans* Engelm.
   f) *E. ellipticus* Micheli.
   f. γ. ovata Micheli.
   f. δ. minor Seubert.
   g) *E. spec. (e hort.* Henkel).

   Luftbl. Sprt.: kleine k. H. an den N. 1., 2. und 3. O.
   Die subm. Teile der Stl. von „Luftbl." tragen, soweit es beobachtet werden konnte, l. H. an N.

---

[1]) Daß bei vorliegender Arbeit die Alismataceen in so besonders großer Zahl zur Untersuchung gelangten, hat seinen Grund darin, daß ich die Hydropoten gelegentlich vergleichend anatomischer Studien über die Blattstruktur der Alismataceen zum ersten Male näher kennen lernte.

[2]) Die Angaben für die Spreite von Schwimmblättern beziehen sich nur auf die Unterseite derselben.

6. a) *Lophotocarpus guyanensis* Smith.
   α) var. *lappula* Buchenau.
   β) var. *madagascariensis* Buchenau.
   γ) var. *typicus* Buchenau.
   b) *L. Seubertianus* Buchenau.
   } Schwimmbl. Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. größtenteils an N. 2. u. 3. O.

7. a) *Sagittaria sagittifolia* L.
   α) *f. vallisneriifolia* Cosson et Germain, subm. Bandbl.: Randh.; unters. l. H. an N. 1. O., bei großen Bl. auch z. T. obers.
   β) *f. natans* (Klinge), Schwimmbl. Stl.: l. H. an N. — Sprt: l. H. an d. N. 1. O.; k. H. zumeist an N. 2. und 3. O.
   γ) *f. typica* Klinge.
      1) Stl. der „Luftbl.“: l. H. an N. an den subm. Teilen.
      2) Ausläufer: l. H. meist unabhängig von N.
      3) Winterknolle: H., welche gewissermaßen gestauchte l. H. darstellen, meist unabhängig von N.
      4) Niederbl. an Ausläufern u. Knollen: l. H. an N. 1. O.
      5) Blütenschaft: l. H. am subm. Teile.
   b) *S. natans* Pallas.
   α) subm. Bandbl.: Randh., unters. l. H. an N. 1. O.
   β) Schwimmbl.: analog No. 7a, β.
   c) *S. pugioniformis* L.
   α) subm. Bandbl. Randh., doch nur streckenweise; l. H. an peripheren N. 1. O. unters. u. in geringer Zahl auch obers.
   β) „Luftbl.“ Sprt.: kleine k. H. an N. 1. 2. und 3. O.
   d) *S. graminea* Michx. var. Chapmani Smith. analog 7 c, α.
   e) *S. chilensis* Cham. et Schlecht. „Luftbl.“ Stl.: l. H. an N. an den subm. Teilen. Sprt.: kleine k. H. an N. 1., 2. u. 3. O.

2. *Butomaceae.*

1. *Hydrocleïs Commersoni* L. C. Rich. Schwimmbl., Stl.: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. meist an subepidermalen Milchsaftgängen.

3. *Potamogetonaceae.*

1. *Potamogeton natans* L. Schwimmbl. Sprt.: Die ganze unters. Ep. besteht aus H.-Z. Stl.: Die ganze Ep. mit Ausnahme eines kurzen Stückes unter der Basis der Sprt. (Gelenk) besteht aus H.-Z.

   Bei einigen subm. P.-Arten, die ich indes noch nicht genügend untersuchte, sind offenbar die ganzen Bl. von H.-Z. bedeckt.

4. *Aponogetonaceae.*

1. a) *Aponogeton ulvaceus* Bak. subm. Spreitenbl.: Stl. l. H. an N.— Sprt.: l. H. an N. 1. O. unters. u. teilweise auch obers.; k. H. meist nicht an N., unters. und in viel geringerer Zahl auch obers.

b) *A. distachyus* L. Schwimmbl. Sprt.: l. H. an N. 1. O. sicher vorhanden, doch an dem mir zur Verfügung gestandenen getrockneten Material nicht näher untersucht; k. H. meist an N. 3. und auch 2. O.

B. Dicotyledones.

1. *Ranunculaceae.*

1. a. *Ranunculus fluitans* Lam. subm. Bl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
   b) *R. aquatilis* L. subm. Bl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
   c) *R. divaricatus* Schrank. subm. Bl. Stl.: Ep. normal; Sprt.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.

2. *Ceratophyllaceae.*

1. *Ceratophyllum demersum* L. subm. Bl.: die ganze Ep. bis auf ein kleines Stück an der Basis besteht aus H.-Z.

3. *Onagraceae.*

1. *Trapa natans* L. Schwimmbl., Sprt.: k. H. in den Areolen. Stl.: die ganze Ep. scheint größtenteils aus H.-Z. zu bestehen.

4. *Halorrhagidaceae.*

1. *Myriophyllum spicatum* L.
   α) subm. Bl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
   β) subm. Achse: k. H. ohne Beziehung zu N.

5. *Gentianaceae.*

1. a) *Limnanthemum nymphaeoides* Lk.
   Schwimmbl. (Sprt. und Stl.) } k. H. ohne Beziehung
   Rhizom } zu N.
   b) *L. crenatum* F. Müll.? Wie 1 a.
   c) *L. Humboldtianum* Griseb.
   Schwimmbl. (Sprt. und Stl.) }
   Achse } k. H. ohne Beziehung zu N.
   Kelchblatt }
2. *Villarsia parnassifolia* R. Bv. Schwimmbl.: k H. (vgl. S. 337).

Der Vollständigkeit halber möchte ich hier noch erwähnen, daß ich Hydropoten und hydropotenartige Organe auch bei folgenden Arten aus der Klasse der Farne bezw. Lebermoose gefunden habe.

I. *Filicinae,* Unterklasse *Hydropterides.*

Familie *Salviniaceae.*

1. *Salvinia natans* Hoffm. Die Haare aller submersen Teile besitzen Hydropotencharakter.

2. *Azolla caroliniana* Willd. Das schwimmende Pflänzchen besitzt Blätter, welche aus einem schwimmenden und einem submersen Lappen bestehen. Der letztere ist in der der Achse abgekehrten Hälfte als eine Art Hydropote entwickelt.

II. *Hepaticae.*

Familie *Ricciaceae.*

1. a. *Riccia fluitans* L. (Sterile Wasserform der *R. caniculata* Hoffm.) Die ganze Epidermis des submersen Thallus besteht, abgesehen vom Vegetationspunkt, aus Hydropotenzellen.
   b. *R. natans* L. (= *Ricciocarpus natans* Corda). Der Thallus besitzt einen einschichtigen, nicht gar breiten Saum aus hydropotenartigen Zellen. Die Zellen der Ventralschuppen sind im allgemeinen ähnlich ausgebildet, zeigen aber doch einige Abweichungen von typischen Hydropotenzellen.

   In einer späteren Arbeit werde ich die hier obwaltenden Verhältnisse des näheren besprechen.

II. Wasser- und Sumpfpflanzen, bei denen keine Hydropoten nachgewiesen werden konnten.

Bei all den im Folgenden angeführten Pflanzen wurden in erster Linie diejenigen Teile auf Hydropoten untersucht, die in ständiger Berührung mit Wasser stehen. Bei Sumpfpflanzen, deren Blattspreiten in die Luft ragen, sind dies natürlich nur Rhizome und die submerse Basis der „Luftblätter".

1. *Monocotyledones.*

1. *Butomaceae: Butomus umbellatus* L.
2. *Potomogetonaceae: Zanichellia spec.*

   Die Wände einzelner Epidermiszellen waren in konz. Schwefelsäure unlöslich; anscheinend pathologische Imprägnierung!

   Einige submerse Potamogeton-Arten.
3. *Najadaceae*: *Najas maior* Roth.

   Einzelne Zellen wie bei *Zannichellia* spec.
4. *Hydrocharitaceae: Hydrocharis morsus ranae* L., *Stratiotes aloides* L., *Vallisneria spiralis* L., *Elodea canadensis* Rich. Organe, die sich schon morphologisch als Hydropoten kennzeichnen, fehlen nach Solereder überhaupt in der ganzen Familie.
5. *Juncaceae: Juncus spec.*
6. *Cyperaceae: Scirpus spec.* u. a.
7. *Typhaceae: Sparganium spec.*
8. *Lemnaceae: Lemna polyrrhiza* L.

   Zellen der unterseitigen Epidermis der Sprosse sehr klein, meist polygonal mit graden oder gebogenen Seitenrändern. Wände in der Regel ringsum gut imprägniert, ähnlich wie bei Hydropoten, doch Kutikula normal. Oberseitige Epidermis nicht imprägniert. Subepidermale Zellen meist eng aneinanderschließend, relativ weitlumig, sehr häufig auch imprägniert.

Lemna minor L.

Zellen der unterseitigen Epidermis mit ziemlich stark undulierten Seitenrändern. Keine Imprägnierung.

Wolffia arrhiza Wimmer. Keine Imprägnierung!

2. *Dicotyledones.*

1. *Polygonaceae: Polygonum amphibium* L.
2. *Ranunculaceae: Ranunculus Lingua* L.
3. *Nymphaeaceae: Nymphaea alba* L. und andere Arten; *Nuphar spec.; Cabomba spec.*, zerschlitzte submerse Blätter.

   Hydropotenähnliche Organe scheinen in der ganzen Familie zu fehlen.
4. *Cruciferae: Subularia aquatica* L.
5. *Droseraceae: Aldrovandia vesiculosa.*
6. *Callitrichaceae: Callitriche verna* L.
7. *Rosaceae: Comarum palustre* L.
8. *Halorrhagidaceae: Hippuris vulgaris* L., *Myriophyllum verticillatum* L.
9. *Umbelliferae: Hydrocotyle vulgaris* L., *Oenanthe aquatica* Lam.
10. *Primulaceae: Hottonia palustris* L., *Lysimachia vulgaris* L.
11. *Utriculariaceae: Utricularia spec.*
12. *Labiatae: Lycopus, spec., Mentha spec., Scutellaria spec.*
13. *Gentianaceae: Menyanthes trifoliata* L.

III. Allgemeine Verbreitung von Imprägnierungssubstanzen, welche mit derjenigen der Hydropoten der Angiospermen identisch zu sein scheinen, ausserhalb der genannten Organe.

Schon mehrmals wurde im Vorausgehenden darauf hingewiesen, daß ich derartige Imprägnierungssubstanzen auch außerhalb der Hydropoten der Angiospermen teilweise in beträchtlicher Menge gefunden habe. Es sollen nun diese Fälle hier noch kurz angeführt werden.

Vor allem traf ich gute Imprägnierung der Zellwände bei den Hydropoten und hydropotenartigen Organen der Wasserfarne und Lebermoose, welche ich in vorliegender Arbeit noch nicht des näheren besprochen habe, nämlich bei *Salvinia natans* und *Azolla caroliniana* sowie bei *Riccia fluitans* und *R. natans.* (Vgl. S. 367 und 368.)

Ferner findet sich leichte Imprägnierung in den regulären Epidermiszellen der Blätter mehrerer Alismataceen, so bei den submersen Bandblättern von *Elisma natans, Sagittaria graminea* var. *Chapmani* und *S. pugioniformis*, am Schwimmblatt von *Elisma natans*, an den Luftblättern von *Sagittaria graminea* var. *Chapmani* und *S. pugioniformis* sowie von *Echinodorus subalatus* (Hort. bot. Monac.), *E. grandiflorus* var. *floribundus* Micheli (Hort. bot. Monac., 1855) und *E. spec.* aus der Gärtnerei Henkel-Darmstadt (vgl. S. 319). Die Imprägnierung erstreckt sich hier in der Regel in ziemlich gleicher Weise auf die Unterseite wie

auch auf die Oberseite des Blattes und hat ihren Platz in erster Linie in einer inneren Schicht der Außenwände und in dem äußeren Teile der Seitenwände; an den stärkeren Nerven dringt sie indes tiefer nach einwärts, stellenweise sogar bis in die zweitinnere subepidermale Schicht. Sehr auffallend ist, daß ich bei den angeführten, in den Tropen heimischen Echinodorusarten regelmäßige Imprägnierung fast nur an solchen Individuen fand, die in unsern botanischen Gärten gezogen wurden, während die am natürlichen Standorte gesammelten Pflanzen der Herbarien teilweise nur eine schlecht oder gar nicht imprägnierte Epidermis aufwiesen. Übrigens erleidet die Verteilung der Imprägnierungssubstanz auch bei den einzelnen sonst sehr gut imprägnierten Blättern stellenweise größere oder kleinere Unregelmäßigkeiten.

An den blattartigen schwimmenden Sprossen von *Lemna polyrrhiza* sind zumeist die Wände aller unterseitigen Epidermiszellen, sehr häufig auch jene der subepidermalen Schicht gut imprägniert, ohne daß Hydropoten-Bildung vorliegen würde. (Vgl. S. 368.)

Neigung zur Imprägnierung regulärer Epidermiszellen an der Unterseite von Schwimmblättern zeigen auch *Limnanthemum nymphaeoides* und in höherem Maße die unter dem Namen *L. crenatum* F. Müll. im botanischen Garten zu München gezüchtete Art, freilich kommt es hier wohl nie oder nur selten zu einer gleichmäßigen Infiltrierung der ganzen Epidermis.

Auch Emergenzen der Epidermis, welche kaum befähigt sind, nennenswerte Flüssigkeitsmengen von außen her einzusaugen, enthalten oft beträchtliche Mengen obiger Imprägnierungsstoffe, so die dickwandigen Haare an der Schwimmblattunterseite von *Trapa natans*, die Haare an der Schwimmblattoberseite von *Salvinia natans*, die Papillen an der Oberseite des schwimmenden Blattteiles von *Azolla caroliniana* u. a.

Im Innern des Blattes beobachtete ich Imprägnierung mit ebensolchen Substanzen, vor allem in den Zellwänden der Gefäßbündelscheiden vieler Alismataceen, so von *Caldesia parnassifolia*, *Alisma Plantago*, *A. graminifolium f. angustissimum*, *Damasonium alisma*, bei zahlreichen Echinodorusarten, bei *Sagittaria sagittifolia* u. a., sowie ferner bei *Hydrocleïs Commersoni* und schließlich ebenso bei den Wasserranunkeln; freilich ist auch in all diesen Fällen die Imprägnierung nicht überall gleich regelmäßig. Bei *Trapa natans* und bei *Limnanthemum nymphaeoides* sind besonders die äußeren Tangentialwände und die Radialwände der Gefäßbündelscheiden in der nämlichen Weise imprägniert; bei der letztgenannten Art treten außerdem noch Casprysche Punkte in den Scheiden auf.

Innerhalb der Gefäßbündelscheide erwiesen sich bei *Echinodorus spec.* (Henkel, Darmstadt) alle Faserzellen, die in diesem Falle kein Lignin enthielten, sowie alle einfachen Parenchymzellen des Bündels als ganz leicht imprägniert. Besonders viel derartige Substanz enthielten im Bereich dieses Gefäßbündels die Wände von Parenchymzellen, soweit dieselben an einen großen

Luftgang grenzten. Ähnliches beobachtete ich auch bei den anderen Alismataceen.

An der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia* ist, wie schon bei Besprechung der Hydropoten derselben angegeben wurde, die ganze reguläre Epidermis und meist auch die subepidermale Schicht imprägniert.

In der Achse von *Trapa natans* ist dasselbe nach Verlust der Kutikula stets in den beiden Zellschichten der Fall, die sich jeweils zu äußerst im Rindengewebe befinden. Wahrscheinlich gehört hierher auch die Substanz, die nach A. Meyer (Archiv der Pharmazie, XX, 1882, S. 81) in der „Metadermis" der Rhizome von *Veratrum album* und *V. nigrum* die Zellwände infiltriert.

Auch in Wurzeln habe ich die obigen Imprägnierungssubstanzen angetroffen, so in der Epidermis der Wurzeln von *Sagittaria sagittifolia*, in der Epidermis der Schlamm- und Wasserwurzeln von *Trapa natans*, bei den letztgenannten Wurzeln überdies auch in der subepidermalen Schicht. K. Krämer fand ferner die Zellwände der Epidermis an den Wurzeln von *Calla palustris*, *Asparagus Sprengeri*, *Ananassa macrodontes* von „Stoffen unbekannter Natur" infiltriert und erhielt für dieselben mit Chlorzinkjod, konz. Chromsäure, konz. Schwefelsäure, Eau de Javelle, Sudan und Phlorogluzin im allgemeinen die nämlichen Reaktionen, wie ich für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten (K. Krämer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibl. bot., 59, 1903). Es scheint, daß diese Stoffe in der Epidermis von Wurzeln noch eine viel größere Verbreitung besitzen.

Die Reaktion, die ich jedesmal bei der Prüfung auf die in Rede stehenden Stoffe machte, sind jene mit konz. Schwefelsäure, mit Eau de Javelle, mit Phlorogluzin und Salzsäure, mit Sudan III und mit Fuchsin. Immer verhielten sich diese Stoffe genau so wie die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten.

In all den oben angegebenen Fällen dürften die Imprägnierungstoffe wohl hauptsächlich entweder zur mechanischen Festigung der Zellwände oder zur Verminderung der Permeabilität, oder analog der Hydropoten zu beiden Zwecken dienen. Indes werden über die genannten Substanzen, ihre chemischen Eigenschaften, ihre Verbreitung und ihre physiologische Bedeutung noch sehr zahlreiche Untersuchungen gemacht werden müssen, ehe es möglich ist, darüber ein klares Bild zu geben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: BH_32_1

Autor(en)/Author(s): Mayr Franz

Artikel/Article: Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. 278-371