

# Untersuchungen über Wasserpflanzen.

Von Wilhelm Riede.

Mit 3 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

- A. Beiträge zur Kenntnis der Aponogetonaceen.
- B. Untersuchungen über die beiden unsicheren Arten *Elodea densa* und *crispa*.
- C. Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung bei Hydrophyten mit besonderer Berücksichtigung der Hydropoten.

## A. Beiträge zur Kenntnis der Aponogetonaceen.

### I. Einleitung.

Die Monocotylengattung *Aponogeton* ist aus verschiedenen Gründen von Interesse. Während bei einigen Arten der Blütenbau dem normalen Monocotylentypus entspricht, sind andere Arten mit dorsiventralen Blütenständen und abweichenden Zahlenverhältnissen in der Blüte ausgestattet. Die Sproßfolge, die zuerst von Engler eingehend untersucht wurde, weist ebenfalls bemerkenswerte Eigentümlichkeiten auf, die einer Nachprüfung wert erschienen. Die anatomischen Verhältnisse, die von Serguéeff für zwei Arten beschrieben worden sind, bedurften einerseits der Vervollständigung, andererseits mußten sie für noch nicht untersuchte Arten klargestellt werden. Aber im besonderen versprachen Experimente über die Bedingungen der Heterophyllie, über die noch garnicht beachtete Entfaltungsbewegung der Infloreszenzen und über das Verhalten in verschiedenen Wassertiefen wie auf dem Land neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung zu liefern. In drei Florengebieten ist die Gattung *Aponogeton*, die einzige Gattung der Familie der Aponogetonaceen, bis jetzt festgestellt worden. In Afrika, auf Madagaskar, in Indien und Australien kommt sie im Süßwasser vor — bald in Teichen und Tümpeln, bald in Bächen und an Flußrändern. Zur Untersuchung standen mir von den afrikanischen Arten *Aponogeton distachyus* und *Dinteri*, von den madagassischen *ulvaceus* und *fenestralis*, aus dem vorderindischen Monsungebiet *Aponogeton natans* zur Verfügung — Pflanzen, die zugleich die beiden biologischen Typen der submersen und der schwimmblattbildenden Form darstellen. Von *Aponogeton natans* und *fenestralis* hatte ich nur wenig Material. Die von den anderen

Arten — besonders von *Aponogeton distachyus* — vorhandenen Mengen boten Gelegenheit zu umfangreichen Versuchen.

## II. Morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Teil.

### a) Vegetative Organe.

#### 1. *Aponogeton distachyus*.

Die Keimung von *A. d.* wurde bereits von Hildebrand beschrieben. Meine Beobachtungen stimmen in der Hauptsache mit denen von Hildebrand überein. Die in der Nähe der Oberfläche, aber stets unter Wasser reifenden Früchte lösen sich nach Eintreten der Reife an ihrer Basis ab. Die Fruchtschale rollt sich, nachdem sie sich in mehrere Zipfel gespalten hat, nach außen auf und entläßt die meist in Zweizahl entwickelten Samen. Diese steigen vermöge der silberigen, lufthaltigen Samenhülle an die Wasseroberfläche empor. Die Samenschale ist mehrschichtig (meist etwa 6—7 Zellenlagen); ihre Epidermis läßt an einigen Stellen spiralige Verdickungsleisten erkennen. Das Parenchym ist sehr reich an luftführenden Interzellularräumen. Nach einer kurzen Schwimperiode, in der die Verbreitung ermöglicht ist, wird die Hülle von dem wachsenden Keimling an der Basis gesprengt, so daß ein Herabsinken zum Boden erfolgt, wo die normale Entwicklung ihren Fortgang nimmt. Der Keimling mit seinem dunkelgrünen, etwa 1 cm langen, plattgedrückten, stärkereichen Cotyledo, der von einem axilen Gefäßstrang durchzogen wird, verankert sich mittels seiner Hauptwurzel und des an der Basis der Wurzel stehenden Kranzes von einzelligen Haaren im Substrat. In der Achsel des Cotyledo wie aller folgenden Blätter stehen in unregelmäßiger Anordnung und wechselnder Zahl lange, schmale, aus zwei Zellreihen aufgebaute Intravaginalschuppen. Lotsy verneint das Vorkommen der Intravaginalschuppen bei den *Aponogetonaceen* und hebt diese Ausnahme in der Reihe der *Helobier* besonders hervor. Ich fand die Achselschüppchen bei allen Arten entwickelt. Das Vorkommen dieser trichomatischen Gebilde, die bei sehr vielen Wasserpflanzen innerhalb des verbreiterten Blattgrundes stehen und sicherlich als Schleimorgane fungieren, ist an jungen Blättern überall zu konstatieren. Da sie an älteren Blättern schwinden, liegt es nahe, sie als Schutzorgane für die jungen Organe zu deuten. Das erste, meist rundliche Blatt tritt aus einer Spalte des Keimblattes hervor. Wenn Lotsy behauptet, daß man das „sogenannte erste Blatt als Cotyledo auffassen kann“, so läßt sich das mit den anatomischen Befunden und den entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen nicht vereinbaren. Auch die Zeichnungen von Dutailly, aus denen Lotsy

diesen Schluß zog, lassen die bestehenden Unterschiede deutlich erkennen. Das erste Blatt ist von sehr einfachem Bau und läßt jede Differenzierung des Grundgewebes vermissen. Drei Gefäßstränge, die auf ihrer ganzen Länge von Milchgefäßen umgeben sind, durchziehen das Blatt und vereinigen sich an der Spitze. Im Alter des Blattes stirbt dann das kleinzellige Gewebe über dem Tracheidengewirr ab, so daß eine Apicalöffnung entsteht. Die Epidermis ist chlorophyllhaltig und weist im Gegensatz zu der aus ganz gleichmäßigen Elementen zusammengesetzten Oberhaut des Cotyledo in der Nähe der Spitze einige Spaltöffnungen und über den Nerven einige charakteristische, 2—3 Zellen breite und etwa sechs Zellen lange Gruppen auf, die von Mayr an einer großen Anzahl Wasser- und Sumpfpflanzen festgestellt und mit dem Namen *Hydropoten* belegt worden sind. Häufig haben diese Zellgruppen, deren Membranen sich mit Gentiانviolett leicht färben lassen, nicht die bei älteren Blättern stets zu beobachtende regelmäßige Gestalt; sie finden sich auch nicht immer unmittelbar über den Gefäßen. Der wichtigste Bestandteil dieser Organe sind die von der Umgebung durch relativ geringe Dimensionen ausgezeichneten Epidermiszellen, die infolge chemischer Veränderung ihrer Membran für Wasser permeabel geworden sind. Die nach Auflösung der Cuticula eingelagerte Substanz, die Farbstoffe leicht speichert und in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich ist, läßt den Nachweis von *Hydropoten* leicht erbringen. Nach der Einteilung von Mayr sind die hier vorkommenden länglichen, meist über den Nerven auftretenden Oberhautorgane als lange *Hydropoten* zu bezeichnen. Die physiologische Bedeutung dieser Organe, die nach Mayr Wasser und Nährsalze aufnehmen und darum auch den Namen „Wassertrinker“ führen, will ich im letzten Abschnitt dieser Abhandlung an Hand des gesammelten Tatsachenmaterials kurz erörtern.

Das zweite Blatt von A. d., das meist eine Länge von 10 cm erreicht, hat dieselben Merkmale wie das erste Blatt; es ist aber bandförmig und läßt deutlich Oberseite und Unterseite erkennen. Die oberseits auftretenden Stomata sind zahlreicher, die *Hydropoten* auf der Blattunterseite länger; sie verlaufen sogar an manchen Blättern kontinuierlich über den drei Nerven. Es treten auch vereinzelt einige kurze *Hydropoten* zwischen der Nervatur auf. Sehr spät — eigentlich erst kurz vor dem Absterben des Blattes — tritt an der Spitze eine Scheitelöffnung auf. Das aus vier Zellagen bestehende Blatt ist ein typisches Bandblatt, so daß sich nicht ein Unterschied zwischen Stiel und Spreite konstruieren läßt, wie das Serguéeff macht. Ich halte auch den von Serguéeff angeführten Vergleich des ersten Blattes mit einer

die folgenden Blätter umschließenden Coleoptile nicht für richtig, kann auch die Beobachtung, daß die Unterseite der Primärblätter Spaltöffnungen führe, nicht bestätigen. Keimt die Pflanze in etwa 20 cm tiefem Wasser, so folgt gewöhnlich nach drei grasartigen Blättern das erste Übergangsblatt; die kleine, derbe Spreite öffnet sich, da der Blattstiel die Oberfläche nicht erreicht, unter Wasser. Die Leitbündel, die wie bei den ersten Blättern von Milchgefäßen umgeben sind, zeigen meist Fünzfahl; sie laufen an der Spitze zusammen. Bei älteren Blättern, die bereits Spuren des Absterbens erkennen lassen, findet man an dieser tracheidenreichen Stelle der Blattunterseite einen Porus. Die Oberseite besitzt reihenweise angeordnete Stomata und führt im Gegensatz zum Folgeblatt Chlorophyll. Bei Kultur in ganz seichtem Wasser, wo das erste Schwimmblatt die Oberfläche erreicht, bleibt die Epidermis der Oberseite chlorophyllfrei. Die Unterseite hat nur an der Spitze einige Spaltöffnungen, ist aber von zahlreichen langen und kurzen Hydropoten besetzt. Die Palisaden unter der oberen Epidermis sind infolge der abgeschwächten Beleuchtung unter Wasser niedrig. Die Beobachtung Serguéeffs, daß sich die Spreite nur selten aufrollt, kann ich nicht bestätigen. Im Licht breitet sich das Blatt stets aus. Nur bei im Dunkeln kultivierten Pflanzen blieben die Spreiten eingerollt. Der Cotyledo ist nach Verbrauch der Reservestoffe abgefallen. Aus dem hypocotylen Glied, das zu einer kleinen Knolle angeschwollen ist, sprossen zahlreiche Adventivwurzeln. Die Hauptwurzel geht bald zugrunde. Wenn Krause behauptet, „Wurzelhaare fehlen wie bei den meisten Wasserpflanzen fast vollständig“, so ist das nicht ganz zutreffend. A. d. wie auch die anderen von mir untersuchten Arten besitzen an ihren von einem zentralen Strang durchzogenen Wurzeln ziemlich reichlich Haare.

Nach einigen Übergangsblättern, deren Stiel und Lamina von Blatt zu Blatt länger wird, bilden sich typische Schwimmblätter. Die ganzrandige, derbe, bilaterale Spreite ist in ihrer Oberseite Licht- und Luftblatt, in ihrer Unterseite Schatten- und Wasserblatt. Diese Eigentümlichkeit ist in der ganzen Struktur ausgeprägt. Die gestaltbildenden Faktoren Licht, Luft und Wasser haben weitgehende Unterschiede bewirkt. Die obere Epidermis, die eine ganz feine Wachsschicht und eine dünne Cuticula besitzt, ist chlorophyllfrei und mit einer sehr großen Anzahl in Reihen angeordneter Spaltöffnungen bedeckt. Es folgen 2—3 Lagen von Palisadenzellen und eine Schicht von interzellularreichem Schwammparenchym. Ein lakunöses Gewebe mit großen Lufträumen, wie es bei den Schwimmblättern von *Potamogeton natans* vorkommt, ist hier nicht ausgebildet. Die Epidermis der Unterseite führt in der

Nähe der Spitze einige Stomata. Die Feststellung von Serguéeff, daß die Unterseite stets völlig ohne Spaltöffnungen sei, entspricht nicht den Tatsachen. Über den Nerven erster Ordnung sind lange Hydropoten, über den Nerven zweiter und dritter Ordnung kurze Hydropoten entwickelt. Aber die Beziehungen zu den Nerven sind häufig verwischt, öfters treten zwischen ihnen Hydropoten auf — eine Tatsache, die Mayr, da ihm nur Herbarmaterial zur Verfügung stand, nicht erkennen konnte. Diese Zellgruppen sind nicht nur bei *A. d.*, sondern auch bei anderen Pflanzen — z. B. Arten der Gattungen *Limnanthemum*, *Trapa*, *Villarsia*, *Sagittaria*, *Nelumbium* — auch makroskopisch durch besondere Farbennüanzierung leicht zu erkennen. Läßt man die Blätter kurze Zeit auf einer Gentianaviolettlösung schwimmen, so treten diese Organe mit großer Deutlichkeit hervor. An dem an Luftgängen reichen Blattstiel befinden sich lange Hydropoten, die in Reihen angeordnet über den Gefäßsträngen stehen. Der Blattstiel ist von drei größeren und einer Anzahl von kleineren peripherischen Leitbündeln durchzogen. Meist kommen in jedem Bündel neben einem Luftgang 2—3 Spiralgefäße und eine Gruppe von Cibrälementen vor.

Wenn das eingerollte Blatt die Wasseroberfläche erreicht, sind die Hydropoten noch nicht zu beobachten. Lange besteht die Epidermis aus gleichmäßigen Zellen. In der Nähe des Mittelnerven findet man später die jüngsten Hydropotenstadien, kleine Gruppen oder schmale Reihen von besonders plasmareichen Zellen, die sich jedoch in ihrer Form von der Umgebung nicht unterscheiden. Wenn dann in der Epidermis die Teilungen eingestellt werden, beginnen diese stoffgefüllten Zellen sich intensiv in der Richtung der Längsachse und senkrecht dazu zu teilen. Sie strecken sich und lassen nach Erreichen der endgültigen Größe eine leichte Vorwölbung erkennen. In dem Maße wie sich die Spreite ausbreitet, schreitet die Bildung der Hydropoten zum Rand hin fort. Erst wenn das Blatt schon vollkommen entfaltet ist, erfolgt die Einlagerung der Imprägnierungssubstanz in die Zellwände der Epidermis — ein Vorgang, der seinen Abschluß mit der chemischen Veränderung der Cuticula findet. Über die Natur dieser zwischen die Zellulosemolekülgruppen eingelagerten Substanz läßt sich nichts Sicheres sagen. Betreffs der chemischen Reaktionen verweise ich auf die Arbeit von Mayr. Die Zellen des Mesophylls unter der Hydropote sind kleiner als die regulären Zellen derselben Schicht. Es scheint hier eine Ausnahme vorzuliegen, da Mayr bei fast allen Hydropotenpflanzen die hypodermalen metamorphosierten Zellen groß und weitlumig, größer als die übrigen Zellen derselben Schicht fand. Die rechteckigen, lücken-

los aneinander stoßenden inneren Hydropotenzellen haben meist nur die nach außen gekehrten Wände imprägniert. Während die Entwicklung bei dem Blatte von der Spitze zur Basis fortschreitet, geht die Hydropotenentwicklung am Blattstiel von unten nach oben vor sich. Die parallel laufenden Nerven des Blattes vereinigen sich an der Spitze und lassen bei einem älteren Blatte in einer nicht weit von der morphologischen Spitze entfernt liegenden Hervorwölbung der Unterseite ein kleines Grübchen erkennen, in das einige Spiraltracheiden hineinragen. Auf einem Längsschnitt zeigen die durch Tracheiden vermehrten Gefäßendigungen in der Nähe der Blattspitze einen rechtwinkligen Knick und stoßen unmittelbar an die Epidermis der Unterseite, die, wie schon Minden feststellte, in einigen Zellen tracheidalen Charakter annehmen kann. Jedoch nicht bei allen Blättern fand ich verholzte Spiralverdickungen in diesen Epidermiszellen. Bei normalen ausgewachsenen Blättern ist die Epidermis unversehrt. Erst wenn das Blatt absterben beginnt, kommt durch Auflösung einiger Epidermiszellen eine Öffnung zustande. Meine stets negativen Versuche, durch die sogenannte Apicalöffnung Wasser zu pressen oder im feuchten Raum eine Ausscheidung zu beobachten, lassen mich in Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden zu der Überzeugung kommen, daß normal nur die Hydropoten eine secernierende Tätigkeit haben, durch die Spitze aber erst, wenn das Absterben des Blattes beginnt, Wasser und Exkrete abgesondert werden. Bei den von Weinrowsky untersuchten Wasserpflanzen — ich will nur *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Alisma* erwähnen — tritt die Scheitelöffnung sehr frühzeitig auf. Nur bei *Ranunculus aquatilis* und *Potamogeton natans*, Pflanzen, deren mit Wasser in Berührung stehende Oberhaut ganz aus Hydropotenzellen zusammengesetzt ist, vollzieht sich die Bildung des Porus erst an älteren Blättern. Es hat darum der Schluß, daß für Gewächse mit Hydropoten die Apicalöffnungen im allgemeinen von untergeordneter Bedeutung sind, eine gewisse Berechtigung.

## 2. *Aponogeton Dinteri*.

Die Frucht von *A. D.* enthält meist sechs Samen, die zwei Samenschalen besitzen. In den Epidermiszellen der äußeren Samenschale ist stets die innere Hälfte der Seitenwände und öfters die Mittelpartie der inneren Querwände durch Anlagerung von Suberinlamellen verstärkt. Daneben kommen noch schmale, spiralige Verdickungsleisten vor. Die am Samen makroskopisch sichtbaren Längsrippen sind an der Außenseite verdickte Epidermiszellen. Eine sehr interzellulär-

reiche, 1—2 Zellreihen dicke Parenchymschicht befindet sich unter dieser seltsamen Oberhaut. Die innere einschichtige Samenhülle besteht aus sehr inhaltsreichen Zellen. Die Keimung geht in der von Wettstein an *A. Bernierianus* beobachteten Weise vor sich. Während der Keimling von *A. d.* beim Aufplatzen der Hülle zu Boden gleitet, wird der von *A. D.* durch die leichte auf der Oberfläche schwimmende äußere Schale noch längere Zeit in vertikaler Stellung an der Wasseroberfläche festgehalten. Die den Embryo tragende Haut — es bleiben bei der schnellen Auflösung des Zellverbandes bald nur noch die verdickten Partien übrig — hat Wettstein fälschlich als Cuticula gedeutet. Der rundliche, grüne Cotyledo ist dünn und läuft in eine Spitze aus. Seine Epidermis weist keine Differenzierung auf. Sein von einem Gefäßbündel durchzogenes Grundgewebe ist mit Stärke angefüllt. Auch bei *A. D.* liegt eine ausgesprochen heteroblastische Entwicklung vor. Das kurze, bandartige erste Blatt besitzt auf der Oberseite einige Spaltöffnungen, auf der Unterseite dagegen Hydropten. Auch hier übt das Hautgewebe assimilatorische Funktion aus. Die Anordnung und Zahl der Gefäße und Milchröhren bietet *A. d.* gegenüber nichts Bemerkenswertes. Eine Besonderheit, die ich auch bei *A. ulvaceus* fand, zeigen die jungen Primärblätter. An der Spitze befindet sich ein aus dünnwandigen, chlorophyllfreien Zellen gebildetes Anhangsorgan — ähnlich, wie es von *Myriophyllum* und *Ceratophyllum* bekannt ist (vgl. Fig. 3, Abb. 18 u. 19). An den jungen Blattanlagen besteht es aus einer wasserhellen Zelle, das schneller als das übrige Blattgewebe heranwächst. An jungen Blättern macht es etwa die Hälfte der Blattlänge aus. Ist das Blatt ausgebildet, schrumpfen bald die obersten Zellen dieses kleinen Anhangsgebildes; das Vertrocknen setzt sich nach unten fort und bald erfolgt völlige Ablösung. Eine Vertiefung und Öffnung des Blattscheitels, in die Tracheiden ragen, ist entstanden. Das zweite Blatt weist schon eine deutliche Spreite auf, hat eine etwas größere Zahl von Spaltöffnungen auf der Oberseite und unterseits in etwas größerer Menge Hydropten. An einem kurzen, von zahlreichen Luftgängen durchzogenen Stiel sitzt die spatelförmige Spreite, die fünf, bei älteren Blättern sieben Gefäßstränge mit parallel laufenden Milchgängen besitzt. Das an der Spitze entwickelte Anhangsorgan tritt von Blatt zu Blatt mehr zurück und ist bei den älteren Primärblättern nicht mehr nachweisbar. Die Apicalöffnung wird also in der Ontogenie immer später entwickelt. Bei den letzten Jugendblättern fand ich erst zu Beginn des Absterbens einen deutlichen Porus. Die Apicalöffnung ist auf den Zerfall einiger Epidermiszellen, die als Rudimente des Spitzenorganes zu deuten sind,

zurückzuführen. Es besteht die Möglichkeit, daß alle Scheitelöffnungen auf diese Art zu erklären sind. Bei den Schwimmblättern von *A. D.* wird dieses Spitzenorgan nicht gebildet. So ist die bei den Folgeblättern auftretende Apicalöffnung als rudimentäres Organ zu deuten; sie tritt nicht mehr in Funktion, sondern ist nur der Ort des beginnenden Zerfalles. Bei *A. dist.* tritt die geschilderte charakteristische Gestaltung der Blattspitze auch an den ersten Blättern nicht in Erscheinung; die phylogenetische Rückbildung ist da bereits so weit gediehen, daß selbst in den ersten Stadien der Ontogenie keine Spuren mehr nachweisbar sind. Während *A. d.* nach wenigen schmalen bandförmigen Blättern in das Folgestadium eintritt, bleibt bei *A. D.* die Jugendform mit ihren kurzen, spatelförmigen Assimilationsorganen längere Zeit erhalten. Gewöhnlich ist etwa das 12. Blatt als Übergangsblatt entwickelt. Abgesehen von dem Chlorophyllgehalt der oberen Epidermis und den kürzeren Palisadenzellen besitzt es alle anatomischen Merkmale des Schwimmblattes. In Wassertiefen bis zu 30 cm vermag dieses Blatt die Oberfläche zu erreichen — eine Streckungsfähigkeit des Stieles, die der jungen, schnell zur Ausbildung von Folgeblättern schreitenden Pflanze von *A. d.* fehlt.

Das Schwimmblatt, das im Gegensatz zu dem aus drei lose zusammenhängenden Parenchymschichten aufgebauten Primärblatt eine deutliche Scheidung von 2—3 Reihen Palisadenparenchym und meist zwei Reihen interzellularen Schwammparenchyms — das für Schwimmblätter typische lakunöse Gewebe ist auch hier nicht vorhanden — erkennen läßt, ist im anatomischen Bau von dem bereits geschilderten Blatt von *A. d.* nicht unterschieden. Auch hier finden sich auf der Unterseite, abgesehen von den wenigen an der Spitze vorkommenden Spaltöffnungen, reichlich Hydropoten; auch hier geht die Bildung der Hydropoten in der beschriebenen Weise, die Entstehung der unterseitigen Apicalöffnung erst beim Absterben des Blattes vor sich. Die im Blattstiel vorhandenen einschichtigen Diaphragmen sind, wie bei allen Aponogetonarten, aus kurzarmigen Zellen gebildet, die kleine Öffnungen zwischen sich lassen. In jungen Teilen schließen die polygonalen Zellen dieser Platte lückenlos aneinander, runden sich jedoch bald ab, so daß Zwischenräume entstehen. Schließlich nehmen sie die typische Gestalt an, die Serguéeff, wie aus der Schilderung und der beigefügten Abbildung hervorgeht, anscheinend übersehen hat. Die Milchgefäße kommen, wie bei *A. d.* und den anderen Arten, in allen Organen mit Ausnahme der Wurzeln vor. Aus langgestreckten Zellen mit großen Kernen gehen diese die Gefäße begleitenden Gänge hervor;



eine Anzahl von perforierten Querwänden ist in ihnen nachweisbar. Die Funktion der Milchröhren ist ja noch problematisch. Aber es ist anzunehmen, daß der Saft, in dem auch vereinzelt Assimilate vorkommen, in Rücksicht auf die schwache Ausbildung des Siebteiles ernährungsphysiologische Bedeutung hat und erst in zweiter Linie mit den Endprodukten des Stoffwechsels, die sich daselbst ansammeln, Schutzfunktion gegen Angriffe der Tierwelt ausübt. Schenck stellte bei seinen umfangreichen anatomischen Untersuchungen über Wasserpflanzen fest, daß bei den meisten Hydrophyten Exkret- und Sekretbehälter vollständig fehlen und der Stoffwechsel ohne bleibende Abscheidungsprodukte verläuft. Wenn Schenck weiter sagt, daß der gänzliche Mangel von Milchröhren für Wasserpflanzen charakteristisch sei und einen Schluß auf die physiologische und biologische Bedeutung dieser Organe erlaube, so läßt sich das angesichts der allgemeinen Verbreitung von Milchgefäßen bei der Familie der Aponogetonaceen nicht aufrecht halten.

### 3. *Aponogeton natans*.

Über *A. n.* will ich mich kurz fassen. Der Samen gleicht dem von *A. D.* Der Cotyledo hat die Gestalt von *A. d.*, ist aber bedeutend kleiner. Jugendform und Folgeform sind ausgebildet. Das Schwimmblatt ist auf der Unterseite anthocyanhaltig und besitzt in der Nähe der Spitze eine größere Anzahl von Spaltöffnungen. Das Material, das zur Verfügung stand, war zu gering, um mit Sicherheit sagen zu können, daß die von *A. D.* beschriebenen Anhangsgebilde der Primärblätter nicht vorkommen. Die Entwicklung der Hydropoten, die hier aus kleineren, aber sehr dicht stehenden, teils rundlichen, teils ovalen Gruppen und aus langen schmalen Zellreihen über den Gefäßen bestehen, läßt sich an dem großen, sich auch an der Spitze zuerst aufrollenden Blatt sehr gut verfolgen. Die Apicalöffnung war bei vollständig ausgewachsenen Blättern stets geschlossen.

### 4. *Aponogeton ulvaceus*.

Ich will nun dazu übergehen, die submersen Formen zu beschreiben. *A. u.* gleicht in dem Bau der Samenschale und der Gestalt des Cotyledo *A. D.* Es besitzt also nicht, wie Krause angibt, eine verwachsene Samenschale, sondern zwei deutlich getrennte Hüllen. Von der inneren Samenschale wäre noch zu erwähnen, daß sie große Einzelkristalle von Calciumoxalat führt. Die äußere Samenschale zeigt wieder die schon bei *A. D.* beobachtete Verdickung der nach innen gelegenen Teile der Zellwände durch Anlagerung von Suberin oder Cutin. Die äußeren Wände sind an den Rippen verstärkt. Die Keimung geht wie bei *A. D.* vor sich.

Die ersten Blätter sind kurzgestielt und haben eine kleine ovale Spreite, die wie bei den Primärblättern der Schwimmblattformen, auf der Oberseite Spaltöffnungen und auf der Unterseite längliche Zellgruppen mit Imprägnierungssubstanz besitzt. Das Parenchym besteht aus 2—3 Zelllagen. Luftgänge sind wie bei den anderen Arten vorhanden. Bei den ersten Primärblättern treten wie bei A. D. an der Spitze vielzellige, chlorophyllfreie, später abfallende Anhängsel auf, die in der Ontogenie der Pflanze eine immer stärkere Rückbildung erfahren. Schon bei dem fünften Jugendblatt ist meistens keine Spur mehr zu finden. Daß diese submerse Art Primärblätter mit Schwimmblattmerkmalen hat, läßt den Schluß zu, daß in der Entwicklung vorübergehend die phylogenetisch ältere Form auftritt, daß A. u. sich aus einer Schwimmblattform entwickelt hat. Muß man bei A. D. und d. die Primärblätter als Hemmungsbildungen betrachten, so ist bei A. u. in Anbetracht der spaltöffnungsfreien Oberseite der Folgeblätter nur eine phylogenetische Deutung möglich. Das Jugendblattstadium wird längere Zeit beibehalten. Die Folgeblätter haben eine bedeutend größere dünne Spreite. An der Unterseite des Blattes wie am Blattstiel befinden sich lange Hydropoten. Kurze Hydropoten treten auf beiden Seiten auf, jedoch in weit geringerer Zahl auf der Oberseite. An der Spitze der Unterseite kann man stets Stomata beobachten. Die Vermutung von Krause, daß allen untergetauchten Arten Spaltöffnungen fehlen, trifft für A. u. nicht zu, wohl aber für A. fenestralis. An den Übergangsblättern findet man an beiden Seiten einige Spaltöffnungen, an den Folgeblättern nur auf der Unterseite. Eine Auflösung der Epidermis über den an der Spitze zusammenlaufenden Gefäßenden fand ich nur an alten Blättern. Während die Jugendblätter eine leicht gerollte Spreite besitzen, sind die späteren Blätter stark gefaltet und zum Teil spiralg gedreht; sie weisen also eine habituelle Ähnlichkeit mit dem Thallus des Lebermooses *Riella helicophylla* und dem Blatte der Hydrocharitacee *Ottelia* auf. Eine fortlaufende Schraubenlinie, die also auf einer ganz regelmäßigen Drehung des Blattes beruhen würde, ist nur sehr selten zu finden. Die Abbildung im Englerschen Pflanzenreich, die nur eine leichte Kräuselung des Randes erkennen läßt, entspricht nicht der Wirklichkeit. Diese eigentümliche Gestalt kommt durch verschieden starkes Wachstum der Spreite zustande. Stark und schwach wachsende Zonen wechseln ab. Die hierdurch erreichte Oberflächenvergrößerung ist von großer Wichtigkeit für die Ernährung. Daneben eine Anpassung an die Gewalt des Wassers anzunehmen, mag in gewissem Maße berechtigt sein. Bei einem Blatt, dessen mittlere Achse 20 cm maß, betrug die

Länge des Spreitenrandes 60 cm, was bei einer Breite von 5 cm einem Oberflächenverhältnis von 200 qcm : 60 qcm entspricht. Die teleologische Betrachtungsweise zu vernachlässigen und die Drehblätter als zufällig entstandene Gebilde aufzufassen, halte ich für das Richtigste. Schenck betrachtet die breiten Blätter bei Wasserpflanzen als Ausnahmen von der gewöhnlichen Gestaltung der Assimilationsflächen und faßt die mit solchen noch nicht völlig angepaßten Blättern ausgestatteten Pflanzen als Übergangsformen zwischen den schwimmenden und den linealblättrigen submersen Arten auf, die noch in der Weiterentwicklung zu typischen schmalblättrigen Hydrophyten begriffen sind. Daß die Blätter von A. u. in der Weiterentwicklung zu Bandblättern begriffen seien, ist unwahrscheinlich. Ob damit die Schencksche Hypothese gänzlich abzulehnen ist, will ich nicht entscheiden. Der etwa 15 cm lange Blattstiel ist ungefähr in der Mitte rechtwinklig nach außen umgebogen. Diese transversal geotropische Zone ist für die Pflanze von biologischer Wichtigkeit. Auf diese Art wird verhindert, daß die Blätter durch den Auftrieb im Wasser dicht zusammengedrängt werden. Die Gefäßbündel der Spreite und des Blattstieles zeigen fast völlige Übereinstimmung mit denen der Schwimmblattarten. Von einer noch stärkeren Reduzierung den Schwimmblattformen gegenüber, wie sie sich sonst fast allgemein bei submersen Pflanzen findet, ist hier nichts zu merken. Drei größere Leitbündel mit gewöhnlich drei Spiralgefäßen sind von etwa 12 peripherischen umgeben. Über die Milchgefäße, die diese Bündel meist zu etwa sechs umgeben und meistens ihre Querwände erhalten, ist nichts Besonderes zu bemerken.

##### 5. *Aponogeton fenestralis*.

Die jungen Blätter besitzen eine aus zwei Parenchymschichten bestehende Spreite. Über den Gefäßbündeln, die von einer Anzahl (gewöhnlich sechs) Milchgefäßen umgeben sind, ist das Grundgewebe mehrschichtig. Die Luftgänge sind hier bedeutend geringer entwickelt als bei A. u. Wenn Serguéeff die schon von Goebel gemachte Feststellung der relativ geringen Menge von Interzellularen leugnet, so sprechen die Tatsachen dagegen. An einer anderen Stelle spricht Serguéeff sogar von großen Interzellularräumen, die wie bei allen Wasserpflanzen angeordnet sind. Die Lufträume von A. f. haben im Vergleich mit typischen Hydrophyten eine Rückbildung erfahren. An den gut entwickelten Milchgefäßen kann man vereinzelt Plasmaverbindungen zwischen den benachbarten Parenchymzellen und dem Milchröhreninhalt bemerken. Auch hier werden eine große Anzahl von Quer-

wänden in den Milchgefäßen nicht aufgelöst, sondern erfahren eine Durchlöcherung, durch welche dann die Stoffleitung erfolgen kann. Die Hydropoten werden angelegt, wenn bereits die Löcher in der Spreite aufgetreten sind. Die Bildung beginnt auf der inneren Kante der Fenster und schreitet nach der Blattunterseite fort (vgl. Fig. 3, Abb. 15 u. 16). Bei manchen Blättern ist bald die ganze Epidermis der Unterseite mit Hydropotensubstanz imprägniert. Meistens jedoch bleiben einige Partien ausgespart. Gleichzeitig mit der Bildung der Hydropoten von der Durchlöcherungsstelle her geht die Entwicklung von langen Hydropoten über den Nerven vor sich. Auf der Oberseite sind hauptsächlich über dem Mittelnerv längliche imprägnierte Zellgruppen vorhanden; ihre Zahl ist aber viel geringer als die der Unterseite. Seltener treten kleine runde, einer Coleochaetescheibe ähnliche, metamorphosierte Zellgruppen auf. Auf dem Blattstiel verlaufen meist neun kontinuierliche Hydropotenreihen. Die Hydropotenzellen sind sehr inhaltsreich; sie haben das Aussehen von Sekretzellen. Daß die Hydropoten sowohl bei *A. f.* wie bei *A. u.* hauptsächlich auf der Unterseite vorkommen, das Blatt also deutlich einen Rest von Dorsiventralität zeigt, ist ein Beweis für die Ableitung der submersen Blätter von Schwimmblättern. Die Beobachtung Mayrs, daß die „Blattsubstanz schon bei Hervorbrechen der jungen Blätter aus dem Rhizom getrennt ist, die Trennung nicht durch Schwinden des Zellgewebes bewirkt werde“, beruht auf einem Irrtum. Wie bereits Goebel in den Pflanzenbiologischen Schilderungen ausführt, ist die Spreite des jungen Blattes ohne jede Durchlöcherung. Durch Zerfall einer Reihe von Zellen, meistens in der Mitte der von den Gefäßsträngen gebildeten Rahmen, wird die Entwicklung eingeleitet. Die Bildung beginnt an der Spitze und schreitet zur Basis fort. In jeder Zone geht die Entwicklung von der Mitte nach den Rändern. Auf die biologische Bedeutung der durchlöcherten Spreite hat schon Goebel hingewiesen. Da die Pflanze neuerdings auch vereinzelt in schnell fließendem Wasser gefunden wurde, ist die Durchlöcherung nicht nur als eine Anpassung an das umgebende Medium, sondern auch als eine Anpassung an die Wucht des anprallenden Wassers anzusehen. Daß aber der Gitterbildung in erster Linie ernährungsphysiologische Bedeutung zukommt, daß die dadurch erzielte Oberflächenvergrößerung für die Gas- und Wasserbewegung — Aufnahme von Kohlensäure und Sauerstoff, Abgabe von Wasser und Gasen — von großer Wichtigkeit ist, geht aus dem engen Zusammenhang zwischen Gitterentstehung und Hydropotenbildung hervor. Es wurde schon erwähnt, daß der für Wasserpflanzen charakteristische Binnenluftraum infolge der Vergrößerung der Gesamt-

oberfläche wie infolge der großen Fläche der besonders leicht durchlässigen Oberhautpartien bis zu einem gewissen Grade verkleinert ist. Die Apicalöffnung ist wie bei den anderen Aponogetonaceen rudimentär. Nur an alten Blättern ist ein Zerfall der Epidermiszellen über dem vereinigten Gefäßstrang zu finden. Daß das Hautgewebe assimilatorische Funktion ausübt, sei noch erwähnt. Spaltöffnungen kommen nicht vor. Es ist aber anzunehmen, daß die Primärblätter wie bei *A. u.* auf der Oberseite Spaltöffnungen besitzen. Schenck führt im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“ unter den Haupttypen der submersen Gewächse auch eine Aponogetonform auf, unter der er eine Pflanze mit gestauchter bodenständiger Achse und gestielten, breitspreitigen, dünnhäutigen Blättern versteht. Da diese Beschreibung eigentlich nur für *A. u.* und *A. f.* zutrifft, die meisten Arten jedoch anders geartete Assimilationsorgane besitzen, ist die allgemeine Bezeichnung „Aponogetonform“ irreführend.

#### b) Reproduktive Organe.

Die vor dem Aufblühen von einer Spatha umhüllten Blütenstände der Aponogetonaceen sind sehr mannigfach gestaltet. Als einfachste Form müssen wir die einährige, allseitig mit Blüten besetzte Infloreszenz von *A. natans* bezeichnen. Der zweite Typus ist durch *A. Dinteri* vertreten. Zwei Ähren tragen in spiraliger Anordnung Blüten. Bei manchen ist die Spaltung des Infloreszenzvegetationspunktes in drei (*A. fenestralis*), bei manchen in vier bis sechs (*A. quadrangularis*) Blütenstandsachsen erfolgt. Als dritter Typus treten uns die dorsiventralen, auf der Innenseite mit Blüten dicht besetzten Infloreszenzachsen von *A. spathaceus* entgegen. Bei einem vierten Typus — dem *Angustifolius*-Typus — sind die Doppelähren mit zwei Reihen von Blüten besetzt. Bei dem *Distachyus*-Typus hat die Infloreszenz dieselbe Anordnung, nur besitzt die Einzelblüte abweichende Zahlenverhältnisse. Die Blütenformel ist im allgemeinen die einer typischen Monocotylenblüte. Von den sechs Perigonblättern kommen meist nur zwei des inneren Kreises zur Entwicklung. Allein bei den Endblüten von *A. angustifolius* tritt ein drittes Perigonblatt auf. Das Andröceum besteht aus zwei dreigliedrigen Quirlen. Im Gynäceum kommen bei *A. ulvaceus* und anderen Arten häufig vier Carpelle vor. Bei *A. distachyus* ist ein sehr starkes Variieren der Sporophylle zu beobachten. Wie aus der ersten der beigefügten Tabellen, welche die Zahlenverhältnisse von fünf etwa in der Mitte der Blüteperiode aufeinanderfolgenden Infloreszenzen wiedergibt, ersichtlich ist, variiert selbst das Individuum sehr stark.

Ich habe eine sehr große Anzahl von Blüten zu den verschiedensten Zeiten auf ihre Zahlenverhältnisse geprüft und gefunden, daß sowohl zu Beginn wie gegen Ende der Blüteperiode Zahlenreduktionen eintreten. Sowohl die Anzahl der Blüten wie die Gliederzahlen im Androeum und Gynaeum erfahren eine Reduktion. Treten zuerst verhältnismäßig oft regelmäßige Kreise auf, so wird mit fortschreitender Entwicklung die Unregelmäßigkeit immer größer, bis gegen Ende der Blüteperiode eine gewisse Regelmäßigkeit sich wieder geltend macht.

n + 1. Infloreszenz		n + 2. Infloreszenz		n + 3. Infloreszenz		n + 4. Infloreszenz		n + 5. Infloreszenz	
Symmetrisch		Asymmetrisch		Symmetrisch		Symmetrisch		Asymmetrisch	
4,14	3,14	3,16	3,14	3,17	4,15	3,14	3,14	3,13	3,9
3,16	3,15	3,16	3,13	3,15	3,15	2,16	2,13	2,12	3,11
4,20	3,15	3,13	3,16	3,18	3,16	2,15	3,13	3,14	2,12
5,16	2,16	3,14	3,15	4,14	4,16	3,14	3,15	2,11	2,13
4,13	2,13	2,12	4,14	4,15	3,14	2,14	3,14	3,14	2,11
4,15	2,13	2,12	2,14	2,14	2,15	3,13	2,10	3,12	3,12
3,16	2,14	2,12	3,13	2,17	3,15	3,12	2,14	3,11	2,12
3,13	2,14	3,13	2,12	3,17	3,14	3,16	2,12	2,13	3,9
4,15	3,11	2,11	3,13	4,16	3,13	2,14	2,14	3,11	2,10
3,11	2,11	3,11	3,12	3,13	3,14	3,15	3,13	2,9	2,9
2,12	2,13	2,12	2,12	3,12	2,12	2,12	3,13	2,10	2,9
					3,11	2,10	3,12	3,10	

Erste Infloreszenz		Infl. a. d. Mitte d. Blüteperiode		Letzte Infloreszenz	
3,11	3,9	4,15	5,17	4,13	3,15
3,12	3,11	4,12	4,16	3,12	4,13
3,10	2,10	3,18	5,18	3,13	3,13
3,9	3,9	4,13	4,13	4,12	3,14
2,9	2,11	3,15	3,14	2,9	2,11
2,10	2,9	3,16	2,15	3,10	2,10
2,9	2,9	2,14	3,13	2,11	3,9
		3,14	1,10	2,10	2,9
		2,13	2,11	2,12	
		2,12	3,14		
		3,11	2,15		

Die erste Ziffer bedeutet die Anzahl der Fruchtblätter, die Zahl hinter dem Komma die Anzahl der Staubblätter. Symmetrisch nenne ich die Infloreszenzen, welche ihre beiden ersten Blüten auf derselben Seite — der dem Beschauer zugekehrten oder abgekehrten Seite — ihrer Achsen führen.

Aus der zweiten Tabelle ist die Gesetzmäßigkeit ohne weiteres ersichtlich. Auch die erste Zusammenstellung, die aufeinanderfolgende Blütenstände aus der Mitte der reproduktiven Periode enthält, läßt, abgesehen von stets vorkommenden Schwankungen, eine allmähliche Abnahme er-

kennen. Aber auch in den Einzelinfloreszenzen ist in den oberen, zuletzt angelegten Blüten öfters eine Reduktion eingetreten. Die Summe der Blütenelemente der unteren Hälfte ist stets größer als die der oberen. Die von Engler und Serguéeff angegebenen Blütenzahlen stimmen mit den von mir gefundenen nicht ganz überein. Die Zahl der Carpelle schwankt zwischen 1 und 6, die Zahl der Staubblätter zwischen 6 und 25. Die Ansicht, daß die zwei bei allen Arten — *A. distachyus* ausgenommen — auftretenden kleinen, meist gelb gefärbten Blütenblätter als Perigonblätter zu deuten sind, wurde zuerst von Eichler vertreten. Das große weiße, seitlich stehende Blatt von *A. distachyus*, das von den älteren Autoren als Braktee bezeichnet wurde, faßte Engler, da er in den Endblüten häufig noch ein zweites, bei den unteren Blüten vereinzelt noch das innere entwickelt fand, als Perigonblatt auf. Der Tatsache, daß die oberste Blüte meist zwei Blätter besitzt, ist, da das zweite Hüllblatt einer verkümmerten Spitzenblüte der öfters mit ungleicher Blütenzahl ausgestatteten Achsen angehören kann, weniger Wert beizulegen. Daß jedoch in anderen Blüten manchmal ein zweites — nicht nur das innere, sondern auch das obere — Blatt zur Entwicklung gelangt, spricht für die Auffassung Englers. Einmal fand ich eine mit drei Blättern versehene Blüte. Rudimente der fehlenden Hülle lassen sich an jungen Blüten vereinzelt nachweisen. Das äußere Blatt ist stets das geförderte und meistens etwa viermal so breit wie das zweite. In der anatomischen Beschaffenheit der Blütenhülle von *A. distachyus* und den anderen Arten bestehen jedoch wesentliche Unterschiede, die mich im Verein mit der Stellung des äußersten Staubblattkreises veranlassen, bei *A. distachyus* von einem Blatt des äußeren, bei den anderen Arten von Blättern des inneren Kreises der früher sechsgliedrigen Blütenhülle zu sprechen. Die Perigonblätter von *A. ulvaceus*, *Dinteri* und *natans* sind dünn, zart und fallen nach der Befruchtung ab. Sie besitzen auf der Unterseite Spaltöffnungen. Das große, breite, weiße Hüllblatt von *A. distachyus* führt ebenfalls auf der Unterseite Stomata, ist aber nicht wie die anderen von einem Gefäßstrang durchzogen, sondern besitzt meist sechs Nerven. Wesentlich ist ferner, daß die Blätter nach der Befruchtung ergrünen, weiterwachsen und eine große Anzahl von stark vorgewölbten Hydropoten bilden. Das Luftblatt mit Spaltöffnungen auf der Unterseite wird zum Wasserblatt durch Bildung von unterseitigen Hydropoten. Auch die Blütenstandsachse schreitet später zur Bildung von Hydropoten — eine Tatsache, die sich auch bei den anderen Arten konstatieren läßt. Daß der äußerste Staubblattkreis bei *A. distachyus*, wie man bei regelmäßig ge-

bauten Blüten finden kann, vor den Hüllblättern steht, während bei den anderen Arten ein Alternieren vorliegt, spricht neben der anatomischen Verschiedenheit dafür, daß wir im ersten Fall Sepala, im zweiten Petala vor uns haben. Die von Serguéeff und den älteren Autoren vertretene Ansicht, daß das weiße Hüllblatt von *A. distachyus* als Braktee aufzufassen sei, ist meines Erachtens unhaltbar. Wie bei *A. angustifolius* — der *A. distachyus* am nächsten stehenden Art — die Verhältnisse liegen, konnte ich wegen Mangel an Material nicht feststellen. Sicherlich wird sich meine Annahme auch mit den dort vorliegenden morphologischen Tatsachen in Einklang bringen lassen.

Die Entwicklungsgeschichte ist bei allen Arten dieselbe; ich schildere sie nach Beobachtungen bei *A. Dinteri*. Die junge Infloreszenz entsteht als Achselsproß, wird aber schon sehr früh seitlich verschoben, so daß man sie stets vor dem äußersten Rand des Deckblattes findet. Von dem rundlichen Höcker erhebt sich bald seitlich das erste Vorblatt; es überholt den Infloreszenzvegetationspunkt schnell im Wachstum. Auf der entgegengesetzten Seite erscheint dann das zweite Vorblatt. Beide verwachsen an der Basis miteinander, während sich die Zipfel, die von verschiedener Länge sind, noch lange erkennen lassen. Diese den Blütenstand umhüllende Spatha besitzt bei den einzelnen Arten charakteristische Formen. Bei *A. distachyus* schließt sie dicht an und läuft in eine kurze Spitze aus; bei *A. Dinteri* ist sie oben abgerundet. Bei *A. ulvaceus* sitzt sie lose und trägt eine lange Spitze. Anatomisch ist sie durch das Vorkommen von einer größeren Anzahl von Gefäßsträngen und Milchgefäßen sowie das Vorhandensein von Hydropoten und durch den Mangel an Spaltöffnungen ausgezeichnet. Kurz nach der Bildung des zweiten Vorblattes tritt eine Spaltung des Vegetationspunktes ein (vgl. Fig. 3, Abb. 17). Daß die beiden Achsen nicht als Achselsprosse aufgefaßt werden können, geht daraus hervor, daß Reste des Vegetationspunktes nicht nachweisbar sind, und schließlich auch aus der Tatsache, daß bei anderen Arten 3—5schenklige Blütenstände vorkommen. Bei *A. distachyus* traf ich zweimal eine anormale Infloreszenz, bei welcher die Spaltung erst weiter oben eingetreten war. Die ersten beiden Blüten standen in gleicher Höhe auf der Dorsal-seite der Achsen, die beiden nächsten um je 90° von der ersten verschoben dicht zusammen. Über dieser Doppelblüte war die Gabelungsstelle der Schenkel. Wenn bereits die Verwachsung der beiden Vorblätter zur Spatha vollendet ist, beginnt an der Basis der beiden Schenkel die Blütenbildung. In spiraliger Reihenfolge werden die Blüten angelegt. Ich beobachtete  $\frac{2}{5}$ -Divergenz. Die Entwicklung der



Einzelblüte bietet keine Besonderheit. Nacheinander — von außen nach innen — entstehen die regelmäßig alternierenden Kreise. Ganz vereinzelt sind Rudimente des dritten Perigonblattes anzutreffen. Bei *A. ulvaceus* werden häufig, bei *A. Dinteri* selten vier Carpelle gebildet. Die Samenanlagen sind bei den einen Arten in geringer Zahl (2—4) vorhanden und stehen dann an der Basis, bei den anderen in größerer Zahl (5—8) und sind dann an der Bauchnaht befestigt. Zu den ersten Arten gehört *A. distachyus*, zu den letzten *A. natans*. Die Samenanlagen sind stets anatrop, besitzen aber nicht, wie Krause angibt, stets zwei Integumente. *A. distachyus* hat nur ein Integument, das besonders dick erscheint; es entspricht den zwei Integumenten der anderen Arten. Es unterbleibt die Differenzierung. Bei allen anderen Arten fand ich zwei. Im Zusammenhang mit der Ausbildung eines Integumentes steht auch die Entwicklung einer Samenschale. Die Annahme von Krause, daß *A. ulvaceus* nur eine Samenschale besitze, ist falsch. Den beiden Integumenten entsprechend finden sich am Samen zwei Schalen. Da *A. Bernierianus* und *A. fenestralis*, wie aus der Literatur hervorgeht, Samenanlagen mit zwei Integumenten besitzen, führen sie auch ohne jeden Zweifel nicht eine Samenschale, wie Krause meint, sondern zwei völlig getrennte. Da ich nicht daran zweifle, daß auch die vierte madagassische Art, *A. quadrangularis*, sich ebenso verhält, ist die Rubrik „Abß“ in dem von Krause angegebenen Schlüssel wertlos. Einige Aponogetonaceen haben Samenanlagen mit einem Integument — ich konnte das nur für *A. distachyus* an Samenanlagen aller Stadien feststellen — und dementsprechend Samen mit einer Samenschale. Die Annahme von Krause, daß alle Arten zwei Integumente besitzen und daß bei einigen diese zu einer Schale verwachsen, widerspricht den anatomischen Befunden. Ein vielschichtiges Integument und eine verhältnismäßig dicke Samenschale kommt *A. distachyus* zu; zwei dünne Integumente und dementsprechend zwei dünne Samenhüllen sind den anderen Arten eigen. Daß bei der Entstehung der Pollenkörner Periplasmodienbildung vorkommt, sei nebenbei angeführt.

Da die Infloreszenzentwicklung von der Basis nach der Spitze hin erfolgt, sind im Anfang die unteren Blüten durch die Streckung der Internodien bereits auseinander gerückt, wenn die oberen noch dicht gedrängt stehen. Später, sobald alle Blüten abgeblüht, sind diese Differenzen aufgehoben; die großen Früchte bedecken gleichmäßig die ganze Achse. Die von Krause einigen Arten gegebene Charakteristik „unten lockerblütig, oben dichtblütig“ ist überflüssig, da hiermit ein der

Familie charakteristisches Entwicklungsstadium der Blütenstände bezeichnet ist. Die dorsiventralen Infloreszenzen gleichen auf den ersten Entwicklungsstufen den geschilderten. Die beiden Blütenstandsachsen platten sich bald auf den einander zugekehrten Seiten ab und bilden daselbst Blüten. Bei *A. distachyus* werden zwei Reihen von der Basis zur Spitze hin abwechselnd links und rechts angelegt. An den Blütenvegetationspunkten entsteht zuerst auf der Außenseite am Rand das Kelchblatt. Die Staubblätter der meist drei- oder vierzähligen Kreise werden nacheinander angelegt. Meistens kommen vier dreigliedrige oder drei viergliedrige Quirle vor. In selteneren Fällen mehr oder weniger Kreise. Die ersten Höcker entstehen stets auf der Innenseite der Blüte. Diese Bevorzugung der inneren Seite ist aber meistens nur eine zeitliche. Nur ausnahmsweise findet man Blüten, die auch später eine Förderung dieser Seite deutlich zeigen. Daß das Reifen der Staubblätter in der durch die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen festgestellten Reihenfolge vonstatten geht, will ich nebenbei erwähnen. Bei der Gipfelblüte ist die nach unten gekehrte Seite die geförderte. Die Regelmäßigkeit der Kreise wird sehr früh durch intensives Wachstum der Blütenstandsachse gestört; durch ungleichmäßiges Auseinanderweichen der Blütenteile werden die ehemaligen Stellungsverhältnisse vollkommen verwischt. Während Engler eine Teilung der Staubblätter für möglich hielt, ein Schüler Englers die Frage, ob am Vegetationspunkt die Staubblätter als getrennte Höcker auftreten, nicht entscheiden konnte, schloß Serguéeff aus Serienschnitten, daß die Vermehrung im Andröceum auf tangential und radiale Spaltung zurückzuführen ist. Die Abbildungen von Serguéeff sind nicht überzeugend, die Beobachtung von drei Paaren von Gefäßbündeln an der Basis einer Blüte nicht beweisend. Ich sah an frei präparierten jungen Blüten, daß die Stamina einzeln vom Vegetationspunkt abgeschieden werden, daß eine nachträgliche Spaltung nicht vorkommt. Bei jungen Blüten sieht man klar die einander folgenden Glieder der verschiedenen Kreise hervortreten. Auf einige dreigliedrige Kreise folgen meist viergliedrige. Manchmal beginnen viergliedrige Kreise und schließen sich mehrgliedrige oder auch dreigliedrige an. Durch die Vermehrung ist ein Zusammenschieben der Kreise veranlaßt, so daß die Quirlstellung unkenntlich wird und in Ausnahmefällen ein Zusammenwachsen von Filamenten verursacht werden kann. Daß dann weiterhin durch das Wachstum der Infloreszenzachse eine Verzerrung der Blüte zustande kommt, führte ich bereits an. Manchmal, wenn nämlich das Achsenwachstum sehr früh beginnt, tritt schon von Anfang an eine unregelmäßige Entwicklung ein. Öfters ist auch die Gliederzahl weiterhin ver-

mehrt. An Mikrotomschnitten älterer Blüten konnte ich zusammengewachsene Filamente sehen. Teils waren Staubblätter desselben Kreises, teils aufeinander folgender Kreise verwachsen. Da aber an jungen Blüten nie eine Spaltung bzw. Verwachsung zu finden war, weise ich die Annahme von Serguéeff, obwohl die von mir beobachteten Verwachsungsgebilde für eine tangentielle und radiale Spaltung zu sprechen scheinen, zurück. Es kommt, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, keine Verdoppelung vor. Die Spaltung eines Staubblatthöckers läßt sich weder an Längsschnitten noch an Querschnitten noch an präparierten jungen Blüten nachweisen. Da die Staubblätter stets getrennt angelegt werden, kann in den erwähnten Fällen nur von Verwachsung gesprochen werden. Daß die Annahme eines congenitalen Dédouplements vollkommen fruchtlos ist und nichts als eine schöne Umschreibung der Tatsachen darstellt, hat Goebel wiederholt betont. Goebel sagt in seiner Entwicklungsgeschichte nach einer längeren Auseinandersetzung mit den Anhängern der Moquin-Tandonschen Dédouplementstheorie: „Ein congenitales Dédouplement existiert für mich nicht“.

Engler hat die zuerst erwähnten fünf Infloreszenztypen als Entwicklungsstufen der Aponogetonaceen aufgefaßt. Daß die einährige Natansform als ursprünglichste zu gelten hat, ist ohne weiteres klar, ebenso, daß die zwei- und mehrschenkligen Arten auf die zweite Stufe zu stellen sind. Die folgenden Typen sind durch Dorsiventralwerden der beiden Schenkel verursacht. Hierbei können zunächst alle Blüten auf die Bauchseite der Achsen rücken (*A. spathaceus*). Dann kann eine weitgehende Reduktion der Blüten eintreten, so daß nur noch zwei Reihen entwickelt werden (*A. angustifolius*). Nach Engler ist nun die letzte Stufe von *A. distachyus* erreicht. Ich bin der Ansicht, daß *A. distachyus* eine Zwischenform zwischen den beiden letzten Typen darstellt. Durch Nichtentwicklung der meisten Blüten und das Anlegen von zwei Blütenreihen, ist das Gleichgewicht in der Einzelblütenentwicklung gestört. Die große Menge von Bildungstoffen, die der Einzelblüte unter den veränderten Verhältnissen zur Verfügung stehen, gibt Veranlassung zur Vermehrung der Kreise und seiner Glieder im Andröceum. Im Anfang wie gegen Schluß der Blüteperiode, wo die Stoffzufuhr relativ gering ist, wird auch die Gleichgewichtsstörung eine geringere sein; ja es treten sogar ziemlich regelmäßig gebaute Blüten auf. Wird also von *A. distachyus* zu Zeiten geringer Baustoffmenge ontogentisch das Gleichgewicht der Einzelblüte annähernd erreicht, so finden wir es bei *A. angustifolius* bereits phylogenetisch hergestellt. Ich betrachte also die dorsiventrale Infloreszenz mit normalen Zahlen-

verhältnissen in der Blüte als die letzte Stufe. *A. distachyus* mit seiner durch übermäßige Stoffanhäufung veranlaßten Blütenanomalie ist auf die vierte Stufe zu stellen. Umgekehrt könnte man ja auch den Versuch machen, die regelmäßigen Formen aller Blütenstände von *A. distachyus* abzuleiten. Aus dem phylogenetisch älteren Distachyustypus wären dann alle einfacher gebauten Formen hervorgegangen. Lotsy sieht die Distachyusblüte als ursprünglichste an und betrachtet alle anderen als reduziert. Da aber der Blütenstand von *A. distachyus* sicher als abgeleiteter gelten muß, ist die Annahme, daß die Einzelblüte die ursprünglichen Zahlenverhältnisse aufweist, unwahrscheinlich.

Weitere phylogenetische Spekulationen anzuschließen, ist zwecklos. Wann die Entwicklung der fünf Infloreszenzstufen eintrat, ob diese Differenzen schon bei den landbewohnenden Vorfahren vorhanden waren oder erst später, als der Übergang zum Wasserleben erfolgt war, sich herausgebildet haben, läßt sich natürlich nicht entscheiden. Bei der Einteilung und Ableitung die Vegetationsorgane zu berücksichtigen und Arten mit Schwimmblättern als die primitivsten Glieder zu bezeichnen — wie z. B. Schenck und Chrysler es bei den Potamogetonaceen taten, indem sie von den Schwimmblatttypen als den ursprünglichsten alle übrigen ableiten — ist bei den Aponogetonaceen unmöglich. Ein Beweis zugleich, daß die schöne Konstruktion von Chrysler nicht auf allzu festem Boden steht. Die in den Vegetationsorganen auftretenden Reduktions- bzw. Anpassungserscheinungen sind bei den einzelnen Arten schneller oder langsamer verlaufen und darum verschieden weit gediehen. In gewissen Merkmalen kann eine Art weiter vorgeschritten bzw. reduziert sein, ohne daß darum eine bestimmte Abhängigkeit der einen Art von der anderen bestehen muß. Da jedoch auch berücksichtigt werden muß, daß die Arten zu verschiedenen Zeiten den Übergang zum Wasserleben vollzogen haben können und deshalb eine mehr oder minder weitgehende Anpassung an das Wasser aufweisen, ist es klar, daß der Anpassungsgrad der vegetativen Organe für Ableitung der Arten von einer Urart nicht in Betracht kommt. Die auf die Infloreszenzverhältnisse zurückgeführte Einteilung kann allein den Anspruch auf einen gewissen phylogenetischen Wert machen. Eine größere Anzahl von Arten besaßen die Aponogetonaceen bereits, als sie auf dem Land lebten. Durch den Standortswechsel gingen eine Reihe zugrunde, neue bildeten sich. Aber welche Arten während der letzten Periode entstanden, ist schwer zu entscheiden. Bei den vier endemischen, auf Madagaskar vorkommenden Arten (*A. quadrangularis*, *ulvaceus*, *Bernierianus*, *fenestralis*) ließe sich die Ableitung von einer Landart denken.

Bei den übrigen Arten, den afrikanischen und indischen, ist meines Erachtens eine Neubildung von Arten im allgemeinen nicht anzunehmen. Bereits mit wesentlichen Merkmalen — zumal in der Blütenregion — versehene Arten haben zu verschiedenen Zeiten den Übergang zum Wasserleben vollzogen und vermöge ihrer größeren oder geringeren Plastizität die Anpassung an das Medium verschieden weit durchgeführt. Der Einwand, das Vorkommen von Hydropoten bei allen Arten widerspreche dieser Annahme, besteht nicht zu Recht. Die Hydropoten sind bei den einzelnen Arten selbständig entstanden. Die Ableitung von einer Landform aus diesem Grunde ist nicht nötig. Mayr hat schon darauf hingewiesen, daß bei der Entstehung dieser Organe eine mehrfache Konvergenz vorliegt. Ich gehe aber weiter als Mayr und sage, auch nicht für die ganze Gruppe der wasserbewohnenden Monocotylen ist die Entstehung gemeinsam vor sich gegangen; bei vielen Familien, ja bei vielen Arten sind diese Organe selbständig entstanden. Die Hydropoten sind analoge Anpassungen. Das Plasma vieler Familien, ja Arten reagierte vollkommen in gleicher Weise auf den für die Pflanzen bis zu dem betreffenden Zeitpunkt ungewohnten Faktorenkomplex „Wasser“. Da die Hydropoten — die Apicalöffnung hängt mit Zersetzungerscheinungen zusammen — in der Ontogenie zuletzt auftreten, dann, wenn schon alle anderen Teile weitestgehende Differenzierung erlangt haben, ist bewiesen, daß diesem Merkmal für die Phylogenie ein geringer Wert zukommt. Diese zuletzt erworbene Eigenschaft ist für die Beurteilung stammesgeschichtlicher Beziehungen unmaßgeblich.

c) Die Symmetrieverhältnisse am Vegetationspunkt und der morphologische Aufbau des Sprosses.

Alle von mir untersuchten Arten zeigten denselben morphologischen Aufbau. Sowohl die submersen wie die schwimmblattbildenden Arten besitzen einen gestauchten Sproß, der in das als Reservestoffbehälter fungierende hypocotyle Glied eingesenkt ist. Die blühende Pflanze bildet stets nach zwei Blättern eine Infloreszenz. Planchon erklärte die Blütenstände für axillär; jedoch liegen von ihm keine eingehenden Untersuchungen vor. Ebenso kann den Feststellungen von Dutailly keine Bedeutung beigemessen werden. Die von ihm entworfenen Diagramme entsprechen keineswegs den tatsächlichen Verhältnissen. Engler, der die Stellung am Vegetationspunkt nicht nur makroskopisch feststellte, sondern an Serienschnitten prüfte, kam zu dem Resultat, daß stets zwei Blätter, die einander nicht genau gegenüberstehen, mit

dem folgenden Blattpaar um etwas mehr als  $90^\circ$  divergieren. Zu jedem Paar gehört eine Infloreszenz, die abwechselnd auf der rechten und der linken Vaginalseite des zweiten Blattes steht. Die regelmäßigen Verschiedenheiten in den Blattdivergenzen veranlaßten Engler zu der Annahme, daß stets zwei Blätter und ein Blütenstand ein zusammengehöriges Ganzes bilden, die Sproßachse somit ein verkürztes Sympodium darstellt. Die Infloreszenz würde also stets ein Sproßsystem abschließen; ein Achsel sproß jedes zweiten Blattes die Fortsetzung bilden. Daß keine Vorblätter gebildet werden, führt Engler darauf zurück, daß die Internodien stark verkürzt sind und zahlreiche Sproßgenerationen in einer langen Vegetationsperiode ununterbrochen aufeinander folgen. Serguéeff schließt sich der Auffassung Englers an, spricht jedoch seltsamerweise wiederholt davon, daß das erste Blatt jedes Paares steril ist, obwohl doch bei dem von ihm angenommenen sympodialen Wuchs die Infloreszenzen terminal stehen und fertile Blätter gar nicht existieren. Blätter ohne vegetativen Achsel sproß als steril zu bezeichnen, ist nicht üblich. Für mich galt es nun, einmal die Stellungsverhältnisse an der älteren Pflanze nachzuprüfen, dann aber auch den Aufbau und die Blattstellung auf den verschiedenen Entwicklungsstufen festzustellen. Tritt der sympodiale Aufbau schon in der Jugend auf, wobei eine jedesmalige Verkümmernng des Vegetationspunktes stattfindet, oder geht mit der Blütenbildung der anfänglich monopodiale Wuchs — wie bei *Zostera* — in einen sympodialen über?

Die Blattstellung der Keimpflanze ist spiralig. Die Divergenz zwischen Cotyledo und erstem Blatt ist größer als die der folgenden Blätter. Während die erste Divergenz meistens etwa  $150^\circ$  beträgt, sind die folgenden etwa  $138^\circ$ . Bei *A. distachyus* und *ulvaceus* fand ich  $\frac{5}{13}$ -, bei *A. Dinteri*  $\frac{2}{5}$ -Divergenz. Tritt nun die Pflanze in das Folgestadium, so machen sich Unregelmäßigkeiten in den Divergenzen bemerkbar. Zunächst will ich kurz einige Messungen mitteilen. Wenn ich auch diese Methode nicht für besonders geeignet halte, wichtige Aufschlüsse zu geben, so bediene ich mich ihrer zur Feststellung der Tatsachen und zur leichteren sowie übersichtlicheren Darstellung der bestehenden Verhältnisse. In der folgenden Tabelle sind die Blattdivergenzen von *A. distachyus* auf verschiedenen Stufen der Entwicklung nebeneinander dargestellt.

Keimling		Jugendstadium		Nicht blühende Folgeform	
Cotyledo	—1. Blatt $150^\circ$	6. Blatt—	7. Blatt $138^\circ$	13. Blatt—	14. Blatt $120^\circ$
1. Blatt—	2. „ $138^\circ$	7. „ —	8. „ $138^\circ$	14. „ —	15. „ $155^\circ$
2. „ —	3. „ $138^\circ$	8. „ —	9. „ $139^\circ$	15. „ —	16. „ $125^\circ$
3. „ —	4. „ $139^\circ$	9. „ —	10. „ $138^\circ$	16. „ —	17. „ $150^\circ$

Später ändern sich die Divergenzen, so daß von einer spiraligen Stellung, selbst einer spiralig-verschobenen, nicht mehr gesprochen werden kann. Zeichnen wir uns die vier vom Mittelpunkt ausstrahlenden Blattreihen als Geraden, so erhalten wir folgende Winkel:

$$\begin{aligned} \alpha & \text{ (Winkel, den die 1. und 4. Reihe miteinander bilden) } & = 105^\circ \\ \beta & \left( \begin{array}{l} \text{''} \quad \text{''} \quad \text{''} \quad \text{1. und 3. sowie 2. und 4. Reihe miteinander bilden) } \\ \text{''} \quad \text{''} \quad \text{''} \quad \text{2. und 3. Reihe miteinander bilden) } \end{array} \right. & = 60^\circ \\ \gamma & & = 135^\circ \end{aligned}$$

a, b, c, d seien die Divergenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Blättern. Der Winkel, den das 1. Blatt mit dem 2. bildet, also a, das 2. mit dem 3. mithin b. So sind die gleichsinnig gemessenen Divergenzen, wie die folgende Zusammenstellung erkennen läßt, periodisch angeordnet.

$$\begin{aligned} a) & n + 1 \text{ bis } n + 2 = 165^\circ \\ b) & n + 2 \quad \text{''} \quad n + 3 = 135^\circ \\ c) & n + 3 \quad \text{''} \quad n + 4 = 165^\circ \\ d) & n + 4 \quad \text{''} \quad n + 5 = 255^\circ \\ a_1) & n + 5 \quad \text{''} \quad n + 6 = 165^\circ \\ b_1) & n + 6 \quad \text{''} \quad n + 7 = 135^\circ \\ c_1) & n + 7 \quad \text{''} \quad n + 8 = 165^\circ \\ d_1) & n + 8 \quad \text{''} \quad n + 9 = 255^\circ \end{aligned}$$

Wir finden also eine Periode von vier regelmäßig wiederkehrenden Werten, die zusammen stets acht Rechte ergeben. Allerdings muß ich hinzufügen, daß die vier Blattreihen, die man schon makroskopisch unterscheiden kann, nicht gerade, sondern in einer leicht gekrümmten Kurve verlaufen. Die hierdurch entstehenden Schwankungen der Divergenzwinkel, die aber wiederum vollkommen periodisch verlaufen, habe ich, da es zu weit führen würde, bei dieser Besprechung nicht berücksichtigt. Bestimmte Veränderungen treten nun häufiger in diesem regelmäßigen Periodenwechsel auf, die ich noch kurz anführen möchte. Es kommt zunächst einmal der Wechsel der beiden Winkel  $\alpha$  und  $\gamma$  vor. Die aufeinanderfolgenden Divergenzen sind dann folgende:

$$\begin{aligned} a) & p + 1 \text{ bis } p + 2 = 165^\circ \\ b) & p + 2 \quad \text{''} \quad p + 3 = 135^\circ \\ c) & p + 3 \quad \text{''} \quad p + 4 = 165^\circ \\ d) & p + 4 \quad \text{''} \quad p + 5 = 180^\circ \\ a_1) & p + 5 \quad \text{''} \quad p + 6 = 240^\circ \\ b_1) & p + 6 \quad \text{''} \quad p + 7 = 180^\circ \\ c_1) & p + 7 \quad \text{''} \quad p + 8 = 195^\circ \\ d_1) & p + 8 \quad \text{''} \quad p + 9 = 105^\circ \\ a_2) & p + 9 \quad \text{''} \quad p + 10 = 195^\circ = 4 R - 165^\circ \\ b_2) & p + 10 \quad \text{''} \quad p + 11 = 225^\circ = 4 R - 135^\circ \\ c_2) & p + 11 \quad \text{''} \quad p + 12 = 195^\circ = 4 R - 165^\circ \\ d_2) & p + 12 \quad \text{''} \quad p + 13 = 105^\circ = 4 R - 255^\circ \end{aligned} \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \right\} \begin{array}{l} 635^\circ = \\ 720^\circ - (\beta + 15^\circ) \\ \\ 720^\circ \end{array}$$

Bei d beginnt die Verschiebung. Bei  $a_2$  ist die neue Periode hergestellt, die, in entgegengesetzter Richtung gemessen, den Werten der

alten Periode gleicht. Es kommt nun noch ein zweiter manchmal zu beobachtender Fall vor. Eingeleitet wird da die Verschiebung durch eine Verkleinerung der Divergenz der ersten und der vierten Reihe um  $90^\circ$ . Im weiteren Verlauf führt diese Unregelmäßigkeit zu einer Umkehrung wie auch zu einem Divergenzwechsel. In manchen Fällen wird durch einen weiteren Vorgang die alte Blattstellung wiederhergestellt. Die folgende Tabelle gibt die zahlenmäßigen Werte dieser mit Umkehrung und Verschiebung der Divergenzen endenden Erscheinung:

a)	$m + 1$	bis	$m + 2 = 165^\circ$	} $630^\circ =$ $720^\circ - (\beta + 30^\circ)$
b)	$m + 2$	„	$m + 3 = 135^\circ$	
c)	$m + 3$	„	$m + 4 = 165^\circ$	
d)	$m + 4$	„	$m + 5 = 165^\circ$	
a <sub>1</sub> )	$m + 5$	„	$m + 6 = 255^\circ$	} $720^\circ$
b <sub>1</sub> )	$m + 6$	„	$m + 7 = 165^\circ$	
c <sub>1</sub> )	$m + 7$	„	$m + 8 = 135^\circ$	
d <sub>1</sub> )	$m + 8$	„	$m + 9 = 75^\circ$	
a <sub>2</sub> )	$m + 9$	„	$m + 10 = 225^\circ = 4 R - 135^\circ$	
b <sub>2</sub> )	$m + 10$	„	$m + 11 = 195^\circ = 4 R - 165^\circ$	
c <sub>2</sub> )	$m + 11$	„	$m + 12 = 225^\circ = 4 R - 135^\circ$	
d <sub>2</sub> )	$m + 12$	„	$m + 13 = 75^\circ = 4 R - 285^\circ$	

Ich will nicht weiter auf diese interessanten Vorgänge eingehen. Die Zahlen geben ja völlige Klarheit. Es würde auch zu weit führen, auf andere seltenere Unregelmäßigkeiten einzugehen.

Daß wir hier nicht mehr von einer spiraligen Blattstellung sprechen können, leuchtet ein. Die ursprüngliche Monocotylenblattstellung ist nach Goebel die  $\frac{1}{2}$ -Stellung. Auf späteren Entwicklungsstufen gehen viele einkeimblättrige Pflanzen zu anderen Divergenzen über, wobei teils die Blätter einzeln bleiben, teils ein Zusammenhalten von zwei aufeinanderfolgenden Blättern stattfindet. Durch Balfour wurde die eigentümliche Blattstellung der Gattung *Halophila* — bekanntlich außer *Thalassia* die einzige marine Gattung der Hydrocharitaceen — festgestellt. Zwei nacheinander entwickelte Blätter, zwischen denen das Internodium sich nicht streckt, kreuzen sich unter schiefen Winkeln. Goebel leitet diese Stellung von der zweizeiligen ab. Die Blattpaare sind nach ihm im Gegensatz zu der gleichsinnigen Verschiebung bei *Najas* im entgegengesetzten Sinn verschoben. Ähnlich wie bei *Halophila* ist auch die Stellung bei *Aponogeton*. Auch hier ist stets das erste Blatt fertil. Die Verschiebung der Infloreszenzen ist, wie bei der erwähnten merkwürdigen Hydrocharitacee, eine stärkere als die des Blattes, so daß der Blütenstand nicht median steht, sondern vor dem Blattrand — bei nach links verschobenen Paaren vor dem linken, bei nach rechts verschobenen vor dem rechten Rand. So stehen also die Infloreszenzen in zwei Spiralzeilen — abwechselnd am rechten und linken Blattrande



des ersten Blattes. Es kommen jedoch insofern Veränderungen vor, als manchmal nur jedes vierte Blatt fertil ist, die Infloreszenzen also nur auf einer Seite stehen. Selten trifft man, daß die Blütenstände aufeinanderfolgender Paare auf derselben Seite liegen. Da aber nun bei Aponogeton innerhalb der Blattpaare, deren Glieder nacheinander entstehen, noch eine Verschiebung stattfindet, ist es besser einen besonderen Typus — Aponogetontypus — zu unterscheiden, der sich dem Najastypus und dem Halophilatypus Goebels anreihet. Wie bei der Untersuchung des Vegetationspunktes sich zeigt, ist die charakteristische Winkelbildung schon von vornherein vorhanden. Da also entwicklungs-geschichtlich keine Verschiebung nachweisbar ist, liegt keine wirkliche Drehung vor, sondern ein asymmetrisches Wachstum, das wieder durch ungleichmäßige Baustoffverteilung hervorgerufen ist — eine Annahme, die in ähnlicher Weise schon Goebel für die zum Vergleich herangezogenen Typen machte. Die Blattstellung ist in inneren Ursachen begründet; ererbte innere Organisation der Baustoffanordnung liegt ihr zugrunde. Auch die besprochenen Unregelmäßigkeiten in den Stellungsverhältnissen sprechen für die Annahme einer ungleichmäßigen und darum leicht Störungen unterworfenen asymmetrischen Stoffverteilung am Vegetationskegel.

So habe ich zunächst gezeigt, daß die Gründe, die Engler veranlaßten ein Sympodium anzunehmen, ebensogut die Annahme eines Monopodiums rechtfertigen; denn Pflanzen, bei denen ähnliche Blattstellungen realisiert sind, wie Najas und Halophila, besitzen unzweifelhaft einen monopodialen Aufbau. Als Analoga seien noch die monopodialen Gewächse Vallisneria, Luzula und Musa Cavendishii erwähnt, bei denen auch verschoben zweizeilige Blattstellung auftritt. Die Auffassung Müllers, der bei Vallisneria  $\frac{3}{7}$  Divergenz mit Inkonstanz der Winkel annimmt, scheint mir weniger treffend zu sein, ebenso die Hofmeisters, daß bei Luzula und Musa Spiralstellung mit schwankenden Divergenzwinkeln vorliegt. So geht aus den Betrachtungen hervor, daß die Argumentation Englers nicht ganz einwandfrei ist. Jedoch muß ich näher auf Einzelheiten eingehen, um die Ansicht von Engler und Serguéeff, daß bei Aponogeton ein Sympodium vorhanden sei, zu widerlegen. Die außergewöhnliche Blattstellung ist kein Beweis für Englers Ansicht: ist vielmehr als Kriterium für monopodialen Sproßaufbau aufzufassen. Das Fehlen der Vorblätter an den einzelnen Sproßsystemen spricht gegen die Sympodiumauffassung. Der wichtigste Gegenbeweis ist aber, daß die Aponogetonaceen auf allen Stufen der Entwicklung einen unbegrenzt fortwachsenden Vegetationspunkt

besitzen. Durch Freipräparieren der Sproßspitzen von Keimpflanzen und jüngeren, nicht blühenden Pflanzen stellte ich fest, daß stets ein gut entwickelter Sproßscheitel vorhanden ist. Dort sind um den hervorgewölbten, abgerundeten Scheitel die Blattanlagen in regelmäßigen, hier in unregelmäßigen Abständen gruppiert. Auch bei den älteren Pflanzen ist der Vegetationspunkt als massige, stark gewölbte Kuppe zu sehen. Ein Verkümmern der Sproßspitze bei noch nicht blühenden Folgeformen oder ein Entwickeln zur Infloreszenz in der Blüteperiode ist nirgends zu beobachten. Die wie die folgenden Beobachtungen machte ich an allen eingangs erwähnten Arten. Stets zeigen sich an dem in der Mitte stehenden Scheitel die asymmetrisch angeordneten Blattpaare, deren erstes Blatt seitlich eine Infloreszenz trägt. Genaue Angaben über

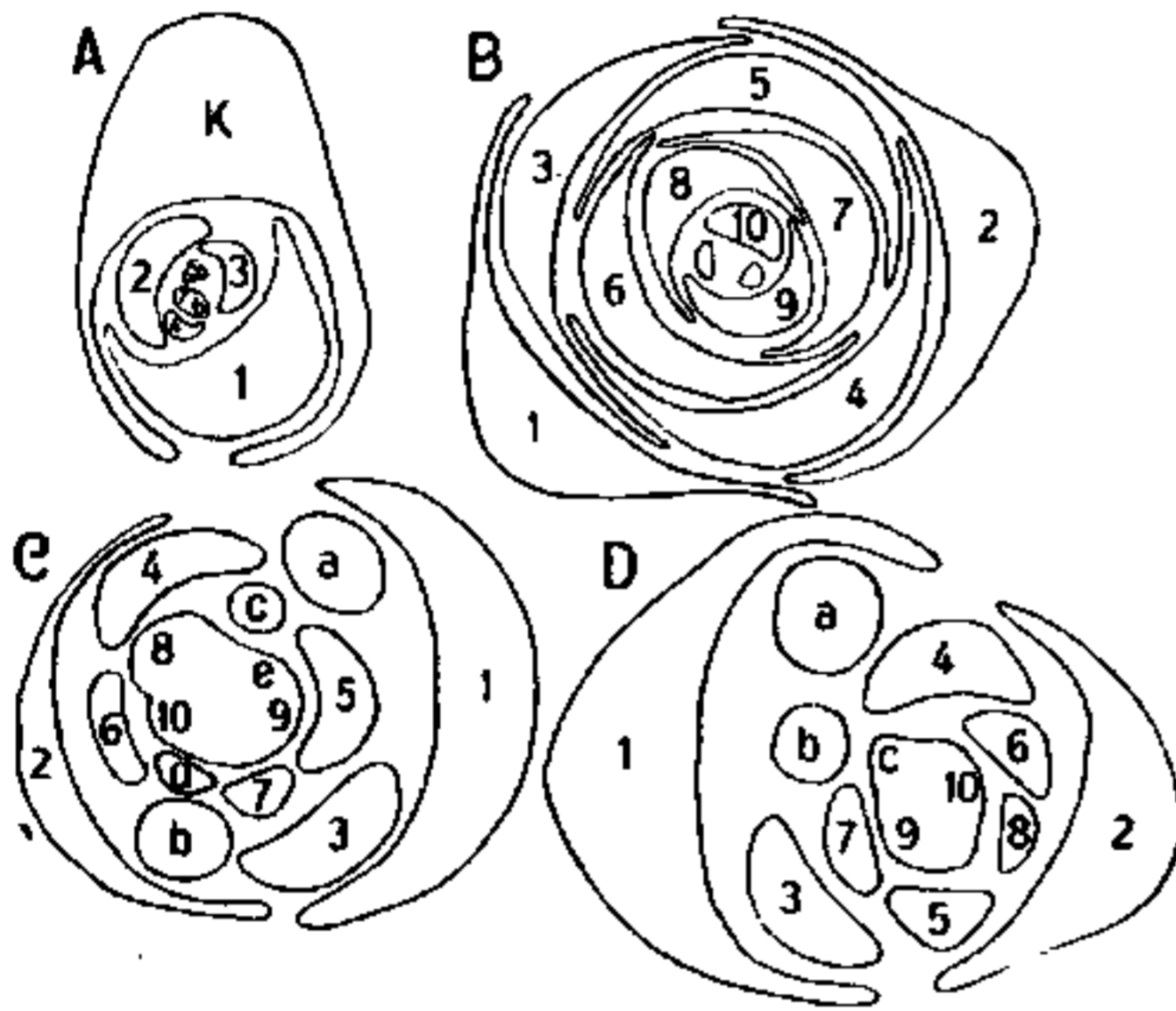


Fig. 1. Sproßquerschnitte, die Stellungsverhältnisse zeigend.

A Ap. Dinteri. Keimpflanze.

B Ap. dist. Jugendform.

C Ap. dist. Blühende Pflanze.

D Ap. dist. Die Infloreszenzen liegen nur auf einer Seite.

K = Kotyledo. Die Blätter sind durch Zahlen, die Infloreszenzen durch Buchstaben bezeichnet.

Stellungsverhältnisse lassen sich jedoch nur durch vergleichende Betrachtung von Mikrotomschnittserien erbringen. Sowohl die Querschnitte in Höhe des Vegetationspunktes wie die höher und tiefer geführten Schnitte ergeben dasselbe Resultat. Vier Blattzeilen und zwei Infloreszenzzeilen strahlen vom Vegetationspunkt aus. Zwei aufeinanderfolgende sind zu Paaren zusammengerückt. Jedes erste Blatt ist fertil. Engler und Serguéeff beobachteten, daß stets das zweite Blatt die Infloreszenz umfaßt — also bei der Annahme eines Monopodiums jedes zweite Blatt einen Achselsproß trägt. Diesen Irrtum führe ich darauf zurück, daß die genannten Autoren nach höher geführten Schnitten urteilten, an denen nämlich die Infloreszenz tatsächlich vor dem äußersten Rand des zweiten Blattes steht. An tieferen Schnitten sieht man jedoch deutlich den Blütenstand mehr dem ersten Blatt genähert. Der Rand des zweiten Blattes schiebt sich erst später zwischen Infloreszenz und erstes

Blatt. Betrachten wir die jüngsten Anlagen, so fällt es auf, daß der Sexualsproß schon bei der Entstehung seitlich inseriert ist. Die Infloreszenzen sind nicht mediane, sondern laterale Achselsprosse. Die asymmetrische Baustoffverteilung in der Sproßspitze, welche als Ursache für die anormale Anordnung der Blätter gelten muß, bewirkt auch die seitliche Entstehung der Sexualsprosse. Daß aber wirklich Achselsprosse vorliegen, die nur einen außergewöhnlichen Entstehungsort aufweisen, geht daraus mit Evidenz hervor, daß auch die selten vorkommenden Seitensprosse, die doch nach der herrschenden Ansicht bestimmt als Achselgebilde aufgefaßt werden müssen, dieselbe Verschiebung erkennen lassen. Auf Mikrotomschnitten sind sowohl junge wie ältere Achselsprosse deutlich extramedian gestellt. Das vegetative Achselprodukt ordnet sich in

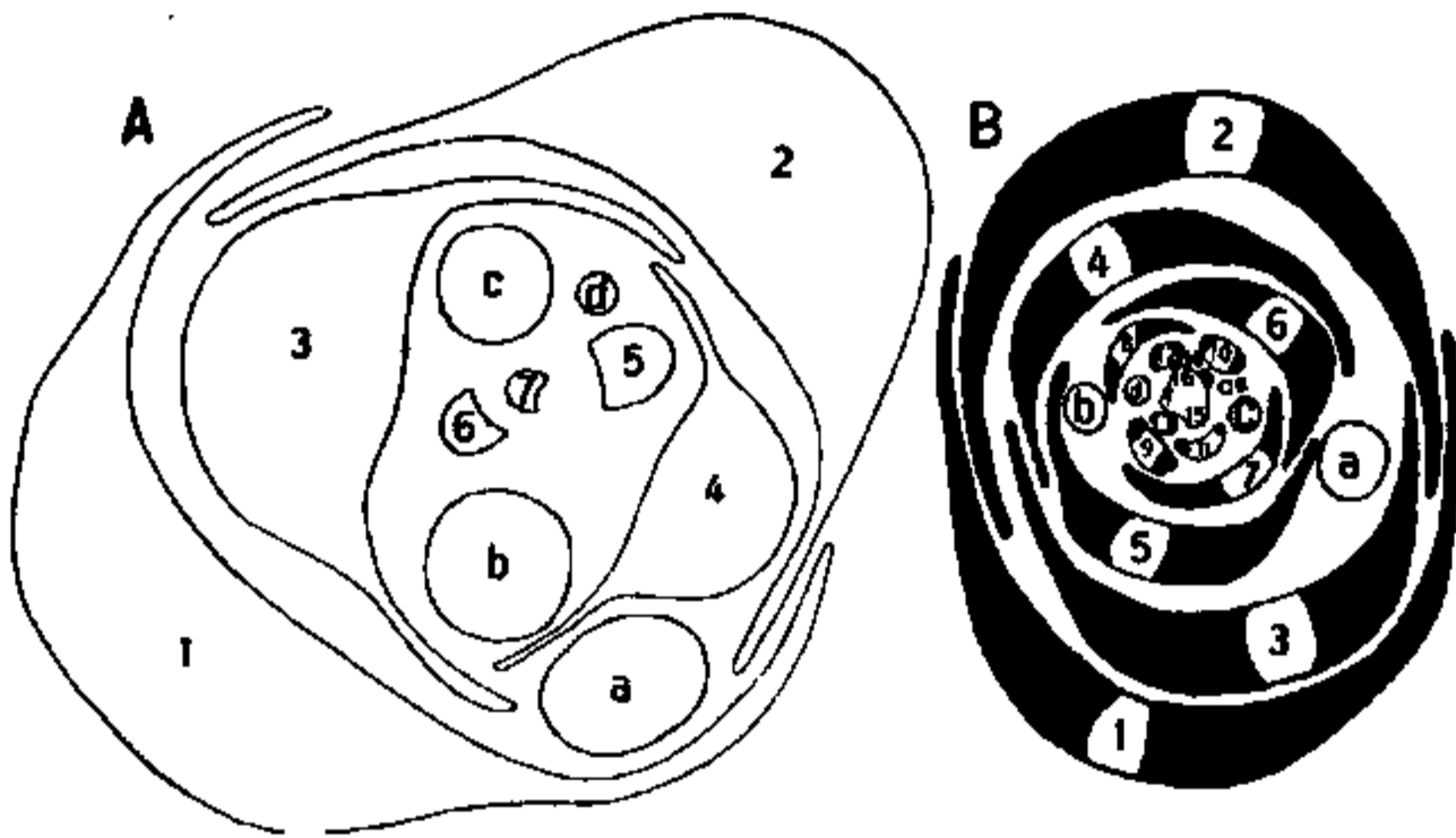


Fig. 2. Sproßquerschnitte von *Aponogeton distachyus*; *A* Das Blattpaar 3 + 4 besitzt zwei Infloreszenzen (*b* und *c*). *B* Normale Symmetrieverhältnisse, jedoch ist beim 1. Blattpaar keine Infloreszenz entwickelt.

die Spiralzeile der Infloreszenzen ein. Ein weiterer untrüglicher Beweis für die Auffassung der Blütenstände als axilläre Gebilde ist das von mir zweimal bei *A. distachyus* konstatierte Auftreten von zwei Infloreszenzen in einem Blattpaar. Waren die vorangehenden und die folgenden Paare normal ausgebildet, so besaß dieses Blattpaar vor der linken Seite eines jeden Blattes einen Blütenstand. Erwähnen will ich noch, daß auf höher geführten Schnitten das jüngere der beiden fertilen Blätter beide Infloreszenzen umschloß. Hieraus darf man natürlich nicht folgern, daß zwei Achselprodukte im zweiten Blatt aufgetreten seien. Andererseits zeigt es, daß man dieser nachträglichen Umfassung keinen besonderen Wert beimessen darf. Die Tatsache, daß beide Blätter eines Paares fertil sein können, beide die seltsame den beiden Rändern genäherte Stellung besitzen, spricht für die Achselsproßnatur und läßt

sich mit der Annahme eines Sympodiums ebenso schwer wie der andere erwähnte Fall in Einklang bringen. Bei dem schon sehr früh vom Blatt vollständig getrennt auftretenden Blütenstand könnte man natürlich auch auf eine freie Entstehung am Vegetationspunkt schließen und jede Beziehung dieses acrogenen Gebildes zu einem Blatt ablehnen. Die genetischen Beziehungen zwischen Achselprodukt und Deckblatt — die noch häufig angewandte Bezeichnung Tragblatt, früher Mutterblatt, erscheint nur in wenigen Fällen gerechtfertigt — sind bekanntlich ganz verschiedene. Daß ein direkter Zusammenhang zwischen beiden nicht notwendig bestehen muß, daß die Beziehungen sowohl räumlich wie zeitlich ganz abweichende sein können, dafür lassen sich zahlreiche Belege bringen. Wie bei fast allen Samenpflanzen, entsteht auch bei Aponogeton die Infloreszenz acrogen. Das Blatt bildet sich fast gleichzeitig, aber räumlich getrennt von dem Blütenstand. Nur in einigen Fällen beobachtete ich eine Berührung der äußersten Teile beider Gebilde. Daß die Asymmetrie der Blattentstehung eine asymmetrische Stellung der acrogenen Achselprodukte zur Folge hat, ist ohne weiteres verständlich. Die Entstehungsorte der Sexualsprosse lassen sich bei Berücksichtigung der unregelmäßigen Anordnung der organbildenden Stoffe am Vegetationspunkt begreifen. Die bei normaler Zweizeiligkeit zutage tretende räumliche Beziehung zwischen Achselprodukt und Deckblatt ist durch die Asymmetrie der Stoffanhäufung und die damit verbundene Verschiebung der Teile zwar nicht völlig gelöst, aber stark verwischt.

Alle Untersuchungen und Beobachtungen haben so gezeigt, daß die Annahme eines sympodialen Sproßsystems bei den Aponogetonaceen sich nicht aufrecht erhalten läßt, daß nur die Deutung des Sprosses als eines monopodialen, der mit in entgegengesetztem Sinne verschobenen Scheinpaaren von zweizeilig stehenden Blättern besetzt ist, sich mit den morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunden vereinbaren läßt. Die extramediane Insertion der Blütenstände wie die verschoben-zweizeilige Blattstellung haben in *Najas*, *Halophila*, *Vallisneria*, *Luzula* und *Musa Cavendishii*, monopodialen Pflanzen, ihre Analoga. Bemerkenswert ist nun, daß die als ursprüngliche Monocotylenstellung anzusehende zweizeilige Stellung in der Ontogenie später auftritt. Ich fasse die Entwicklung folgendermaßen auf: Da in manchen Fällen bei den Keimpflanzen der Cotyledo mit dem ersten Blatt einen Winkel von fast  $180^\circ$  bildet, stets aber dieser Winkel größer ist als die folgenden, ist anfangs eine, wenn auch meistens verschobene, sehr schnell vorübergehende Zweizeiligkeit vorhanden. Mit dem dritten Blatt wird der Über-

gang zur zerstreuten Blattstellung vollzogen. Später tritt infolge asymmetrischer Stoffverteilung eine Unregelmäßigkeit der Divergenzen auf — eine Übergangszeit, welche die Rückkehr zur nun jedoch modifizierten zweizeiligen Blattstellung einleitet. So folgen  $\frac{1}{2}$ -Tendenz, Spiraltendenz, modifizierte  $\frac{1}{2}$ -Tendenz einander.

d) Zusammenfassung der wichtigsten morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse.

Der Sproß der Aponogetonaceen ist gestaucht; er bleibt in dem im Boden befindlichen, als Reservestoffbehälter fungierenden hypocotylen Glied eingesenkt. Der Sproßaufbau ist während der ganzen Entwicklung ein monopodialer. Die ursprünglich zweizeilige Blattstellung geht in die spiralige über; diese kehrt dann in eine modifizierte zweizeilige zurück. Je zwei aufeinanderfolgende, nicht genau gegenüberstehende Blätter bilden ein Paar. Die Paare sind abwechselnd nach rechts und nach links verschoben. Die acrogenen Infloreszenzen, die eine Spaltung ihres Vegetationspunktes in zwei oder mehr Äste durchführen, sind, obwohl stets seitlich stehend, als Achselprodukte des ersten Blattes zu bezeichnen, da die vegetativen Sprosse dieselbe extramediane Stellung zum Deckblatt aufweisen. Den verschiedenen Arten der Achselsproßentstehung ist auch diese zu subsumieren. Die Aponogetonaceen haben eine heteroblastische Entwicklung. Während das Primärstadium bei *A. distachyus* sehr kurz ist, wird die Jugendform von *A. ulvaceus* und *Dinteri* lange beibehalten. In anatomischer Beziehung liegen die typischen Merkmale der Wasserpflanzen vor. Die schwimmblattbildenden Formen besitzen ein vermehrtes Durchlüftungssystem, reduzierte Gefäßbündel, lassen die Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchym erkennen — lakunöses Gewebe, wie es *Potamogeton natans* besitzt, kommt nicht vor — und entbehren eines mechanischen Gewebes. Die submersen Formen zeigen fast keine weitere Rückbildung des Leitungsgewebes. Das von Luftgängen durchzogene Grundgewebe hat keine Differenzierung erfahren. Das Durchlüftungssystem ist bei *A. fenestralis* etwas geringer entwickelt als bei *A. ulvaceus*. Ein wohlentwickeltes Milchröhrensystem, dem hauptsächlich ernährungsphysiologische Bedeutung beizumessen ist, zeichnet die Familie vor anderen Wasserpflanzen aus. Hydropoten kommen bei allen Arten vor; diese Organe stehen nur an submersen Teilen. Bei *A. Dinteri* kommen auf der Blattunterseite kleinere und dichter stehende Hydropoten, bei *A. distachyus* größere, weniger dichtstehende von mehr länglicher Gestalt neben den gestreckten über den Nerven befindlichen Hydropoten vor. Bei den

submersen Formen stehen diese charakteristischen Zellgruppen hauptsächlich auf der Unterseite — ein Zeichen für die Abstammung von Schwimmblättern. Die Entstehung der Hydropoten bei den Blättern schreitet innerhalb jeder Zone von der Mitte zum Rand fort. An den Blatt- und Infloreszenzstielen werden diese Organe acropetal angelegt. Die Apicalöffnung tritt erst bei dem absterbenden Blatt in Funktion, kann deshalb bei der Wasserbewegung nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die Wurzeln, die aus dünnwandigem Gewebe aufgebaut sind und einen zentralen Strang führen, besitzen Wurzelhaare. Die Knolle läßt an der Basis Zuwachszonen von Vegetationsperiode zu Vegetationsperiode erkennen. Die Infloreszenzausbildung betreffend lassen sich fünf Typen unterscheiden: Einährige, spiralig mit Blüten besetzter Blütenstand (Natanstypus), zwei- bis sechsähriger, spiralig mit Blüten besetzter Blütenstand (Dinteritypus), Infloreszenz mit zwei auf der Innenseite dicht mit Blüten angefüllten Ähren (Spathaceustypus), Infloreszenz mit in zwei Reihen auf der Innenseite stehenden Blüten, die anormal vermehrte Glieder und Kreise im Andröceum führen (Distachyustypus) und Infloreszenz mit zweireihig gestellten normalen Blüten (Angustifoliustypus). Diese Typen stellen zugleich Entwicklungsstufen dar. Die ungewöhnlichen Zahlenverhältnisse bei *A. distachyus* haben als Ursache die Reduzierung der auf der Innenseite der dorsiventralen Achse dicht nebeneinander stehenden Blüten auf zwei Reihen und die mit diesem Vorgang im Zusammenhang stehende, durch Stoffüberschuß bedingte Gleichgewichtsstörung. Der Gleichgewichtszustand der Einzelblüte wird bei *A. d.* nur bei verhältnismäßig geringer Menge an Baustoffen, wie sie ja zu Beginn und gegen Schluß der reproduktiven Periode in die Erscheinung tritt, erreicht. Bei *A. angustifolius* ist das Gleichgewicht bereits phylogenetisch hergestellt. Dédoublement kommt bei *A. distachyus* nicht vor. Die Entwicklungsgeschichte läßt erkennen, daß die Organe nacheinander getrennt angelegt werden. Bei der Pollenkornentwicklung ist Periplasmodienbildung zu beobachten. Die anatropen Samenanlagen besitzen bei *A. distachyus* ein Integument, bei allen anderen untersuchten Arten zwei. Dementsprechend besitzen auch die Samen ein bzw. zwei Samenschalen.

### III. Biologisch-physiologischer Teil.

#### a) Über die Bedingungen der Heterophyllie.

Durch die Darstellungen im morphologischen Teil sind wir mit den Primärblättern der Aponogetonaceen bekannt geworden. Sowohl bei den Arten mit Schwimmblättern wie bei den submersen Arten

ließen sich Jugend- und Folgeblätter streng unterscheiden. Goebel hat in seiner Arbeit „Über Jugendzustände der Pflanzen“ darauf hingewiesen, daß sich bei vielen Pflanzen in der Entwicklung verschiedene typische Formen (Jugendform, Folgeform) unterscheiden lassen und hat dann später auf Grund zahlreicher Versuche mit Kakteen und anderen Pflanzen die ursächliche Bedeutung des Lichtes für die Gestaltungsverhältnisse erkannt. Nach weiteren Versuchen kam Goebel zu dem Resultat, daß Qualität und Quantität der vorhandenen Baustoffe, vornehmlich das Verhältnis der organischen zu den anorganischen Stoffen für die Entwicklung bestimmend ist. Ein Überwiegen der organischen Substanz ist für die höhere Stufe charakteristisch. Daß Klebs durch seine Arbeiten — ich nenne nur die Schrift „Über künstliche Metamorphosen“ — hervorragenden Anteil an der Klärung dieser Fragen hat, ist ja bekannt. Zuletzt ist die Ansicht von Goebel und Klebs über die Bedeutung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen für die Heterophyllie durch die Arbeiten von Vischer und Lakon bestätigt worden. In welchem Maße bei den Primär- und Folgeblättern eine Abhängigkeit von der Außenwelt besteht, sollte durch Versuche festgestellt werden. Ist ein Überspringen von Entwicklungsstadien möglich? Läßt sich eine Umkehr des normalen Entwicklungsverlaufes herbeiführen oder die Entwicklung auf einer Stufe zurückhalten? Aber noch weitere Fragen waren zu entscheiden. Liegen in den Jugendblättern durch den Einfluß des Mediums oder durch innere Bedingungen veranlaßte Hemmungsbildungen vor oder haben wir in ihnen stammesgeschichtlich ererbte Gebilde, die in der Ontogenie nur vorübergehend auftreten, zu erblicken? Die äußeren Eingriffe, die eine Veränderung der inneren Verhältnisse herbeiführen, können nun verschiedener Art sein. Einerseits läßt sich durch Herabsetzung der Nährsalzzufuhr mittels Wasserkultur bzw. Beschneiden der Wurzeln oder durch Vermehrung der C-Assimilation mittels guter Beleuchtung das Verhältnis zugunsten der organischen Stoffe verschieben. Andererseits kann durch Kultur in Nährlösung oder durch Herabsetzung der C-Assimilation, die sich durch Entfernen der Reserveassimilate, Beschneiden der Assimilationsorgane, schließlich durch Kultur in abgeschwächtem Licht oder im Dunkeln bewerkstelligen läßt, die relative Menge der anorganischen Bestandteile vermehrt werden. War durch Summierung gleichwirkender Faktoren eine beschleunigte Herbeiführung der Reaktion zu erzielen? Es seien nun einige der mit *A. distachyus* angestellten Versuche geschildert.

### 1. Versuche mit Keimpflanzen.

Keimpflanzen auf Erde wurden teils im Licht, teils im Dunkeln in verschiedenen Wassertiefen kultiviert. Während die Lichtkulturen Übergangsblätter und dann Schwimmblätter erzeugten, blieben die verdunkelten Pflanzen auf dem Bandblattstadium stehen. Die in geringen Tiefen (bis zu 10 cm) kultivierten Pflanzen bildeten sofort Schwimmblätter. Die Streckungsfähigkeit des Stieles wurde bei größeren Tiefen überschritten. Die Ausschaltung des Lichtes und damit der C-Assimilation hatten die Entwicklung der zweiten Reihe sistiert. Bei weiteren Versuchen wurden Keimpflanzen auf sterilem Sandboden und in Wasser verankert kultiviert — teils belichtet, teils verdunkelt. Die Dunkelpflanzen blieben auf dem Primärstadium. Die beleuchteten Keimlinge, die in ganz seichem Wasser kultiviert wurden, bildeten bald Schwimmblätter. Das Wachstum der in tieferem Wasser (15—30 cm) gehaltenen Exemplare war bedeutend langsamer; jedoch traten auch hier Übergangsblätter auf. Später trat jedoch ein Rückschlag ein. Die Seichtwasserpflanzen sanken schon nach drei Schwimmblättern wieder auf das Jugendstadium zurück, die anderen erst nach etwa fünf Übergangsblättern.

Verringerung der Nährsalzaufnahme hat progressive Entwicklung zur Folge. Tritt gleichzeitig noch eine Verbesserung der C-Assimilation ein, so wird die Entwicklung beschleunigt. Daß später eine regressive Entwicklung zur Jugendform erfolgt, erklärt sich aus dem Mangel an Nährsalzen. Das Minimum von Nährsalzen muß vorhanden sein, wenn das Konzentrationsverhältnis ausschlaggebend sein soll. Ein Überwiegen der organischen Substanz bei gleichzeitigem Sinken der anorganischen Stoffe unter das Minimum genügt nicht, um die Folgeform zu erhalten oder gar eine Weiterentwicklung zur Blütenbildung zu bewirken. Daß bei den besser beleuchteten Pflanzen ein schnelleres Zurücksinken eintritt, ist durch das frühzeitig zustande kommende Mißverhältnis zwischen reichlich produzierten organischen und nicht neu hinzukommenden anorganischen Stoffen zu erklären. Die Versuche im Dunkeln zeigen, daß die Verminderung der Nährsalze bei gleichzeitiger Hintanhaltung der C-Assimilation keine Weiterentwicklung zu veranlassen vermag. Bei ständigem Abschneiden der Wurzeln — wodurch ja auch eine Aufnahme von Nährsalzen unterbunden ist — fand ich dieselben Resultate. Die belichteten wie die verdunkelten Pflanzen verhielten sich wie die in sterilem Medium gehaltenen. Bei dauerndem Abschneiden der Blätter blieben die Pflanzen auf dem Jugendstadium. Die C-Assimilation ist zu gering, um genügend Baustoffe, die zur höheren Organisationsstufe erforderlich sind, zu produzieren. Ob dabei die Pflanze ein besseres



oder schlechteres Substrat hatte, war belanglos. Daß natürlich die auf sterilem Sand gezogenen Pflanzen langsamer wachsen, sei nebenbei erwähnt. Es wurden nun Keimpflanzen in 2‰iger Nährlösung (Knop) hell und dunkel gezogen. Sowohl die Licht- wie die Dunkelpflanzen blieben auf dem Primärstadium. Vermehrung der Nährsalze bedingte Stillstand der Entwicklung. Es wurden auch Versuche in abgeschwächtem Licht angestellt. Je mehr Licht Zutritt hatte, desto schneller trat die Folgeform auf. War schließlich — z. B. bei einem Versuch, bei dem nur durch einen ganz schmalen Spalt Licht eindrang — die Lichtintensität sehr stark herabgemindert, so zeigten sich dieselben Ergebnisse wie im Dunkeln. Sinken der Lichtintensität und Verzögerung der Entwicklung gehen Hand in Hand. Lichtstärke und Dauer des Jugendstadiums sind umgekehrt proportional.

## 2. Versuche mit jüngeren Pflanzen.

Schwimmblattformen wurden auf Erde und sterilem Sand gut beleuchtet und verdunkelt kultiviert. Die Sandkulturen erzeugten bald Blüten; bei den Erdekulturen trat die Blütenbildung etwas später auf. Bei den Dunkelkulturen wurde in beiden Versuchsreihen ein Übergang zum Primärstadium beobachtet. Bei anderen Pflanzen wurde durch Beschneiden der Wurzeln bzw. Eingipsen der Knolle der Übergang zur Geschlechtsform beschleunigt herbeigeführt. Die Kontrollpflanzen gingen erst 12 Tage später zur Blütenbildung über. Beschneiden der Blätter — Herabsetzung der Assimilate — führt nach 4—8 Wochen zur Bandblattbildung. Bei den schnell zur Geschlechtsform übergehenden, beleuchteten Sandkulturen und bei den Kulturen ohne Wurzel trat aber sehr bald eine allgemeine Schwächung zutage. Manchmal schon nach der ersten Infloreszenz stellte die Pflanze die Blütenerzeugung ein und kehrte dann auf das Jugendstadium zurück. Obwohl hier ein Überwiegen der organischen Substanz vorhanden war, ging eine Rückwärtsentwicklung vor sich. Infolge Herabminderung der Nährsalzzufuhr unter das Minimum trat Schwächung und schließlich Erschöpfung der Pflanze ein. Nicht das Verhältnis von organischer zu anorganischer Substanz, sondern die durch schlechte Ernährung bewirkte Erschöpfung verursachte die Hemmung. Aus diesem Grunde ist es auch verständlich, daß nicht alle Sandkulturen zur Blüte gelangten. Bei manchen trat schon vorzeitig eine Erschöpfung ein. Die Versuche über den Einfluß der Lichtintensität hatten mutatis mutandis das bei den Keimpflanzen ermittelte Ergebnis. Durch Veränderung des Konzentrationsverhältnisses zugunsten der Assimilate wurde der Übergang des Individuums vom sterilen in

den fertilen Zustand herbeigeführt. Die in schwachem Licht kultivierten Sand- und Erdepflanzen zeigten keinen Übergang zur Blütenbildung. Die Sandkultur ging infolge stärkerer Schwächung eher zur Anlegung von Primärblättern über. Die in stark abgeschwächtem Licht erwachsenen Versuchspflanzen verhielten sich wie die Dunkelpflanzen. Bei Versuchen in Knopscher Nährlösung konnte ermittelt werden, daß ein Zurücksinken auf das Jugendstadium erfolgt. Schwach beleuchtete Nährlösungspflanzen kehrten schneller zum Jugendstadium zurück als gut beleuchtete. Infolge Summation der in gleicher Richtung wirkenden Faktoren ist in den betreffenden Fällen verkürzte Reaktionszeit zu beobachten. — Daß bei den Versuchen stets gleichalte Pflanzen, die gemeinsam aus Samen gezogen waren, verwendet wurden, ist ja selbstverständlich.

### 3. Versuche mit blühenden Pflanzen.

Bei älteren Pflanzen handelte es sich darum festzustellen, auf welche Art Rückschlagsbildungen erzielt werden können. Durch Dunkelkultur erfolgte stets ein Übergang zur blütenlosen Form und dann nach längerer Kultur zur Jugendform. Stark abgeschwächtes Licht führt bei längerer Dauer zum gleichen Resultat. Leicht schattierte Pflanzen stellten nach kurzer Zeit die Produktion von Sexualsprossen ein, legten jedoch keine Primärblätter an. Auf Sand trat ein allmählicher Rückschrittsprozeß auf. Während bei den verdunkelten Pflanzen dieser Prozeß durch Verringerung der C-Assimilation bedingt ist, muß bei den auf sterilem Substrat gehaltenen die mit Nährstoffmangel zusammenhängende Erschlaffung des Organismus als Ursache angesehen werden. In 2<sup>0</sup>/<sub>00</sub> iger Nährlösung trat regressive Entwicklung ein. So lassen alle Versuche bei relativer Zunahme der Assimilate eine Weiterentwicklung bzw. ein Beharren auf der erreichten obersten Stufe, bei relativer Abnahme rückschreitende Entwicklung erkennen.

### 4. Versuche mit Landkulturen.

Keimpflanzen wurden im beleuchteten Raum und in der Dunkelkammer, auf Sand und auf Erde kultiviert. Alle Dunkelkulturen blieben auf dem Jugendstadium. Die Lichtkulturen bildeten Spreitenblätter. Die Lamina war schmaler und kleiner als beim Schwimmblatt. Die verschiedenen Substrate vermochten keinen wesentlichen Einfluß auszuüben. Der bestimmende Faktor war die C-Assimilation. Die Hervorrufung von Blüten bereitete Schwierigkeiten. Wie an älteren Landkulturen festgestellt wurde, entwickelten sich nur Infloreszenzen, wenn die Pflanzen vor direktem Sonnenlicht geschützt, leicht beschattet

waren. Diese an eine gewisse Lichtabschwächung und an die damit zusammenhängende Transpirationseinschränkung gebundene Entwicklung der Infloreszenzen, die ja für Wasserpflanzen verständlich ist, ließ die bei den Wasserkulturen angewendete Methode der starken Beleuchtung zur Hervorbringung von Blüten aussichtslos erscheinen. Direktes Sonnenlicht hemmte die an abgeschwächtes Licht angepaßten und an Transpiration nicht gewöhnten jungen Infloreszenzen, wie eine Anzahl von Versuchen zeigte. Jedoch konnte an einer jüngeren Landpflanze, deren Wurzeln entfernt waren und die bald leicht beschattet, bald direktem Sonnenlicht ausgesetzt wurde, Blütenentwicklung erzielt werden. Die Kontrollpflanzen mit unverletztem Wurzelsystem blieben vegetativ. Einschränkung der Nährsalzaufnahme bedingte Weiterentwicklung, d. h. hier Blütenbildung. Die im Dunkeln kultivierten jüngeren Landpflanzen gingen bald zur Jugendform über, wie auch die auf nährstoffarmen Substrat später infolge Erschöpfung Jugendblätter produzierten. Daß durch beständiges Verringern der Assimilationsflächen dasselbe Resultat erreicht wird, bewiesen einige Versuche. So verhalten sich also auch die Landkulturen in bezug auf die Entwicklungsbedingungen wie die Wasserkulturen. Verbesserung der Lufternährung oder Verschlechterung der Bodenernährung bewirken Weiterentwicklung, die umgekehrten Verhältnisse Rückwärtsentwicklung. Bei den auf dem Land kultivierten Pflanzen trat jedoch die Reaktion schneller ein.

##### 5. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

So bestätigen die Versuche die von Goebel und Klebs vertretene, durch die Versuche von Vischer und Lakon erhärtete Ansicht, daß das Verhältnis der organischen Stoffe zu den anorganischen für die jeweilige Form der Pflanze ausschlaggebend ist, daß ein Überwiegen der Assimilate eine Weiterentwicklung, ein relatives Überwiegen der Salze eine Hemmung und Rückschlagsbildung bewirkt. Ist jedoch die Quantität einer Art unter das für die Pflanze erforderliche Minimum gesunken, so tritt nach beschleunigter regressiver Entwicklung bald der Tod ein. Ob man nun durch Kultur in Nährlösung die Nährsalze vermehrt oder durch Abschneiden der Blätter bzw. durch Kultur in abgeschwächtem Licht die Assimilation vermindert, ist für das Ergebnis belanglos. Ebenso wie Verminderung der Nährsalze, die durch Abschneiden bzw. Eingipsen der Wurzeln oder durch Kultur auf nährstoffreiem Substrat erreicht werden kann, und durch gute Beleuchtung bewirkte Erhöhung der C-Assimilation gleichsinnig wirken. Die Summierung in gleichem Sinne wirkender Faktoren beschleunigt die Reaktion.

Die Abhängigkeit der Jugendform, Folgeform und Geschlechtsform von äußeren Faktoren, welche die inneren Verhältnisse gestaltbildend beeinflussen, ist für *A. distachyus* durch die angegebenen Versuche erwiesen. Der normale Entwicklungsgang ist kein notwendiger, unabänderlicher; er ist vielmehr von der Quantität und der Qualität der auf die Pflanzen einwirkenden Reizfaktoren in hohem Grade abhängig. Die äußeren Bedingungen beeinflussen die inneren, die wiederum einen weiteren komplizierten Prozeß auflösen. Sich Vorstellungen über die durch das Konzentrationsverhältnis der Assimilate und Nährsalze veranlaßten inneren Vorgänge, über den Chemismus der Zellen am Vegetationspunkt zu machen, ist bei dem heutigen Stande der Frage unmöglich. Die von Schenck und anderen betonte zweckmäßige Anpassung der jungen Pflanze an das Medium durch Jugendblätter besteht in Wirklichkeit nicht. Es liegt eine Hemmung vor. Die Pflanze paßt sich nicht der jeweiligen Lage an; die einwirkenden Faktoren rufen Reaktionen hervor. Die Pflanze kann unter gewissen Bedingungen die Gewebedifferenzierung in ihren Organen nicht durchführen; sie unterläßt sie nicht, weil diese unzweckmäßig wäre. Selbstregulatorische Anpassung gibt es nicht. Überall sehen wir eine Verkettung von Ursache und Wirkung, ein ungewolltes, unabänderliches Müssen. — Eine tabellarische Zusammenstellung der Versuche sei noch angefügt.

B.	Be- lichtung	Bedingungen für		Assimilate	Nährsalze	Resultat		
		Wurzel	Sproß			Keim- pflanzen	Junge Pflanzen	Blühende Pflanzen
a	hell	Wasser	Wasser	+	—	∨	∨	∨
b	"	Sand	"	+	—	∨	∨	∨
c	"	A. d. W.	"	+	—	∨	∨	∨
d	"	Sand	A. d. B.	+ —	—	∨	∨	∨
e	"	Erde	"	+ —	normal	∨	∨	∨
f	"	Nährlösung	"	+ —	+	∨	∨	∨
g	"	"	Nährlösung	+	+	∨	∨	∨
h	dunkel	Wasser	Wasser	—	—	∨	∨	∨
i	"	Sand	"	—	—	∨	∨	∨
k	"	A. d. W.	"	—	—	∨	∨	∨
l	"	Sand	A. d. B.	— —	—	∨	∨	∨
m	"	Erde	"	— —	normal	∨	∨	∨
n	"	Nährlösung	"	— —	+	∨	∨	∨
o	"	"	Nährlösung	—	+	∨	∨	∨

+ Vermehrung  
 — Verminderung  
 < progressive Entwicklung  
 > regressive  
 A. d. W. = Abschneiden der Wurzel.  
 A. d. B. = " " Blätter.  
 = Verharren auf dem betreffenden Stadium.

### 6. Nachtrag.

Blütenbildung auf dem Jugendstadium, Überspringen der Folgeform wurde bei *A. distachyus* in einem Fall beobachtet. Eine ältere Pflanze wurde im Frühjahr in ein 3 m tiefes Becken versenkt. Zu Beginn des Herbstes, wo die Pflanze bereits nur Jugendblätter besaß, wurden die Wurzeln entfernt; die Kultur wurde nun in seichem Wasser im Gewächshaus fortgesetzt. Nach einer Woche hatten sich in den Achseln der jüngsten Blätter Infloreszenzen gebildet. Aber auch einige ältere Blütenstände, deren Deckblätter längst abgefallen waren, wuchsen — anscheinend völlig frei — aus der Knolle hervor. Durch die Herabsetzung der Nährsalzzufuhr und die gesteigerte Produktion von Assimilaten war das für die Geschlechtsform charakteristische Konzentrationsverhältnis beschleunigt herbeigeführt und hatte das Anlegen von Infloreszenzen in den Achseln der Jugendblätter und die Entwicklung verkümmerter älterer Blütenstände verursacht. Ähnliche Fälle eines Überganges vom Primärstadium unmittelbar zum Geschlechtsstadium, wobei also Formen mit Blüten und Jugendblättern resultieren (Geschlechtspflanzen mit Primärblättern), hat bereits Goebel beschrieben. Auch andere Autoren haben blütenbildende Jugendpflanzen beobachtet. Diels hat in seinem Werke „Jugendform und Blühreife im Pflanzenreich“ ein reiches Material gesammelt.

Die Versuche mit *A. Dinteri* waren sehr erschwert. Die Pflanze ist sehr empfindlich. Im Dunkeln stellt sie sofort das Wachstum ein. Bei Verletzung des Wurzelsystems tritt ebenfalls bald eine völlige Erschöpfung ein, ohne daß es vorher zur Bildung von Jugendblättern kommt. Nur in zwei Fällen gelang es, Rückschlagsbildungen zu erzielen. Bei der submersen Art, *A. ulvaceus*, lassen sich an älteren Pflanzen typische Jugendblätter nicht hervorrufen. Bei Vermehrung der Nährsalze bzw. Verminderung der Assimilate bilden sich zwar bald kleine, schmale, nicht gewellte Blätter, die aber wegen der unterseitigen Spaltöffnungen anatomisch den Folgeblättern nahe stehen. Die Stomata der Unterseite nehmen an Zahl ab, aber die Oberseite bleibt stets spaltöffnungslos. Wir haben also hier ein gehemmtes Folgeblatt, kein typisches Primärblatt vor uns. Ob etwa hier ein prinzipieller Unterschied vorliegt — bekanntlich faßten wir die Jugendblätter von den Schwimmblattformen als Hemmungsbildungen, den Primärblättern der submersen Formen dagegen legten wir phylogenetische Bedeutung bei —, können nur weitere Versuche entscheiden. Das Material war zu gering, um ein sicheres Urteil darüber zu gewinnen, ob die auf der Oberseite Stomata besitzenden, schwimmblattähnlichen Primärblätter von *A. ulvaceus* unter

anderen Bedingungen entstehen als die Hemmungsgebilde der Schwimmblattformen. Aber es ist möglich, daß unter besonderen Verhältnissen typische Jugendblätter auch bei *A. ulvaceus* auftreten. Die Frage der verschiedenen Reaktionsweise von Pflanzen mit gehemmten Primärblättern und mit phylogenetischen Primärblättern muß offen bleiben.

Bei der Kultur in den Gewächshäusern wurden bei keiner Art an älteren Exemplaren Jugendblätter beobachtet. Die Vegetationsperiode wird nicht unterbrochen. Bei den Schwimmblattarten treten einige untergetauchte Blätter am Ende der Vegetationsperiode auf. Aber bald ist die Pflanze wieder soweit erstarkt, daß ein neues intensives Wachstum einsetzt. Bei *A. ulvaceus* wird nur vorübergehend die Blütenbildung eingestellt. In jedem Jahr lassen sich zwei Vegetationsperioden unterscheiden. Im Freien überwinternde Pflanzen von *A. distachyus* bilden nach der Ruheperiode Jugendblätter. Es ist anzunehmen, daß auch bei den submersen Arten im Freiland nach Unterbrechung der Vegetation Jugendblätter auftreten. — Weder bei *A. u.* noch bei *A. D.* ließ sich durch Versuche eine Geschlechtsform mit Jugendcharakteren erzielen.

#### b) Kulturversuche in verschiedenen Wassertiefen und auf dem Land.

Die Aponogetonaceen sind bis jetzt nur in Bächen und Tümpeln, also in geringerer Wassertiefe (etwa 40 cm), und nie auf dem Land gefunden worden. Es schien von Interesse das Verhalten der verschiedenen biologischen Typen in größeren Tiefen und auf dem Land zu prüfen und Schlüsse auf das Vorkommen von Standortformen zu ziehen.

##### 1. Kulturen in verschiedenen Tiefen.

Von den Schwimmblattformen wurde *A. distachyus* als Versuchspflanze verwendet. Die Versuche wurden in einem 3 m tiefen, im Freien gelegenen Becken ausgeführt. Die Versuchspflanzen waren einzeln in Töpfe gepflanzt und durch einen Zinkdraht in einer bestimmten Tiefe befestigt. Die Ergebnisse waren folgende: Bis zu einer Länge von 80 cm vermag *A. distachyus* seine Blattstiele zu strecken. In größeren Tiefen können die Blätter die Oberfläche nicht mehr erreichen und entfalten ihre Spreite unter Wasser; sie bleiben kleiner und führen Chlorophyll in der Epidermis der Unter- wie der Oberseite. Die unter Wasser sich entwickelnden Blüten öffnen sich, bleiben aber unbefruchtet. Die Kelchblätter wachsen nicht wie gewöhnlich mächtig heran, ergrünen

auch nicht. Die Infloreszenz stirbt bald ab. Die Befruchtung bei sich unter Wasser öffnenden Blüten ist sicherlich bloß möglich, wenn sich die Blüte mit einer Luftblase umgibt, wie man es z. B. bei untergetaucht bleibenden Elodeablüten beobachten kann und wie es Glück von den submersen Blüten von *Alisma graminifolium* schildert. Kleistogame Blüten, die ja vereinzelt auch bei Wasserpflanzen — z. B. *Ranunculus aquatilis* und *Alisma natans* — vorkommen, lassen sich bei den Aponogetonaceen nicht feststellen. Bald jedoch unterbleibt bei den versenkten Pflanzen die Blütenbildung, die Spreiten werden allmählich immer kleiner und es erfolgt schließlich die Bildung von Primärblättern. Die Blattstiellänge nimmt bei einer in 3 m Tiefe befindlichen älteren Schwimmblattform schnell ab. Die Länge der Stiele beträgt nach 12 Tagen nur noch die Hälfte der früheren Länge. Je tiefer das Wasser, desto schneller der Übergang zur Jugendform. In seichtem Wasser bleibt die Pflanze auf dem Schwimmblattstadium. Die auf Sand kultivierten Pflanzen bildeten im seichten Wasser Luftblätter. Da infolge Nährsalzmangel ein Kleinerwerden der Spreite und ein Kurzbleiben der Stiele resultiert, kann die Erhebung über den Wasserspiegel erfolgen. Bei den Luftblättern unterbleibt die Einlagerung der Hydropotensubstanz. Die anatomisch noch deutlich erkennbaren Mayrschen Organe bleiben funktionslos. Von Blatt zu Blatt erfolgt eine langsame Rückbildung dieser Zellgruppen, während eine geringe Vermehrung der Spaltöffnungen auf der Unterseite nachweisbar ist. Die Spreite wird immer kleiner; bald ist der Übergang zum Jugendstadium vollzogen. Gut ernährte Pflanzen bilden selbst im seichtesten Wasser keine Luftblätter. Bei der Kultur von Keimpflanzen zeigte sich, daß die Primärblätter in etwa 1 m Tiefe ihr Wachstumsoptimum besitzen. Bandblätter bis zu 80 cm Länge werden gebildet. Daß aber hier nur Beleuchtungsdifferenzen ausschlaggebend sind, bewies eine in einem 50 cm tiefen, schwach beleuchteten Holzbottich gewachsene Keimpflanze mit Bandblättern von gleicher Länge. In größeren Tiefen erfolgt eine allmähliche Abnahme der Blattlänge. Die Wachstumsgrenze, die unter 3 m liegt, konnte nicht ermittelt werden. In den mittleren Tiefen, in denen die Streckungsfähigkeit der Stiele überschritten ist, bilden sich vorübergehend Schwimmblätter. Später erfolgt wieder die Anlegung von Primärblättern. Die dem Wachstumsminimum genäherten Pflanzen bleiben auf dem Bandblattstadium stehen. Je seichter das Wasser, desto schneller erfolgt die Ausbildung von Schwimmblättern. Von einer Tiefe von 10 cm an werden keine Übergangsblätter mehr gebildet. In ganz seichtem Wasser treten bei Keimpflanzen vorübergehend Luftblätter auf. Doch

mit dem Erstarren der Pflanze und der Größenzunahme der Spreite vermag der Stiel die Lamina nicht mehr zu tragen; das Luftblatt fällt auf die Wasseroberfläche. Daß als gestaltende Faktoren in den verschiedenen Tiefen Wasserdruck und Temperatur weniger in Betracht kommen, das Licht hingegen eine ausschlaggebende Rolle spielt, ist aus den Versuchen des vorigen Kapitels zu ersehen. Die mitgeteilten Zahlen haben jedoch nur eingeschränkte Gültigkeit; in weniger klarem Wasser werden die Ergebnisse etwas andere sein.

Daß auch bei *A. Dinteri* in größeren Tiefen ein Beharren auf dem Jugendstadium stattfindet, bei etwa 75 cm Tiefe die Streckungsfähigkeit der Blattstiele überschritten ist, sei nebenbei erwähnt. Wichtiger erscheint mir bei diesen Versuchen die Beobachtung, daß mit zunehmender Wassertiefe die Menge der oberseitigen Spaltöffnungen an den Primärblättern abnimmt. Während die in 50 cm tiefem Wasser kultivierten Jugendpflanzenblätter nur wenige Spaltöffnungen besaßen, waren die in 10 cm tiefem Wasser gewachsenen auf der ganzen Spreite mit Spaltöffnungen angefüllt. Es wurden natürlich nur entsprechende Blätter von gleichzeitig ausgesäten Keimlingen verglichen. Als Beispiel sei noch eine Zählung der oberseitigen Spaltöffnungen auf dem zweiten Primärblatt von in verschiedenen Tiefen gekeimten Pflanzen angeführt.

50 cm	12 Spaltöffnungen,	20 cm	70 Spaltöffnungen
40 „	20 „	10 „	110 „
30 „	50 „	0 „	200 „

Aber auch bei späterem Versenken einer Seichtwasserkultur war schon am nächsten Blatt eine Verringerung der Stomata festzustellen. Esenbeck beobachtete bei *Potamogeton alpinus* die sukzessive Zunahme der Spaltöffnungen vom untersten zum obersten Blatt. Wenn es sich auch dabei um einen allmählichen Übergang der Blätter zu Schwimmblättern handelt, so glaube ich doch, daß die Beleuchtungsverhältnisse einen wesentlichen Einfluß haben. Mer führt die Vergrößerung der Spaltöffnungszahl in seichtem Wasser auf die eintretende Verlangsamung des Wachstums zurück. Die an der Spitze angehäuften Nährstoffe begünstigen die Produktion der Stomata. Mir scheinen die Einflüsse des Lichtes für Spaltöffnungsvermehrung besonders wichtig. Bei den im seichten Wasser gewachsenen Primärblättern treten frühzeitig Interzellularräume unter der Epidermis auf, über denen sich dann Zellteilungen vollziehen, die zur Bildung von Spaltöffnungen führen.

Über die Versuche mit submersen Arten ist nichts Wesentliches zu erwähnen. Selbst in 3 m Tiefe erfolgt der Übergang zur Folgeform. Optimum und Minimum des Wachstums liegen bedeutend tiefer. In



einer Tiefe von 1 m liegt das Wachstumsoptimum. Die Wachstumsgrenze ist bei 3 m noch nicht erreicht.

## 2. Landkulturen.

Landformen wurden in der Natur bis jetzt nirgends beobachtet. Auf Grund von Landkulturen erschien es möglich, ein Urteil über etwaiges Vorkommen terrestrischer Formen zu gewinnen. Wurden Keimpflanzen von *A. distachyus* auf Land kultiviert, so trat nach dem ersten Blatt, das kleiner blieb, jedoch keine anatomischen Veränderungen aufwies und bald vertrocknete, ein Bandblatt auf, das bedeutend mehr Spaltöffnungen als das Wasserblatt zeigte, kein Chlorophyll in der Epidermis besaß und rudimentäre Hydropoten erkennen ließ. Bei einigen Kulturen bildete sich sofort nach dem ersten Primärblatt ein Spreitenblatt mit fünf Gefäßsträngen. Die Spreite der folgenden Blätter nahm allmählich zu. Die bei völliger Tageslichtbeleuchtung gehaltenen Exemplare besaßen stets eine kleinere Spreite als das entsprechende Schwimmblatt. Durch Kultur an beschatteten Pflanzen gelang es größere Spreiten hervorzurufen. Je geringer die Lichtintensität, desto größer das Blatt, desto dünner die Spreite, desto niedriger das Palisadengewebe. Die Dicke eines Sonnenblattes beträgt  $32\ \mu$ , eines leicht beschatteten  $22\ \mu$ , eines stärker beschatteten  $17\ \mu$ , eines in stark abgeschwächtem Licht gewachsenen Blattes  $13\ \mu$ . Die Blattgröße nimmt bis zum stärker beschatteten Blatt zu und fällt dann wieder. Bei zu geringer Beleuchtung ist das Wachstum gehemmt. Bei starker Beschattung führt die Blattunterseite Chlorophyll. Die Hydropotensubstanz wird nie eingelagert. Von Blatt zu Blatt wird die Hydropotenentwicklung gehemmt; es mehren sich dagegen auf der Unterseite die Spaltöffnungen, erreichen jedoch bei weitem nicht die Dichtigkeit der Oberseite. Die Blattstiele bleiben kurz, die Lufträume klein. Mechanisches Gewebe kommt nicht zur Ausbildung. Nur in Ausnahmefällen tritt Blütenbildung ein. Eine leichte Beschattung ist für die Entwicklung der jungen Infloreszenzen erforderlich. Die an älteren Pflanzen vorgenommenen Versuche zeigten dasselbe. Bei direktem Sonnenlicht hört die Blütenbildung auf; an schattigem Standort lassen sich noch einige Infloreszenzen zur Entwicklung bringen. Obwohl Befruchtung eintritt, kommt es nie zur Samenreife. Da zum Ausreifen der Früchte der Aufenthalt in Wasser (Einschränkung der Transpiration) erforderlich ist, vertrocknen die Landinfloreszenzen, bevor die Kelchblätter ergrünt sind. Das Kürzerwerden der Blattstiele, das Kleinwerden der Spreite geht schnell vor sich. Ich möchte hier auch einer an Landkulturen öfters beobachteten Erscheinung Erwähnung tun. Die Öffnung

der eingerollten Blattlamina erfolgt nämlich entgegengesetzt dem normalen Vorgang an der Basis. Das Wachstum der Blattspitze, die normal stets in der Entwicklung vorausseilt, ist hier gehemmt. Allerdings trat diese Erscheinung nicht regelmäßig auf. Auch bei *A. ulvaceus* ließ sich dieser auf Wachstumshemmung der Blattspitze zurückzuführende Vorgang feststellen. Ich setzte schon auseinander, daß auf dem Land sowohl bei Keimpflanzen wie bei älteren Pflanzen keine Substanzeinlagerung in den Hydropotenzellen erfolgt und die anatomische Ausbildung dieser Zellgruppen bei gleichzeitiger Zunahme der unterseitigen Spaltöffnungen abnimmt. Es lag nun die Vermutung nahe, daß die völlige Ausbildung der Hydropoten und die Einlegung der Substanz unterbleibe, weil die Entwicklung der Blätter gehemmt ist. Um diese Frage zu entscheiden, wurde in einem Aquarium eine Topfpflanze von *A. distachyus* so aufgestellt, daß die alten Blätter und Infloreszenzen auf dem Wasser schwammen, während die sich neubildenden Organe mit Wasser nicht in Berührung kommen konnten. Das erste Luftblatt erlangte fast die Größe der Schwimmblätter, besaß aber keine funktionsfähigen Hydropoten. Auch die folgenden Blätter, deren Größe allmählich abnahm, lagerten nie Imprägnierungssubstanz in die Epidermis ein. Ebenso ließ sich auch nicht durch Beschattung die Ausbildung der Hydropoten beeinflussen. *A. distachyus* bildet nur bei Berührung mit Wasser Hydropoten. Daß diese Beobachtung nicht verallgemeinert werden darf, beweisen die Sumpfpflanzen mit hydropotenhaltigen Luftblättern — z. B. *Sagittaria*-, *Echinodorus*- und *Limnanthemum*-Arten. Beschattet man die Pflanzen, wodurch ja eine Verlängerung des Stieles hervorgerufen wird, und läßt die Blätter der feuchten Erde aufliegen, so bilden sich bald typische Hydropoten. Daß im feuchten Raum an den langgestielten Blättern Hydropoten ausgebildet werden, sei noch erwähnt. Durch schlechte Ernährung, durch große Trockenheit wird ein Kleinerwerden der Spreite und schließlich das Anlegen von pfriemlichen Blättern bedingt. In der Nähe der Spitze sind auf diesem röhrenförmigen Blatt die Stomata am zahlreichsten. Die vorhergehenden schmalen Blätter besitzen hauptsächlich auf der Oberseite Spaltöffnungen. Auch im Blattstiel zeigt sich diese Dorsiventralität. Der Stiel in Verlängerung der Oberseite ist reich an Spaltöffnungen, während auf der entgegengesetzten Seite nur vereinzelte Stomata vorkommen. Da bei der vertikalen Stellung des Stieles Beleuchtungsdifferenzen nicht in Frage kommen, kann nur die Stoffzufuhr maßgebend sein. Auf der Blattoberseite werden bei dem Schwimmblatt die die Bildung von Spaltöffnungen fördernden Stoffe eingelagert. Dieser ererbte Entwicklungs-

gang geht auch bei längerer Landkultur nicht verloren. Während das erste Blatt bei Landkeimpflanzen keine Vermehrung der Spaltöffnungen zeigt, ist das bei Landkultur unter ungünstigen Bedingungen auftretende Röhrenblatt reich an Spaltöffnungen. Äußere Form und anatomische Struktur brauchen nicht übereinzustimmen. Einen interessanten Fall, der die schon geäußerte Ansicht des Lichteinflusses auf die Spaltöffnungsbildung weiterhin stützt, will ich noch anfügen. Bei einer Dunkelkultur erfolgte ebenfalls der Übergang zur Primärform. Von Blatt zu Blatt nahm jedoch hier die Zahl der Stomata ab. Das letzte röhrenförmige Blatt besaß noch zwei Spaltöffnungen an der Spitze.

Über die Landkulturen von *A. Dinteri* ist nichts Besonderes zu bemerken. Das Kürzerwerden des Stieles, das Kleinerwerden der Spreite, Verringerung des Durchlüftungssystems, Nichtausbildung von mechanischem Gewebe, Außerfunktionssetzen der Hydropoten ist hier ebenfalls zu beobachten. Bei Keimpflanzen sind die Primärblätter reich an Spaltöffnungen, die Epidermis ohne Chlorophyll. Die Hydropoten sind rudimentär. Auch hier zeigten sich auf dem Blattstiel in Verlängerung der Oberseite Spaltöffnungen, während unterseits keine festgestellt werden konnten. Die Dorsiventralität ist also auch im Blattstiel vorhanden. Jedoch wachsen die Landkulturen nur kurze Zeit gut. Bei den aus Samen gezogenen Landkulturen von *A. ulvaceus* war ebenfalls eine starke Vermehrung der Spaltöffnungen zu konstatieren. Chlorophyllfreie hydropotenlose Epidermis, Vermehrung des Grundgewebes um eine Zellage seien noch als charakteristisch angeführt. Auch die älteren Pflanzen von *A. ulvaceus* wachsen auf dem Land einige Zeit sehr gut. Das sonst zweischichtige Parenchym wird dreischichtig; eine Vermehrung der Spaltöffnungen tritt jedoch nicht ein. Die Faltelung und Drehung der Spreite unterbleibt. Die Spreite ist kurz, öffnet sich, aber breitet sich nicht ganz aus, so daß eine kahnförmige Gestalt zustande kommt. Bei direktem Licht wie bei stark abgeschwächter Beleuchtung bleibt die Lamina eingerollt. Die Rückbildung der Hydropoten erfolgt wie bei den anderen Arten. Die epidermoidale Transpiration ist hinreichend, um die normale Wasserbewegung zu ermöglichen. Wie Goebel zeigte, ist ja auch *Isoetes lacustris* und *Elodea canadensis* ohne Bildung von Spaltöffnungen imstande, auf dem Lande zu leben. Allerdings kultivierte Goebel diese Pflanzen unter einer Glasglocke. Aber ebenso wie bei *A. Dinteri* war auch bei *A. ulvaceus* nach einigen Monaten das Aussehen der Landkulturen ein weniger gutes; eine Reihe ging frühzeitig zugrunde. Von einer großen Plastizität kann mithin nicht die Rede sein. Im feuchten Raum war das Wachstum intensiver. Die Blätter

wurden größer, nahmen die typische Gestalt an und bildeten funktionsfähige Hydropoten.

Bei allen Landkulturen tritt nur ein gutes Wachstum ein, wenn die Wurzeln sehr feucht gehalten werden. Durch Wacker wurde festgestellt, daß die Wurzeln der Landpflanzen in dem Längenwachstum bei Wasserkultur eine Retardation erfahren, während umgekehrt die Wasserpflanzen in normal durchfeuchtetem Boden beinahe kein Wachstum zeigen. Wacker hat diese für Wasserpflanzen allgemein aufgestellte Behauptung durch Versuchsergebnisse, die an *Lemna minor* gewonnen sind, gestützt. Aber wie sich bei allen meinen Kulturen herausstellte, scheint dieser Satz auch für die im Boden wurzelnden Wasserpflanzen Geltung zu haben. Der Boden muß stark durchfeuchtet sein, wenn nicht das Wurzelwachstum sistieren soll. Bei etwas trocken gehaltenem Boden unterbleibt die Wurzelbildung. Infolge Nährsalzmangel kommt es zur Erschlaffung der Pflanze, schließlich zur Bildung von pfriemlichen Blättern. Nur einem fast wassergesättigten Boden können die Wasserpflanzen eine genügende Menge von Wasser entreißen. Trockener Boden hemmt zunächst und sistiert schließlich das Wurzelwachstum. Reichlich Wasser muß als *conditio sine qua non* gelten. Daß man auch in Wasserkultur ein schlechtes Wachstum der Wurzeln beobachten kann, ist als Correlationserscheinung zu deuten. Eingeschränktes Sproßwachstum und Wurzelwachstum tritt gleichzeitig ein. Die schlecht ernährte Pflanze bildet aus den vorhandenen Reservestoffen noch einige Blätter und stellt dann ihr Wachstum ein.

Das Zurückversetzen einer längere Zeit auf dem Lande kultivierten Pflanze in das ursprüngliche Medium bietet keine Besonderheiten. Die Landblätter bei *A. distachyus* verlängern sich noch ein wenig, sterben aber bald ab. Die neuen Blätter werden je nach der Wassertiefe zu Übergangsblättern oder zu Schwimmblättern. Bei etwa 6 Monate alten Landpflanzen ist bereits die Schwächung der Pflanze so groß, daß bei Zurückversetzen in das ursprüngliche Medium Primärblätter zur Ausbildung gelangen. *A. ulvaceus* legt sofort wieder typische Wasserblätter an. Die ehemaligen Landblätter bleiben hier, da sie ja keine typischen Veränderungen erleiden, länger am Leben. Erwähnen will ich hier noch, daß sowohl bei Pflanzen, die in stark abgeschwächtem Licht wuchsen, wie bei ziemlich trocken gehaltenen Exemplaren, Anthozyanbildung zu beobachten war. Die rot gefärbten Diaphragmen bieten einen wundervollen Anblick. Funktionsstörungen, die durch verschiedene äußere Bedingungen herbeigeführt sein können, müssen als Ursache gelten. Diese Anthocyanbildung ist zu der in kranken Geweben beobachteten in Parallele zu stellen.

Da die Aponogetonaceen ihre Infloreszenzen über dem Wasserspiegel entfalten, gehören sie nach der Einteilung von Ludwig zu den Pflanzen, „die durch den Standort vor aufkriechenden Tieren geschützt sind“. Da also „die Behinderung des Zuganges der Blüten durch Isolierung derselben mittels Wasser“ bewerkstelligt ist, fehlen anderweitige Schutzmittel. Bei *Polygonum amphibium* tritt nun, wie Ludwig hervorhebt, auf dem Lande die Verwandlung des Blütenstieles in eine „Leimspindel“ zum Schutze gegen anschleichende Feinde ein. Keine der Aponogetonarten, die auf dem Lande zur Blütenbildung schritten, zeigte eine ähnliche „zweckmäßige“ (zufällige) Schutzeinrichtung. Allerdings werden manche den Milchsaft als genügenden Schutz erachten; die Tatsachen sprechen jedoch dagegen. Der von der Pflanze verfolgte Zweck, sich zu schützen, kann jedoch nicht als Ursache für die von P. a. auf dem Land ausgeführte Reaktion gelten, sondern allein die Veränderung der Außenbedingungen. Der teleologischen Betrachtungsweise soll zwar die Berechtigung nicht völlig abgesprochen werden; doch ist festzuhalten, daß allein die Causalforschung, nicht übertriebener Teleologiesport uns der Lösung der Naturrätsel näher zu bringen vermag. Wie die anorganischen Naturwissenschaften der Ausschaltung der Zweckmäßigsfragen die erreichte Höhe verdanken, so werden auch die biologischen Disziplinen nur durch Erforschung der bewirkenden Ursachen dauernde Förderung erfahren.

### 3. Ergebnis.

Aus allen Versuchen ist zu schließen, daß unter Umständen, wenn die erforderlichen Bedingungen gegeben sind, sowohl im tiefen Wasser wie auf dem Lande Arten der Gattung Aponogeton in der Natur vorkommen können. In größeren Tiefen vegetiert die Pflanze mit bandartigen Blättern noch einige Zeit; ebenso vermag sie bei Austrocknung als Landpflanze mit abgeändertem Habitus und veränderter Struktur Monate zu überdauern. Zum Blühen kommt sie in beiden Fällen nur ausnahmsweise. Früchte werden nie gebildet. Da auch unter der veränderten Lage keine verstärkte vegetative Vermehrung — Turionen fehlen den Aponogetonaceen völlig — zu beobachten ist, kann man schwerlich von bestimmten Standortsformen sprechen; denn nur, wenn die Pflanze imstande ist, an dem betreffenden Standort zu wachsen und zu fruktifizieren ist die Bezeichnung Form berechtigt. Während die durch das tiefere Wasser hervorgerufenen Veränderungen auch in geringeren Tiefen durch Herabsetzung der Beleuchtung auftreten, waren die Änderungen in der äußeren Gestalt und im inneren Bau bei den

Landpflanzen nur durch diesen Mediumswechsel zu erzielen. Die geringen anatomischen und habituellen Unterschiede der an außergewöhnlichen Standorten vorkommenden Aponogetonaceen, das nicht besonders gute Wachstum und das Ausbleiben der Fruktifikation bei diesen Pflanzen gibt das Recht, in diesen besonderen Fällen von Modifikationen der betreffenden Art zu sprechen, jedoch nicht von Standortformen. Einige Reaktionen treten ein, die jedoch kein normales Wachstum im neuen Medium zulassen. Nur graduelle Unterschiede lassen sich feststellen.

c) Regenerationserscheinungen bei *Aponogeton distachyus*.

Von den zwei Modalitäten der Restitution kommt bei *Aponogeton* nur die Regeneration in Frage. Reparation ist ja bei den Phanerogamen überhaupt nur an embryonalem Gewebe ermittelt worden. Bei meinen Versuchen, die sich auf Verletzung von Vegetationspunkten sowie Verwundung junger Blätter und Blütenstände erstreckten, kam es nie zu einer Neubildung des Verlorenen. Auch Regenerationserscheinungen waren an Blättern, Infloreszenzen und am Sproß nicht zu erzielen. Latente Anlagen, die nach Störung des Correlationssystems sich entwickeln, kommen nirgends vor. Allein bei Experimenten mit dem hypocotylen Glied, der Knolle, konnten Ersatzbildungen beobachtet werden. Die ältere Knolle läßt, wie Dutailly feststellte, an der Basis von Vegetationsperiode zu Vegetationsperiode kleine Zuwachszonen erkennen. In jeder Periode entsteht eine neue cambiale Zone. Jedoch wurden in diesem Teil nie Regenerationsvorgänge bemerkt. Ruhende Anlagen treten, auch in der Nähe des Vegetationspunktes, nicht auf. Adventive Neubildungen im Grundgewebe der Knolle resultieren bei Verletzung. Werden bei älteren Pflanzen die oberirdischen Teile entfernt und wird der Vegetationspunkt verletzt, so entwickeln sich am apicalen Knollenpol junge Sprosse. Eine sehr schöne nach Vernichtung der Sproßspitze erzielte Regeneration an einer älteren Knolle von *A. distachyus* sei geschildert. Die Knolle wurde so in die Erde gesteckt, daß ein Teil der Spitze sich in Luft befand. Die Kultur wurde in stark abgeschwächtem Licht bei verhältnismäßiger Trockenheit und günstigster Temperatur durchgeführt. Nach 3 Wochen hatten sich am apicalen Teil über 60 kleine Knöllchen gebildet. Aus einigen ragten schon die ersten pfriemlichen Primärblätter. Jetzt wurde die Knolle in seichem Wasser bei guter Beleuchtung weiterkultiviert. Die jungen Pflanzen blieben länger als gewöhnlich auf dem Jugendstadium stehen. Die Untersuchung eines Teiles dieser oberen Partie gab vollen Aufschluß

über die Entwicklungsgeschichte dieser Adventivbildungen. Im Grundgewebe der Knolle treten in der Nähe der Gefäßbündel Zellteilungen auf. Bald hebt sich eine meristematische kugelförmige Masse deutlich hervor. Seitlich tritt an diesem Zellkomplex nun eine Vorwölbung auf, bald auch auf der entgegengesetzten Seite eine zweite. Beide wachsen nach dem Knollenrand hin; in ihrer Mitte hebt sich jetzt deutlich ein neuer Stammscheitel ab. Daß die Polarität schon so früh hervortritt, ist ein Beweis für die polare Struktur der Einzelzelle. Die Abhängigkeit der sekundären Meristeme von den Bahnen der Bildungstoffe ist überall zu erkennen. Weitere Blattanlagen werden gebildet. Die ersten Blätter wachsen zu schuppenartigen, seltsam geformten Gebilden heran, die das über ihnen liegende Gewebe emporheben. Die leichte, wellige Wölbung wird dann später zu einem kleinen Knöllchen. Die äußere Knollenpartie wird aber nicht rein passiv halbkugelig vorgepreßt. Eine lebhaftere Zellteilung tritt in der Korkcambiumschicht nach Bildung des neuen Vegetationspunktes ein. So gibt die äußere Schicht durch Wachstum dem Druck der neuen Sproßanlage nach. Die Blätter gehen allmählich in die typische Form über. Nachdem die ersten bereits den Raum für die folgenden mit Gewalt hergestellt haben, sind die Wachstumsbedingungen bessere geworden. Ist bereits eine große Zahl von Blättern angelegt, sehen wir, wie die Schuppenblätter die über ihnen befindliche Hülle, die im Wachstum mit dem jungen Adventivsproß nicht gleichen Schritt zu halten vermag, sprengen. Bald schießen nun die befreiten pfriemlichen Blätter in die Höhe. Wurzeln bilden sich am Grunde der Sproßanlage erst nach einigen Wochen. Daß es sich bei dieser Regenerationserscheinung nicht um Entwicklung vorhandener Anlagen, sondern um Neubildung von endogenen Adventivsprossen handelt, geht aus allem klar hervor. Exogene Neubildungen kommen nicht vor. Alle Zellen der Knolle sind im höchsten Grade plastisch. Nur bei Verletzung des Vegetationspunktes können sie aber die in ihnen liegenden Fähigkeiten entfalten; sie sind unter normalen Verhältnissen correlative gehemmt — ein Verhalten, das Goebel bei Bryophyllum und anderen Pflanzen experimentell bewies. Wird der den Hemmungsreiz ausübende Faktor — der Sproßscheitel — beseitigt oder auch nur beschädigt, so ist das Dauergewebe imstande, wieder in Teilung einzutreten. Die Beseitigung mechanischer Hindernisse ist für die Regeneration belanglos. Mit Bildung der neuen Vegetationspunkte sind neue Correlationsverhältnisse geschaffen. Es sind Einzelpflanzen entstanden, die zwar noch zusammenhängen, sich aber nicht mehr beeinflussen. Die Verwundung als solche scheidet als Ursache der Regeneration aus. Eine

Callusbildung habe ich nie beobachtet. Stets erzeugen Zellen des Dauergewebes ohne Vermittlung eines Callus neue Vegetationspunkte. In der äußeren Schicht der Knolle, dem Korkcambium, fehlen jegliche Adventivbildungen. Daß in der Nähe von Gefäßsträngen befindliche Zellen bevorzugt sind, ist ein Beweis für den Einfluß der Ernährung. Für das Wachstum nötige Stoffe können leicht übertreten. Eine analoge Abhängigkeit hat G o e b e l bereits bei *Begonia Rex* beobachtet. An Stellen der Spreite, wo die stärkeren Nerven zusammenlaufen, entstehen Knospen. Die Regeneration aber allein auf Ernährungsvorgänge zurückzuführen, ist unmöglich. Durch Zerstörung des Vegetationspunktes ist der Strom der plastischen Nährstoffe zum Stillstand gekommen; für die einzelnen Zellen sind die Ernährungsbedingungen andere geworden. Daß diese Ernährungsverhältnisse an der Regeneration beteiligt sind, ist unzweifelhaft; sie haben jedoch keine entscheidende Bedeutung in qualitativer und quantitativer Hinsicht. Ob bestimmte Stoffe der Gefäße oder der Siebröhren das Wachstum veranlassen oder unterstützen, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Günstig gelagerte Zellen bilden einen neuen Organismus und üben dann auf die umgebenden Zellen einen Hemmungsreiz aus. Daß bei einigen schlecht ernährten Pflanzen und bei einigen sehr trocken gehaltenen Landpflanzen ebenfalls vereinzelt Adventivsprosse am apicalen Knollenteil in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt zur Ausbildung kommen, führe ich ebenfalls auf Störung in dem die normale Entwicklung sichernden Correlationssystem zurück. Da nur eine vorübergehende Störung vorliegt, ist auch die Zahl der Neubildungen gering. Durch die vorübergehende Funktionshemmung des Sproßscheitels kommt es zu Veränderungen im Nährstrom; an besonders günstigen Stellen setzt dann Organogenese ein.

Daß die neuen Sprosse Primärblätter bilden, ist im Hinblick auf Regenerationserscheinungen bei anderen heteroblastischen Phanerogamen verständlich. Wie bei der Keimpflanze sind auch hier diese Blätter als Hemmungsbildungen anzusehen. Daß die Adventivsprosse ungewöhnlich lange auf dem Jugendstadium verharren, ist auf den Mangel an Nährsalzen zurückzuführen. Die vorhandene Menge an organischen Reservestoffen nützt den jungen Sprossen zur Weiterentwicklung allein nichts, wenn infolge des Mangels an Wurzeln keine Salze aufgenommen werden können. Die Wurzelbildung setzt, wie bereits angeführt, erst nach einigen Wochen ein.

Die Versuche zeigten auch stets eine Polarität. Abgesehen davon, daß der neue Vegetationspunkt sich immer nach oben und außen



orientiert, treten an der Knolle Adventivsprosse nur am Sproßpol auf — eine Erscheinung, die bereits durch Goebel bei *Solanum tuberosum* und *Corydalis solida* experimentell nachgewiesen wurde. Die Basis zeigte nie Neubildungen. Umgekehrt in die Erde gesteckte Knollen schritten nicht zur Regeneration. Die polare Disposition ist auf Ernährungsdifferenzen, auf bestimmte Stoffverteilung zurückzuführen. Den dem Sproßscheitel genäherten Geweben muß nach meinen Versuchsergebnissen allein Regenerationsfähigkeit zugesprochen werden. Wurde eine vegetationspunktlose Knolle in der Mitte auseinandergeschnitten und wurden beide Teile unter gleichen Bedingungen — in einem feuchten, verdunkelten Raum — kultiviert, so trat zwar eine Neubildung an der oberen Hälfte ein, nie aber erzeugte die Wurzelpolhälfte Adventivsprosse. Es ist immerhin möglich, daß bei umfangreichen Versuchen Fälle vorkommen, wo auch die untere Hälfte an ihrem oberen Teil Sprosse hervorbringt. Es werden aber infolge der vorhandenen Stoffverteilung — die dem Vegetationspunkt genäherten Partien sind quantitativ, vielleicht auch qualitativ von den Zellen der Knollenbasis verschieden — stets diese Adventivsprosse an Zahl weit hinter den Neubildungen der oberen Knollenhälfte zurückstehen. Die Wurzeln, die ja bekanntlich im oberen Knollenteil entstehen, treten bei dem zuletzt geschilderten Versuch nicht wie bei *Corydalis* an der Schnittfläche auf, sondern an der Basis der Adventivsprosse. So ist anzunehmen, daß die für das Wachstum notwendigen Stoffe hauptsächlich an der Spitze gespeichert sind, der Basis hingegen die für die Organbildung erforderlichen Baumaterialien fehlen. Bildung von Adventivsprossen an der unverletzten Knolle habe ich auch in der Natur vereinzelt beobachtet. Es kommt aber auch da meines Erachtens als Ursache eine vorübergehende Störung der normalen Wechselbeziehungen zwischen den Teilen in Betracht. Wie meine Versuche mit unverletzten, jedoch unter ungünstigen Bedingungen wachsenden Pflanzen zeigten, kann der vom Sproßscheitel ausgehende Hemmungsreiz infolge Wachstumsstörung vorübergehend aufgehoben sein. Ist das normale Fortwachsen am Vegetationspunkt gehemmt, so werden unter dem Einfluß der vorhandenen Nährstoffe die Zellen der Knolle zu anormalem Wachstum angeregt. Nur einige Neubildungen können während der kurzen Zeit der Funktionshemmung in der Sproßspitze entstehen und soweit sich entwickeln, daß der wiedererstehende Hemmungsreiz auf sie ohne Einfluß bleibt; sie sind zu selbständigen Pflanzen geworden. Die problematischen Fragen, ob die Annahme von Hemmungsstoffen und aktivierenden Stoffen gerechtfertigt ist, ob die Aufnahme des Wachstums auf Enzymwirkung zurückzuführen

ist, ob diese Enzyme nur in bestimmten Geweben, z. B. den Siebröhren, vorkommen, sollen, da die Versuche hierüber keine neuen Ergebnisse brachten, nicht erörtert werden.

#### d) Untersuchungen über Geotropismus und Phototropismus der Schwimmblätter.

Bei *Hydrocharis* hat Frank die Neigung der älteren Blattstielbasen nach außen beschrieben. Bei allen Aponogetonarten, den submersen wie den schwimmblattbildenden, ist diese Krümmung zu finden. Es handelt sich hierbei, wie man sich leicht überzeugen kann, nicht um eine Variationsbewegung, sondern um eine Wachstumsbewegung. Da durch Kultur im Dunkeln diese Bewegung nicht aufgehoben werden kann, ist sie als autonome oder durch die Schwerkraft induzierte paratonische bzw. nastische zu deuten. Diese aktive Krümmung tritt erst nach einem gewissen Alter des Organs ein. Die jungen Blätter ragen senkrecht in die Höhe. Auch bei den Landkulturen ist diese Abkrümmung der Basis nach außen zu sehen. Experimentell wurde festgestellt, daß es sich hier sowohl um Plagiogeotropismus wie um Auto- oder Geoepinastie handelt. Ein verstärktes, als krankhaft zu bezeichnendes epinastisches Wachstum zeigte sich bei Pflanzen von *A. Dinteri*, die unter ungünstigen Bedingungen gehalten wurden.

Bei den Schwimmblättern nimmt die Spreite stets eine horizontale Lage ein. Ist hier Transversalgeotropismus, Phototropismus oder Epinastie ausschlaggebend? Frank kam bei seinen Versuchen zu dem Ergebnis, daß der Phototropismus in den Blattstielen von *Hydrocharis* zwar nicht völlig geschwunden, aber ungewöhnlich abgeschwächt sei. Ich bin auf Grund zahlreicher Versuche zu der Ansicht gelangt, daß die Abkrümmung des Gelenkes an der Stielspitze auf Transversalgeotropismus und Epinastie beruht. Die kleinen untergetauchten Blätter von *Limnanthemum nymphaeoides* führen auch submers diese Bewegung aus. Bei ihnen läßt sich durch einseitige Beleuchtung leicht feststellen, daß ein phototropischer Reiz bei dieser Bewegung keine Rolle spielt. Nie wendet sich die Spreite nach der beleuchteten Wand, sondern stellt sich stets horizontal. Bei versenkten Pflanzen von *A. distachyus* biegt sich die Basis der Blätter nach außen, so daß etwa zwei Drittel der Spreite in Horizontalstellung sich befindet. Daß auch hier eine geotropische und epinastische Reaktion vorliegt, wurde durch Kultivierung in der Dunkelkammer wie durch einseitige Beleuchtung bewiesen. Bei submersen Kulturen ist die reagierende Zone verschoben. Nicht die Spitze des Blattstieles, sondern die Blattbasis führt da die transversalgeotropische bzw. epinastische

Konvexkrümmung aus. Besonnte Landkulturen stellen ihre kurzgestielten Spreiten stets in horizontale Lage. Bei Landkulturen, die an schattigen Standorten kultiviert würden, konnte die Epinastie festgestellt werden. Wie oben auseinandergesetzt wurde, wachsen bei Beschattung die Stiele; die Blätter hängen infolgedessen über den Topf hinaus senkrecht nach unten. Aber schon nach einigen Tagen krümmen sie sich an der Basis. Das Blatt nimmt Transversalstellung ein, wobei die morphologische Unterseite nach oben orientiert ist. Als Ursache ist hier epinastische Konvexkrümmung anzusehen. Bei geotropischer Reaktion hätte durch Torsion die morphologische Blattoberseite wieder nach oben kommen müssen. Es ist also in diesem Fall die epinastische Reaktion stärker als die geotropische. Bei anderen Versuchen ließ sich eine geotropische Konkavkrümmung feststellen. Daß aber auch das Licht Reaktionen hervorrufen kann, beweist ein anderer Versuch. Eine Landpflanze von *A. distachyus* wurde in einen verdunkelten Kasten gestellt; von vorn wurde durch einen schmalen Hohlzylinder Licht zugeführt. Die sich bildenden Blätter legen sich mit der Unterseite auf die Unterlage, drehen sich dann um  $90^\circ$ , so daß die Oberseite dem einfallenden Licht zugekehrt ist. Es ist bemerkenswert, daß hier die phototropische Reaktion so stark ist, daß sie die geotropische überwindet. Epinastie und Geotropismus bewirkten zunächst Horizontallage und Profilstellung. Durch den Lichtreiz wird dann die Überführung in Flankenstellung herbeigeführt. Der Lichtreiz ist bei Horizontallage, in der ja die Hauptforderung der transversal geotropischen Ruhelage (Spitze und Basis in gleicher, senkrecht zur Kraft stehender Ebene) erfüllt ist, intensiver, so daß das Bestreben der Pflanze, Plus-Seite und Minus-Seite von dem transversal geotropischen Teile bzw. von dessen Elementarorganen senkrecht zur Lotlinie zu stellen, erfolglos bleibt. Bei Landkulturen von *A. ulvaceus* biegt sich stets die Mitte des Stieles rechtwinklig ab. Bei einseitiger Beleuchtung wenden sich die Blätter mit ihren Spitzen dem Licht zu. Bei diffusem Licht sind sie horizontal gestellt. Es kommen bei allen untersuchten Arten mithin betreffs der Blattstielkrümmungen in erster Linie Epinastie in Frage, die wahrscheinlich als Geo-, vielleicht aber auch als Autoepinastie zu bezeichnen ist. Die phototropischen und geotropischen Reaktionen sind im allgemeinen von untergeordneter Bedeutung, treten jedoch in bestimmten Lagen einwandfrei und deutlich in die Erscheinung.

#### e) Über die Bedingungen des Längenwachstums der Blätter.

Frank stellte fest, daß *Hydrocharis* seine Blattstiele stets der Wassertiefe anpaßt, und sprach allen Schwimmblattpflanzen diese

Fähigkeit zu. Das stimmt nur bis zu einem gewissen Grade. Zunächst bildet *A. distachyus* selbst in ganz seichtem Wasser (1—2 cm) bei direktem Tageslicht Blattstiele von 15—25 cm Länge. Die Normallänge beträgt etwa 50 cm. An ganz seichtes Wasser erfolgt keine Anpassung. In Tiefen von 30—80 cm ist die Stiellänge ungefähr gleich der Wassertiefe. Die Anpassung einer Seichtwasserpflanze an tieferes Wasser erfolgt langsamer als die Anpassung einer Tiefwasserpflanze an Seichtwasser. Die Stiellänge ist abhängig vom Licht. Wird die Spreite beschattet, so verlängert sich der Stiel. Ganz geringe Beleuchtungsunterschiede führen schon zu einer Stielverlängerung. Die Spreite entrollt sich nicht, wenn die Spitze mit der Atmosphäre in Berührung kommt, sondern wenn der Stiel die durch die Lichtintensität bedingte Länge erreicht hat. *A. distachyus* wächst in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens zu München in zwei verschiedenen Becken, von denen das eine in der Mitte, das andere am Rand des Hauses liegt. Nicht wahrnehmbare Beleuchtungsdifferenzen veranlassen nun, daß in dem besser beleuchteten, in der Mitte gelegenen Becken die Spreite sich sofort beim Berühren mit der Atmosphäre öffnet, in dem anderen dagegen das Blatt erst einige Tage zusammengerollt auf der Oberfläche schwimmt und die Entrollung der Spreite erst nach einer stärkeren Stielverlängerung ausführt. Es besteht eine Correlation zwischen Stiel und Spreite. Wird durch herabgeminderte Beleuchtung eine Stielverlängerung veranlaßt, geht das Wachstum der Spreite entsprechend langsamer vor sich. Die Entrollung der Lamina erfolgt erst nach Beendigung des von der Lichtintensität abhängigen Stielwachstums.

Frank fand bei seinen Versuchen, daß die Streckung des Blattstieles von *Hydrocharis* bis zu einem vorgerückten Stadium auf der ganzen Länge in gleicher Weise erfolgt, im Schlußstadium die acropetale Hälfte am energischsten wächst. Diese Beobachtungen konnte ich bei *A. distachyus* nicht bestätigen. Das Wachstum schreitet von Anfang an in acropetaler Richtung vor. Während in jüngeren Stadien die Basis am stärksten wächst, ist am Schluß das Spitzenende im Wachstum bevorzugt. Bei einem 16 cm langen Blattstiel wurden von 1 cm zu 1 cm Marken angebracht und das Wachstum verfolgt. Als der Stiel eine Länge von 50 cm erreicht hatte, war der Zuwachs in den 16 Zonen von unten nach oben: 0, 1, 1,3, 1,5, 1,6, 1,8, 2, 2,5, 3, 3,6, 4, 4,5, 5, 5,5, 6,2, 6,5. Bei einem ganz jungen Blattstiel ist es umgekehrt. Da befindet sich die Basis in stärkster Streckung. Ein 3 cm langer Stiel, auf dem Marken in Abständen von 0,5 cm abgetragen waren, zeigte nach 2 Tagen folgende Zuwachsgrößen: 0,4, 0,2, 0,15,

0,12, 0,05, 0. Diese Zahlen beweisen, daß die Streckung während der Entwicklung von der Basis zur Spitze fortschreitet. Die von Frank beobachteten Stielzonen ( $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{4}$  der Stiellänge) sind zu groß, um genaue Resultate zu ergeben. Ich zweifle aber nicht daran, daß auch bei *Hydrocharis* dieselben Verhältnisse obwalten.

Wie im vorigen Abschnitt auseinandergesetzt wurde, befinden sich zwei transversalgeotropisch reagierende Zonen am Blattstiel. In seichtem Wasser tritt das obere Gelenk nicht in Funktion. Durch den langen, flach aufliegenden Stiel ist das Blatt bereits in der Ruhelage; der Winkel zwischen Spreite und Stiel beträgt  $180^\circ$ . Mit zunehmender Wassertiefe nimmt dieser Winkel ab. Bei 30—50 cm Tiefe ist er konstant, etwa gleich  $110^\circ$ . Bei größeren Tiefen nimmt er weiter ab und erreicht bei 80 cm, wo die größte Streckungsfähigkeit des Stieles bei *A. distachyus* erreicht ist, den Grenzwinkel von  $90^\circ$ .

Um einmal die Streckungsfähigkeit des Stieles unter sonst unveränderten Bedingungen festzustellen, wurden die Blätter stets, sobald sie in der Nähe des Wasserspiegels waren, durch eine unter Wasser befindliche Gabel wieder in größere Tiefe gebracht. War nach einigen Tagen der Stiel wieder in der Nähe der Wasseroberfläche angekommen, wurde von neuem eine Versenkung vorgenommen. Auf diese Art wurden bei *A. distachyus* in 40 cm tiefem Wasser Blatt- und Infloreszenzstiele von 130 cm erzielt, bei *Ap. ulvaceus* Infloreszenzstiele von 165 cm, bei *Limnanthemum nymphaeoides* Blattstiele von 150 cm. Hieraus geht hervor, daß die Streckungsfähigkeit der Stiele bei Versenkung eines einzelnen Blattes das Doppelte und mehr beträgt von dem Wert, der bei Versenkung der ganzen Pflanzen erzielt wird. Es wandern in dieses unter ungünstigen Bedingungen wachsende Blatt alle verfügbaren Baustoffe. Die geringe Lichtintensität wirkt als Reiz. Nicht der Druck im Wasser oder der Mangel an Sauerstoff bedingen die Stielverlängerung. Die Berührung der Lamina mit der Atmosphäre und die damit verbundene normale Beleuchtung lassen das Längenwachstum zum Stillstand kommen. Beschattete schwimmende Blätter fahren im Stielwachstum fort. Bei diesen Versuchen wurde die Beobachtung gemacht, daß die Teile des Stieles, die in normaler, d. h. also negativ geotropischer Lage waren, sich stärker streckten als die umgekehrt orientierten. In stabiler geotropischer Ruhelage ist die Streckung stärker als in labiler. Diese Tatsache wurde auch an jungen Blattstielen bestätigt gefunden. Wurden junge Schwimmblätter invers unter Wasser in einem Reagenzröhrchen befestigt, so öffnete sich die Spreite unter Wasser bevor der Stiel die normale Länge erreicht hatte. Das Wachstum erfolgte sehr

langsam. Von einem Blattpaar wurde das eine Blatt invers befestigt, das andere in normaler Lage gelassen. Während das Normalblatt nach 2 Tagen die Oberfläche erreichte und eine Stiellänge von 45 cm. besaß, öffnete sich das inverse Blatt nach 6 Tagen bei einer Stiellänge von 30 cm. Das Wachstum erfolgte vornehmlich in der unteren — d. h. in normaler Lage befindlichen — Hälfte des Blattstieles. Das Wachstum ist bei umgekehrter Orientierung gehemmt und kommt bald zum Stillstand. Wenn die unter den bestehenden Bedingungen mögliche Wachstumsgröße von Stiel und Spreite erreicht ist, entrollt sich die kleinbleibende Lamina. Bei späteren Versuchen wurden die Blattstiele an einem Drahtgestell in den verschiedensten Lagen festgehalten. Auch bei dieser Versuchsanordnung zeigte sich die Hemmung des Wachstums invers orientierter Teile von Stiel wie Spreite. Die gewonnenen Werte bei Vergleich verschieden gestellter Organteile variieren stark. Aber es geht aus den Daten deutlich hervor, daß bei Verschiebung eines Pflanzenteiles aus der normalen Lage das Wachstum abnimmt. Am größten ist die Hemmung bei inverser Lage. Anders ausgedrückt: In stabiler geotropischer Ruhelage ist das Wachstum am größten, bei Verschiebung der Lage nimmt es allmählich ab und beträgt in labiler geotropischer Ruhelage etwa nur  $\frac{1}{10}$  des normalen Wachstums. Durch diese Ergebnisse wurde ich angeregt, auch von anderen Pflanzen die Wachstumsgröße und Wachstumsgeschwindigkeit bei verschiedener Lage festzustellen. Bei Landsprossen von *Myriophyllum brasiliense* fand ich den stärksten Ausschlag. 5 cm lange Sproßspitzen wurden zur Hälfte normal, zur Hälfte invers in ein wassergefülltes Reagenzröhrchen in der Weise gesteckt, daß alle Spitzen in der Mitte des Röhrchens in gleicher Höhe waren. Nach 7 Tagen betrug die Sproßlänge der 10 normal gelagerten Pflanzen 103 cm, die der 10 inversen 72 cm. An Wassersprossen von anderen *Myriophyllum*arten war dasselbe zu beobachten, jedoch waren die Unterschiede weit geringer. Auch an dem ersten pfriemlichen Blatt von *A. distachyus* und an den Hauptwurzeln von *Lupinus*, die ich in dünnen Röhrchen in feuchter Luft kultivierte, ergaben Messungen dasselbe Resultat. So liegt anscheinend eine allgemein verbreitete Erscheinung vor. Umkehrung der Normallage ruft in der durch polare Struktur ausgezeichneten Zelle Wachstumsstörungen hervor. Jede Zelle ist bei inverser Orientierung zur Gravitation in der Entwicklung gehemmt. In dem letzten Werk Vöchtings finden sich Analoga zu diesem an Wasserpflanzen gewonnenen, sicherlich allgemein gültigen Satz. Stets ist nach Vöchting das Längenwachstum der Holzzellen in der verkehrten Achse geringer als in der aufrechten.

Der Einfluß der Schwerkraft, sagt Vöchting zusammenfassend, hat zur Folge, daß das Längenwachstum der Holzzellen in den verkehrten Achsen durchschnittlich um etwa 10% geringer ist als in der aufrechten. In der wagerecht gestellten Achse ist der Unterschied etwas weniger groß, er beträgt ungefähr 6%.

## f) Die Entfaltungsbewegung der Infloreszenzen.

### 1. Beschreibung und Versuche in Luft.

Die eigentümliche Entfaltungsbewegung der Infloreszenz, die ich bei *A. natans*, *Dinteri* und *ulvaceus* beobachtete, ist sicher bei allen Arten mit radiären Blütenstandsachsen vorhanden. Die dorsiventralen Infloreszenzen zeigen ein anderes Verhalten; sie sollen am Schluß kurz besprochen werden. Die Bewegung ist bis jetzt noch nicht beschrieben und auch auf den meisten Abbildungen nicht berücksichtigt worden. Erwähnt wird von den Infloreszenzen nur, daß sie während der Blütezeit aus dem Wasser herausragen — eine Erscheinung, die Krause wegen des Mangels an mechanischen Elementen und der kurzen Dauer auf vorübergehende erhöhte Turgescenz des Stieles zurückführt. Einmal ist die Beobachtung nicht ganz richtig, dann aber stehen der Deutung auch andere Bedenken entgegen. Die Querschnittsfläche des Infloreszenzstieles an der Basis des Blütenstandes ist etwa zehnmal so groß wie die des Blattes. Das Gewicht der jungen Infloreszenz von *A. Dinteri* beträgt 1,2 g, das eines Blattes 1,4 g; das Gewicht des apicalen Infloreszenzstieles (10 cm) 0,8 g, des Blattstieles (10 cm) 0,24 g. Diese Zahlen sprechen dafür, daß der Infloreszenzstiel auch ohne Turgurerhöhung imstande ist, die junge Infloreszenz zu tragen; ebenso wie auch der obere Teil des Blattstieles die Hälfte des Blattes zu tragen vermag. Der Blattstiel hält auch, wenn die zu tragende Last von anderer Form ist, eine stärkere Belastung aus. Einen Unterschied im Turgurdruck zwischen Blattstiel und Infloreszenzstiel zu statuieren, um das verschiedene Verhalten zu erklären, ist unnötig. Ich konnte auch nirgends eine Erhöhung des Turgurdruckes finden. Wesentlich ist nun, daß die Infloreszenz nur kurze Zeit, während noch die Spatha geschlossen ist, durch den Stiel fast senkrecht in die Höhe gehoben wird. In ihrer ganzen Länge können sich die Infloreszenzstiele ebensowenig wie die Blattstiele außerhalb des Wassers aufrecht erhalten. Nichtbestehen dieses von Krause konstruierten Gegensatzes läßt sich leicht experimentell nachweisen. Indessen liegt im Bau ein wesentlicher Unterschied vor. Der Infloreszenzstiel besitzt an seiner Basis eine verschwindend kleine Querschnittsfläche (ca. 2 qmm), an seiner Spitze

infolge Vergrößerung der Lufträume eine unverhältnismäßig große (ca. 50 qmm). Der Blattstiel dagegen zeigt umgekehrt an seiner Basis den größeren Querschnitt. Dieser Unterschied tritt auch bei einem einfachen Versuch zutage, wenn man nämlich am Blatt bzw. an der Infloreszenz zieht. Der Infloreszenzstiel reißt stets an der Basis ab, der Blattstiel stets in der Nähe der Spreite. Die keulenförmige, im oberen Teil überaus lufthaltige Infloreszenzachse erhält durch den Auftrieb eine senkrechte Stellung im Wasser. Wächst nun der Stiel heran, so wird der junge Blütenstand von der vom Wasser getragenen Achse über die Oberfläche gehoben. Der Stiel verlängert sich weiter und neigt sich nun, da er die auch immer mehr an Gewicht zunehmende Last nicht mehr zu tragen vermag, der Oberfläche zu. Jetzt erfolgt eine Aufwärtskrümmung des negativ geotropischen Stieles in der Nähe der Infloreszenzbasis. Die Infloreszenz, die jetzt ihre Entfaltung beginnt, ist zu einer schwimmenden geworden. Diese Art der Entwicklung findet sich auch an den anderen schwimtblattbildenden Formen. Bei *A. ulvaceus* vermag der senkrecht stehende Stiel die junge Infloreszenz nicht zu tragen. Die Spatha legt sich auf die Wasseroberfläche. Der Stiel verlängert sich, so daß schließlich ein Teil des Stieles ebenfalls auf der Oberfläche schwimmt. Die wachsende Infloreszenz reißt dann die Spatha meistens auf der Oberseite auf und schwimmt auf ihr noch eine Zeitlang, während sich der Stiel in seinem oberen Teil — meist in unmittelbarer Nähe der Infloreszenz — aufwärts krümmt. Es ist wahrscheinlich, daß sich alle submersen Arten wie *A. ulvaceus* verhalten. Diese beiden Entwicklungstypen sind deutlich unterschieden durch das Verhalten des Stieles vor der Entfaltung. Charakteristisch für alle Infloreszenzen ist die Kniebildung des Stieles nahe der Infloreszenz, die keulenförmige Form des Stieles mit weiten Interzellulargängen im oberen Teil. Die Blütenstände sind als schwimmende zu bezeichnen. Nach dieser Richtigstellung will ich zur Beschreibung der Entfaltungsbewegung übergehen. Als Beispiel diene *A. Dinteri*. Nach der Abwärtsneigung und der Aufrichtung des apicalen Blütenstandsstieles beginnen sich die Infloreszenzachsen etwa in der Mitte nach der Rückenseite abzubiegen. Die Spatha löst sich an der Basis ab. Die Krümmung schreitet fort, bis der aufwärtsgerichtete und der abwärtsgerichtete Teil parallel laufen. Jetzt beginnen sich beide Achsen nach auswärts zu bewegen; das auf die beiden inneren Flanken übergehende Wachstumsmaximum führt die Trennung herbei. Die Spatha bleibt noch längere Zeit an der Spitze einer Ähre hängen. Jede Ähre führt nun für sich eine Circumnutation aus. In Spirallinien, die in



entgegengesetzter Richtung verlaufen, steigt die abwärts gekrümmte, überhängende Spitze empor, bis sie nach Entfaltung aller Blüten senkrecht in die Höhe ragt. Wenn sich der lange dünne Blütenstand im Laufe der Entwicklung immer mehr streckt, schließlich das Gleichgewicht verliert und umkippt, erfolgt an einer noch streckungsfähigen Zone der unteren Achse eine erneute Aufkrümmung. Das Gewicht der Infloreszenz nimmt ständig zu; Schritt für Schritt sinkt sie unter. In der Nähe der Wasseroberfläche reifen die Samen. Trotz der lebhaften Färbung und des weithin wahrnehmbaren Geruches scheint meistens Selbstbestäubung einzutreten. Daß die Befruchtung, wie Wettstein behauptet, durch Vermittlung des Wassers stattfindet, kommt nicht in Frage. Post-florale Krümmungen, wie sie z. B. bei *Vallisneria* und *Ottelia* vorkommen, treten bei den *Aponogetonaceen* nicht auf. Die *Hydrocarpie* ist hier durch einen rein mechanischen Vorgang bedingt. Die Postulierung einer aktiven Krümmung, die Krause mit der Äußerung — die *Aponogetonaceen* tauchen ihren Blütenstand sehr bald wieder unter — aufstellt, steht mit den Tatsachen im Widerspruch.

Analysieren wir nun die Entfaltungsbewegung. Die erste Krümmung, die bei *A. Dinteri* etwa in der Mitte erfolgt, bei *A. ulvaceus* im unteren Drittel, ist durch gesteigertes Wachstum auf der Bauchseite der Infloreszenz bedingt. Später geht das Maximum des Wachstums auf beiden Ähren auf die einander zugekehrte Seite über und bewegt sich dann in Schraubenlinie zur Spitze hin. Eine benachbarte, unterhalb liegende Zone hat inzwischen die Konvexkrümmung ausgeführt. An einer älteren Infloreszenz kann man so von oben nach unten fünf folgendermaßen charakterisierte Zonen unterscheiden:

1. Zone. Gleichmäßiges Wachstum,
2. „ Spiralg fortschreitendes Wachstumsmaximum,
3. „ Maximum auf der Bauchseite,
4. „ „ „ „ Rückenseite,
5. „ Gleichmäßiges Wachstum.

Die der Spitze genäherten Teile durchlaufen alle fünf Zonen, während die der Basis genäherten stets gleichmäßig wachsen. Alle denkbaren Übergänge zwischen diesen beiden Extremen sind vorhanden. Die Bewegung der Spitze ist in gewisser Hinsicht analog der Windbewegung. Bei den *Yucca*-Infloreszenzen kommen ähnliche, aber viel unregelmäßigere Bewegungen vor. Auch sonst sind ja aus dem Pflanzenreich eine Reihe von ähnlichen Krümmungen bekannt, die meistens als autonome Bewegungen aufgefaßt werden. Da der obere Teil der Infloreszenzachsen nicht weich und spannungslos ist, kommt eine Last-

krümmung nicht in Frage. Viele in der Entfaltung begriffene Enden von vegetativen wie von blütentragenden Achsen zeigen eine auf periodischen Änderungen der Gewebespannung beruhende Krümmung. Da die Infloreszenzen der Aponogetonarten in plasmolysierenden Salzlösungen völlig unverändert bleiben, wird die Annahme einer Turgorbewegung hinfällig. Es liegt also eine Wachstumskrümmung vor. Sind die Circumnutation der Spitze und die Abwärtskrümmung der Achse induzierte oder autonome Bewegungen? Nach Darwin ist ja jeder wachsende Teil — Sproß oder Wurzel — beständig in Circumnutation. Diese allgemein verbreitete, wenn auch häufig nur in geringem Maße ausgebildete Wachstumserscheinung ist nach ihm eine spontane Bewegung. Man ist geneigt, auch die Konvexkrümmung dieser radiären Achsen als autonom zu betrachten. Aber z. B. das Nicken des Sproßgipfels von *Ampelopsis* und der Blütenknospe von *Papaver* beruhen nach Scholz auf Geotropismus. So schien es immerhin wert, einmal die Möglichkeit einer Induktion durch die Schwerkraft oder durch das Licht ins Auge zu fassen.

Durch Versuche im Dunkeln wurde zunächst festgestellt, daß das Licht ohne Einfluß auf die Bewegung ist. Auch einseitige Beleuchtung vermag die Bewegung nicht abzuändern. Es war nur eine Beschleunigung der Circumnutation der Lichtquelle zu, eine Retardation vom Licht weg zu bemerken. Nun wurden eine große Reihe von Versuchen angestellt, welche die Beziehungen zur Schwerkraft ermitteln sollten. Die Infloreszenzen wurden in den verschiedensten Lagen befestigt und die eintretenden Bewegungen aufgezeichnet. Die Versuche wurden teils an den Pflanzen ausgeführt, teils an abgeschnittenen Infloreszenzen, die in ein mit einem Gummistopfen abgeschlossenes Reagenzröhrchen oder auch in ein mit *Sphagnum*sprossen gefülltes Gefäß gesteckt waren. Unterschiede in der Reaktionsweise traten nicht auf; die Bewegungen der von der Pflanze getrennten Infloreszenzen gingen langsamer vor sich. Manchmal war das Wachstum dieser Blütenstände gehemmt; sie starben dann bald, nachdem sie sich langsam geradegestreckt hatten, ab. Ich will von den zahlreichen Versuchen nur einige mir besonders charakteristisch erscheinende beschreiben. Bei den geschilderten Versuchen diente *A. Dinteri* als Objekt.

Versuch 1: Eine junge allseitig von der *Spatha* umgebene Infloreszenz, die bereits eine leichte Krümmung nach der Rückenseite erkennen ließ, wurde horizontal gelegt, wobei die Rückenseite nach oben orientiert war. Die leichte Einkrümmung ging nach kurzer Zeit zurück. Die Spitze bog sich nach unten. Erst später richtete sich die Basis auf. Durch die Schwerkraft wurde der Blütenstand veranlaßt, die Spitze

nach abwärts, die Basis nach aufwärts zu biegen. Läge eine autonome Bewegung vor, hätte die begonnene Einkrümmung nach der Rückenseite fortschreiten müssen.

Versuch 2: Eine in demselben Stadium befindliche Infloreszenz wurde invers befestigt. Die Infloreszenzachsen streckten sich nach kurzer Zeit wieder gerade. Im gleichen Maße, wie sich die Basis dann aufwärts krümmte, neigte sich die Spitze nach unten. Die Basis ist negativ, die Spitze positiv geotropisch. Eine mittlere transversal geotropische Zone existiert nicht, wie aus der Streckung der Achse in der ersten Phase zu schließen ist.

Versuch 3: Eine junge Infloreszenz mit rechtwinkliger Abkrümmung der Spitze wurde in der Weise horizontal befestigt, daß die Achsen übereinander lagen. Die nach oben gekehrte Achse begann sich an der Basis aufzurichten. Die unter Geotorsionen vor sich gehende Abwärtskrümmung der Spitze blieb zeitlich zurück. Umgekehrt war es bei der unteren Achse. Erst nach vollendeter Abwärtskrümmung der Spitze setzte die Aufrichtung der Basis ein. Daß ein verschiedenes Verhalten der beiden Achsen zu verzeichnen ist, liegt an der Bewegungsfreiheit der betreffenden Teile. Bei der unteren Achse ist die sich nach abwärts krümmende Spitze, bei der oberen Achse die nach aufwärts sich krümmende Basis unter optimaler Bedingung. Liegen die Achsenspitzen in der Horizontale nebeneinander, die Achsenbasen in der Vertikalebene invers orientiert, erfolgt als erste Bewegung die Abwärtskrümmung beider Spitzen.

Versuch 4: Eine ältere Infloreszenz wurde invers orientiert. Nach 2 Stunden war die Abwärtskrümmung der Spitze vollendet. Die in der Mitte der Achse erfolgende Aufwärtskrümmung war erst nach 4 Stunden beendet. Der untere Teil war infolge vollendeter Streckung nicht mehr reaktionsfähig. Daß die Aufwärtskrümmung des negativ geotropischen Basalteiles längere Zeit beansprucht, ist auf die geminderte Streckungsfähigkeit zurückzuführen. Die junge noch wenig gestreckte Spitze vermag schneller zu reagieren. Die Spitze besitzt nicht etwa höhere Empfindlichkeit. Die Präsentationszeit ist dieselbe, nur die Reaktionszeit aus den angegebenen Gründen verschieden.

In allen Stadien der Entfaltung ist der richtende Einfluß der Schwerkraft zu erkennen. Die erste Einkrümmung erfolgt stets nach der richtenden Kraft hin. Hat die erste Krümmung begonnen, so kann man durch Drehung der Achse um  $180^\circ$  das Rückgängigmachen und Einbiegen der antagonistischen Seite herbeiführen. Daß gewöhnlich die Bauchseite zur Konvexseite wird, ist darauf zurückzuführen, daß

die Infloreszenz fast immer mit der Rückenseite dem Wasserspiegel genähert ist. Im Experiment lassen sich die Seiten vertauschen. Jede Kante kann zur konvexen werden. Der positiv geotropisch reagierende apicale und der negativ geotropisch reagierende basale Teil sind während der Entwicklung deutlich zu unterscheiden. Eine transversal geotropische Mittelzone ist nicht anzunehmen. Der streckungsfähigere obere Teil reagiert stets schneller. Die Stimmung ist durch innere Struktur bestimmt. Der Ort der ersten Krümmung hängt von inneren Ursachen ab; er läßt sich nicht durch äußere Faktoren ändern. Allmählig tritt ein Stimmungswechsel ein. Diese Umschaltung erfolgt autogen im Laufe der Entwicklung. Daß nicht etwa nur ein bestimmter Teil oder nur die Spitze selbst positiv geotropisch reagiert, wurde durch Abschneiden der Spitze festgestellt. Perzeptionszone und Reaktionszone entsprechen einander.

Könnte auch über die Reizursache kein Zweifel mehr bestehen, so wurden doch noch Klinostatenversuche ausgeführt. Reagenzröhrchen mit Infloreszenzen kreisten an der horizontalen Klinostatenachse. Die Versuche wurden teils im Gewächshaus, teils im Dunkelzimmer vorgenommen. Die jungen geschlossenen Blütenstände entfalten sich, wachsen, ohne eine kreisende Bewegung der Spitze, ohne jede Krümmungsbewegung zu zeigen, in gerader Richtung, bis alle Blüten sich entwickelt haben. Daß die Achsen nicht parallel bleiben, sondern unter einem Winkel von etwa  $90^\circ$  divergieren, ist auf gleichmäßiges Wachstum der basalen, an der Gabelungsstelle befindlichen Teile zurückzuführen. Infloreszenzen, die bereits die Konvexkrümmung ausgeführt haben, strecken sich auf dem Klinostaten gerade und stellen die circumnutierende Bewegung ein. Die älteren Infloreszenzen machen die Konvexkrümmung ebenfalls rückgängig und zeigen keine Spitzenrotation mehr. Aus allen Versuchen geht mit Evidenz hervor, daß die gesamte Bewegung eine von der Schwerkraft induzierte ist. Daß die Streckung der abgekrümmten Teile erfolgt, ist darauf zurückzuführen, daß die vorherige Krümmung nur auf der zeitlichen Bevorzugung einer Kante beruht. Alle Teile sind gleich streckungsfähig. Die Schwerkraft veranlaßt nur die Beschleunigung dieser Wachstumsvorgänge an bestimmten, besonders disponierten Stellen. Die durch die Gravitation hervorgerufene ungleiche Streckung wird nach Eliminierung dieser Kraft wieder ausgeglichen. Daß die rotierende Bewegung der überhängenden Spitze, die auf einem in Schraubenlinie nach oben fortschreitenden relativen Wachstumsmaximum beruht, nur in Gegenwart der Schwerkraft auftritt, zeigen übereinstimmend alle Klinostatenversuche. Da die Gravi-

tation nacheinander in Spirallinie angeordnete Punkte richtend beeinflusst und zu beschleunigtem Wachstum anregt, könnte man von Spiralgeotropismus sprechen. Den von Noll für die Windbewegung angenommenen Horizontalgeotropismus, der im Zusammenwirken mit negativem Geotropismus die rotierende Nutation bewirkt, kann man meines Erachtens für diese etwas anders geartete Bewegung, bei der eine Rotation des oberen Teiles um den unteren nicht eintritt, nur unter bestimmten Voraussetzungen zur Erklärung heranziehen. Da sich jedoch für die Annahme eines Horizontalgeotropismus kein sicheres Beweisstück finden läßt, fasse ich lieber die Bewegung als einheitliche auf. Daß durch den Namen Spiralgeotropismus zunächst nicht viel gewonnen ist, weiß ich. Es soll aber vorerst einmal ausgedrückt werden, daß ein Causalnexus zwischen Schwerkraft und Spiralbewegung besteht. Der Annahme einer autonomen Bewegung widersprechen die vorläufigen Beobachtungstatsachen. Ob die Annahme eines Spiralgeotropismus (pos., neg., transv. Sp.) gerechtfertigt erscheint oder ob der Schwerkraft bei der fraglichen Bewegung nur die Bedeutung einer allgemeinen äußeren Bedingung zukommt und das Ausschalten der Schwerkraft Störungen der inneren Wachstumsvorgänge bewirkt, kann erst nach Sammlung eines umfangreichen Tatsachenmaterials endgültig entschieden werden.

## 2. Versuche unter Wasser.

Als Vorversuch wurde ein älterer Blütenstand auf der Wasseroberfläche liegend so befestigt, daß die Spitze der einen Achse in das Wasser tauchte, während die andere schwamm. Die schwimmende Achse hatte sich am nächsten Tage an der Basis aufgebogen. Die zweite, die infolge der vorhandenen Widerstände sich nicht aufrichten konnte, bog ihre Spitze nach oben. Am dritten Versuchstage hatte sie den apicalen Teil über die Oberfläche erhoben. Es wurden nun Versuche mit Infloreszenzen verschiedenen Alters unter Wasser angestellt. Die junge Infloreszenz führte nie eine Krümmung aus; sie wuchs senkrecht nach oben, beide Achsen parallel gestellt. Daß nicht der vom Wasser geleistete Widerstand Ursache des Ausfalls der Krümmung ist, ergibt sich aus den folgenden Experimenten. Infloreszenzen mit begonnener Entfaltungsbewegung machten bald die Krümmung rückgängig und stellten ihre Achsen in die Lotlinie. Bei Horizontallegung und bei inverser Stellung erfolgte bald die negativ geotropische Aufwärtskrümmung der untersten streckungsfähigen Partie und die Geradstreckung der abgekrümmten Spitze. Alle Teile der Infloreszenz reagieren negativ geotropisch. Das Wachstum ist gehemmt. Die

Reaktionszeit ist verlängert. Um über die Ursache dieser Erscheinung Klarheit zu erhalten, wurden Versuche im feuchten und im luftverdünnten Raum vorgenommen; denn die Deutung dieses Vorganges als zweckmäßige Reaktion der Pflanze, die bestrebt ist, ihre Blüten, für die unter Wasser keine Möglichkeit der Befruchtung besteht, aus dem feuchten Medium zu bringen, ist ja wenig befriedigend.

### 3. Versuche im feuchten Raum.

Im feuchten Raum ist das Wachstum dasselbe wie unter Wasser. Auch hier reagiert die Infloreszenz in allen Teilen stets negativ geotropisch. Das Wachstum ist beschleunigt. Die Reaktionszeit verkürzt. Streckung des apicalen Teiles, Aufkrümmung des untersten noch streckungsfähigen Teiles tritt in allen Lagen ein. Ich will auf die Beschreibung der Einzelversuche verzichten. Jegliche positiv geotropische Reaktion der Spitze unterbleibt. Wird die Infloreszenz horizontal befestigt, krümmt sich bald die Spitze aufwärts. Reagiert dann der untere Teil und stellt er sich in die Richtung der Schwerkraft, so erfolgt der allmähliche Ausgleich der ursprünglichen Krümmung. Invers gelegte Infloreszenzen, deren Spitze also schon nach oben orientiert ist, zeigen nur eine Aufrichtung des basalen Teiles, mit der dann selbstverständlich die Streckung der Spitze Hand in Hand geht. Der einzige mir bekannte ähnliche Fall ist von Hermann beschrieben worden. Hermann beobachtete die durch charakteristische Variationsbewegungen ausgezeichneten Blätter von Marantaceen im dampfgesättigten Raum. Ungekrümmte Blätter führen keine Bewegung aus, gekrümmte strecken sich gerade. Hermann führt dieses Verhalten auf Transpirationshemmung zurück. Es ist natürlich nicht ohne weiteres zulässig, die beiden so verschiedenen Bewegungen miteinander zu vergleichen; aber es ist möglich, daß die Hemmung der Transpiration auch bei den Aponogetonaceen, die bekanntlich auf der Infloreszenzachse auch Spaltöffnungen besitzen, von Einfluß ist. Durch Versuche im luftverdünnten Raum jedoch ergab sich, daß diese Ursache von untergeordneter Bedeutung ist.

### 4. Versuche im luftverdünnten Raum.

Die Infloreszenzen wurden in den Rezipienten einer Wasserstrahl-luftpumpe gestellt. Zuerst erfolgte eine normale Reaktion. Aber schon nach einer halben Stunde traten dieselben Erscheinungen wie im feuchten Raum hervor. Die ganze Achse reagiert negativ geotropisch. In allen Lagen verhielten sich die Blütenstände wie in den beiden vorhergehenden Versuchsreihen. Nach mehreren Stunden, manchmal

erst nach Verlauf eines halben Tages, war die Infloreszenz vollkommen gerade gestreckt. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist herabgemindert. Die Reaktionszeit verlängert. Hier wie im dampfgesättigten Raum und unter Wasser kehrt die positiv geotropische Reaktionsfähigkeit wie das Spiralwachstum der Spitze nach Versetzung in die normale Umgebung zurück. Wortmann fand, daß im sauerstoffarmen Raum die geotropische Reizbarkeit erlischt. Correns bestätigte die Abhängigkeit der Reizerscheinungen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Czapek hingegen beobachtete an Keimwurzeln von *Lupinus albus* geotropische Reaktion in sauerstofffreier Luft. Paál stellte fest, daß Luftverdünnung die Reaktionszeit verlängert.

Da nun der Aufenthalt unter Wasser, im dampfgesättigten und im luftverdünnten Raum den Mangel an Sauerstoff gemein haben, muß das unter diesen drei Bedingungen gleiche Verhalten auf die Einwirkung dieses lebenswichtigen Elementes zurückgeführt werden. Die Wachstumsbeschleunigung in feuchter Luft, die Herabminderung unter Wasser und im luftverdünnten Raum und die damit im Zusammenhang stehende Reaktionszeit ist unwesentlich für die Reaktionsweise. Es erlischt nicht allgemein die Reaktionsfähigkeit, sondern nur die Fähigkeit, positiv und spiral geotropisch zu reagieren. Die Reizperzeption bleibt erhalten. Die Reaktion ist infolge Änderung der Reizdisposition ein andere. Da wir über die Reizstruktur im Innern der Pflanze nur ganz unklare Vorstellungen besitzen, läßt sich natürlich eine Erklärung über die Art der Veränderung, die den Stimmungswechsel veranlaßt, nicht geben. Man kann auch die Auffassung haben, daß bei Störung der sekundären Reizstruktur die Primärreaktion (bei Sprossen die negativ geotropische) zum Vorschein kommt.

#### 5. Zusammenfassung.

So hat sich ergeben, daß die Entfaltungsbewegung der radiären Aponogetoninfloreszenzen eine durch die Gravitation induzierte Wachstumsbewegung ist. Die Rückkehr in die normale Lage wird in manchen Fällen durch Geotorsionen erleichtert. Die Perzeptionszone fällt mit der Reaktionszone zusammen. Nach der Art der Reaktion lassen sich negativ, spiral und positiv geotropische Zonen unterscheiden. Der umschaltende Einfluß des sauerstoffarmen Raumes auf die positiv und spiral geotropische Zone wurde experimentell nachgewiesen. Es ist anzunehmen, daß der Sauerstoffmangel innere Störungen hervorruft, welche die feinen Reizstrukturen schädigt. Da auch bei schlecht wachsenden, später absterbenden Infloreszenzen eine Streckung des abgekrümmten Endes erfolgt, ist klar, daß durch innere krankhafte Erscheinungen,

stoffliche Veränderungen dasselbe Resultat erreicht werden kann. Über die Disposition, die Reizstruktur, den autogenen Stimmungswechsel lassen sich keine klaren Vorstellungen gewinnen. Daß morphologische Differenzen für die verschiedenartigen Bewegungen in Betracht kommen, ist zunächst unwahrscheinlich. Die Spiralbewegung ließe sich auch so erklären, daß man annimmt, der in wachsenden Teilen bestehende Nahrungsstrom, vielleicht besser Baustoffstrom, sendet vom Zentrum aus im Kreise herum, langsam aufwärts steigend, seine Arme in die Zellen und regt sie zum Wachstum an. Durch Entfernung aus der geotropischen Ruhelage wird dieser Vorgang gestört. Daß in der folgenden Zone die zum Wachstum nötigen Stoffe einseitig eingelagert werden und eine Konvexkrümmung resultiert, muß auf innere Differenzen zurückgeführt werden. Die positiv geotropische Zone veranlaßt diese die Krümmung herbeiführenden Wachstumsvorgänge. Asymmetrie im Bau ist nicht zu erkennen. Physikalische und chemische Erwägungen über die Reizstruktur und Reizdisposition anzustellen, ist aussichtslos. Der erblich fixierte Rhythmus der Entfaltungsbewegung ist in den Strukturverhältnissen der kleinsten Teile niedergelegt. Die Architektur dieser Teile zu erforschen, bietet zur Zeit unüberwindliche Schwierigkeiten.

Hand in Hand mit den Umstimmungen gehen die Vorgänge der Blütenentwicklung. Daß diese Entwicklungsvorgänge in Causalnexus mit der geotropischen Reaktionsweise stehen, ist nicht anzunehmen; es ist vielmehr nach den gemachten Beobachtungen wahrscheinlich, daß beide Vorgänge nebeneinander herlaufen und sich nur wenig gegenseitig beeinflussen. Die Umstimmung in negativen Geotropismus tritt auch ohne Befruchtung ein. Die folgende Tabelle zeigt noch einmal die an der Infloreszenzachse zu unterscheidenden Zonen.

Zone	Art des Wachstums	Relatives Maximum	Reaktionsweise	Verhältnis der Maxima	Entwicklungsvorgänge der Blüte
1	—	—	Positiv geotropisch	—	Blüte zusammengefaltet
2	Spiralwachstum	In Spirallinie aufwärts steigend	Spiral	1	Entfaltung der Perigonblätter
3	Konvexwachstum	Auf der der Kraftquelle abgekehrten Seite	Positiv	5	Entfaltung der Staubblätter
4	Konkavwachstum	Auf der der Kraftquelle zugekehrten Seite	Negativ	5	Befruchtung
5	Normalwachstum	—	„	10	Reifen der Früchte
6	Wachstum beendet	—	„	—	Ausreifen der Früchte



**6. Teleologische Deutung und das Verhalten der dorsiventralen Infloreszenzen.**

Eine teleologische Deutung der Entfaltungsbewegung läßt sich ja geben, ist aber, wie alle diese Deutungen, nicht besonders wertvoll. Die dünne lange Achse würde sehr bald auf die Wasserfläche fallen und es würde deshalb eine große Anzahl der Blüten unbefruchtet bleiben, wenn nicht durch die Abkrümmung und die rotierende Bewegung Erleichterungen zur Erhaltung des Gleichgewichtes geschaffen wären. Da jedoch die Infloreszenzachse die Fähigkeit besitzt, sich stets wieder aufzukrümmen, wäre auch ohne diesen komplizierten Apparat die Befruchtung der Mehrzahl der Blüten gewährleistet. — Ich will hier noch im Anschluß an einige Versuche mit der einachsigen Infloreszenz von *A. natans* wenige Bemerkungen machen. Die überhängende Spitze beschreibt in etwa 4 Stunden linksläufig eine Ellipse. Die Spitze kreist aber nicht etwa wie der Gipfel von *Ampelopsis* um die mittlere aufwärts gerichtete Achse. Die kreisende Bewegung ist von dem negativ geotropisch reagierenden Teil unabhängig. Die mehrährigen Blütenstände konnte ich nicht untersuchen. Ich nehme an, daß Infloreszenzen mit gerader Ährenzahl paarweise in entgegengesetzter Richtung circumnutieren, Infloreszenzen mit ungerader Ährenzahl in gleicher Richtung ihre Spitzen bewegen. — Die dorsiventralen Infloreszenzachsen von *A. distachyus* sind plagiotrop; sie bilden mit der Horizontalen einen Winkel von etwa  $45^{\circ}$ . Später, nach der Befruchtung der untersten Blüten, erfolgt an der Basis eine zenitwärts gerichtete Krümmung. Die Ähren laufen nun parallel. Jedoch biegt sich der obere Teil mit den unentwickelten Blüten wieder nach außen, so daß also ein unterer orthotroper und ein oberer plagiotroper Teil vorhanden ist. Nach der Befruchtung aller Blüten ist ein Parallellaufen der Achsen in ihrer ganzen Länge zu beobachten. Daß eine Circumnutation der Spitze nicht vorkommt, ist verständlich. Unter Wasser, in feuchter Luft, im luftverdünnten Raum reagieren alle Teile der Achse negativ geotropisch. Auf dem Klinostaten wachsen sie in gerader Richtung unter einer Divergenz von etwa  $90^{\circ}$ . Es ist experimentell erwiesen, daß diese Bewegungen aitiogener Natur sind. Die zuerst plagiogeotropische Achse wird später negativ geotropisch. Im Laufe der Entwicklung findet mithin eine Umstimmung statt. Die Gravitation veranlaßt Teile mit jungen Blüten, sich in einen bestimmten Winkel zur Vertikalen einzustellen, Teile mit älteren Blüten, sich in die Richtung des Erdradius zu stellen. Interessant ist, daß der Plagiogeotropismus durch negativen Geotropismus bei Sauerstoffmangel ersetzt wird. Es scheint, daß die normale Georeaktion aller Sprosse und Sproßderivate negativ ist. Andere Reaktionen kommen durch nachträgliche

komplizierte Veränderungen zustande. Durch störende Einflüsse wird diese besondere Struktur zerstört; das Organ gibt die ursprüngliche — negativ geotropische — Reaktion. Auch diese Bewegung läßt sich, wenn man will, in gewisser Hinsicht als zweckmäßige auffassen. Einerseits Sichtbarmachung des Schauapparates, andererseits Schutz vor Umkippen der langen Achse und die Möglichkeit des Heranreifens der älteren Teile bei gleichzeitig günstigster Lage der jüngeren Blüten sind durch die Art der Entfaltung erreicht. Die anderen dorsiventralen Blütenstände der Aponogetonaceen besitzen sicherlich dieselben geotropischen Eigenschaften.

So ist bei allen Aponogetonarten die Gravitation als wesentliche Ursache für die Entfaltungsbewegung der Inflorenz festgestellt; die Analyse des inneren Bedingungskomplexes stößt auf zu große Schwierigkeiten. Jedoch kann nur die Forschung nach den *causae efficientes*, nicht teleologische Auslegung weitere Klarheit schaffen.

#### IV. Die Stellung der Aponogetonaceen im System.

Während Linné die Gattung Aponogeton zu Saururus stellte, Jussieu *Quivirandra* zu den Juncaginaceen rechnete, Brongniart, Bentham und Hooker sie den Najadaceen zuwiesen, erhob sie Planchon zu einer eigenen Familie. Engler stellt die Aponogetonaceen infolge der Analogien mit den Juncaginaceen, Potamogetonaceen und Alismataceen in die Nähe dieser Familien. Da die von Engler angenommene sympodiale Sproßfolge, durch welche sich die Familien von den Alismataceen unterschied, sich als irrig erwies, sind die Beziehungen zwischen diesen beiden Familien enger geworden. Jedoch ist eine Ableitung der Aponogetonaceen von den Alismataceen, wie Lotsy vorschlägt, unwahrscheinlich und selbständiger Ursprung beider Familien anzunehmen. Das von Lotsy angeführte Argument der Vielzähligkeit der Staubblätter bei *A. distachyus* läßt sich phylogenetisch nicht verwerten, da kein ursprüngliches Familienmerkmal vorliegt, sondern eine spätere, durch Störungen veranlaßte Vermehrung der Organe. Die Familie ist, wie die meisten typischen Hydrophytenfamilien, artenarm. Vier Schwimmblattarten und 18 submerse Arten sind bekannt. Das Verhältnis der Schwimmblattarten zu den submersen Arten —  $P = 0,22$  — weist auf ein langes Wasserleben der Familie hin. Die Unterscheidung nur einer Gattung entspricht angesichts wesentlicher Differenzen praktischen Erwägungen, nicht phylogenetischen Gesichtspunkten.

## B. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die beiden unsicheren Arten *Elodea densa* und *crispa*.

### I. Einleitung.

Über *Elodea densa* und *crispa* liegen bis jetzt keine eingehenden Untersuchungen vor, die eine Entscheidung über die systematische Stellung dieser beiden Arten — ob sie mit Recht zur Gattung *Elodea* gerechnet werden können oder ob sie überhaupt als typische Hydrocharitaceen gelten dürfen — erlaubte. Die Heimat von *Elodea crispa* ist Südafrika; durch Henkel-Darmstadt ist sie in Deutschland eingeführt worden. Pflanzengeographisch ist deshalb ihre Zugehörigkeit zu der rein amerikanischen Gattung von vornherein etwas zweifelhaft. *Elodea densa* stammt aus Südamerika. Von Planchon wurde sie zur Gattung *Egeria* gestellt. Erst Caspary bezog sie mit in die Gattung *Elodea* ein. Solereder, der als letzter die Hydrocharitaceen systematisch-anatomisch untersuchte, konnte auf Grund der gefundenen Tatsachen eine Entscheidung über die Stellung dieser beiden unsicheren Arten nicht treffen. *Elodea densa* scheint ihm der medianen Stellung der Vorblätter und der großen Blüten wegen vom Gattungstypus ziemlich stark abzuweichen. *Elodea crispa* besitzt zwar die anatomischen Gattungsmerkmale, steht aber in der Struktur der Blattspitze Lagarosiphon sehr nahe. Es war nun die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, auf Grund weiterer anatomischer Untersuchungen und mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte neue Tatsachen aufzufinden. Daß von *Elodea densa* nur die männliche, von *Elodea crispa* nur die weibliche Pflanze bekannt ist, läßt es schon zu Beginn fraglich erscheinen, ob es möglich sein wird, mit diesem unvollständigen Material die Entscheidung der Alternative zu fällen: Sind beide Arten mit Recht der Gattung *Elodea* angegliedert oder stellen sie neue Gattungstypen dar?

### II. Anatomische Untersuchungen.

Nachdem Solereder, der die Familie der Hydrocharitaceen eingehend untersuchte, sagt, daß besondere charakteristische anatomische Familienmerkmale nicht existieren, ist es nicht notwendig, allzugroßes Gewicht auf die anatomischen Verhältnisse zu legen. Die vielen submersen Pflanzen eigentümlichen Strukturen — Chlorophyllgehalt der Epidermis, Fehlen der Spaltöffnungen und der typischen Tracheen, Vorkommen von

Intravaginalschuppen — finden wir auch hier. Wie bei *Elodea canadensis* und *Hydrilla* besteht die Spreite nur aus zwei Zellagen. Nur an dem die Mitte des Blattes durchziehenden Leitbündel ist eine größere Anzahl von Schichten zu erkennen. Durch den Aufenthalt im Wasser ist diese weitgehende Reduktion herbeigeführt. Die ganze Spreite besteht fast nur aus Hautgewebe, das hier also auch die Funktionen der anderen Gewebearten übernommen hat. Daß die Zellen der Oberseite größer sind und somit der einstige bifaziale Bau noch angedeutet ist, sei nebenbei erwähnt. Einige kleine Interzellulargänge befinden sich in der Nähe des Leitbündels, das aus einem Strang von langgestreckten Zellen besteht und im fertigen Zustand keine Gefäße besitzt. Am Blattrand führen beide, wie fast alle *Hydrocharitaceen* Trichome. Diese zahnartigen, einzelligen Vorsprünge sind äußerst dünnwandig und leicht durchlässig für Farblösungen, so daß sie wahrscheinlich zur Wasserausscheidung dienen. Während bei *Elodea densa* wie bei *E. canadensis* die Blattspitze in ein Haar ausläuft, findet sich bei *E. crispa* daselbst ein von zwei Zähnen flankiertes, aus dünnwandigen kleinen Zellen aufgebautes Gewebe, das durch seinen Plasmareichtum, relativ große Zellkerne und einen spärlichen, zum Teil sogar mangelnden Chlorophyllgehalt ausgezeichnet ist. Daß hier eine wasserausscheidende Drüse vorliegt, läßt sich durch Farblösungen nachweisen. Pflanzen, die durch ihre Wurzeln Ferrocyankalium aufgenommen hatten, ließen bei Behandlung mit Ferrichlorid eine starke Blaufärbung ihrer Spitze erkennen. Solereder fand bei sechs *Lagarosiphon*-arten ähnliche Strukturverhältnisse von epithemartigem Spitzengewebe. Auch in dem stark ausgebildeten, den Nervenstrang begleitenden Parenchym gleicht *E. crispa* *Lagarosiphon*. *E. crispa* besitzt wie *E. canadensis* unterseitige Randfasern — prosenchymatische, dickwandige Zellen von engem Lumen; diese fehlen, wie bereits Solereder feststellte, *E. densa*. Dagegen besitzt *E. densa* auf beiden Blattseiten epidermale helle Sekretzellen, deren Inhalt sich mit Jodjodkalium gelb färbt, ein Merkmal, das nach Solereder sonst nur noch bei den Gattungen *Blyxa*, *Ottelia*, *Boottia*, *Limnobium* und bei *Hydrocharis morsus ranae* vorkommt. Diese Sekretzellen finden sich auch auf der Spatha der Infloreszenz. Ringförmige oder spiralförmige Gefäßverdickungen fehlen nach Solereder in den Blättern, kommen aber, wie Caspary erkannte, im Sproß vor. In der Gefäßausbildung verhält sich *E. densa* wie *E. canadensis*. Nur unvollständige Ringverdickungen finden sich im Sproß. Die trachealen Verdickungen fehlen in den Laubblättern, lassen sich jedoch in den Staubblättern und den Samenanlagen nachweisen. Bei *E. crispa* sind die Gefäßelemente besser entwickelt oder — richtiger gesagt — noch

nicht so stark reduziert; weit hinauf, fast bis in den Vegetationspunkt, ragen sie. In den jungen Blättern, die gerade die Bildung der Randzähne beginnen, ist fast bis zur Spitze ein deutlicher Leitstrang mit teils vollständigen, teils unvollständigen Ringverdickungen sichtbar. In etwas älteren Blättern erkennt man nur bis zur Mitte Gefäße. Später sind sie nur noch an der Blattbasis nachweisbar. Die Übereinstimmung von Ontogenie und Phylogenie ist offensichtlich. Bei den anderen Arten sind an den jungen Blättern an der Basis ganz wenige unvollständige Ringverdickungen zu sehen. Es sei noch angeführt, daß das Kelchblatt von *E. densa* an der Spitze mit papillösen Ausstülpungen versehen ist und auf seiner Unterseite Spaltöffnungen besitzt, das spaltöffnungslose Perigonblatt dagegen durch den Besitz von papillös vorgewölbten Epidermiszellen ausgezeichnet ist. Das im Gegensatz zum Laubblatt aus mehreren Schichten aufgebaute Perigonblatt von *E. crispa* führt auf beiden Seiten Stomata, auf der Unterseite jedoch bedeutend mehr. Häufig stehen zwei oder mehr der später anormal vergrößerten Spalten nebeneinander. Der Bau der unverzweigten Wurzeln weist keine Besonderheiten auf. Der Stamm ist bei beiden von einem Bündel langgestreckter, zartwandiger Zellen durchzogen, in deren Mitte sich ein durch Resorption einer Zellreihe entstehender Kanal befindet. Um das Bündel lagern Parenchymzellen, die von einigen Interzellulargängen durchbrochen sind. Am Knoten ist eine breite großzellige Parenchymplatte entwickelt, welche die Leitbündel für die Blätter abgibt. Die Intravaginalschuppen von *E. densa* gleichen in ihrer rundlichen Gestalt denen von *E. canadensis*. *E. crispa* besitzt eiförmige Intravaginalschuppen. Der Sproßaufbau beider Arten besitzt gewisse Übereinstimmungen. Der lange Vegetationskegel erzeugt in fast konstanten Abständen Infloreszenzen und Seitensprosse. Abgesehen von individuellen Schwankungen kehren die vegetativen und reproduktiven Achselsprosse in ziemlich konstanten Zwischenräumen wieder. Die folgende Zusammenstellung läßt einige dieser Zahlenverhältnisse erkennen.

	<i>E. canadensis</i>	<i>E. densa</i>	<i>E. crispa</i>
Blattwirtel	Meist 3 zählig	1—4 zählig, meist 1 zählig	2—5 zählig, meist 4 zählig
Seitensproß	In jedem 6.—7. Internodium	In jedem 8.—9. Internodium	} Zusammen in jedem 14. bis 16. Internodium
Sexualsproß	In jedem 15.—20. Internodium	In jedem 8.—11. Internodium	

Bei *E. canadensis* und *densa* steht in der Achsel eines der Vorblätter des Seitensprosses ein neuer Seitensproß. Bei *E. crispa* sind die beiden zur Spatha verwachsenen Vorblätter steril; das erste Laubblatt besitzt einen Achselsproß. Horn stellte bei *E. canadensis* fest, daß das Infloreszenzdeckblatt zum nächsten Blattquirl herabrückt. Solereder beschreibt Ähnliches von *E. densa*. Er fand beim Vergleich zwischen dem Infloreszenzquirl und dem darüberstehenden folgende Zahlenverhältnisse:

Oberer Blattquirl	3,	unterer Blattquirl	m.	Infl.	4 + 2
"	"	4,	"	"	4 + 1
"	"	4,	"	"	5 + 1
"	"	4,	"	"	6 + 2

Bei der Nachprüfung kam ich zu einem anderen Resultat. Ich gebe unten die bei einer großen Anzahl von Pflanzen festgestellten Gliederzahlen von drei aufeinander folgenden Quirlen wieder, bei denen stets der mittlere einen Achselsproß besitzt. Ein Punkt bedeutet Infloreszenz, zwei Punkte Achselsproß.

4,	4.,	4	3,	4 + 3,	4
4,	1.. + 3,	4	3,	3 + 4,	4
4,	1.. + 4,	4	3,	3 + 5,	5
4,	2.. + 4,	4	2,	5 + 4,	4
5,	3.. + 3,	3	4,	4.,	4
4,	4.. + 4,	4	4,	5 + 4,	4
		5,	5.. + 2,	5 + 4,	4
		5,	4.. + 5,	4 + 4,	4

Aus diesen Zahlen geht mit Sicherheit hervor, daß durch die Infloreszenz ein Auseinanderrücken zweier Wirtel verhindert wird. Die Streckung des Internodiums zwischen Infloreszenzquirl und dem nächstälteren unterbleibt. Ausnahmen finden sich nur selten. Ein Herabrücken eines oder manchmal zweier Blätter, wie es Solereder annimmt, kommt nach meinen Beobachtungen nicht vor. Ein *E. canadensis* analoges Verhalten kann ich nicht konstatieren. Der mit einem vegetativen Sproß versehene Blattquirl ist ebenfalls häufig vielzählig, d. h. aus zwei Quirlen, von denen der eine öfters weniger Glieder besitzt, zusammengesetzt. Bei *E. crispa* ist ebenfalls häufig ein Unterbleiben der Streckung zwischen dem mit Achselprodukt versehenen Quirl und dem nächstälteren anzunehmen, wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht:

2,	3.,	1	3,	4.,	1
1,	3.,	2	1,	2.,	1
3,	3.,	3	1,	3.,	3

Ich möchte jetzt noch auf die Stellung der Vorblätter eingehen. Bei *E. canadensis* stehen die Vorblätter des vegetativen und des reproduktiven Sprosses lateral. Das zweite Niederblatt trägt wieder

einen Achselsproß. Für *E. densa* stellte Rüter dieselben Verhältnisse fest. Ich fand bei den vegetativen Sprossen von *E. densa* Medianstellung der Vorblätter — eine Beobachtung, die mit den Angaben Solereds übereinstimmen. Die verwachsene Spatha dagegen ist aus lateralen Vorblättern zusammengesetzt. Sowohl an jungen Infloreszenzen ist diese Tatsache zu erkennen, wie auch aus den beiden seitlich verlaufenden Nerven der Spatha zu erschließen. Diese Differenz zwischen Seitensproß und Blütensproß ist bemerkenswert. Es wäre möglich, daß auch laterale Vorblätter an vegetativen Sprossen vorkommen und Rüter zufällig einen solchen seltenen Fall beobachtete. Bei *E. crispa* ist nach Rüter ebenfalls Lateralstellung der Vorblätter vorhanden. Ich konnte überall Medianstellung der zur Spatha verwachsenen Niederblätter beobachten. Die Verzweigung stimmt mit der bei den anderen Arten bestehenden nicht überein. Daß stets Blüte und Sproß in der Spatha nebeneinander stehen, hat Rüter übersehen und so eine nicht ganz klare Auffassung gewonnen. Jeder Seitensproß ist von einer Spatha eingeschlossen, die, wie sich an jüngeren und älteren Stadien nachweisen läßt, von zwei median stehenden Vorblättern gebildet wird. Erst in der Achsel des ersten Laubblattes findet sich ein Achselsproß. Dieser wieder von einer Spatha umhüllte Sproß erzeugt wieder in der Achsel seines ersten Laubblattes einen Seitensproß. In der Blütezeit steht innerhalb dieses zweikieligen Verwachsungsproduktes neben dem Achselsproß eine Blüte. Beide gehen aus einem gemeinsamen Höcker hervor. Der Sproß läßt wieder in der Achsel seines ersten Laubblattes einen Seitensproß erkennen. Daß der seitlich stehende Sproß nicht als Achselprodukt eines der median stehenden Vorblätter aufgefaßt werden kann, leuchtet ein. Die Vorblattstellung und Verzweigung ist also bei *E. densa* und *crispa* nicht analog der von *E. canadensis*, sondern weicht in wesentlichen Punkten ab. Da später bei Besprechung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen noch einmal diese Verhältnisse berührt werden, sei hier nicht weiter darauf eingegangen.

### III. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.

Der Seitensproß von *E. densa* bildet sich in der Achsel eines jungen Blattes in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt. Auf seiner adaxialen Seite entsteht ein Höcker, das erste Vorblatt. Auf der entgegengesetzten Seite bildet sich dann das zweite Vorblatt, in dessen Achsel sich stets ein neuer Sproß entwickelt. Die mediane Stellung der Vorblätter, die nie verwachsen, kann auch an älteren Sprossen festgestellt werden. Durch den gesteigerten Verbrauch an Baustoffen wird die

Streckung zwischen dem sproßbildenden und dem in der Entwicklung vorangehenden Wirtel verhindert. Die an und für sich bemerkenswerte mediane Stellung der Vorblätter ist darum von besonderem Interesse, weil in der Blütenregion sich die normale laterale Stellung findet. Die Blätter entwickeln sich aus zwei Dermatogenzellen und einer Pleromzelle. Die Sekretzellen wie die Blatzzähne entstehen basipetal. An der Bildung des Seitensprosses sind wie an der des Blüten sprosses alle drei Histogene beteiligt. Bei blühenden Pflanzen bemerkt man bei Freipräparierung die breiter als gewöhnlich erscheinende Sproßspitze von einem schlanken Kegel — der jungen Infloreszenz — überragt. Die Anlage des jüngsten Laubblattes ist etwas tiefer. So scheint dieses erste Stadium der Infloreszenzbildung einer Dichotomie, einer Spaltung in einen vegetativen und einen reproduktiven Teil äußerst ähnlich. Jedoch sieht man in den folgenden Phasen der Entwicklung deutlich die seitliche Insertion des Blütenstandes. Das Deckblatt der Infloreszenz entsteht später — eine zumal in der Blütenregion häufige Erscheinung. Der durch den schnell wachsenden jungen Höcker zur Seite gedrängte Sproß streckt sich bald wieder und zeigt ganz normale, ununterbrochene Anordnung seiner Blattanlagen. So ist die Infloreszenz als ein fast unmittelbar am Scheitel inseriertes acrogenes Produkt mit später entstehendem Deckblatt aufzufassen. Infolge des starken Verbrauches an Baustoffen unterbleibt die Streckung zwischen dem Infloreszenzquirl und dem nächstunteren Laubblattquirl. Seitlich entstehen nun an der Basis des Infloreszenzkegels nacheinander zwei Höcker, die sich bald zu einem Ring schließen. In der Achse jedes dieser Vorblätter bildet sich eine Seiteninfloreszenz. Inzwischen hat der Vegetationspunkt durch Anlegung dreier seitlicher Erhebungen, — der Kelchblätter — seine Umbildung zur Blüte erkennen lassen. Die Seitenblüten bringen wieder je eine Blüte hervor; in seltenen Fällen noch eine zweite. Vorblätter treten an den Blüten höherer Ordnung nicht mehr auf. Der cymöse Blütenstand ist ein Dichasium, dessen zwei Seitenblüten abwechselnd auf den entgegengesetzten Seiten eine neue Blüte tragen. Wir bezeichnen dieses in zwei Monochasien (Wickel) übergehende Dichasium als Doppelwickel. Man könnte nun die Ansicht äußern, die zweite und dritte Blüte sind nicht Achselprodukte der Spathablätter, sondern acrogene Gebilde der terminalen Blüte mit unterdrückten Deckblättern — ein völlig unfruchtbarer Streit. Der Auffassung der ganzen Infloreszenz als Wickel widerspricht die Anordnung der ersten Blüten. Die Entwicklung der Einzelblüte bietet nichts Besonderes. Nach den drei Kelchblättern entstehen die drei Perigonblätter; sie werden im Wachstum von den Staubblättern bald



überholt. Erst wenn die drei Staubblattkreise und die drei rudimentären Narben deutlich erkennbar sind, nehmen die Perigonblätter das Wachstum wieder auf. Bei *E. canadensis*, die von Horn und Wylie untersucht worden ist, liegen ganz ähnliche Verhältnisse vor. Die an Dichotomie erinnernde erste Anlegung des Blütenstandes, das späte Entstehen des Deckblattes finden wir hier wieder. Der Infloreszenzquirl ist stets vielzählig, der nächstjüngere Quirl zweizählig. Das Deckblatt rückt also in den unmittelbar benachbarten Wirtel. Im nächstjüngeren Quirl kann im Sektor der Infloreszenz infolge Stoffmangel kein Blatt angelegt werden. Man kann auch die Deutung eines Hemmungsreizes in Betracht ziehen. Die Auffassung von Horn, daß die große Blütenanlage das später entstehende Tragblatt herabdrückt, während die beiden anderen Blätter des blütentragenden Wirtels sich normal entfalten, ist wohl ebenso unwahrscheinlich wie die Ansicht von Eichler, daß ein Herabrücken des Tragblattes stattfindet. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß das Deckblatt zunächst keinem Blattquirl angehört, daß auf gleicher Höhe keine Blattanlagen stehen. Wylie, der *E. canadensis* nur an Mikrotomschnitten untersuchte, beobachtete an männlichen und weiblichen Blüten, daß die Perigonblätter zuletzt entstehen. Ich stellte an durch Präparation gewonnenen jungen seitlichen Blüten fest, daß wie bei *E. densa* centripetale Entstehung der Kreise vorliegt. Die Perigonblätter bleiben nur außerordentlich klein und beginnen erst, nachdem die Staubblätter weit entwickelt sind, ihr Wachstum. Während nun bei *E. canadensis* immer nur drei Staubblattkreise vorkommen, fand ich bei *E. densa* in einigen Fällen 12 Staubblätter; die inneren waren jedoch nicht vollständig entwickelt. Über den Blütenstand macht Wylie keine Angaben. Aber es ist wohl kein Zweifel, daß wir bei *E. canadensis* einen reduzierten cymösen Blütenstand anzunehmen haben. — (Vgl. auch Fig. 3, Abb. 6—10.)

Bei *E. crispa* erfolgt die Entwicklung der Seitensprosse normal in der Achsel eines etwas älteren Laubblattes. An der adaxialen Seite bildet sich das erste Vorblatt, das im Gegensatz zu den beiden anderen Arten mit dem auf der entgegengesetzten Seite entstehenden zweiten zu einem Ringwall verschmilzt. In der Achsel des darauffolgenden, meist um etwa  $90^\circ$  divergierenden Blattes bildet sich ein neuer Sproß. Die verwachsenen Vorblätter wachsen schnell heran und schließen sich über dem Sproß. Erst später bei der Entwicklung des Sprosses wird die Spatha gesprengt, so daß zwei deutlich median stehende Zipfel zu erkennen sind. Von *E. canadensis* unterscheidet sich also *E. crispa* durch die Medianstellung der Vorblätter und durch Verwachsung der-

selben, von *E. densa* nur durch das zweite Merkmal. In der Blüteperiode gleichen die ersten Stadien vollkommen der beschriebenen sproßentstehung. Nach Bildung der Vorblätter tritt nun an dem kleinen breiten Höcker eine seitliche Vorwölbung auf. Der erste Höcker wird schmaler und nimmt die typische Gestalt des sproßscheitels an, während die zweite Hervorwölbung bald einem breiten, oben flachen, sich nach unten verjüngenden Höcker gleicht. Beide stehen nebeneinander. Zu Beginn der Blüteperiode ist der vegetative sproß der Blüte gegenüber bevorzugt; er eilt stets im Wachstum voraus. Allmählich tritt ein Erstarren der Blüte auf. Von Spatha zu Spatha kann man die allmähliche Abnahme des sproßwachstums im Verhältnis zum Blütenwachstum verfolgen. Aber in jeder Spatha läßt er sich nachweisen. Nur ein einziges Mal fand ich eine Spatha mit zwei Blüten und keinerlei sproßspuren. Der sproß legte hier an beiden Seiten Blüten an und verkümmerte dann. Andere Schlüsse darf man meines Erachtens aus dieser Abnormität nicht ziehen. Gegen Ende der Blütezeit ist wieder eine allmählich zunehmende, relative Bevorzugung des sproßes zu beobachten. Aus dem Blütenvegetationspunkt geht nun die Einzelblüte hervor. Wie bei *E. canadensis*, so ist auch hier die zur Entwicklung kommende Einzelblüte der Rest eines cymösen Blütenstandes. Rudimente treten aber anscheinend nicht mehr auf. Die vorhin beschriebene mit zwei Blüten ausgestattete Spatha kann aber als zweiblütige Infloreszenz angesehen werden. Die weitere Entwicklung bietet nichts Neues. Auch hier findet normale centripetale Entstehung der Organe statt. Die Perigonblätter bilden sich nicht zuletzt, sondern nach den Kelchblättern, bleiben aber zunächst im Wachstum gehemmt. Deutliche Staminodien, wie sie bei *E. canadensis* vorkommen, fand ich nicht. Der einfächerige Fruchtknoten besitzt meist neun, parietal in drei Reihen stehende orthotrope Samenanlagen mit zwei Integumenten und drei epipetal stehende, gegabelte, papillenreiche Narben. Bei *E. canadensis* stehen die Narbenlappen bei Null oder sechs Staminodien episepal, bei drei Staminodien epipetal. Es ist also der Ausfall von drei Staubblattkreisen bei *E. crispa* anzunehmen. Daß die Narben trotz des Fehlens jeglicher Staminodien epipetal stehen, ist bemerkenswert. Die Spatha bleibt klein und wird bei Durchbruch der Blüte in zwei mediane Zipfel gespalten. Die Blütenröhre ist wie bei *E. canadensis* unverhältnismäßig lang (bis zu 40 cm) und mit zahlreichen Luftkammern versehen. Abweichend wäre also das Fehlen gut entwickelter Staminodien, die stets epipetale Stellung der Narben und der Entstehungsort. Da die Entstehung der Infloreszenz in ihren ersten Stadien keine Abweichungen von der sproß-

entwicklung erkennen läßt, ist es wahrscheinlich, daß wir den ersten Höcker als Sproß aufzufassen haben. Der junge Sproßvegetationspunkt schreitet sofort nach Bildung der Vorblätter zur Blütenbildung. Das Deckblatt ist unterdrückt. Die stets seitliche Stellung der Blüte läßt die Deutung als Achselgebilde des medianen Vorblattes nicht zu. Der Sproß wächst dann normal weiter; er bildet in der Achsel des ersten Laubblattes einen Achselsproß. So treten hier im Gegensatz zu den anderen Arten die Blüten nur an Seitensprossen auf. Jeder Seitensproß erzeugt aber nur einmal eine Blüte. Es besteht nun jedoch die Möglichkeit, dem Vorkommen von vegetativem Sproß und Sexualsproß nebeneinander innerhalb der Spatha eine andere Deutung zu geben. Zunächst könnte der allerdings bei Phanerogamen seltene Fall der Dichotomie vorliegen. Oder man könnte die Infloreszenz als primäres Gebilde betrachten, an dem sekundär in der Achsel eines Vorblattes ein verschobener Sproß entstünde. Um hier eine Entscheidung herbeizuführen, ist es erforderlich, sich nach analogen Fällen bei verwandten Pflanzen umzusehen. — (Vgl. auch Fig. 3, Abb. 1—5.)

Bei *Hydrilla* fand ich in der Achsel des Blütendeckblattes meist einen vegetativen Sproß, der jedoch außerhalb der Spatha steht. Er ist als Beisproß zu bezeichnen. Bei *Vallisneria* entwickelt sich aus einem gemeinsamen Höcker ein ganzer Komplex von Achselprodukten. Bei den männlichen Infloreszenzen stehen meist drei Blütenprosse und ein Laubsproß, selten vier Blütenprosse zusammen. Bei den weiblichen Blütenständen liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Auffassung von Rohrbach, daß die Infloreszenzen aus dem vegetativen Sproß ihren Ursprung nehmen, scheint mir mit den Tatsachen nicht übereinzustimmen. Die Annahme Müllers, daß die Entstehung aller Achselsprosse aus einem gemeinsamen Podium vor sich geht, steht meines Erachtens mit den entwicklungsgeschichtlichen Befunden nicht in vollem Einklang. Aus einem intercalaren Vegetationspunkt, einer meristematischen Basalzzone eines Blütenprosses entspringen Beisprosse, die in der überwiegenden Mehrzahl Sexualcharakter besitzen. Da aber auch hier Infloreszenzen und Sproß nicht gemeinsam von Vorblättern umhüllt sind, ist es unmöglich, hierin einen Parallelfall zu erblicken. Bei der Untersuchung von *Vallisneria* stellte ich auch fest — das sei nebenbei erwähnt —, daß die Blüten der männlichen Infloreszenz (Müller traf stets Stadien, an denen alle Blüten bereits angelegt waren) in absteigender Reihenfolge angelegt werden — eine Beobachtung, die mit der Goebels bei der nahe verwandten *Lagorosiphon alternifolium* übereinstimmt. Bei *Hydrocharis morsus ranae* stehen innerhalb der Spatha

meist drei Blüten. Nach Raunkaer entwickelt sich manchmal in den Achseln der Spathablätter ein Sproß. Auch hier liegen die Verhältnisse anders. Daß nur unregelmäßige Auftreten dieses vegetativen Sprosses kann mit dem regelmäßigen Vorkommen bei *E. crisa* wohl kaum verglichen werden. So bezweifle ich, daß entwicklungsgeschichtliche Analogien bestehen. Bei *Najas* schließlich bildet sich aus einem Höcker eine Blüte und ein Sproß. Magnus lehnt die Deutung als nebeneinander stehende Beiknospen ab; seine Auffassung geht aus dem folgenden Zitat klar hervor: „Die Blüte entspricht dem ersten Blatte des Zweiges mit seinem Achselprodukt, dem Schuppenblatt mit seinem Zweige am Sprosse aus dem dritten Laubblatt der Keimpflanze“. Ich suchte nun durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu entscheiden, ob eine Teilung des indifferenten Achselproduktes in Laubsproß und Blütensproß eintritt oder ob die Blüte bzw. der Sproß als primär zu bezeichnen ist. Es ist meines Erachtens auch notwendig, die morphologische Deutung der einfachen, 2—4 zipfeligen Blütenhülle bei dieser Frage mit in Betracht zu ziehen. Cosson et Germain sehen die Hülle als einen Kreis verwachsener Blätter an; Magnus deutet sie als einblättrige Hülle. Ich betrachte sie als Homologon der Monocotylenspatha. Das gemeinsame Podium von Magnus ist nach meiner Auffassung eine junge Blüte. Der Sproß, der außerhalb der Spatha steht, ist ein aus einer intercalaren Wachstumszone hervorgehender Beisproß. Die von Magnus angenommene Dichotomie lehne ich ab. — Daß auch in den Infloreszenzen von *Limnanthemum indicum* und *crisatum*, wie von *Limnocharis* und *Alisma natans* Knospenbildung vorkommt, ist ja bekannt.

Alle besprochenen Fälle, die bei oberflächlicher Betrachtung Ähnlichkeit mit *E. crisa* haben, weichen doch in wesentlichen Punkten ab, so daß ein Vergleich nicht möglich ist. Die von Rohrbach angeführten Beispiele für Knospenbildung durch Teilung des Vegetationskegels lassen sich sämtlich auf seitliche Sprossung zurückführen. Nehmen wir nun bei *E. crisa* die Teilung in einen vegetativen und einen reproduktiven Sproß an, so spricht zwar das Fehlen des Infloreszenzdeckblattes für, der anormale — denn dann vorblattlose — Sproß gegen diese Annahme. Daß der Sproß in einer ganzen vegetativen Periode stets mit zu einer Spatha verwachsenen Vorblättern auftritt und in seinem ersten Laubblatt einen Achselsproß führt, zwingt dazu, eine Dichotomie abzulehnen. Die andere Auffassung, daß, wie bei *Najas*, der Sproß als Blütensproß zu deuten ist, der Laubsproß intercalär entsteht, läßt sich ebenfalls nicht vertreten. Das Vorkommen beider innerhalb der Spatha spricht weniger gegen diese Ansicht als

das Fehlen der Vorblätter an dem Beisproß. Die Deutung des Laubsprosses als Achselproß eines Vorblattes ist einerseits des Vorblattmangels, andererseits der Stellung wegen zu verwerfen. Die Blüte als Achselprodukt aufzufassen, ist durch die Stellung erschwert. Man müßte eine seitliche Verschiebung annehmen. So stimmt die von mir eingangs gegebene Wertung der Blüte als acrogenes, deckblattloses Gebilde am besten mit den Befunden überein. Das Achselgebilde ist ein Seitensproß, der nach Anlegung der Vorblätter eine einzige Blüte erzeugt. Der Hauptsproß ist stets steril. Daß also die Blüte in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes entsteht, stimmt mit den anderen Elodeaarten überein. Die Zeit der Entstehung und der Ort weichen ab. Die Sterilität der Hauptachse, die beschränkte Fertilität der Seitenachsen ist für *E. crispa* charakteristisch.

#### IV. Zusammenfassung.

Überblicken wir die Ergebnisse, so kommen wir zu dem Resultat, daß *E. densa* trotz des Fehlens der Randfasern, trotz seiner Sekretzellen, seiner mehrblütigen Infloreszenzen, seines allerdings sehr selten auftretenden rudimentären 4. Staubblattkreises *E. canadensis* nahe verwandt ist und mit Recht zu derselben Gattung gerechnet werden kann. Wenn Solereder der großen, *Ranunculus aquatilis* ähnlichen Blüten und der medianen Stellung der Vorblätter an den Seitensprossen wegen die systematische Stellung als unsicher ansieht, so kann ich mich dem nicht anschließen. Die Übereinstimmung in der Blütenentwicklung, die in einer sonst nirgends auftretenden, ganz charakteristischen Weise erfolgt, ist für die Verwandtschaft meines Erachtens ausschlaggebend. Die Abweichungen scheinen nur minder wichtige Merkmale zu betreffen — es ist zwar die Frage der Merkmalswertung eine noch sehr ungewisse und strittige. Dagegen erscheint mir für *E. crispa* schon eher eine Änderung der systematischen Stellung notwendig. Das Vorkommen von *E. crispa* in Südafrika läßt auf einen anderen Gattungstypus schließen. Allerdings muß man berücksichtigen, daß einerseits Afrika und Amerika pflanzengeographisch ungenügend durchforscht sind, andererseits ähnliche Fälle bekannt sind, wo eine enge verwandtschaftliche Beziehung nicht zweifelhaft sein kann. Die stärkere Gefäßausbildung und das Fehlen deutlicher Staminodien kommen weniger entscheidend in Betracht. Die anatomische Struktur der Blattspitze, das Vorkommen einer Spatha an den vegetativen Sprossen und ganz besonders die Stellung der Blüten sind gegen die Einreihung in die Gattung *Elodea*. Jedoch spricht die Blütenform dafür, daß dieser neue

Gattungstypus *Elodea* sehr nahe stehen muß. Man könnte allerdings bei dieser Röhrenblüte an konvergente Anpassung denken. Die erwähnten Gründe lassen es, obwohl die Untersuchung infolge des Fehlens der männlichen Pflanzen nicht als abgeschlossen gelten kann, berechtigt erscheinen, *Elodea crispa* als einen eigenen, neben *Elodea* zu stellenden Gattungstypus aufzufassen. In Hinsicht auf die Zwillingsbildung innerhalb der *Spatha* während der Blütezeit schlage ich *Helodidymia* als neuen Gattungsnamen vor.

## C. Die Wasserbewegung der Hydrophyten mit besonderer Berücksichtigung der Hydropoten.

### Einleitung.

Perrot beschrieb als erster die bei Wasser- und Sumpfpflanzen häufig auftretenden charakteristischen Zellgruppen. Auf der Unterseite der Schwimmblätter von *Limnanthemum*- und *Villarsia*-arten beobachtete er flach muldenförmig vertiefte, epidermale Zellverbände, denen er auf Grund ihres Chlorophyllgehaltes und der anatomischen Struktur die Aufgabe zuschrieb, das bis an die Unterseite durchdringende Licht aufzufangen und zur Assimilation sowie zur Erwärmung zu verwenden. Dieser Deutung kann wohl nur noch historischer Wert beigemessen werden. Sie zu widerlegen, halte ich, angesichts der Tatsache, daß diese Zellgruppen bei den meisten Pflanzen leicht hervorgewölbt sind — auch bei einigen Arten der von Perrot untersuchten Gattungen — für überflüssig. Aber selbst nach dieser ersten Mitteilung vergingen noch 7 Jahre, bis die weite Verbreitung dieser Organe, die besonders an älteren Blättern und Blattstielen durch ihre Färbung auffallen, erkannt wurde. 1914 wies Mayr dann die Perrot'schen Zellen bei einer großen Anzahl von Wasser- und Sumpfpflanzen nach. Genaue Untersuchungen der anatomischen Struktur und der chemischen Beschaffenheit dieser Zellgruppen sowie eine Menge von Reaktionen der veränderten Epidermis sind in dieser Arbeit mitgeteilt. Da die durch die eingelagerte Substanz veränderten Wände leicht Lösungen diffundieren lassen, kam Mayr zu der Ansicht, daß diese Organe zur Aufnahme von Wasser und den darin gelösten Nährsalzen bestimmt seien. Die durch physiologisch-anatomische Erwägungen gestützte, durch einige Versuche erhärtete Meinung veranlaßte Mayr, diesen Organen die Bezeichnung Hydropoten zu geben. Mayr unterscheidet lange Hydropoten, schmale Reihen von metamorphosierten Epidermiszellen, die am Stiel oder an der Unterseite der Schwimm-

blätter meist in Abhängigkeit von der Nervatur vorkommen, und kurze Hydropoten, isodiametrische Zellgruppen ohne jede Beziehung zu den Nerven. Bei meinen Erörterungen und Versuchen habe ich eine Reihe von charakteristischen Wasserpflanzen ausgewählt, deren anatomische Struktur kurz geschildert sei. Von den submersen Formen sind *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus aquatilis* und *fluitans* dadurch ausgezeichnet, daß ihre ganze Oberfläche — mit verschwindenden Ausnahmen — aus Hydropotenzellen besteht. Diese Arten besitzen außerdem an der Spitze eine durch Abfall eines Anhängsels entstehende Apicalöffnung. Bei den *Ranunculus*-arten entsteht dieser Porus erst an völlig ausgewachsenen Blättern, manchmal erst kurz vor dem Absterben des Blattes. Im Gegensatz dazu stehen andere *Myriophyllum*-arten, alle *Hydrocharitaceen*, die keine Hydropoten und nur zum Teil Apicalöffnungen besitzen. Von den Pflanzen mit Schwimmblättern ist besonders *Potamogeton natans*, dessen Blattunterseite in allen Zellen Einlagerung von Imprägnierungssubstanz aufweist, berücksichtigt worden. *Potamogeton natans* besitzt außerdem noch eine Scheitelöffnung. Die schwimmblattbildenden *Aponogeton*-arten und *Limnanthemum*-arten führen an ihren submersen Teilen reichlich Hydropoten; sie besitzen auch Apicalöffnungen bzw. Hydathoden. Bei *Nelumbium speciosum* kommen Hydropoten auf der Unterseite der Schwimmblätter vor. Seltsamerweise ist dieser Jugendblätter wie überhaupt der Heterophyllie dieser Pflanze weder von Lohse in seiner Entwicklungsgeschichte noch von Wiegand-Dennert in der monographischen Studie Erwähnung getan. Goebel und Caspary führen sie jedoch an. Eine große Anzahl von runden, in der Mitte sehr großen, zum Rand hin allmählich immer kleiner werdenden Hydropoten zeichnet die Jugendblätter aus. Bei der Untersuchung stellte ich auch fest, daß sowohl die Schwimmblätter als auch die Luftblätter auf ihrer Unterseite Stomata haben; die Luftblätter eine etwas größere Anzahl. Die überall in der Literatur zu findende Erwähnung des Fehlens der Spaltöffnungen auf der Blattunterseite der *Nelumbium*-blätter ist somit als schönes, viel nacherzähltes Märchen charakterisiert. Im Gegensatz dazu stehen die *Nymphaeaceen*, hydronotenfreie Pflanzen, deren dünne Epidermis gleichmäßig befähigt ist, Wasser passieren zu lassen.

Es fragt sich nun: Sind wirklich die Hydropoten wasseraufnehmende Organe? Man könnte doch auch die entgegengesetzte Ansicht vertreten und diese Zellgruppen mit ihren veränderten Wänden nicht als Wassertrinker, sondern als den Hydathoden verwandte Organe auffassen. A priori können sie sowohl dem Absorptionssystem wie auch dem Sekretions-

system zugerechnet werden. Die Behandlung dieser Frage schien nur in einem größeren Rahmen fruchtbar zu sein. Der ganze Fragenkomplex der Wasserversorgung mußte einer genaueren Betrachtung unterworfen werden, bevor die funktionelle Bedeutung dieser den Hydrophyten eigentümlichen epidermalen Organe einigermaßen klar hervortreten konnte. Eine eingehende Untersuchung und experimentelle Prüfung des Wasserstromes der Hydrophyten mußte unter Zugrundelegung der bestehenden Anschauungen vorgenommen werden, um eine Entscheidung in der Frage „Hydropoten oder Hydathoden“ treffen zu können. Erst wenn Klarheit über die Wasserbewegung, ihre Bahnen und Wege besteht, ist es möglich diese Organe als aufnehmende oder abgebende zu deuten.

### I. Vergleichende Untersuchungen.

Ich will zunächst die submersen Formen ins Auge fassen. Die Tatsache, daß die Leitungsbahnen der Wasserpflanzen eine weitgehende Reduktion erfahren haben, die Wurzeln verhältnismäßig gering entwickelt sind, die Blattoberfläche hingegen von äußerst zarter Beschaffenheit ist und eine gewaltige Vergrößerung aufweist, ließen die allgemeine Vorstellung entstehen, daß diese Pflanzen ihren Nährsalzbedarf mit den Assimilationsorganen aus dem umgebenden Medium aufnehmen und einen den Landpflanzen analogen Wasserstrom völlig vermissen lassen. Erst von Unger, Sauvageau, Wieler, Pond und Snell wurde durch experimentelle Untersuchungen der Nachweis erbracht, daß die Wurzeln der Wasserpflanzen nicht allein als Haftorgane angesprochen werden können, daß die Wasserpflanzen höchstwahrscheinlich einen aufsteigenden Wasserstrom wie die Landpflanzen besitzen. Liegen nun wirklich die anatomischen Verhältnisse so, daß alle Forscher, die auf Grund des inneren Baues urteilten — ich nenne nur Sachs, Frank, Schenck, Ludwig — zu der Überzeugung kommen mußten, daß bei den Wasserpflanzen die Nährstoffaufnahme allein durch die Blätter erfolge. Daß die Epidermis dünnwandig ist, die Cuticula sehr schwach entwickelt ist, kann doch zunächst nur als ein Zeichen für die Durchlässigkeit gelten. Über die Richtung des Wassers, ob ein Einströmen oder ein Ausströmen oder schließlich beides zugleich stattfindet, gibt die Anatomie keinen Aufschluß. Die Rückbildung der Leitungsbahnen ist auch kein Beweis gegen einen aufsteigenden Wasserstrom; denn es besteht die Möglichkeit, daß die Beteiligung der Zellen des Stammes oder Stieles eine ausschlaggebende Rolle spielt, daß infolge des Fehlens der durch die Transpiration gewonnenen Kraft die aktive Mitwirkung der Zellen



beim Wassertransport zur Notwendigkeit wird. Daß damit eine durch Correlation bedingte Abnahme der Gefäßbildung in der Phylogenie eintrat, leuchtet ein. Die Behauptung Ludwigs, daß den untergetauchten Pflanzen Spaltöffnungen und Wurzelhaare fehlen, ist längst ad absurdum geführt. Den Spaltöffnungen kommt aber sicherlich unter Wasser keine Bedeutung zu — ausgenommen sie werden in Wasserspalten umgewandelt. Die Wurzelausbildung hat bis jetzt noch nicht die gebührende Beachtung gefunden. Bei allen Pflanzen ist anzunehmen, daß eine gegenseitige Beeinflussung zwischen Sproß und Wurzel existiert, eine dauernde gegenseitige Abhängigkeit besteht. Dieses Verhältnis zwischen Sproß und Wurzel wird unter normalen Bedingungen für jede Art konstant sein, ja für Pflanzen, die unter dem gleichen Einfluß derselben wesentlichen Faktoren stehen, annähernd dasselbe sein. So müßte dieses Verhältnis — sowohl Gewichtsverhältnis wie Flächenverhältnis — der Hydrophyten verglichen mit dem der Landpflanzen einen Aufschluß über die Möglichkeit eines Wasserstromes geben. Ich habe einmal für eine Reihe von Pflanzen die Gewichtsquotienten — Verhältnis des Sproßgewichtes zum Wurzelgewicht — bestimmt. Ende Oktober wurden Freilandpflanzen, — je 10 Exemplare von jeder Art — die in der biologischen Abteilung des Münchener Botanischen Garten gewachsen waren, sorgfältig aus der Erde gegraben und gewaschen. Die Summe der Frischgewichte der Sprosse dividiert durch die Summe der Frischgewichte der Wurzeln ergab:

Versuchspflanze	Gewichtsquotient	Versuchspflanze	Gewichtsquotient
<i>Ceratophyllum demersum</i> . . . . .	∞	<i>Hydrilla verticillata</i> . . . . .	6
<i>Potamogeton lucens</i> . . . . .	40	<i>Ranunculus fluitans</i> . . . . .	4
<i>Elodea crispa</i> . . . . .	37	<i>Ranunculus aquatilis</i> . . . . .	4
<i>Potamogeton natans</i> . . . . .	21	<i>Myriophyllum</i> br. Landform	3
<i>Myriophyllum brasiliense</i> . . . . .	11	Einige krautige Leguminosen	3
<i>Myriophyllum spicatum</i> . . . . .	7,5	<i>Eichhornia crassipes</i> . . . . .	1,5

Die gewonnenen Zahlen zeigen, daß das Verhältnis sowohl bei den submersen wie bei den schwimtblattbildenden Pflanzen im wesentlichen von dem der Landpflanzen abweicht, die Wurzeln in geringerer Menge vorhanden sind. Beachten wir weiter die anatomische Struktur, daß nämlich die Oberhaut von *Elodea crispa* und *Potamogeton lucens* dünn ist und keine Einlagerung von Hydropotensubstanz besitzt, *Ranunculus fluitans*, *aquatilis* und *Myriophyllum spicatum* dagegen, die einen bedeutend kleineren, dem Normalwert drei sich nähernden

Quotienten haben, ganz aus Hydropotenzellen bestehen, so liegt die Vermutung nahe, daß diese metamorphosierten Zellwände die Ausflußstellen des durch die reichlich vorhandenen Wurzeln aufgenommenen Wassers darstellen. Allerdings verfügen diese Pflanzen auch über Scheitelöffnungen. Daß der Gewichtsquotient von Hydrilla, einer Pflanze ohne Hydropoten, ebenfalls auf einen aufsteigenden Strom hinweist, läßt erkennen, daß die Wasserpflanzen auch ohne besondere Organe durch die dünne Epidermis das Wasser abgeben können. Es gibt eben unendlich viele Lösungen, unendlich viele Möglichkeiten. Die Wasserbewegung wird aber *ceteris paribus* um so lebhafter sein, je mehr besondere wasserausscheidende Organe entwickelt sind, je größer die Flächen sind, durch die Wasser leicht zu diffundieren vermag. Die verhältnismäßig hohen Werte von *Potamogeton lucens* und *Elodea crista* berechtigen aber nicht zu dem Schluß, daß hier die Versorgung mit Nährsalzen allein durch die Blätter bewerkstelligt wird, die Wurzeln funktionslos geworden sind, lassen es jedoch wahrscheinlich erscheinen, daß die Blätter an der Nährstoffaufnahme mitbeteiligt sind. Ob vielleicht hier nur eine Alterserscheinung vorliegt und in jüngeren Stadien ein kleinerer Quotient vorhanden ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Die Schwimmpflanze *Eichhornia*, die aus dem nährstoffarmen Medium allein ihre Salze entnimmt, läßt ein Verhältnis kleiner als das der Landpflanzen erkennen. Die Resultate können natürlich nur als vorläufige gelten. Um genaue Ergebnisse zu erhalten, müßten alle zu den Bestimmungen gewählten Pflanzen unter den für die Gesamtentwicklung günstigsten Bedingungen gewachsen sein. Das ökologische Optimum darf durch keine äußeren Faktoren gestört sein. Weiterhin müßte — abgesehen davon, daß die Bestimmungen in viel größerem Umfange gemacht werden müßten — mit dem Trockengewicht operiert und schließlich auch das Gewicht der Aschenbestandteile berücksichtigt werden. In Ergänzung wäre dann die Bestimmung des Flächenquotienten notwendig. Daß hierbei gewisse Fehlerquellen beachtet werden müssen, ist selbstverständlich. Eine genaue Berechnung der abgabe- bzw. aufnahmefähigen Flächen unter Berücksichtigung der Leistungsfähigkeit würde den korrigierten Flächenquotienten ergeben. Da ich die Berechnung erst bei einigen Pflanzen durchgeführt habe, sehe ich vorläufig von der Publizierung ab. Die endgültige Feststellung dieser Quotienten, die genaue Größenbestimmung des aktiven, d. h. an der Wasseraufnahme beteiligten Wurzelsystems, und des aktiven, d. h. an der Wasserabgabe beteiligten Sproßsystems, würde für die angeschnittene Frage von Wert sein. Aber noch eine ganze Reihe von Fragen ließen sich hier anschließen. Sind die haar-

losen Wurzelpartien bei Wasserpflanzen in gewissem Maße zur Endosmose geeignet? Ferner wäre eine vergleichende Untersuchung der Dichte der Wurzelhaare und der Länge dieser Zonen nicht unwesentlich.

Hat der Wert des Gewichtsquotienten bei den submersen Formen *Ranunculus aquatilis* und *fluitans* gezeigt, daß die Hydropotenzellen wahrscheinlich als wasserausscheidende Zellen zu deuten sind, so kann der Wert von *Potamogeton natans* nicht als ein dafür sprechender Beweis erachtet werden. A priori können bei den Schwimmblattformen ja folgende Verhältnisse bestehen: 1. Der normale Wasserstrom, Aufnahme durch die Wurzel, Abgabe durch die Blätter. 2. Aufnahme durch die Wurzel und alle submersen Teile und Abgabe der an der Luft befindlichen Flächen. 3. Funktionslosigkeit der Wurzeln, Aufnahme durch die submersen und Abgabe durch die an die Atmosphäre grenzenden Flächen. Bei *Potamogeton natans*, deren Blattunterseite ganz aus Hydropotensubstanz besteht, ist die Wurzel anscheinend nicht imstande, die Transpirationsmenge der Blattoberseite allein zu liefern. Die Pflanze nimmt, wenigstens in älteren Stadien der Entwicklung, mit der Blattunterseite und den Blattstielen Wasser auf. Aus später zu erwähnenden Versuchen geht jedoch hervor, daß die junge Pflanze sich anders verhält, daß dort die Hydropoten normal abscheidende Organe sind. Als Gewichtsquotient an jüngeren Pflanzen stellte ich 10 fest. Schenck, der fand, daß die Reduktion der Gefäße bei Schwimmblattformen der bei submersen Formen analog ist, nimmt an, daß die untergetauchten Flächen die Nährstoffe aufnehmen. Die Frage ist nun dadurch kompliziert, daß verschiedene Organe, die in Beziehung zur Wasserbewegung stehen, bei derselben Pflanze vorhanden sein können. So treten z. B. Apicalöffnungen und Hydropoten zusammen auf, oder Hydropoten und Hydathoden. Wenn man auch der Ansicht sein kann, daß, ist einmal die Blattunterseite durch Hydathoden oder Apicalöffnungen als wasserabgebende Fläche gekennzeichnet, schwerlich andere Teile zur Aufnahme bestimmt sind, so muß die Entscheidung dieser Frage doch dem Experiment überlassen bleiben. Immerhin ist ein Nebeneinandervorkommen von Organen entgegengesetzter Funktion möglich; es würde die Frage zu einer äußerst komplizierten, ja vielleicht experimentell unlösbaren machen.

Ein weiterer Einblick in die Funktion der Hydropoten konnte durch einen anatomischen Vergleich von Wasserformen und Landformen gewonnen werden. Pflanzen von *Limnanthemum nymphaeoides* wurden auf Land kultiviert; von den sich entwickelnden Blättern wurden die Unterseiten auf Spaltöffnungen und Hydropoten untersucht. Die Zahlen

sind auf dieselbe Fläche bezogen; sie sind das Mittel aus je 25 Zählungen. Die Schnitte wurden an entsprechenden Teilen (Mitte des Blattes) ausgeführt. Die Größe der H. ist durch die Anzahl der den Durchmesser bildenden Zellen ausgedrückt.

Limn. nymph.	Hydropoten		Zahl der Spaltöffnungen	Blattgröße
	Größe	Zahl		
Schwimblatt	11	15	—	8 cm
1. Landblatt	11	15	—	6 "
2. "	11	12	12	4 "
3. "	10	9	24	3 "
4. "	10	8	32	2,8 "
5. "	8	7	37	2,8 "
6. "	6	6	40	2,7 "
10. "	4	6	60	2,7 "
12. "	3	5	100	2,7 "

Der Übergang zum Landleben läßt schon beim zweiten Landblatt, bei dem die Hydropoten zwar anatomisch noch ziemlich weit entwickelt sind, aber eigentlich schon, da die Einlagerung der Imprägnierungssubstanz nicht erfolgt, ein gänzlich Ausschalten dieser Organe vorliegt, den Ersatz der Hydropoten durch Spaltöffnungen deutlich erkennen. Eine ständige Zunahme der Stomata und eine progressive anatomische Rückbildung der Perrotschen Zellen gehen Hand in Hand. Daß gleichzeitig die Wurzelbildung zunimmt — denn das müßte ja eintreten, wenn wasseraufnehmende Organe plötzlich durch wasserabgebende ersetzt würden — konnte ich nicht konstatieren. Es liegt der Schluß nahe, daß Spaltöffnungen und Hydropoten Organe gleicher Funktion sind. Man könnte den Einwand erheben, die Pflanze verringere beim Übergang zum Landleben die transpirierende Fläche und könne deshalb auch ohne sofortige Vermehrung der Wurzeln einen Funktionswechsel der Blattunterseite vornehmen. Angenommen, die Blattunterseite nimmt Wasser auf, so ist die Leistungsfähigkeit der Wurzeln nur ganz gering einzuschätzen, da die vielen am Blattstiel wie an der Blattunterseite vorhandenen Hydropoten leicht die von der Oberseite transpirierte Wassermenge ersetzen können. Der bei Landkultur eintretende Funktionswechsel müßte dann, selbst bei Berücksichtigung der Spreitenreduktion, erhebliche Störungen zur Folge haben. Daß diese Erscheinung der Reduzierung der Hydropoten und der Vermehrung der Spaltöffnungen bei Landkultur eine allgemeine ist, habe ich durch eine große Anzahl von Untersuchungen festgestellt. Erwähnt seien nur *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus aquatilis*, die Hydropotenpflanzen par excellence,

die auf Sand Sprosse ohne Hydropotensubstanz mit vielen Spaltöffnungen bilden. *Potamogeton natans* lagert bei Landkultur keine Hydropotensubstanz in die Blattunterseite ein, vermehrt dagegen, wenn auch verhältnismäßig gering, die Spaltöffnungen. So lassen sich an Landblättern bis zur Basis hin zerstreut Stomata auf der Unterseite feststellen. Die Jugendblätter dieser Pflanze, die fast spaltöffnungslos, dagegen völlig mit einer aus Hydropotenzellen bestehenden Epidermis bedeckt sind, werden auf dem Land reich an Spaltöffnungen und lassen jede Imprägnierung der Zellwände vermissen. Meist schon nach dem ersten Jugendblatt treten dann kurzgestielte Spreitenblätter auf, die eine große Anzahl Stomata auf der Unterseite führen. — (Vgl. auch Fig. 3, Abb. 11—14.)

Umgekehrt läßt sich bei Sumpfpflanzen eine Vermehrung der Hydropoten in Wasserkultur herbeiführen. Die Tabelle von *Limnanthemum geminatum* und *lacunosum*, Pflanzen mit Luftblättern, sowie von *L. Humboldtianum* mit Schwimmblättern zeigt, daß bei Berührung mit Wasser eine Abnahme der Spaltöffnungen und eine Zunahme der Hydropoten eintritt. Spaltöffnungen und Hydropoten stehen im umgekehrten Verhältnis zueinander. Vermehrung der einen Organe bedingt Abnahme der anderen. Wie hoch diese indirekte Beweisführung bei den äußerst verwickelten Lebensvorgängen bewertet werden kann, sei dahingestellt.

Versuchspflanze	Bedingung	Blattart	Hydropoten		Zahl der Spaltöffnungen	Blattgröße
			Größe	Zahl		
<i>Limn. geminatum</i>	Landkultur	Luftblatt	9	1	50	4 cm
„	Wasserkultur	Subm. Blatt	10	2	30	3 „
„ <i>lacunosum</i>	Landkultur	Luftblatt	9	1	60	4 „
„	Wasserkultur	Subm. Blatt	11	2	37	3 „
„ <i>Humboldtianum</i>	Landkultur	Luftblatt	5	3	48	5 „
„	Seichtwasserkultur	Luftblatt	9	4	12	5 „
„	Tiefwasserkultur	Schwimmblatt	15	5	—	6 „

Bei der Feststellung dieser Zahlen wurde wie bei der ersten Tabelle verfahren. Aus den Daten ist der Schluß auf funktionelle Übereinstimmung von Hydropoten und Spaltöffnungen gerechtfertigt. In Luft wird das Wasser in Dampfform durch die Stomata abgegeben, in Wasser in flüssiger Form durch die Zellgruppen mit metamorphosierter Zellwand. Bei Pflanzen ohne Hydropoten und verwandte Organe ist die ganze unter Wasser befindliche Oberfläche zur Wasserabgabe befähigt. Daß auch an hydropotenlosen Pflanzen bei Landkultur die Spaltöffnungen vermehrt werden, spricht nicht gegen diese Auffassung. Die dünne submerse Cuticula, die für Wasser besonders gut durchlässig

ist, wird auf dem Land stärker und besondere Organe der Wasserabgabe werden ausgebildet. Daß bei schwimmenden Pflanzen — *Eichhornia crassipes*, *Hydromystria* — sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite reichlich Stomata vorhanden sind, läßt auf eine große Geschwindigkeit des Wasserstromes schließen, die ja auch infolge der Nährstoffarmut des Wassers notwendig erscheint. Wurzeln später die Pflanzen im Boden, so tritt keine Reduktion, sondern sogar eine geringe Vermehrung der Spaltöffnungen ein — eine Erscheinung, die durch den Sauerstoffmangel im Sumpfboden seine Erklärung findet. Wenn auch diese anatomisch-physiologischen Betrachtungen eine den Landpflanzen analoge Wasserbewegung als möglich erscheinen lassen und eine sekretorische Tätigkeit der Perrot-Mayrschen Zellen als wahrscheinlich hinstellen, so muß die Entscheidung doch dem Experiment überantwortet werden.

## II. Kulturversuche.

Durch Pond und Snell wurden die Beziehungen der Wasserpflanzen zum Substrat erkannt. Beide stellten die Abhängigkeit der im Boden wurzelnden Pflanzen von dem Nährstoffgehalt des Substrates fest. Für mich galt es einerseits unter Berücksichtigung der Hydropotenfrage diese Resultate für submerse Formen nachzuprüfen, andererseits zu untersuchen, ob diese Abhängigkeit auch für Schwimmblattformen besteht.

Je neun 5 cm lange Sproßspitzen von *Myriophyllum spicatum* und *Myr. prismatum* wurden in Glasaquarien teils in Erde und über Erde, teils in Sand und über Sand kultiviert. Die Aquarien wurden nebeneinander im Gewächshaus aufgestellt. Nach 4 Wochen wurde der Versuch abgebrochen. Die Versuchsergebnisse sind in der nebenstehenden Tabelle 1 zusammengestellt.

Wir sehen aus der Tabelle, daß die in Erde wurzelnden Pflanzen ein ausgiebigeres Wachstum besitzen. Die Hydropotenpflanze ist bedeutend stärker gewachsen als die Pflanze ohne Hydropoten. Es scheint, daß die mit Hydropoten ausgestatteten Pflanzen den anderen gegenüber im Vorteil sind. Die Wasserbewegung ist erleichtert und so ein schnelleres Wachstum ermöglicht. Aber es fällt auf, daß bei der Sandkultur von *M. spicatum* das Wurzelwachstum größer ist als bei der Erdekultur. Die *Myriophyllum*form ohne Hydropoten zeigt hingegen bei der Sandkultur neben der zu erwartenden Abnahme des Sproßwachstums auch eine Abnahme des Wurzelwachstums. Für dieses verschiedene Verhalten der Wurzeln muß wohl die Beschaffenheit der

Tabelle 1.

Versuchspflanze	Bedingung	Länge des Haupt-sprosses	Nebensprosse		Gesamt-länge des Sprosses	Wurzeln		Neben-wurzeln
			Zahl	Länge		Zahl	Gesamt-länge	
Myriophyllum spicatum (m. H.)	In Erde wurzelnd	30	3	25	282 393	20	160	Zahlreich
		33	10	45		20	200	
		32	6	28		18	180	
		29	4	25		21	200	
		33	7	65		19	220	
		35	8	60		8	130	
		28	2	15		6	90	
		33	3	18		20	200	
		29	2	22		12	180	
M. sp.	I. E. w.	282	45	303	585	144	1 560	Zahlreich
Myriophyllum spicatum (m. H.)	In Sand wurzelnd	25	2	12	170 90	25	375	Zahlreich
		25	6	17		30	450	
		16	1	7		19	300	
		17	1	5		15	200	
		26	3	18		26	320	
		16	3	16		25	350	
		20	2	9		27	400	
		13	3	6		20	320	
		12	—	—		10	150	
M. sp.	I. S. w.	170	21	90	260	197	2 865	Zahlreich
Myriophyllum prismatum (o. H.)	In Erde wurzelnd	12	3	8	98 75	10	40	Wenig
		8	1	8		4	20	
		12	4	10		15	60	
		8	3	8		8	40	
		12	3	10		12	60	
		11	2	5		10	20	
		12	2	8		11	30	
		10	3	10		10	20	
		13	2	8		9	20	
M. pr.	I. E. w.	98	23	75	173	89	310	Wenig
Myriophyllum prismatum (o. H.)	In Sand wurzelnd	8	—	—	84 21	10	15	Fast keine
		9	—	—		4	12	
		11	1	6		4	12	
		8	—	—		5	18	
		9	—	—		6	25	
		9	—	—		6	20	
		10	1	7		5	15	
		9	3	8		4	5	
11	—	—	3	6				
M. pr.	I. S. w.	84	5	21	105	47	129	Fast keine

Epidermis ausschlaggebend sein. Ist die Oberhaut in besonderem Maße für Wasser durchlässig, so findet zunächst eine reichliche Versorgung durch die Oberfläche statt, während das Wurzelwachstum längere Zeit sistiert. Auf Sand wird durch den Mangel an Nährsalzen, vielleicht ist das Fehlen eines einzelnen Elementes Veranlassung, eine Vergrößerung der aufnehmenden Flächen erforderlich; es tritt an dem Steckling sofort Wurzelbildung ein. Die hydropotenfreien Pflanzen schreiten infolge Erschwerung der Aufnahme durch die Oberfläche sofort zur Wurzelbildung auf Sand und auf Erde. Die Erklärung, die Erde biete der Wurzel von *M. spicatum* größere Widerstände, hat wohl wenig für sich. Gehen wir jetzt zu den über den Substraten kultivierten Pflanzen über. Da die Tabelle der Frischgewichte für die weitere Besprechung genügt, kann ich von Einzelheiten absehen. Die Pflanzen waren in umgestülpten Blumentöpfen verankert. Die Gewichte von je neun Versuchspflanzen, deren Sproßlänge zu Beginn 5 cm betrug, nach 4 Wochen sind in der Tabelle 2 niedergelegt.

Tabelle 2.

Versuchspflanze	Bedingung	Frischgewicht		Sproß- wachstum	Wurzel- wachstum
		Sproß	Wurzel		
<i>Myriophyllum spicatum</i> (m. H.)	In Erde	18,95 g	1,85 g	+	-
	In Sand	8,70 g	3,5 g	-	+
	Über Erde	10,4 g	3,06 g	+	+
	Über Sand	7,95 g	1,27 g	-	-
<i>Myriophyllum prismatum</i> (o. H.)	In Erde	4,6 g	0,175 g	+	+
	In Sand	3,65 g	0,06 g	-	-
	Über Erde	3,81 g	0,19 g	+	+
	Über Sand	3,54 g	0,13 g	-	-

Daß bei den Kulturen über dem Substrat das Wurzelwachstum intensiver ist, muß auf das geringen Widerstand bietende Medium zurückgeführt werden. Wasser begünstigt fast allgemein bei Wasserpflanzen das Wurzelwachstum. Das erleichterte Wurzelwachstum ist auch als Grund für das jetzt proportionale Verhalten von Sproß und Wurzel der Hydropotenpflanzen anzusehen. Über Erde ist wie bei



den hydropotenfreien Pflanzen die Zunahme des Sprosses und der Wurzeln größer als über Sand. Zu berücksichtigen ist auch, daß Stickstoffmangel auf das Wurzelwachstum anregend wirkt, wie durch Benecke bekannt geworden ist. In den Sandkulturen ist Stickstoffmangel vorhanden — ebenso, wenn auch in geringerem Maße, bei der Kultur über Erde. Wesentlich ist, daß die Tabelle deutlich die Wichtigkeit der Wurzel für das Gedeihen der Pflanze zeigt. Bei den Wasserpflanzen nimmt die Wurzel Nährsalze auf und scheidet Wasser durch die Blätter ab. Daß bei dem Wurzelwachstum der anderen Hydropotenpflanzen dieselben Eigentümlichkeiten auftreten, sei noch durch die folgenden in der Tabelle 3 aufgeführten Zahlen belegt.

Tabelle 3.

Versuchspflanze	Be- dingung	Länge des Haupt- sprosses	Nebensprosse		Wurzeln		Neben- wurzeln	Frischgewicht	
			Zahl	Länge	Zahl	Länge		Sproß	Wur- zel
Ranunculus aquatilis	In Erde wurzelnd	35			5	30	Wenig		
		27			4	25			
		19			5	25			
		28			4	30			
		26			4	25			
		18	1	18	2	10			
		27			3	20			
		13			2	15			
		12			2	10			
		205	1	18	31	190	Wenig	7,2 g	0,124 g
Ranunculus aquatilis	In Sand wurzelnd	25			14	140	Zahl- reich		
		20			5	50			
		17			8	80			
		14			10	110			
		16			10	100			
		15			15	120			
		13			10	170			
		18			10	80			
21			14	160					
		159			96	1 010	Zahl- reich	5,81 g	0,799 g

Auch bei dieser Hydropotenpflanze ist die merkwürdige Erscheinung zu beobachten, daß im nährstoffarmen Medium verstärktes Wurzelwachstum erfolgt. Die Hydropoten dienen bei der Erdekultur zuerst als Organe der Nährsalzaufnahme; die Wurzelbildung setzt erst später ein. Bei den Sandpflanzen tritt wegen Mangel an Stoffen oder einem ganz

bestimmten Stoff sofort Wurzelausbildung ein. Denselben Gegensatz zwischen Hydropotenpflanzen und Nichthydropotenpflanzen ersieht man auch aus den Protokollen von Snell (Tabelle 4).

Tabelle 4.

Versuchspflanze	Erde		Sand	
	Sproßlänge	Wurzellänge	Sproßlänge	Wurzellänge
<i>Elodea canadensis</i> . . .	485,5	601	228	410,5
<i>Ranunculus aquatilis</i> . .	458	55,5	423	199

Im Gegensatz zu Snell war bei meinen Versuchen mit *Ranunculus fluitans* in der Sproßlänge der Sand- und Erdepflanzen ein deutlicher Unterschied wahrzunehmen. Ich halte die Auffassung Snells, daß bei *R. fl.* eine Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln weniger erforderlich ist, für nicht ganz richtig. Da auch der Wert des Gewichtsquotienten für ausgiebige Wurzelsaugung spricht, ist anzunehmen, daß zwar die Sprosse im allgemeinen für den Nährsalzbedarf nicht zu sorgen haben, daß aber im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ein Funktionswechsel der Hydropoten vor sich gehen kann. — Auf eines möchte ich an dieser Stelle noch hinweisen. Es ist eine bekannte Tatsache, daß in stark fließendem Wasser die Wurzeln der Wasserpflanzen zahlreicher und länger sind — die Teleologen sagen: Zur erhöhten Festigung. Sie übersehen aber dabei, daß eine einfache Correlationserscheinung vorliegt. In fließendem Wasser verlängern sich die Sprosse. Die bestehenden Wechselbeziehungen bedingen auch eine Vermehrung der Wurzeln. Diese Erscheinung ist eine allgemeine; sie ist zugleich ein Beweis dafür, daß die Wurzeln der Wasserpflanzen nicht so nebensächlich sind, wie sie vielen vorkommen. Vermehrung des Sprosses erfordert vergrößerte Aufnahmefläche.

Bei Schwimmblattformen sind Kulturversuche, die darauf abzielen, festzustellen, ob die Wurzel eine Rolle bei der Wasserversorgung spielt, meines Wissens noch nicht angestellt worden. Es ist also experimentell noch nicht entschieden, ob das von der Blattoberseite verdunstete Wasser von der Wurzel oder von den Blättern oder von beiden geliefert wird. Die Versuche zeigten nun, daß das Gedeihen von den Nährsalzen des Bodens abhängig ist. Die in Erde kultivierten Pflanzen sind den in Sand kultivierten gegenüber im Wachstum bevorzugt. Daß die über Erde gehaltenen Versuchspflanzen nur ein etwas stärkeres Wachstum als die Sandpflanzen erkennen lassen, ist ein deutlicher Beweis für die

funktionelle Bedeutung der Wurzeln. Die Blätter, die ja bei den Kulturen „in Erde“ und „über Erde“ unter den gleichen Bedingungen sind, können mithin für die Aufnahme der Nährsalze nicht wesentlich in Betracht kommen. Sowohl *Potamogeton natans*, wie *Aponogeton Dinteri* und *distachyus*, wie schließlich auch die hydropotenfreien Pflanzen *Nuphar luteum* und *pumilum* verhalten sich vollkommen gleich — ein Zeichen, daß die submersen Teile der Schwimmpflanzen trotz anatomischer Verschiedenheit physiologisch gleich zu bewerten sind. Die Tabelle 5 gibt einige der Versuche wieder.

Tabelle 5.

Versuchspflanze	Bedingung	Wassertiefe	Entwickelte Blätter nach								
			10 Tagen			20 Tagen			30 Tagen		
			Art	Zahl	Größe	Art	Zahl	Größe	Art	Zahl	Größe
<i>Aponogeton distachyus</i> (jüngere Pflanze)	In Erde	20 cm	S.	2	3 cm	S.	6	5 cm	S.	10	10 cm
	Über „	20 „	u. S.	1	2 „	u. S.	3	1,5 „	u. S.	4	2 „
	In Sand	20 „	u. S.	1	1 „	u. S.	2	1 „	u. S.	3	1,5 „
	Über „	20 „	u. S.	1	1 „	u. S.	2	1 „	u. S.	3	1,5 „
<i>Aponogeton distachyus</i> (ältere Pflanze)	In Erde	20 cm	S.	4	12 cm	S.	8	13 cm	S.	13	12 cm
	Über „	20 „	S.	3	10 „	S.	4	9 „	S.	5	8 „
	In Sand	20 „	S.	2	9 „	S.	3	8 „	S.	4	7 „
	Über „	20 „	S.	2	10 „	S.	3	8 „	S.	4	7 „

S = Schwimmblatt, u. S. = untergetauchtes Schwimmblatt.

Weitere Versuche, bei denen Pflanzen mit und ohne Wurzeln kultiviert wurden, brachten dieselben Resultate. Stets bleibt die der Wurzeln beraubte Pflanze im Wachstum zurück und stellt schließlich die Bildung neuer Organe vollständig ein. Die submersen wie die schwimmblattbildenden Formen verhalten sich gleich. Die Versuche wurden an *Aponogeton ulvaceus*, *distachyus* und *Dinteri*, *Myriophyllum spicatum*, *Cabomba*, *Elodea crispa* und *Potamogeton natans* mit dem gleichen Ergebnis ausgeführt. Teils wurden die Wurzeln ständig entfernt, teils wurde die Knolle eingegipst. Als Beispiel sei aus den Protokollen das Verhalten von *Aponogeton ulvaceus*, *Dinteri* und *distachyus* angeführt. Vgl. die Tabellen 6 und 7.

Als Ergänzung hierzu können die Kulturen in Nährlösung dienen. Snell, der *Ranunculus fluitans* in Nährlösung kultivierte, kam zu dem Ergebnis, daß die Bedeutung der Wurzeln bei dieser Pflanze für die

Tabelle 6.

Versuchspflanze	Bedingungen		Wasser- tiefe	Nach 14 Tagen gebildete Blätter
Aponogeton Dinteri (drei junge Pflanzen)	Über Erde	Mit Wurzeln	20 cm	6 Schwimmblätter 4 unterget. Schwimmbl.
	„ „	Ohne „	20 „	
Aponogeton distachyus (drei ältere Pflanzen)	Über Erde	Mit Wurzeln	20 cm	12 Schwimmblätter 6 Schw. u. 1 unterg. Schw.
	„ „	Ohne „	20 „	

Tabelle 7.

Versuchspflanze	Bedingungen		Wasser- tiefe	Zuwachs nach 14 Tagen	Blatt- länge
Aponogeton ulvaceus (ältere Pflanze)	Über Erde	Mit Wurzel	20 cm	2 Infl., 4 Blätter	20 cm
	„ „	Ohne „	20 „	1 „ 2 „	17 „

Nährstoffaufnahme vollkommen zurücktritt. Ich kam bei meinen Versuchen zu der Ansicht, daß R. fl. normal die Wurzeln zur Aufnahme benutzt, daß aber in nährstoffreichem Wasser die permeable Oberhaut an der Versorgung beteiligt ist. Deutliche Abhängigkeit des Sproßwachstums vom Wurzelwachstum zeigten die Versuche mit Aponogeton ulvaceus. Pflanzen mit Wurzeln in Nährlösung wuchsen rascher als entwurzelte Pflanzen. Schon Snell hat durch Versuche, bei denen Wurzeln und Sprosse unter verschiedenen Bedingungen gehalten wurden, die Bedeutung der Wurzeln für die Stoffaufnahme wahrscheinlich gemacht. Die Versuchsreihen sind jedoch nicht ganz lückenlos. Ich unterwarf, wie aus der Tabelle 8 hervorgeht, die Pflanzen fünf Bedingungen. Sproß und Wurzel befanden sich getrennt in Erlenmayerkölbchen, die im feuchten Raum aufgestellt waren. Verwendet wurde 0,1‰ige Knop-

Tabelle 8.

Versuchspflanze	Bedingung		Sproßzuwachs
	Sproß	Wurzel	
Myriophyllum spicatum (je fünf Pflanzen)	Wasser	Knop	30
	Knop	Wasser	21
	Wasser	Wasser	17
	Knop	Erde	35
	Wasser	Erde	39

Die Nährlösung ist 0,1‰ Knop.

lösung. Daß das Wachstum des Sprosses durch die Umgebung der Wurzel bedingt ist, kann man ohne weiteres erkennen. Die Blätter vermögen nicht die Funktion der Wurzel ganz zu ersetzen. Nährstoffreiches Wasser beschleunigt nicht das Wachstum, sondern retardiert es.

Alle Kulturversuche lassen darauf schließen, daß die Wurzel nicht allein als Haftorgan angesehen werden kann, daß sie vielmehr für die Ernährung der Pflanze von wesentlicher Bedeutung ist. So müssen die Wasserpflanzen einen aufsteigenden Wasserstrom besitzen und die Blätter als wasserausscheidende Organe in Betracht kommen.

### III. Versuche verschiedener Art.

Pflanzen von *Aponogeton distachyus*, *Limnanthemum nymph.*, *Nuphar luteum* und *Potamogeton natans* wurden in Aquarien kultiviert. Nachdem 14 Tage das Wachstum beobachtet worden war, wurden sämtliche submersen Teile mit Paraffin bestrichen. Die Blätter blieben turgeszent; die Pflanzen wuchsen, von einer ganz unwesentlichen Beeinträchtigung abgesehen, normal weiter. Angenommen, die Hydropten dienten zur Wasseraufnahme, die Wurzeln zur Befestigung im Boden, dann hätten sich Schädigungen der Pflanzen bemerkbar machen müssen; denn geht die Pflanze großer aufnehmender Flächen verlustig, so muß infolge der unverminderten Transpirationsmenge, die durch die Blattoberseite abgegeben wird, Wassermangel eintreten. Die Spaltöffnungen zeigten normales Verhalten. Daß die Paraffinschicht dicht abschloß, ging daraus hervor, daß Pflanzen, deren mit Paraffin bestrichenen Teile sich in Luft befanden, sich wie die im Wasser befindlichen verhielten. Müßten die Wurzeln nicht die Hauptarbeit bei der Wasserversorgung leisten, so hätten sie die in der Mittagszeit bei direkter Sonnenbestrahlung verdunstete Wassermenge nicht ersetzen können. Bei *Potamogeton natans* stellte ich die Versuche nur mit jüngeren Pflanzen an. Es ist möglich, daß bei älteren Exemplaren die Blattoberseite an der Wasserversorgung mitbeteiligt ist. Das Ergebnis dieser Versuchsreihe muß lauten: Bei den Schwimmblattformen hat in der Regel die Wurzel allein die Funktion der Wasseraufnahme; alle Teile des Sprosses geben Wasser ab. Bei den einen sind alle submersen Flächen befähigt, diese Funktion auszuführen, bei anderen ist eine Differenzierung der Epidermis eingetreten, so daß sich aktive und mehr oder minder passive Stellen unterscheiden lassen. Die Ausscheidungsorgane lassen sich durch folgenden Versuch demonstrieren. Auf den kürzeren Schenkel eines u-förmig gebogenen Rohres mit 1 cm lichter Weite wird ein Kautschukstopfen mit Bohrung, in die der Blattstiel der Versuchs-

pflanze eingepaßt ist, aufgesetzt. Die Schnittfläche des Blattstieles taucht in Wasser. Bei einem Überdruck von 30 cm Quecksilber ist bei *Aponogeton distachyus* und *Dinteri*, *Limnanthemum nymph.*, *Nelumbium* ein Hervorquellen aus den Hydropoten deutlich wahrnehmbar. Daß nicht etwa ein Zerreißen der Oberhaut eintritt, wurde durch mikroskopische Untersuchung festgestellt. Auch bei geringem Überdruck ist eine Wasserausscheidung auf der Blattunterseite zu bemerken, wenn der Versuch im feuchten Raum ausgeführt wird. Bei den *Aponogeton*-Arten war nie eine Ausscheidung durch die sogenannte Apicalöffnung zu beobachten. Bei *Limnanthemum* war sowohl durch die Hydathoden am Blattwand wie durch die Hydropoten auf der Blattfläche Wasser ausgepreßt worden. Wenn Mayr nur Wasserausscheidung durch die Hydathoden erzielte, so ist das auf die Anwendung zu geringen Druckes zurückzuführen.

Weitere Versuche wurden mit der Kobaltpapiermethode angestellt. Zur Feststellung von Wasserabgabe ist die besonders von Stahl ausgearbeitete Kobaltmethode in Anwendung. Die Messungen, die in der Tabelle 9 zusammengestellt sind, stellen das Mittel aus

Tabelle 9.

Versuchspflanze	Standort	Blattart	Besondere anatomische Merkmale der Blattunterseite	Rotfärbung der Oberseite nach	Rotfärbung der Unterseite nach
<i>Potamogeton natans</i> . . .	Wasser	Schwimtblatt	Hydropoten	50'	40'
" " . . .	Land	Landblatt	Spaltöffnungen	40'	100'
" <i>graminens</i> . . .	"	"	"	60'	90'
<i>Aponogeton dist.</i> . . .	Wasser	Schwimtblatt	Hydropoten	100'	60'
" " . . .	Land	Landblatt	Spaltöffnungen	60'	500'
<i>Limnanthemum trachyspermum</i>	Wasser	Schwimtblatt	Hydrop., Hydath.	100'	60'
" <i>geminatum</i> . . .	Land	Landblatt	Spaltöffn., "	360'	420'
" <i>Humboldianum</i>	Wasser	Schwimtblatt	Hydrop., "	120'	60'
" "	Sumpf	Luftblatt	Spaltöffn., "	120'	90'
" "	Land	Landblatt	" "	90'	500'
" <i>nymphaeoides</i> . . .	Wasser	Schwimtblatt	Hydrop., "	120'	60'
" "	Land	Landblatt	Spaltöffnungen	60'	360'
<i>Aponogeton ulvaceus</i> . . .	Wasser	Submerses Bl.	Hydropoten	15'	15'
" " . . .	Land	Landblatt	Ohne Hydropoten	600'	600'
<i>Villaria reniformis</i> . . .	"	"	Spaltöffnungen	60'	120'
<i>Hydrocleis nymph.</i> . . .	Wasser	Schwimtblatt	Ohne Hydrop. usw.	45'	40'
<i>Nuphar pumilum</i> . . .	"	"	" " "	70'	70'
<i>Nelumbium spec.</i> . . .	"	"	" Hydropoten	120'	180'
" " . . .	"	Luftblatt	Spaltöffnungen	120'	800'
" " . . .	"	Junges, fast eingerolltes Blatt	Hydrop. noch nicht entw.	60'	800'

je 20 Bestimmungen dar, die unter annähernd gleichen Temperatur- und Beleuchtungsverhältnissen ausgeführt wurden. Die Zahlen beweisen, daß die Unterseite der Schwimmblätter unbeachtet ihrer anatomischen Differenzierung mehr Wasser abgibt als die Oberseite. Die entsprechenden Landkulturen verhalten sich umgekehrt; bei ihnen kommen die Hydropoten nicht zur Ausbildung, dagegen wird eine stärkere Cuticula angelegt. Die Menge der neu gebildeten Spaltöffnungen ist aber im Verhältnis zu der der Oberseite gering. Da das Blatt bei Landkultur kleiner wird, die Spaltöffnungen näher zusammenrücken, tritt hier die Rotfärbung der Oberseite schneller ein als beim Schwimmblatt. Die physiologische Tätigkeit der submersen Teile ist überall dieselbe, sei es, daß Hydropoten, Hydathoden oder Apicalöffnungen ausgebildet sind, sei es, daß jegliche Differenzierung mangelt. Es liegt der Schluß nahe, daß die in Luft befindlichen Flächen Wasser in Dampfform, die submersen dagegen in liquider Form abgeben. Es hieße jedoch, den Wert dieser Methode für diese Zwecke überschätzen, weitere Erörterungen anzustellen. Es ist nämlich zu berücksichtigen, daß die Blattunterseite der Schwimmblätter bei den Messungen sich in ungewöhnlicher Umgebung befindet. Der Einwand, daß bei diesen Versuchen nur von epidermoidaler Transpiration der schwach verdickten Blattunterseite und ihrer besonders durchlässigen Teile, nicht von aktiver Wasserausscheidung gesprochen werden könnte, ist immerhin in gewissem Maße berechtigt. Erwähnt sei noch, daß auch hier die Unwichtigkeit der Apicalöffnung für die Wasserbewegung bei den Aponogetonaceen hervortrat. Die Scheitelöffnung scheint hier nur mit im Alter auftretenden Sekretionserscheinungen im Zusammenhang zu stehen. Das junge Nelumbiumblatt, das noch in der Ausbildung der Hydropoten begriffen ist, gibt, wie die letzte Reihe der Tabelle 9 zeigt, an der Blattunterseite fast kein Wasser ab.

Bei *Elodea canadensis*, *Potamogeton densus* und *Ranunculus fluitans* hat Snell sowohl in abgeschnittenen Sprossen, als auch in bewurzelten Pflanzen, ein Aufsteigen von Ferrocyankaliumlösung, die sich bekanntlich mit Ferrichlorid als Berlinerblau leicht nachweisen läßt, beobachtet. Für mich galt es hauptsächlich, die Austrittsstellen des Wassers zu ermitteln. Ich stellte die Versuche mit *Myriophyllum spicatum* und *Elodea crista* an. Tauchte die Wurzel in die Lösung, so war nach einem Tag außer in den Leitungsbahnen an den Spitzen der Blätter eine deutliche Blaufärbung zu erkennen. Wurde der obere Teil in Ferrocyankalium getaucht, so trat keine Abwärtsleitung der Lösung ein. Es besteht also in Wasserpflanzen ein aufsteigender Wasserstrom. Als

Austrittsstellen kommen bei den verwendeten Arten hauptsächlich die an der Spitze befindlichen Organe in Betracht. Durch die Hydropoten fand bei *Myriophyllum* keine Ausscheidung statt, ebensowenig durch die normalen Epidermiszellen von *Elodea crista*. Es ist aber nicht unmöglich, daß nur aus besonderen Gründen der Nachweis nicht gelingt. Abgeschnittene Sprosse verhalten sich wie bewurzelte. Diese seltsame Erscheinung, daß auch bei offener Schnittfläche Farblösungen aufwärts steigen, ist früher von Thoday und Sykes festgestellt worden. Daß nach Beseitigung der Wurzel der aufsteigende Wasserstrom erhalten bleibt, läßt sich wohl nur durch aktive Beteiligung der lebenden Zellen des Sprosses erklären. Bei Schwimmblättern gelang es mit Ausnahme von *Potamogeton natans* überall an den Hydropoten eine Ausscheidung feststellen. Zu den Versuchen wurden *Aponogeton distachyus* und *Dinteri*, *Limnanthemum nymph.*, *Nelumbium sp.* verwendet. Schwammen die Blätter mit ihrem basalen Teil auf einer Ferrocyankaliumlösung und befanden sie sich mit dem apicalen Teil in Luft, so zeigten sich nach der Behandlung mit Ferrichlorid dicke Klumpen von Berlinerblau über den Hydropoten: Weniger stark war der Niederschlag, wenn der obere Teil in feuchter Luft war. Eine geringe, aber doch deutliche Färbung trat ein, wenn die Spitze auf dem Wasser schwamm. Dieselben Resultate wurden erzielt, ob Ferrocyankalium durch die Schnittfläche des Blattstieles oder durch die Wurzeln aufgenommen wurde. Die drei Abstufungen waren in allen Fällen mit gleicher Deutlichkeit zu bemerken, je nachdem das Blatt in Luft, im feuchten Raum oder auf dem Wasser sich befand. Bei den *Aponogeton*-Arten war eine Blaufärbung der Zellen um die Apicalöffnung nur an älteren Blättern zu beobachten. Bei jüngeren waren in den Tracheiden unter der Epidermis der Spitze Spuren von Berlinerblau zu erkennen. Die mit Eosin, Methylenblau und Fuchsin angestellten Versuche führten ebenso wie die Versuche mit Lithiumnitrat zu keinem einwandfreien Ergebnis.

#### IV. Quantitative Versuche.

Unger hat mit *Potamogeton crispus* und *Ranunculus fluitans* Versuche zur Feststellung der Aufnahme und Ausscheidung von Wasser ausgeführt. Zwei nebeneinander stehende mit Wasser gefüllte Gefäße, die durch eine hufeisenförmig gebogene Röhre verbunden waren, dienten zur Aufnahme von Sproß und Wurzel. Die Vermehrung des Wassers auf der Seite der Blätter wurde an einer Skala abgelesen. Nach 8 Tagen war eine Zunahme von 1,6 gr. bzw. 0,8 gr. im Blattgefäß



eingetreten. Wieler und Straßburger, die sich vergeblich bemühten, die Versuche zu wiederholen, halten die Versuchsanordnung für nicht einwandfrei, bezweifeln jedoch im Prinzip nicht die Behauptungen Ungers. Pfeffer erachtete die Versuche nicht für beweiskräftig, rechnet aber mit der Möglichkeit einer Wasserzirkulation bei Hydrophyten. Ich experimentierte sowohl mit submersen Pflanzen wie mit Schwimmblattformen. Da die verbrauchten Wassermengen sehr gering sind, suchte ich zunächst einmal durch lebhaftere Transpiration der Blattstiele den Wasserverbrauch zu steigern und dann aus der Saugung des Blattes und der Wurzel Schlüsse auf das Verhalten unter normalen Bedingungen zu ziehen. Durch einen Vorversuch wurde die Beteiligung der Organe an der Wasserversorgung in einfacher Weise demonstriert. Die Versuchsgefäße waren teils mit Wasser teils mit einer 1%igen Knopnährlösung, die einen schädigenden Einfluß ausübt, angefüllt.

Tabelle 10.

Versuchspflanze	Bedingung			Beschaffenheit des Blattstieles nach 15 Stunden		
	Wurzel	Blattstiel	Blatt	Basis	Mitte	Spitze
Aponogeton distachyus	Wasser	Luft	Knop	30 cm frisch	—	20 cm vertrocknet
„ „	Knop	„	Wasser	5 cm frisch	25 cm vertrocknet	20 cm frisch
„ „	Wasser	„	„	20 cm frisch	10 cm vertrocknet	15 cm frisch

Die Wurzeln tauchten in einen Glaszylinder, die Blätter schwammen auf einer Schale. Aus der Tabelle 10 ersieht man, daß die Versorgung der stark transpirierenden Stiele zum größeren Teil von der Wurzel erfolgt. Die Versuche wurden später mit Ferrocyankalium wiederholt. Stets war im unteren Teil das Berlinerblau in einer größeren Strecke nachweisbar als in der oberen. In der Tabelle 11 sind aus der Reihe der quantitativen Versuche einige aufgeführt. In zwei schmale Glaszylinder, die oben durch einen Pappdeckel abgeschlossen waren, wurden Blatt und Wurzel getaucht; der Stiel befindet sich in Luft. Durch Marken wurde die Abnahme in den Gefäßen von 12 zu 12 Stunden bezeichnet. Die Mengen wurden durch Auffüllen der Gefäße mit einem Meßzylinder bestimmt.

Die Temperatur im Gewächshaus, in dem die Experimente ausgeführt werden, schwankte zwischen 18° und 25°. Die starke Abnahme im Wurzelgefäß tritt überall klar zutage. Die Wasseraufnahme der Schwimmblätter, die sich allerdings, da sie in schmalen Glaszylindern untergetaucht waren, unter ungewöhnlichen Bedingungen befanden, ist

Tabelle 11.

Versuchspflanze	Versuchs- anordnung	Ver- suchs- dauer	Wurzel- gefäß	Blatt- gefäß	Kontroll- gefäß	Bemer- kungen
Aponogeton dist., ältere Pflanze	Stiele in Luft	8 · 24 St.	— 31 ccm	— 17 ccm	— 6 ccm	} Gefäße mit Pappdeckel abgedeckt
Aponogeton dist., ältere Pflanze	St. i. feuchten Raum	36 „	— 6 „	— 1 „	± 0 „	
Ap. ulvaceus, 12 Blätter	Stiele in Luft	9 · 24 „	— 195 „	— 110 „	— 100 „	
Ap. ulvaceus, 15 Blätter	„ „ „	4 · 24 „	— 90 „	— 50 „	— 40 „	
Ap. distachyus, 4 Blätter	„ „ „	4 · 24 „	— 20 „	— 2 „	— 1 „	} Gefäß mit Plastilin abgedichtet

verhältnismäßig gering. Auch bei den submersen Blättern von *A. ulvaceus* ist nur eine ganz geringe Wasseraufnahme durch die Blätter erfolgt. So ist erwiesen, daß die Wurzel der Wasserpflanzen vollkommen funktionstüchtig ist.

Während bei den bisherigen Experimentaluntersuchungen zur Vergrößerung der Verbrauchsmengen die Pflanzen im Gewächshaus aufgestellt fanden, wurden nun, um genauere Werte zu erhalten, die Versuche unter Verhinderung der Transpiration der Blattstiele und bei konstanter Temperatur vorgenommen. Als Versuchsraum diente der im Keller des botanischen Institutes der Universität München befindliche, nach Norden gelegene Raum, der durch seine besonderen Einrichtungen eine nahezu konstante Temperatur besitzt. Zwei nebeneinander stehende Zylinder dienten zur Aufnahme von Sproß und Wurzel. Die Gefäße, die nicht ganz gefüllt waren, wurden durch eine Plastilinschicht, in deren Mitte sich die Pflanze befand, abgeschlossen. Die Pflanzenteile außerhalb der Gefäße waren in feuchte Tücher eingewickelt; die Temperatur betrug etwa 13°. Folgende zahlenmäßige Belege seien mitgeteilt (vgl. Tabelle 12).

Von Tag zu Tag war deutlich die Veränderung der Wassermenge zu bemerken. Die Quantität wurde wie bei den vorhergehenden Versuchen durch Auffüllen bzw. Abfüllen und Messen der betreffenden Menge festgestellt. Der aufsteigende Wasserstrom muß nach diesen Versuchsergebnissen als sicher gelten. Bemerkenswert ist die verstärkte Aufnahme bei den Wasserkulturen. Daß die Zunahme nicht gleich der Abnahme ist, liegt an der wohl stets unvermeidlichen Unvollkommenheit der Versuchsanordnung. Auf die Wasserausscheidung des Sproßstückes, das zwischen beiden Gefäßen liegt, ist diese Differenz zurückzuführen. Theoretisch wäre ja in Anbetracht des Wachstums von Sproß und

Tabelle 12.

Versuchspflanze	Versuchs- anordnung	Versuchs- dauer	Sproß- gefäß	Wur- zel- gefäß	Bemer- kungen
Myriophyllum spicatum .	Wurzel in Erde	4 Tage	+ 3	- 4	5 Sprosse
"    prismatum	"    "    "	4    "	+ 2	- 3	5    "
Cabomba . . . . .	"    "    "	4    "	+ 3	- 5	5    "
Aponogeton ulvaceus .	"    "    "	48 Stunden	+ 3	- 4	8 Blätter
Myriophyllum spicatum .	Wurzel in Wasser	4 Tage	+ 4	- 7	5 Sprosse
"    prismatum	"    "    "	4    "	+ 3	- 5	5    "
Cabomba . . . . .	"    "    "	4    "	+ 4	- 5	5    "

Wurzel im Sproßgefäß ein höherer Wert zu erwarten; da das Wachstum nur sehr gering war, konnte diese Fehlerquelle vernachlässigt werden. Jedoch können immerhin — besonders wegen der nicht gerade optimalen äußeren Bedingungen — die gewonnenen Werte nur als Annäherungswerte bezeichnet werden. Bei Schwimmblattpflanzen war stets eine Abnahme im Wurzelgefäß zu bemerken, während eine Zunahme im Blattgefäß nicht einwandfrei zu erkennen war. Um die Blätter in normaler Lage zu halten, sind größere Schalen erforderlich, an denen die geringe Zunahme sich kaum bemerkbar macht. Auch vergleichende Messungen der von der Oberseite der Blätter transpirierten Menge und der Quantität der Wurzelsaugung ergaben keine eindeutigen Werte. Eine ganz präzise Versuchsanordnung ist sehr schwer; so scheiterten die beabsichtigten exakten Nachweise durch Wägungen und Messungen an unüberwindlichen technischen Schwierigkeiten.

Ein weiterer Versuch wurde mit einer graduierten Röhre von 1 cm Durchmesser ausgeführt. Die 30 cm lange, oben geschlossene Röhre wurde zu  $\frac{2}{3}$  mit Wasser gefüllt und eine Sproßspitze von *Elodea crista* hineingesteckt. Durch einen Plastilinpfropf war die Röhre nach unten abgeschlossen; sie befand sich in vertikaler Lage über einem Wasserglas, in das die Wurzel tauchte. Nach 24 Stunden war das Wasser in der Röhre um 0,15 cm gestiegen. Bei *Myriophyllum spicatum* ergab sich, als der obere Teil der Sproßspitze über das Niveau im Versuchgefäß ragte, eine Zunahme von 0,3 cm, als die ganze Pflanze untertauchte, eine Zunahme von 0,1 cm in 24 Stunden. Von den weiteren Ergebnissen sind einige in der Tabelle 13 aufgeführt.

Eine andere Versuchsanordnung, die den Vorzug besitzt, daß die Luft der Atmosphäre zum Wasser im Versuchsbehälter Zutritt hat, und den Blättern eine normale Ausbreitung gestattet, wurde mittels eines in eine dünne Röhre auslaufenden Rohres, das in ein zweites Gefäß eintauchte, getroffen. Der Abschluß der Röhre wurde durch einen

Tabelle 13.

Versuchspflanze	Dauer	Zunahme im Sproßgefäß
<i>Myriophyllum spicatum</i> . . . . .	24 Stunden	0,1
"          "          . . . . .	48    "	0,21
"          "          . . . . .	72    "	0,29
<i>Elodea crispa</i> . . . . .	24    "	0,15
"          "          . . . . .	48    "	0,27
"          "          . . . . .	72    "	0,41

Gummistopfen und Plastilin herbeigeführt. Später wurde als Wurzelgefäß eine graduierte Röhre verwendet, so daß Zunahme und Abnahme gleichzeitig gemessen werden konnte. Auch bei diesen Versuchen wurde dasselbe Ergebnis erzielt. Die Wasserpflanzen besitzen einen den Landpflanzen analogen Wasserstrom.

### V. Potometerversuche.

Um genauere Daten zu erhalten, wurden Messungen mit dem für die Wasserbewegung eingeführten Apparat, dem Potometer, ausgeführt. Versuchsraum war das Zimmer „Konstante Temperatur hell“ im botanischen Institut der Universität München. Das verwendete Leitungswasser war auf Zimmertemperatur gebracht. Die Potometer hatten verschiedene Konstruktion; sie waren in Anlehnung an die Modelle von Renner mit einigen für die besonderen Zwecke erforderlichen Abänderungen angefertigt. Pot. I: Oben durchbohrter und eingegesnittener Kautschukstopfen für die Versuchspflanze, unten Stopfen mit Doppelbohrung, gebogene Röhre mit Hahn und Trichter, gebogene Röhre mit angeschlossener Kapillare. Pot. II: Wie I, nur unterer Kautschukstopfen einfache Durchbohrung, die gebogene Röhre gegabelt mit Anschlüssen für die Kapillare und für den Hahn und Zufuhrtrichter. Pot. III: Oben Doppelbohrung mit Anschlüssen für Zufuhrtrichter und Kapillare, unten Versuchspflanze. Wo nichts Besonderes bemerkt, wurde Pot. I verwendet. An die Kapillare war eine Millimeterskala angeklebt. Als Index diente eine Luftblase. Alle positiven Zahlen der Tabellen bedeuten Zunahme, alle negativen Abnahme im Potometer. Die angegebenen Werte bedeuten Millimeter der Kapillare. Bei den ersten Versuchen wurde von Minute zu Minute abgelesen; bei den späteren Versuchen, wo es sich um Pflanzen mit äußerst langsamer Wasserbewegung handelte, von 15 zu 15 Minuten und dann die Minutensaugung bzw. -ausscheidung berechnet. An allen Pflanzenteilen wurden vor Einführung in den Gummistopfen dünne Plastilinringe angebracht. Die kurzen, in Luft befindlichen Sproßteile wurden durch feuchte Tücher vor Tran-

spiration geschützt. Im übrigen wurden die für Potometerversuche gegebenen Vorschriften eingehalten. Die Versuchspflanzen wurden in Töpfen herangezogen; vor dem Versuch wurden die Wurzeln vorsichtig durch leichtes Schütteln befreit. Es läßt sich bei der nötigen Sorgfalt leicht bewerkstelligen, daß die Wurzeln unverletzt in das Versuchsgefäß kommen. Die Wurzel in Zylindern von Potometermaßen heranzuziehen, stieß auf Schwierigkeiten. Einmal war das Wachstum zu gering, andererseits trat an allen Teilen des Sprosses bald Adventivwurzelbildung auf. Erst später, als verdunkelte Röhren benutzt wurden, gelang es, gut entwickelte Wurzelsysteme zu erhalten — eine Erfahrung, die jedoch in der vorliegenden Arbeit keine Verwendung mehr finden konnte. 24 Stunden vor dem Versuch wurden die Pflanzen in den Versuchsraum gebracht. Die erste Ablesung wurde eine Stunde nach Einsetzen der Pflanze vorgenommen. Ich kann von den zahlreichen Versuchen nur einige in Form kurzer Protokollauszüge wiedergeben; wenn auch die Vollständigkeit dadurch beeinträchtigt wird, so ist doch die Übersichtlichkeit eher gewährleistet.

a) Schwimmblattpflanzen.

**Versuch 1.** *Nelumbium speciosum*. Junge Pflanze mit dem ersten Schwimmblatt (12 cm Durchmesser).

Die Saugung der im Potometer befindlichen Wurzel nach 90 Minuten konstant (5,3).

Jetzt wurde das Blatt untergetaucht und die Saugung von Minute zu Minute abgelesen.  $T = 13,1^\circ$ . Die Wurzelsaugung fällt infolge der Versenkung des Blattes, wie die folgenden Zahlen zeigen.

1.'—10.':	— 4,3	— 4,2	— 4	— 3,9	— 3,7	— 3,4	— 3,5	— 3,4	— 2,9	— 2,8
11.'—20.':	— 2,7	— 2,6	— 2,1	— 2,8	— 2,2	— 2,5	— 2,3	— 2,4	— 2,2	— 2,1
21.'—30.':	— 2,0	— 1,1	— 1,6	— 1,1	— 1,1	— 1,2	— 1,8	— 1,6	— 1,4	— 1,2
31.'—40.':	— 0,9	— 1,2	— 1,3	— 1,5	— 1,2	— 1	— 2	— 2	— 1,8	— 1,2
41.'—50.':	— 1,2	— 1,4	— 1,4	— 1,1	— 0,9	— 1,6	— 1,3	— 1,1	— 0,8	— 0,9
51.'—60.':	— 1,2	— 1,1	— 1,3	— 1	— 0,7	— 0,9	— 1,1	— 1	— 1	— 1,1
			70.':	— 1,1		100.':	— 1,1			

**Versuch 2.** *Nelumbium speciosum*. Jugendpflanze mit einem Luftblatt. (Seltene Form.) Dieses erste Blatt 20 cm im Durchmesser. Nach 60 Minuten Saugung der Wurzel konstant 20 mm (Blatt in Luft).

$T = 13^\circ$ . Nach der Versenkung:

1.'—10.':	— 16	— 12	— 11	— 10,5	— 9,5	— 8	— 9	— 8	— 8	— 6
11.'—20.':	— 6	— 7	— 8	— 7	— 6,5	— 6,5	— 6	— 6	— 5,9	— 5,5
21.'—30.':	— 6	— 5,5	— 5,1	— 4,8	— 4,6	— 4,3	— 3,9	— 3,7	— 3,1	— 2,3
31.'—40.':	— 2	— 1,8	— 2,2	— 1,5	— 1,5	— 1	— 1,2	— 1,8	— 1,2	— 1,5
41.'—50.':	— 1,7	— 0,7	— 1,1	— 0,5	— 0,3	— 0,3	— 0,3	— 0,4	— 0,5	— 0,4
51.'—60.':	— 0,7	— 0,5	— 0,4	— 0,2	— 0,4	— 0,3	— 0,2	— 0,3	— 0,2	— 0,3
			70.':	— 0,3		100.':	— 0,3			

Wenn auch bei den anderen Versuchen die Unterschiede, die bei dem Vergleich beider Tabellen auffallen, nicht so groß waren, so trat doch stets an der Luftblattpflanze ein schnelleres Abfallen der Saugung und das Sinken der vorher weit größeren Saugung nach einiger Zeit unter die der Schwimmblattpflanze ein. Zeichnet man eine Reihe von Kurven, so erkennt man noch deutlicher die allmähliche, in regelmäßigen Schwingungen erfolgende Abnahme der Schwimmblattpflanze und die etwas schneller abnehmende Saugung der Luftblattpflanze nach der Versenkung des Blattes. Es liegt der Schluß nahe, daß das Verhalten der Schwimmblattform auf eine wasserausscheidende Tätigkeit der Hydropten zurückzuführen ist. Das Luftblatt besitzt keine Organe der Wasserausscheidung; darum sinkt bei dieser Pflanze die Saugung schneller und ist später geringer als die der anderen Form. Die von dem Schwimmblatt noch nach 100 Minuten ausgeschiedene Menge macht ungefähr den vierten Teil der Gesamtmenge aus. Es ist wahrscheinlich, daß die Hydropten auch bei normaler Lage des Blattes Wasser ausscheiden. Renner fand bei Versenkung von Landpflanzen eine langsame Abnahme der Wurzelsaugung. Daß bei der Luftblattpflanze von *Nelumbium* eine schnellere Abnahme erfolgt, hängt sicherlich mit der anatomischen Struktur der Oberseite zusammen (anderer Bau der Spaltöffnungen usw.), die bei submerser Lage die Wurzelsaugung verhältnismäßig rasch zum Stillstand kommen läßt. Weitere eingehende Untersuchungen sollen über dieses verschiedene Verhalten der typischen Landpflanzen und der mit Luftblättern ausgestatteten Wasserpflanzen Klarheit schaffen.

**Versuch 3.** *Limnanthemum* Humb. 4 Schwimmblätter.  
Wurzel im Pot.  $T = 13,1^{\circ}$ .

Blätter in Luft:	— 3	— 3	— 3	— 2,9	— 3	— 3	— 3			
	Blätter schwimmend									
(1.'—10.'): —	2,9	— 2,7	— 2,5	— 2	— 2,3	— 1,9	— 2,2	— 2,1	— 2	— 1,9
(11.'—20.'): —	1,7	— 1,8	— 1,7	— 1,5	— 1,4	— 1,3	— 1,2	— 1,3	— 1,2	— 1,4
(21.'—30.'): —	1,3	— 1,2	— 1,1	— 1,1	— 1,1	— 1,2	— 1,1	— 1,1	— 1,2	— 1,1
	Versenkt									
(1.'—10.'): —	0,9	— 0,9	— 0,8	— 0,7	— 0,8	— 0,7	— 0,7	— 0,6	— 0,6	— 0,6

Die Regulation der Saugung geht langsam vor sich. Jede Veränderung des Sprosses macht sich in der Saugung bemerkbar; durch Vermehrung oder Verminderung der Saugung wird ein allmählicher Ausgleich mit der vergrößerten oder verringerten Transpiration herbeigeführt. Das Gleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und Wasserabgabe stellt sich allmählich her. Die vor Transpiration nicht geschützte

Blattunterseite gibt an der Luft das Doppelte der Oberseite ab. Da nach der Versenkung die Ausscheidung durch die Hydropoten fortgeht, erfolgt die Abnahme der Wurzelsaugung sehr langsam. Die Regulation der Saugung bei Übergang von der ersten zur zweiten Phase erfolgt schneller als bei dem Übergang von der zweiten zur dritten. Zum Vergleich herangezogene Landpflanzen dieser Art wiesen in beiden Phasen ein etwas schnelleres Sinken der Wurzelsaugung auf. So ist auch hier trotz des Vorkommens von Hydathoden die sezernierende Tätigkeit der Hydropoten wahrscheinlich.

**Versuch 4.** *Nelumbium* sp. Jugendpflanze mit einem Schwimmblatt (12 cm Durchm.). Wurzel i. Pot.,  $T = 13,1^\circ$ .

	Blatt in Luft:									
— 7,7	— 7,8	— 8	— 8,1	— 8,5	— 9,1	— 9	— 9,1	— 9,2	— 9,2	— 9,2
	Nach 10 Min. fast konstant — 9,1.									
	Schwimmend:									
(1.'—10.')	— 8,5	— 7,3	— 6,9	— 6	— 4,5	— 5,6	— 4,3	— 4,9	— 4,5	— 4
(11.'—20.')	— 4,2	— 4	— 4,6	— 4,2	— 4	— 4	— 4,2	— 3,3	— 3,9	— 3,7
(21.'—30.')	— 3,4	— 3,7	— 3,2	— 4	— 4	— 3,1	— 3,3	— 3,2	— 3,5	— 3
(80.'—84.')	— 3	— 3	— 3	— 3	— 3					
Versenkt (1.'—8.')	— 2,8	— 2,4	— 1,8	— 1,6	— 2,2	— 1,8	— 1,7	— 1,6		
(20.'—22.')	— 1,6	— 1,5	— 1,6							
(30.'—32.')	— 1,2	— 1,1	— 1,1							
(40.'—42.')	— 1,1	— 1,1	— 1,1							

Nach 16 Stunden, als die Saugung noch 0,3 betrug, wurde das Blatt wieder in schwimmende Lage gebracht.

Schwimmend (1.'—5.')	— 0,8	— 0,9	— 1,1	— 1	— 0,9
(60.'—65.')	— 1,7	— 1,6	— 1,7	— 1,7	— 1,8
In Luft (1.'—5.')	— 2,8	— 2,7	— 3	— 2,8	— 3,5

Nach der Versenkung zeigte die Pflanze nach weiteren 24 Stunden die Saugung 0,3 mm.

Die Regulation bei gesteigerter bzw. unterdrückter Transpiration geht allmählich vor sich. Die Saugung der Schwimmblattpflanze kommt jedoch im Gegensatz zur Landblattform niemals zum Stillstand, so daß eine sekretorische Tätigkeit der Hydropoten als sicher anzunehmen ist. Über die Guttationsgröße der Gesamthydropotenfläche läßt sich, da die Pflanze in untergetauchter Stellung einer allmählichen Schädigung unterliegen muß, nichts Sicheres aussagen; sie steht zur Transpirationsgröße der Blattoberseite vielleicht im Verhältnis von 1:4.

**Versuch 5.** *Potamogeton natans*. 4 Schwimmblätter. Wurzel i. Pot. (III). 15 Minutenablesung; Zahl bedeutet berechnete Minuten-saugung.  $T = 13,1^\circ$ .

Schwimmend (1.'—60.')	— 0,4	— 0,4	— 0,39	— 0,4	
In Luft (1.'—90.')	— 0,6	— 1,5	— 1,9	— 1,8	— 2
Versenkt (1.'—90.')	— 1,5	— 1,3	— 1,2	— 1,1	— 0,9
Nach 2 Std.:	— 0,7.	Nach 4 Std.:	— 0,3.	Nach 20 Std.:	— 0,3.
Nach 48 Std.:	— 0,2.				

**Versuch 6.** *Potamogeton natans*. 3 Schwimmblätter. Wurzel i. Pot. (III.).  $T = 13^{\circ}$ .

In Luft: — 1,5. Schwimmend: — 0,4. Versenkt nach 12 Std.: — 0,2.

**Versuch 7.** *Potamogeton natans*. Jüngere Pflanze. 2 Schwimmblätter. Blätter i. Pot., Wurzel i. Erde.  $T = 13,2$ .

	1.'—60.')	0,19	0,18	0,2	0,17
Pot. umgekehrt (1.'—60.')		0,18	0,19	0,18	0,18

Diese Versuche zeigen, daß die Wurzelsaugung bei *Pot. natans* eine verhältnismäßig geringe ist, so daß man Bedenken haben muß, die Wurzel allein als Wasseraufnehmendes Organ zu bezeichnen. Ob die Ausscheidung durch die Apicalöffnung und durch die Hydropoten, wie aus den Versuchen 5 und 6 zu schließen ist, auch unter normalen Bedingungen stattfindet, mag immerhin etwas zweifelhaft erscheinen. Daß die in Luft befindliche Unterseite die Saugung um das Vierfache steigert, ist bei der anatomischen Struktur dieser Fläche verständlich. Die Regulation der Saugung bei Erhöhung der Transpiration geht schneller vor sich als bei Herabsetzung der Transpiration. Versuch 7 bestätigt die Ansicht, daß die Hydropoten Ausscheidungsorgane sind. Die nachträgliche anatomische Untersuchung der beiden beim Versuch verwendeten Blätter zeigte, daß nur eines eine schwach entwickelte Scheitelöffnung besaß, mithin eine Wasserabgabe der Hydropotenzellen als sicher gelten muß. Daß bei älteren Pflanzen, wenn die Wurzeln verkümmern, ein Funktionswechsel der Hydropoten eintritt, ist möglich.

Bei den folgenden Versuchen wurde durch Bestreichen der Blattunterseite mit Paraffin eine Ausschaltung dieser Fläche herbeigeführt. Die Wurzelsaugung verringerte sich.

**Versuch 8.** *Nelumbium speciosum*. Luftblatt. Wurzel i. Pot.  $T = 13,4^{\circ}$ .

In Luft: — 6 — 6 — 6

Unters. m. P. bestrichen (1.'—6.'): — 5,8 — 5,8 — 5,7 — 5,6 — 5,5 — 5,3

Nach 60 Min.: — 4.

**Versuch 9.** *Nelumbium speciosum*. Schwimmblatt. Wurzel i. Pot.  $T = 13,3^{\circ}$ .

Schwimmend: — 5 — 5,1 5

Unters. m. P. bestrichen (1.'—8.'): — 4,8 — 4,8 — 4,3 — 4 — 3,9 — 3,7

— 3,5 — 3,3

Nach 60 Min.: — 2,7

**Versuch 10.** *Potamogeton natans*. 3 Schwimmblätter. Wurzel i. Pot.  $T = 13,3^{\circ}$ . 15 Min.-Ablesung. S. pro Minute.

	Schwimmend (1.'—60.')	— 0,21	— 0,19	— 0,2	— 0,2
Unters. m. P. bestrichen (1.'—60.')		— 0,12	— 0,09	— 0,1	— 0,11



Die Wurzelsaugung ist durch Ausschaltung der Blattunterseite gesunken. Bei der nur mit wenig Spaltöffnungen versehenen Fläche des Luftblattes von *Nelumbium* ist die Abnahme der Wurzelsaugung gering. Die erhöhte Abnahme bei den Schwimmblattformen läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß die Hydropoten secernierende Organe sind; denn käme die Unterseite als aufnehmende Fläche in Betracht, so hätte bei Gleichbleiben der abgebenden Fläche und Verringerung der aufnehmenden Fläche eine verstärkte Wurzelsaugung einsetzen müssen. So ist der Schluß gerechtfertigt, daß die Perrot-Mayrschen Zellen im Dienste der Wasserausscheidung stehen. Ein schädigender Einfluß des Paraffins wurde nicht beobachtet.

b) Submerse Pflanzen.

1. Wurzelversuche.

Die Ablesungen wurden von 15 zu 15 Minuten vorgenommen und die Minutenwerte errechnet.

**Versuch 11.** *Myriophyllum prismatum*. Sproßlänge 20 cm. Wurzel i. Pot.  $T = 12,8^{\circ}$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	— 0,4	— 0,39	— 0,41	— 0,4		
Wurzel abgeschnitten (1.'—180.')	— 0,61	— 0,65	— 0,7	— 0,5	— 0,36	— 0,38
	— 0,4	— 0,24	— 0,23	— 0,21	— 0,21	— 0,2

**Versuch 12.** *Myriophyllum scabratum*. Sproßlänge 50 cm. Wurzel i. Pot.  $T = 13^{\circ}$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	— 1	— 0,9	— 0,95	— 1,1
Wurzel abgeschnitten (1.'—60.')	— 1,1	— 1,3	— 1	— 0,9
Pot. umgekehrt (1.'—60.')	— 1	— 1,1	— 1	— 0,8

**Versuch 13.** *Myriophyllum prismatum*. Sproßlänge 10 cm. Wurzel i. Pot.  $T = 13^{\circ}$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	— 0,25	— 0,24	— 0,25	— 0,23
Wurzel abgeschnitten (1.'—60.')	— 0,34	— 0,41	— 0,39	— 0,37
Über Nacht: — 0,24. 2. Tag (9 <sup>00</sup> —10 <sup>00</sup> ):	— 0,18	— 0,17	— 0,15	— 0,17. 3. Tag: $\pm 0$ .

**Versuch 14.** *Myriophyllum spicatum*. Sproßlänge 30 cm. Wurzel i. Pot.  $T = 12,9^{\circ}$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	— 0,72	— 0,69	— 0,71	— 0,68
Wurzel abgeschnitten (1.'—60.')	— 0,91	— 0,57	— 0,43	— 0,28
Sproß abgeschnitten (1.'—30.')	+ 1,5	+ 2,1		

2. Sproßversuche.

**Versuch 15.** *Myriophyllum prismatum*. Sproßlänge i. Pot. 17 cm. Wurzel i. Wasser.  $T = 12,8^{\circ}$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	0,3	0,29	0,31	0,3
Wurzel abgeschnitten (1.'—60.')	0,22	0,15	0,11	0,1
Neue Schnittfläche (1.'—30.')	0,13	0,12		

**Versuch 16.** *Myriophyllum spicatum*. Sproßlänge i. Pot. 16 cm. Wurzel i. Wasser.  $T = 12,8^\circ$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	0,28	0,29	0,3	0,29	
Wurzel abgeschnitten (1.'—60.')	0,28	0,21	0,2	0,22.	Nach 15 Std.: $\pm 0$ .

**Versuch 17.** *Cabomba*. Sproßlänge i. Pot. 20 cm. Wurzel i. Wasser.  $T = 13^\circ$ .

Mit Wurzel (1.'—60.')	0,31	0,28	0,32	0,35
Wurzel abgeschnitten (1.'—60.')	0,37	0,32	0,29	0,24

**Versuch 18.** *Elodea crispa*. Sproßlänge i. Pot. (III) 10 cm. Wurzel i. Erde.  $T = 12,8^\circ$ .

9 <sup>00</sup> —10 <sup>00</sup> a. m.:	0,09	0,09	0,08	0,09
2 <sup>00</sup> —3 <sup>00</sup> p. m.:	0,09	0,11	0,12	0,09

**Versuch 19.** *Cabomba*. Sproßlänge i. Pot. 12 cm. Wurzel i. Erde.  $T = 13,1^\circ$ .

8 <sup>30</sup> —9 <sup>30</sup> a. m.:	0,12	0,13	0,1	0,13
1 <sup>00</sup> —2 <sup>00</sup> p. m.:	0,14	0,15	0,14	0,16
5 <sup>00</sup> —6 <sup>00</sup> p. m.:	0,13	0,11	0,14	0,12

**Versuch 20.** *Myriophyllum spicatum*. Sproßlänge i. Pot. (III) 13 cm. Wurzel i. Erde.  $T = 13^\circ$ .

9 <sup>30</sup> —10 <sup>30</sup> a. m.:	0,25	0,24	0,26	0,24
Pot. umgekehrt (6 cm des Stieles in Luft, mit feuchten Tüchern umwickelt)				
11 <sup>00</sup> —12 <sup>00</sup> a. m.:	0,21	0,22	0,22	0,19

Diese Versuche machen es zur Gewißheit, daß in Wasserpflanzen ein aufsteigender Wasserstrom besteht. Hervorzuheben ist die schon mit nachweisbaren Farblösungen festgestellte Weitersaugung der entwurzelten Pflanze. Der zur Hauptsache im Sproß lokalisierte Blutungsdruck muß demnach die treibende Kraft bei der Wasserbewegung sein. Der Wurzeldruck dient zur Füllung der Gefäße; der Sproßdruck besorgt anscheinend alle weiteren Aufgaben. Daß bei Landpflanzen sich Analoga finden, ist ja bekannt. Baranetzky und Pitra haben durch Versuche gezeigt, daß abgeschnittene Stammteile bluten können. Die Frage ist jedoch noch nicht endgültig entschieden. Für Wasserpflanzen ist die Erzeugung des Blutungsdruckes in entwurzelten Pflanzen wohl außer Zweifel. Wie Versuch 19 zeigt, besteht eine Periodizität in der Wasserbewegung (Zunahme bis Mittag, Abnahme bis Mitternacht). Nach Abschneiden der Wurzel schwillt die Saugung an. Durch die Schnittfläche wird mehr Wasser aufgenommen als durch die Wurzel. Bald jedoch sinkt die Saugung; die Schnittfläche verstopft sich. Die Wasserabgabe durch den Sproß nach Entfernung der Wurzel verringert sich

langsam. Da also hier nicht eine vermehrte Ausscheidung einsetzt, ist der vorübergehenden Zunahme der Saugung nach Entwurzelung der Pflanze kein besonderer Wert beizumessen. Die Gesamtoberfläche des Sprosses ist mehr oder weniger an der Wasserabgabe beteiligt.

### 3. Doppelpotometer.

Zwei Potometer nach dem System I wurden dicht nebeneinander befestigt. In das eine wurde der Sproß, in das andere die Wurzel eingeführt; das kurze Verbindungsstück wurde vor Transpiration geschützt.

**Versuch 21.** *Myriophyllum brasiliense*. 12 cm Sproß i. Pot., 10 cm i. feuchten Raum.  $T = 12,8^\circ$ .

9 <sup>00</sup> —10 <sup>30</sup> a. m.	Wurzel:	—0,26	—0,25	—0,25	—0,27	—0,23	—0,25
	Sproß:	0,18	0,19	0,18	0,17	0,18	0,16
1 <sup>30</sup> —3 <sup>00</sup> p. m.	Wurzel:	—0,27	—0,28	—0,26	—0,27	—0,24	—0,26
	Sproß:	0,2	0,21	0,19	0,17	—0,19	0,2

**Versuch 22.** *Myriophyllum spicatum*. 18 cm Sproß i. Pot., 10 cm i. feuchten Raum.  $T = 12,9^\circ$ .

9 <sup>00</sup> —10 <sup>15</sup> a. m.	Wurzel:	—0,32	—0,34	—0,31	—0,33	—0,32
	Sproß:	0,25	0,22	0,24	0,22	0,21
1 <sup>30</sup> —2 <sup>45</sup> p. m.	Wurzel:	—0,33	—0,36	—0,36	—0,32	—0,34
	Sproß:	0,24	0,25	0,24	0,27	0,25

**Versuch 23.** *Cabomba*. 15 cm Sproß i. Pot. 10 cm i. feuchten Raum.  $T = 12,9^\circ$ .

8 <sup>30</sup> —10 <sup>00</sup> a. m.	Wurzel:	—0,59	—0,54	—0,53	—0,56	—0,58	—0,56
	Sproß:	0,37	0,33	0,39	0,32	0,33	0,34
2 <sup>00</sup> —3 <sup>30</sup> p. m.	Wurzel:	—0,61	—0,59	—0,62	—0,62	—0,58	—0,57
	Sproß:	0,35	0,39	0,38	0,4	0,38	0,37

Die Evidenz für eine den Landpflanzen analoge Wasserbewegung ist durch diese Versuche erbracht. Die Saugung der Wurzel, die Ausscheidung des Sprosses ist überall zu sehen. Sowohl die Pflanzen mit Hydropoten, wie die mit Apicalöffnungen, wie die ohne besondere Organe verhalten sich gleich. Sind dort bestimmte Stellen der Epidermis in besonderem Maße zur Wasserabgabe befähigt, übt hier die Gesamtoberfläche diese Funktion aus. Daß ein zweiter Strom (Aufnahme und Abgabe durch Sproßteile) parallel geht, ist unwahrscheinlich. Der Wasserstrom besitzt eine Tagesperiode mit einem Maximum am Mittag und einem Minimum um Mitternacht. Die Rhythmik der Bewegung ist durch die Periodizität der Außenfaktoren induziert.

Anschließend will ich erwähnen, daß auch Versuche mit einem besonders konstruierten Apparat, einem zusammengesetzten Potometer, angestellt wurden. Ein größeres (30 cm lang, 5 cm Durchm.), unten sich verjüngendes Sproßgefäß, in das die Versuchspflanze mittels Plastilin und Gummistopfen eingepaßt ist, taucht in ein etwas kürzeres (15 cm lang, 5 cm Durchm.) Wurzelgefäß. Beide Gefäße sind durch einen dem Wurzelgefäß eingepaßten Stopfen, in dessen Mitte der untere Teil des Sproßgefäßes (2 cm Durchm.) eingefügt ist, miteinander verbunden; sie besitzen getrennte Zufuhrtrichter mit Hahn und Kapillaren. Die mit diesem Apparat erzielten Ergebnisse sind dieselben. Versuche mit Lösungen verschiedenen osmotischen Druckes im Sproß- und im Wurzelgefäß sind noch nicht zum Abschluß gekommen. Es ist möglich, daß, um eindeutige Resultate zu erlangen, Verbesserungen des Apparates notwendig werden.

c) Zusammenstellung der Potometerversuche und anderes.

Damit eine Vorstellung über die Quantität der Wurzelsaugung bzw. der Blattausscheidung möglich ist, gebe ich noch eine Tabelle mit den berechneten Tagessaugungen und füge eine Zusammenstellung bei, die einen Vergleich zwischen der Transpirationsgröße der Landpflanzen, der vereinigten Transpirations- und Guttationsgröße der Schwimmblattpflanzen und der Guttationsgröße der submersen Pflanzen gestattet. Das Volumen der Kapillare wurde durch Gewicht einer Quecksilbersäule berechnet — unter der Voraussetzung  $1 \text{ g Quecksilber} = 0,073796 [1 + 0,000182 (t-18)]$ . — —  $V_h = 0,005 \text{ ccm}$  (für  $h = 1 \text{ cm}$ ).

Minutensaugung in mm der Kapillare	Tagessaugung in ccm	Minutensaugung in mm der Kapillare	Tagessaugung in ccm
0,1	0,072	0,8	0,576
0,15	0,108	0,9	0,648
0,2	0,144	1	0,720
0,25	0,191	2	1,44
0,3	0,215	3	2,15
0,4	0,288	4	2,88
0,5	0,360	5	3,60
0,6	0,432	10	7,20
0,7	0,504	20	14,4

Bei der Berechnung der Tagessaugung wurde die Periodizität nicht berücksichtigt. Da die Versuche nicht unter optimalen Bedingungen ausgeführt wurden, kann der Wert ja nur ein Annäherungswert sein.

Vergleichende Saugungen von Land- und Wasserformen.

Versuchspflanze	Wurzel- saugung pro Min.	Wesentliche Merkmale der Blattunterseite	Oberfläche	
			in Luft	in Wasser
Limn. Humb., 2 Schwimmbl. . . . .	0,5	Hydrop. + Hydath.	40 qcm	60 qcm
" " 2 Landbl. . . . .	1,4	Spaltöffn. + Hydath.	40 "	—
Aponogeton ulvaceus, 6 Bl., W. . . . .	0,27	Hydropoten	—	280 qcm
" " 5 Bl., L. . . . .	0,6	Ohne Hydropoten	180 qcm	—
Myriophyllum brasiliense 30 cm W. . . . .	0,5	Apicalöffnung	—	30 cm Spross
" " 30 cm Spr. L. . . . .	5,4	Spaltöffnungen	30 cm Spross	—
Villarsia reniformis, 2 Schwimmbl. . . . .	0,2	Hydropoten	35 qcm	50 qcm
" " 2 Landbl. . . . .	0,7	Spaltöffnungen	55 "	—
Nuphar pum., Jugendf., 3 Bl. . . . .	0,3	Ohne Hydropoten	—	140 qcm
" " 3 Schwimmbl. . . . .	1,4	" "	90 qcm	135 "
Nelumbium sp., 1 Schwimmbl. . . . .	4,3	Hydropoten	100 "	140 "
" " 1 Luftblatt . . . . .	16	Spaltöffnungen	600 "	—

W. = Wasserform, L. = Landform.

Bei Berücksichtigung aller gefundenen Werte habe ich berechnet, daß die submerse Pflanze etwa ein Zehntel, die Schwimmblattpflanze etwa ein Sechstel der Landpflanze an Wasser aufnimmt. Die Guttationsgröße der untergetauchten Pflanzen beträgt nur ein Bruchteil der kombinierten Guttations- und Transpirationsgröße der Schwimmblattformen, die selbst wieder der Transpirationsgröße der Landpflanzen bedeutend nachsteht. Bei einem Vergleich mit der von Hales für die Sonnenblume an einem trockenen Tage errechneten Transpirationsgröße (1 qcm = 0,094 g in 24 Stunden) würde den Schwimmblattformen etwa der 30. Teil, den submersen Formen etwa der 100. Teil dieses Wertes zukommen. Es ist jedoch hierbei zu berücksichtigen, daß die Transpirationsgröße für Helianthus unter optimalen Bedingungen bestimmt wurde. Bei Nelumbium hat die Luftblattpflanze etwa ein Drittel, die Schwimmblattpflanze ungefähr ein Neuntel des erwähnten Transpirationswertes von Helianthus. Alle diese errechneten Werte sollen nur eine ungefähre Vorstellung vermitteln; sie können, da ja die Sauggröße gleich der Transpirations- bzw. Guttationsgröße gesetzt wurde, nur die Bedeutung einer Schätzung beanspruchen.

Um einmal die Saugung beim Übergang von der Landform zur Wasserform und bei dem umgekehrten Vorgang zu beobachten, wurden zwei Pflanzen von Myriophyllum brasiliense — eine Landform und eine Wasserform — im Gewächshaus kultiviert. Nachdem die Wurzelsaugung zu Beginn festgestellt war, wurde die Landform versenkt und in einem Glaszylinder unter einem Sturz weiterkultiviert. Nach 6 Tagen waren bereits Wasserblätter angelegt. Die Wasserform wurde im Licht kulti-

viert. Die Spitzen über der Wasseroberfläche befestigt. Bereits am 4. Tage waren Landblätter gebildet. Die Messungen wurden im Potometer vorgenommen (Minutensaugung). Bei der Messung war der Sproß der ursprünglichen Landpflanze völlig untergetaucht; bei der Wasserpflanze blieben die bereits gebildeten Landblätter in der Luft. Die Sproßlänge beider Pflanzen betrug 30 cm.

M. br., Landform		M. br., Wasserform	
Anfängliche Saugung . . . . .	5,4	Anfängliche Saugung . . . . .	0,5
1. Tag nach der Versenkung . . . . .	0,5	1. Tag . . . . .	0,5
2. " " " " . . . . .	0,21	2. " . . . . .	0,5
6. " " " " . . . . .	0,2	6. " Landblatt gebildet . . . . .	0,6
10. " " " " . . . . .	0,2	10. " . . . . .	1,0
14. " " " " . . . . .	0,3	14. " . . . . .	1,7
20. " " " " . . . . .	0,4	20. " . . . . .	2,6

Durch Hannig ist bereits festgestellt worden, daß auch den Hydrophyten ein osmotisches Gefälle zukommt. Bei *Elodea*, *Cabomba* und *Isoetes*, ebenso bei *Victoria regia* und *Nymphaea* — Hannig rechnet sie zu den Helophyten — ist ein Unterschied von durchschnittlich zwei Atmosphären zwischen Wurzel und Blättern vorhanden. Hannig wundert sich mit Recht über diese Erscheinung bei untergetauchten Pflanzen, bei denen kein Transpirationsstrom existiert. Wenn auch der Wurzeldruck und der im Sproß lokalisierte Druck theoretisch allein imstande sind, die Wasserversorgung zu regeln, so besteht doch immerhin die Möglichkeit, daß bei den submersen Pflanzen der Mangel der Transpiration durch eine andere Erscheinung ersetzt ist. Ist es nicht möglich, daß außer der Druckkraft noch eine Zugkraft mitwirkt, als deren Energiequelle Wärme — erhöhte Eigentemperatur gegenüber der Umgebung — in Betracht kommt, die einen ständigen Wasserstrom nach außen unterhält? Außer den Versuchen wären aber eingehende physikalisch-theoretische Erörterungen notwendig, um entscheiden zu können, ob dieser durch Oxydationsprozesse erzeugten Temperaturerhöhung der Pflanze eine wesentliche Bedeutung bei der Wasserbewegung zukommt. Es sollen hier nur einige Temperaturmessungen mitgeteilt werden. In einen mit Wasser gefüllten Erlenmeyerkolben wurden Sprosse der Versuchspflanze getan; der Kolben wurde durch einen Plastilinpfropf, in den ein Thermometer eingefügt war, abgeschlossen. Die späteren Versuche wurden in schmalen Zylindern angestellt; auch in Erde wurzelnde Pflanzen wurden verwendet. Die Versuche wurden im Raum „Konstante Temperatur“ ausgeführt.

Versuchspflanze	Zeit	Temperatur des Sproß- gefäßes	Temperatur des Kontroll- gefäßes	Zimmer- temperatur
Elodea canadensis	9 <sup>00</sup>	12,2°	11,8°	11,8°
	10 <sup>00</sup>	12,3°	11,8°	11,8°
	11 <sup>00</sup>	12,3°	11,8°	11,9°
Myriophyllum spicatum	2 <sup>00</sup>	13°	12,3°	12,3°
	3 <sup>00</sup>	12,8°	12,3°	12,4°
	4 <sup>00</sup>	12,9°	12,3°	12,3°
Elodea crispa	9 <sup>00</sup>	12,5°	12,25°	12,3°
	10 <sup>00</sup>	12,5°	12,35°	12,4°
	11 <sup>00</sup>	12,6°	12,4°	12,45°
Myriophyllum spicatum, dunkel	9 <sup>00</sup>	13,0°	12,8°	12,8°
	10 <sup>00</sup>	13,0°	12,8°	12,8°
	11 <sup>00</sup>	13,1°	12,8°	12,9°
Elodea crispa, dunkel	10 <sup>00</sup>	12,85°	12,85°	12,7°
	11 <sup>00</sup>	12,85°	12,8°	12,8°

Diese Daten zeigen, daß die Pflanze eine um  $\frac{2}{10}$ — $\frac{7}{10}$  Grad höhere Temperatur als das Wasser besitzt. Dieser Temperaturunterschied läßt sich bei Myriophyllum auch im Dunkeln nachweisen. Ob diese Differenz groß genug ist, um bei der Wasserbewegung eine Rolle spielen zu können, soll hier nicht erörtert werden. Wahrscheinlich jedoch ist diese durch Wärmeproduktion ermöglichte Wasserabgabe von untergeordneter Bedeutung. Ob dem Wurzeldruck, ob dem Blutungsdruck des Sprosses die Hauptaufgabe bei der Wasserbewegung zufällt oder ob neben diesen treibenden Kräften noch eine saugende Kraft, als deren Quelle die durch Atmung erregte Eigenwärme der Pflanzen gelten kann, in stärkerem Maße mitwirkt, soll durch weitere Untersuchungen klargestellt werden. Es würde ebenfalls zu weit führen, zu erörtern, inwieweit die Wasserpflanzen die mechanistische bzw. die vitalistische Hypothese des Saftsteigens stützen. Einer späteren Untersuchung soll es vorbehalten sein, die Kräfte und Energiequellen einwandfrei festzustellen.

### Schlußbetrachtung.

Da die Wasserbewegung kein einfacher physikalischer Vorgang ist, sondern eine sehr komplizierte Lebenserscheinung darstellt, wird sie wohl nie restlos aufgeklärt werden können. Aus allen Ursachen und

Untersuchungen ergibt sich jedoch mit Sicherheit, daß bei den Wasserpflanzen ein aufsteigender Wasserstrom besteht, daß also in diesem Punkte ein prinzipieller Gegensatz zwischen Land- und Wasserpflanzen nicht vorhanden ist. Die Wurzel dient zur Aufnahme, der Sproß zur Abgabe des Wassers. Zu dem gleichem Resultat kamen Pond und Snell durch Kulturversuche, Unger auf Grund quantitativer Experimente. Das Ergebnis steht ferner im Einklang mit dem Nachweis Hannigs, daß bei den Wasserpflanzen ebenso wie bei den Landpflanzen ein osmotisches Gefälle von den Blättern zu den Wurzeln besteht. Die von Wieler gemachten Beobachtungen des Blutens bei *Elodea*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum* und anderen Hydrophyten lassen in der Wasserversorgung ein den Landpflanzen analoges Verhalten als sicher annehmen. Ebenso spricht auch die Tatsache, daß die Wasserpflanzen, wie Leclercq du Sablon fand, einen sehr hohen Aschengehalt besitzen für die physiologische Bedeutung der Wurzel. Da die Guttationsgröße der Wasserpflanzen weit geringer ist als die Transpirationsgröße der Landpflanzen, ist es verständlich, daß auch die Ausbildung der Leitungsbahnen eine geringere ist. Da aber aus den Versuchen auch hervorging, daß die aktive Mitwirkung von Zellen des Sprosses bei dem Saftsteigen eine Rolle spielt, darf der Rückbildung des Leitungsgewebes kein zu großer Wert beigemessen werden. Wo eben die experimentellen Ergebnisse in Widerspruch mit den anatomischen Befunden stehen, ist anzunehmen, daß die herrschenden Ansichten über die physiologische Bedeutung von bestimmten Geweben bei den Wasserpflanzen nur eingeschränkte Geltung haben. So spricht wohl fast alles gegen die hauptsächlich von Schenck, Kohl, Frank, Ludwig vertretene Ansicht, daß bei den submersen Pflanzen die Aufnahme der Nährsalze durch die ganze Oberfläche erfolge, bei den Schwimmblattpflanzen die mit Wasser in Berührung stehenden Teile zur Wasseraufnahme bestimmt seien, die Wurzeln in der Hauptsache nur als Haftorgane fungieren. Die Ergebnisse stehen aber auch in Übereinstimmung mit den anatomischen Untersuchungen von Sauvageau, Weinrowsky und Minden, aus denen Burgerstein den Schluß zieht: „Wie in Landpflanzen existiert auch in submersen Wasserpflanzen ein Transpirationstrom, dessen Abflußstellen die Apicalöffnungen der Blätter sind.“ Ich halte es für richtiger, nach der auch von Burgerstein angewendeten, üblichen Terminologie von einem Guttationsstrom zu sprechen. So besitzen im allgemeinen die Hydrophyten noch den ursprünglichen Modus der Wasserversorgung. Daß einzelne unter ihnen ein abweichendes Verhalten zeigen, darf nicht Verwunderung erregen. In der Ontogenie macht sich bei manchen eine



allmähliche Verkümmernng des Wurzelsystems geltend. Bei anderen Pflanzen, für welche die Wurzelausbildung in Wasser und wasser-gesättigtem Boden besonders erschwert war, hat sich die Rückbildung der Wasserbahnen schneller vollzogen und ist bereits phylogenetisch festgelegt; es ging die Wurzelfunktion auf den Sproß über. Nach Klärung der Wasserbewegung sei nun zur Hydropotenfrage zurückgekehrt. Als Abflußstellen des Wassers kommen Hydathoden, Scheitelöffnungen und die Perrot-Mayrschen Zellen in Betracht. Bei den Aponogetonaceen spielt die Scheitelöffnung nur eine untergeordnete Rolle. Die Apicalöffnung entsteht stets nach den Hydropoten, meist kurz vor Absterben des Blattes. Man könnte sie deshalb mit den im Alter des Blattes auftretenden Sekretionserscheinungen in Zusammenhang bringen — eine Ansicht, die bereits Strasburger aus anderen Erwägungen heraus als Vermutung ausgesprochen hat. Auch bei *Ranunculus aquatilis* und *fluitans* entstehen die Apicalöffnungen später als die Hydropoten. Hingegen sind bei anderen Pflanzen, wie Weinrowsky zeigte, schon sehr früh Scheitelöffnungen angelegt, so auch bei der Hydropotenpflanze *Myriophyllum spicatum*. Es ist anzunehmen, daß bei den einen mehr diese, bei den anderen mehr jene Organe bei der Ausscheidung die Hauptrolle spielen. Bei *Aponogeton ulvaceus* kommen nur die Hydropoten als Ausscheidungsstellen in Frage, da die Scheitelöffnung zu spät entsteht und schließlich auch nicht allein die gesamte Wassermenge abzugeben vermag. Ebenso fungieren die Hydropoten der Schwimmblätter von *Aponogeton Dinteri* und *distachyus* als Sekretionsorgane. Auch wird bei *Myriophyllum spicatum* der Hydropotenoberfläche Beteiligung an der Wasserausscheidung zukommen, da die Spitzenöffnung nicht die gesamte Guttationsmenge abgeben kann. Der jungen Pflanze von *Potamogeton natans* kommt Wasserausscheidung durch die Hydropoten und durch die Scheitelöffnung zu; im Alter treten wahrscheinlich bei Verkümmernng der Wurzel die submersen Teile in den Dienst der Wasseraufnahme. Ebenso ist es bei der Infloreszenzachse der Aponogetonaceen zweifelhaft, welche Funktion den Hydropoten zuzusprechen ist. Nach der Befruchtung reifen die Samen im Wasser heran. Die zuerst mit Spaltöffnungen versehene Achse bildet im Wasser Hydropoten; auch die Fruchtschale und das Kelchblatt nehmen streckenweise die Veränderung ihrer Zellwände vor. In Luft vermag die Infloreszenz ihre Samen nicht zu reifen. Ist da die vergrößerte Transpiration oder die unterbundene Wasseraufnahme als Ursache anzusehen? Auf Grund von Versuchsergebnissen mit Infloreszenzen, die vor Transpiration geschützt waren, halte ich die erste Ansicht für richtig.

Daß die Hydropoten als wasserausscheidende Organe zu betrachten sind, schließt natürlich nicht aus, daß sich einzelne Fälle nachweisen lassen, in denen ein Funktionswechsel dieser Organe stattgefunden hat. Weist die Epidermis keine Differenzierung auf, so ist sie in ihrer ganzen Ausdehnung zur Ausscheidung befähigt. Die Möglichkeit, daß bei Wasserpflanzen mit Apicalöffnung außer der Wurzel auch die Epidermis oder Teile derselben an der Wasseraufnahme beteiligt sind, ist meines Erachtens zu verneinen. Daß es Hydrophyten gibt, die in späteren Stadien einen wohlentwickelten Sproß, dagegen ein in der Entwicklung zurückgebliebenes Wurzelsystem besitzen, ist bekannt. Diese verschaffen sich wie *Ceratophyllum demersum* ihre Nährsalze aus dem Wasser — gleichgültig, ob die Epidermis mit Hydropotensubstanz imprägniert ist oder nicht. Bei den Pflanzen mit Schwimmblättern ist der Wasserstrom analog. Nur die Wurzel nimmt Wasser auf. Sämtliche Teile oder bestimmte Organe der submersen Oberfläche scheiden Wasser in flüssiger Form, die mit Luft in Berührung stehenden Flächen in Dampfform ab. Die Hydropoten sind wie die Hydathoden und Apicalöffnungen Organe der Wasserausscheidung.

Wenn Mayr seine Ansicht, daß die Hydropoten Aufnahmeorgane sind, durch die stets zu beobachtende Reduktion dieser Zellgruppen über Wasser zu stützen versucht, so kann ich dem nicht beistimmen. Ich habe gezeigt, daß die Hydropoten an Luftspreiten durch Spaltöffnungen ersetzt werden, also ein Schluß auf Analogie beider Organe Berechtigung hat. Nach Mayr spricht außerdem gegen die Ausscheidung der Mangel jeglicher Sekrete bzw. Exkrete. Bei den typischen Sumpfpflanzen, *Limnanthemum lacunosum*, *geminatum* und *Villarsia reniformis* beobachtete ich, besonders bei Unterwasserkulturen, in einigen, oft kreisförmig angeordneten Zellen der Hydropoten Sekrete; ebenso kann man bei *Aponogeton fenestralis* Sekrete in den Hydropotenzellen wahrnehmen. Die Organe sind also dem Sekretions-, nicht dem Absorptionssystem unterzuordnen. Daß die an Luftblättern auftretenden Hydropoten dazu bestimmt seien, „aus Regen und Tau oder bei eingetretener Überschwemmung direkt Wasser und gelöste Salze aufzunehmen“, leuchtet mir nicht ein. Gerade bei Überschwemmung wären die Hydropoten die einzigen Organe, mit denen die Pflanze noch ihre Wasserzirkulation aufrecht erhalten könnte — nach Ausschaltung der Spaltöffnungen die einzigen abgabefähigen Organe. Wenn schließlich Mayr als stärksten Beweis für die aufnehmende Fähigkeit das wurzellose *Ceratophyllum* anführt, das ganz mit Hydropotenzellen bedeckt ist, so scheint mir das nicht besonders glücklich; denn die Annahme, daß *Ceratophyllum* einst,

als es noch Wurzeln besaß, die Hydropoten zur Wasseraufnahme benutzte und darum die Wurzeln langsam rückbilden konnte, kann sich wohl auf keine Tatsache stützen. *Myriophyllum spicatum*, das die gleichen anatomischen Merkmale besitzt, hat ein gut entwickeltes Wurzelsystem.

Die Struktur und chemische Beschaffenheit der Perrot-Mayrschen Zellen läßt a priori beide Funktionen zu. Auf Grund meiner Versuche

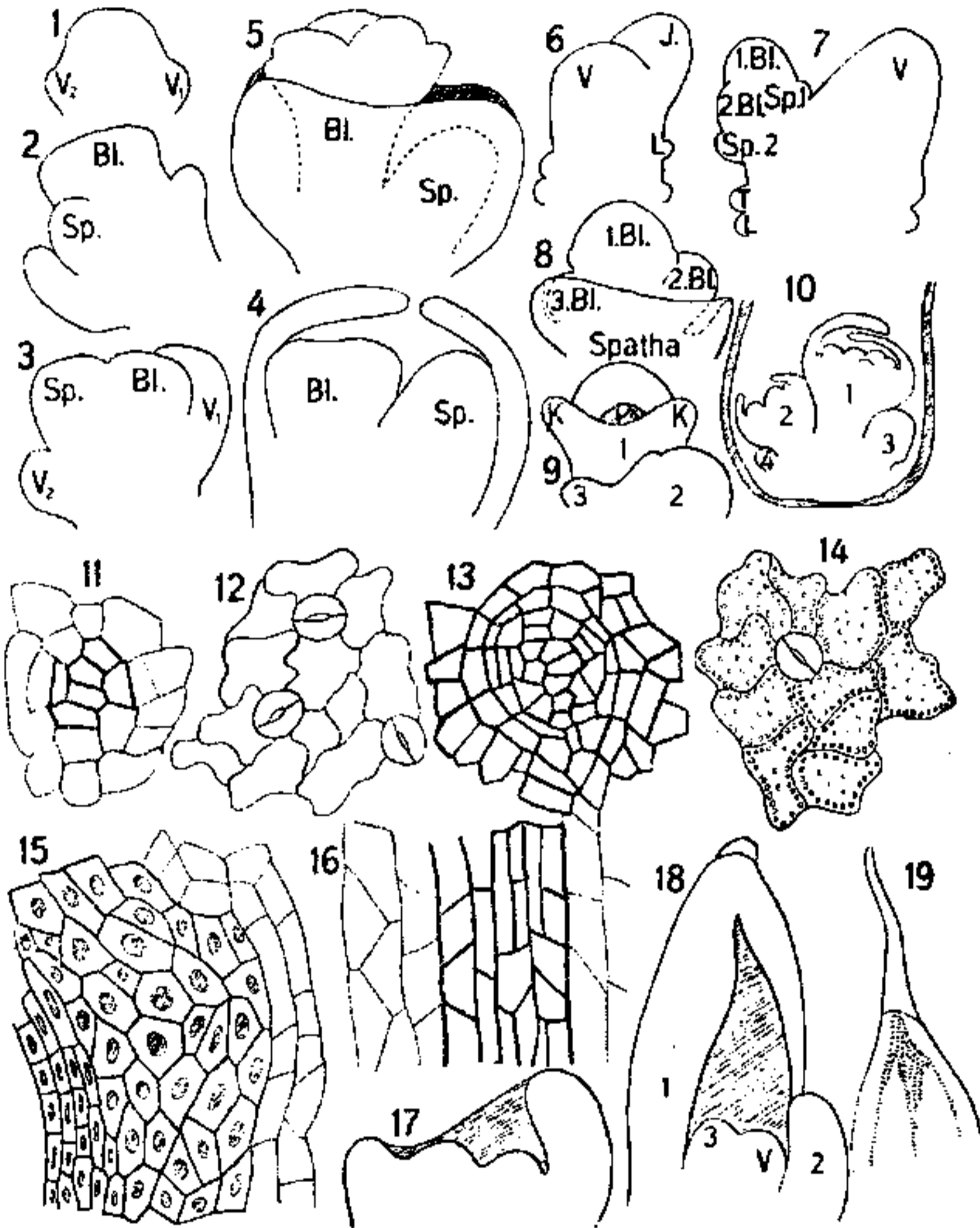


Fig. 3. 1—5, Blütenentwicklung von *Elodea crispera*.  $V_1$  = Erstes Vorblatt,  $V_2$  = zweites Vorblatt, *Sp* = Sproß, *Bl* = Blüte. 6—10 Blütenentwicklung von *Elodea densa*. *V* = Sproßvegetationspunkt, *J* = Infloreszenzvegetationspunkt, *Bl* = Blüte, *Sp* = Spathablatt, *K* = Kelch, *P* = Perigonblatt, *T* = Tragblatt, *L* = Laubblatt. In 9 und 10 bedeuten die Zahlen 1, 2, 3 die aufeinanderfolgenden Blüten. 11—14, *Villarsia reniformes*, Epidermis der Blattunterseite. 11 Rudimentäre Hydropote eines Landblattes. 12 Spaltöffnungsreiche Epidermis eines Landblattes. 13 Hydropote eines Schwimmblattes. 14 Spaltöffnungsarme Epidermis eines Schwimmblattes. 15 Hydropotenzellen der Blattunterseite von *Ap. fenestralis* nach Schwefelsäurebehandlung. 16 Hydropoten von der Innenseite eines Fensters gerade nach Beginn der Gitterbildung (*Ap. fenestr.*). 17 Junge Infloreszenz von *Ap. distachyus*, die beiden Spathablätter und den in zwei Teile gespaltenen Vegetationskegel zeigend. 18 Stellungsverhältnisse am Vegetationspunkt einer Jugendpflanze von *Ap. Dinteri*. 19 *Ap. Dinteri*. Das 1. Blatt läßt die erste Anlage des Anhangsorgans erkennen. Jugendblatt mit Anhangsorgan.

muß ich jedoch die Deutung der Organe als „Wassertrinker“ ablehnen. Der Mayrsche Ausdruck ist, da er mit Tatsachen nicht in Einklang steht, fallen zu lassen. Die Bezeichnungen Hydathoden oder Wasserdrüsen charakterisieren diese mit metamorphosierter Zellwand ausgestatteten Epidermiszellen nicht treffend, sind auch schon für andere Organe in Gebrauch. Ich halte es für besser, diese Zellgruppen nicht in Rücksicht auf ihre Funktion, sondern ihre Entstehung zu benennen. Daß diese nur bei Wasser- und Sumpfpflanzen auftretenden Organe eine Anpassung an das Wasserleben darstellen, ist ja sicher. Die Umgestaltung bestimmter Zellen der Oberhaut ist auf den Einfluß des Wassers zurückzuführen; es liegt eine Hydromorphose vor. Man könnte also nach der Natur des bewirkenden Faktors von hydromorphen oder hydatogenen Zellen sprechen und die charakteristischen Zellgruppen als hydromorphe oder hydatogene Organe bezeichnen.

### Literatur.

- Baranetzky, Untersuchungen über die Periodizität des Blutens. . . . Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. XIII, 1873.
- Benecke, Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia* cr. Bot. Zeit. 1903.
- G. Bentham et J. D. Hooker, Genera plantarum III. Vol. Tert., Pars II. London 1883.
- Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, 1904.
- Caspary, Die Hydrillen. Pr. Jahrb. f. w. B., Bd. I, 1858.
- M. A. Chrysler, Potamogetonaceae. Bot. Gaz. 44, 1907.
- Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen h. Pf. v. d. Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora 1892.
- Cosson et Germain, Flore des environs de Paris, 1861.
- Czapek, Pr. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, Bd. XXXII, 1898.
- Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Carus, 2. Aufl., 1899.
- Diels, Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.
- Dutailly, Observations sur l'Aponogeton dist., Ass. Fr. p. l'avanc. d. sc. Nantes 1875. Paris 1876.
- A. Engler, Beitr. zur K. der Aponogetonaceae. Bot. Jahrb. VIII, 1887.
- A. Engler u. K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien II, 1889.
- E. Esenbeck, Beitr. z. Biol. der Gattungen Pot. und Scirpus. Flora 1915.
- H. Fitting, Reizerscheinungen der Pflanzen. H. d. N., Bd. VIII. Jena 1913.
- A. B. Frank, Über die Lage und Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. I.
- K. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Berlin 1883.
- Ders., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889.
- Ders., Pflanzenbiol. Schilderungen II. Marburg 1891.

- Ders., Über den Einfluß des Lichtes auf d. Gestaltung d. Kakteen. . . . Flora 1895.
- Ders., Einleitung i. d. experimentelle Morph. d. Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908.
- Ders., Organographie d. Pflanzen, I. Teil, 2. Aufl. Jena 1913.
- H. Glück, Biol. u. morph. Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena 1905 u. 1911.
- Haberland, Physiologische Pflanzenanatomie, 1918.
- Hannig, Untersuchungen über d. Verteilung d. osmotischen Druckes. . . . B. d. d. b. Ges., Bd. XXX, 1912.
- W. Hermann, Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Bez. zur Transpiration. Flora 1917.
- Hildebrand, Die Samenverbreitung b. Aponogeton dist. Flora 1881.
- Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- Horn, Zur Entwicklungsgesch. d. Blüte Elodea can. Arch. d. Pharm., Jahrg. 51, 1872.
- Karsten, Über d. Entwickl. d. Schwimmbl. b. Wasserpflanzen. Bot. Zeit. 1888.
- G. Klebs, Über künstliche Metamorphosen, 1906.
- Ders., Probleme d. Entwickl. I—III. Biol. Zentralbl. 1904.
- H. Kniep, Über den Einfluß der Schwerkraft . . . . Pr. Jahrb. f. w. B. 1910, Bd. XLVIII.
- Kohl, Die Transpiration d. Pflanzen. Braunschweig 1886.
- K. Krause u. A. Engler, Aponogetonaceae. Das Pflanzenreich IV, 13, Heft 24, 1906.
- O. Lakon, Über die Bedingungen d. Heterophyllie bei Petr. sat. Flora 1918.
- Leclercq du Sablon, Sur la signif. d. dégagement de la vapeur d'un pas d. pl. Revue gén. d. B., Tome XXI, 1909.
- Linné, Saururus natans. Mant. II, 1771.
- J. P. Lotsy, Vorträge über bot. Stammesgeschichte, Bd. III, 1. Teil. Jena 1911.
- Fr. Ludwig, Lehrbuch d. Biologie d. Pflanzen. Stuttgart 1895.
- P. Magnus, Beitr. z. K. d. Gattung Najas. Berlin 1870.
- Mayer, Ouvirandra fenestralis. Gartenflora. Erlangen 1863.
- Mayr, Hydropoten bei Wasser- u. Sumpfpflanzen. Diss. Dresden 1914. Beih. z. Bot. Centr. 1915, Bd. XXXII, 1. Abt.
- E. Mer, De la vég. à l'air des plants aqu. Compt. rend. hebd. des séances de l'ac. d. sc., Tome XCIV. Paris 1882.
- Müller, Die Entwickl. v. Vallisneria sp. Hanstein, Bot. Abh. 3. Bonn 1875.
- Noll, Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.
- Paál, Analyse d. geotr. Reizvorganges mittels Luftverdünnung. Pr. Jahrb. f. w. B. 1912, Bd. L.
- Perrot, Sur une particularité de structure de l'épiderme inférieur . . . Journal de Bot., Tome XI, No. 12.
- W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1897 und 1904.
- Pitra, Versuche über d. Druckkraft d. Stammorgane . . . 1897, Pr. Jahrb. f. w. B., Bd. XI.
- Planchon, Sur le genre Aponogeton. Ann. d. sc. III. Ser. Botanique. Paris 1844.
- Pond, The biological relation of aquatic pl. to t. substr. Contr. t. t. biol. of the Gout Lakes, 1905.
- Raunkiär, De Danske Blomsterplanters Naturhistorie, Bd. I, Enkim bladede. Kopenhagen 1895—1899.

- O. Renner, Experimentelle Beitr. z. K. d. Wasserbewegung. Flora 1911.  
 Ders., Wasserversorgung d. Pflanzen. H. d. N., Bd. X. Jena 1915.  
 Rohrbach, Beiträge z. K. einiger Hydrocharideen, 1871.  
 C. Sauvageau, Journal de Botanique, 1890.  
 Schenck, Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.  
 Ders., Vergleichende Anat. d. subm. Gew. Bibl. Bot., Heft 1. Kassel 1886.  
 Ders., Wasserpflanzen. H. d. N., Bd. X. Jena 1915.  
 Scholz, Nutation d. Blütenstiele. . . . Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. V, 1892.  
 Serguéeff, Contrib. à la morph. et la biol. des Aponog. Diss. Genève 1907.  
 Snell, Unters. u. d. Nahrungsaufnahme d. Wasserpflanzen. Flora 1908.  
 H. Solereder, Syst.-anat. Unters. d. Blattes d. Hydroch. Beitr. z. bot. Zentralbl. XXX, I, 1913.  
 E. Strasburger, Über d. Bau u. d. Verr. d. Leitungsbahnen. Jena 1891.  
 Thoday and Sykes, Prel. obs. on the transp. current in subm. waterpl. Ann. of Bot. 23, 1909.  
 Unger, Beitr. z. Physiol. d. Pflanzen. Sitzungsber. d. K. Ak. d. W., Math.-Nat. Kl., Bd. XXV. Wien 1857.  
 W. Vischer, Exp. Beitr. z. K. d. Jugend- u. Folgeformen d. Pflanzen. Flora 1915, Bd. XXXII.  
 H. Vöchting, Unters. z. exp. Anat. u. Path. d. Pflanzen II. Tübingen 1918.  
 Wakker, Über d. Einfl. d. u. Mediums a. d. Wurzeln. Pr. Jahrb. f. wiss. Bot.  
 Weinrowsky, Unters. ü. Scheitelöffnungen b. Wasserpflanzen. Diss. Berlin 1898.  
 Wettstein, Samenb. u. Keimung v. Ap. Bern. Österr. bot. Zeitschr., 56. Jahrg. Wien 1906.  
 A. Wigand u. E. Dennert, Nelumbium sp. Bibl. Bot., Heft 2. Kassel 1887 bis 1889.  
 Wieler, Das Bluten d. Pflanzen. Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. VI, 1892.  
 Wortmann, Studien ü. geotr. Nachwirkungserscheinungen. Bot. Zeit. 1884.

---

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Universität München ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Karl von Goebel, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke, möchte ich an dieser Stelle für die Überlassung des Versuchsmaterials und der reichen Hilfsmittel des neuen Institutes wie für die stets gewährte Unterstützung meinen ergebensten Dank aussprechen. Daß die Arbeit in manchen Teilen die vielleicht erwünschte Ausführlichkeit vermissen läßt, daß Abbildungen fast ganz fehlen, ist durch die Zeitumstände bedingt.

München, 24. Dezember 1919.

---