

Zur Anatomie und Systematik der Gattung *Isoëtes* L.

Von Ulrich Weber.

Mit 45 Abbildungen im Text.

I. Anatomischer Teil.

Einleitung.

Eine Eigentümlichkeit aller Arten der Gattung *Isoëtes* Linn. ist das knollenartige Rhizom, das durch sein sekundäres Dickenwachstum immer wieder die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gezogen hat. Vor allem haben die Produkte des Cambiums stets von neuem zur Diskussion angeregt, nachdem um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ihr genaueres Aussehen bekannt geworden ist. Da noch in den letzten beiden Arbeiten über diesen Gegenstand von Miß *Stoke y* (34) und von *West* und *Takeda* (35) über die Natur der vom Cambium nach innen abgegebenen Zellen vollkommen verschiedene Ansichten geäußert werden, erscheint eine neue Untersuchung des Gewebes angebracht. Mit dieser Hauptfrage, der nach der Natur der „Prismazellen“, stehen einige andere in Beziehung. Es ist noch zweifelhaft, ob ein primäres Phloëm in der Knolle vorhanden ist, und wie der Anschluß der Gefäßbündel der Blätter und Wurzeln an den Zentralzylinder und an das sekundäre Gewebe erfolgt, Fragen, die ebenfalls in der verschiedensten Art beantwortet worden sind.

Die folgenden Untersuchungen führte ich hauptsächlich an *I. lacustris* L. aus, von welcher Art mir reichlich Material zur Verfügung stand. Lebende Pflanzen sammelte ich im kleinen Krebssee beim Ostseebad Bansin (Pommern) und im Garrensee bei Ratzeburg in Lauenburg; außerdem benutzte ich die im Münchener botanischen Garten kultivierten Pflanzen. Im übrigen stand mir in Alkohol eingelegtes Material zur Verfügung, das Herr Geh. Rat

v. G o e b e l im Titisee (Schwarzwald) sammelte. *I. malinverniana* Ces. et DNtrs. wurde ebenfalls im Münchener botanischen Garten kultiviert, weitere Exemplare bekam ich von Herrn R. L e y (Potsdam), dem ich auch an dieser Stelle für seine Freundlichkeit bestens danken möchte. *I. hystrix* DR. sammelte Herr Geh. Rat v. G o e b e l in Algier, *I. Gardneriana* Kunze und *I. Goebelii* n. sp. auf dem Itatiaia in Brasilien und stellte mir von allen drei Arten Alkoholmaterial freundlichst zur Verfügung.

Die Pflanzen wurden zur anatomischen Untersuchung in 70% Alkohol oder Juels Fixierflüssigkeit fixiert, auf dem Mikrotom in Schnitte von 3—20 μ zerlegt und, abgesehen von den speziell angegebenen Färbungen, mit Hämatoxilin nach Ehrlich, nach Heidenhain oder nach Delafield gefärbt. Zur chemischen Untersuchung benutzte ich meist Handschnitte.

Der Stamm.

In der Mitte der Blattrosette, in den Scheitel der Knolle eingesenkt, findet sich der Vegetationspunkt des Stammes. Hofmeister (20) nahm an, daß er aus einer einzigen Scheitelzelle besteht, während die neueren Beobachter sich fast ausnahmslos für eine Gruppe gleichmäßiger Zellen, die „Scheitelzellenfläche“ Hegelmaiers (18), ausgesprochen haben. Meine Präparate von *I. lacustris*, *I. malinverniana* und *I. hystrix* zeigten niemals ein Aussehen, das die Anwesenheit einer einzigen Scheitelzelle wahrscheinlich gemacht hätte.

Von diesem Meristem aus nimmt das primäre Xylem seinen Ursprung (Abb. 1). In der Frage, ob es sich nur aus den Gefäßbündelenden der Blätter und Wurzeln zusammensetzt, oder ob auch stammeigene Tracheiden gebildet werden, besteht Meinungsverschiedenheit. Für die junge Pflanze wird allerdings von allen Beobachtern versichert, daß der Stamm keine eigenen Tracheiden bildet. Aber für die ältere Pflanze sind, nur Campbell (11), Farmer (14) und Miß Stokey (34) dieser Ansicht, während Hofmeister (20), Hegelmaier (18), Bruchmann (10), Scott und Hill (29), West und Takeda (35) behaupten, daß auch stammeigene Tracheiden am Aufbau des primären Xylems teilnehmen. Scott und Hill und Stokey geben an, daß Hofmeister das Gefäßbündel des Stammes als nur aus Blatt- und Wurzelgefäßbündeln zusammengesetzt betrachtet hätte. Ich kann dieser Angabe nicht zustimmen, da Hofmeister (20, S. 147) von der älteren Pflanze ausdrücklich schreibt: „Der obere zylindrische Teil des Holzkörpers wächst aufwärts durch Verholzung der seinen

Scheitel überlagernden Zellen der Endknospe und Anlagerung der Anfänge zu neuen Wedeln abgehender Gefäßbündel.“

Da sich im Stamm schon oberhalb der ersten ausgebildeten Blattgefäßbündel vollkommen fertige Tracheiden finden, wird man sich der Annahme von stammeigenen Tracheiden nicht entziehen können. In Abb. 1, einem Längsschnitt durch eine *I. malinverniana*-

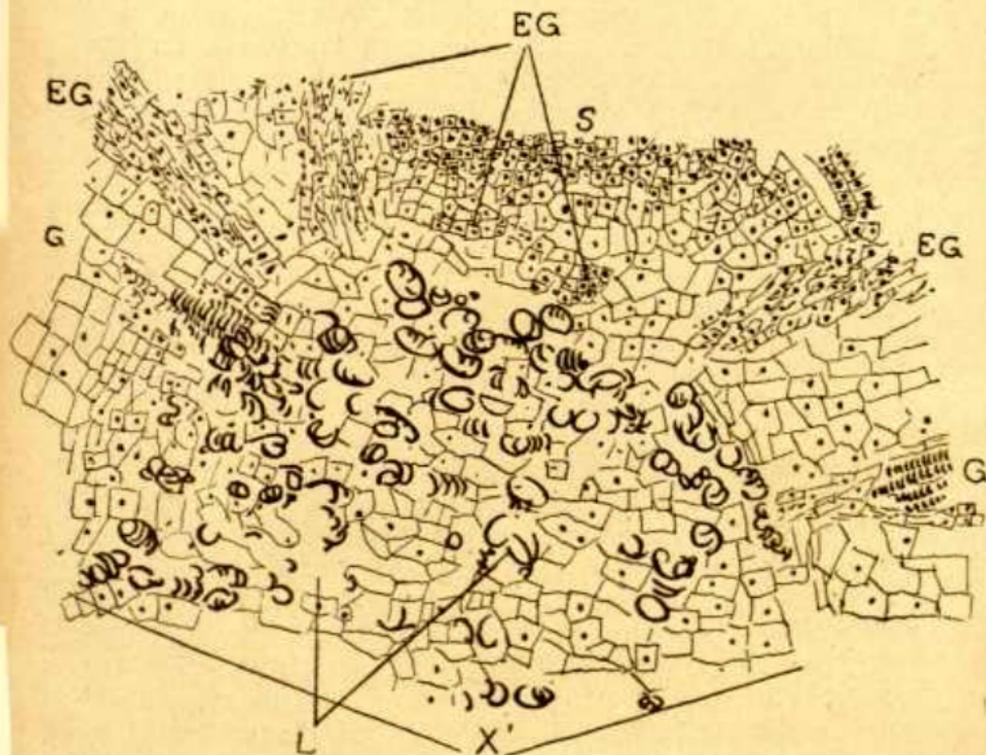


Abb. 1.

I. malinverniana. Längsschnitt durch eine junge Pflanze. Vergr. 150. X') primäres Xylem. L) im primären Xylem auftretende Hohlräume, G) Gefäßbündel, EG) in Ausbildung begriffene Gefäßbündel, S) Scheitelmeristem. Vergr. 150.

Knolle, sieht man, wie zwischen den obersten, noch völlig undifferenzierten Gefäßbündeln bereits wohlausgebildete Tracheiden lagern.

Das primäre Xylem setzt sich anfangs bei allen untersuchten Arten als ein säulenartiger Gewebekörper nach unten fort, an dem viele Blattgefäßbündel entspringen. Im unteren Teil der Knolle verliert es diese Form und geht plötzlich aus der walzenförmigen in eine zweilappige, oder, bei den dreifurchigen Arten der Gattung, in eine dreilappige Gestalt über. Die Lappen ziehen sich oberhalb

der Furchen, die auf der Unterseite des Rhizoms verlaufen, hin, von ihnen durch eine Schicht Rindenzellen getrennt, und geben zahlreichen Wurzeleitbündeln ihren Ursprung. Dieser untere zwei- oder dreilappige Teil des Zentralzylinders wird von West und Takeda (35) als Wurzelträger oder „Rhizophore“ bezeichnet, und sie weisen auf analoge Bildungen bei *Selaginella spinosa* und bei *Pleuromeia* hin. Sie schreiben diesem Abschnitt ein primäres Meristem zu, das dem apikalen gleichgeordnet ist. Es soll sich, im Gegensatz zu diesem räumlich engbegrenzten, von der Mitte des Rhizophors als schmaler Streifen längs der Unterseite der Lappen hinziehen, während die Seitenteile der Lappen bereits von Cambium überzogen werden, das direkt an das Meristem angrenzen soll. Der Grund zu einer Trennung soll darin bestehen, daß das Meristem schon vor der Existenz des Cambiums vorhanden ist. Um dies zu belegen, verweisen West und Takeda auf eine Abbildung bei Hofmeister, dessen ins Englische übersetzte Werk (Ray Society, London 1862) mir aber leider nicht zugänglich ist. In der deutschen Ausgabe (19), die bereits 1851 erschien, ist über *Isoetes* noch nichts enthalten, und in dem Nachtrag dazu in Pringsheims Jahrbüchern (3. Band) ist über die Gattung auch nichts angeführt. In der 1855 erschienenen Arbeit Hofmeisters über *Isoetes* (20) nimmt er allein ein apikales Meristem an. Auch scheint mir aus seinen Abbildungen deutlich hervorzugehen, daß die erste Wurzel bereits vor der Anlage irgendeines apikalen Meristems oder einer rhizophorartigen Bildung erfolgt. Ich prüfte die Behauptung West und Takedas an *I. lacustris* nach, die sich nach ihren Angaben nur dadurch von *I. japonica* unterscheidet, daß die „rhizophore stele“ nur 2 Lappen bildet. Bei Untersuchung ganz junger Pflanzen, die aber bereits ein wohlausgebildetes apikales Meristem hatten, konnte ich keinerlei Meristem am unteren Ende des primären Xylem bemerken. Erst wenn an den Seiten des Zentralzylinders das Cambium auftritt, sind zugleich dort die ersten Zellteilungen wahrzunehmen. Hiernach kann ich nur der zuletzt von Farmer (14) ausgesprochenen Ansicht beistimmen, daß das abwärts gerichtete Wachstum des Stammes nur auf der Tätigkeit des Cambiums und der Ausbildung neuer Wurzeln beruht.

Die Frage, wodurch der Stamm in seinem unteren Teile veranlaßt wird sich bei einigen Arten in 2, bei anderen in 3 Lappen zu teilen, ist von Hofmeister (20) und Braun (5, 7) vermutungsweise dahin beantwortet worden, daß sie durch die Stellung der ersten Blätter zustande käme. Diese stehen bei *I. lacustris*, einer zweilappigen Form, zweizeilig und für die Formen mit dreilappigem

Stamm nahm Braun eine dreizeilige Blattstellung bei der jungen Pflanze an. Bei den Kulturen, die ich mit der dreilappigen *I. malinverniana* machte, stellte sich heraus, daß die Anordnung der ersten Blätter genau wie bei den zweilappigen Formen der $\frac{1}{2}$ -Stellung folgt, um sich wie bei diesen Arten in der von Hofmeister näher angegebenen Weise allmählich zu komplizierten spiraligen Stellungen zu steigern. Dieses Verhalten ermöglicht festzustellen, daß die Gliederung der Knolle nicht von der Anordnung der Blätter herrührt, sondern durch die Stellung der Wurzeln bedingt sein muß. Deren reihenweise Anordnung und ihr Auftreten an örtlich engbegrenzten Stellen bewirkt, daß das Cambium hier in seiner Tätigkeit behindert wird, während es im übrigen ungestört Zellen abscheiden kann. So entstehen dort die vorspringenden Seitenlappen, während da, wo unterhalb der Wurzeln die Cambiumtätigkeit erschwert wird, die Furchen eingetieft werden.

Das primäre Xylem der Knolle besteht aus quergestreckten Tracheiden mit dazwischengelagerten Parenchymzellen. Die Tracheiden des Zentralzylinders unterscheiden sich auffallend von denen der Blätter durch ihre kurze gedrungene Gestalt. Die Verdickungen sind ganz grob und liegen auffallend weit auseinander. Sehr bald wird der Zusammenhang des Gewebes gelockert, und große Hohlräume treten auf, die es offenbar funktionsunfähig machen (Abb. 1). Die durch Zerreißen hervorgerufene Erscheinung tritt bereits außerordentlich früh ein, und schon *I. malinverniana*-Knöllchen, die erst 2 mm Durchmesser haben, zeigen sie, obgleich ihnen sekundäre Tracheiden noch völlig fehlen. Das Xylemparenchym hingegen wahrt sein gesundes Aussehen und bleibt auch während der ganzen folgenden Lebensdauer der Pflanze lebendig. Während es im Innern regellos zwischen den Tracheiden verteilt ist, bildet es an der Grenze gegen die sekundären Gewebe des Rhizoms eine mehrere Zellen dicke Lage, den „parenchymatous mantle“ West und Takeda (Abb. 7). Dieser Parenchymmantel tritt an älteren Knollen von *I. lacustris*, *I. malinverniana* und *I. hystrix* klar hervor, an jüngeren ist er noch nicht deutlich zu erkennen. Während seine Abgrenzung gegen die sekundären Gewebe des Stammes verhältnismäßig leicht zu ziehen ist, fällt es schwerer seine Grenze nach innen zu bestimmen. Er hebt sich hier bei tracheidenreichen Formen, wie bei *I. lacustris*, gut ab, aber wenn diese nur spärlich ausgebildet sind und weit zerstreut liegen, wie bei der südamerikanischen *I. Goebelii*, ist seine Abgrenzung nach innen eine vollkommen willkürliche.

Die eigenartige lockere Lagerung der Tracheiden des primären Xylems, die durch ein Zerreißen des Gewebes hervorgerufen wird,

hängt zweifellos mit dem sekundären Dickenwachstum zusammen, worauf zuerst Farmer hinwies. Eine durch das Cambium bewirkte Dehnung macht sich in erster Linie in der Cortex geltend, deren Gewebe ihm durch Vergrößerung und Abrundung der einzelnen Zellen und Bildung von reichlichen Interzellularen nachgeben. Außerdem greift eine ziehende Kraft noch an den Gefäßbündeln an, die durch die sich mehrenden Cambiumprodukte, sowohl die nach außen, wie die nach innen abgegebenen, zweifellos einer starken Zerrung ausgesetzt sind. Sie wird zum Teil wohl durch eine Dehnung der einzelnen Tracheiden überwunden, zum Teil wird durch den Zug der Gefäßbündel von den vielen Blättern und Wurzeln eine Lockerung des primären Xylems erfolgen; aber da dessen beobachtete Ausdehnung in gar keinem Verhältnis zu der Dicke der vom Cambium immer neu vermehrten sekundären Gewebe steht, muß in erheblichem Maße auch ein Entlanggleiten der Cortex an den Gefäßbündeln angenommen werden. Weil vor allem die äußeren Cortexschichten sehr locker gebaut sind, die Zellen rundlich sind und zahlreiche Interzellularen einschließen, wird man ihnen kaum zutrauen können, daß sie die Gefäßbündel unverändert festhalten können, deren Festigkeit andererseits genügt, das primäre Xylem auseinander zu zerren. Daß die Dehnung des primären Xylems nicht über einen gewissen Grad hinausgeht, liegt an dem immer größeren Umfang der nach außen von ihm liegenden Gewebe, die einer Ausdehnung ihres innersten Teiles einen mit ihrem Dickerwerden wachsenden Widerstand entgegensetzen. Außerdem hängt eine Beschränkung der Ausdehnung davon ab, daß die Gefäßbündel, die nach dem Absterben der Blätter im nächsten Jahre funktionslos werden, durch das anhaltende Dickenwachstum zerreißen. Scott und Hill (29) halten die ausdehnende Wirkung für gering. Sie weisen darauf hin, daß trotz der Dehnung der Durchmesser der unteren Xylemteile kleiner sei, als der der oberen. Da aber andererseits der untere Teil des primären Xylems bereits in der Anlage dünner ist, und die Dehnung wegen des wachsenden Widerstandes und des Absterbens der Gefäßbündel nur eine gewisse Zeit anhält, wird man es nicht auffallend finden, daß der obere Teil dicker ist.

Wenn es nun auch allgemein anerkannt ist, daß ein primäres Xylem die Mitte der Knolle bildet, so besteht über das Vorhandensein und über die Lage eines primären Phloëm erhebliche Meinungsverschiedenheit. Russow (26), der Begründer der Phloëtheorie, erwähnt ein primäres Phloëm nicht. Die späteren Bearbeiter Hegelmaier, Farmer, Wilson Smith, die alle der Phloëtheorie skeptisch gegenüberstehen, schreiben ebenfalls nichts

darüber. Erst Scott und Hill (29) schreiben, daß ausnahmsweise noch ein normales außerhalb des Cambium gelegenes primäres Phloëm vorhanden sein kann. Ein solches Vorkommen ist aber sowohl von Miß Stokely, die überhaupt kein stammeigenes Phloëm anerkennt, wie von West und Takeda bezweifelt worden. Diese, Anhänger der Russowschen Phloëtheorie, haben die mir sehr wahrscheinliche Vermutung geäußert, daß hier eine Verwechslung des Cambiums mit dem Parenchymmantel vorliegt und dann einfach getüpfelte Prismazellen als primäres Phloëm gedeutet wurden. West und Takeda (35) suchen das primäre Phloëm dagegen in der Nähe des primären Xylems, und zwar im Parenchymmantel gelegen, oder zwischen dem Parenchymmantel und den Prismazellen. Sie geben eine Reihe von Abbildungen zur Erläuterung, jedoch nur in einem Fall (außer in den schematischen Zeichnungen) zeichnen sie eine Trennung von primärem und sekundärem Phloëm durch den Parenchymmantel (35, Abb. 13). Aber auch diese Abbildung kann ich nicht als überzeugend ansehen. Bei meinen Untersuchungen an *I. lacustris*, die sich nach West und Takeda in Hinsicht auf das primäre Phloëm genau wie *I. japonica* verhält, traf ich einen solchen Fall niemals an. Man kann diese Erscheinung übrigens auch so erklären, daß das in den Prismazellen, dem sekundären Phloëm dieser Autoren, reichlich vorkommende, meist in Schichten angeordnete, Parenchym hier eben bald nach dem Beginn der Cambiumtätigkeit einen Parenchymring gebildet hat, so daß das abgeschnittene Stück der Prismazellen wie ein in den Parenchymmantel hineinverlagertes „primäres Phloëm“ aussieht. Noch schwieriger fiel es mir, eine Unterscheidung vorzunehmen, wenn primäres und sekundäres Phloëm direkt aneinandergrenzen (35, Abb. 62, 64). Von den zwei Merkmalen, die West und Takeda für das primäre Phloëm angeben, kommt der unten eingehend behandelte „Callusschleim“ auch für das sekundäre Phloëm in Betracht. Ebenso ist bei beiden Phloëmartens des Stammes eine Verbindung mit dem Phloëm der Blattgefäßbündel vorhanden, wie West und Takeda selbst zugeben. So bleibt als einziges Unterscheidungsmerkmal übrig, daß die Zellen des primären Phloëms „selten in regelmäßigen Radialreihen“ angeordnet sind. Aber bereits die Bilder, die West und Takeda selbst geben (35, Abb. 13, 62), zeigen, daß auch die vom Cambium abgegebenen Zellen, die von ihnen als „secundäres Phloëm“ bezeichnet werden, durchaus nicht eine vollkommen regelmäßige Lagerung haben. Ich konnte mich also bei *I. lacustris* in keinem Falle von der Anwesenheit eines primären Phloëms in der Knolle

überzeugen und habe auch bei den anderen von mir untersuchten Arten, den *I. malinverniana*, *I. hystrix*, *I. Gardneriana* und *I. Goebelii*, keine darauf hindeutenden Strukturen gefunden. Das (primäre) Phloëm der Blätter, das die Blattspuren begleitend dem Zentralzylinder zustrebt, verliert in der Nähe des Parenchymmantels seine typische Gestalt und geht in Parenchymzellen über. Einen solchen Übergang nehmen auch West und Takeda an, nur daß sie einen Teil der Prismazellen als Phloëm ansehen, während ich sie aus weiter unten aufgeführten Gründen sämtlich für Parenchym halte.

Die den Außenteil des Rhizoms bildenden primären Cortexzellen weichen nicht wesentlich von den später durch das Cambium gebildeten Rindenzellen ab. Sie enthalten bei *I. lacustris* und *I. malinverniana* keine Pilzhyphen, wie sie von West und Takeda für *I. japonica* beschrieben werden.

Zwischen den Parenchymmantel und die primäre Cortex schiebt sich das Cambium ein, dessen Tätigkeit der größte Teil der Gewebe entstammt, die man an einer älteren Knolle wahrnimmt. Es entsteht in den jungen Pflanzeln außerordentlich früh, ich fand es bereits bei Knöllchen von 1 mm Durchmesser ausgebildet. In den alten Knollen reicht das Cambium nicht unmittelbar bis zum Vegetationspunkt hinauf. Es begleitet die Seiten des Zentralzylinders nur bis zu dem Punkt, wo die obersten Gefäßbündel ausgestaltet werden. Der Anschluß der Blattgefäßbündel erfolgt also, entgegen den Angaben Hegelmayers, unmittelbar an den Zentralzylinder.

Das Cambium gibt nach innen einem Gewebe den Ursprung, das eine hervorragende Rolle in der Literatur über die Gattung *Isoetes* spielt, den Prismazellen oder der „prismatic layer“ der englischen Forscher. Hier sei zunächst eine Zusammenstellung der Ansichten der einzelnen Autoren gegeben.

v. Mohl (23), der *I. lacustris* untersuchte, trennte noch nicht das Cambium von seinen nach innen abgegebenen Produkten.

Hofmeister (20) beschreibt an *I. lacustris* die Cambiumtätigkeit und macht darauf aufmerksam, daß das vom Cambium nach innen abgegebene Gewebe auch Tracheiden enthält.

Russow (26, S. 139) schreibt den gesamten Prismazellen als erster eine Phloëmnatur zu und bringt schon alle Hauptgründe, die seitdem immer wieder angeführt werden. Er sagt: „Wie die Xylemelemente der Blattleitbündel in den zentralen Xylemkörper, so setzen sich die Phloëmelemente der Blattleitbündel in jene Schicht direkt fort. Die tafelförmigen oder kurz prismatischen Zellen haben

deutlich verdickte und fein getüpfelte Wände und machen im Querschnitt ganz den Eindruck von Siebröhren oder Gitterzellen bei Koniferen; in ihrer Funktion stimmen sie gewiß mit den genannten Bastelementen überein; ihre von den Siebröhren abweichende Form wird erklärlich durch die Wachstumsverhältnisse des Organs, in welchem sie sich befinden.“

Hegelmaier (18) wurde durch seine schlechten optischen Hilfsmittel, die ihm die Tüpfelung der Prismazellen zu sehen verwehrten, an einem abschließenden Urteil über ihre Natur bei *I. velata* und *I. Durieui* gehindert.

Ebensowenig entscheidet sich Farmer (14), der wieder über *I. lacustris* arbeitete, für eine Ansicht und beschränkt sich auf eine Beschreibung der Prismazellen. Er bestätigt den von Russow angegebenen Zusammenhang der Prismazellen mit dem Phloëm der Blattstränge. Andererseits macht er auf die komplizierte Zusammensetzung der Prismazellen aufmerksam, und weist (wie Hegelmaier) auf die abweichende Lage des „Phloëms“ zum Cambium hin.

Wilson Smith (32), der *I. echinospora* und *I. Engelmanni* untersuchte, zweifelt die Russowsche Theorie aufs stärkste an. Er verweist auf die komplizierte Zusammensetzung der von Russow in ihrer Gesamtheit als Phloëm bezeichneten Prismazellen und hebt besonders die Anwesenheit von Tracheiden und das Fehlen typischer Siebröhren hervor.

Erst Scott und Hill (29) stellen sich in ihrer Arbeit über *I. hystrix* vollkommen auf den Boden der Phloëmtheorie. Sie bauten sie wesentlich aus, indem sie von dem Russowschen Phloëm, den ganzen Prismazellen, außer den Tracheiden noch die zuerst von Hegelmaier beobachteten stärkehaltigen Zellen abtrennen. Sie unterscheiden danach 3 Zellarten in ihm: sekundäres Parenchym, sekundäres Holz und das echte sekundäre Phloëm, wie sie die nach ihrer Ansicht kernlosen Zellen mit netzförmig verdickten Wänden nennen.

Miß Stokely (34), die vier nordamerikanische Arten untersuchte, sieht die ganzen Prismazellen als sekundäres Xylem an. Sie ist der Ansicht, daß das Parenchym sich allmählich durch Verdickung der Wände in Tracheiden umwandelt, wobei es vorkommt, daß nicht alle Zellen die Umwandlung vollenden, sondern auf mehr oder weniger vorgerückten Stadien stehen bleiben, wodurch ein getüpfeltes Aussehen hervorgerufen wird. Sie stützt ihre Ansicht von der Natur der Prismazellen hauptsächlich auf die Tatsache,

daß sie durch Färbungen den Xylemcharakter der nach ihrer Ansicht erst in Umbildung begriffenen Zellen nachgewiesen hat. Sie hat keinerlei Callusreaktionen in den Prismazellen erhalten und bestreitet einen Zusammenhang des Phloëms junger Blätter oder Wurzeln mit den Prismazellen. Die Verbindung soll erst bei älteren Gefäßbündeln durch die überwallende Tätigkeit des Cambiums eintreten.

Die letzten Bearbeiter dieser Frage, West und Takeda (35), bekennen sich wieder völlig zur Phloëmtheorie. Sie lassen die „Prismazellen“, wie Scott und Hill, aus 3 Zellarten bestehen, aus sekundärem Xylem, das aber bei der von ihnen hauptsächlich untersuchten Art, der *I. japonica* fehlt, aus Parenchym und aus sekundärem Phloëm, dessen Zellen durch die Anwesenheit von Siebplatten und das Fehlen von Stärke charakterisiert sein sollen.

Der Hauptgrund zu all diesen verschiedenen Ansichten liegt in der eigenartigen Tüpfelung der Prismazellen. Sie gab Anlaß, daß das Gewebe als Phloëm sowohl, wie als Xylem betrachtet wurde, und so habe ich denn bei meinen Untersuchungen auf eine genaue Beobachtung der Tüpfelung besonderes Gewicht gelegt.

Die Tüpfelung der Prismazellen kommt bei allen von mir anatomisch untersuchten Arten, den *I. lacustris*, *I. malinverniana*, *I. hystrix*, *I. Gardneriana*, *I. Goebeli* vor. Das Gewebe zeigt in ihnen allen ein sehr ähnliches Aussehen, wie es bisher am besten von West und Takeda abgebildet wurde, ohne daß ich das von ihnen beschriebene häufige Auftreten kleiner dunkler Flecken auf den Tüpfeln jemals in größerem Maßstabe beobachtet hätte. Es ist nicht immer leicht, die Tüpfelung bis in alle Einzelheiten gut zu sehen. Das beste Mittel, um die Tüpfel deutlich sichtbar zu machen, ist nach meinen Untersuchungen Ehrlichs Hämatoxilin. Wenn man dann die Schnitte bei dem gelblichen Licht einer elektrischen Lampe betrachtet, hat man eine gute Kontrastfärbung, die ein deutliches Erkennen in den meisten Fällen gestattet. Lampenlicht gibt auch bei weniger klaren Färbungen wie Anilinblau, Methylenblau oder Lichtgrün bessere Bilder als Tageslicht.

An den gleichen Schnitten, die die Tüpfelung der Prismazellen zeigen, kann man in der äußersten Rinde, deren Zellen bereits von der Stärke entleert sind und zum Teil schon gebräunte Zellwände haben, eine den Prismazellen äußerst ähnliche Tüpfelung der Zellwand sehen. Da diese Zellen auch dem Cambium ihre Entstehung verdanken, das sie in einer den Prismazellen entgegengesetzten Richtung nach außen abgibt, und sie in diesem äußersten, fast

inhaltsleeren Streifen nur durch Einlagerung einer unten genauer behandelten Substanz verändert sind, war die Anwesenheit der Tüpfel auch in den übrigen Cortezellen zu vermuten. Der reiche Inhalt dieser Zellen, der neben Fetttropfen vor allem in Stärkekörnern besteht, macht aber eine Erkennung der Wandstruktur unmöglich. Ich behandelte deshalb Mikrotomschnitte von *I. lacustris* und *I. malinverniana* mit Diastase, die in starker Lösung angewandt, die Stärke in 36 Stunden zerstörte. Es ergab sich nach Färbung mit wässrigem Methylenblau, daß auch das gesamte Speicherparenchym des Rhizoms voll von den charakteristischen Tüpfeln ist. Da aber

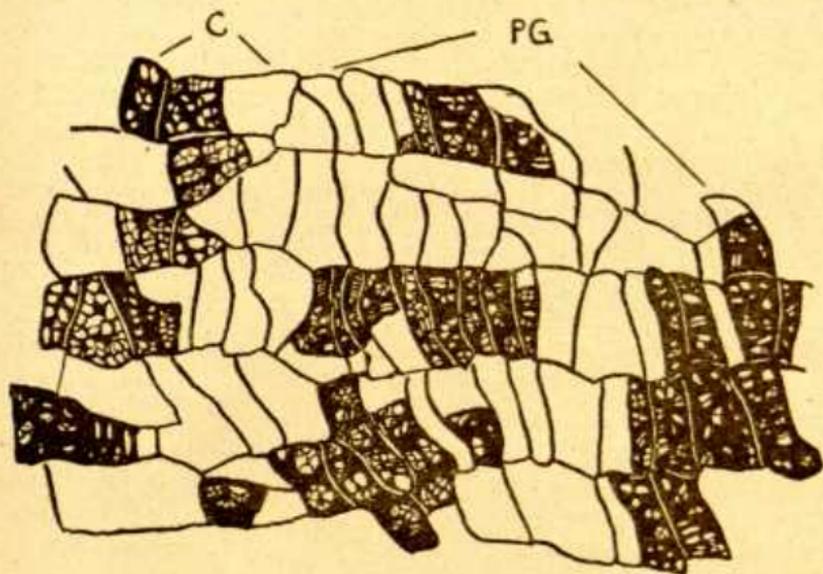


Abb. 2.

J. Goebelii. Querschnitt durch die Cortex (C) und die Prismazellen (PG). Vergr. 360.

namentlich in den dem Cambium nahen Gebieten, wo die Zellen noch jung sind, der reichere Plasmagehalt die Zellwand verdeckt, was an dieser wichtigen Stelle besonders stört, behandelte ich Schnitte dieser Arten mit Javellescher Lauge, die alle Inhaltsstoffe, sowohl Stärke wie Plasma, zerstört. Nach Färbung mit Anilinblau erhielt ich auf diese Weise sehr klare Bilder. Noch bessere Präparate bekam ich von den beiden von mir untersuchten südamerikanischen Arten *I. Gardneriana* und *I. Goebelii*. Bei ihnen, namentlich der letzten Art, ist die Cortex weit ärmer an Stärke und anderem Inhalt. Infolgedessen braucht man, um klare Bilder zu erhalten, die Schnitte nur kurze Zeit in Javellescher Lauge zu lassen, was sich in bezug auf

die eigenartige Wandbeschaffenheit der Zellen, die unten näher behandelt ist, als vorteilhaft erwies.

Die so behandelten Präparate zeigten, daß die Tüpfel, die seit Russows Untersuchungen in den Prismazellen immer wieder beschrieben worden sind, auch in den Produkten des Cambiums, die nach außen abgeschieden werden, vorhanden sind und in den Zellen der Cortex alle Wände dicht bedecken. Ein Stück der innersten Cortex, an der Stelle, wo sie an die Prismazellen grenzt, ist in Abb. 2 gezeichnet. Da man die Cambiumzellen nur an ihrem Inhalt von den benachbarten Zellen der Cortex und der Prismazellen unterscheiden kann, können sie in einem inhaltslosen Schnitt natürlich nicht mit voller Sicherheit gefunden werden. Ich habe aber in Abb. 3 eine Stelle wiedergegeben, die bei c bereits unzweifelhafte Cortexzellen zeigt, bei PG aber Zellen, die zu den Prismazellen gehören.

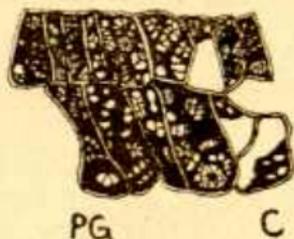


Abb. 3.

J. Goebellii. Querschnitt durch das Cambium. C) Cortex, PG) Prismazellen. ⁹ Vergr. 360.

Zwischen ihnen muß sich also das Cambium finden, und da die sämtlichen dazwischenliegenden Zellen getüpfelt sind, wird man annehmen müssen, daß auch die Cambiumzellen sich nicht anders als die anderen Zellen der Pflanze verhalten. Tüpfel finden sich außer in den längst bekannten inhaltslosen auch in allen stärkehaltigen Zellen der „Prismazellen“; nur die deutlich erkennbaren sekundären Tracheiden sind frei davon. Ebenso treten in dem Parenchymmantel West und Takedas und dem zwischen den primären Tracheiden liegenden großzelligen Parenchym die unverkennbaren hellen Flecken in der dunkelblau gefärbten Zellwand hervor (Abb. 4, 5). Ich dehnte meine Behandlung mit Javellescher Lauge auch auf die Blätter und die Wurzeln aus. Ich fand auch hier, daß das Wurzelparenchym getüpfelt ist und auch im Blatt konnte ich überall Tüpfel nachweisen. Dort tritt die Tüpfelung an einer Stelle zwischen dem Sporangium und dem dahinter verlaufenden Gefäßbündel auch an gewöhnlichen Schnitten ohne jede besondere Behandlung deutlich hervor. Die Tüpfel treten auch schon in ganz jungen Pflanzen auf.

Die Tüpfelung zeigt in den einzelnen Teilen der Pflanze ein etwas verschiedenes Aussehen. Die einzelnen Arten der Ausbildung sind aber durch mannigfache Übergänge verbunden, so daß sie sich als Glieder einer Reihe darstellen. In den Fällen, wo die Ausbildung am reichsten ist, sieht ein Tüpfel wie ein großer heller Fleck aus, der von vielen dunklen Brücken durchzogen und so in kleinere Teile

zerlegt ist. Die Flecken sind im ganzen und in ihren Teilformen rundlich oder oval. Die ovalen Tüpfel finden sich vor allem in Zellen, die in einer Richtung gestreckt sind, und deren Wände schmaler sind, als die der isodiametrischen Parenchymzellen. Deshalb treten sie besonders in den gestreckten Prismazellen häufig auf, sie sind

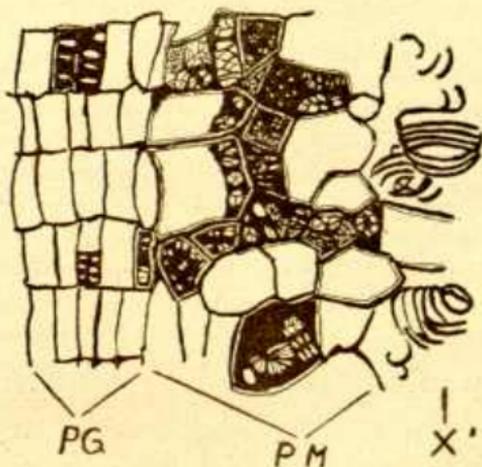


Abb. 4.

J. Goebellii. Querschnitt durch den Stamm. *X'*) Primäres Xylem, *PM*) Parenchymmantel, *PG*) Prismazellen. Vergr. 360.

aber auch in den äußersten Gebieten der Rinde zu sehen, wo zuweilen ähnliche langgestreckte Zellen auftreten. Wenn die Zelle sich noch mehr in die Länge streckt und ihre Breite vermindert, können jene großen Tüpfelungsgruppen sich überhaupt völlig auflösen. Die Tüpfel treten dann ganz einzeln auf, oder schließen sich zu zwei oder mehr zusammen, ohne jemals das reiche Bild wie in den isodiametrischen Zellen zu zeigen (Abb. 6).

Wegen des allgemeinen Vorkommens von Tüpfeln in allen Teilen der Pflanze kann ich nicht anerkennen, daß sie als „typische Siebplatten“ ein Beweis für die Phloëmnatur der Prismazellen sind. Damit ist der Hauptgrund, der seit Russow immer wieder angeführt wurde, um das Gewebe als Phloëm zu erklären, hinfällig. Auch Miß Stokes Ansicht, die dahin geht, daß die Zellwand ursprünglich dünn war und ihr erst

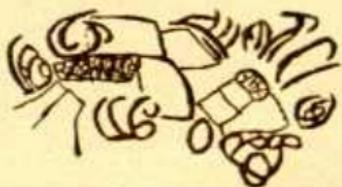


Abb. 5.

J. Goebellii. Teil des primären Xylems. Vergr. 360.

später, um die Bildung von Tracheiden einzuleiten, Verdickungen aufgelagert wurden, so daß dann die unverdickten Stellen scheinbar Tüpfel bilden, kann ich nicht teilen. Zwar treten die dickeren Stellen der Zellwand zuweilen zu Bildungen zusammen, die man als die Verdickungen einer Tracheide deuten könnte, aber da ich so geformte Zellwände an solchen Stellen des Rhizoms nachweisen konnte, wo die Bildung von Tracheiden ausgeschlossen erscheint, wird man diese Ansicht fallen lassen müssen. Zwar gibt *Stokey* an, mit Safranin Anilinblau bei zwei Arten, *I. melanopoda* und *I. Nuttallii* eine deutliche Holzfärbung bekommen zu haben. Es sind beides Arten der Sektion *Amphibiae*, die überhaupt während des Sommers auf dem Lande gedeihen, und von denen *I. Nuttallii* auch im Winter auf feuchten Wiesen außerhalb des Wassers wächst. Mir stand keine dieser Arten zur Verfügung. Ich habe diese Färbung an allen Arten, die ich untersuchen konnte, versucht, aber ohne Erfolg. Allerdings war es höchst unwahrscheinlich an wasserbewohnenden Isoëten,

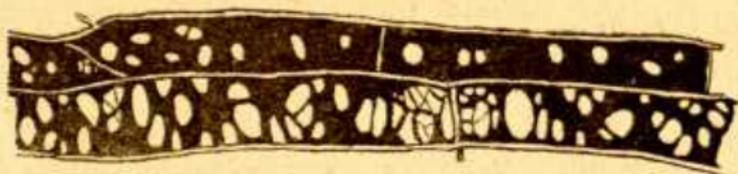


Abb. 6.

J. Goebellii. Zellen aus der äußersten Cortex. Vergr. 360.

wo schon die ausgebildeten Tracheiden keine Holzreaktion geben, wie bei *I. lacustris*, eine solche bei den noch in Bildung begriffenen zu erhalten. Aber selbst bei der landbewohnenden *I. hystrix*, die gut verholzte Tracheiden besitzt, gelang mir ein solcher Nachweis nicht.

Die Gründe, die *Miß Stokey* für ihre Xylemtheorie anführt, erscheinen mir wenig befriedigend. Aber auch das Aussehen der Prismazellen, ihre „Siebplatten“, bietet keine Anhaltspunkte zur Bestimmung ihrer Funktion, diese betonen vielmehr den Parenchymcharakter der Zellen. Deshalb versuchte ich aus dem von den Verteidigern der Phloëtheorie stets hervorgehobenen Zusammenhang des Siebteils der Leitbündel mit den Prismazellen eine Erklärung zu entnehmen. Ich möchte diese Tatsache nicht anzweifeln, die noch zuletzt von *West* und *Takeda* überzeugend nachgewiesen und für ältere Blattstränge selbst von *Miß Stokey* zugestanden wurde. Ein solcher Zusammenhang tritt auf mit Korallinsoda gefärbten Querschnitten deutlich genug hervor. Aber nicht nur das Phloëm, sondern auch die langgestreckten Parenchymzellen, die die Gefäßbündel auf ihrem Verlauf durch die Cortex begleiten und

oberhalb des Xylems liegen, zeigen dieses Ausbiegen in die Prismazellen. Das Leitbündelparenchym besteht aus langgestreckten Zellen und ist daher in einer Weise getüpfelt, die der der Prismazellen äußerst ähnlich ist. Man könnte deshalb mit demselben Recht, wie die Vertreter der Phloëtheorie, eine Gleichstellung der Prismazellen mit dem Leitbündelparenchym vertreten.

Da so die morphologischen Eigentümlichkeiten der Prismazellen, abgesehen von den zweifellosen Tracheiden, nicht zu ihrer Identifizierung ausreichen, bleibt als einziges Mittel ihre Eigenart zu ergründen, eine Untersuchung ihres Inhalts übrig. Während *Stokey* (34) angibt, mit den gebräuchlichen Phloëmfärbungen kein positives Resultat bekommen zu haben, findet sich schon vorher bei *Scott* und *Hill* (29) eine Angabe, die sich auf die älteren Teile der Prismazellen bezieht, deren Inneres oft ganz von Schleim erfüllt ist. Sie geben an, mit Korallin-Soda eine Färbung erhalten zu haben, hatten aber mit anderen Callusfarben keine zufriedenstellenden Resultate. Der Schleim vermochte sich auch im Gegensatz zu Callus von den Wänden abzulösen. Sie sahen trotzdem die Korallinfärbung als eine willkommene Bestätigung ihrer Ansicht von der Phloëmnatur der Prismazellen an. Ähnlich berichten *West* und *Takeda* (35), die auch mit nicht näher genannten anderen Callusfarben Erfolg gehabt haben wollen.

Eine Nachprüfung dieser Angaben zeigte, daß allerdings bei Anwendung von Korallinsoda der in den Prismazellen teilweise vorhandene Schleim eine leuchtend rote Färbung annimmt. Dieser Schleim füllt die Prismazellen in der Nachbarschaft des Parenchymmantels völlig aus, denn man findet außer ihm nur noch den von einem Plasmagerüst umgebenen Kern im Zellinnern. Man kann diesen Schleim auch bereits im ungefärbten Zustande wahrnehmen, und er tritt sogar auf Mikrotomschnitten, die nur mit Heidenhains Hämatoxilin gefärbt wurden, als lichtgraue Masse hervor. Die Abb. 7 gibt seine Verteilung an, die sich auf die inneren Teile der Prismazellen beschränkt, aber dort ziemlich unregelmäßig ist. Die Verfechter der Phloëtheorie nehmen an, daß hier Callusschleim in solchem Maße abgelagert wird, daß er das ganze Zellinnere erfüllt. Das Korallinsoda färbt außer diesen, von schleimigem Inhalt erfüllten Zellen auch die Wände der übrigen, anscheinend inhaltsleeren Zellen, aus denen das in seiner Gesamtheit als Prismazellen bezeichnete Gewebe besteht, schön dunkelrot. Diese Färbung tritt auch bei den Phloëmzellen der Leitbündel des Blattes und der Wurzel auf, während die übrigen Gewebearten der Knolle das Speicherparenchym, der parenchymatische Mantel usw. ungefärbt bleiben. Man bemerkt auf

den mit Korallin gefärbten Querschnitten, wie oben erwähnt, ein deutliches Ausbiegen der den Leitbündeln benachbarten Zellen, die an ihnen als leuchtend rote Streifen emporlaufen, die teilweise noch von rotem Schleim erfüllt sind (Abb. 7). Auf ebenso gefärbten Quer- oder Längsschnitten durch das Blatt färbt sich das Phloëm genau so. Nun ist aber Korallinsoda durchaus kein spezifisches Färbungsmittel für Kallose-Schleime, sondern Chalon (zitiert nach Strasburger 33, p. 256) gibt an, damit auch Pektin-

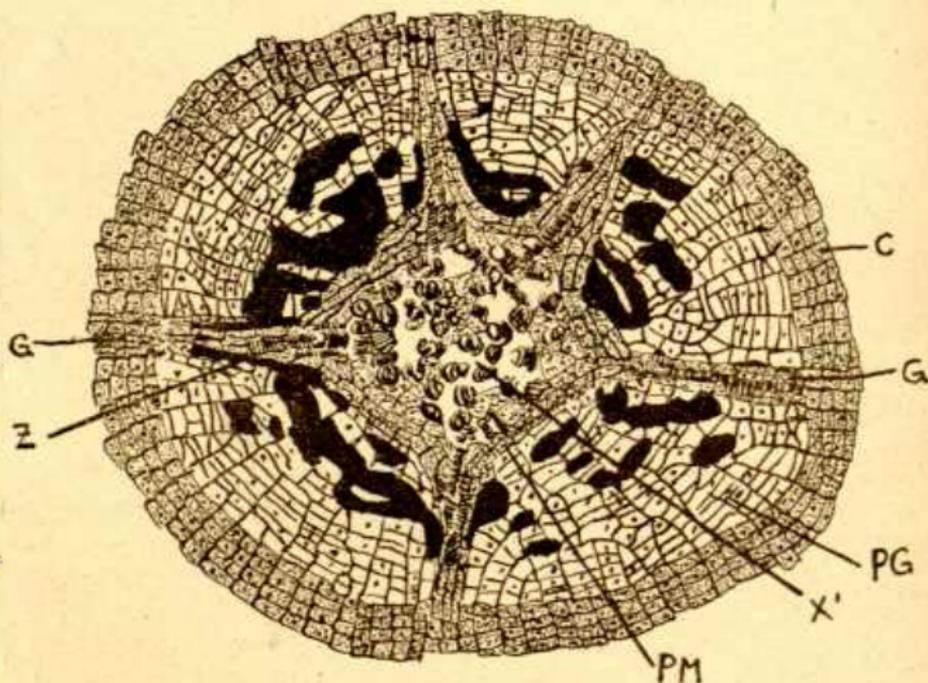


Abb. 7.

J. lacustris. Querschnitt durch den zentralen Teil des Stammes. Die dunklen Flecken sind schleimerfüllte Prismazellen. Bei *E*) Emporlaufen des Schleimes am Gefäßbündel. *C*) Cortex, *PG*) Prismazellen, *PM*) Parenchymmantel, *X'*) Primäres Xylum, *G*) Gefäßbündel.

verbindungen sowie verholzte und verkorkte Membranen gefärbt zu haben. Nun färbt aber Anilinblau, dem einige Tropfen Essigsäure zugesetzt wurden, nach Differenzierung in Glycerin die gleichen Elemente wie Korallinsoda, und da ich gegen die callusanzeigende Eigenschaft dieses Farbstoffes keine Einwendungen gefunden habe, scheint mir tatsächlich ein Callusschleim vorhanden zu sein. Auch die Anilinblaufärbung läuft wieder an den Gefäßbündeln empor. Jedoch das Vorhandensein von Callose würde nicht unbedingt für die Phloëmnatur der Zellen sprechen, da nach Strasburger (33) auch die Deckzellen der Ölbehälter im Blatt von *Ruta graveolens*

in ihren Zellwänden kallosehaltig sind und sich mit Korallin färben, sich also genau so wie die Wände der Prismazellen verhalten.

Daß hier aber kein reiner Kallusschleim vorliegt, sondern ein Gemisch verschiedener Schleimarten vorhanden ist, zeigt sich darin, daß 2% Kalilauge und ebensolche Natronlauge den Schleim nicht angreifen und selbst durch mehrtägige Einwirkung nicht zerstören, sondern man erhält nach gutem Auswaschen wieder die oben erwähnten beiden Callusreaktionen. Ebenso bleibt der Schleim in Alkohol und in Wasser (kaltem und heißem) unverändert.

Die Korallinfärbung des Schleims verblaßt in kaltem wie in heißem Alkohol, so daß nach Behrens (4) ein Zelloseschleim vorliegt.

Auch Pektinstoffe müssen in dem Schleim enthalten sein, da er von Rutheniumrot intensiv rot gefärbt wird. Dieses ist nach Mangin ein ausgezeichnetes Reagenz für die mit Zellulose verbundenen Pektinstoffe und die meisten aus ihnen hervorgehenden Gummi und Schleime (Molisch 24). Ebenso gibt der Schleim gute Färbungen mit Safranin und der von Strasburger (33) angegebenen Behandlung mit Metallsalzen, ebenfalls zwei Pektinreaktionen.

Zu diesen drei Reaktionsgruppen, die also den „Callusschleim“ unvermutet kompliziert erscheinen lassen, tritt als viertes ausschlaggebendes Moment der Nachweis von Eiweiß hinzu. Sonderbarerweise habe ich nirgends in der Literatur eine Angabe über das Vorkommen von Eiweiß in den Prismazellen oder auch nur über die Anwendung von Eiweiß Reagentien gefunden, obgleich diese Tatsache der Phloëtheorie viel schwerwiegendere Gründe geliefert hätte, als der bloße Nachweis von Callus. Als empfindlichstes Eiweißreagenz fand ich in diesem Falle die von Strasburger (33) angegebene Methode des Nachweises mit Eosin. Sie gibt Bilder von großer Klarheit. Mit Eosin konnte ich sowohl den Schleim der Prismazellen, wie das Leitbündelphloëm an frischen, wie an fixierten *I. lacustris*, *I. malinverniana* und *I. Goebeli*-Knollen färben. Ebenso gibt Millons Reagenz gute Resultate mit Material von *I. lacustris*, *I. malinverniana* und *I. Goebeli*, das mit Alkohol fixiert wurde. Bei *I. lacustris* wandte ich mit Erfolg die Biuretreaktion an. Jodjodkalium und Pikrinsäure gaben, wenn in genügender Verdünnung angewandt, bei *I. lacustris* und *I. malinverniana* sehr gute Bilder. Salpetersäure gab die Xanthoproteinreaktion, besonders wenn mit Natronlauge die Wirkung verstärkt wurde. Mit Nickelsulfat in Ammoniak und mit Tannin erhielt ich an dicken Schnitten von *I. lacustris* und *I. malinverniana* positive Resultate. Ich benutzte zu diesen Eiweißreaktionen

in erster Linie *I. lacustris*-Knollen, die mir in genügender Menge zur Verfügung standen, bei den anderen Arten konnte ich mich nur durch Stichproben von der Anwesenheit von Eiweiß im Schleim überzeugen. Die Reaktionen wurden zum Vergleich auch am Phloëm der Blätter ausgeführt, das, wie nicht anders zu erwarten war, positiv reagierte.

Im Schleim der Prismazellen gelang es mir also, vier Komponenten nachzuweisen, die zu seiner Entstehung beitragen. Callus, Pektin und Zelluloseschleim findet man nicht selten miteinander gemischt. Auffällig ist, daß das Eiweiß nur in Verbindung mit dem Schleim nachgewiesen werden konnte und außer an dieser Stelle nur im Phloëm der Gefäßbündel auftritt.

In den äußeren schleimlosen Prismazellen, die keine Stärke enthalten, und auch nur wenig lebenden Inhalt besitzen, ließen sich bei *I. lacustris* und *I. malinverniana* auch keine Abbauprodukte von Eiweißkörpern, z. B. mit Ninhydrin nachweisen. Eiweiß fand ich auch nie innerhalb des Parenchymmantels, wo West und Takeda ihr primäres Phloëm vermuten. Dagegen ließ sich in den Wänden der „inhaltslosen“ Prismazellen durch Korallin Callose nachweisen und das Vorhandensein von Pektinstoffen ergab sich aus der Wandfärbung bei Anwendung von Rutheniumrot, Safranin und der Metallimpregnation. Aus Pektin bestehen auch alle anderen Zellwände der Pflanze, wie es sich, außer durch die oben genannten Färbungen, durch ihr Verhalten gegen Säuren und Alkalien erwies. Nur die äußersten Zellen der Cortex, die eine Metakutisierung im Sinne Bäseckes (3) zeigen, und die Tracheiden bilden eine Ausnahme. Ich habe dann auf einen in den äußeren Prismazellen gegebenenfalls vorhandenen ganz leicht löslichen Schleim durch Einlegen der Schnitte in Bleiazetat geprüft. Aber bei der folgenden Färbung mit Methylenblau trat nur der schon bekannte Schleim der inneren Zellen klar hervor. Auch Prüfungen auf Zucker mit α Naphthol oder Fehlingscher Lösung hatten keinen Erfolg. Es zeigten sich auch beim Eintrocknen herausgepreßten Saftes der Prismazellen keinerlei Kristalle, so daß jene Zellen tatsächlich keinen besonderen Inhalt zu besitzen scheinen.

Da, wie oben angegeben, der Nachweis von Eiweiß in den inneren schleimerfüllten Zellen der Prismazellen auf acht verschiedene Arten gelang, worunter sich die sichersten und empfindlichsten der bekannten mikrochemischen Reaktionen befinden, glaube ich, daß man an dem Eiweißgehalt dieser Zellen nicht mehr zweifeln kann. Sie werden die zu erwartende Verbindung der eiweißleitenden Elemente in Blättern und Wurzeln

herstellen, zumal auch das Phloëm der Gefäßbündel in Parenchym übergeht. Wie oben gezeigt wurde, besteht in morphologischer Hinsicht nicht der geringste Anlaß, die Prismazellen als Phloëmmzellen aufzufassen, sie unterscheiden sich in nichts von den ebenfalls getüpfelten Parenchymzellen. Auch auf Grund des in ihnen gefundenen Eiweißgehaltes möchte ich sie nicht als Phloëm ansprechen, sondern sie nur als eiweißhaltige Parenchymzellen bezeichnen. Dieser Name kommt aber nur den älteren, bereits schleimerfüllten Prismazellen zu, und diese unterscheiden sich denn doch in ihrer kastenartigen Form ganz wesentlich von dem röhrenförmigen echten Phloëm in Blättern und Wurzeln. Dieses Fehlen eines eigentlichen Phloëms in der Knolle erinnert an den Zustand des Xylems. Auch die wasserleitenden Elemente sind in Blatt und Wurzel gut ausgebildet, aber in der Knolle wird das primäre Xylem fast sofort nach seiner Entstehung funktionsunfähig gemacht und sekundäres Xylem tritt z. B. bei *I. lacustris* spät und vereinzelt auf und an mehrere Jahre alten Knollen, die bereits eine starke Prismazellenschicht gebildet hatten, konnte ich oft nicht eine einzige sekundäre Tracheide entdecken. Bei *I. japonica* fehlen sekundäre Tracheiden sogar überhaupt.

Die Tätigkeit des Cambiums stellt sich jetzt also so dar, daß nach außen Parenchym abgegeben wird, nach innen ein kompliziertes Gewebe, die sogenannten Prismazellen. Es besteht zur Hauptsache aus Parenchymzellen, bei denen man stärkehaltige und bis auf geringe Plasmamengen anscheinend leere unterscheiden kann. Diese leeren Zellen füllen sich im Alter mit einem Schleim, der bei einer komplizierten Zusammensetzung außer anderen Substanzen Eiweiß enthält und so das im Stamme fehlende Phloëm ersetzt. Keineswegs wird aber das Parenchym in Siebröhren oder auch nur „Siebzellen“ umgewandelt, es bleibt ein der Stoffwanderung dienendes Parenchym. Außerdem kommen in dem sekundären Zuwachs völlig ausgebildete Tracheiden vor. Vielleicht könnte man aus diesem Grunde die Prismazellen als sekundäres Xylem mit sehr viel Parenchym ansprechen. Dafür wäre auch ihre Lage innerhalb des Cambiums anzuführen. Den reichen Parenchymgehalt könnte man sich durch Reduktion erklären, da die Existenz der Pflanze in wasserreicher Umgebung sowie ihre geringe Größe keine besonderen Ansprüche an die Leitungsfähigkeit stellen. Dem widerspricht aber, daß dieses Gewebe auch Eiweiß enthält und da die Annahme eines eiweißleitenden Xylemparenchyms ohne jedes Analogon dasteht, möchte ich lieber bei der obigen Ansicht eines indifferenten Parenchyms bleiben.

Die Ligula.

Bei der Untersuchung der Blätter habe ich mein Hauptaugenmerk auf die Funktion der Ligula gerichtet. Dieses kleine herzförmige Organ ist nur bei genauerer Untersuchung am Grunde des Blattes, tief in der Rosette steckend, zu erkennen. Ihre äußere Form mit den eigenartigen Randzellen, die sich fingerartig in sonderbaren Krümmungen weit nach außen biegen, ist seit langem bekannt und zuletzt von West und Takeda in mehreren Abbildungen dargestellt worden.

Im Blatt selbst ist die Ligula mit einem angeschwollenen Fuß befestigt, dem Glossopodium, das durch eine Schicht endodermisartiger Zellen vom übrigen Blattgewebe abgegliedert ist. Um diesen Fuß herum liegt ein Schwarm von Tracheiden, die kurz und dick geformt, denen des primären Xylems ähneln. Sie stehen aber bei *I. lacustris* und *I. malinverniana* nicht in direkter Verbindung mit den Tracheiden des Blattgefäßbündels. Ein ganz ähnliches Verhalten findet sich bei den Ligulae der Selaginellen, die teils ebenfalls ohne direkte Verbindung mit dem Leitbündel sind, teils in einer becherförmigen Verbreiterung der Leitbündeltracheiden sitzen (Gibson, 17).

Wenn so einerseits die morphologischen Verhältnisse der Ligula bereits seit langem bekannt sind, scheint mir andererseits die Frage nach ihrer Funktion noch nicht sicher gelöst. West und Takeda (35) sagen zwar, daß bereits Farmer und Scott und Hill die schleimausscheidende Tätigkeit der Ligula beschrieben hätten. Aber von diesen beiden Autoren sagt Farmer (14) nur, daß die Randzellen der Ligula „nicht unwahrscheinlich“ eine schleimartige Substanz enthielten. Bei Scott und Hill (29) findet sich zwar in der Zusammenfassung der Satz: „The ligule which developes extremely early secretes mucilage when young“, aber es fehlt in ihrer Arbeit jegliche Angabe auf Grund welcher Resultate diese Ansicht gewonnen wurde. Ohne nähere Angaben erwähnt auch schon Schilling (28) diese Tatsache.

Die oben mitgeteilte Struktur der Ligula legt nahe, daß sie als Aufnahme- oder Abgabeorgan dient. Die fingerartigen Fortsätze der Randzellen, der Reichtum an Tracheiden in ihrer Umgebung deuten darauf hin. Schon die frühere Benennung „glandula“ beruht auf dieser Annahme, die damals aber noch völlig unbewiesen war, weshalb man diese Bezeichnung später wieder fallen ließ. In neuester Zeit hat die Ansicht aber sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen durch eine Arbeit von Seyd (30), der für die Ligula der

Selaginellen nachwies, daß sie hauptsächlich zur Aufnahme von Wasser dient, aber auch zur Abgabe benutzt werden kann.

Ich suchte zunächst zu ermitteln, ob trotz der Cuticula eine allgemeine leichte Durchlässigkeit der Ligula für Wasser oder Lösungen besteht. Zu diesem Zweck ließ ich unverletzte Pflanzen von *I. lacustris* 48 Stunden in einer Eosinlösung liegen. Nach Verlauf dieser Zeit zeigte sich, daß die Zellen der Ligula stark rot gefärbt waren. Es war dies um so auffälliger, als sich die Epidermis des bei dieser Art spaltöffnungslosen Blattes als völlig undurchlässig erwiesen hatte. An dem oberen Teil des Blattes zeigte sich nur in der Umgebung des rot gefärbten Leitbündels eine Färbung der Zellen, während zu dem außerhalb der 4 Lufthöhlen des Blattes liegenden Parenchym, das an die Epidermis grenzt, keine Farbe gedrungen war. Ebenso verhielt sich die mit vielen Spaltöffnungen versehene *I. malinverniana*. In dem untersten chlorophyllosen Teil des Blattes hatte sich die Epidermis nicht so widerstandsfähig erwiesen, und es war eine leichte Färbung der Zellen zu erkennen, die aber in keinem Verhältnis stand zu dem leuchtenden Rot, das die Ligula und der ihren Fuß umgebende Tracheidenschwamm zeigten.

Diese Färbung war nun sowohl durch eine Aufnahme der Lösung durch die Ligula, wie durch eine Ausscheidung der durch Wurzel und Stamm emporgesogenen Flüssigkeit durch die Ligula zu erklären. Ich versuchte deshalb eine direkte Aufnahme von Stoffen durch die Ligula dadurch nachzuweisen, daß ich Knollen von *I. lacustris* kurze Zeit höchstens 5 Minuten in Ferrozyankali legte. In dieser Zeit ist es unmöglich, daß die Lösung den Weg von der Wurzel durch den Stamm zur Ligula zurückgelegt haben kann. Die Pflanze wurde dann entblättert, jedes Blatt einzeln abgespült und in Eisenchlorid gebracht, wo ein Niederschlag von Berliner Blau die Ligula wie ein kleines blaues Herz auf dem weißen Blattgewebe des Hofes hervortreten ließ. Ich führte diese Versuche auch mit Fuchsin und Methylenblau-Lösungen aus, und die Pflanzen brauchten zur Färbung ähnlich lange, wie zum Vergleich in dieselbe Lösung gebrachte Zweige von *Selaginella serpens*. Bei beiden Pflanzen war die Schnelligkeit der Aufnahme aber gar nicht zu vergleichen mit der Aufnahmefähigkeit von *Limnanthemum*-Blättern, die durch ihre von Mayr (Diss. Dresden 1914) als Hydropoten bezeichneten Organe der Blattunterseite die färbende Flüssigkeit äußerst schnell eindringen lassen. Z. B. färbte eine Fuchsinlösung, die bei *Limnanthemum nymphaeoides* bereits nach 2 Stunden eine intensive Rötung der Hydropoten bewirkte, die Ligulae von *I. lacustris* und *Selaginella serpens* erst nach 36 Stunden. Viel schneller dringen

dagegen Kongorot und Alkannatinktur in die Ligulae ein, die bereits nach einigen Stunden in diesen Flüssigkeiten deutliche Färbungen zeigen.

Wenn diese Versuche die Aufnahmefähigkeit der Ligula für Lösungen dartun, lassen sich auch für eine ausscheidende Tätigkeit der Ligula Gründe angeben. Darauf deutet schon der Schleim hin, der zuweilen in größerer Menge an der Ligula haftet. Er färbt sich gut mit Rutheniumrot, was auf die Anwesenheit von Pektinstoffen hinweist. Dies wird durch die Blaufärbung bestätigt, die man mit Methylenblau erhält und die durch Zusatz von Essigsäure rückgängig zu machen ist. Auf der schwach sauren Natur des Glycerins, die aber hinreicht, um Pektinverbindungen zu entfärben, dürfte es beruhen, daß M a g e r (21) mit Methylenblau Glycerin keine Färbung erhielt. Sonst bekam ich noch mit Anilinblau eine Reaktion, was auf Callusschleim deutet, aber sonderbarerweise versagt Korallinsoda an dieser Stelle vollkommen.

Ähnlich wie bei *Selaginella* scheint unter gewissen Umständen eine Abgabe von flüssigem Wasser, eine Guttation, stattzufinden. Ich bekam bei Pflanzen von *I. lacustris*, die ich in feuchter Erde kultivierte, im wasserdampfgesättigten Raum eine Ausscheidung auf dem Stammscheitel. Das Wasser trat dort in solcher Menge hervor, daß man es mit bloßem Auge wahrnehmen konnte. Da es sich an der tiefsten Stelle des engen Blattrichters findet, ließ sich seine Herkunft nicht genau lokalisieren, aber weil sich dort die Ligulae finden und der übrige freiliegende Teil des Blattes trocken bleibt, ist eine Abscheidung aus ihnen zum mindesten sehr wahrscheinlich. An den älteren Blättern vom Rande der Rosette fand wenig oder keine Wasserausscheidung statt, was mit dem allmählichen Unbrauchbarwerden der Ligula in Zusammenhang stehen dürfte, die bereits lange vor dem Absterben des Blattes zugrunde geht.

II. Systematischer Teil.

Einleitung.

Eine erste zusammenfassende Darstellung der südamerikanischen *Isoëtes*-Formen hat A l. B r a u n (6) gegeben. Er beschreibt bereits 5 Arten, die 1880 von B a k e r mit den sämtlichen bekannten *Isoëtes*-Arten zu einer Synopsis (1) vereinigt wurden. 1881 erschien die „Monographie des Isoëteae“ von M o t e l e y e t V e n d r y è s (25), die mit guten Abbildungen vor allem der Sporen versehen, eine

wesentliche Hilfe für das Bestimmen bietet, da sich die äußerst charakteristische mannigfache Skulptur des Perisporis mit Worten nicht genügend bezeichnen läßt. Leider sind die südamerikanischen Arten meist nur im Text beschrieben und allein die Sporen von *I. Gardneriana* und *I. Lechleri* sind abgebildet. 1884 trat zu den bisher bekannten Arten noch die von Franchet (16) beschriebene *I. Savatieri* vom äußersten Süden des Kontinents hinzu. Sie ist in Baker's Fern Allies (2) aufgenommen, ebenso wie die *I. Martii* A. Br., deren Diagnose in der Flora Brasiliensis (22) mitgeteilt ist, wo diese Art und die *I. amazonica* und *I. Gardneriana* abgebildet sind. Später wurde die Anzahl der Arten erst wieder durch die 1910 auf Haiti gefundene *I. Tuerckheimii* vermehrt, die von Brause (9) beschrieben wurde.

Da sich die Zahl der südamerikanischen Arten damit als auffallend gering erwies, wenn man die große Menge der in Nordamerika vorhandenen Spezies mit ihnen vergleicht, ließ es sich hoffen, bei einer nochmaligen kritischen Durchsicht, besonders der neu gesammelten Formen, bisher noch unbeschriebene Arten zu finden.

Allgemeines.

Das Material zu den folgenden Untersuchungen verdanke ich den botanischen Museen und Instituten zu München, Berlin, Hamburg, Wien, Genf, Leyden, Stockholm und Kopenhagen, deren Direktionen ich für ihr freundliches Entgegenkommen auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte. Leider zeigte das meist recht spärliche Material die schon von Alexander Braun und anderen beklagten Schwierigkeiten der Untersuchung. So ist z. B. häufig an den Rhizomen sehr schwierig festzustellen, wieviel Furchen sie ursprünglich gehabt haben, da die Knollen bei der Präparierung für das Herbar meist zerschnitten und die dicken Rhizome außerdem so gepreßt sind, daß auch längeres Aufweichen die ursprüngliche Gestalt nicht wieder herstellt. Sehr störend ist auch, wenn die Sporen zur Zeit des Sammelns noch nicht völlig reif waren, und die Ausbildung des Episporis, die so wichtige systematische Merkmale liefert, zu wünschen übrig läßt. In einigen Fällen lassen sich zwar noch zwischen den Wurzeln und abgestorbenen Blattbasen vollständig ausgebildete Sporen finden, meist aber sind diese Stellen so gründlich gereinigt, daß man mit mehr oder minder reifen Sporen aus dem Sporangium vorlieb nehmen muß. Das Vorhandensein von Spaltöffnungen an den Blättern konnte im Gegensatz zu Engelmann's Bemerkung (13) an aufgeschnittenen und mit Kalilauge aufgehellten Blättern verhältnismäßig leicht

festgestellt werden, wobei eine Behandlung mit Jodjodkalium gute Dienste leistete, das die stärkereichen Spaltöffnungsschließzellen klar hervortreten läßt. Dagegen machte der Nachweis akzessorischer Bastbündel größere Schwierigkeiten. Wegen der bei Herbarmaterial meist schlechten Erhaltung der Ligula (A l. B r a u n s Ausdruck *lingula* bezeichnet dasselbe Gebilde mit einem vulgär-lateinischen Wort „um den Gedanken einer Übereinstimmung mit der Ligula der Gräser und anderer Monokotylen fernzuhalten“) habe ich dieses Organ, trotz der Unterscheidungsmerkmale, die es bietet, im allgemeinen unberücksichtigt gelassen und nur an den Formen beschrieben, von denen ich in Spiritus konservierte Exemplare besaß, an denen die Ligula gut zu erkennen war. Die Farbe der Sporen anzuführen, habe ich unterlassen, da die anfänglich schneeweiße Färbung bei allen daraufhin genauer untersuchten Arten einige Zeit nach der völligen Ausbildung in eine dunkelbraun-graue Tönung übergeht. Deshalb enthalten die Herbarpflanzen oft weiße und braune Sporen zu gleicher Zeit, wobei die braunen sich auf die ältesten, daher äußersten Blätter beschränken. Dies wurde auch an lebendem Material nachgeprüft und Pflanzen von *I. lacustris* und *I. malinverniana*, die ich kultivierte, und für die B a k e r (2) als Sporenfarbe weiß angibt, zeigen diese Farbe nur in jungen Sporangien, während in den älteren die Sporen die erwähnte dunkle Farbe angenommen hatten.

Eine Einteilung der Gattung *Isoëtes* hat zuerst A. B r a u n (7) gegeben, der die 3 Gruppen der *Aquaticae*, *Amphibiae* und *Terrestres* aufstellte. Diese Gliederung ist von den folgenden Bearbeitern im Prinzip stets benutzt worden, im einzelnen aber mannigfach verändert. So stellen M o t e l a y und V e n d r y è s (25) nur 2 Gruppen auf: *Aquaticae* und *Terrestres*, von denen die erste wieder in die Sektionen der *Submersae*, *Palustres* und *Amphibiae* aufgeteilt wird. Andererseits ist die Zahl der Gruppen erhöht worden, da B r a u n s Einteilung nicht gestattet, die erst später bekannt gewordenen Formen unterzubringen, die zwar Spaltöffnungen besitzen, aber noch keine akzessorischen Bastbündel haben. Falls man sie nicht den *Aquaticae* A. Br. einreihen will, wie S a d e b e c k e s tut (27), obgleich B r a u n (6) den Mangel der Spaltöffnungen für die erste Gruppe hauptsächlich maßgebend ansieht, muß man sich zur Einführung einer vierten Gruppe entschließen, die nur diese Formen enthält. Dies tun B a k e r (2) und E a t o n (zitiert nach W e s t und T a k e d a 35), die jeder eine untereinander abweichende, vierklassige Gliederung geben.

In neuester Zeit haben sich West und Takeda (35) mit der Frage der Einteilung befaßt und wollen an die Stelle der erwähnten Gliederungen die Sektionen *Eu-Isoëtes* W. et T. und *Cephaloceraton Gennari* (gen.) unterscheiden. Sie folgen in der Definition im allgemeinen Motelay und Vendryès, lehnen deren Namen „*Aquaticae*“ und „*Terrestres*“ jedoch ab, weil sie leicht zu Verwechslungen mit den von Braun, Baker und Eaton aufgestellten ebenso benannten Gruppen führen könne. West und Takeda fühlen sich zu dieser Einteilung veranlaßt, weil man durch Variation der Kulturbedingungen den anatomischen Bau der Isoëten mannigfach verändern kann. So bildet *I. japonica*, wenn sie vollkommen untergetaucht wächst, weder Spaltöffnungen noch akzessorische Bastbündel, beides kann aber auftreten wenn sie auf feuchtem Boden wächst. Sie würde also zu den verschiedensten Gruppen gerechnet werden können.

Es fragt sich aber, ob Übergänge zwischen den beiden Sektionen West und Takedas nicht auch vorkommen, z. B. ob sich die unter der Sektion *Cephaloceraton* zusammengefaßten Landisoëten wechselnden Lebensbedingungen gegenüber durchaus konstant verhalten, oder ob von ihnen nicht auch Wasserformen vorkommen können. Berichte über solche Wasserformen habe ich in der Literatur nicht gefunden. Es läßt sich aber auf vergleichend anatomischem Wege zeigen, daß die systematisch so außerordentlich wichtigen Phyllopoden durchaus nicht isoliert in dieser Sektion auftreten. Mitteilungen, die A. Braun veröffentlicht hat (7), lassen im Gegenteil eine ganze Reihe von Ausbildungsstufen erkennen. So treten auf der Rückseite der Blattscheide in der Gegend des Hofes bei *I. adspersa* und *I. tennissima* teils einzeln, teils gruppenweise verbunden, dunkelbraune Zellen mit verdickten Zellwänden auf. Diese Zellen vereinigen sich bei *I. tegulensis*, *I. dubia*, *I. Perralderiana* zu größeren braunen Flecken, die sich bei der letzten Art gegen die Basis herabziehen. Da in allen diesen Fällen die verdickten Zellen nur einschichtig angeordnet sind, außerdem mit der Basis nicht in Verbindung stehen, können sie auch keine Phyllopoden bilden. Es kommt aber als seltene Abnormität vor, daß bei *I. hystrix* die schwarzen Streifen, die später die Hörner des Phyllopodiums bilden, den basalen Gürtel nicht erreichen, sondern nach unten wie nach oben frei enden.

Ich habe mich in dieser Arbeit an die von Baker (2) gegebene Einteilung gehalten, der, wie schon oben erwähnt, in die Braunsche Dreiteilung noch eine Gruppe einfügt, die die erst später bekanntgewordenen Formen mit Spaltöffnungen, aber ohne akzessorische

Bastbündel als *Subaquaticae* zusammenfaßt. Ich habe mich für diese Gliederung, deren schwache Seiten mir völlig bekannt sind, deshalb entschieden, weil wir von einer auf phylogenetischen Prinzipien aufgebauten Einteilung gerade bei der Gattung *Isoëtes* noch weit entfernt sind. Es herrscht nicht einmal Einigkeit darüber, ob man die Land- oder die Wasserformen als die ursprünglichen Vertreter betrachten soll. Von den vorhandenen Einteilungen habe ich die Baker'sche deshalb gewählt, weil sie durch die Verteilung der Pflanzen auf 4 Gruppen die Bestimmung erleichtert und durch die Fern Allies eine weite Verbreitung gewonnen hat.

Die *Isoëtes*-Arten Südamerikas.

Bei der großen Ähnlichkeit der einzelnen Glieder der Gattung untereinander sind wenig unterscheidende Merkmale vorhanden und deshalb erlangen diese erhöhte Wichtigkeit, und gering erscheinende Unterschiede müssen zur Trennung benutzt werden. Außerdem fallen bei einer Gattung, deren Formen teils aquatisch, teils amphibisch, teils terrestrisch leben, eine ganze Reihe vegetativer Merkmale fort. So habe ich z. B. in der Bestimmungstabelle die Länge der Blätter unberücksichtigt gelassen, da sie allzusehr von den örtlichen Bedingungen abhängt, unter denen die Pflanze wächst. Allerdings sind die maximalen Blattlängen, die die einzelnen Arten erreichen können, vielfach durchaus verschieden, aber da man bei den südamerikanischen Arten noch nicht von Zufälligkeiten absehen kann, habe ich mich darauf beschränkt, ihre Länge nur in der Diagnose anzugeben. Dagegen liefern die Makro- und Mikrosporen eine Fülle guter Merkmale, die bisher für die südamerikanischen Arten wegen des Fehlens von Abbildungen nicht genügend ausgenutzt werden konnten, weil Worte die Unterschiede nicht hinreichend verdeutlichen können. Ich habe deshalb auf diesen Punkt besonderes Gewicht gelegt und den zusammenfassenden Bestrebungen einer Synopsis entsprechend auch von bereits abgebildeten Arten die Sporen noch einmal wiedergegeben, so daß die Abb. 8—45 die Bilder sämtlicher bekannter *Isoëtes*-Sporen Südamerikas bis auf die mir unzugängliche *I. Savatieri* Franchet zeigen, die aber an anderen Merkmalen leicht kenntlich ist. Bei der Bestimmung habe ich mich nie von der Sporenstruktur allein leiten lassen, obgleich Motelay und Vendryès meinen, daß sie allein genüge, die Arten zu scheiden, sondern stets andere Merkmale mitsprechen lassen. Wenn trotzdem in der Bestimmungstabelle z. B. die brasilianische *I. gigantea* und die andine *I. triquetra*, oder die *I. Martii* und *I. Weberi* scheinbar nur durch den Charakter der

Sporen getrennt sind, so liegt dies daran, daß die meisten vegetativen Merkmale in die Tabelle nicht aufgenommen sind. In diesen Fällen ist deren Verschiedenheit aber eine so große, daß man sie sicher nicht auf die Einwirkung äußerer Bedingungen zurückführen kann.

Noch weiter verringert sich die an sich spärliche Zahl der Merkmale bei den meisten andinen Arten, bei denen die Makrosporen glatt sind und ihre so charakteristische Skulptur fortfällt. Man wird hier ganz auf die Charaktere der Mikrosporen beschränkt, die eine ziemlich große Verschiedenheit zeigen. Schon A. Braun trennte die *I. Karstenii* wegen ihrer stark bestachelten Mikrosporen von der nur mit ganz wenigen kleinen Stacheln versehenen *I. Lechleri* ab. Wenn die *I. Karstenii* später meist nur als Variation der *I. Lechleri* aufgefaßt wurde, so wäre erst der Nachweis zu erbringen, daß ihre Veränderung nicht erblich konstant ist. Hingegen spricht neben dem allgemeinen Habitus auch die große Entfernung der Standorte und der differenzierende Einfluß der Gebirgsnatur im allgemeinen für eine Verschiedenheit der Arten. Es hat sich auch in dem neuerdings gut auf Isoëten durchforschten Nordamerika mit seiner reichen Artenzahl gezeigt, daß die einzelnen Spezies meist sehr beschränkte Areale bewohnen, was sicherlich mit den unten näher behandelten schwierigen Verbreitungsverhältnissen der Pflanze zusammenhängt (Eaton 12).

In der nachfolgenden Beschreibung der südamerikanischen Arten sind die Diagnosen bereits bekannter Spezies aus Motella y und Vandyès (25) entnommen, soweit nicht lateinische Originaldiagnosen vorhanden sind, was dann stets besonders angegeben wurde. Die unbezeichneten Diagnosen sind vom Verfasser.

Aquaticae. Baker.

I. gigantea Weber nov. spec. (Abb. 8, 9).

Planta aquatica. Statura *I. Martii* magnae. Rhizoma 4 cm latum, 3 cm altum. Folia numerosa 30 cm longa, 4 mm in medio, 25 mm versus basim lata, pallide-viridia, attenuata, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis usque ad verticem accurrentibus. Sporangia magna, 2 cm longa, oblonga, pallida. Velum nullum. Ligula 8 mm lata, 5 mm alta, margine dentata. Macrospora verrucosae, diam. 0,6—0,7 mm. Microspora glabrae, cr. 0,046 mm longae.

Hab.: Brasilia.

Leg.: Ph. v. Lützelburg 1915.

Herb.: München.

Die Makrosporen dieser Form sind in den Sporangien der jüngeren Blätter weiß, in denen der älteren dunkelgrau. Außer in der Farbe unterscheiden sich die Sporen aber auch auffallenderweise in der Skulptur, da an den grauen Makrosporen die Ringkante gerade ist und wie die 3 Scheitelkanten aussieht, an den jüngeren noch weißen Makrosporen dagegen stark gewellt ist.

Diese Art ist am Aussehen ihrer Makrosporen leicht von jeder anderen zu trennen. Von der *I. triquetra*, mit der sie viele Merkmale teilt, unterscheidet sie sich bereits auf den ersten Blick durch ihren Habitus, da die *I. gigantea* mit ihren vielen 30 cm langen Blättern den direkten Gegensatz zu der nur 5 cm lange Blätter tragenden *I. triquetra* bildet.

I. triquetra A. Br. (Abb. 10, 11).

(*I. andina* Spruce.)

Planta submersa. Rhizoma crassissimum, bilobatum. Folia 60—100, rigide erecta, textura firma, viridi-fusca, extremitate striata et triquetra, margine contracta a dimidia parte usque ad basim. Sporangia oblonga, truncata, longe et valde punctata. Velum nullum. Macrosporae superne inconspicue tuberculatae, distinctius in parte dimidia inferiore. Microsporae glabrae, fuscae vel albae.

Hab.: Peru.

Motelay und Vendryès (25), sowie Baker (2) beziehen sich beide auf die Originaldiagnose von A. Braun 1862 (6) (bei den ersten steht wegen eines Druckfehlers 1882). Braun beschreibt dort aber nur ein steriles Exemplar, das von Lechler in Sachapata am östlichen Abhang der Cordillere von Peru „in pascuis humidis“ gesammelt wurde, die Nr. 3337 des Berliner Herbars. Dieses Exemplar ist mit einem ebenfalls von A. Braun bestimmten vereinigt, das R. Spruce im Oktober 1858 in den Anden von Quito, Ecuador, Paramo de Naha sammelte. Diese Pflanze hat die in der obigen Diagnose erwähnten glatten Mikrosporen, Makrosporen sind aber an ihr auch nicht zu entdecken. Mit diesen beiden Exemplaren stimmt ein ebenfalls in Berlin befindliches überein, das in Ecuador in einem Sumpftal am Cerro del Altar, bei El Pongo gefunden wurde (Leg. A. Stübel, XI, 1872, Nr. 287 a). Hier finden sich auch Makrosporen und nach ihnen ist die Abbildung gezeichnet. Ich fand die niedrigen Höcker aber auf der oberen Hälfte genau so deutlich ausgeprägt, wie auf der unteren und weiche in diesem Punkte von der obigen Diagnose Motelay und Vendryès ab, die die Herkunft ihrer Makrosporen leider nicht genauer angeben.

I. peruviana Weber nov. spec. (Abb. 12, 13).

Planta aquatica. Statura *I. lacustris* maximae. Rhizoma bilobatum, 2 cm longum. Folia numerosa, 15 cm longa, 3 mm in medio lata, atroviridia, attenuata, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis longissime accurrentibus. Sporangia oblonga vel subglobulosa, 5 mm longa. Velum incompletum. Macrosporae glabrae, crista aequatorialis parva, diam. cr. 0,45—0,49 mm. Microsporae spinulosae, 0,031—0,034 mm longae.

Hab.: Peru, Prov. Tarma, Dep. Junin. Montes occidentales
prope Huacapistanam. Alt. 3500 m.

Leg.: A. Weberbauer Nr. 2228. — 18. I. 1903.

Herb.: Berlin.

Auffallend ist hier die große Dicke der Blattwände, die teilweise über der Mitte der Luftkammern noch 5 Zellen dick sind.

I. boliviensis Weber nov. spec. (Abb. 14, 15).

Planta aquatica. Statura parva. Rhizoma bilobatum?, diam. 0,5 cm. Folia ca. 8 cm longa, 2 mm in medio lata, pallide-viridia, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis ascendentibus a basi dilatata. Sporangia subglobulosa, 3 mm longa, pallida. Velum incompletum. Macrospora glabrae, diam. cr. 0,45 mm. Microspora papillosae, 0,034—0,037 mm longae.

Hab.: Bolivia, circa La Paz, via ad Corvico, Lancha, in paludosis. Regio alpina 5000 m.

Leg.: G. Mandon Nr. 1532. — Mai 1857.

Herb.: Genf, Herbar Boissier.

Diese und die vorhergehende Art, die einander sehr nahe stehen, unterscheiden sich von *I. Lechleri* und *I. Karstenii*, den bisher einzig bekannten südamerikanischen Arten mit glatten Makrosporen, durch das unvollständige Velum. Sie trennen sich aber voneinander durch den Habitus und können an den Merkmalen unterschieden werden, die die Sporen darbieten. An den Makrosporen sind bei der *I. boliviensis* alle Kanten gleich, während bei der *I. peruviana* die 3 Scheitelkanten die Ringkante an Größe übertreffen und sich bei der Vereinigung mit ihr nicht verbreitern. Die Mikrosporen zeigen bei der *I. boliviensis* einzelne grobe Stacheln, während sie bei der *I. peruviana* ganz dicht mit kleinen Spitzen bedeckt sind. Auch ist die Bauchkante der Mikrosporen bei der *I. peruviana* schwächer entwickelt, als an der *I. boliviensis*, an der ich zuweilen die von A. Braun (7) beschriebene blasig höckerige Auflockerung des Perisporis feststellen konnte.

I. Goebelii Weber nov. spec. (Abb. 16, 17).

Planta aquatica. Statura *I. Gardnerianae*. Rhizoma bilobatum, 2,5 cm longum. Folia numerosa, longiora quam 27 cm, 3 mm in medio lata, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis a basi dilatata ascendentibus. Sporangia oblonga, 7—10 mm longa. Macrospora cum papillis serratis anastomosantibus, diam. cr. 0,77 mm. Microspora spinulosae, cr. 0,034 cm longae.

Hab.: Brasilia, in civitate Rio de Janeiro in monte Itatiaia.

Leg.: K. v. Goebel.

Herb.: München.

Die ursprüngliche Länge der Blätter läßt sich nicht mehr feststellen, da die Blattenden der in Alkohol konservierten Pflanze verschwunden sind.

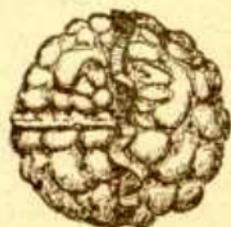


Abb. 8.



Abb. 9.

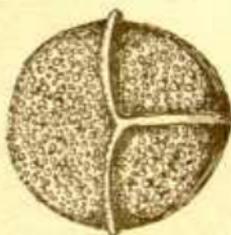


Abb. 10.



Abb. 13.



Abb. 11.



Abb. 15.

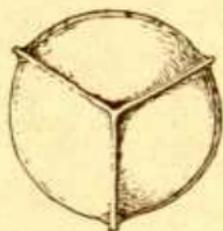


Abb. 12.

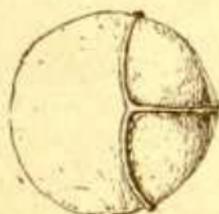


Abb. 14.

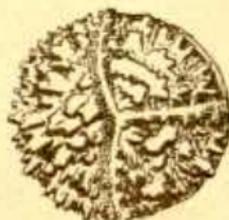


Abb. 16.



Abb. 17.



Abb. 18.



Abb. 21.

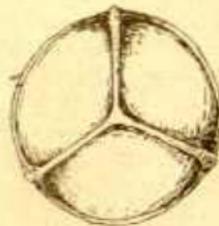


Abb. 20.



Abb. 19.



Abb. 23.

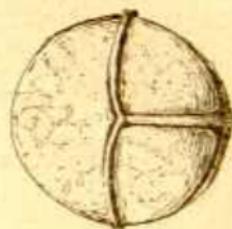


Abb. 22.



Abb. 25.

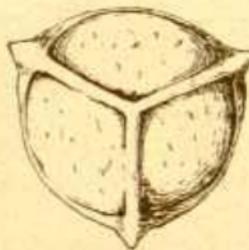


Abb. 24.



Abb. 29.



Abb. 27.



Abb. 31.

Abbildungen

Die Mikrosporen sind im optischen Querschnitt dargestellt, durch die gestichelte 360facher Vergrößerung gezeichnet wurden, ist ihre Größe untereinander verglichen worden und deren Größenverhältnisse

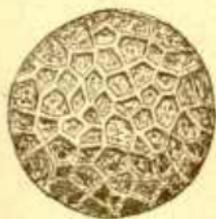


Abb. 26.

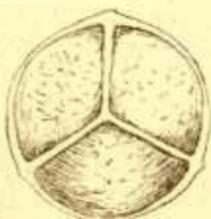


Abb. 28.

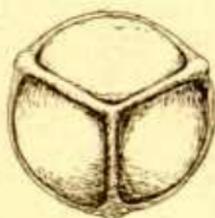


Abb. 30.

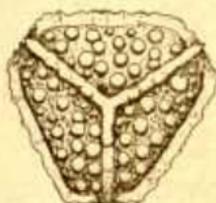


Abb. 32.



Abb. 33.



Abb. 34.



Abb. 37.



Abb. 35.



Abb. 39.

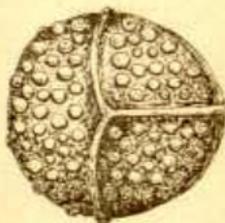


Abb. 36.

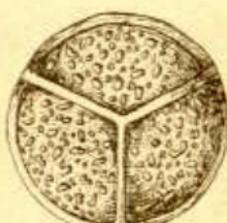


Abb. 38.

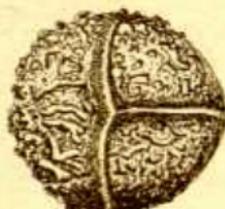


Abb. 40.



Abb. 42.



Abb. 43.



Abb. 45.



Abb. 41.

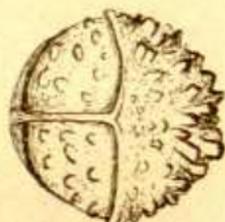


Abb. 44.

8 bis 45.

Linie wird der Bauschkamm abgegrenzt. Da alle mit dem Zeichenapparat bei bar. Dies trifft nicht zu bei den Makrosporen, die aus freier Hand gezeichnet aus den Diagnosen zu entnehmen sind.

Die *I. Goebelii* unterscheidet sich von der *I. Ulei*, mit der sie im Aussehen der Makrosporen Ähnlichkeit hat, außer durch das Fehlen von akzessorischen Bastbündeln und Spaltöffnungen (die in dem oberen verlorenen Teil der *I. Goebelii* enthalten gewesen sein könnten) durch die Mikrosporen, die bei *I. Goebelii* einzelne grobe Stacheln haben, während die *I. Ulei* ganz dicht mit feinen Stacheln bedeckt ist.

I. Lechleri Mettenius. (Abb. 18, 19).

Rhizoma bilobatum. Folia numero 12—20, validiora quam in *I. lacustri*, 10—13 cm longa, virentia pellucida, sensim acute attenuata; stomatibus et fasciculis vasorum carentia, margines lati et membranacei ascendentes basi dilata jam medium attingentes. Sporangia globulosa. Velum completum. Macrosporaе mediocres, laeves, 0,45—0,48 mm diam. Microsporaе cum paucis papillis, 0,035 mm longit.

Die obige Diagnose weicht in 2 Punkten von der Fassung Motelay und Vendryès ab. Diese sagen, daß Spaltöffnungen und peripherische Bastbündel vorhanden seien, während A. Braun (6) deren Fehlen angibt, was sich mir bei der Untersuchung der im Berliner Herbar befindlichen von Mettenius selbst bestimmten Exemplare bestätigte. Zweitens sind die Mikrosporen dieser Exemplare (Lechler 1937) nicht „crebre tuberculatae“, wie Motelay und Vendryès angeben, sondern wie Braun sagt, „mit kaum bemerkbaren spärlichen Höckerchen besetzt“.

Die *I. socia* A. Br. wurde vom Autor später als mit der obigen Art übereinstimmend betrachtet.

I. Karstenii A. Br. (Abb. 20, 21).

Rhizoma bilobatum. Folia 6—7 cm longa, cr. 1,5 mm in medio lata, atroviridia, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis carentia. Velum completum. Macrosporaе glabrae, crista aequatorialis parva, diam. 0,48 mm. Microsporaе spinulosae 0,03 mm longae.

Karsten hat diese Art zweimal gesammelt 1857 im Gebirge von Merida, 8000 Fuß hoch, ganz unter Wasser (Herb. Berlin) und 1871 Paramo de Mucuihio, Prov. Gravatae (Herb. Hamburg).

Diese bereits von A. Braun aufgestellte Art, nach dessen Beschreibung (6) ich die obige lateinische Diagnose machte, ist später meist zu der *I. Lechleri* Metten. gestellt worden. Mit ihr stimmt sie auch in den hauptsächlich vegetativen Merkmalen und der Bildung der Makrosporen überein. Dagegen ist das Aussehen der Mikrosporen ganz verschieden. Bei der *I. Lechleri* sind diese mit ganz spärlichen Stacheln besetzt, bei der *I. Karstenii* aber dicht mit längeren feinen Stacheln bedeckt.

I. Herzogii Weber nov. spec. (Abb. 22, 23).

Planta aquatica. Statura *I. lacustris* parvae. Rhizoma bilobatum, 5—15 mm longum. Folia 10—20, 4—9 cm longa, 1—3 mm in medio lata, pallide-viridia, attenuata, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis longissime accurrentibus.

Sporangia parva, oblonga vel subglobulosa, pallida. Velum completum. Macrosporaе glabrae, diam. cr. 0,36 mm. Microsporaе spinulosae, 0,029—0,034 mm longae.

Hab.: Bolivia; in fonte frigido apud ripam lacus Tunari.
4300 m alt.

Leg.: Th. Herzog. Iter secundum Nr. 2083. — Mai 1911.

Herb.: München, Leyden, Genf.

Bei diesem Exemplar wird die Bestimmung außerordentlich durch die nur sehr spärlichen fertilen Blätter erschwert.¹ Reife Makrosporen findet man zuweilen am Rhizom haftend. Ein Mikrosporangium fand ich nur an einem Leydener Exemplar, obgleich mir auch Pflanzen aus München und Genf zur Verfügung standen. Die Mikrosporen unterscheiden sich von denen der *I. Karstenii* durch die viel gröbere unregelmäßige Form.

Subaquaticae. Baker.

I. Hieronymi Weber nov. spec. (Abb. 24, 25).

Planta subaquatica. Statura parva. Rhizoma bilobatum, 5—10 mm longum. Folia 7—14, 3—5 cm longa, 1 mm in medio lata, obscure viridia, attenuata, cum stomatibus sed fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis a dimidia parte usque ad basim descendentibus. Sporangia parva, subglobulosa, 2 mm longa, pallida. Velum incompletum. Macrosporaе subverrucosae, diam. 0,41—0,49 mm. Microsporaе papillosae.

Hab.: Argentina, Prov. Cordoba, Sierra Achala, in lacuna
in vertice montis de los Potrerillos.

Leg.: G. Hieronymus Nr. 774— 2. II. 1877.

Herb.: Berlin.

Die hier angeführten Exemplare stimmen in allen wichtigen Merkmalen mit einer noch kleineren von Ule auf dem Itatiaia in 2300 m Höhe in einer Wasserlache gesammelten Art überein, Nr. 3531 — März 1894 im Hamburger Herbar. Die Makrosporen dieser winzigen Pflanzen sind noch nicht völlig ausgebildet, lassen aber schon erkennen, daß die Spore glatt werden wird.

Von den glattsporigen andinen Formen unterscheidet sich diese Art durch das Auftreten von Spaltöffnungen, die bei einer so kleinen untergetauchten Form besonders merkwürdig sind. Für die Selbständigkeit der Art spricht auch ihre weite Entfernung, von dem in Peru liegenden Verbreitungszentrum der kleinen glattsporigen Gebirgsformen.

I. Ekmani Weber nov. spec. (Abb. 26, 27).

Planta subaquatica. Statura *I. lacustris*. Rhizoma bilobatum? 5—10 mm longum. Folia 10—25, 10 cm longa, 2 mm in medio lata, viridia, attenuata, stomatibus instructa, sed fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus membranaceis usque ad apicem ascendentibus. Sporangia parva, oblonga vel subglobulosa, 3 mm longa,

pallida. Velum incompletum. Macrosporaereticulatae, favosae, diam. 0,49—0,7 mm. Microsporaer glabrae, ca. 0,031 mm longae.

Hab.: Argentina, Prov. Misiones, Bonpland in palude, planta non submersa.

Leg.: E. L. Ekman Nr. 63. — 22. II. 08.

Herb.: Stockholm.

Leider hat von den Pflanzen des Stockholmer Herbars nur eine Makrospore, die noch nicht einmal völlig ausgebildet sind. Soweit man sehen kann, ähneln sie in ihrer Struktur der *I. Martii*, mit der die Art auch in den glatten Mikrosporen übereinstimmt. Sie wird von ihr aber durch den völlig anderen Habitus geschieden und durch das Vorkommen von Spaltöffnungen, während die akzessorischen Bastbündel der *I. Martii* fehlen. Da die *I. Ekmani* aber außerhalb des Wassers wachsend nicht einmal solche bildet, während die *I. Martii* sie schon untergetaucht wachsend hat, kann man die *I. Ekmani* kaum als Standortsvarietät auffassen.

I. Tuereckheimii Brause. (Abb. 28, 29).

„Habitus *I. cubanae* Engelm. Rhizomate leciforme vel subcylindrico, 3 cm longo, 5—6 cm crasso, nigrofusco. Foliis linearibus, acuminate, basi dilatatis 5—10 mm longis, cr. 1—1,5 mm latis, basi usque ad 5 mm dilatatis, glaucis, ad basin versus pallescentibus. Microsporaer bilaterales, fabiformes usque ad 0,03 mm longae, fere 0,02 mm crassae, laeves, sublutescentes, hyalinae, contentis granulato hyalino vel sublutescenti hyalino repletae. Macrosporaer usque ad 0,5 mm crassae, statu humido lutescenti-albidae, statu sicco niveae, gibbis verruciformibus facile deciduis ornatae, mox laeves, latere verticali cristis commissuratibus perspicuis et annulo aequatoriali instructae.“

Hab.: Sto. Domingo, 2200 m alt., in saxorum torrentis fissuris.

Leg.: H. von Tuereckheim Nr. 3531. — VIII. 1910.

Zu dieser in Urbans Symbolae Antillanum (VII, p. 161) mitgeteilten Originaldiagnose möchte ich noch die folgenden systematisch wichtigen Merkmale nachtragen:

Rhizoma bilobatum. Folia stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis instructa. Velum incompletum.

Ich habe diese Art, obgleich ihr Verbreitungsbereich zu Mittelamerika zu rechnen ist, doch hier berücksichtigt, da sie mir durch ihre glatten Makrosporen Anklänge an die andinen Formen zu haben schien, wie ich im folgenden Kapitel näher ausgeführt habe. Durch ihre glatten Mikrosporen ist sie aber leicht von den glattsporigen Arten des eigentlichen Südamerika zu trennen.

I. laevis Weber nov. spec. (Abb. 30, 31).

Planta subaquatica. Statura parva. Rhizoma bilobatum. Folia 3—6, 3 cm longa, 1 mm in medio lata, obscure viridia, cum

stomatibus, sed fasciculis fibrosis periphericis carentia, marginibus ascendentibus. Velum completum. Sporangia parva, subglobulosa, 2 mm longa. Macrospora glabrae, diam. 0,39—0,45 mm. Microspora spinulosae, 0,034—0,04 mm longae.

Hab.: Peru, Dep. Ancachs. Cordillera regia über Caraz.
Auf dem Grunde eines Tümpels, völlig untergetaucht, 4400 m.

Leg.: A. Weberbauer Nr. 3111. — 25. Mai 1903.

Herb.: Berlin.

Diese Art unterscheidet sich durch die Anwesenheit von Spaltöffnungen, die sie in die Gruppe der *Subaquaticae* versetzen, von den anderen andinen Arten mit glatten Makro- und stacheligen Mikrosporen. Man würde aber hierdurch allein kaum die Errichtung einer neuen Art rechtfertigen können, wenn nicht auch die Mikrosporen eine von den *I. Lechleri*, *I. Karstenii* und *I. Herzogii* abweichende Form zeigten. Die Verwandtschaft zu ihnen ist sicherlich eine sehr nahe, und vielleicht wird sich die *I. laevis* nur als eine Varietät einer der aufgeführten Arten darstellen. Vorläufig macht aber das Fehlen aller Nachrichten über die erbliche Konstanz der Merkmale bei diesen Arten eine solche Anordnung unmöglich und so wird sich erst später zeigen müssen, wie man diese Gruppe ähnlicher Arten naturgemäß zu gliedern hat.

Amphibiae. Baker.

I. triangula mihi. (Abb. 32, 33).

Planta amphibia. Statura *I. Gardnerianae*. Rhizoma bilobatum, 1—1,5 cm longum. Folia 30—40, 20—40 cm longa, 1—1,5 mm in medio lata, pallide-viridia, attenuata, trigona, stomatibus et fasciculis fibrosis periphericis munita, marginibus a basi dilatata ascendentibus. Sporangia oblonga, 5 mm longa, pallida. Velum rudimentare. Macrospora compressae, subtrigonae, crista circularis undulata, diam. 0,42—0,53 mm. Microspora papillosae, cr. 0,031 mm longae.

Hab.: Amazonas-Gebiet, Rio Branco, Surumu. In rivis,
Campo prope Serra do Mel.

Leg.: E. Ule Nr. 8000. — Aug., Sept. 09.

Herb.: Berlin.

Diese Art ist durch einen äußerst charakteristischen Blattquerschnitt ausgezeichnet. Die Blätter sind ausgesprochen dreieckig und an jeder Ecke des Dreiecks sitzt ein größeres akzessorisches Bastbündel, außerdem sind mehrere kleinere vorhanden. Die Makrosporen sind stark zusammengedrückt und von oben gesehen fast dreieckig. Dieses eckige Aussehen ist bei anderen Sporen auch zuweilen angedeutet, tritt aber nirgends so deutlich hervor wie hier. Von der sonst ähnlichen *I. Gardneriana* unterscheidet die *I. triangula* sich durch das zweifurchige Rhizom und durch die bei stärkerer Vergrößerung sehr deutliche dichte Bestachelung der Mikrosporen, während sie bei *I. Gardneriana* auch bei stärkster Vergrößerung glatt bleiben.

An dieser Stelle schließen sich systematisch die in Mexiko gesammelten *I. Pringlei* Underwood, *I. Montezumae* Eaton und *I. mexicana* Underwood an.

I. Gardneriana Kunze (Abb. 34, 35).

I. coromandelinae vicina. Rhizoma trilobatum. Folia numero 50, long. 30—40 cm, diaphana, cuspidatim attenuata, stomatibus et pluribus fasciculis vasorum munita, basi membranacea, abrupte dilatata. Sporangia lata oblonga. Velum nullum. Macrospora majusculae, 0,6—0,7 mm, tuberculis numerosis exasperatae. Microspora exiguae.

Eine in Zentralbrasilien und Paraguay weit verbreitete Art.

I. amazonica A. Br. (Abb. 36, 37).

Rhizoma trilobatum. Folia numero 10—20, longit. 4—7 cm, sat firma, stomatibus et pluribus fasciculis vasorum munita; margines membranacei, longi, e basi dilatata ascendentes. Sporangia parvula, alba, globosa, maculata. Velum rudimentale. Macrospora mediocres, cretaeae, dense et grosse tuberculatae exasperatae. Microspora albescentes 0,035—0,040 mm longae, dilucidae, tenerrime tuberculatae.

Motelay und Vendryès geben die Gestalt der Mikrosporen nicht an, die nach der Flora Brasiliensis zitiert ist.

I. montana Weber nov. spec. (Abb. 38, 39).

Planta amphibia. Folia 35 cm longa, 1 mm in medio lata, stomatibus et pluribus fasciculis fibrosis periphericis munita, marginibus membranaceis longis a basi dilatata ascendentibus. Sporangia oblonga, 5 mm longa, pallida. Velum rudimentare. Macrospora granulosa, diam. cr. 0,56 mm. Microspora gibbosa, 0,031—0,034 mm longae.

Hab.: Andes.

Leg.: Audibert.

Herb.: Berlin ex herbario Steven.

Von dieser Art sind nur wenige Blätter im Berliner Herbar vorhanden, aber sie genügen zur Feststellung der systematisch wichtigen Punkte bis auf die Charaktere des Rhizoms. Die Mikrosporen sind durch ihr glattes Aussehen ausgezeichnet und sie zeigen die von A. L. Braun (7) für die südeuropäischen *I. adspersa* und *I. setacea* beschriebene Erscheinung, daß die äußerste Schicht blasig aufgetrieben ist. Im optischen Querschnitt wird dadurch ein kammartig geflügeltes Aussehen hervorgerufen, aber diese Erscheinung ist streng von dem Bauchkamm der Mikrosporen zu trennen, da sie gerade auf dem abgerundeten Rücken der Mikrosporen am stärksten auftritt.

Die Art trennt sich von der *I. amazonica* durch die Skulptur der Makrosporen, da die Höcker, die bei dieser Art noch sehr hervortreten, stark zusammengeschrumpft sind. Außerdem hat die Art fünfmal so lange Blätter.

I. Ulei Weber nov. spec. (Abb. 40, 41).

Planta amphibia. Statura *I. Martii*. Rhizoma bilobatum, cr. 1,5 cm longum. Folia 10—30, 50 cm longa, 2 mm in medio lata, pallide viridia, attenuata, stomatibus versus apicem biserialiter ordinatis et fasciculis fibrosis periphericis munita, marginibus membranaceis 2 cm ascendentibus. Sporangia magna, pallida, oblonga, 10 mm longa, 5 mm lata. Velum incompletum. Ligula cordata minor quam Sporangium. Macrospora papillis serratis munita, diam. 0,63—0,7 mm. Microspora papillosa, 0,031—0,037 mm longae.

Hab.: Brasilia, Serro do Itatiaia, in parvis lacubus, 2300 m.

Leg.: E. Ule Nr. 3533. — Febr., März 1894.

Herb.: Hamburg.

Mit der obigen Form vereinige ich eine von Ule am 7. 10. 1896 als Nr. 4507 gesammelte Art, die in der Serra Orgaos, Campo, in rivis 1900 m gefunden wurde. Sie weicht zwar in der Form der Makrosporen etwas ab, aber da diese auch bei der *I. Ulei* nicht alle vollkommen gleich sind, möchte ich eine Trennung auf Grund dieses einen Merkmals nicht durchführen.

Ob die in dem gleichen Gebiet wie die *I. Ulei* von D u s é n gesammelte Pflanze im Herb. Regnellianum in Stockholm dieselbe Spezies ist oder eine eigene Art bildet, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Sporen haben zwar ein etwas anderes Aussehen wie die der *I. Ulei*, sind aber noch nicht völlig ausgebildet und bieten noch nicht das endgültige Bild dar. In den übrigen systematischen Merkmalen sind keine wesentlichen Unterschiede vorhanden.

Die *I. Ulei* hat große habituelle Ähnlichkeit mit der *I. Martii*, der auch die Makrosporen ähnlich sehen. Sie unterscheidet sich aber von ihr aufs schärfste durch die stacheligen Mikrosporen.

✓ **I. Martii** A. Br. (Abb. 42, 43).

Planta submersa fluitans; rhizoma bilobum, radicosum; folia flexilia, mollissima, viridia, basi ferrugineis marginibus praedita; velum incompletum, pallidum; sporangium subapertum, macrosporis tetraedrico globosis, microsporis subovatis repletum. (Flora bras. 22.)

I. Martii ist eine der wenigen Arten, von denen bereits mehrere Fundorte bekannt sind. Sie liegen in der brasilianischen Provinz Minas Geraes, und Ule (Nr. 257, 3532) sammelte etwas kleinere Exemplare in der Serra do Itatiaia, also nahe der Grenze dieses Staates, 2100 m hoch, in einem Fluß, März 1894.

I. Weberi Herter nov. spec. (Abb. 44, 45).

Planta submersa, suberecta, subrigida, 10—15 cm alta, statura *I. lacustris*. Rhizoma bilobatum s. subglobosum, cr. (6—8) 10 mm longum, fuscum. Radices 3—10 cm longae. Folia cr. 35, 10—20 cm longa, linearia, 1—1,5 mm in medio lata, sordide viridia, attenuata, acuminata, erecta vel subreflexa, fasciculis fibrosis periphericis et

in parte superiore stomatibus munita, marginibus membranaceis 2,5 cm ascendentibus. Sporangia parva, 3 mm longa, subglobosa, epidermidis cellulis plurimis fusciscentibus maculata. Velum incompletum. Macrospora tetraëdrico-globosae, albidae, papillosoe, distinctius in parte inferiore, diam. 300—400 μ . Microspora subovatae, pallidae, glabrae, cr. 26—40 μ .

Hab.: Südbrasilien; Rio Grande do Sul, Porto Alegre — Viamãs. Untergetaucht zwischen Gras in einem See. Hochplateau nördlich der Estrada do Matto Grosso, km. 9. Etwa 100 m ü. d. M. Fertil 25. Sept. 1912.

Leg.: Herter no. 20639.

Herb.: Berlin, ex herb. W. Herter.

I. Savatieri Franchet.

(*Amphibiae*.) Rhizoma obscure trilobatum, diam. circ. 15—20 mm Bulbus crassus, diam. 2—3 cm, vaginis laxe imbricatis constans. Folia valida, praesertim apice eximie subtetragona, in mucronem spinescentem desinentia, in planta submersa usque ad 20 cm elongata, in speciminibus emersis multo longiora, vix sesquipollicaria, valde crassa et rigida, fere vulnerantia. Vagina latissima, 7—10 mm versus basin, margine late membranacea, dorso profunde sulcata quasi biloba. Sporangia parva, 4 mm vix longa, ovata vel suborbiculata, areola angusta; foveola margine elevato obtuso cincto, ligula ovato deltoidea, crassiuscula, fuscata. Velum incompletum, sporangii $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ obtegens, latere inferiore profunde emarginato. Macrospora albidae, undique rugosae, rugis elegantes anastomosantibus, plus minus elevatis. Microspora brunneae, tenuissime muriculatae, nunc sublevens, uno latere vel circumcincta cristatae.

Hab.: In lacubus e vicinitate Puerto Bono, freti Maghellanici, nunc submersa nunc secus ripas emersa. (Franchet 16.)

Bei der Standortsangabe steht die auch in Baker (2) übergegangene Breitenangabe 30° 55' s. Br. Puerto Bono liegt aber auf der Westseite des Kontinents bei 60° s. Br.

Zur Verbreitung der südamerikanischen Isoëten.

Im folgenden habe ich versucht, das mir zur Verfügung stehende Material an südamerikanischen *Isoëtes*-Arten pflanzengeographisch auszuwerten. Es zeigt sich nämlich eine auffällige Zusammendrängung der Isoëten in den gebirgigen Teilen des Erdteils, während die ausgedehnten Tiefländer mit ihren gewaltigen Strömen von diesen Wasserpflanzen fast völlig gemieden werden. Ob diese Tatsache freilich auf den natürlichen Verhältnissen beruht, oder ob

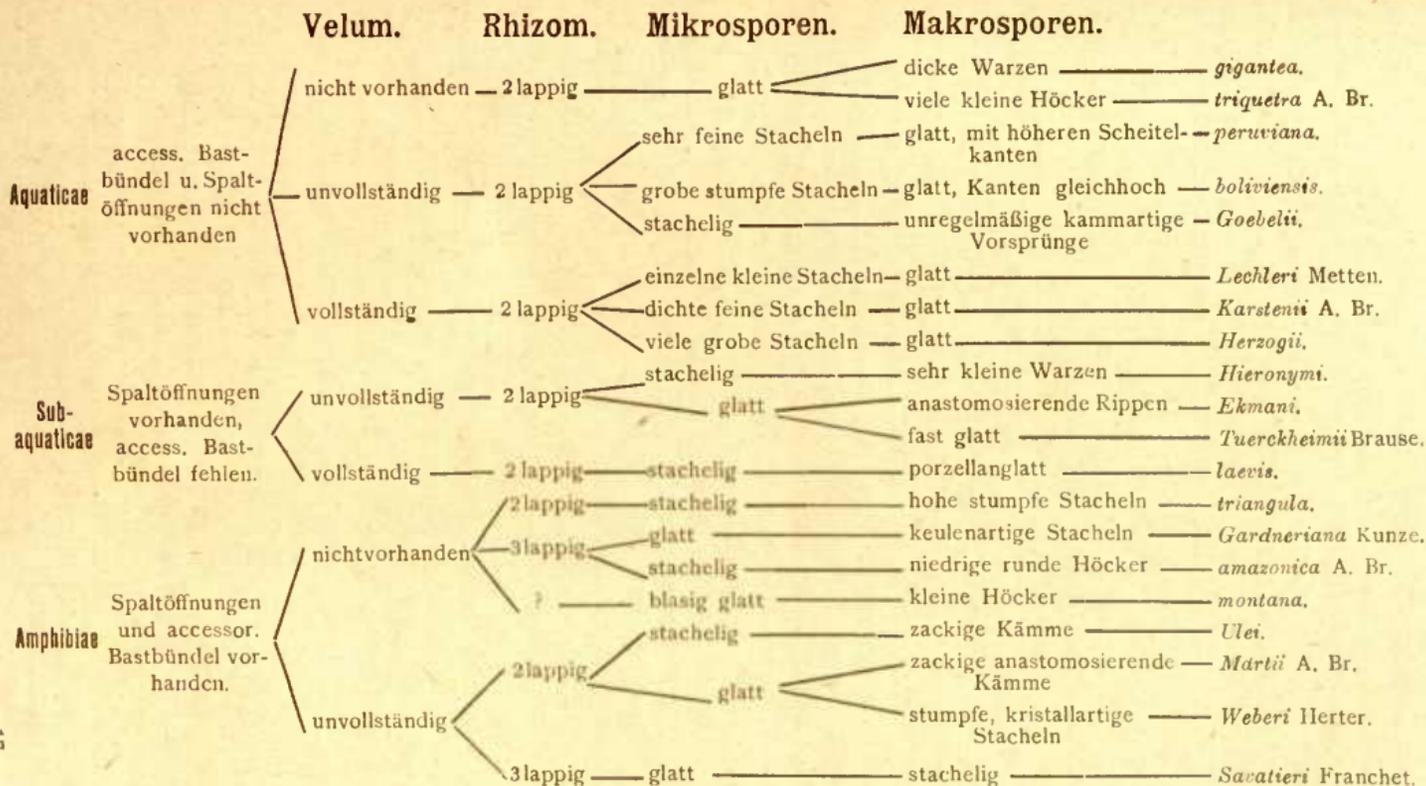


Tabelle zur Bestimmung der südamerikanischen Isoëtes-Arten.

hier nur ein Übersehen der einer blütenlosen Monokotyle ähnlichen unscheinbaren Pflanze vorliegt, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. G o e b e l sammelte (nach mündlicher Mitteilung) eine große Form im Tiefland Britisch-Guayanas am Mazaruni; leider ging die Pflanze später verloren. Aus den großen wasserreichen Tiefebenen des Kontinents kennt man nur die sehr kleine *I. amazonica*, die am gleichnamigen Strom charakteristischerweise gerade da vorkommt, wo nach S i e v e r s (Süd- und Mittelamerika, Leipzig-Wien 1914) die Zone der Campos dicht an den Amazonas herantritt, also andere Bedingungen herrschen, als in den übrigen zur *Hylaea* gehörigen Teilen des Stromsystems. Im übrigen heben sich 2 große Verbreitungsgebiete heraus: an der Westseite des Kontinents eine Gruppe andiner Formen, im Osten eine Reihe von Arten auf dem brasilianischen Bergland.

Ein sehr auffallendes Merkmal der andinen Formen sind ihre glatten Makrosporen, die sich außerhalb Südamerikas unter sämtlichen Arten konstant nur noch bei 2 dem australischen Florenreich zugehörigen Arten finden, den *I. Gunnii* und *I. alpina*. (Die europäische *I. lacustris* forma *leiosporum* hat zwar auch glatte Makrosporen, ist aber durch vielfache Übergänge mit der normalen *I. lacustris* mit stark gezackten Sporen verbunden.) Die beiden ebenfalls im Gebirge vorkommenden Arten unterscheiden sich durch ihr dreilappiges Rhizom von den glattsporigen Spezies Südamerikas, die alle ein zweilappiges Rhizom haben. Nach B a k e r (2) ist auch die nordamerikanische *I. melanopoda* eine glattsporige Art, da ihre Makrosporen „nearly or quite smooth beyond the ribs“ (p. 128) sein sollen, nach der Abbildung in M o t e l a y und V e n d r y è s (25) scheinen aber doch ziemlich große Höcker vorhanden zu sein. Mir selbst stand Material dieser Art nicht zur Verfügung. Dagegen gehört die *I. Tuerckheimii* von Haiti hierher, wo sie 2200 m hoch „in tiefern Wasserlöchern eines Gebirgsbachs“ vorkommt. Sie stimmt auch in der Zweiteiligkeit des Rhizoms und dem Bau ihrer Blätter, die ohne akzessorische Bastbündel sind, mit den andinen Formen überein. Ein Zusammenhang, der dadurch noch wahrscheinlicher gemacht wird, daß Haiti das geologische Kernstück der Antillen bildet, die als Ganzes eine Fortsetzung der Anden darstellen und auch sonst in ihrer Flora viel Ähnlichkeit mit Südamerika zeigen. Auf dem südamerikanischen Festland ist die *I. Hieronymi* die einzige glattsporige Art außerhalb der Anden. Sie wurde im brasilianischen Bergland 2300 m hoch gesammelt und ebenso in der pampinen Sierra bei Cordoba, die einen Ausläufer der Anden darstellt und noch zum andinen Florenreich gehört. In den Anden selbst

sind von den bisher gesammelten 8 *Isoëtes*-Arten 6 glattsporig. Es sind die *I. Karstenii*, *I. laevis*, *I. peruviana*, *I. Lechleri*, *I. boliviensis*, *I. Herzogii*. Wegen dieser großen Übereinstimmung sind die einzelnen Arten nur nach genauer Untersuchung voneinander zu trennen. Es liegt hier eine Reihe ähnlicher Arten vor, deren trennende Charaktere wohl das Gebirge durch seinen differenzierenden Einfluß geschaffen hat, der dadurch noch erhöht wird, daß, wie weiter unten angeführt ist, die Verbreitung der Isoëten sehr schwierig ist, wenn eine direkte Übertragung durch Wasserströmungen ausgeschlossen ist und es sich um die Wanderung von einem Flußgebiet in ein anderes handelt. Das Zentrum der Verbreitung der glattsporigen Arten Südamerikas scheint in den Anden Perus und Bolivias zu liegen, von wo sie nach Norden bis zu den Antillen, nach S O bis auf die pampine Sierra und den Itatiaia gelangten und vielleicht kann man auch die australischen Formen als durch die weite Entfernung vom Zentrum stärker veränderte Glieder dieses Formenkreises auffassen.

Das Vorkommen einer andinen Form der *I. Lechleri*, von den Anden weit entfernt in der Amazonasebene, wird von Motelay und Vendryès (25) angegeben, die nach Hooker als Standort „Misiones de Douro no. 5563 de la Collection de Gardner“ zitieren. Bei ihnen findet sich aber bei der *I. Gardneriana* ebenfalls „Collection de Gardner Nr. 5563 (Hooker)“ angeführt eine Angabe, die auch Al. Braun (6) bringt. Ich habe diese Nummer nirgends finden können, dagegen wird in Berlin und Genf eine in Berlin als Typus von *I. Gardneriana* bezeichnete Form aufbewahrt, die als „Nr. 3563 Misiones am Duro, Brasilien, Prov. Goyaz“ bezeichnet ist. Es dürfte hier also ein Druckfehler vorliegen und die Nr. 5563 überhaupt zu streichen sein. Es würde sich dann die *I. Gardneriana*, wie an manchen anderen Stellen Zentralbrasiliens, auch am Duro finden.

Das Zentrum der anderen Gruppe nahestehender Arten scheint auf dem brasilianischen Bergland in der Gegend des Itatiaia zu liegen. Dessen Artenzahl gemahnt an den von Al. Braun beschriebenen Isoëten-Reichtum Sardiniens. Auf ihm sind bisher 4 Arten gesammelt, außer der schon erwähnten glattsporigen *I. Hieronymi*, die *I. Martii*, *I. Ulei*, *I. Goebeli*, die in den wie mit Rauhreif überzogenen Makrosporen und in dem zweilappigen Rhizom übereinstimmen. Arten der Sektion *Terrestres* sind in Südamerika bisher noch nicht gesammelt worden.

Gründe für die sonderbare haufenartige Anordnung der Isoëten in Südamerika lassen sich vorläufig nur vermuten, da wir über die

zu ihrer Verbreitung führenden Verhältnisse erst sehr schlecht unterrichtet sind. Als hauptsächliches Beförderungsmittel haben ihnen sicherlich stets die Wasserströmungen gedient, die außer den Sporen auch Sporangien tragende Blätter und ganze Pflanzen befördern konnten. Zu der im Gebirge besonders wichtigen Verbreitung von einem Flußgebiet ins andere oder von einem See in einen anderen reicht dieses Mittel aber nicht aus. Wasservögel, die man sonst häufig als Vermittler annimmt, scheinen für *Isoëtes* wenig in Betracht zu kommen; nach Shull (31) vermochten sie in Nordamerika nicht einmal die Arten der Chesapeake- und Delaware-Bai miteinander zu vermischen, obwohl deren Gewässer an der schmalsten Stelle nur 16 km voneinander getrennt sind, und in der Zugrichtung der Vögel, die der Küste entlangführt, liegen. Der Haupt-hinderungsgrund für eine solche Verbreitung ist wohl darin zu suchen, daß die Isoëten heterospor sind und immer Makro- und Mikrosporen zugleich übertragen werden müssen. Vielleicht läßt sich die Ausbreitung in den Gebirgen Südamerikas mit einem ehemaligen größeren Wasserreichtum, etwa infolge der Eiszeit in Verbindung bringen, wo auch in den der Tropenzone angehörenden Teilen der Anden weite Gebiete vergletschert waren und im brasilianischen Bergland der Wasserreichtum ein größerer gewesen sein mag.

Zusammenfassung.

1. Ein primäres Phloëm ist im Stamm der von mir untersuchten Arten der Gattung *Isoëtes* nicht vorhanden. Ebenso fehlt ein stammeigenes sekundäres Phloëm.

2. Eine Tüpfelung der Zellwände war bisher nur von den Prismazellen bekannt. Ebenso gestaltete Tüpfel kommen aber auch sämtlichen anderen Parenchymzellen der Pflanze zu und können daher nicht mehr, wie bisher, als Beweis für den Phloëm-Charakter der Prismazellen gelten.

3. Der Schleim, der einen Teil der Prismazellen erfüllt, enthält außer Calloseschleim auch Pektin- und Zelluloseschleim, sowie einen deutlich nachweisbaren Eiweißgehalt.

4. Das Cambium gibt nach außen Parenchymzellen ab, nach innen, außer Tracheiden, ebenfalls Parenchymzellen. Von letzteren ist ein Teil ohne besonderen Inhalt; die übrigen enthalten entweder Stärke oder den unter 3 erwähnten Schleim und ersetzen dann das im Stamme fehlende Phloëm.

5. Die Zellwände in Knolle, Blatt und Wurzel bestehen hauptsächlich aus Pektinstoffen.

6. Die Ligula ermöglicht einen leichten Eintritt von Lösungen in die Pflanze und dient zur Abgabe von Schleim und Wasser.

7. Die Blätter junger *I. malinverniana*-Pflanzen, einer Form mit dreifurchiger Knolle, zeigen die $1/2$ -Stellung. Die Teilung der Knollen wird durch die Anordnung der Wurzeln bewirkt.

8. Die Zahl der bekannten südamerikanischen *Isoetes*-Arten erhöht sich von 8 auf 20.

9. Die Fundorte der bisher bekannten *Isoetes*-Arten Südamerikas ordnen sich in 2 Hauptverbreitungsgebieten unten, von denen das eine in den Anden, das andere im brasilianischen Bergland liegt.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung meines verehrten Lehrers Herrn Geh. Rat v. G o e b e l unternommen, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank für das der Arbeit stets entgegengebrachte fördernde Interesse aussprechen möchte.

Literaturverzeichnis.

- (1) B a k e r, J. G., A Synopsis of the species of *Isoetes*. Journal of Botany. IX. 1880.
- (2) — Handbook of the Fern Allies. London 1887.
- (3) B ä s e c k e, P., Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen, sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzen-
gruppe. Botanische Zeitung. LXVI. 1908.
- (4) B e h r e n s, W., Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. 4. Aufl.
Leipzig 1908.
- (5) B r a u n, A. L., Weitere Bemerkungen über *Isoetes*. Flora 1847.
- (6) — Zwei deutsche *Isoetes*-Arten nebst Winken zur Aufsuchung derselben. Ver-
handlungen d. botanischen Vereins d. Prov. Brandenburg. Berlin 1862.
- (7) — Über die *Isoetes*-Arten der Insel Sardinien. Monatsberichte d. Akademie
d. Wissenschaften zu Berlin. 1863.
- (8) — Über die australischen Arten der Gattung *Isoetes*. Monatsberichte d. Aka-
demie d. Wissenschaften zu Berlin. 1868.
- (9) B r a u s e, G., *Isoetes Tuerckheimii* Brause n. sp. Symbolae Antillanum. VII.
p. 161.
- (10) B r u c h m a n n, Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von *Lycopodium*
und *Isoetes*. Jenaer Zeitschrift f. Naturwissenschaft. 1874.
- (11) C a m p b e l l, D. H., Mosses and Ferns. New York 1905.
- (12) E a t o n, A. A., New Varieties of *Isoetes*. Rhodora. V. 1903.

- (13) Engelmann, G., The Genus *Isoëtes* in North America. Transactions of the S. Louis Academy of Science. IV. 1882.
- (14) Farmer, J. B., On *Isoëtes lacustris*. Annals of Botany. V. 1890.
- (15) Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* etc. Botanische Zeitung. 1900.
- (16) Franchet, M. A., Sur un *Isoëtes* de l'Amérique du Sud. Bulletin de la Société Botanique de France. XXXI. 1884. p. 395.
- (17) Gibson, R. J. H., Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*. Part II. The Ligule. Annals of Botany. X. 1896.
- (18) Hegelmaier, F., Zur Kenntnis einiger Lycopodiaen. Botanische Zeitung. XXXII. 1874.
- (19) Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.
- (20) — Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. Abhandlungen der k. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. Mathemat.-Physikalische Klasse. 1855.
- (21) Mager, H., Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Bibliotheca Botanika. Band XIV. 1907.
- (22) Martius, C. F., Flora Brasiliensis. Vol. I. Pars II. München 1840—1884.
- (23) Mohl, H. v., Über den Bau des Stammes von *Isoëtes lacustris*. Vermischte Schriften botan. Inhalts. Tübingen 1845.
- (24) Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.
- (25) Motelay et Vendryès, Monographie des *Isoëteae*. Actes d. l. Société Linnéenne de Bordeaux. 36. 1882.
- (26) Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg. sér. 7. XIX. 1872.
- (27) Sadebeck, R., *Isoëteae*. Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I. Teil. IV. Abteilung. Leipzig 1902.
- (28) Schilling, A. J., Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung an Wasserpflanzen, Flora 78. 1894.
- (29) Scott, D. H. and Hill, T. G., The Structure of *Isoëtes hystrix*. Annals of Botany. XIV. 1900.
- (30) Seyd, W., Zur Biologie von *Selaginella*. Inaugural-Dissertation. Jena 1910.
- (31) Shull, Geographic Distribution of *Isoëtes saccharata*. Botanical Gazette. XXXVI. 1903.
- (32) Smith, R. Wilson, The Structure and Development of the Sporophylls and Sporangia of *Isoëtes*. Botanical Gazette. XXIX. 1900.
- (33) Strasburger-Koernicke, Das Botanische Praktikum. Jena 1913.
- (34) Stoekey, A. G., The Anatomy of *Isoëtes*. Botanical Gazette. XLVII. 1909.
- (35) West, C. and Takeda, H., On *I. Japonica* A. Br. The Transactions of the Linnean Society of London. 2. Ser. Botany. Vol. VIII. Part. 8. 1915.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [63 1922](#)

Autor(en)/Author(s): Weber Ulrich

Artikel/Article: [Zur Anatomie und Systematik der Gattung Isoetes L.
219-262](#)