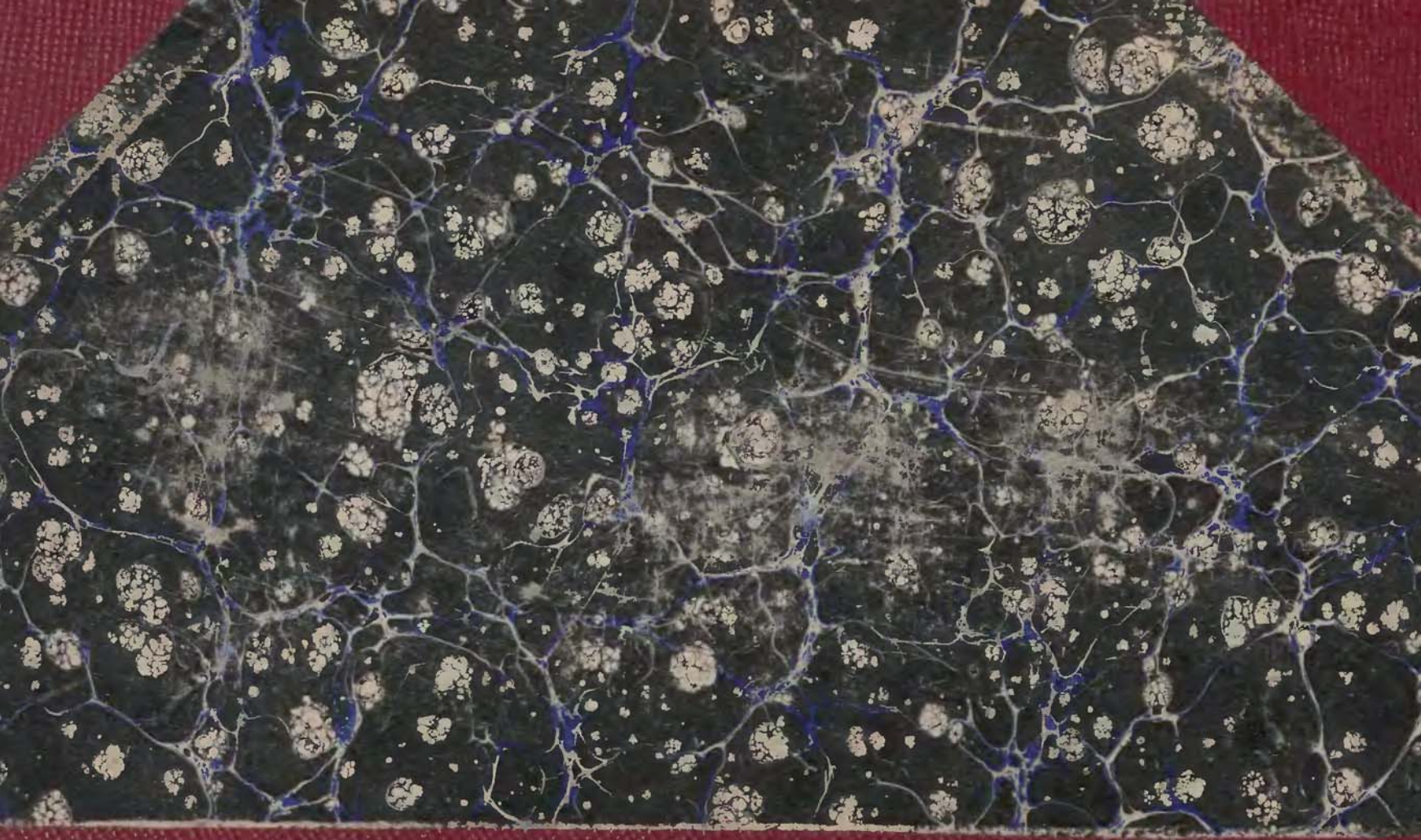


Botanisches Institut
der Königl. Technischen
Hochschule Danzig-Langfuhr.

Biologische und morphologische Untersuchungen

über

Wasser- und Sumpfgewächse

herausgegeben von

Professor Dr. Hugo Glück
in Heidelberg.



Verlag von Gustav Fischer in Jena
1905.

1284459

VI - 8.

1813383

Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse.

Erster Teil:

Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen

von

Professor Dr. Hugo Glück
in Heidelberg.

Mit 25 Textfiguren und 7 lithographierten Doppeltafeln.



Botanisches Institut
der Königl. Technischen
Hochschule Danzig-Langfuhr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1905.

D I/25

1239453

VI - 8.

1813383

Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse.

Erster Teil:

Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen

von

Professor Dr. Hugo Glück
in Heidelberg.

Mit 25 Textfiguren und 7 lithographierten Doppeltafeln.



Botanisches Institut
der Königl. Technischen
Hochschule Danzig-Langfuhr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1905.

D I/25

3

Alle Rechte vorbehalten.

VI – 8

Biblioteka

C14551

B2126

Biblioteka
Uniwersytetu Gdańskiego

1100785202

XVI 16

D 238/134/20

80-

Seinem Lehrer

KARL GOEBEL

in aufrichtiger Verehrung und Dankbarkeit gewidmet

von dem Verfasser.

Vorwort.

Die botanische Litteratur weist bereits mehrere wichtige Arbeiten über die Lebensweise der Wasser- und Sumpfgewächse auf; so besonders diejenigen von Heinrich Schenck, Karl Goebel und Camille Sauvageau. Andere Autoren dagegen, wie Schroeter und Kirchner, Anton Magnin haben ihr Interesse hauptsächlich der geographischen Verbreitung dieser Pflanzen innerhalb bestimmter Areale, die ja mit der Biologie viele Berührungspunkte hat, mit Erfolg zugewendet. Trotz alledem aber eröffnet die endlose Variabilität der Wasser- und Sumpfgewächse dem Biologen heute noch ein weites und aussichtsreiches Arbeitsfeld, was sowohl mit Rücksicht auf die experimentelle Erforschung dieses Gebietes, als auch mit Rücksicht auf die Biologie der einzelnen Arten gilt.

Die von mir im Laufe von sechs Jahren angestellten Untersuchungen über diese Pflanzen beziehen sich vor allem auf die Formenmannigfaltigkeit derselben und deren Abhängigkeit von den verschiedenartigsten Standortsbedingungen. Und zwar habe ich bei meinen Untersuchungen den Hauptwert auf rationelle Kulturversuche gelegt. Meiner Ansicht nach ist das der einzige Weg, der uns über das Zustandekommen der einzelnen Formen und ihre Abhängigkeit vom Standort sicheren Aufschluß erteilt, da ja in der freien Natur die Standortsverhältnisse dieser Pflanzen einem steten Wechsel unterworfen sind und sich der direkten Beobachtung mehr oder minder entziehen. Darneben wurde keineswegs versäumt, die zahlreichen Formen auf vielen Exkursionen an Ort und Stelle zu beobachten, ebenso wurde auch getrocknetes Herbarmaterial als wertvolle Ergänzung zum Studium herbeigezogen. Wenn die leitenden Gesichtspunkte für mich auch biologische gewesen sind, so konnten doch morphologische und systematische Fragen mit berücksichtigt werden, soweit mir das eben nötig erschien.

Der erste hier vorliegende Teil meiner Untersuchungen beschäftigt sich mit der Biologie der Alismaceen, soweit es europäische Arten sind.

Der zweite später erscheinende Teil bringt biologische und morphologische Untersuchungen über Utricularia, sowie über die Winterknospenbildung bei Wasserpflanzen überhaupt.

Von den Alismaceen kommen für den ersten Teil somit folgende Arten in Betracht:

1. Alisma Plantago (L.) Michalet,
2. Alisma graminifolium Ehrh.,
3. Elisma natans Buchenau,
4. Echinodorus ranunculoides (L.) Engelm.,
5. Echinodorus ranunculoides var. repens (Lam.),
6. Caldesia parnassifolia (Bassi) Parl.,
7. Damasonium stellatum (Rich.) Pers.,
8. Sagittaria sagittifolia L.

Mit diesen 8 Pflanzen wurden die verschiedenartigsten Kulturversuche angestellt. Die Pflanzen wurden z. T. auf dem Land, z. T. in der verschiedenartigsten Wassertiefe und z. T. auch bei Lichtabschluß kultiviert, wobei bemerkt sei, daß die große Mehrzahl der Versuche zu wiederholten Malen angestellt wurde. Abgesehen von den Verdunkelungsversuchen, die erst im speziellen Teil nähere Erörterung an der jeweiligen Stelle finden, war die

Versuchsanordnung

im allgemeinen folgende: Für sämtliche Kulturen wurden Töpfe verwendet. Die Landkulturen, desgleichen auch die Wasserkulturen, die in 5—100 cm tiefem Wasser angestellt wurden, konnten im botanischen Garten zu Heidelberg vorgenommen werden. Für die Wasserkulturen verwendete ich z. T. Kübel aus Tannenholz[1]), z. T. aber die 3 vorhandenen Bassins des Gartens. Alle Kulturtöpfe, die im tieferen Wasser gehalten werden mußten, wurden mit etwa 2—3 mm dicken verzinkten Eisendrähten[2]) verbunden, die oben mit Hilfe einer Öse am Rande des Bassins befestigt wurden; so konnte zu jeder Zeit eine Kontrolle der Kulturen stattfinden.

Die meisten Schwierigkeiten jedoch boten die eigentlichen Tiefwasserkulturen, die in 1,2—5 m tiefem Wasser vorgenommen

1) Kübel aus Eichenholz dagegen haben sich nicht bewährt, da stets nach einiger Zeit so viel schädliche Stoffe durch das Wasser aus dem Holz extrahiert wurden, daß die Pflanzen sehr nachteilig beeinflußt wurden.

2) Dagegen erwiesen sich einfache Schnüre, die ich ursprünglich statt der Drähte verwendete, bald als unbrauchbar, da sie dem nassen Element auf die Dauer nicht Widerstand zu leisten vermochten.

wurden. Sie mußten in einem Altwasser des Rheins bei Neuhofen (gelegen zwischen Mannheim und Speyer) in der Rheinpfalz angestellt werden. Als Kulturgefäße dienten kleine Holzkisten, seltener auch Blechkübel. Da, wo es nötig erschien, wurden dieselben auf eine viereckige Holzplatte aufgesetzt, um so ein Einsinken in den Schlamm zu verhüten. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe wurde jedes Kulturgefäß ebenfalls mit einem entsprechend langen Eisendraht verbunden, der oben mit einem Schwimmer endigte. Letzterer bestand aus einer zugelöteten Konservenbüchse von etwa 2 cdm Volumen, welche mit Ölfarbe gestrichen und mit Rücksicht auf die Kontrolle mit einer Nummer versehen wurde. Ursprünglich wurden als Schwimmer Holzklötze verwendet, welche sich aber nicht bewährten, da sie schon nach 2—3 Monaten so viel Wasser ansogen, daß sie die Last des Eisendrahtes nicht mehr zu tragen vermochten.

Die für die Tiefwasserkulturen verwendeten Pflanzen mußten natürlich aus dem Heidelberger botanischen Garten nach Neuhofen transportiert werden, was stets von mir selbst besorgt wurde. Entweder wurden die ganzen Töpfe mitsamt der Pflanze oder diese doch mit möglichst großen Erdballen transportiert; so konnte den Pflanzen die möglichste Schonung zu teil werden. Vom Frühling bis zum Spätherbst fand in jedem Jahr ein etwa 8—12 maliger Besuch der Kulturstation statt. Der Altrhein von Neuhofen ist völlig außerhalb der Verkehrswege gelegen und nie einem Publikum zugänglich, weshalb ich auch nie eine Beschädigung meiner Kulturen zu beklagen hatte. Es dürfte nicht überflüssig sein, die von meinem Freunde und Kollegen, Prof. Dr. Lauterborn (l. c.), gegebene Schilderung des Altrheins hier mitzuteilen: „Der Altrhein bei Neuhofen liegt zwischen Ludwigshafen und Speyer und ist der Überrest einer gewaltigen Serpentine des Rheins, die aber schon vor langer Zeit durch eine natürliche, nach Osten gerichtete Verlagerung des Stromlaufes aus dem Bereich des fließenden Wassers ausgeschaltet wurde. Gegenwärtig vermittelt nur ein schmaler, ca. 1,5 km langer, seichter Graben die Verbindung mit dem strömenden Rhein, die überdies noch durch Schleusen sistiert werden kann. Von halbmondförmiger Gestalt, einer Länge von ca. 3 km und einer zwischen 200—300 m schwankenden Breite, bietet der Altrhein mit seiner blinkenden Wasserfläche völlig das Bild eines kleinen Sees dar. Die größte Tiefe beträgt bis zu 5 m und zieht sich

rinnenformig längs der konvexen Seite der Krümmung hin, da, wo das ehemalige kiesige „Hochgestade" des Rheins steil abfällt; das konkave Ufer und ebenso die weitaus größte sonstige Fläche des Altrheins ist indessen viel seichter und hat feinschlammigen Grund. Die Vegetation ist reich entwickelt. Ein dichter Rohrwald (Phragmites communis), stellenweise geschmückt mit den zierlichen Pflänzchen der Salvinia natans, erfüllt die versumpften Enden und begleitet das konkave Ufer, überall untermischt mit Beständen von Scirpus lacustris, Typha, Sparganium. An ihn schließt sich nach der Wasserseite hin ein breiter Gürtel von Nymphaea alba, Nuphar luteum, Limnanthemum nymphaeoides; Batrachium bildet an seichten Stellen förmliche schwimmende Wiesen. Am schlammigen Boden dehnen sich weithin die Rasen von Chara ceratophylla, da und dort untermischt mit dem seltenen Lychnothamnus stelliger, dann Elodea canadensis, über die flutende Büsche von Myriophyllum, Ceratophyllum, sowie verschiedener Potamogetonarten zur Oberfläche emporstreben".

Dieser Schilderung möchte ich nur noch das eine beifügen, daß der Altrhein von Neuhofen während des Jahres nur geringe Niveauschwankungen aufweist. Die einzig bedeutende findet im ersten Frühling statt, wo der Wasserspiegel etwa um 50 cm steigt, um später wieder auf seine ursprüngliche Höhe herabzusinken.

Zur Messung der Temperatur in verschiedener Wassertiefe [1]) wurde folgender einfache Apparat verwendet. Eine Blechbüchse von etwa 1 cdm Volumen wurde mit Kieselguhrerde angefüllt und in diese ein Thermometer eingesteckt, das oben mittels eines Drahtbügels mit der Büchse fest verbunden war. Mit Hilfe eines entsprechend langen Eisendrahtes wurde der Apparat für die jeweilige Versuchsdauer in die zu messende Wasserschichte eingesenkt. Da die Kieselguhrerde beim Ausheben des Apparates aus dem Wasser erst nach einiger Zeit einen Temperaturausgleich zuläßt, so konnte mit dieser Methode die Temperatur einzelner Wasserschichten fixiert und täglich aufnotiert worden.

Das für meine Arbeit verwendete

Untersuchungsmaterial

bestand zum Teil aus lebendem und zum Teil aus Herbarmaterial. Im folgenden mögen noch nähere Angaben über die Herkunft desselben gemacht sein.

1) Solche Messungen wurden nur im botanischen Garten vorgenommen.

A. Lebendes Material.

Pflanze	Standorte	Sammler
Alisma Plantago (L.) Michalet	Neckarau bei Mannheim Wieblingen bei Heidelberg Mundenheim bei Ludwigshafen a. Rh. Karlshof bei Darmstadt	Glück
Alisma graminifolium Ehrh.	1. Rathenow (Prov. Brandenburg) 2. Teiche bei Neusees bei Erlangen 3. Rheinaltwasser bei Neckarau bei Mannheim 4. Rheinaltwasser von Goddelau-Ehrfelden in Hessen 5. Ludwigsinsel im Rhein, südl. von Worms 6. Teiche bei dem Relaishaus bei Mannheim	Plöttner Glück
Echinodorus ranunculoides (L.) Engelm.	1. Leiden in Holland 2. Rathenow in der Prov. Brandenburg 3. Lübeck 4. Teiche bei Colombier am Rande des Sees von Neufchâtel 5. Sumpfgräben in der „Pallanterie“ bei Genf	Goethart Plöttner Prahl Tripet und Glück Glück
E. r. var. repens (Lam.)	Am Rande von Teichen in der sogen. „Limburger Campine“, unfern der Slagmolen zwischen Genk und Hasselt in Belgien	Glück
Elisma natans Buchenau	1. Scheuerteiche und rasch fließender Mühlenbach bei Wahn (zwischen Bonn und Köln) 2. Teiche, Moräste und rasch fließende Bäche bei Genk in Belgien (in der „Limburger Campine“) 3. Am Rande von Teichen bei Villars en Dombes (Umgegend von Lyon)	Wirtgen und Glück Glück
Caldesia parnassifolia Parl.	In und an Teichen mit Moorboden in der „Viernheimer Lache“ in Hessen	Glück
Damasonium stellatum (Rich.) Pers.	1. An Teichen in der Nähe der Saon bei St. Jean de Losne (Umgegend von Dijon) 2. In Teichen und Gräben in dem „Pays des Dombes“ bei Lyon (St.Marcel, St. Paul de Varras, Villars etc.)	Genty Gérard, Magnin, Glück
Sagittaria sagittifolia L.	1. Aus dem botanischen Garten zu Heidelberg 2. Dechsendorf bei Erlangen 3. Illfluß in der Stadt Straßburg	Glück

B. Herbarmaterial.

Mein seit mehreren Jahren angelegtes Wasserpflanzenherbar umfaßt nicht nur zahlreiche, am natürlichen Standort gesammelte Alismaceen in großer Formenmannigfaltigkeit, sondern enthält auch zahlreiche Belegexemplare für die vielen von mir angestellten Kulturversuche. Nebenbei sei auch bemerkt, daß das Botanische Museum zu Berlin die wichtigeren Standortsformen der von mir behandelten Alismaceen als Exsikkaten erworben hat. Abgesehen von meinem Privatherbar wurden mir aber noch die Alismaceen nachstehender Sammlungen zur Einsicht überlassen:

Ort des Herbariums	Nähere Bezeichnung	Vorstand resp. Besitzer
Berlin	Herbarium Ascherson	P. Ascherson
Berlin	Herbarium Schweinfurth	G. Schweinfurth
Berlin	Universitätsherbar	A. Engler
Bonn	Herbarium des Naturhistorischen Vereins	F. Wirtgen
Bonn	Herbar Wirtgen	
Chambésy bei Genf	Herbier Barbey-Boissier	W. Barbey
Darmstadt	Herbarium Dosch	L. Dosch
Darmstadt	Herbar des Polytechnikums	H. Schenk
Erlangen	Universitätsherbar	H. Solereder
Graz	Universitätsherbar	K. Fritsch
Heidelberg	Universitätsherbar	E. Pfitzer
Karlsruhe	Herbar Kneucker	A. Kneucker
München	Universitätsherbar	L. Radlkofer
München	Herbarium Roß	H. Roß
Nürnberg	Herbar des Naturhistorischen Vereins	A. Schwarz
Nürnberg	Herbar Schwarz	
Zürich	Universitätsherbar	H. Schinz

Abgesehen von dem eben genannten Untersuchungsmaterial wurde auch noch eine größere Sammlung von Spirituspräparaten für mikroskopische Untersuchungen angelegt. Ich bin aber bald zu der Einsicht gekommeu, daß die anatomisch-biologische Bearbeitung dieses Materials meine Kräfte weit übersteigen würde. Ich habe mich daher entschlossen, diese Untersuchung einem anderen zu überlassen und muß den Leser auf die seiner Zeit erscheinende Anatomie der Alismaceen verweisen.

Terminologisches und Disposition.

Es ist bei der großen Variabilität der Alismaceen von Wichtigkeit, sich bestimmter Termini zu bedienen, um Wiederholungen und Verwechslungen zu vermeiden.

Als Landform bezeichne ich jedes auf dem Lande lebende Individuum. Die der Landform zukommenden Blätter nenne ich Luftblätter; sie sind entweder lineal oder aus Stiel und Spreite bestehend.

Als Schwimmform bezeichne ich jedes Individuum, das als wichtigstes Assimilationsorgan das Schwimmblatt trägt, dessen Stiel untergetaucht ist und dessen Blattfläche dem Wasserspiegel aufliegt.

Als Seichtwasserform bezeichne ich jedes halb untergetauchte Individuum, für welches das „Luftblatt" charakteristisch ist; der Blattstiel des „Luftblattes" ist mehr oder minder hoch vom Wasser umspült und die Blattspreite erhebt sich senkrecht in die Luft.

Als Wasserform schlechtweg bezeichne ich jedes völlig submerse Individuum, für welches das Wasserblatt charakteristisch ist, das zart, lineal und durchscheinend zu sein pflegt.

Als Tiefwasserform bezeichne ich solche Wasserformen, die infolge zu großer Wassertiefe auch den Sommer über keine andere Blattform als Wasserblätter zu bilden vermögen. Neben den Wasserblättern können die Tiefwasserformen aber auch noch „Schwimmblätter" erzeugen; diese entsprechen echten Schwimmblättern, doch können sie nicht mehr die Wasseroberfläche erreichen.

Die Bezeichnung Übergangsblatt wende ich nur an mit spezieller Bezugnahme auf zwei bestimmte Blattformen, zwischen welchen das betreffende Blatt eine vermittelnde Stellung einnimmt. Sie kommen bei allen Standortsformen vor und ihre Spreite ist je nachdem ganz untergetaucht, schwimmend oder in die Luft ragend.

Die Bezeichnung Keimling oder Sämling wende ich nicht nur auf die ersten Keimstadien an, in denen Cotyledon und Primärblätter vorhanden sind, sondern auch auf jede Pflanze, die während eines Sommers aus Samen hervorgegangen ist.

Die vorliegende Arbeit zerfällt in zwei Teile: einen speziellen und einen allgemeinen. In dem speziellen Teil findet eine jede der genannten Arten

1. eine rein deskriptive Schilderung mit Bezug auf das stets unter Wasser befindliche Wachstumsoptimum überhaupt, d. h. mit Bezug auf denjenigen Standort, in dem sowohl die Vegetationsorgane als auch die Fruktifikationsorgane in gleichem Maße günstige Bedingungen für ihre Entwicklung vorfinden;

2. finden die oberhalb des besagten Optimums gelegenen Formen eine Schilderung mit Bezugnahme auf die erstgenannte. Es gehören hierher alle diejenigen Formen, die einer noch geringeren Wassertiefe oder dem Landleben angepaßt sind;

3. finden die unterhalb des besagten Optimums gelegenen Formen eine Schilderung mit spezieller Bezugnahme auf die erstgenannte. Es gehören hierher alle diejenigen Formen, die einer größeren Wassertiefe angepaßt sind, als die dem Optimum der Gesamtentwicklung zukommenden Formen;

4. kommen die Keimlinge in Betracht, ebenfalls mit Bezug auf die verschiedenen Standortsbedingungen;

5. Versuche über den Einfluß des Lichtes auf Formbildung.

6. Umbildungsversuche der einzelnen Standortsformen und

7. die Art und Weise der Vermehrung und Überwinterung.

Im allgemeinen Teil werden die gewonnenen Untersuchungsresultate von allgemeinen Gesichtspunkten aus dargestellt.

Schließlich ist es mir eine angenehme Pflicht, all derer zu gedenken, welche die vorliegende Arbeit in der verschiedensten Weise gefördert haben.

Die Königlich preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin bewilligte für die Drucklegung der vorliegenden Untersuchungen, speziell für die Anfertigung der Tafeln, eine dementsprechende Subvention.

Geheimrat Pfitzer ermöglichte es mir, meine Kulturversuche im botanischen Garten zu Heidelberg in umfangreichem Maßstab anzustellen und jahrelang fortzusetzen.

Mein Freund und Kollege, Prof. Dr. R. Lauterborn, machte den bereits erwähnten Altrhein von Neuhofen meinen Kulturversuchen zugänglich und ließ sämtliche Vorteile seiner ursprünglich für zoologische Studien eingerichteten Station meinen botanischen Interessen zugute kommen.

Außerdem aber kommen noch eine ganze Reihe Herren in Betracht, die mich mit Untersuchungsmaterial oder sonstwie bei meinen Studien unterstützt haben: Professor Dr. P. Ascherson in Berlin, William Barbey in Chambésy bei Genf, Professor

Dr. F. Buchenau in Bremen, Dr. F. Crépin, weiland Direktor des botanischen Gartens in Brüssel, Schulrat L. Dosch in Darmstadt, Geheim. Regierungsrat Prof. Dr. Engler in Berlin, Prof. Dr. K. Fritsch in Graz, Prof. Dr. P. Genty in Dijon, Prof. Dr. R. Gérard in Lyon, Dr. J. W. C. Goethart, Kustos in Leiden (Holland), Friedrich Keller in Freiburg i. Br., Lehrer Kneucker in Karlsruhe, Prof. Dr. A. Magnin in Besançon, Prof. T. Plöttner in Rathenow (Prov. Brandenburg), Oberstabsarzt Dr. Prahl in Lübeck, Prof. Dr. L. Radlkofer und Kustos Dr. H. Roß in München, Prof. Dr. H. Schinz in Zürich, Stabsveterinär A. Schwarz in Nürnberg, Prof. Dr. G. Schweinfurth, z. Z. in Ägypten, Prof. Dr. H. Solereder in Erlangen, Prof. F. Tripet in Neufchâtel und Apotheker F. Wirtgen in Bonn.

Inhaltsangabe.

Seite

Vorwort VII

I. Spezieller Teil.

Alisma Plantago L. Geschichtliches 1

Alisma Plantago (L.) Michalet 5

I. Allgemeines 5

II. Wasserformen 7

Alisma Plantago var. latifolium forma aquaticum Glück . . 10

Alisma Plantago var. lanceolatum forma aquaticum Glück . . 11

III. Landformen 12

Alisma Plantago var. latifolium forma terrestre Glück . . . 13

Alisma Plantago var. lanceolatum forma terrestre Glück . . 14

IV. Keimpflanzen 15

Verhalten in seichtem Wasser 15

Verhalten in tieferem Wasser 18

Verhalten auf dem Lande 21

V. Umbildungsversuche 23

A. mit Landkeimlingen 23

in 10—25 cm tiefem Wasser 23

in 35—50 cm tiefem Wasser 25

in 70—80 cm tiefem Wasser 26

B. mit älteren Landpflanzen 28

in 35—70 cm tiefem Wasser 29

in 1,5—2,5 m tiefem Wasser 29

VI. Überwinterung 35

Alisma graminifolium Ehrh. 36

I. Allgemeines 36

II. Blühende Bandblattformen des tiefen stehenden Wassers, A. g. forma angustissimum Ascherson et Gräbner 37

Seite

III. Seichtwasserformen A. g. forma typicum (Beck-Managetta) 40

IV. Sterile Bandblattformen des 2—4 m tiefen stehenden Wassers, A. g. forma angustissimum Aschersonn et Graebner 43

1. Kulturversuch in 2 m tiefem Wasser 44
2. Kulturversuche in 3 m tiefem Wasser 44
3. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser 45

V. Landformen, A. g. forma terrestre Glück 46

VI. Keimlinge 55

a) Verhalten der Keimlinge unter Wasser 55
in 8—10 cm tiefem Wasser 55
in 30—40 cm tiefem Wasser 56
in 70 cm tiefem Wasser 57
b) Verhalten der Keimlinge auf dem Lande 59

VII. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei Alisma graminifolium 61

VIII. Umbildungsversuche mit Alisma graminifolium . . 64

A. Umbildung der Landform von Alisma graminifolium in die submerse resp. Seichtwasserform 65
I. Umbildungsversuche mit sterilen Landsämlingen unter spezieller Berücksichtigung des Temperatureinflusses . 65
II. Umbildungsversuche mit sterilen Landpflanzen älterer Individuen, die auf dem Primärblattstadium sich befinden 66
III. Umbildungsversuche mit sterilen Landpflanzen älterer Individuen, die mit Luftblättern (Spreitenblättern) versehen sind 67
IV. Umbildungsversuche mit fruktifizierenden Landpflanzen 69
B. Umbildung der submersen Form von A. g. in die Landform 70

IX. Überwinterung 73

X. Verwertung der biologischen Eigentümlichkeiten von Alisma Plantago und Alisma graminifolium für die Systematik 73

Echinodorus ranunculoides (L.) Engelm. 76

I. Allgemeines 76

II. Verhalten von E. r. in seichtem Wasser (6—35 cm Wassertiefe) 79

a) Stadium der Schwimmblätter, Schwimmblattform, E. r. forma natans Glück 79
b) Stadium der „Luftblätter", E. r. forma typicus Glück . . 80
c) Stadium der Wasserblätter, Wasserblattform, E. r. forma zosterifolius Fries 81

Seite

III. Verhalten von E. r. auf dem Lande, E. r. forma terrestris Glück 82
a) Stadium der mit Stiel und Spreite versehenen Luftblätter 83
b) Stadium der linealen Primärblätter 85
IV. Verhalten von E. r. in tiefem Wasser; Tiefwasserformen, E. r. forma zosterifolius Fries 87
Blühende Bandblattformen 88
Sterile Bandblattformen 89
A. Kulturversuche in 60—80 cm tiefem Wasser 89
B. Kulturversuche in 120—150 cm tiefem Wasser . . . 90
C. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser 90
V. Keimlinge 91
a) Verhalten in 6—8 cm tiefem Wasser 91
b) Verhalten auf dem Lande 92
c) Verhalten in 80 cm tiefem Wasser 93
VI. Umbildungsversuche 94

Echinodorus ranunculoides var. repens (Lam.) 97
I. Allgemeines 97
II. Landformen, Echinodorus ranunculoides var. repens forma terrestris Glück 100
1. Stadium der mit Stiel und Spreite versehenen Luftblätter 101
2. Stadium der linealen Primärblätter 103
III. Schwimmblattformen, Echinodorus ranunculoides var. repens forma natans Glück 104
a) Verhalten in 7—10 cm tiefem Wasser 105
b) Verhalten in 20—25 cm tiefem Wasser 106
IV. Submerse Bandblattformen, Echinodorus ranunculoides var. repens forma graminifolius Glück 107
a) Kulturversuche in 8—10 cm tiefem Wasser 108
b) Kulturversuche in 40—70 cm tiefem Wasser 108
c) Kulturversuch in 225 cm tiefem Wasser 109
d) Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser 109
V. Keimlinge 110
I. Landkeimlinge 110
II. Schwimmblattkeimlinge 111
a) Kulturversuch in 5 cm tiefem Wasser 111
b) Kulturversuch in 10—15 cm tiefem Wasser . . . 112

Seite

III. Wasserblattkeimlinge 112
a) Kulturversuch in 30 cm tiefem Wasser 112
b) Kulturversuch in 80 cm tiefem Wasser 112
VI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei E. r. var. repens 112
VII. Umbildungsversuche 115
VIII. Überwinterung von E. ranunculoides und E. r. var. repens 117

Elisma natans (L.) Buchenau 118
I. Allgemeines 118
II. Schwimmformen 121
A. Schwimmpflanzen des stehenden Wassers 121
a) Verhalten in 6—10 cm tiefem Wasser, E. n. forma repens Ascherson et Gräbner 121
b) Verhalten in 25—45 cm tiefem Wasser, E. n. forma typicum Ascherson et Gräbner 124
c) Verhalten in 65—70 cm tiefem Wasser, E. n. forma typicum Ascherson et Gräbner 125
B. Schwimmpflanzen des fließenden Wasser 127
III. Landformen, E. n. forma terrestre Glück 130
a) Stadium der linealen Primärblätter 131
b) Stadium der gestielten Spreitenblätter 132
IV. Submerse Bandblattformen, E. n. forma sparganiifolium Fries 135
1. Kulturversuch in 70 cm tiefem Wasser 136
2. Kulturversuch in 150 cm tiefem Wasser 137
3. Kulturversuch in 3 m tiefem Wasser 137
4. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser 137
V. Keimlinge 140
VI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei Elisma natans 140
VII. Umbildungen der verschiedenen Standortsformen von Elisma natans 145
A. Umbildungen der Landform 145
B. Umbildungen der Schwimmform 150
C. Umbildungen der submersen Bandblattform 151
VIII. Überwinterung 152

Caldesia parnassifolia (Bassi) Parl. 153
I. Allgemeines 153

Seite

II. Schwimmformen, C. p. forma natans Glück 155
III. Turionenbildung der Schwimmpflanze 157
Übergangsformen zwischen Turionen- und Blütenständen und morphologislhe Deutung der Turionenstände 160
IV. Keimung der Turionen und die Wasserblattregion . 162
V. Landformen, C. p. forma terrestris Ascherson et Gräbner 164
Allgemeines 164
A. Sonnenform 167
Übergangsformen zwischen Blüten- und Turionenständen 168
B. Schattenform 169
VI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung von C. p. 169
VII. Umbildungen der Standortsformen von C. p. . . . 171
VIII. Überwinterung und Vermehrung von C. p. 172

Damasonium stellatum (Rich.) Pers. 173
I. Allgemeines 173
II. Schwimmformen, Damasonium stellatum forma natans Glück 175
A. Verhalten in 30—35 cm tiefem Wasser 175
B. Verhalten in 10—15 cm tiefem Wasser 178
III. Submerse Formen, Damasonium stellatum forma spathulatum Glück und forma graminifolium Glück 178
Tiefwasserformen von D. s. 180
I. Kulturversuch in 70 cm tiefem Wasser 180
II. Kulturversuch in 80 cm tiefem Wasser 181
III. Kulturversuch in 120 cm tiefem Wasser 182
IV. Landformen, Damasonium stellatum forma terrestre Glück 183
Allgemeines 183
a) Landformen mit feuchtem Substrat 184
b) Landformen mit trocknem Substrat 185
V. Keimlinge 187
a) Verhalten in 8—15 cm tiefem Wasser 188
b) Verhalten in 35—40 cm tiefem Wasser 189
c) Verhalten in 80 cm tiefem Wasser 189
d) Verhalten auf dem Lande 189

Seite

VI. Umbildungsprozesse der einzelnen Standortsformen 191

1. Umbildungsversuche mit Landformen von D. s. . . . 191

2. Umbildung der Wasserblattsprosse in die Schwimmblattsprosse 195

VII. Überwinterung 196

Sagittaria sagittifolia L. 197

I. Allgemeines 197

II. Formen mit Schwimmblättern und „Luftblättern", S. s. forma typica Klinge und forma natans (Klinge) . . 199

Verhalten in 15—30 cm tiefem Wasser 199

Verhalten in 70—85 cm tiefem Wasser 202

III. Landformen, S. s. forma terrestris (Klinge) 207

IV. Formen des 150—500 cm tiefen stehenden Wassers, S. s. forma vallisneriifolia Coss. et Germ. 210

I. Kulturversuch in 150 cm tiefem Wasser 211

II. Kulturversuch in 3 m tiefem Wasser 211

III. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser 212

IV. Kulturversuche in 5 m tiefem Wasser 213

V. Formen des fließenden Wassers, S. s. forma vallisneriifolia Coss. et Germ. 216

VI. Keimlinge 222

A. Wasserkeimlinge 222

B. Landkeimlinge 224

VII. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei S. s. 225

A. Versuche mit Landpflanzen 225

B. Versuche mit submersen Pfanzen 226

VIII. Umbildungsprozesse der einzelnen Standortsformen von S. s. 229

I. Umbildung der Wasserblattform (forma vallisneriifolia) in die Landform 229

II. Umbildung der Landform in die Schwimmform . . . 229

III. Umbildung der Landform in die bandblättrige Wasserform 230

IX. Vermehrung und Überwinterung 233

Seite

II. Allgemeiner Teil.

I. Standortsformen 235

A. Anpassungsweise der Laubblätter an verschiedenartige Medien 236

Ia. Anpassungsweise des linealen Blattes an die atmosphärische Luft einerseits und an das Wasser andererseits 237

1. Verschiedenartige Größe des linealen Blattes bei Wasser- und Landformen 237

2. Verschiedenartige Gestalt bei linealen Wasser- und Luftblättern 238

3. Verschiedenartige Festigkeit, Farbe und Benetzbarkeit bei linealen Wasser- und Luftblättern . . . 238

4. Verschiedenartige Vegetationsdauer der linealen Wasser- und Luftblätter 239

Ib. Anpassung des submersen Bandblattes an verschiedenartige Wassertiefe 240

II. Anpassungsweise des Spreitenblattes an verschiedenartige Medien 245

1. Verschiedene Größe des Spreitenblattes bei Landformen einerseits, Seichtwasser- und Schwimmformen andererseits 246

II. Verschiedenheit der Spreite bei Schwimm- resp. „Luftblättern“ einerseits und Luftblättern andererseits 247

III. Differenzen der Blattstiele bei „Luftblättern“ resp. Schwimmblättern einerseits und Luftblättern andererseits 249

B. Anpassungsweise der Sproßachsen und Ausläufer an verschiedene Standortsverhältnisse 249

C. Biologisches Verhalten der Blütenstände . . . 252

I. Wechselbeziehungen zwischen Blütenständen und Laubblättern 252

II. Anpassung der Blütenstände an verschiedenartige Medien 254

a) Die Zahl der Blütenstände 254

b) Die Größe der Blütenstände 254

c) Krümmungserscheinungen bei Blütenständen und Blütenstielen 255

d) Submerse Blüten und Früchte 256

e) Umbildung der Blütenstände in vegetative Sprosse 257

Seite

II. Umbildungsprozesse der einzelnen Standortsformen und Überleitung der einen in die andere 258

III. Gestaltbildende Faktoren 266

1. Äußere Faktoren 267

a) Das Wasser als solches 267

b) Die Wassertiefe 267

c) Die Luft 268

d) Das Licht 270

e) Die Temperatur 278

f) Sonstige äußere Faktoren 279

2. Innere Faktoren 279

Verschiedenartiges Quantum an Reservestoffen 279

IV. Keimpflanzen 280

V. Vermehrung 282

VI. Überwinterung 284

VII. Resultate für die Systematik 286

VIII. Schlußwort 294

Register der genannten Pflanzen 299

Zitierte Litteratur 302

Figurenerklärungen für die lithographierten Tafeln 305

I. Spezieller Teil.

Alisma Plantago L.

Geschichtliches.

Bekanntlich sind über den Formenkreis des Alisma Plantago L. und den systematischen Wert seiner einzelnen Glieder die Ansichten der Botaniker verschieden. Mit Rücksicht auf die bereits vorliegende Litteratur lassen sich zwei verschiedene Ansichten auseinanderhalten.

Die I. Ansicht besteht darin, daß man A. Plantago als eine sehr variable Spezies betrachtet; zu dieser Ansicht bekennen sich wohl die meisten Floristen und Systematiker. Ich nenne hier z. B. J. C. Doell (l. c. I, p. 472), M. Micheli (l. c., p. 33) und F. Buchenau (l. c. I, p. 13 und II, p. 34). Am bekanntesten von solchen Formen ist das breitblätterige (latifolium Kunth), das lanzettblätterige (lanceolatum Schultz) und das bandblätterige (graminifolium Wahlenberg) Alisma Plantago. Halten wir unter den Pflanzenbiologen Umschau, so finden wir allgemein auch da die Ansicht verbreitet, daß das sehr eigenartige graminifolium nichts weiter als eine Wasserform des A. Plantago L. sei. Man vergleiche die Angaben bei H. Schenk (l. c. p. 262), bei K. Goebel (I, l. c. Bd. III, p. 291), bei Ludwig (l. c. p. 123) und Hansgirg (l. c. p. 63).

Die II. Ansicht besteht darin, daß man Alisma Plantago L. in zwei verschiedene Spezies spaltet. Der erste, welcher diesen Vorschlag gemacht hat, war Michalet (l. c. I, p. 312). Er stellte im Jahre 1854 als neue Spezies das A. arcuatum Michalet auf. Es unterscheidet sich diese Art von dem A. Plantago L. (s. st.) hauptsächlich in der Blüten- und Fruchtbildung. Während bei A. Plantago L. (s. st.) der Griffel langgestreckt und aufrecht ist, besitzt A. arcuatum Michalet einen kurzen, stark zurückgekrümmten

Griffel; und während die Teilfrüchtchen von A. Plantago L. (s. st.) auf dem Rücken in der Regel nur je eine Furche besitzen, weisen diejenigen von A. arcuatum in der Regel je zwei Furchen auf. Mit Rücksicht auf diese neu kreirte Spezies würde der alte Linnesche Speziesbegriff des A. Plantago L. von nun ab nur noch im engeren Sinne weiterbestehen dürfen als A. Plantago (L.) Michalet.

In Deutschland scheint Michalet lange Zeit wenig Anklang gefunden zu haben. Nur vereinzelt findet sich ein Anhänger; so z. B. L. Sanio, der in seiner Flora Lyccensis (l. c. p. 49) in kurzer Diagnose die Seichtwasserform des A. arcuatum schildert. Ebenso tritt auch Caspary (l. c. p. 110) für das Speziesrecht des A. arcuatum ein. Er teilt uns mit in einer kurzen Notiz, daß er aus der Bandblattform des A. graminifolium eine Form des von Michalet beschriebenen A. arcuatum gezüchtet habe, welche er als A. a. forma oblongum bezeichnete.

Weitaus die wertvollste Arbeit über unsere Frage hat zwei Jahre später Čelakovský geliefert [l. c. p. 377 und 414]. Seine Beobachtungen haben dem neuen Alisma einen Platz in dem deutsch-österreichischen Florengebiet für immer gesichert. Abgesehen von den oben schon erwähnten Unterschieden in Blüte und Frucht, gibt Čelakovský noch eine ganze Reihe weiterer Unterscheidungsmerkmale an, auf die aber erst weiter unten näher eingegangen werden kann.

Der eben gekennzeichneten zweiten Ansicht, welche von A. Plantago (L.) als besondere Spezies das A. arcuatum abtrennt, schließen sich Ascherson und Gräbner in ihrer bekannten Synopsis der mitteleuropäischen Flora [l. c. p. 382 f.] nur teilweise an. Sie trennen wohl das A. arcuatum von A. Plantago ab, lassen aber A. arcuatum nur als Subspezies gelten. Die dem A. arcuatum korrespondierende Subspezies, welche identisch ist mit A. Plantago L. (s. st.) nennen sie Alisma Michaletii Ascherson et Gräbner, während die Hauptspezies als A. Plantago (aquatica) weiter besteht. Die neue Bezeichnung A. Michaletii ist meiner Ansicht nach nicht unbedingt nötig gewesen, da die Bezeichnung A. Plantago (L.) Michalet doch zur Genüge aussagt, daß so A. Plantago im engeren Sinn verstanden sein will. Ganz abgesehen davon, daß A. Plantago eine durch den langen Gebrauch hinlänglich sanktionierte Bezeichnung ist, die man ohne schwerwiegenden Grund nicht preisgeben darf.

Aus dem bisher Mitgeteilten ergibt sich ohne weiteres eine bis jetzt nur gestreifte Frage: In welchem Verhältnis stehen die drei genannten Varietäten zu A. Plantago (L.) Michalet und zu A. arcuatum Michalet? Die Zugehörigkeit des A. latifolium zu A. Plantago (L.) Michalet ist wohl nie bezweifelt worden, da eben die breite Blattfläche des A. latifolium eine Form ist, wie sie dem A. arcuatum nie zukommt. Mit der lanceolatum-Form dagegen sind vielfache Verwechselungen vorgekommen. Es ist das um so verzeihlicher, da in der That beide Formen lanceolate Formen bilden können, die sich habituell oft sehr ähnlich sehen und im sterilen oder getrockneten Zustand eine richtige Bestimmung oft ganz unmöglich machen. In welchem Verhältnis steht endlich die graminifolium-Form zu den beiden genannten Alisma-Arten? Haben beide eine submerse Bandblattform, oder besitzt nur eine der beiden die Fähigkeit eine solche zu erzeugen? Diese letzte Frage ist für uns von besondererer Wichtigkeit und möge deshalb hier noch eine eingehendere Diskussion erfahren. Die Ansichten sind auch da bis heute noch geteilt:

1. Sämtliche Bandblattformen werden zu A. Plantago (L.) Michalet gezogen von Grenier und Godron (l. c. p. 165 f.), während dem A. arcuatum Michalet eine Bandblattform überhaupt nicht zukommen soll. Es ist das eine Ansicht, die ziemlich isoliert dasteht.

2. An die Möglichkeit, daß die beiden in Rede stehenden Alisma-Arten auch zwei zugehörige Bandblattformen besitzen, glauben Čelakovský und Ascherson. Čelakovský läßt die hier berührte Frage zunächst noch offen. Bei der detaillierten Schilderung der Blattregion des A. arcuatum wird der submersen Bandblätter nirgends Erwähnung getan[1]); daselbst sind nur die gestielten Spreitenblätter beschrieben. Und nur nebenbei erfahren wir (auf p. 416) in einer kleinen Anmerkung, daß jedenfalls alle Bandblattformen zu A. arcuatum Michalet gehören. „Ich denke auch", sagt Čelakovský, daß die grasblätterige Wasserform (wohl also das A. graminifolium Ehrh.) allgemein zu A. arcuatum gehören wird, denn alles, was ich als A. graminifolium sah (auch ungarische Exemplare, von denen etwas weiter unten die Rede sein soll), gehört zu A. arcuatum. Es gibt zwar auch eine schwimmblätterige Wasserform des A. Plantago, aber diese hat,

1) Es hätte das auf Seite 382 und 386 geschehen müssen.

soweit meine Erfahrung reicht, wohl allgemein breitere, längliche oder eilängliche, auf der Wasseroberfläche schwimmende Blattspreiten." Ebenso unsicher wie Čelakowský ist auch die Synopsis von Ascherson und Gräbner. Die als graminifolium Ehrh. bezeichneten Formen werden zwar allgemein zu A. arcuatum Michalet gezogen, aber unter Hinzufügung der Notiz [p. 382]: „Auch wir gestehen, daß wir, obwohl wir bei lebenden Pflanzen nie im Zweifel waren, doch nicht alle trockenen, namentlich schwächlichen Exemplare sicher zwischen A und B haben verteilen können." Dementsprechend finden wir dann bei A. Plantago (L.) Michalet [= A. Michaletii] die Bemerkung: „Es ist noch nicht sicher festgestellt, ob es eine Wasserform von A. Michaletii gibt, welche der submersen Form des A. arcuatum äquivalent ist."

3. Wieder andere Botaniker, welche ebenfalls an der Speziesteilung des A. Plantago festhalten, führen bei beiden Arten eine submerse Bandblattform auf. Zu ihnen gehört z. B. Beck von Managetta, der (l. c. p. 225) für die zwei besagten Alisma-Arten folgende Formen aufstellt: I. Alisma Plantago L. *α*) typicum [= terrestre Neilreich]; *β*) graminifolium [Wahl.[1]) fl. Suec. I. 228]; Spreiten lineal, stumpflich untergetaucht. II. Alisma arcuatum Michalet, *α*) typicum Beck; *β*) angustifolium Beck, Spreiten lineal, untergetaucht. Desgleichen erwähnt auch A. Garcke in seiner Flora [l. c. p. 563 und 564] bei den beiden in Rede stehenden Alisma-Arten je eine submerse Bandblattform, wobei jedoch nur die zu A. arcuatum gehörige Bandblattform als A. graminifolium Wahlbg. bezeichnet ist. —

Ich habe mir nun die Aufgabe gestellt, die hier diskutierten Fragen zu lösen, und zwar mit Hilfe von Kulturversuchen. Das Resultat, welches sowohl für den Biologen als auch für den Systematiker von Wichtigkeit ist, ist kurz folgendes:

1. Die von Systematikern längst vorgeschlagene Spaltung des A. Plantago L. in zwei besondere Arten muß beibehalten werden. Die beiden in A. Plantago L. thatsächlich vorhandenen Arten sind in biologischer Hinsicht wesentlich verschieden. Es ist unmöglich, die eine in die andere überzuführen.

2. Alisma Plantago (L.) Michalet kann keine submerse Bandblattform erzeugen, die der graminifolium-Form des A. arcua-

1) = Alisma graminifolium Ehrh.

tum äquivalent ist. Lineale Bandblättchen kommen bei Alisma Plantago (L.) Michalet normalerweise nur bei der Keimpflanze vor. Ältere Individuen dagegen pflegen unter natürlichen Lebensverhältnissen weder auf dem Lande noch auch unter Wasser lineale Bandblätter zu erzeugen. Damit ist aber auch der definitive Nachweis geliefert, daß alle angeblichen Bandblattformen des A. Plantago L. auf einer Verwechselung mit denen des A. arcuatum beruhen.

3. Die alte Bezeichnung Alisma graminifolium Ehrh. muß als leitende Spezies aufrecht erhalten werden und darf nicht als Form des A. arcuatum hingestellt werden. Hierfür spricht die geographische Verbreitung und das Vorkommen. Das bandblätterige A. graminifolium ist weitverbreitet und für viele Florengebiete in Europa nachgewiesen; während das spreitenblätterige A. arcuatum viel seltener ist, erst für wenige Floren aufgefunden wurde und die Landform von A. graminifolium repräsentiert, welche ich als A. g. forma terrestre mihi bezeichne.

Hinsichtlich der weiteren Gliederung des A. Plantago und A. graminifolium in Varietäten resp. Standortsformen muß ich jedoch auf das weiter unten Gesagte verweisen.

Alisma Plantago (L.) Michalet.

(= A. Michaletii Ascherson et Graebner.)

I. Allgemeines.

Im Gegensatz zu A. graminifolium zeichnet sich das nahestehende A. Plantago hauptsächlich durch seinen Blütenbau aus, um das nochmals hervorzuheben. Der Griffel von A. Plantago ist fein, ziemlich gerade und etwas länger als der Fruchtknoten (Tab. I, Fig. 1); und die reifen Teilfrüchtchen lassen der großen Mehrzahl nach nur eine dorsale Furche erkennen [1]). Ferner ist bei den Teilfrüchtchen von A. Plantago der Griffelrest höher inseriert, als wie bei denen denen des A. graminifolium [2]). Außer-

1) Sechs beliebig herausgegriffene Früchte eines von Mannheim stammenden Exemplars zeigten, daß pro Frucht 0—4 Teilfrüchtchen vorhanden waren, welche zwei dorsale Furchen trugen, während alle übrigen Teilfrüchtchen nur je eine Rückenfurche trugen.

2) Vergleiche die Abbildung bei Buchenau (Pflanzenreich l. c., pag. 14.)

dem besitzt A. Plantago im Gegensatz zu A. graminifolium ein knolliges, oft nahezu kugeliges Rhizom, das auch ähnlich gestaltete Seitenachsen erzeugt, die sich später von der Mutterachse lostrennen können; was dann stets eintritt, wenn die Mutterachse infolge zu hohen Alters morsch geworden ist. Im übrigen vergleiche man Irmisch (l. c. p. 174).

Der rispige und pyramidale Blütenstand von Alisma Plantago (L.) baut sich aus dreizähligen und miteinander alternierenden Quirlen auf, deren Äste aus der Achsel von Hochblättern entspringen und sich ihrerseits wieder schraubelig verzweigen [1]).

Mit Rücksicht auf die Gestalt der Blattspreite kann man bei A. Plantago zwei Varietäten auseinander halten: das A. latifolium Kunth und das A. lanceolatum Schultz [2]). Das erstere besitzt breit-eiförmige Blätter, deren Lamina nach oben zugespitzt ist und am Grunde abgestutzt oder schwach herzförmig ist. Das letztere dagegen besitzt schmallanzettliche Blattspreiten, die nach oben und unten zugespitzt sind oder an der Basis doch wenigstens zusammengezogen sind. Die Blattgestalt ist, soweit meine Erfahrung bis jetzt reicht, für ein und daselbe Exemplar Jahre lang konstant. Zwischen den beiden typischen Varietäten gibt es, wie auch jeder Sammler weiß, zahlreiche Zwischenglieder. Über das Zustandekommen der var. lanceolatum möge man das weiter unten (p. 12) Gesagte nachsehen. Beide Varietäten verhalten sich in biologischer Hinsicht ganz gleich.

Alisma Plantago besitzt zwei klimatische Varietäten: in dem A. parviflorum (Pursh) Torr. von Nordamerika und dem A. canaliculatum A. Br. et Bouché von Ostasien. Beide dürften sich in biologischer Hinsicht enge an das europäische A. Plantago anschließen.

Alisma Plantago (L.) findet das Optimum für seine Gesamtentwicklung im seichten Wasser, wo „Luftblätter" die wichtigsten Assimilationsorgane bilden, und als Vorläufer gehen diesen erst submerse blattstielartige Primärblätter und dann meist einige Schwimmblätter voraus. Wird dieses Optimum nach oben zu

1) Im übrigen verweise ich den Leser auf H. Wydlers Arbeit. Und betreffs der Blütenentwicklung sei auf Buchenau (l. c. V, pag. 241 ff.) verwiesen.

2) = A. Michaletii var. stenophyllum Ascherson u. Gräbner (Syn. l. c. pag. 383.)

überschritten und geht die Pflanze allmälich zum Landleben über, so erfährt sie eine Reduktion in allen ihren Teilen, bildet aber zahlreichere Spreitenblätter als sonst. Wird dieses Optimum jedoch nach unten zu überschritten und gelangt die Pflanze in immer größere Wassertiefe, so findet wohl eine stete Streckung der Spreitenblätter statt, doch werden dieselben immer spärlicher; gleichzeitig findet eine allmäliche Streckung des Rispenstieles, aber auch ein Kleinerwerden der Rispe statt. Übersteigt die Wassertiefe die Streckungsfähigkeit von Spreitenblättern und Blütenständen, so fährt die Pflanze längere Zeit mit der Bildung von Übergangsblättern und „Schwimmblättern" fort und kann, nachdem sie der Erschöpfung nahe gekommen ist, zur Bildung zarter linealer Wasserblätter zurückkehren. Normalerweise ist jedoch die Bildung zarter linealer Bandblätter nur auf den Keimling beschränkt, während ältere Individuen statt dieser in jedem Standort nur blattstielartige Primärblätter entwickeln.

II. Wasserformen des Alisma Plantago (L.) Michalet.

Das Wachstumsoptimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze liegt in ca. 10—30 cm tiefem Wasser; seltener siedelt sie sich in 50—60 cm tiefem Wasser an, und nur ausnahmsweise steigt sie bis zu 80 cm Tiefe herab. Ich habe im botanischen Garten die Pflanze immer noch gut auch bei 70—80 cm tiefem Wasser kultivieren können, allerdings ist dann das Wachstumsoptimum auch schon wesentlich überschritten.

Zwischen den beiden genannten Varietäten, der var. latifolium und var. lanceolatum, existiert hinsichtlich ihrer Anpassungsfähigkeit an das Wasser insofern noch ein kleiner Unterschied, als A. latifolium im allgemeinen noch mehr dem Wasser angepaßt ist als A. lanceolatum. Bei dieser ist die Landform in der Regel häufiger als die Wasserform, während bei jener die Verhältnisse genau umgekehrt liegen. Den Wasserformen beider Varietäten ist folgendes gemein:

Die Pflanzen lassen aufeinander folgen erst submerse Primärblätter, dann Schwimmblätter und endlich „Luftblätter".

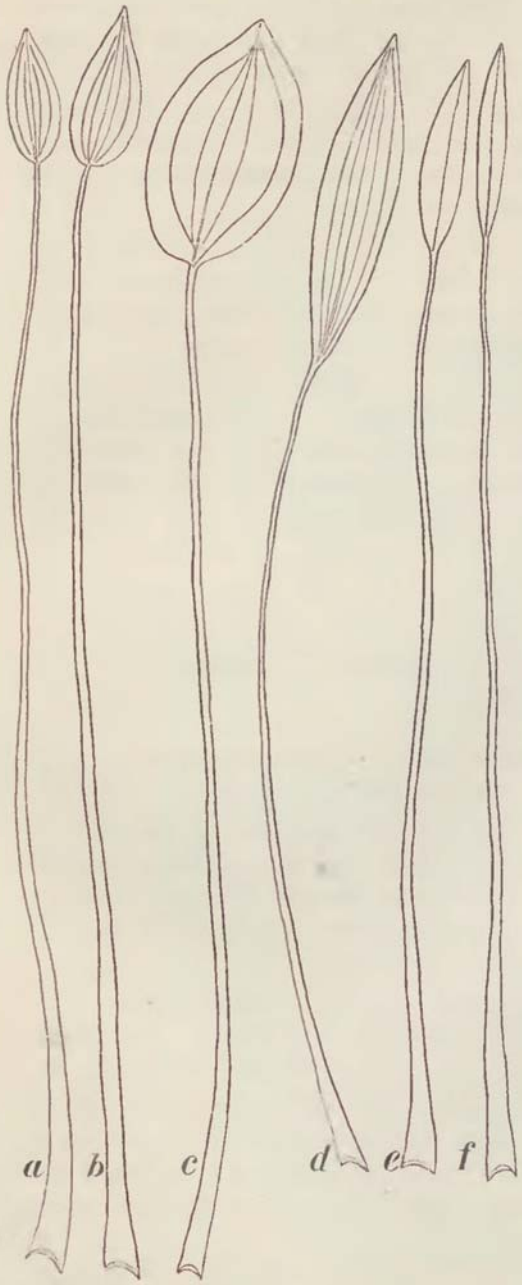


Fig. 1.

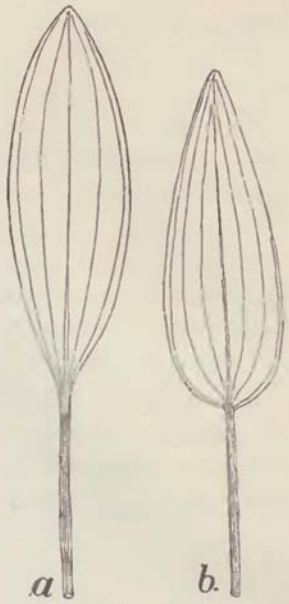


Fig. 2.

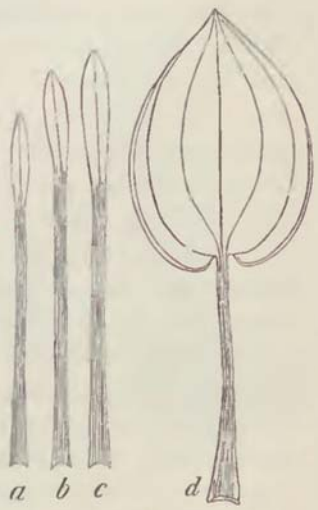


Fig. 3.

Fig. 1 *a—f*. Verschiedene Formen der „Luftblätter" von Alisma Plantago. und zwar bezieht sich Fig. *a—c* auf die var. latifolium forma aquaticum und Fig. *d—f*

Was zunächst die submersen Primärblätter anlangt, so bestehen dieselben im wesentlichen aus einer stielartigen Partie, die oben mit einer mehr oder minder stark reduzierten Blattspreite endet. Der Querschnitt ist in der mittleren Region etwa halbkreisförmig. Die rudimentäre Lamina ist undurchsichtig und von derber Beschaffenheit; an den jüngeren Primärblättern ganz flach und an den älteren häufig etwas rinnenförmig eingerollt. Die Größe und Vegetationsdauer der Primärblätter variiert ganz entsprechend der jeweiligen Wassertiefe. Kulturen des 40—80 cm tiefen Wassers hatten Primärblätter von 10—33 cm Länge, während ihre rudimentäre Spreite 1—8 cm lang und 2—15 mm breit war. Je höher die Primärblätter an der Sproßachse stehen, um so länger sind sie und um so größer ist dann auch ihre rudimentäre Spreite und umgekehrt; je seichter das Wasser ist, um so kürzer bleiben die Primärblätter; sie werden dann nur $^1/_2$ bis $^1/_3$ mal so lang als die oben angegebenen. Wir sehen also, daß Alisma Plantago — auch in 70—80 cm tiefem Wasser — lineale bandförmige Primärblätter nicht zu bilden vermag. Wohl aber kommen sie beim Auskeimen des Samens regelmäßig vor, wie wir unten sehen werden.

Als zweite Blattregion treten Schwimmblätter auf, die in ganz seichtem Wasser ausbleiben, mit steigendem Wasserspiegel dagegen zunehmen, sowohl hinsichtlich ihrer Zahl, Größe und Vegetationsdauer. Das häufigste ist jedoch, daß nur ein oder einige Schwimmblätter gebildet werden, die ein kurzes Durchgangsstadium repräsentieren: und demzufolge gelangt die Pflanze auf diesem Stadium in der Regel auch nicht zur Blüte. Der Bildung der Schwimmblätter können ein oder einige Übergangsblätter vorausgehen, welche von den eben besagten Primärblättern nur durch längere Stiele und größere Spreite abweichen, die aber ebenfalls derb und rasch vergänglich ist.

Die Schwimmblätter selbst werden zumeist nicht über 50 cm lang. Die Blattoberseite ist stets dunkelgrün, glänzend und sehr

auf die var. lanceolatum forma aquaticum. Die zwei großblätterigen Formen *c* und *d* entstammen einem schattigen Standort. Circa $^1/_5$ der nat. Größe.

Fig. 2 *a* und *b*. Zwei Schwimmblattspreiten von Alisma Plantago var. latifolium forma aquaticum. $^1/_2$ der nat. Größe.

Fig. 3. Luftblätter von Alisma Plantago var. latifolium forma terrestre. *a*—*c* sind drei aufeinander folgende Primärblätter mit reduzierter Blattspreite. *d* ist ein definitives Luftblatt. *a*—*c* ist in natürlicher Größe dargestellt und *d* ist um die Hälfte verkleinert.

schlecht benetzbar; die Unterseite aber ist hellgrün, matt und stets gut benutzbar. Der Blattstiel ist weich, schlaff und fühlt sich schwammig an. Er ist zumeist halbstielrund, wobei die Stieloberseite entweder sehr schwach konvex oder mit zwei seichten Furchen versehen ist, während die Unterseite stark konvex ist.

Die „Luftblätter" treten stets zuletzt auf und pflegen die definitive Blattform zu bilden. Es können 2—6 gebildet werden. Je seichter das Wasser ist, um so zahlreicher und kürzer sind sie; und je tiefer das Wasser ist, um so spärlicher und länger sind sie. Auch sie werden in der freien Natur in der Regel nicht über 50 cm lang. Die Spreite der „Luftblätter" variiert hinsichtlich ihrer Größe entsprechend der jeweiligen Sonnenbelichtung. In Fig. 1a—f sind „Luftblätter" des sonnigen und solche des schattigen Standorts dargestellt; letztere (1c und d) haben deutlich vergrößerte Blattspreiten im Vergleich zu ersteren.

Mit dem Erscheinen der „Luftblätter" pflegt die Entfaltung eines Blütenstandes Hand in Hand zu gehen, dessen jeweilige Beschaffenheit auch wieder in engem Zusammenhang mit der jeweiligen Wassertiefe steht. Der Blütenstand erfährt seine reichlichste Entfaltung nur im seichten (etwa 10 — 30 cm tiefen) Wasser. Mit steigendem Wasserspiegel nimmt der Stiel der Blütenrispe an Länge zu, während die Rispe selbst eine Reduktion erfährt, so daß (in 70—80 cm tiefen Wasser) die Rispe nur noch den vierten oder fünften Teil der Gesamtlänge des Blütenstandes einnehmen kann.

Mit Rücksicht auf die beiden Varietäten des Alisma Plantago lassen sich folgende zwei Wasserformen gut auseinander halten.

A. Alisma Plantago var. latifolium forma aquaticum Glück.

Die Gesamtlänge der Spreitenblätter überhaupt beträgt 20—126 cm (cf. p. 33). Die Blattspreite überhaupt wird 3—23 cm lang und 1,5—10,5 cm breit. Dabei muß besonders hervorgehoben werden, daß die Schwimmblattspreite nie die Größe der „Luftblattspreite" erreicht; stets ist sie verhältnismäßig schmäler; an der Basis ist sie abgerundet, nicht oder kaum ausgerandet, ja nicht selten zusammengezogen (Fig. 1 und 2). Die Schwimmblattspreite wird 3—12 cm lang und 0,9—3,4 cm breit (cf. p. 33), während die Spreite der „Luftblätter" die oben angegebenen Grenzwerte erreicht.

Die „Luftspreite“ der Wasserform ist wohl habituell der Luftspreite der Landform sehr ähnlich, doch habe ich nie gesehen, daß erstere an der Basis so deutlich herzförmig eingeschnitten ist wie letztere (Fig. 3 *d*); in der Regel ist die Basis der „Luftspreite“ abgerundet. In Fig. 1 *a* und *b* sind zwei „Luftblätter“ eines sonnigen Standortes dargestellt; und in Fig. 1 *c* ein solches eines schattigen Standortes, das eine deutlich vergrößerte Blattfläche besitzt.

Blütenstände werden in seichterem Wasser zwei bis drei gebildet und in tieferem nur ein einziger; seine Länge beträgt 30—110 cm. Besondere Erwähnung verdient ein Blütenstand, den ich an einer Wasserform in alten verlassenen Torfstichen bei Misau in der Rheinpfalz beobachtete. Der Blütenstand trug, da er in etwa 80 cm tiefem Wasser stand, eine stark reduzierte Rispe, bei welcher der unterste Astquirl überhaupt unterdrückt worden war, wie die Existenz der drei vorhandenen leeren Hüllblätter zeigte (Fig. 4).

B. Alisma Plantago var. lanceolatum forma aquaticum Glück.

Die „Luftblätter“ erreichen eine Länge von 12—92 cm, während die Blattspreite 4—26 cm lang und 1,3—6,4 cm breit wird. Auch hier reagiert die Spreite der „Luftblätter“ auf die jeweilige Sonnenbelichtung.

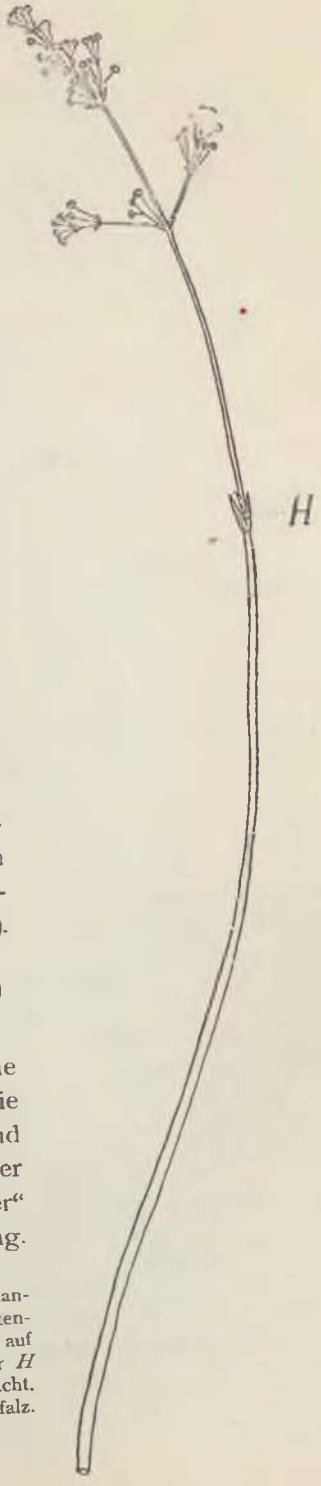


Fig. 4. Ein Blütenstand von Alisma Plantago var. latifolium forma aquaticum. Der Blütenstand ist infolge des tiefen Wassers reduziert auf eine kleine Rispe; und die unteren Hüllblätter *H* haben keine Blütenäste zur Entwicklung gebracht. Aus einer alten Torfgrube bei Misau in der Pfalz. ca. $^1/_4$ der nat. Größe.

In Fig. 1 *c* und *f* sind zwei Blätter eines sonnigen und in *d* ist ein Blatt eines schattigen Standortes dargestellt. Leider findet sich hier eine Lücke in meiner Untersuchung vor, da ich versäumt habe, hinsichtlich der Schwimmblattbildung des A. lanceolatum nähere Aufzeichnungen zu machen.

Ist das Wasser nicht tiefer als etwa 10—60 cm, so können 1—3 Blütenstände gebildet werden, die eine Höhe von 32—92 cm erreichen.

Das Alisma lanceolatum dürfte phylogenetisch dadurch aus dem A. latifolium hervorgegangen sein, daß gewisse Individuen dieses letzteren größere Perioden hindurch im tieferen Wasser zu leben genötigt waren. Auf diese Weise hat stete Verschmälerung der Spreite stattgefunden, die vielleicht als erblich gewordene Eigenschaft auf die Nachkommen überging. Zu Gunsten dieser Deutung spricht, daß die Schwimmblätter des A. latifolium, wie oben angegeben, durchschnittlich länger und schmäler sind als die entsprechenden Luftblätter. Man vergleiche das auf p. 24 Gesagte und Fig. 6, welche eine Landkeimlingspflanze von A. latifolium darstellt während ihrer Umbildung in die Schwimmform. Außerdem aber mag auch noch zu Gunsten dieser Deutung darauf hingewiesen sein, daß zwischen A. lanceolatum und A. latifolium zahlreiche Zwischenglieder existieren.

Überschreitet jedoch die Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Spreitenblätter und Blütenstände, so fährt die Pflanze lange Zeit mit der Bildung submerser Spreitenblätter, Übgergangsblätter und „Schwimmblätter" fort, bis sie endlich infolge des ungünstigen Standortes der Erschöpfung nahe gekommen ist und dann gegen Ende der Vegetationsperiode wenige zarte submerse Spreitenblätter oder auch lineale Wasserblätter bildet. Im übrigen jedoch muß ich auf die mit alten Individuen von A. Plantago angestellten Umbildungsversuche (p. 28 ff.) verweisen.

III. Landformen des Alisma Plantago (L.) Michalet.

Da Alisma Plantago im seichten Wasser das Optimum des Wachstums vorfindet, so erfährt die Pflanze beim Übergang zum Landleben eine Reduktion sämtlicher Teile, die aber in ganz analoger Weise wie sonst zur Entwicklung gelangen.

Die Blattentwicklung wird ebenfalls im Frühling eingeleitet durch Primärblätter, die den oben geschilderten habituell ähnlich

sind; nur sind sie stark verkürzt, oft starr und etwas zurückgekrümmt (Fig. 3*a—c*). Der größte Teil des Blattes besteht aus einem blattstielartigen Stück mit etwa halbkreisförmigem Querschnitt, welcher oben mit einer schmallanzettlichen rudimentären Spreite endigt.

Diese Primärblätter gehen ganz allmälich in die definitive Blattform dadurch über, daß die rudimentäre Blattspreite an Länge und Breite zunimmt und sich so dann mehr und mehr von dem Blattstiel differenziert. An Stelle der langstieligen Schwimm- und „Luftblätter" entwickeln sich kurzgestielte Luftblätter (Fig. 3*d*) mit steifem Stiel, welche nur $^1/_3$—$^1/_5$ mal so lang werden wie erstere. Besonders beachtenswert ist, daß die Landform 1—4 mal soviel Spreitenblätter bildet, als sonst äquivalente Wasserformen. Es ist das aber dadurch leicht erklärbar, daß die Baustoffe der Pflanze, die sonst zur Bildung sehr großer Blätter Verwendung gefunden haben, bei der Landpflanze zur Bildung kleiner Blätter verwendet werden, die aber nunmehr um so zahlreicher gebildet werden können.

Die Blütenstände erreichen nur $^1/_2$—$^1/_8$ der sonstigen Länge, sind weniger verzweigt und besitzen eine dementsprechend verkleinerte Rispe.

Im übrigen jedoch muß das Verhalten beider Landformen gesondert dargestellt werden.

A. Alisma Plantago var. latifolium forma terrestre Glück.

Die Primärblätter (Fig. 3*a—c*) meiner Gartenexemplare sind 3,5—7 cm lang; die Oberseite des Stieles ist flach, sehr schwach gewölbt oder sehr schwach vertieft. Die rudimentäre Lamina ist 7—18 mm lang und 3—6 mm breit. Definitive Laubblätter (Fig. 3*d*) werden 5—22 gebildet. Sie sind mehr oder minder rosettenartig gruppiert und stets gestielt. Ihre Gesamtlänge beträgt 5,5—17 cm (selten bis 29 cm). Der Stiel ist $^1/_2$—$2^1/_2$ mal so lang als die Spreite. Letztere ist eiförmig bis breit-eiförmig, nach oben zugespitzt und an der Basis oft kleinherzförmig ausgeschnitten. Die Spreite wird 2,5—12 cm lang und 1,5—5,5 cm breit. Sie ist im allgemeinen breiter als die der „Luftblätter" und läßt im Gegensatz zu ersterer an der Basis zumeist einen deutlichen kleinherzförmigen Einschnitt erkennen. Noch auffälliger jedoch sind die Differenzen zwischen Luftblatt- und Schwimmblattspreite

(Fig. 2*a* und *b*). Letztere ist im Vergleich zu ersterer mehr oder minder verschmälert und an der Basis abgerundet oder in den Stiel zusammengezogen. Die biologische Bedeutung dieser Blattdifferenzen, die zweifellos mit dem verschiedenartigen Medium zusammenhängen, bleibt zunächst dahingestellt. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß in besagten Differenzen einfach ein gewisses Defizit des nötigen Baumaterials zum Ausdruck gelangt, da doch gewiß die Wasserform verhältnismäßig mehr Baumaterial für die Ausbildung der einzelnen Organe nötig hat als die Landform. Auf der Unterseite des Luft-Blattes tritt die Mittelrippe stark hervor und beiderseits von ihr noch je zwei bogig verlaufende Seitennerven. Die Blätter sind grün, häufig mit einem Stich ins Graue. Die Unterseite ist stets heller als die Oberseite. Die Oberseite des Blattes ist schlecht und die Unterseite nur mäßig benetzbar.

Der Blattstiel besitzt in der Regel einen halbkreisförmigen Querschnitt; die Oberseite ist zumeist mit einer seichten Furche versehen, welche nach oben (d. h. nach der Blattbasis zu) in zwei seichte Furchen auslaufen kann.

Blütenstände werden je nachdem 1—2 gebildet von 20—55 cm Höhe; in der Regel sind sie schlank pyramidal. An kümmerlichen Exemplaren ist der Umriß der Rispe mitunter ovoid, und es sind dann solche Blütenstände habituell oft kaum verschieden von denen, wie sie die Landform von Alisma graminifolium am häufigsten aufweist.

Zwergformen von A. latifolium f. terrestre finden sich mitunter auf sehr trockenem Substrat vor. Es sind solche Pflanzen dann in all ihren Theilen sehr stark reduziert. Die Gesamtlänge der Blätter beträgt 2—4 cm, die Spreite wird nur 1,4—2,5 cm lang und 0,6—1 cm breit. Der einzige zentrale Blütenstand wird 7,5—15 cm hoch und ist oft auf nur vier Astquirle beschränkt, deren Äste äußerst reduziert sind und nur wenige Blüten tragen.

B. Alisma Plantago var. lanceolatum forma terrestre Glück.

(Taf. I, Fig. 2.)

Bei kräftigen Gartenpflanzen hatten die Primärblätter eine Länge von 6—12 cm und ihre rudimentäre Spreite war 6—11 mm lang. Die Anzahl der definitiven Laubblätter beträgt 6—16; die Blätter sind aufrecht, aber nie rosettenartig ausgebreitet. Ihre Gesamtlänge beträgt 7—16 cm. Der Blattstiel ist $^1/_2$—1$^1/_2$ mal

so lang als die Spreite, die länglich-lanzettlich bis schmal-lanzettlich ist, entweder nach oben und unten hin lang zugespitzt oder nur nach oben. Die Blattspreite wird 4—8,5 cm lang und 0,8—1,5 cm breit. Von Blütenständen ist meist nur einer vorhanden, selten trifft man zwei bis drei an, deren Höhe 14—45 cm beträgt. Die Blütenstände sind im Durchschnitt kleiner als die äquivalenten der var. latifolium. Im übrigen gilt aber auch für sie das schon oben Gesagte.

Auch unter den Landformen des Alisma lanceolatum beobachtet man mitunter Zwergformen (Taf. I, Fig. 2*c*). Ihre minutiösen Blätter werden nur 3,5—5 cm lang. Ihre Blattspreite wird 2,3—3,5 cm lang und 0,35—0,5 cm breit. Der Blütenstand der mir vorliegenden Pflanze ist nur 13,5 cm hoch und trägt nur zwei schwach verzweigte Astquirle mit wenigen Blüten.

IV. Keimpflanzen des Alisma Plantago (L.) Michalet.

Die Keimlinge von Alisma Plantago sind weit mehr als ältere Individuen dem Wasserleben angepaßt, was hauptsächlich damit zusammenhängt, daß sie sich durch lineale Primärblätter auszeichnen, welche nur bei submerser Lebensweise sich gut entwickeln können. Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Keimlinge liegt in ganz seichtem Wasser. Das Optimum für die Bandblattentwicklung jedoch liegt im tieferen Wasser, woselbst der Keimling längere Zeit auf dem Bandblattstadium stehen bleiben kann. Ein Überschreiten dieses Optimums nach oben oder unten bedeutet eine Reduktion der Bandblätter, und im ersteren Fall findet die Reduktion zu Gunsten der Spreitenblattentwicklung statt. Aber abgesehen von dem Vorkommen linealer Primärblätter und der damit zusammenhängenden erhöhten Plastizität rekapitulieren die Keimlinge von Alisma Plantago das Verhalten älterer Individuen innerhalb der verschiedenen Standorte.

1. Verhalten der Keimlinge in seichtem Wasser.

Je nachdem die Auskeimung am sonnigen oder schattigen Standort vor sich geht, ist das Resultat ein verschiedenes.

Sonniger Standort. Was zunächst den sonnigen Standort anlangt, so bildet dieser offenbar das Optimum für die Ge-

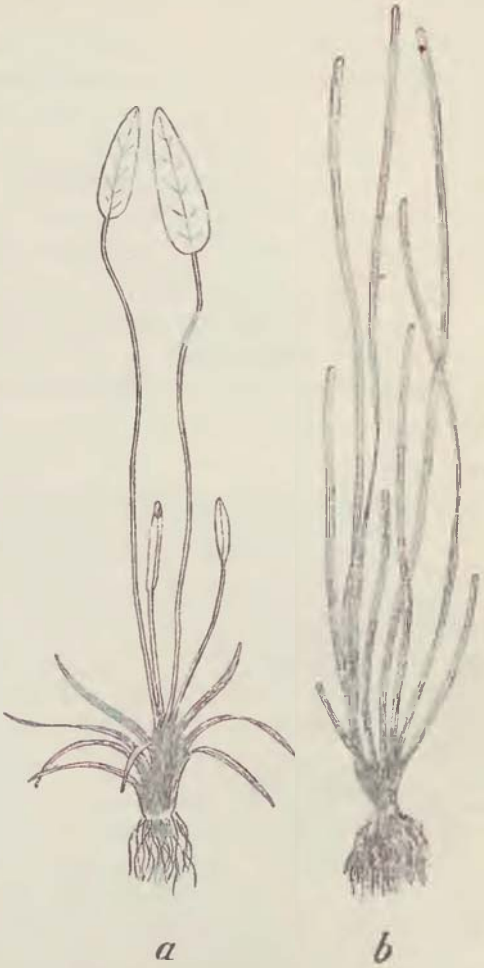
samtentwicklung der Pflanze. Die Auskeimung von Alisma Plantago unter Wasser ist schon mehrfach beschrieben worden. Gute Habitusbilder für die Keimlinge in ihren ersten Stadien gibt J. Lubbock (l. c. Vol. II, p. 583). In 8—12 cm tiefem Wasser folgen auf den pfriemlichen und wenige Centimeter langen Cotyledon zunächst 5—7 lineale Primärblätter von zarter, halbdurchsichtiger Beschaffenheit (Fig. 5*a*). An sehr kräftigen Exemplaren haben sie eine Länge von 8—13 cm und eine Breite von 2,5—4 mm. In der Regel freilich werden sie etwa halb so groß wie die eben genannten. Auf diese linealen Bandblätter folgen Übergangsblätter (Fig. 5*a*), die aus einem abgeflachten stielartigen Stück, das bis 2,5 mm breit wird, und einer lanzettlich verbreiterten Blattspitze bestehen, welch letztere bis 5 cm lang wird. Von solchen können ein bis drei vorhanden sein, doch können sie auch vollständig fehlen. Sodann werden Schwimmblätter erzeugt, während gleichzeitig die submersen Band- und Übergangsblätter einem allmälichen Verfall entgegengehen. Die Schwimmblätter (Fig. 5*a*) besitzen stets einen wohlentwickelten Stiel und eine deutlich abgesetzte Spreite von lanzettlicher oder eilanzettlicher Gestalt. Die Gesamtlänge dieser Schwimmblätter beträgt 10—15 (25) cm, während ihre Spreite 3,5—5,5 cm lang und 7—18 mm breit wird. Die Oberseite der Schwimmblattspreite ist dunkelgrün, glänzend und sehr schlecht benetzbar, die Unterseite dagegen ist hell, matt und gut benetzbar.

Ich möchte gleich jetzt darauf aufmerksam machen, daß die unter gleichen Existenzbedingungen erwachsenen Keimlinge des nahe verwandten Alisma graminifolium (Fig. 5*b*) sich vor denen des A. Plantago wesentlich auszeichnen, indem sie verhältnismäßig längere, gleichmäßig breite und oben stumpfe Primärblätter bilden. Der wichtigste Unterschied liegt jedoch darin, daß A. graminifolium in keinem Stadium seiner Entwicklung jemals Schwimmblätter zu bilden vermag. Ich werde weiter unten auf das eben Gesagte nochmals zurück zu kommen haben.

Ist das den Keimlingen von A. Plantago zur Verfügung stehende Wasser nur 3—6 cm tief, so ist die Ausgestaltung der Keimlinge eine ganz ähnliche; nur sind dann eben die submersen Bandblättchen und auch die Schwimmblättchen dementsprechend in allen Teilen kleiner. Letztere werden beispielsweise 7—9 cm lang und ihre Spreite ist 18—20 mm lang und 8—13 mm breit.

Ebenso wie die submersen Blätter bilden auch die Schwimmblätter bei geringer Wassertiefe einen nur vorübergehenden Bestandteil der Vegetation. Auf sie folgen aufrechte langstielige „Luftblätter".

Jedes Individuum bildete in meinen Kulturen in 10 cm tiefem Wasser 4—6 solcher „Luftblätter", die 14—20 cm hoch waren und deren Spreite 4—5.5 cm lang und 2—3 cm breit war. Blütenstände erzeugte jedes Exemplar 1—2, von 30—43 cm Höhe. Nicht selten aber gedeihen solche Sämlinge unter besagten Existenzbedingungen zu noch stattlicherer Entfaltung, wie das besonders für spontan sich entwickelnde Individuen gilt.



a *b*

Fig. 5 *a*. Keimling von Alisma Plantago var. latifolium; in 10 cm tiefem Wasser kultiviert vom 5. Mai bis 1. Juli 1903. Die Pflanze trägt submerse Bandblätter, die sich rosettenartig ausgebreitet haben, ein Übergangsblatt nach rechts zu und zwei entwickelte Schwimmblätter. Natürliche Größe.

Fig. 5 *b*. Keimling von Alisma graminifolium Ehrh.; in 10 cm tiefem Wasser kultiviert vom 5. Mai bis 1. Juli 1903. Die Pflanze trägt nur lange lineale und oben stumpfe Wasserblätter. Natürliche Größe.

Schwach belichteter Standort. Samen von A. Plantago var. lanceolatum, welche in feuchter Erde überwintert worden waren, habe ich Anfang April 1901 in 19 cm tiefes Wasser gebracht, und zwar an eine Stelle, wo die Sonne nur wenige Stunden über Mittag hindringen konnte. Die Auskeimung ging

Państw. Szkoła Podoficerska Bibliotek

sehr langsam vor sich. Erst am 25. Juni hatten sich zahlreiche, aber sehr schwächliche Keimlinge gebildet. Der pfriemliche Kotyledon war nur 12—15 mm lang. Von linealen, submersen Primärblättchen waren 3—5 vorhanden, die 25—30 mm lang und 0,8—1,2 mm breit waren. Bis 17. August 1901 waren die Keimlinge zur Bildung submerser, spateliger Blättchen vorgeschritten, von denen je 5—6 an einem Individuum vorhanden waren. Es vertreten diese submersen Spatelblättchen offenbar die Stelle der Schwimmblätter bei der Sonnenpflanze. Sie hatten eine Gesamtlänge von 5—9 cm, während ihr spateliges Ende 10—20 mm lang und 3—5 mm breit war. Die linealen Primärblättchen waren zur Zeit bei den meisten Keimlingen schon verschwunden. Die Spatelblättchen waren hellgrün, sehr zart, halbdurchsichtig und beiderseits gut benetzbar. Auf diesem Stadium blieben die Pflänzchen für dieses Jahr stehen.

Es ist wohl ohne weiteres klar, daß hier in erster Linie das unzulängliche Sonnenlicht und in zweiter wohl auch die unzulängliche Wärme eine Wachstumshemmung der Keimlinge verursacht hat.

II. Verhalten der Keimlinge von Alisma Plantago im tieferen Wasser.

Im tieferen Wasser ist für die Gesamtentwicklung der Keimlinge des Alisma Plantago das Wachstumsoptimum überschritten, dagegen gelangen dann die linealen Primärblätter in ihr Optimum, das also wesentlich tiefer liegt als ersteres. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe bilden die linealen Blätter die überwiegenden oder einzigen Assimilationsorgane der Pflanze. Blütenbildung pflegt ganz unterdrückt zu werden; es kann aber ausnahmsweise ein reduzierter Blütenstand noch gebildet werden, sofern die Schwimmblattbildung noch möglich gemacht ist.

Die von mir in etwa 45 cm tiefem Wasser gesammelten Keimlinge, die in großer Anzahl einem natürlichen Standort[1]) entnommen wurden, verhielten sich folgendermaßen:

Was zunächst die submersen bandförmigen Primärblätter anlangt, so ist charakteristisch, daß ihre Zahl im Durchschnitt größer ist als bei der entsprechenden Seichtwasserform. Es

1) Die betreffende Lokalität ist ein kleiner, in der sogenannten Solitude bei Erlangen sonnig gelegener Teich; die Keimlinge wurden von mir im Monat August daselbst gesammelt.

treten je 10—12 solcher Blätter auf, die außerdem wesentlich größere Dimensionen erreichen als dort. Sie werden 12—20 (30) cm lang und 3—4(5) mm breit. Die nun folgenden Übergangsblätter, die entsprechend ihrem jeweiligen Alter mehr oder minder deutlich in Stiel und Spreite differenziert sind, haben eine Länge von 20—25(35) cm; ihre Spreite ist zarthäutig und halbdurchsichtig; der Stiel ist ziemlich abgeflacht. Von solchen Übergangsblättern sind je 1—2 vorhanden, sofern die Pflanze zur Schwimmblattbildung schreitet. Die Schwimmblätter treten nie so reichlich wie bei der Seichtwasserform auf. Ich habe nirgends mehr wie 1—3 an einem Individuum angetroffen. Sie werden 48—58 cm lang, während ihre länglich-lanzettliche Spreite 3—3,8 cm lang und 8—10 cm breit wird. Der zugehörige Schwimmblattstiel ist sehr zart und 0,5—0,8 mm breit. Diese äußerst zarten Schwimmblätter können später durch einige kräftigere ersetzt werden, deren Blattspreite 5—6 cm lang und 15—20 mm breit wird.

Abgesehen von diesen Keimlingen habe ich aber auch zahlreiche angetroffen, die vollständig submers geblieben waren. Statt der Schwimmblätter hatten sie nur je 4—5 Übergangsblätter erzeugt, die durchschnittlich etwas größer waren als die oben besagten. Sie sind 27—36 cm lang und ihre zarte, lanzettliche Spreite wird 4—5 cm lang und 7—10 mm breit, während der Stiel 1—1,5 mm dick wird. Was nun die Blütenbildung anlangt, so scheinen die Keimlinge des tieferen Wassers einer solchen in der Regel nicht mehr fähig zu sein oder doch wenigstens nicht mehr in der gleichen Vegetationsperiode. Doch habe ich gelegentlich einmal solche Schwimmblattkeimlinge in der freien Natur [1]) beobachtet, welche Blütenstände trugen. Dieselben waren ziemlich kümmerlich; die Rispe selbst, welche eben noch das Wasser überragte, war nur 6 cm lang, während der zugehörige Rispenstiel 6—8mal so lang war wie die Rispe selbst. Jedes Individuum trug nur wenige langstielige Schwimmblätter.

Die größten und üppichsten Wasserkeimlinge, die ich bei A. Plantago je beobachtete, hatten sich spontan angesiedelt in einem als Reservoir dienenden Faß im Heidelberger botanischen Garten, in dem das Wasser je nachdem 80—100 cm tief war. Die 8—10 vorhandenen linealen Primärblätter hatten ungewöhnliche Größe.

[1]) In einem Straßengraben bei Kloster Rott am Inn.

Die 3—4 ersten Primärblätter waren kleiner als die späteren, 15 bis 20 cm lang, 3—5 mm breit und von unten bis oben ziemlich gleich breit. Die später gebildeten Primärblätter wurden bis 28 cm lang; dabei war die untere Hälfte dieser Blätter nur $^1/_2$ mal so breit wie die obere, welche 6—8 (10) mm breit war. Die Übergangsblätter, die hie und da vorhanden waren, hatten eine Länge von 27—41 (67) cm. Sie bestanden aus einem verbreiterten Blattstiel, der sich schon deutlich von der lanzettlichen Spreite absetzte. Letzere war 6—10 cm lang und 13—17 mm breit. Das oder die beiden zuletzt gebildeten Laubblätter zeichneten sich vor den übrigen aus durch ihren dünnen, 1,5—2 mm dicken Blattstiel, der sich scharf von der eiförmigen Blattspreite absetzte. Die Gesamtlänge dieser Blätter betrug 55—62 cm; ihre Lamina war eilänglich, 4—5,5 cm lang und 6—22 mm breit. Die Spreite war von zarter und halbdurchsichtiger Beschaffenheit. Diese letzten Blätter sind offenbar aus ursprünglichen Schwimmblattanlagen hervorgegangen. Aber da die Wassertiefe bereits die Streckungsfähigkeit des Blattes überschritten hatte, so mußte sich an Stelle der Schwimmblattspreite eine submerse, zarthäutige Spreite bilden. Einige ganz ähnliche Exemplare habe ich übrigens auch einmal in der freien Natur gesammelt, bei Oggersheim in der Rheinpfalz (am 15. August 1899), wo ich die Pflanze ebenfalls in ziemlicht iefem Wasser antraf.

Die außergewöhnlich mächtige Entwicklung der Wasserblätter hängt in dem letzterwähnten Fall nicht allein mit der Wassertiefe, sondern auch mit den besonderen Belichtungsverhältnissen zusammen. Die Wände der besagten Wassertonne ließen offenbar das Tageslicht der Pflanze nur in außergewöhnlich geschwächter Form zuströmen. Auch zeigen uns ja die Landsämlinge von Alisma Plantago, daß am schattigen Standort eine Vergrößerung der linealen Primärblätter stattfindet (p. 22).

Im tiefen Wasser können die Keimlinge von Alisma Plantago mitunter lange Zeit auf dem Bandblattstadium zurückgehalten werden. Ich hatte in einem Bassin des botanischen Gartens, das den Sommer über zum Theil mit einer dichten Algenwatte bedekt war, etwa 80 cm tief unter Wasser einen Topf mit Keimlingen des A. Plantago stehen, die bereits im Herbst 1899 auf dem Bandblattstadium angekommen waren und submers überwintert hatten. Von Frühlingsanfang bis Mitte Juli 1900 blieben die Pflanzen

auf dem Stadium der Bandblätter stehen, welche 6—10 cm lang waren. Später bildeten sich einige langstielige und submerse „Schwimmblätter".

Vergleichen wir zum Schluß die Tiefwasserkeimlinge des Alisma Plantago nochmals mit den Seichtwasserkeimlingen, so sehen wir, wie mit zunehmender Wassertiefe die linealen Wasserblätter mehr und mehr die dominierenden Assimilationsorgane bilden und bei einer gewissen Wassertiefe ihre reichste Entfaltung an Zahl, Größe und Vegetationsdauer erlangen; während Schwimmblätter oder „Luftblätter" ganz unterdrückt werden resp. nur noch isoliert auftreten und dann dementsprechend langgestielt sind. Submerse Formen gelangen nie und schwimmende nur sehr selten zur Blüte und auch dann ist der Blütenstand nur ein stark reduzierter.

III. Verhalten der Keimlinge von Alisma Plantago auf dem Lande.

Der Landkeimling erfährt eine Gesamtreduktion seiner Entwicklung; es kommen jedoch im Gegensatz zu den Tiefwasserkeimlingen alle Teile zur Entfaltung, erst lineale Primärblätter, dann Spreitenblätter und schließlich Blütenstände.

Am sonnigen Standort folgen auf den sehr kurz bleibenden Kotyledon etwa 3—5 lineale Primärblätter, welche an vorliegenden Exemplaren 10—22 mm lang und 1—1,2 mm breit sind. Auf sie folgen durch allmähliches Breiterwerden des oberen Blattteiles einige lanzettliche Blättchen, bis schließlich die gestielten Spreitenblättchen zum Vorschein kommen. Diese letzteren sind schon scharf in Stiel und Spreite gegliedert. Sie sind 2,5—4 cm lang. Ihre eilängliche Spreite ist 12—15 mm lang und 5—8 mm breit. Der Blattstiel ist etwas abgeflacht und 1—1,5 mm breit. Es bezieht sich diese Schilderung auf Keimlinge des A. latifolium.

Der spätere Habitus der Pflanze ist ganz entsprechend dem jeweiligen Feuchtigkeitsgrad des Untergrundes ein verschiedenartiger. Auf feuchterem Substrat nehmen die Sämlinge schon nach 5—8 Wochen beträchtlichen Umfang in allen Theilen an und können 1—2 größere Blütenstände bilden. Solche Individuen unterscheiden sich dann kaum von denen, wie sie von älteren Rhizomen auf dem Lande auch erzeugt werden. Je trockner das

Substrat ist, um so bedeutender ist die Reduktion der ganzen Pflanze. Ein stattliches, auf mäßig feuchtem Boden wachsendes Individuum hatte neun Laubblätter von 8 – 9,5 cm Länge, deren Lamina 4—4,5 cm lang und 2—2,2 cm breit war; der einzige vorhandene Blütenstand war 30 cm hoch und trug vier Etagen von Rispenästen. Ist die Wasserzufuhr des Bodens jedoch auf ein Minimum herabgesetzt, so entstehen Zwergformen. Der Blütenstand wird dann nur 15—20 cm hoch. Die unteren Rispenäste tragen oft nur je 3—4 Blüten, während die oberen von den einzelnen Blütenstielen selbst gebildet werden; und auch die Laubblätter, die aber stets noch eine schöne Blattrosette bilden, sind dann dementsprechend reduziert.

Entwickeln sich die Landkeimlinge des A. latifolium an einem mehr schattigen Standort, der in der Regel nebenbei auch einen höheren Feuchtigkeitsgrad seiner Atmosphäre aufweist, so werden die Pflanzen von vornherein nach allen Dimensionen größer und stattlicher. So entstandene Landkeimlinge des A. latifolium habe ich beispielsweise auf einer Wiese (bei Viernheim in Hessen) zwischen Gräsern gesammelt. Die linealen Primärblätter erreichten bei ihnen die stattliche Länge von 28—39 mm und eine Breite von 1—1,5 mm. Im gleichen Verhältnis waren auch die lanzettlichen Übergangsblätter, sowie die späteren Spreitenblätter größer und stärker. Außerdem aber waren diese Schattenformen heller grün und ihre Blätter besaßen eine zartere Konsistenz als die der Sonnenformen.

Findet die Entwicklung der Keimlinge von Alisma Plantago im eigentlichen Morast statt, so nehmen sie natürlich eine Mittelstellung ein zwischen Landformen und Seichtwasserformen, welche Zwischenformen aber hier nicht näher geschildert zu werden brauchen.

Fassen wir die an den Keimlingen von Alisma Plantago angestellten Beobachtungen nochmals zusammen.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung des Keimlings liegt in circa 8—12 cm tiefem Wasser, woselbst erst lineale Wasserblätter, dann Schwimmblätter und zuletzt „Luftblätter“ und Blütenstände gebildet werden. Durch ungenügenden Lichtzutritt wird jedoch die Pflanze auf dem Wasserblattstadium in seichtem Wasser zurückgehalten.

Mit zunehmender Wassertiefe werden die Schwimm- und „Luftblätter“ wohl langstieliger (bis 58 cm lang) aber an Zahl mehr

und mehr zurückgedrängt zu Gunsten der stattlicher werdenden Wasserblätter. In etwa $^1/_2$ Meter tiefem Wasser befinden sich letztere in dem Optimum des Wachstums, sowohl was Zahl, Größe und Vegetationsdauer anlangt. Sie werden 12—30 cm lang und 3—5 mm breit. Die Keimlinge können in tiefem Wasser längere Zeit auf dem Bandblattstadium stehen bleiben. Submerse Bandblattformen bleiben stets steril; Schwimmblattformen erzeugen nur ausnahmsweise einen rudimentären Blütenstand.

Beim Aufenthalt auf dem Lande erfährt die Gesamtentwicklung des Keimlings eine Reduktion, welche am auffälligsten an den Primärblättern zu Tage tritt. Diese werden etwa nur $^1/_{10}$—$^1/_{15}$ mal so lang und $^1/_3$—$^1/_4$ mal so breit als die im Optimum befindlichen. Die Landform gelangt regelmäßig zur Blüte. Sehr trockenes Substrat führt zur Bildung von Zwergformen. Abnorm herabgesetzte Lichtzufuhr führt sowohl bei Wasser- als auch bei Landkeimlingen zu einer Vergrößerung der ursprünglichen Blattfläche.

V. Umbildungsversuche.

Um zu prüfen, unter welchen Bedingungen die einzelnen Standortsformen von Alisma Plantago entstehen, habe ich eine Reihe Umbildungsversuche angestellt, indem ich Landindividuen verschiedenen Alters in verschiedenartige Wassertiefe versetzte. Und zwar sind zwei Versuchsreihen angestellt worden. Die erste (Versuchsreihe A) umfaßt die Umbildungsversuche mit Landsämlingen, und die zweite (Versuchsreihe B) umfaßt die Umbildungsversuche mit älteren Individuen.

A. Umbildungsversuche mit Landkeimlingen von Alisma Plantago (L.) Michalet.

a) Versuche in 10—25 cm tiefem Wasser.

Bei dieser Wassertiefe bildeten die unter das Wasser versenkten Landpflanzen entweder Schwimmblätter oder „Luftblätter".

Versuch 1.

Zur Verwendung kamen sterile Landsämlinge des Alisma Plantago var. latifolium, die 4—7 cm lange Blätter hatten und eine 2,5—3,5 cm lange und 10—20 mm breite Lamina. Innerhalb dreier Wochen, vom

1. bis 20. Juli 1901, hatten die Pflanzen in 25 cm tiefem Wasser sich in Schwimmformen umgebildet. Die ehemaligen Luftblätter waren zum Teil noch grün, zum Teil aber vergilbt. Auf sie folgten zwei bis drei 7—25 cm lange Übergangsblätter mit halbdurchsichtiger lanzettlicher Spreite von 3—5 cm Länge und 10—12 mm Breite. Schließlich folgten je 2—3 Schwimmblätter von 30—36 cm Länge mit einer 4—4,5 cm langen und 10—13 mm breiten länglichen Lamina. Es unterscheiden sich diese Schwimmblätter auffällig von den ehemaligen Luftblättern. Abgesehen von ihrem stark verlängerten Stiel ist ihre Schwimmblattspreite verhältnismäßig länger und schmäler wie die Luftblattspreite und läßt keine Spur einer herzförmigen Einbuchtung an ihrer Basis erkennen. Eine derartige Umbildungsform, die jedoch der freien Natur entstammt, ist in der Fig. 6 dargestellt. Es können diese Schwimmformen später noch „Luftblätter" und Blütenstände erzeugen, vorausgesetzt natürlich, daß die Jahreszeit noch nicht zu weit vorgeschritten ist.

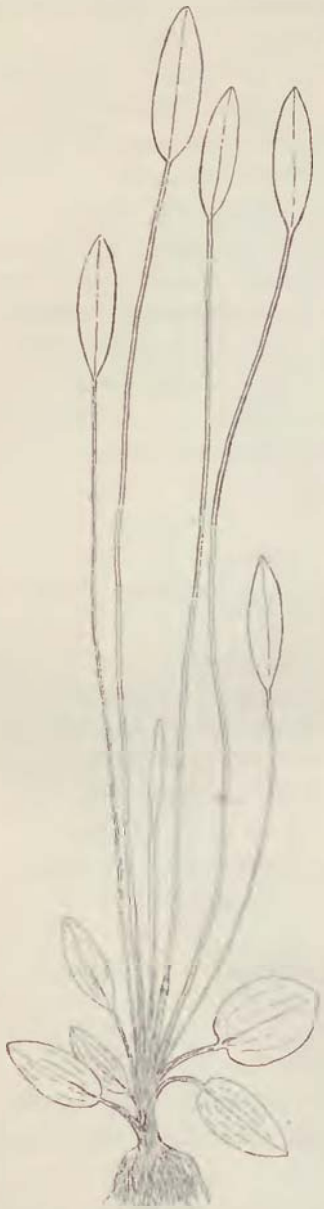


Fig. 6. Ein in Umbildung begriffener Keimling von Alisma Plantago var. latifolium. Der Keimling wuchs ursprünglich auf dem Lande, ist aber später infolge von Versenkung unter das Wasser in die Schwimmblattform mit 3 typischen, langstieligen Schwimmblättern übergegangen. Die zwei anderen kürzer gestielten Blätter mit lanzettlicher Spreite sind Übergangsblätter. Circa $^1/_2$ der nat. Große. Das betreffende Exemplar stammt aus der freien Natur (Kork bei Straßburg).

Versuch 2.

Zur Verwendung kamen acht ziemlich junge Landkeimlinge des A. Plantago var. latifolium, die je 5—6 Blätter trugen mit einer 2—3,3 cm langen und 8—18 mm breiten Lamina.

Vom 7. August bis 7. September 1903 wurden die Pflanzen in 12 cm tiefem Wasser gehalten, und es bildete jedes Exemplar je 3—4

Schwimmblätter von 15,5—19,5 cm Länge, deren längliche oder eilängliche Schwimmblattspreite 3,2—3,7 cm lang und 10—15 mm breit ist.

Versuch 3.

Zwei kräftige ältere Landkeimlinge mit 5—6,5 cm langen Blättern wurden vom 3. Juli bis 3. August 1903 in 10 cm tiefem Wasser gehalten. In dieser Zeit hatte jedes Exemplar je 4—5 langstielige „Luftblätter" gebildet, die 18—26 cm lang waren, während ihre längliche Spreite 6—8 cm lang und 12—20 mm breit war.

b) Versuche in 35—50 cm tiefem Wasser.

In 35—50 cm tiefem Wasser lassen sich die Landkeimlinge von Alisma Plantago entweder in die submerse Bandblattform oder in die Schwimmform überführen.

Versuch 1.

Zur Verwendung kam eine Kultur mit zahlreichen kleinen Landkeimlingen verschiedenen Alters mit 1,5—4 cm langen Blättern, welche lineal-lanzettlich, länglich oder schon deutlich in Stiel und Spreite differenziert sind. Die Kultur wurde vom 25. Mai bis 9. Juni 1903 in 40 cm tiefem Wasser gehalten. Die Pflanzen haben mit Rücksicht auf ihr verschiedenes Alter dementsprechend ein etwas verschiedenes Resultat ergeben. Die jüngsten und auch noch kleinsten Keimlinge hatten 1—2 Übergangsblätter gebildet und etwa vier lineale Wasserblätter, welche 2,5—6 cm lang und 1,2—2 mm breit waren. Ältere größere Keimlinge hatten je 2—3 Übergangsblätter gebildet und je 1—2 lineale Wasserblätter, die 5—5,5 cm lang und 2—3 mm breit waren (Fig. 7). Die ältesten Keimlinge hatten 3—4 deutlich in Stiel und Spreite differenzierte Übergangsblätter gebildet, aber noch keine linealen Wasserblätter. Erstere waren 5,5—10,5 cm lang, während ihre ziemlich zarte und fast halb durchscheinende Lamina 2—4 cm lang und 3—12 mm breit war.

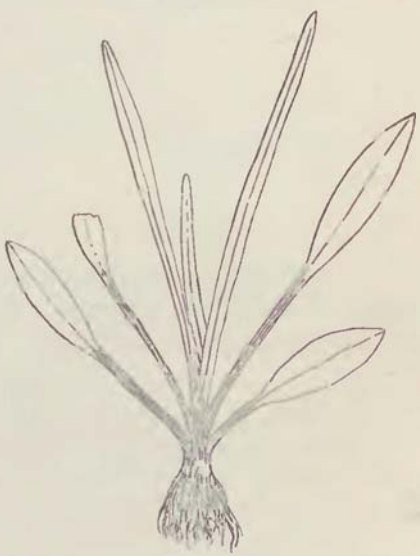


Fig. 7. Landkeimling von Alisma Plantago var. latifolium, der durch Versenken in 40 cm tiefes Wasser in die Bandblattform zurückgeführt wurde zwischen 5. Mai und 9. Juni. Nat. Größe.

Versuch 2

wurde angestellt mit noch nicht ausgetriebenen Rhizomen von Landkeimlingen, die im Herbst 1899 sterile Blattrosetten gebildet hatten. Die Kultur wurde in 50 cm tiefem Wasser gehalten vom 5. bis 26. April 1900.

Jedes Exemplar bildete 6—8 lineale Wasserblätter, die 10—20 cm lang und 3—3,5 mm breit waren. Später folgten auf die Bandblätter noch je 1—2 Übergangsblätter von 24—34 cm Länge und einer zarten lanzettlichen Lamina von 4,5—5,5 cm Länge und 4—7 mm Breite. Am 19. Juni 1900 hatten die Exemplare bereits je 2—3 Schwimmblätter von 60—66 cm Länge gebildet, mit einer kleinen, wenige Centimeter langen und 5—7 mm breiten Lamina.

An Stelle der linealen Blätter hätten sich beim Aufenthalt auf dem Lande einige Primärblätter mit rudimentärer Spreite gebildet, auf welche rasch die definitiven Spreitenblätter gefolgt wären. So aber mußte infolge des umgebenden Mediums die Pflanze erst eine größere Anzahl linealer Wasserblätter bilden, welche erst die nötigen Reservestoffe der Pflanze erwerben mußten, um die Bildung von Schwimmblättern zu ermöglichen.

Versuch 3

wurde angestellt mit drei Landkeimlingen, die schon ziemlich weit in der Entwicklung vorgeschritten waren, aber noch nicht fruktifiziert hatten. Jedes Exemplar hatte je 5 Laubblätter von 5—9 cm Länge. Die Kultur wurde in 35—40 cm tiefem Wasser gehalten vom 25. Mai bis 9. Juni 1903. In dieser Zeit hatte jedes Exemplar 1—2 Übergangsblätter gebildet und außerdem je 1—3 Schwimmblätter. Diese hatten eine Länge von 42—54 cm, während die Schwimmblattspreite 5—7 cm lang und 18—22 mm breit war.

c) Versuche in 70—80 cm tiefem Wasser.

Bei dieser Wassertiefe lassen sich sterile Landkeimlinge von Alisma Plantago in kürzerer oder längerer Zeit mit Sicherheit zur Bandblattform zurückführen.

Versuch 1.

Zur Verwendung kamen drei Landkeimlinge von A. latifolium, die je 3—4 lanzettliche Blättchen von 3—5 cm Länge trugen. Dieselben wurden, ohne verpflanzt zu werden, in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 20. Juli bis 1. August 1904. In dieser Zeit waren zunächst je 2—3 submerse Übergangsblättchen gebildet worden und nach diesen trat die Bildung linealer Wasserblätter ein. Zwei Exemplare hatten je ein Wasserblatt gebildet und das dritte hatte zwei gebildet. Die Wasserblätter waren 5,5—9 cm lang und 2—3,5 mm breit.

Versuch 2.

Zur Verwendung kamen drei Landkeimlinge des Alisma Plantago var. latifolium, die soeben auf dem Stadium der Spreitenblätter angekommen waren und zum Teil noch Reste linealer Primärblätter trugen.

Die Pflanzen wurden in 70 cm tiefem Wasser gehalten vom 29. Juni bis 25. Juli 1899. Innerhalb dieser Zeit waren an jedem Individuum einige Übergangsblätter von 8—18 cm Länge aufgetreten mit einer 2,2—3,3 cm langen und 4,5—6 mm breiten Lamina. Und bis 25. Juli hatte jedes Individuum je 3—4 Bandblätter von 13—19 cm Länge und 2,5—3 mm Breite gebildet.

Versuch 3.

Zur Verwendung kamen 12 ziemlich alte, aber noch sterile Landkeimlinge des A. Plantago var. lanceolatum, die 10—15 cm lange Blätter hatten. Sie wurden in 70 cm tiefes Wasser versenkt am 25. Juli 1899. Erst am 20. Oktober 1899 war eine Umbildung zur Bandblattform eingetreten. Jedes Exemplar trug je 4—5 Übergangsblätter von 10—14 cm Länge mit einer 4—5,5 cm langen und 5—8 mm breiten Lamina, und außerdem je 1—2 lineale Bandblätter von 12—15 cm Länge und 5—5,5 mm Breite. Die reduzierten Bandblattformen konnten submers in leidlich guter Verfassung überwintern, wie sich aus späteren Revisionen ergab. Mit Beginn des kommenden Frühlings hatte jedes Exemplar noch 1—2 neue Bandblätter gebildet. Später aber wurde ein Versuch zur Schwimmblattbildung gemacht; am 2. Juli 1900 hatte jedes Exemplar je 1—2 langstielige Blätter gebildet von 50—60 cm Länge und eine etwas zarte, 5—7 cm lange und 6—12 mm breite Lamina, welche die Oberfläche des Wasserspiegels nicht mehr erreichte.

Überblicken wir zum Schluß nochmals die Resultate der mit den Landkeimlingen von Alisma Plantago angestellten Umbildungsversuche, so ergibt sich:

Die unter das Wasser versenkten sterilen Landpflanzen von Alisma Plantago können zur Bildung von Wasserblättern, Schwimmblättern oder „Luftblättern" übergeleitet werden.

Die Umbildung der Landform in die Schwimmform oder Seichtwasserform ist dann möglich, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind:

1. Muß die angewendete Wassertiefe [1]) innerhalb der Streckungsfähigkeit der „Luftblätter" und Schwimmblätter gelegen sein.

2. Muß die Pflanze bereits ein bestimmtes Alterstadium erreicht haben, d. h. sie muß ein ganz bestimmtes Quantum Reservematerial in sich aufgespeichert haben.

Beide Bedingungen sind erfüllt in den Versuchen a 1, a 2, b 2, b 3, in welchen Schwimmblattbildung eintrat, und in Versuch a 3, in dem „Luftblatt-Bildung" eintrat. Da die Schwimmblätter des Sämlings von A. Plantago bis zu 66 cm lang werden

[1]) Man vergleiche das im allgemeinen Teil über Wassertiefe und Wasserdruck Gesagte.

können (Versuch b 2), so liegt die Grenze für die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter zwischen 50 und 60 cm. Die Grenze der Streckungsfähigkeit für die „Luftblätter" wird im allgemeinen in noch geringerer Tiefe liegen als diejenige der Schwimmblätter.

Die Umbildung der Landform in die Bandblattform ist dann möglich, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt ist:

1. Wenn die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter und „Luftblätter" übersteigt. Das jeweilige Reservematerial der Pflanze reguliert nur noch in soweit das Resultat des Versuches, als bei geringem Reservematerial (jüngeren Individuen) die Umbildung sich rascher vollzieht als bei größerem Reservematerial (älteren Individuen). Diese Bedingung ist erfüllt in den Versuchen c 1—3, welche in 70—80 cm tiefem Wasser angestellt wurden und auch entsprechend ihrem jeweils gespeicherten Baumaterial eine deutliche Differenz in der Geschwindigkeit der Umbildung erkennen lassen.

2. Wenn die Pflanze erst über ein sehr geringes Baumaterial verfügt, das zur Bildung von langstieligen Schwimm- und „Luftblättern" nicht ausreicht. Diese Bedingung ist erfüllt im Versuch b 1, in dem die Bildung von Wasserblättern eintrat, obwohl die angewendete Wassertiefe von 40 cm noch innerhalb der Streckungsfähigheit der Schwimmblätter gelegen hat.

Abgesehen von den bisher genannten Faktoren der Wassertiefe und dem der Pflanze eigenen Baumaterial werden noch sonstige Faktoren bei der Umbildung der Standortsformen stets mit beteiligt sein. Und es werden da zunächst noch Belichtungsdifferenzen in Betracht kommen, wie sie bei verschiedenartiger Wassertiefe ja stets herrschen. Aus Analogie mit den andern untersuchten Alismaceen, sowie aus dem bei den Keimlingen von A. Plantago oben mitgeteilten darf man ohne weiteres schließen, daß auch bei den in Rede stehenden Umbildungsversuchen die Bandblätter durch herabgesetzte und die Spreitenblätter durch erhöhte Lichtzufuhr in ihrer Entwicklung begünstigt worden sind.

B. Umbildungsversuche mit älteren Landpflanzen von Alisma Plantago (L.) Michalet.

Während die Landsämlinge des Alisma Plantago sich durch große Plastizität ihrer Vegetationsorgane auszeichneten gilt solches

für alte Individuen nicht mehr. Es können ältere Individuen von Alisma Plantago durch Versenkung unter das Wasser wohl unschwer zur Bildung von Schwimm- oder „Luftblättern" gebracht werden; dagegen ist die Umbildung in die Bandblattform mit großer Schwierigkeit verbunden. Es ist ein bedeutender Zeitraum und bedeutende Wassertiefe nötig, wenn alte Exemplare zur Bandblattform zurückkehren sollen.

a) Versuche in 35—70 cm tiefem Wasser.

Bei dieser oder noch geringerer Wassertiefe können ältere Individuen von Alisma Plantago nur zur Bildung von Schwimmblättern oder „Luftblättern" gebracht werden.

Versuch 1.

Zur Verwendung kamen drei sterile zweijährige Individuen, die schon 12 — 20 cm lange Laubblätter gebildet hatten. Die Pflanzen wurden in 35 cm tiefem Wasser gehalten vom 25. Mai bis 9. Juni 1903. Jedes Exemplar bildete je 1—3 „Luftblätter". Schwimmblattbildung trat nicht ein.

Versuch 2.

Zur Verwendung kamen drei sterile zweijährige Individuen, deren Blätter 15 — 18 cm lang waren und eine 1,8 — 3,8 cm breite Lamina hatten. An zwei Exemplaren waren bereits je zwei 2 — 10 cm hohe junge Blütenstände sichtbar. Die Kultur wurde in 65 — 70 cm tiefem Wasser gehalten vom 4. bis 31. Juli 1903. In dieser Zeit bildeten sich pro Exemplar je 2—3 Schwimmblätter von 74 - 80 cm Länge. Die Spreite war 5,5—7 cm lang und 19 — 24 mm breit. Den Schwimmblättern folgten später noch einige vertikal stehende „Luftblätter".

b) Versuche in 1,5 — 2,5 m tiefen Wasser.

Bei dieser Wassertiefe können alte Individuen von Alisma Plantago innerhalb mehrerer Monate zur Bildung von Wasserblättern zurückgeführt werden, und es entstehen dann entweder zarte lineale Bandblätter oder gestielte zarthäutige Spreitenblätter. Da das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze in seichtem Wasser gelegen hat, so befindet sie sich bei dieser Tiefe in sehr ungünstigen Standortsverhältnissen. Die Pflanze bildet — sofern sie vor Beginn der Vegetation eingesetzt wurde — auch da erst blattstielartige Primärblätter, dann Übergangsblätter und fährt dann so lange mit der Bildung von „Schwimmblättern" fort, bis eine große Erschöpfung des Baumaterials eingetreten ist, welche schließlich zur Bildung submerser Blätter führt.

Diese so gewonnenen Wasserblattformen von Alisma Plantago können jedoch keineswegs verglichen werden mit denen des Alisma graminifolium; es sind vielmehr Kümmerformen, denen die Fähigkeit, Blüten und Früchte zu erzeugen, von vornherein abgeht.

Versuch A.

Zur Verwendung kamen alte, noch nicht ausgetriebene Individuen, die schon jahrelang im Heidelberger botanischen Garten auf dem Land gezüchtet wurden. Die Pflanzen wurden in 2,5 m tiefes Wasser am 28. März 1900 versenkt.

Die 1. Kontrolle fand am 2. Juni 1900 statt. Die Rhizome hatten je 3—4 Primärblätter gebildet von 55—75 cm Länge; mit schmal lanzettlicher Spreite, die 7,5 cm lang und 7—18 mm breit ist; und von derber und undurchsichtiger Beschaffenheit. Bei den meisten Blättern war sie etwas rinnenförmig zusammengebogen. Abgesehen von diesen Primärblättern hatte jedes Exemplar noch je 2—3 längere „Schwimmblätter" gebildet, die 80—88 cm lang waren. Ihre flach ausgebreitete Lamina war ei-lanzettlich, bis 7 cm lang und bis 15 mm breit; sie war also kleiner als wie die der zuerst gebildeten Blätter. —

Die 2. Kontrolle der Kultur fand am 13. Juli 1900 statt. Die vorhandenen „Schwimmblätter" sind den letzterwähnten im Wesentlichen gleich. Ihre Gesamtlänge betrug 56—83 cm. Ihre ei-lanzettliche Lamina ist 6—7,5 cm lang und 15—20 mm breit. Die Lamina ist bei den meisten Blättern flach ausgebreitet; nur bei einigen etwas verbogen. Sie ist derb, undurchsichtig; oben sehr mäßig und unten gut benetzbar. Der Blattstiel ist 2—3,5 mm breit; die Oberseite ist ziemlich flach und die Unterseite stark konvex.

Die 3. Kontrolle der Kultur fand am 13. September 1900 statt. Die jetzt vorhandenen Blätter waren im Vergleich zu den früheren sehr kurz und waren etwa $^1/_3$—$^1/_2$ mal so lang wie diese. Ihre Gesamtlänge betrug 15—25 cm, ja die 2—3 zuletzt gebildeten Blätter waren nur 5—10 cm lang, desgleichen war auch ihre Blattspreite eine andere; sie war bedeutend kleiner und vor allen Dingen schmäler, wie bei den früheren Blättern und nur 30—55 mm lang und 5—7 mm breit. Schließlich war auch die Konsistenz der lanzettlichen oder schmal lanzettlichen Lamina eine andere geworden; sie war hellgrün, zarthäutig und halbdurchsichtig. Abgesehen von dem auf der Unterseite nur schwach vortretenden Mittelnerv läßt die Spreite auch keine Dorsiventralität mehr erkennen. Die Ober- und Unterseite ist gleich gut benetzbar. Der Blattstiel endlich war bei allen Blättern stark abgeflacht, oben ganz flach und unten nur schwach konvex. Von diesem Verhalten machte unter mehreren Individuen nur ein einziges eine Ausnahme. Die beiden zuletzt gebildeten Blätter waren typische Bandblätter von zarthäutiger halbdurchsichtiger Beschaffenheit. Ihre Länge betrug 16—24 cm und ihre Breite 4—4,5 mm.

Versuch B.

Zur Verwendung kamen einige größere und sterile Stöcke des Alisma Plantago var. latifolium. Die Blätter waren 18—22 cm lang und die Blattspreite war 7—8,5 cm lang und 4,5—5,2 cm breit. Die Kultur wurde vom 13. Juli 1900 bis 26. Juni 1901 in 150 cm tiefem Wasser gehalten, abgesehen von den Wintermonaten, in denen die Kultur in seichterem Wasser gehalten werden mußte.

Die 1. Kontrolle der Kultur fand am 13. September 1900 statt. Die ehemaligen Luftblätter waren größtenteils noch vorhanden, aber gänzlich verfault. Es hatte die Neubildung großer Blätter stattgefunden, die eine Gesamtlänge von 50—89 cm hatten. Ihre Spreite war ei-lanzettlich bis lanzettlich und war 3,8—5 cm lang und 8—12 mm breit. Der zugehörige Stiel war in der Mitte 2—2,5 mm breit. —

Der Kulturkasten wurde am 13. September 1900 aus seinem Standort gehoben und in seichteres, 50—60 cm tiefes Wasser in die Nähe des Ufers gebracht; daselbst hat er mit Draht an einem Pfahl befestigt, den Winter über zugebracht und wurde erst Ende März 1901 in seinen ursprünglichen Standort wieder verbracht.

Die 2. Kontrolle fand Ende März 1901 statt. Es waren bereits mehrere kleine, kurze Primärblätter vorhanden, die der Hauptsache nach aus einem blattstielartigen Stück bestanden, an das sich oben eine kleine, rudimentäre Blattspreite ansetzte. Leider wurde damals die Vornahme von Messungen versäumt.

Die 3. Kontrolle der Kultur fand am 26. Juni 1901 statt. Die wenigen noch vorhandenen Exemplare hatten langstielige Blätter gebildet, welche 23—30 cm lang waren, abgesehen von zwei schon älteren Blättern, welche 49 ev. 54 cm lang waren. Die ersteren hatten eine ei-lanzettliche bis schmal-lanzettliche Lamina, die sich mehr oder minder deutlich vom Stiel absetzte. Die Spreite war 38—42 mm lang und 5—9,5 mm breit. Abgesehen von dem auf der Unterseite schwach vorspringenden Mittelnerv läßt sie keine Dorsivrentralität erkennen. Sie ist von zarthäutiger Konsistenz, halbdurchsichtig und beiderseits gut benetzbar. Der Blattstiel zeigte in der Mitte einen etwa halbkreisförmigen Querschnitt.

Versuche C.

Zur Verwendung kamen mehrere sterile Stöcke des A. Plantago, die aus dem Heidelberger botanischen Garten stammten und ungefähr eine Mittelstellung zwischen A. latifolium und A. lanceolatum einnahmen. Die Anlage einiger kaum centimeterlanger Blütenstände war schon sichtbar. Die Kultur wurde in 2 m tiefem Wasser gehalten vom 7. Juni 1902 bis 15. Juli 1903, abgesehen von den dazwischen liegenden Wintermonaten, in denen die Kultur in seichterem Wasser gehalten werden mußte.

Die 1. Kontrolle fand statt am 23. August 1902. Es hatten sich zunächst ähnlich wie bei den zuvor erwähnten Versuchen eine Reihe langstieliger Blätter gebildet, mit lanzettlicher Spreite, die bei einigen

Blättern rinnenförmig zusammengebogen war und bei einigen außerdem noch horizontal vom Blattstiel abstand. Die Spreite war dicklich, etwa 5 — 8 cm lang und 16 — 20 mm breit.

Die 2. Kontrolle fand statt am 24. Oktober 1902. Die inzwischen neugebildeten Blätter waren nur $^1/_2$ — $^1/_3$ mal so lang als die vorhergehenden. Ihre Gesamtlänge betrug 16 — 34 cm. Ihre Lamina war bedeutend kleiner als die der vorhergehenden Blätter, sie war 3,5 — 5,5 cm lang und 9 — 14 mm breit; auch war sie bedeutend zarter, halbdurchsichtig und beinahe flach. Je näher die Blätter dem Vegetationspunkt standen, um so kürzer war ihr Stiel. Noch am selben Termin wurde die Kultur in seichtes Wasser (etwa 1 m tief) nach dem Ufer des Alt-Rheins verbracht, woselbst sie bis zum Frühling des kommenden Jahres überwintern konnte.

Die 3. Kontrolle fand statt am 19. Mai 1903. Von den eingesetzten Exemplaren ist nur noch ein einziges vorhanden. Daselbe besitzt zur Zeit vier schmal-lanzettliche Blättchen. Etwa $^1/_3$ — $^1/_4$ des Gesamtblattes ist nach oben zu in Form einer Spreite ausgebildet. Die Gesamtlänge der Blätter beträgt 20 — 26 cm, und ihre breiteste Stelle mißt 3,5 — 4,5 mm. Das letzte, noch nicht ganz entwickelte Blatt ist beinahe ganz lineal und zeichnet sich durch seine zarte, halbdurchsichtige Spreite aus, während die der übrigen Blätter noch etwas dicklich ist und schwach rinnenförmig zusammengebogen.

Die 4. Kontrolle fand statt am 16. Juni 1903. Die Pflanze ist jetzt auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angekommen. Sie hat 8 schmale, bandförmige Blätter gebildet, die eine Länge von 30 — 37 cm haben. In der oberen Hälfte ist das Blatt etwa zwei- bis dreimal so breit wie in der unteren. Die obere Hälfte ist zarthäutig, halbdurchsichtig und wird 5 — 7 mm breit. Die untere Hälfte dagegen ist etwas dicklich, abgeplattet und im Querschnitt schmal-elliptisch.

Die 5. Kontrolle hat am 15. Juli 1903 stattgefunden. Die Pflanze befindet sich noch immer auf dem Bandblattstadium; vorhanden sind fünf Blätter, die den oben geschilderten ganz ähnlich sind. Einen abweichenden Bau dagegen besitzt das zuletzt gebildete Blatt. Es hat eine Gesamtlänge von 12 cm und ist deutlich in Stiel und Spreite differenziert. Die Spreite ist ziemlich zart, 48 mm lang und 7,5 mm breit, während der Blattstiel nur 1,2 mm breit ist. —

Versuch D.

Dieser Versuch war in ähnlicher Weise und mit ähnlichem Material angestellt worden wie der vorhergehende, ebenfalls in 2 m tiefem Wasser. Die Versuchsdauer umfaßte die Zeit vom 21. Juni 1902 bis 19. Mai 1903. Am 19. Mai 1903 sind von den eingesetzten Exemplaren nur noch zwei Pflänzchen am Leben, die mehrere schmal-lanzettliche und gestielte Blätter trugen von 6 — 10 cm Länge. Nur das zuletzt gebildete Blättchen ist lineal und zart, 3 — 6 cm lang und 2 — 2,5 mm breit.

Das Resultat dieses Versuches ist von dem des vorhergehenden somit nur dadurch unterschieden, daß die Umbildung zur Bandblattform keine so vollständige war wie bei Versuch C. Es rührt dies aber sicherlich nur daher, weil dieser Versuch zwei Monate früher abgebrochen wurde als der verhergehende.

Versuch E.

Dieser letzte Versuch ist leider nur unvollständig und konnte nicht so wie die ersteren zu Ende geführt werden. Ich möchte ihn aber trotzdem nicht unerwähnt lassen, da er nach anderer Seite hin verwertbare Resultate ergeben hat.

Das verwendete Material bestand aus acht älteren Rhizomen des typischen Alisma latifolium, die von mir schon längere Zeit als Landpflanzen in Kultur gehalten worden waren und die sich durch breite eiförmige und an der Basis deutlich herzförmige Blattspreiten auszeichneten.

Das Material wurde auf zwei Kübel verteilt, die am 8. November 1902 im Alt-Rhein von Neuhofen in 80 cm tiefes Wasser versenkt worden waren. Am 7. März 1903 hatten die Pflanzen bereits ausgetrieben und 8—12 cm lange Primärblätter gebildet, ähnlich, wie ich sie oben (pag. 9) geschildert habe; beide Kulturen wurden am besagten Termin in 2 m tiefes Wasser übertragen.

Die erste am 2. resp. 19. Mai 1903 vorgenommene Kontrolle ergab folgendes Resultat: Sämtliche Exemplare hatten je 4—5 „Schwimmblätter" gebildet, die mit ihrer vertikalen Spreite weit hinter dem Wasserspiegel zurückblieben. Ihre Gesamtlänge betrug in dem einen Kulturgefäß am 2. Mai 65—76 cm und in dem anderen am 19. Mai, sogar 100—126 cm. Die Blattspreite ist ei-länglich oder länglich-elliptisch, und nach beiden Seiten hin in gleicher Weise zugespitzt (Fig. 2a und b), nie aber an der Basis herzförmig, was ja bei der zum Versuch verwendeten Landpflanze der Fall gewesen ist. Die „Schwimmblattlamina" wird 3½—5mal so lang als breit; sie mißt 8—12 cm der Länge und 9—34 mm der Breite nach. Hinsichtlich der Farbe und Benetzbarkeit gilt das bereits oben Mitgeteilte. Der Blattstiel ist halbstielrund und oberseits mit tiefer Rinne versehen, die sich nach unten zu oft allmählich abflacht.

Die zweite am 24. Juni 1903 vorgenommene Kontrolle zeigte, daß die „Schwimmblätter" immer noch vorhanden, aber schon im Rückgang begriffen sind, wie die größtenteils gelblich gewordenen Spreiten erkennen ließen. Die 2—3 zuletzt gebildeten Laubblätter unterscheiden sich wesentlich von den vorhergegangenen. Einmal waren sie bedeutend kürzer und nur 43—58 cm lang. Außerdem ist auch ihre Spreite eine reduzierte; sie war 3,8—6 cm lang und 6—16 mm breit. Zudem ist aber auch die Konsistenz eine andere geworden, sie ist ziemlich zart und halbdurchsichtig. Leider kann hier das fernere Geschick beider Kulturen nicht mehr angegeben werden, da sie mir beide verunglückten.

Aus diesem letzten Versuche ersehen wir einmal, daß die „Schwimmblätter" des A. Plantago, die ja den typischen Schwimm-

blättern morphologisch identisch sind, die stattliche Länge von 126 cm erreichen können. Außerdem aber muß hier nochmals darauf hingewiesen werden, daß die var. latifolium bei der Überleitung in die Schwimmform die Gestalt der Blattspreite verändert. Die breit eiförmige und an der Basis herzförmige Spreite wandelt sich in eine eilängliche oder elliptische um.

Fassen wir die mit älteren Landindividuen von Alisma Plantago angestellten Umbildungsversuche nochmals zusammen:

I. Die Bildung von „Luftblättern" oder Schwimmblättern tritt beim Versenken der Landpflanze dann ein, wenn die angewendete Wassertiefe innerhalb der Streckungsfähigkeit dieser Blätter gelegen ist. Es ist das in den unter a genannten Versuchen der Fall, die in 35—70 cm tiefem Wasser angestellt worden sind.

II. Die Bildung von Wasserblättern tritt beim Versenken der Landpflanze unter das Wasser dann ein, wenn die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der „Luftblätter" und Schwimmblätter übersteigt. Da das Schwimmblatt von Alisma Plantago 126 cm lang werden kann, so ist die besagte Grenze schon bei 150 cm Wassertiefe überschritten. In den unter b genannten Versuchen, die in 150—250 cm tiefem Wasser angestellt worden sind, trat daher die Rückkehr der Landform zur Wasserblattform ein. Ist die Umbildung eine vollkommene, so werden zarte lineale Wasserblätter gebildet, so in den Versuchen A, C und D; ist sie jedoch weniger vollkommen, so werden nur zarte submerse Spreitenblätter gebildet, so in den Versuchen B und E. Die Rückkehr zum Wasserblatt erfordert ein Zeitminimum von circa $5^1/_2$ Monaten, also einen außerordentlich großen Zeitraum. Es kommt das einfach daher, weil ältere Individuen von A. Plantago über ein sehr hohes Quantum von Reservematerial zu verfügen haben, das erst auf ein bestimmtes Minimum herabgesunken sein muß, bevor die Bildung von Wasserblättern eintreten kann. Die allmähliche Schwächung des Reservematerials wird durch das ungünstige äußere Medium bewerkstelligt, welches die Pflanze nötigt, so lange mit der Bildung submerser „Schwimmblätter" oder Übergangsblätter fortzufahren, bis eine solche Schwächung des Baumaterials eingetreten ist, daß die weitere Bildung dieser Blätter unmöglich wird.

VI. Die Überwinterung von Alisma Plantago.

Auf dem Lande kann Alisma Plantago nur mit dem Rhizom überwintern, gleichviel ob es sich um alte Stöcke oder um spät im Herbst ausgesäte, jugendliche Keimlinge handelt.

Beim Aufenthalt unter Wasser liegen jedoch die Verhältnisse etwas anders. Was zunächst alte Stöcke anlangt, so habe ich an solchen gelegentlich noch 1—3 isolierte Blätter bis in den Januar hinein und länger noch in ziemlich guter Verfassung angetroffen[1]). Dieselben hatten sich offenbar zuletzt im Spätherbst noch gebildet, besaßen aber nicht mehr die Kraft, um sich mit ihrer Spreite in die Luft zu erheben. Und da sie ständig von Wasser umspült blieben, so konnten sie noch lange am Leben bleiben.

Im übrigen aber gilt als Regel, daß ältere Individuen von Alisma Plantago auch tief unter Wasser stehend, nur mit Hilfe des Rhizoms überwintern. Solche submerse Rhizome haben vor der Landpflanze nur das eine voraus, daß die Entwicklung ihrer Blätter schon viel früher beginnt und bereits im Februar im Gange sein kann, wenigstens was die submersen blattstielartigen Primärblätter anlangt.

Während an alten Exemplaren von Alisma Plantago nur ausnahmsweise einmal ein Blatt den Winter über persistiert, können jugendliche Keimpflanzen von Alisma Plantago mit ihren zarten Bandblättern verhältnismäßig gut überwintern. So habe ich z. B. Wasserblattkeimlinge des Alisma Plantago, die am 20. Juli 1902 angesetzt worden waren und bis Ende September noch schöne Blattrosetten gebildet hatten, bis 9. März 1903 noch in ziemlich guter Verfassung im Bassin des botanischen Gartens bei einer Wassertiefe von 40 cm angetroffen. Desgleichen sah ich, wie große Wasserblattkeimlinge, die ich Ende Juli 1897 aus der freien Natur in das Bassin des Gartens verpflanzte, noch am 23. Januar 1898 völlig intakt und lebenskräftig waren. Diese Beispiele ließen sich noch wesentlich vermehren. Desgleichen fand ich auch, wie submerse Lanzettblätter mit ihren zarten Spreiten an Keimlingen bis tief in den Winter hinein völlig intakt blieben. Ein Einfrieren der über-

1) Ich beobachtete solches z. B. am 1. Januar 1899 in einem Tümpel bei Forchheim bei Erlangen. Die Blätter waren noch lebenskräftig, allerdings da und dort durch Schneckenfraß defekt. Ähnliches beobachtete ich auch bei Wahn (bei Bonn) Mitte März 1899.

winternden Blätter hat, wie ich auch hier noch eigens betonen möchte, in allen diesen Fällen nicht stattgefunden. Im kommenden Frühling aber gehen solche submerse Blätter, die den Winter über noch als dürftige Assimilationsorgane thätig waren, allmählich zu Grunde, um durch neue ersetzt zu werden.

Alisma graminifolium Ehrh.

(= Alisma Plantago var. graminifolium Wahlenberg).

I. Allgemeines.

Wir haben bereits oben gesehen, daß A. graminifolium im Gegensatz zu dem nahe verwandten A. Plantago einen Griffel besitzt, der kürzer als das Karpell und hakenförmig nach außen umgebogen ist (Tafel I, Fig. 3), während die Teilfrüchtchen in der Regel zwei dorsale Furchen tragen. Trotz dieser wenigen durchgreifenden morphologischen Differenzen ist A. graminifolium in biologischer Hinsicht fundamental von A. Plantago verschieden.

Alisma graminifolium ist weit besser als A. Plantago dem Wasserleben angepaßt. Die Pflanze findet daher auch das Optimum für ihre Gesamtentwicklung stets in tieferem Wasser als A. Plantago. In dem Wachstumsoptimum erzeugt die Pflanze regelmäßig Blütenstände und von Blattformen entweder nur untergetauchte Bandblätter (A. g. forma angustissimum) oder bald neben, bald nach diesen langstielige „Luftblätter" (A. g. forma typicum). Wird das Wachstumsoptimum nach oben zu überschritten, so erfährt die Pflanze eine immer stärkere Hemmung aller Teile, welche bei der Landform ihren Höhepunkt erreicht; wobei jedoch die Pflanze ihre sämtlichen Organe zur Entwicklung gelangen läßt. Wird das Wachstumsoptimum nach unten zu überschritten, so findet ebenfalls ein Hemmungsprozeß statt, der die „Luftblätter" und Blütenstände allmählich zum Verschwinden bringt. Mit stetig zunehmender Wassertiefe wird auf die Bandblattformen ein neuerer Hemmungsprozeß ausgeübt; die Blattfläche wird allmählich reduziert, bis schließlich in 4 m tiefem Wasser das Leben der Pflanze erlischt.

Das Rhizom weicht ab von dem des A. Plantago; es ist länglich zylindrisch. An älteren Individuen verzweigt es sich und bildet ein bis vier Seitenäste, die ähnlich denen der Mutterachse

sind und 10—20 mm lang und 6—12 mm breit werden können[1]). Nach den von Čelakovský und anderen gemachten Diagnosen ist das Rhizom stets unverzweigt, was aber keineswegs richtig ist. Schon Grenier und Godron[2]) bemerken richtig, daß das Rhizom Seitensprosse bildet, die durch Isolation von der Mutterachse zu selbstständigen Individuen werden können.

Von historischem Interesse ist, daß die auffällige Tracht des submersen Alisma graminifolium schon sehr frühzeitig das Interesse der Naturforscher auf sich gezogen hat. Schon im Jahr 1654 hat Johann Loeselius die Pflanze aus der Flora von Königsberg abgebildet (Tab. 62) und beschrieben (p. 199) unter dem Namen Plantago aquatica leptomacrophyllos.

II. Blühende Bandblattformen des tiefen stehenden Wassers.

Alisma graminifolium Ehrh. forma angustissimum Ascherson et Gräbner.

(Tafel 1, Fig. 4).

Alisma graminifolium siedelt sich in der freien Natur wohl am häufigsten in 50—70 cm tiefem Wasser an; und man wird zunächst diesen Standort als das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze ansehen dürfen. Die hierher gehörigen Formen tragen als die wichtigsten Assimilationsorgane große submerse Bandblätter, neben denen allerdings nicht selten isolierte „Luftblätter" mit stark verschmälerter Spreite vorkommen. Der pyramidale Blütenstand, der durchschnittlich kleiner ist als der äquivalenter Wasserformen des Alisma Plantago, wird auf einem dementsprechend langen Stiel über das Wasser emporgehoben.

In 70—80 cm tiefem Wasser dagegen ist Alisma graminifolium bereits an der Grenze des Optimums angelangt; die Pflanze erzeugt bei dieser Tiefe schon recht häufig mehr oder minder reduzierte Blütenstände, die ganz oder teilweise untergetaucht sein können; und nur besonders kräftige Exemplare vermögen ihre Rispe noch auf sehr langem Stiel über den Wasserspiegel empor zu schieben; und von Blattorganen pflegen dann ausschließlich Bandblätter die Assimilationsororganen zu bilden.

1) Ich habe diese Messungen an unter Wasser gewachsenen Wurzelstöcken ausgeführt.

2) M. Grenier et M. Godron, l. c., Tome III, p. 165.

Meine im botanischen Garten angestellten

Kulturversuche in 65—80 cm tiefem Wasser

ergaben folgendes Resultat:

Die Pflanzen bildeten bis Ende Mai reichlich submerse lineale Bandblätter, welche 45–58 cm lang und 4—6 mm breit sind. Sie sind flach und zeigten, abgesehen von dem auf der Unterseite sehr schwach vorspringenden Mittelnerv, keine Dorsiventralität und sind hellgrün. Ihre Hauptentwicklung erreichen jedoch die Blätter erst gegen Mitte Juli, während die Entfaltung der Blütenstände erst etwas später eintritt. Die neugebildeten Blätter hatten eine Länge von 60—86 cm. Der untere Teil der Blätter war durchschnittlich etwas schmäler wie der obere, welcher 10–15 mm breit wurde. Die Blätter können ganz oder teilweise schwach rinnenförmig zusammengebogen sein, während ihre Spitze hie und da eine schwache spiralige Drehung erkennen läßt. Auch ist die Blattoberfläche, besonders bei sehr breiten Blättern, häufig etwas wellig und unregelmäßig, was in Fig. 81 auf Blattquerschnitten deutlich zum Ausdruck kommt. Die Blätter sind dunkelolivengrün gefärbt und beiderseits mehr oder weniger gut benetzbar.

Die Blütenstände begannen verhältnismäßig spät sich zu entwickeln; und während die Fruchtbildung im Gange war, ließen die Laubblätter schon wieder einen Rückgang in ihrer Vegetation erkennen und fingen an, da und dort defekt zu werden. Die Exemplare hatten je einen, einige auch zwei Blütenstände von 80—130 cm Höhe gebildet, während die Blütenrispen eine Länge von 15—20 cm (selten bis 45 cm) erreichten. Die unteren Äste der Rispe bleiben häufig noch vom Wasser umspült. Jede Blütenrispe erzeugte fünf bis sieben Etagen von Rispenästen 1. Ordnung. Besonders hervorgehoben werden muß, daß an meinen sämtlichen Gartenexemplaren, die stets in konstanter Wassertiefe wuchsen, sämtliche Blütenrispen gerade gestreckt blieben. In der freien Natur trifft man ebenso wie bei den anderen Formen nicht selten Blütenrispen mit sichelförmig gekrümmten Ästen. Solche Krümmungen können nur dann entstehen, wie ich weiter unten noch zeigen werde, wenn das Wasser langsam zu sinken beginnt.

Individuen, welche weniger kräftig sind, können in 65—80 cm tiefem Wasser, oft aber auch bei noch geringerer Wassertiefe, ihren Blütenstand nicht mehr über den Wasserspiegel er-

heben. Derselbe bleibt dann gänzlich submers und bildet unter Wasser Blüten und Früchte. Solche Blütenstände sind dementsprechend kurz und meist 20—40 cm hoch. Sie erreichen nie den Umfang wie solche, die in die Luft ragen. Ihre Äste sind meist mehr nach vorn zu gerichtet und nicht sparrig abstehend. Vergleiche auch Seite 59 und Fig. 11. Ich habe mich durch zahlreiche Beobachtungen davon überzeugen können, daß die submersen Blütenstände unter Wasser normale Blüten und Früchte bilden; nur einige Beobachtungen seien hier noch näher ausgeführt. Am 15. August 1900 habe ich in der Früh zwischen 8 und 10 Uhr einen mittelgroßen Blütenstand mit mehreren halbgeöffneten Blüten beobachtet. Eine jede schloß eine Luftblase ein, wie ich bei Annäherung des Blütenstandes an den Wasserspiegel leicht konstatieren konnte. Einige dieser Blüten schnitt ich unter Wasser ab; sie stiegen an den Wasserspiegel empor und haben innerhalb weniger Minuten ihre zarten Perigonblätter auf dem Wasserspiegel ausgebreitet, und ließen mit bloßem Auge keinen Unterschied von gewöhnlichen, an der Luft entfalteten Blüten erkennen. Der Himmel war an diesem Tage bewölckt. Und am 16. August 1900 habe ich in der Früh zwischen 8 und 10 Uhr am gleichen Blütenstand eine ganze Reihe von Blüten beobachtet, die unter Wasser ihre weißen Perigonblättchen flach ausgebreitet hatten. Zudem war jede Blüte von einer entsprechend großen silberweißen Luftblase eingeschlossen. Beim Abschneiden schwammen diese Blütchen rasch an die Oberfläche empor und verhielten sich sonst genau so wie die obenerwähnten. Der Himmel war an an diesem Tag wolkenlos und die Wasserfläche intensiv belichtet. Diejenigen Blüten, welche infolge der ungünstigen Witterungsverhältnisse sich nicht zu öffnen imstande sind, bleiben offenbar kleistogam und erzeugen ebenso wie die, welche sich submers öffnen, durch Selbstbefruchtung reife Samen. Die submersen Blütenstände erzeugen im Durchschnitt nicht so zahlreiche Früchte wie die, welche in die Luft ragen. Aber auch an jedem sonst beliebigen Blütenstand von A. graminifolium kann man leicht die eben mitgeteilten Beobachtungen anstellen, wenn man ihn in halbentwickeltem Zustand in eine solche Lage bringt, daß er am Emportauchen gehindert wird, was z. B. durch schräge Lagerung leicht gemacht werden kann.

Aus zahlreichen Beobachtungen ergibt sich als gemeinsames Resultat, daß die Blüten des Alisma graminifolium unter Wasser

sich entwickeln, sich befruchten und zu Früchten heranreifen können. Entsprechend der jeweiligen Belichtung durch die Sonne bleibt die Blüte unter Wasser entweder geschlossen oder sie ist halb bis ganz geöffnet; und die aus submersen Blüten hervorgegangenen Früchte stehen denen, die sich in der Luft entwickelt haben, in jeder Beziehung gleich.

A. graminifolium kann in 70—80 cm tiefem Wasser im Herbst auf die Bandblätter noch einige rudimentäre Spreitenblätter folgen lassen, die submers sind mit zarter Spreite und nur wenige Zentimeter Länge erreichen. — Selbstverständlich existiert keine scharfe Grenze zwischen der eben geschilderten Bandblattform und den im folgenden zu schildernden „Seichtwasserformen". Wir finden somit nicht selten Individuen, die neben zahlreichen Bandblättern auch noch ein oder einige isolierte „Luftblätter" erzeugen, was dann gern eintritt, wenn der Wasserspiegel etwas zu sinken beginnt.

III. Seichtwasserformen.

Alisma graminifolium forma typicum (Beck-Managetta).[1]).

(Tafel II, Figur 10.)

Etwas seltener als die eben geschilderten Bandblattformen sind in der freien Natur die Seichtwasserformen von Alisma graminifolium. Sie bewohnen seichtes, zumeist 25—50 cm tiefes Wasser und zeichnen sich dadurch aus, daß langstielige „Luftblätter" die wichtigsten Assimilationsorgane bilden. Als Vorläufer gehen ihnen submerse Wasserblätter voraus, die später zu Grunde gehen oder isoliert neben den Luftblättern als Assimilationsorgane weiter bestehen. Die Blütenstände der Seichtwasserform erreichen nicht selten beträchtlicheren Umfang als bei submersen Bandblattformen.

Fassen wir zunächst die Blattorgane näher ins Auge. Die Größe und Vegetationsdauer beider Blattformen wird genau reguliert von der jeweiligen Wassertiefe.

1) Die von Beck-Managetta (l. c., p. 224) bei Alisma arcuatum aufgestellte forma typicum Beck umfaßt sowohl die Landform als auch die Seichtwasserform des Alisma graminifolium. Ich setze daher den Autor in Klammer, um anzudeuten, daß die Definition der forma typicum im engeren Sinn angewendet ist mit spezieller Bezugnahme auf Seichtwasserformen.

Für die Wasserblattentwicklung gilt als allgemeine Regel: Je tiefer das Wasser ist, um so größer sind die Wasserblätter und um so größer ist ihre Vegetationsdauer; und je seichter das Wasser ist, um so kleiner sind die Wasserblätter und um so kürzer ist ihre Vegetationsdauer. Die von verschiedenen Autoren aufgestellte Behauptung, daß die Bandblattbildung nur an tiefes Wasser gebunden sei, beruht nur auf mangelhafter Beobachtung. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe variiert die Länge der Wasserblätter zwischen 15 und 50 cm und ihre Breite zwischen 5 und 8 mm. Im übrigen gilt für die Wasserblätter das schon oben gesagte.

Als zweite Blattgeneration treten die für die Seichtwasserform charakteristischen aufrechten „Luftblätter" auf. Sie bilden entweder die einzigen Assimilationsorgane der Pflanze, wie auch das auf Tafel II in Fig. 10 dargestellte Exemplar zeigt, oder es finden neben ihnen sich gleichzeitig noch wenige lineale Wasserblätter vor. Im allgemeinen gilt als Regel für die „Luftblätter": Je seichter das Wasser ist, um so zahlreicher bilden sie sich, um so länger ist ihre Vegetationsdauer und um so kürzer sind sie; und je tiefer das Wasser ist, um so spärlicher bilden sie sich, um so kürzer ist ihre Vegetationsdauer und um so länger sind sie. Sie erreichen eine Gesamtlänge von 30—72 cm. Mit ihrer stets von Luft umgebenen Spreite vermögen sie eine weit höhere Assimilationsleistung zu verrichten als die submersen Bandblätter. Die Spreite ist länglich bis schmal-lanzettlich, mitunter auch spatelig, was besonders von dem ersten auf die Wasserblätter folgenden Luftblatt gilt (Seite 50, Fig. 10*a*). An der Basis ist die Spreite stets allmählich in den Stiel zusammengezogen. Die Spreite ist bald flach, bald aber auch in verschiedener Weise verbogen (Seite 50, Fig. 10*d*), bald etwas spiralig gedreht, bald etwas rinnenförmig zusammengebogen und bald in einem stumpfen Winkel zum Blattstiel stehend. Bei den äquivalenten Seichtwasserformen des A. Plantago habe ich etwas derartiges nie beobachtet. Die besagte „Luftspreite" des A. graminifolium wird 8—12 (selten —16) cm lang und 1—3,5 cm breit. Die Unterseite der Spreite läßt die Mittelrippe stark hervortreten und beiderseits von ihr noch je drei zarte bogige Seitennerven. Die Oberseite ist stets dunkelgrün und glänzend, die Unterseite heller und matt.

Der Blattstiel (Seite 50, Fig. 8,III *b*) ist nahezu rundlich und läßt nur noch eine schwache Dorsiventralität erkennen. In der Mitte wird er 3—12 mm dick.

Gleichzeitig mit der Entwicklung der „Luftblätter" pflegt auch diejenige der Blütenstände stattzufinden. Es können von einem Rhizom je 1—4 Blütenstände gebildet werden. Sie werden entsprechend der jeweiligen Wassertiefe 30—70 cm hoch. Der Stiel des Blütenstandes wird zwei- bis fünfmal so lang als die zugehörige Rispe. Die Äste der Blütenrispe können sichelförmig zurückgekrümmt sein, was besonders dann stets auftritt, wenn das Wasser allmälich zu sinken beginnt. Solche Blütenstände, welche ganz am Ende der Saison auftreten, erlangen oft nur eine kümmerliche Entwicklung. Sie bleiben in der Regel submers, sind kurz gestielt und fast immer sichelförmig gekrümmt. Sie können aber trotzdem noch reichlich Früchte erzeugen.

Es wird sich nun fragen, ob der Krümmung des Blütenstandes bei Alisma graminifolium eine biologische Bedeutung beigemessen werden darf oder nicht. Ich denke diese Frage bejahen zu dürfen. Die Krümmung der Blütenstände verhütet beim raschen Standortswechsel ein Absterben des halbentwickelten Blütenstandes und somit auch die Unterdrückung der Fruktifikation. Wir sehen, wie gekrümmte Blütenstände dann auftreten, wenn die Wasserform des Alisma graminifolium zum Landleben rasch übergeht (p. 51) oder überhaupt ein Sinken des Wasserspiegels stattfindet. Die Krümmung wird dadurch zustande kommen, daß der unter Wasser gebildete Blütenstand zunächst dem Wasserleben angepaßt ist und mit Rücksicht auf seine weit vorgeschrittene Ausbildung nicht schnell genug auf das neue Medium reagieren kann. Es muß somit eine Krümmung des Blütenstandes eintreten, damit derselbe mit dem feuchten Medium noch möglichst lange in Kontakt bleibt und die Fruktifikation keine Unterbrechung erleidet. Würde der halbreife Blütenstand sich plötzlich in die Luft erheben, so würde derselbe rasch vertrocknen und die Fruktifikation unmöglich machen. Die gekrümmten Blütenstände lassen ihre Blüten und Früchte sich ganz oder teilweise unter Wasser entwickeln. Für die Entwicklung der Samen[1]) selbst kann man der Krümmung kaum eine biologische Bedeutung beimessen. Wenn man einerseits auch annehmen darf, daß für das Ausreifen der Früchte eine direkte Umgebung von Wasser oder auch möglichste Nähe des Wasserspiegels von

1) Ich habe mich zu wiederholten Malen davon überzeugt, daß die Samen der Landform an Keimfähigkeit keineswegs hinter denen der Wasserform nachstehen.

Vorteil ist, so muß andererseits doch auch wieder betont werden, daß die Landform von A. graminifolium stets normale und leicht keimfähige Samen ansetzt. Es ist also das nasse Element für die Entwicklung der Samen und deren Güte nicht unbedingt nötig. In anderer Weise jedoch kann die von den Fruchtstielen des Elisma natans ausgeführte Krümmung gedeutet werden.

Abschluß der Vegetation. Auf die „Luftblätter" folgen bei der Seichtwasserform häufig noch 2—3 submerse Lanzettblätter mit zarter, halbdurchsichtiger Spreite. Bei meinen Gartenexemplaren hatten sie eine Gesamtlänge von 10—20 cm und ihre Spreite war 3—4 cm lang und 6—8 mm breit. Jedenfalls kann aber auch bei solchen Exemplaren eine Rückbildung zur Bandblattform stattfinden, wenn ich solches gerade auch an diesen Exemplaren nicht habe beobachten können. Dagegen beobachtete ich solches an Seichtwasserpflanzen, die im Herbst aus der freien Natur in den Garten übertragen wurden. Jedes Exemplar bildete zwischen 6. August und 6. September 1899 je 1—3 Bandblätter von 6—20 cm Länge und 1,2—1,5 mm Breite. An diesem Rückschlag ist aber zunächst das Versetzen der Pflanze schuld, welches eine Störung in der Entwicklung nach sich zog. Außerdem aber sei hier noch darauf hingewiesen, daß sowohl die Landform von A. graminifolium (p. 52 f.) als auch Seichtwassersämlinge (p. 56) im Herbst zur Bandblattform zurückkehren können, infolge des durch die Samenproduktion erschöpften Reservematerials.

Die typischen Seichtwasserformen von Alisma graminifolium habe ich getrocknet von zahlreichen Stellen aus Deutschland, Österreich und Frankreich gesehen, und konnte ich stets nur eine völlige Übereinstimmung mit meinen Kulturexemplaren konstatieren.

IV. Sterile Bandblattformen des 2—4 m tiefen stehenden Wassers.

Alisma graminifolium Ehrh. forma angustissimum Ascherson et Gräbner.

(Tafel I, Fig. 5.)

Die Bandblätter von Alisma graminifolium erfahren, wie wir oben gesehen haben, in etwa 70—80 cm tiefem Wasser ihre mächtigste Entwicklung, welche Wassertiefe als das Optimum für die Bandblattentwicklung überhaupt angesehen werden muß. Wird dieses Optimum nach unten zu überschritten, und gerät die

Pflanze in immer größere Wassertiefe, so erfährt sie eine abermalige Hemmung. Die Blüten- und Fruchtbildung wird gänzlich unterdrückt und die Blattfläche wird mit zunehmender Wassertiefe immer kleiner, besonders schmäler. Ein Blick auf Tafel I, Fig. 4 und 5 zeigt, wie bedeutend diese Reduktion sein kann. Während in 3 m tiefem Wasser Alisma graminifolium noch den ganzen Sommer über als lebenskräftige Pflanze fortleben kann, findet in 4 m tiefem Wasser stets eine allmähliches Hinsiechen der Pflanze und endlich ein Absterben derselben statt. Die hierher gehörigen Tiefwasserformen habe ich nur auf dem Wege der Kultur gewonnen. In der freien Natur sind sie bisher überhaupt noch nie beobachtet worden. Im folgenden mögen meine angestellten Tiefwasserkulturen noch speziell geschildert sein.

1) Kulturversuch in 2 m tiefem Wasser.

Vier kräftige Rhizome von Landpflanzen, deren Blätter überhaupt noch nicht sichtbar geworden waren, wurden am 17. März 1903 in 2 m tiefes Wasser versenkt. Eine dreimalige Kontrolle ergab, daß die Pflanze mit verhältnismäßig schmalen Wasserblättern den ganzen Sommer über fortlebte, aber steil blieb.

Bei der 1. Kontrolle am 19. Mai waren die bereits zahlreich vorhandenen Wasserblätter 28—52 cm lang und 2,5—3,5 (4,5) mm breit. Sie waren lebhaft hellgrün und von zarter Beschaffenheit.

Bei der 2. Kontrolle am 24. Juni 1903 hatten sich die Pflanzen nur wenig verändert. Einige sehr lange Blätter waren neu gebildet, die eine Länge von 56—90 cm hatten und eine Breite von 3,5—4,5 mm.

Bei der 3. Kontrolle am 21. August 1903 war die Kultur noch in guter Verfassung, aber doch schon im Rückgang begriffen. Die Rhizome, desgleichen das ganze Wurzelsystem war bis dahin gesund geblieben. Auf den Blättern hatte sich zum Teil eine feine Humusschicht niedergeschlagen. Im übrigen war mit der Kultur keine Änderung vor sich gegangen.

2) Kulturversuche in 3 m tiefem Wasser.

Versuch A.

Noch nicht ausgetriebene Rhizome des Alisma graminifolium, die in feuchter Erde überwintert worden waren, wurden vom 3. April bis 13. Septemper 1900 in 3 m tiefem Wasser gehalten.

Die 1. Kontrolle fand am 2. Juni 1900 statt. Die Exemplare hatten bis dahin schon reichlich Bandblätter erzeugt, die aber sofort durch ihre geringe Breite auffielen. Die meisten waren 40—65 cm lang und 1,5—2,5 mm breit. Nur bei zwei besonders kräftigen Exemplaren waren die Blätter 45—70 cm lang und 2,5—4 mm breit. Sie waren

flach, zeigten keinen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite und waren beiderseits nur mäßig gut benetzbar.

Die 2. Kontrolle fand am 13. September 1900 statt. Die Pflanzen ergaben nunmehr ein verschiedenartiges Resultat. Die einen Exemplare waren bis zum heutigen Tag auf dem Bandblattstadium stehen geblieben. Ihre Blätter befanden sich noch in ziemlich guter Verfassung; sie waren vorwiegend 30–42 cm lang und 3—4 mm breit. Andere Exemplare zeigten, wie auf ihre noch vorhandenen Bandblätter ein paar langstielige Lanzettblätter folgten. Dieselben waren 25—32 cm lang und ihre zarte, schmal-lanzettliche Spreite war 5,5—8 cm lang und 5—10 mm breit. Und wieder andere Exemplare zeigten, wie auf ihre schon defekt gewordenen Bandblätter zunächst ein paar langstielige Lanzettblätter und auf diese wiederum ein winziges rudimentäres Bandblättchen folgte, das mit ersteren durch Übergänge verbunden war. Die 1—2 vorhandenen langstieligen Lanzettblätter waren 15—30 cm lang und ihre zarte, halbdurchsichtige Spreite war 5—7 cm lang und 5—5,5 mm breit, während der Blattstiel 1,5—2 mm breit und im Querschnitt halbkreisförmig war. Die wenigen auf diese Lanzettblätter folgenden Blättchen waren um so kürzer und hatten eine um so reduziertere Blattspreite, je näher sie dem Vegetationspunkt standen. Und das letzte vorhandene Blättchen war ein winziges Bandblatt, das 2—3 cm lang und 1—1,3 mm breit war.

Versuch B.

Dieser zweite Versuch wurde mit ganz ähnlichen Rhizomen von Alisma graminifolium angestellt, wie sie auch für Versuch A verwendet wurden; und zwar zwischen 27. April und 26. Juni 1901. Die Pflanzen hatten in dieser Zeit zahlreiche ziemlich schmale Bandblätter gebildet, die 40—62 cm lang und 2,5—4 mm breit waren. Leider konnte diese Kultur einer späteren Kontrolle nicht mehr unterworfen werden, da sie mir durch einen unliebsamen Zwischenfall verloren gegangen ist.

3) Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser.

Versuch A.

Das verwendete Material bestand aus sechs älteren Rhizomen von Landpflanzen, die am 12. Mai 1903 soeben im Begriff waren, auszutreiben; es waren erst wenige, lineale Primärblättchen gebildet, welche 3,5—5(7) cm lang und 2,5—4 mm breit waren.

Die 1. Kontrolle am 24. Juni 1903 ergab eine durchschnittliche Blattlänge von 40—55 cm und eine Breite von 2,5—3 (4,5) mm. Es waren in dieser Zeit nur verhältnismäßig wenig Wasserblätter gebildet worden. Das ganze Aussehen der Pflanze schien mir kein gesundes mehr zu sein; und es war sicherlich schon damals ein wesentlicher Rückschritt in der Vegetation der Pflanze eingetreten.

Die 2. Kontrolle am 21. August 1903 ergab, daß sämtliche Rhizome und sämtliche Blattorgane spurlos verschwunden waren.

Versuch B.

Das verwendete Material bestand aus einer größeren Anzahl von Individuen, die erst 15—20 cm lange Blätter gebildet hatten und in seichtem Wasser aus Samen gezüchtet waren. Die Pflanzen wurden vom 14. August bis 22. Oktober 1903 in 4 m tiefem Wasser gehalten. Am letzten Termin waren sämtliche Pflanzen und auch sämtliche Rhizome völlig abgestorben, aber doch noch so erhalten, daß die Messungen gut vorgenommen werden konnten. Jedes Exemplar hatte mehrere Blätter, die 30—40(?) cm lang und 1,8—2 (3) mm breit waren. Bei nur zwei Individuen bestand das letztgebildete Blatt aus einem Spreitenblatt von 7—8 cm Länge. Die zarte Spreite war länglich, oben stumpf, 3—4,5 cm lang und 6—7 mm breit.

Einige noch andere Kulturversuche, die mit Alisma graminifolium ebenfalls in 4 m tiefem Wasser vorgenommen worden waren, ergaben ein ganz ähnliches negatives Resultat wie die zwei schon angeführten, weshalb ich dieselben nicht mehr speziell zu schildern brauche.

Überblicken wir nochmals das eben Gesagte.

Die mit Alisma graminifolium in 2—4 m tiefem Wasser — also unterhalb des Optimums der Bandblattentwicklung — angestellten Kulturversuche ergeben, daß

1. die Pflanze auf dem Bandblattstadium stehen bleibt;
2. die Bandblätter mit zunehmender Wassertiefe eine Reduktion ihrer Blattfläche erfahren;
3. die untere Wachstumsgrenze zwischen 3 und 4 m Wassertiefe liegen muß;
4. jegliche Blütenbildung unterdrückt wird.

Nach der von Ascherson und Gräbner (l. c. p. 384) gemachten Angabe kommt das Alisma graminifolium auch in fließendem Wasser vor, wo dann die Blütenbildung unterdrückt wird. Es scheint also fließendes Wasser in ähnlicher Weise wie tiefes Wasser einen hemmenden Einfluß auf die Pflanze auszuüben. Leider ist es mir bis jetzt noch nicht möglich gewesen, eine Form des fließenden Wassers von A. graminifolium in der freien Natur zu beobachten.

V. Landformen.

Alisma graminifolium forma terrestre Glück.
(= A. arcuatum Michalet.)

Meine Versuche, das Alisma graminifolium auf dem Lande zu kultivieren, habe ich im botanischen Garten vier Jahre lang fortgesetzt und zwar stets mit gleich günstigem Erfolge. Die so

gewonnene Landform bezeichne ich als A. g. forma terrestre; sie stimmte in allen wesentlichen Punkten stets überein mit der von Michalet als A. arcuatum bezeichneten Pflanze.

Da Alisma graminifolium das Optimum für seine Gesamtentwicklung nur unter Wasser vorfindet, so erfährt die Pflanze beim Übergang zum Landleben eine Gesamtreduktion aller Teile, wobei jedoch eine gänzliche Unterdrückung einzelner Organe nicht vorkommt. An Stelle der linealen Wasserblätter entwickeln sich stark reduzierte lineale Primärblätter, die etwa $\frac{1}{10}$—$\frac{1}{15}$ mal so lang und $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{5}$ mal so breit sind als die submersen Bandblätter; auch sind die linealen Luftblätter starr, spärlicher und haben eine kürzere Vegetationsdauer als die Wasserblätter. An Stelle der langstieligen „Luftblätter", die ja bei Wasserformen ganz ausbleiben können, entwickeln sich Luftblätter, die nur $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{6}$ mal so lang sind als erstere; sie bilden die wichtigsten Assimilationsorgane für die Landpflanze. Ebenso erfahren auch die Blütenstände eine Reduktion; sie werden nur $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{8}$ mal so lang als diejenigen äquivalenter Wasserformen. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Vegetation der Landformen stets früher zum Abschluß kommt als die der Wasserformen.

In meinen Kulturen verlief die Entwicklung der Pflanze folgendermaßen:

Etwa bis Mitte Mai treiben die Rhizome bereits aus (Tafel I, Fig. 6). Und zwar sind die erst gebildeten Primärblätter lineal und mehr oder weniger rosettenartig ausgebreitet. Die großeren Exemplare tragen 8–12 solcher Blätter, die kleineren weniger, etwa 5—7. Die ersten Bandblättchen sind kürzer und schmäler wie die späteren, und sind auch im Gegensatz zu diesen oft sichel- oder hakenartig gekrümmt. Die Gesamtlänge der linealen Blätter beträgt 2—7 cm und ihre Breite 1,8—3 mm. Die Oberseite ist flach und zeigt — so besonders an den älteren Blättern — eine feine mediane und schwach erhabene Linie. Das relative Größenverhältnis der linealen Luftblätter zu den linealen Wasserblättern veranschaulicht Fig. 8 I und II. Morphologisch entsprechen die linealen Luftblätter — und selbstverständch auch die linealen Wasserblätter — den Stielen der Luftblätter und „Luftblätter", deren Querschnittsbilder in Fig. 8 III *a* und *b* zum Vergleich mit dargestellt sind. Die linealen Luftblätter sind beiderseits gleichmäßig mattgrün und beiderseits nur mäßig gut benetzbar.

Neben den eben geschilderten Exemplaren, die bei gewöhnlicher Atmosphäre wuchsen, hatte ich mehrere unter einem Glaskasten gezüchtet bei mäßiger Belichtung, da ich erst glaubte, daß die Pflanze zu ihrer ersten Entwicklung einen hohen Feuchtigkeitsgrad der Luft nötig habe. Die Blätter dieser Exemplare waren aufrecht, schlaff, oft überhängend, ohne rosettenartigen Wuchs. Auch waren sie in allen Teilen größer und stattlicher. Ihre Länge betrug 5,5—12 cm und ihre Breite 1,5—3,5 mm. In der Farbe sind sie heller grün als jene. Nachdem ich mich jedoch überzeugt hatte, daß das Alisma graminifolium zu seiner Ent-

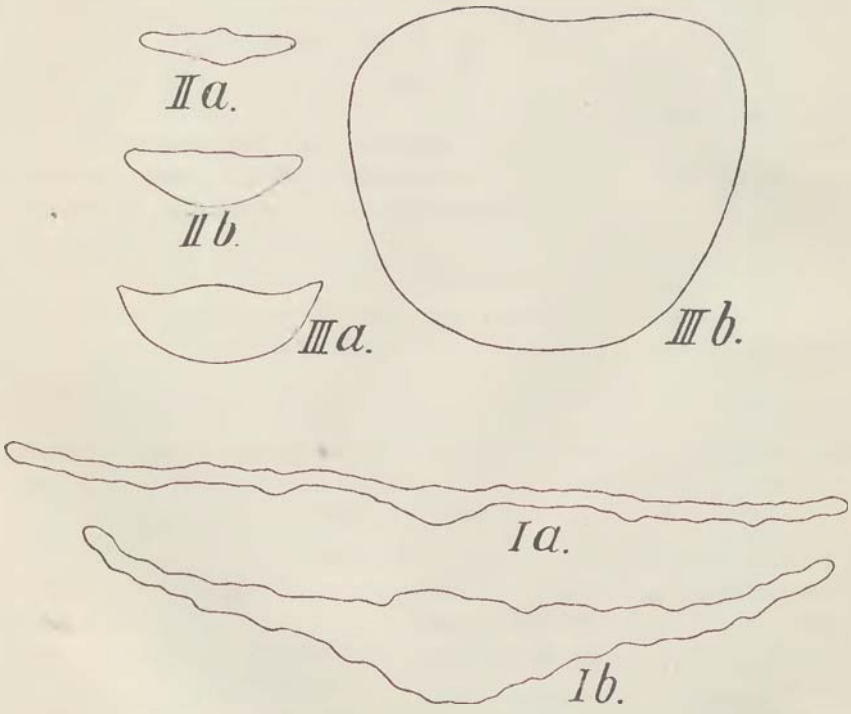


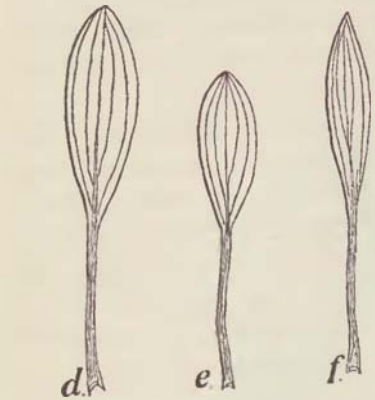
Fig. 8. *I—III* Blattquerschnitte von Alisma graminifolium. *Ia* Querschnitt durch den oberen Teil eines submersen Bandblattes; *Ib* Querschnitt durch den mittleren Teil desselben Blattes, das in 80 cm tiefem Wasser kultiviert wurde. *IIa* Querschnitt durch den oberen Teil des linealen Primärblattes der forma terrestris. *IIb* Querschnitt durch den mittleren Teil des gleichen Blattes. *IIIa* Querschnitt durch den Blattstiel (mittlere Partie) des Spreitenblattes der forma terrestris; *IIIb* Querschnitt durch den mittleren Teil des Blattstiels der forma typica. Alles 10 mal vergrößert.

wicklung auf dem Lande eine dunstgesättigte Atmosphäre nicht nötig hat, wurden alle Stöcke von nun an unbedeckt weiter kultiviert.

Einige Wochen später traten Übergangsblätter auf. Die linealen Blätter ließen eine immer stärker werdende Verbreiterung am Ende erkennen und leiteten so zu den definitiven Laubblättern über. Nach weiterem Verlauf von etwa vier bis sechs Wochen waren die Kulturen größtenteils auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angekommen; sie hatten sämtlich ihre definitiven Laubblätter gebildet, und außerdem hatte auch reichliche Blütenbildung stattgefunden (Tafel I, Fig. 7).

Was zunächst die definitiven Laubblätter anlangt, so sind dieselben stets gestielt (Fig. 9). Ihr Blattstiel ist 1—1 1/2 (2 1/2) mal so lang als ihre Blattfläche. Die Spreite ist breit-eiförmig bis länglich-lanzettlich (nur bei kümmerlichen Blättern schmallanzettlich). Ihre Gesamtlänge beträgt 5—19 cm (meist 12—15), und die Blattspreite wird 3—10 (meist 5—7) cm lang und 8—38 (meist 10—20) mm breit; oben ist sie mehr oder minder zugespitzt oder abgestumpft und unten stets in den Blattstiel zusammengezogen, nie aber von dem Stiel scharf abgesetzt oder gar herzförmig, wie das häufig bei A. Plantago der Fall ist. Die Blätter sind stets dunkler grün gefärbt als bei A. Plantago und sind oft etwas blau- oder graugrün nuanciert. Auf der Blattunterseite springt der Mittelnerv deutlich hervor und beiderseits von ihm je 2—3 bogig verlaufende Seitennerven. Die Oberseite des Blattes ist dunkelgrün und sehr schlecht benetzbar, die Unterseite ist heller grün und mäßig benetzbar. Der Blattstiel der Luftblätter ist im Vergleich zu demjenigen der „Luftblätter" einmal stark verkürzt und stark verschmälert (Fig. 8 *III a* und *b*) und läßt zudem eine deutliche Dorsiventralität erkennen; er ist halbstielrund mit zwei deutlichen Kanten und oft oberseits mit zwei Rinnen versehen, während ja der „Luftblattstiel" nahezu rundlich ist. Der Luftblattstiel wird 1—3,5 mm breit.

Blütenstände erzeugt jedes Individuum 1—2. Die Höhe derselben beträgt 10—60 (meist 20—30) cm, wobei der untere Teil des Rispenstieles eine Dicke von 2—4 mm hat. Weitaus die Mehrzahl aller Blütenstände, die ich bei meiner täglichen Kontrolle in ihrer ganzen Entwicklung habe beobachten können, ist gleich bei dem ersten Sichtbarwerden gerade gestreckt und behält auch bis zum Ausreifen der Früchte eine gerade und straff aufrechte Haltung bei. Nur wenige von ihnen waren während ihrer ersten Entwicklungsperiode, wo sie etwa 6—12 cm lang



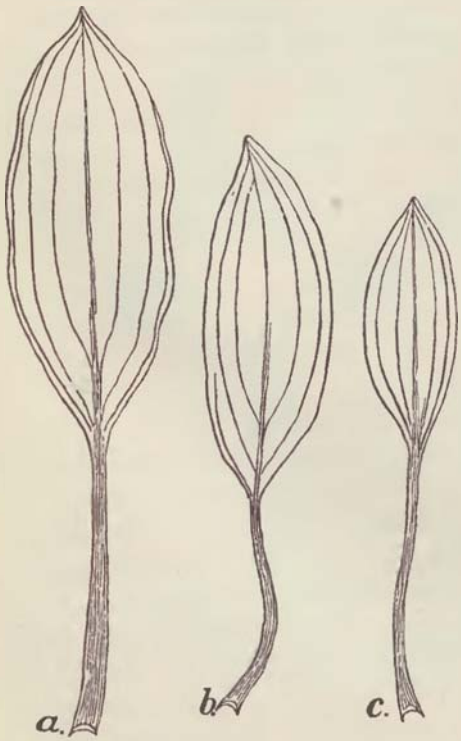


Fig. 9.



Fig. 10.

waren, mehr oder weniger stark nach abwärts gekrümmt. Aber auch sie haben später ebenso wie alle übrigen Blütenstände eine straff aufrechte Haltung angenommen.

Anders jedoch verhielt es sich mit solchen Individuen, die genötigt wurden, innerhalb eines Sommers erst unter Wasser und dann auf dem Lande ihre Existenz zu führen. Ich habe z. B. zwischen 6. Juni und 21. August 1901 etwa 15 sterile und mittelstarke graminifolium-Formen dadurch in Landformen übergeführt, daß ich dieselben mit ihrem Vegetationspunkt möglichst dicht unter den Wasserspiegel schob. Sowie einmal die ersten aufrechten „Luftblätter" sich gebildet hatten, wurden die Pflanzen ganz über den Wasserspiegel gehoben und konnten sich jetzt als Landformen weiter entwickeln; sie kamen auch alle noch bis Ende August zur Blüte. Die Blütenstände wurden 10—35 cm lang. Neben aufrechten, normalen Blütenständen waren zunächst solche vorhanden, deren Rispenstiel kurz vor seinem Eintritt in die Rispe etwa in einem Winkel von 30° abwärts gebogen war, während dem die einzelnen Rispenäste sonst keine weiteren Krümmungen aufwiesen. Bei anderen Blütenständen war wohl der Rispenstiel noch aufrecht, aber die einzelnen Rispenäste resp. Fruchtstiele waren bogenförmig nach unten gekrümmt. Wieder andere Blütenstände hatten einen sehr kurzen, nur wenige Centimeter langen Rispenstiel. Sie hatten dann eine auf den Boden hingestreckte Rispe, die bei zwei Exemplaren so dem Boden angeschmiegt war, daß die Rispenäste sich horizontal ausbreiten mußten. Bei diesen letzteren Blütenständen waren die einzelnen Teile der Rispe häufig etwas geschlängelt und die Blüten verhältnismäßig groß. Alle diese Blütenstände gelangten reichlich zur Fruktifikation. Zwei ganz ähnliche am Boden hingestreckte Blütenstände sind auf Tafel I in Fig. 9 von A. g. forma lanceolatum dargestellt. Auch bei ihnen sind die am Boden hingestreckten Blütenrispen das Produkt eines raschen Standortswechsels (cfr. p. 60).

Aus dem bisher Mitgeteilten geht zur Genüge hervor, daß eine Krümmung des Blütenstandes dann einzutreten pflegt, wenn

Fig. 9 *a—f*. Verschiedenartige Blattformen des Alisma graminifolium forma terrestre. $^1/_4$ der nat. Größe.

Fig. 10. Verschiedenartige „Luftblätter" des Alisma graminifolium forma typicum. Blatt *a*, das sich durch seine schmal spatelförmige Spreite auszeichnet, war das erste „Luftblatt", das auf die submersen Bandblätter folgte. Blatt *d* zeigt eine etwas verbogene Blattfläche. $^1/_4$ der nat. Größe.

ein plötzlicher Standortswechsel vom Wasser- zum Landleben stattfindet. Die gekrümmten Blütenstände haben seiner Zeit Michalet veranlaßt, der Pflanze die Bezeichnung A. arcuatum beizulegen. Jede weitere Schilderung der Blütenstände der Landform unterlasse ich unter Hinweis auf die von Aschersón gegebene Diagnose (l. c. Synopsis I, p. 383 f.).

In dem heißen Sommer des Jahres 1904 haben sich im botanischen Garten auf ziemlich trockenem Substrat Hungerformen aus alten Rhizomen[1]) gebildet, die sich genau mit der forma lanceolatum Buchenau decken[2]). Jedes Rhizom erzeugte je 5—10 Laubblätter, die nur 2,5—4,5 cm lang waren; ihre Lamina war 15—23 mm lang und 2—6 mm breit. Blütenstände wurden nur 1—2 pro Exemplar gebildet von 6—12 cm Höhe.

Abschluß der Vegetation. Sehr charakteristisch für Alisma graminifolium f. terrestre ist im Vergleich zu den Wasserformen der frühzeitige Abschluß seiner Vegetation. Schon Grenier und Godron, und später Čelakovský haben auf diese biologische Eigentümlichkeit hingewiesen. Meine Landkulturen ließen Mitte August und in dem heißen Sommer von 1904 schon Mitte Juli ein Kleinerwerden der Lanzettblätter erkennen. Etwa 14 Tage später hatten sämtliche Exemplare ihre Luftblätter verloren, und es waren nichts weiter als trockene Überreste noch zu sehen, während die kahlen, aber noch grünen Fruchtstände nun isoliert dastanden.

Dieser rasche Abschluß der Vegetation erklärt sich offenbar dadurch, daß A. graminifolium in seiner ganzen Lebensweise mehr dem Wasser- als dem Landleben angepaßt ist. Bei A. Plantago dagegen liegen die Verhältnisse umgekehrt, und deshalb bleibt die Landform der letzteren Pflanze auch so lange am Leben, bis sie durch Kälte genötigt wird, die Vegetation einzustellen.

Die nähere Untersuchung der Rhizome der in Rede stehenden Landform von A. graminifolium ergab ein sehr überraschendes Resultat. Es zeigte sich, wie bei der Mehrzahl der Individuen eine Reduktion zur Bandblattform stattgefunden hatte. Es hatten sich auf die zuletzt gebildeten Laubblätter je 1—3

1) Die Rhizome wurden vom Herbst 1902 bis zum Herbst 1904 in Töpfen außerhalb des Wassers gehalten.

2) Vgl. auch p. 60.

schmale, lineale Blättchen von 1—3,5 cm Länge und 0,5—1,5 cm Breite gebildet. Genau das gleiche fand ich auch an einem in der freien Natur gesammelten Exemplar[1]) vor, das als A. arcuatum f. pumilum bezeichnet war und mit meinen kultivierten Landformen des A. graminifolium ganz identisch war. Es ist diese Beobachtung deswegen von besonderem Interesse, weil sich das A. graminifolium dadurch anderen Arten nach seiner biologischen Seite hin anschließt, und zwar zunächst an Echinodorus ranunculoides und Elisma natans, bei welchen sowohl beim Landleben als auch beim Wasserleben die Bandblattform die Vegetation einleitet und auch wieder abschließt. Als einzige Ursache, welche die Pflanze zur Rückkehr zur Bandblattform treibt, kommt meiner Ansicht nach Mangel an Reservematerial in Betracht, der infolge stattgehabter Fruktifikation sich einstellte. Das kleine, der Pflanze noch übrig gebliebene Reservequantum reicht zur Bildung von Laubblättern mit großer Blattfläche nicht mehr aus und somit schließt die Vegetation ab mit der Bildung winziger Bandblättchen, die den zuerst sich bildenden Primärblättern morphologisch gleichwertig sind. Ein einziges Mal machte ich auch die Beobachtung, daß ein Individuum, das schon zu Bandblättern zurückgekehrt war, auf diese wieder Spreitenblätter folgen ließ und aufs neue sogar noch einen Blütenstand erzeugte. An dem betreffenden Exemplar waren zwei vertrocknete Blütenstände (20 und 37 cm hoch) vorhanden, die der ersten Vegetationsperiode angehörten. Außerdem waren zu sehen drei Übergangsblätter, die schon die Rückkehr zu den Bandblättern andeuteten, und drei Bandblätter von 6—9 cm Länge und 1,5—2,5 mm Breite. Sodann folgte die zweite Wachstumsperiode, in der zwei neue Spreitenblätter entstanden, von welchen das letzte 7 cm lang war und eine 4 cm lange und 12 mm breite Lamina besaß. Dazu kam noch ein neuer, 20 cm hoher Blütenstand. In diesem Falle reicht die oben angegebene Ursache als Erklärung für den doppelten Rückschlag zur Bandblattform beim selben Individuum nicht mehr aus. Ich möchte daher behaupten, daß der erstere Rückschlag zur Bandblattform eine Folge der heißen und trockenen Witterung ist, wie sie im Juli 1904 herrschte. Der an Niederschlägen reichere August trieb die Pflanze zu einer

1) Das betr. Exemplar stammt von den „Waschteichen“ bei Breslau, ges. von Uchtritz am 25. August 1884 (Herbar. Wirtgen).

zweiten Wachstumsperiode an, und erst der zweite Rückschlag kann als Folge des durch die Fruchtbildung erschöpften Reservequantums gedeutet werden.

Ich möchte schließlich noch bemerken, daß ich die Landpflanze des A. graminifolium in den verschiedensten Formen auch an vier verschiedenen Plätzen in der freien Natur beobachtet habe, die sämtlich in dem Gebiete des Rheinstroms gelegen sind: a) Am reichlichsten und schönsten auf einer kleinen, gänzlich unkultivierten Insel im Rhein, der „Ludwigsinsel", südlich von Worms; b) in einem trocken gelegten Teich bei Mundenheim in der Nähe von Mannheim; c) am sogen. „Relaishaus" in der Nähe von Neckarau bei Mannheim; d) am Rande eintrocknender Teiche bei Ehrfelden in Hessen. An all diesen Lokalitäten traf ich die besagte Landform stets nur in vereinzelten Exemplaren an; und an den drei letztgenannten gleichzeitig neben der submersen Bandblattform und der f. typicum.

Die von sonstigen europäischen Standorten herrührenden Landformen des A. graminifolium, die ich in verschiedenen Herbarien noch auffand, stimmen mit meinen eben geschilderten Kulturpflanzen überein. Die aus Ägypten stammenden Pflanzen dagegen, die höchstwahrscheinlich alle hierher gehören, stimmen z. T. überein mit unseren europäischen Landformen z. T. aber auch weichen sie von diesen ab. Soweit es übereinstimmende Exemplare sind, besitzen sie aufrechte Blütenrispen (fälschlich bezeichnet als A. Plantago L. oder auch A. repens Cavini forma major.) oder horizontal hingestreckte (fälschlich bezeichnet als Alisma Plantago var. decumbens Schweinfurth oder A. repens Cavini). Abweichende Exemplare[1]) dagegen trugen aufrechte Blütenrispen mit 1—3 Quirlen, deren Äste aber sämtlich oder doch größtenteils einfach waren und sofort mit einer Einzelblüte abschlossen. Auch waren die Blütenstiele länger und etwa zwei- bis dreimal so dick wie an den europäischen Exemplaren. Auffällig war mir auch, daß ich submerse Bandblattformen aus Ägypten in keinem der mir zugänglichen Herbarien vorgefunden habe[2]). Ob diese ägyptischen Pflanzen, die

1) Die betreffenden Exemplare sind bezeichnet als Alisma Plantago var. decumbens Schweinfurth Cairo. Am Wege nach der Pyramide. 1. April 1890. leg. Schweinfurth [Herbarium Schweinfurth in Berlin und Universitätsherbarium in Zürich].

2) Ob derartige Formen in Ägypten vorkommen oder je gesammelt wurden oder nicht, haben mir auch die Herren Prof. Ascherson und Prof. Schweinfurth auf meine Anfrage hin nicht mitteilen können.

von Ascherson zunächst zu A. arcuatum gestellt wurden, in biologischer Hinsicht völlig mit dem europäischen A. graminifolium übereinstimmen, bleibt somit weiteren Untersuchungen vorbehalten.

VI. Keimlinge des Alisma graminifolium.

Die Samen von Alisma graminifolium brauchen zu ihrer Auskeimung keine winterliche Ruheperiode durchzumachen; sie können kurze Zeit nach der Reife auskeimen, sofern ihnen die nötige Wassermenge zu Gebote steht. Die Keimlinge rekapitulieren im kleinen das biologische Verhalten älterer Individuen. Ähnlich wie diese reagieren auch sie auf die jeweiligen Standortsbedingungen mit der Bildung von Seichtwasserformen, submersen Bandblattformen und Landformen; nur sind die aus Samen erzeugten Formen im Durchschnitt bedeutend kleiner als die älterer Individuen. Auch liegt das Wachstumsoptimum für die Seichtwasserformen und submersen Formen in entsprechend geringerer Wassertiefe als das bei äquivalenten Formen älterer Rhizome der Fall ist.

a) Verhalten der Keimlinge unter Wasser.

1. Verhalten des Keimlings in 8—10 cm tiefem Wasser.

Bei dieser Wassertiefe entstehen kleine Exemplare einer Seichtwasserform, A. g. forma typicum.

Die Entwicklung des Samens verläuft folgendermaßen. Der zuerst erscheinende Kotyledon ist ein pfriemliches, drehrundes Blättchen, das 2—2,8 cm lang und 0,3 mm breit ist. Die auf ihn folgenden Primärblätter sind schmal, bandförmig und zarthäutig (Fig. 5 *b*). Sie sind von oben bis unten gleich breit und oben stumpf zugespitzt; es können an starken Individuen 6—10 solcher Blätter vorhanden sein, die 8—14,5 cm lang und 2—4 mm breit werden, während die äquivalenten Primärblätter des Keimlings von Alisma Plantago (Fig. 5 *a*) durchschnittlich kürzer sind, sich von unten nach oben allmählich zuspitzen und oft deutlich rosettenförmig gruppiert sind; auch sind sie meist heller gefärbt. In dem weiteren Verlaufe der Entwicklung treten nach 1—2 Übergangsblättern senkrechte „Luftblätter" auf, die ihre Blattspreite über den Wasserspiegel erheben. Ihre Gesamtlänge beträgt 12 – 16 cm und ihre eilängliche Spreite wird 3 – 3,5 cm

lang. Auch dieses Verhalten ist wiederum verschieden von dem, wie es die Keimlinge von Alisma Plantago aufweisen. Langstielige Schwimmblätter, wie sie bei A. Plantago am Keimling (Fig. 5*a*) unter den gleichen Existenzbedingungen stets auftreten, kommen bei A. graminifolium niemals vor. Der Mangel jeglicher Schwimmblattbildung, sowohl beim Keimling als auch bei älteren Exemplaren, bildet dem A. Plantago gegenüber ein wichtiges biologisches Unterscheidungsmerkmal, das in der Systematik bisher gänzlich unbeachtet geblieben ist. Nach weiteren drei Wochen (bis 21. Juli. 1903) erreichten die eben besagten Keimlinge von A. graminifolium den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Jedes Individuum war mit je 8—10 langstieligen „Luftblättern" ausgerüstet und mehreren, meist 2—3 (seltener 4—5) Blütenständen, die zum Teil noch unentwickelt waren und 15—24 cm hoch wurden. Die Spreitenblätter hatten eine längliche bis breit-elliptische Lamina, die 6—9,5 cm lang und 17—37 mm breit war. Sämtliche Blütenstände, sowie auch alle späteren, waren aufrecht, gerade und kein einziger unter den vielen gekrümmt. Während das Ausreifen der Früchte in den August fiel, war Anfang September (5. Sept. 03) die Vegetation der meisten Individuen schon wieder abgeschlossen. Nur da und dort war noch ein isoliertes Spreitenblatt zu sehen, und die nackten, aber noch immer grünen Fruchtstände hatten den größten Teil ihrer Früchte abgeworfen. Die nähere Untersuchung der Rhizome zeigte, daß auf die ursprünglichen Spreitenblätter je 3—6 lanzettliche, meist schon submerse Blättchen gefolgt waren, die eine immer kleiner und schmäler werdende Lamina aufwiesen. Das letzte oder auch die drei letzten Blättchen waren in Form von schmalen, zarten submersen Bandblättchen entwickelt, die 4—7 cm lang und 1—2 mm breit waren. Es war somit die Bandblattform diejenige, welche die Vegetation einleitete und auch wieder abschloß. Auch hier muß noch besonders hervorgehoben werden, daß als Ursache des Rückschlags erschöpftes Reservematerial infolge stattgehabter Fruktifikation angesehen werden muß. Ähnliches konnten wir ja schon oben (p. 53) für die Landpflanze konstatieren.

2. Verhalten des Keimlings in 30—40 cm tiefem Wasser.

Es unterscheiden sich die hier zu schildernden Formen von den zuvor behandelten hauptsächlich dadurch, daß die submersen Bandblätter bei weitem die vorherrschende Blattform bilden und

daß die Blütenbildung eine viel spärlichere ist. Es führt also dieser Standort zur Bildung kleiner submerser Bandblattformen, die als A. graminifolium f. angustissimum bezeichnet werden dürfen; und es kann diese Wassertiefe als das Optimum für die Gesamtentwicklung des submersen Bandblattkeimlings bezeichnet werden.

Der Anfang der Entwicklung ist hier genau der gleiche, wie oben. Im weiteren Verlauf gewinnt die Wasserblattregion eine ziemlich reichliche Entfaltung. Jedes Individuum kann 10—20 lineale Wasserblätter erzeugen, die 30—50 cm lang und 3—7,5 mm breit werden und 1—2 Blütenstände bilden, die bis 55 cm hoch werden und das Wasser überragen. In der Regel bleiben diese Pflanzen auf dem Bandblattstadium stehen. Nur wenigen, besonders kräftigen Exemplaren gelingt es, 1—2 vertikal stehende „Luftblätter" zu bilden, während andere Exemplare oft den vergeblichen Versuch machen, solche Blätter zu erzeugen, indem sie auf die Bandblätter noch 1—3 submerse Blätter mit schmal-elliptischer zarter Spreite und abgeplattetem Stiel folgen lassen. Neben den eben geschilderten Sämlingen gibt es in 30—40 cm tiefem Wasser auch viele Schwächlinge, die von dem bisher geschilderten Verhalten etwas abweichen. Ihre Blätter bleiben meist kürzer, schmäler und ihr Blütenstand kann sich nicht mehr über den Wasserspiegel erheben. Letzterer nimmt eine nur rudimentäre Entwicklung an. Die Verzweigung ist mehr oder minder kümmerlich, und dementsprechend ist auch die Zahl der Blüten eine nur beschränkte. Solche kümmerliche Blütenstände sind dann den weiter unten (S. 58) geschilderten ähnlich.

3. Verhalten des Keimlings in 70 cm tiefem Wasser.

Charakteristisch für die Sämlinge von Alisma graminifolium, die in 70 cm tiefem Wasser wuchsen, ist: 1) daß sie sämtlich auf dem Bandblattstadium stehen bleiben; 2) daß sie ohne Ausnahme submerse Blütenstände erzeugen, die mehr oder minder in ihrer Verzweigung reduziert sind, aber sonst normale Blüten und Früchte zeitigen. Auch diese Formen dürfen als A. graminifolium f. angustissimum bezeichnet werden. Sie befinden sich schon unterhalb des Wachtumsoptimums und bilden ein Seitenstück zu den schon oben (S. 38 u. 39) geschilderten Bandblattformen mit submersen Blütenständen.

Die hier zu schildernden Sämlinge hatten sich sowohl in angestellten Topfkulturen massenhaft entwickelt als auch spontan in einem Bassin des botanischen Gartens in großer Menge an-

gesiedelt, so daß mir überreiches Beobachtungsmaterial zu Gebote stand. Das Aussehen der Keimlingspflanzen war Ende August 1903, wo der Höhepunkt der Entwicklung erreicht war, ein ziemlich verschiedenes.

Der eine Teil der Sämlinge, zu denen hauptsächlich die von mir in zwei Töpfen ausgesäten gehörten, bestand aus sehr zarten kümmerlichen Exemplaren. Jedes Exemplar hatte je 4—5 (7) lineale, submerse Blätter gebildet, die 15—30 cm lang und 2—2,5 (3) mm breit waren, außerdem nur einen Blütenstand, der 8—25 cm hoch war und meist nur 2—3 übereinander stehende Blütendolden trug, die aber sehr einfach gebaut waren, da die Rispenäste 1. Ordnung sehr oft von den Blütenstielen selbst gebildet wurden. Ja gar nicht selten sind auch Blütenstände, die kaum fingerlang sind und nur 1—3 isolierte Blütchen tragen. Sämtliche Blütenstielchen besitzen eine straff aufrechte Haltung. Ganz ähnliche Exemplare habe ich auch schon in der freien Natur gesammelt, und zwar in einem Teich mit etwa 50 cm tiefem Wasser bei Ehrfelden in Hessen. Auch fand ich sie getrocknet vor in dem Herbar des Berliner Museums von einer Stelle bei Wien und von einer bei Bayreuth.

Der andere Teil der Sämlinge, und es gehört zu ihnen die Mehrzahl der spontan angesiedelten Pflanzen, hatte sich bei 70 cm Wassertiefe sehr stattlich entwickelt. Jedes Exemplar hatte 8—13 submerse Bandblätter, die 35—65 cm lang und 3—5,5 (7) mm breit waren. Zudem hatte jedes Individuum je 1—2 Blütenstände gebildet, die 30—55 (65) cm hoch waren und 3—5 Etagen von Rispenästen erzeugt hatten. Es unterschieden sich diese Blütenrispen von denen der Land- oder Seichtwasserpflanze dadurch, daß sie verhältnismäßig langgestreckt sind, was von der geringen Verzweigung der Seitenachsen herrührt. Selbstverständlich ist dann auch die Zahl der erzeugten Blüten und Früchte eine viel geringere als bei den eben genannten. Bei all diesen Formen zeigen die Rispenäste und auch die einzelnen Blütenstiele eine ziemlich aufrechte Haltung. Die Fig. 11 zeigt ein mittelgroßes Exemplar einer solchen in 70 cm tiefem Wasser spontan gewachsenen Keimlingspflanze.

Hinsichtlich der Blüten- und Fruchtbildung gilt genau das gleiche, was ich oben (p. 39 u. 40) schon für ähnliche submerse Blütenstände mitgeteilt habe.

b) Verhalten der Keimlinge auf dem Lande.

Die aus Samen entstehenden Landformen sind in der Regel Kümmerformen. Die kleinsten und zierlichsten werden als A. g. forma pumilum (Nolte) bezeichnet; stärkere Exemplare als A. g. forma lanceolatum (Buchenau); und nur ausnahmsweise nehmen Landsämlinge den stattlichen Habitus der forma terrestre an, wie wir sie oben als das Erzeugnis älterer Rhizome kennen gelernt haben.

1. Sehr zierliche Landkeimlinge von Alisma graminifolium (= A. g. forma pumilum [Nolte])[1]) wurden von mir im Garten gezüchtet. Die verwendeten Samen blieben bis zu ihrer definitiven Auskeimung 2 cm hoch von Wasser bedeckt. Später ließ ich das Wasser allmählich eintrocknen, doch wurden die Keimlinge jeden Tag reichlich begossen. Auf diese Weise züchtete ich kleine, blühende Landkeimlinge (Tafel 1, Fig. 8). Ein jeder erzeugte je 2—4 kleine, schmal-spatelige oder schmal-lanzettliche Laubblätter, die 1,6—6 cm lang und in ihrem oberen, verbreiterten Teil 2—3 mm breit waren. Die meisten Keimlinge kamen zur Blüte und Fruktifikation. Der sehr armselige Blütenstand wurde nur 5,5—10,5 cm hoch. Die Blütenrispe selbst besteht aus einer, seltener aus zwei übereinander stehenden Dolden, von denen jede aus nur 2—3 Blüten sich zusammensetzt; häufig sogar

1) Ascheron u. Graebner, Synopsis, l. c. S. 384.

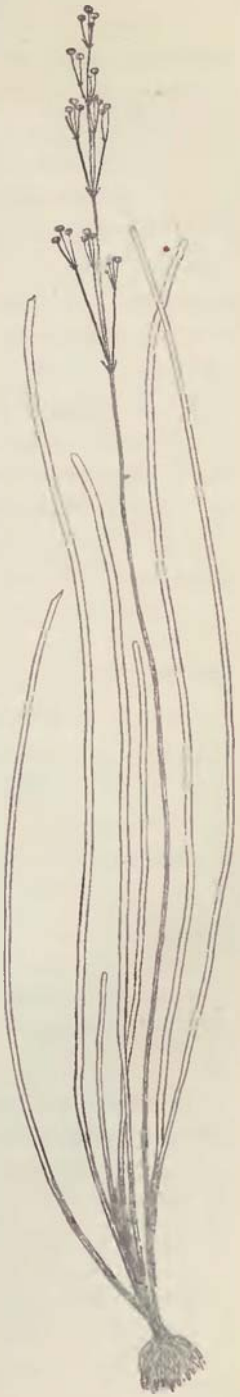


Fig. 11. Alisma graminifolium f. angustissimum. Keimlingspflanze mit völlig submersem Fruchtstand. Die submerse Rispe ist reduziert auf einige wenige und schwach verzweigte Äste, welche alle eine straff aufrechte Haltung haben; aus 70 cm tiefem Wasser stammend. $^1/_4$ der nat. Größe.

ist der gesamte Blütenstand auf eine einzige terminale Blüte reduziert, deren Blütenstiel an der Basis von einer minutiösen trockenhäutigen Hülle umschlossen wird. Diese zierlichen Landkeimlinge habe ich auch von natürlichen Standorten gesammelt in Herbarien vorgefunden[1]).

2. Die von Buchenau[2]) als A. g. forma lanceolatum Buchenau beschriebene Form nimmt ungefähr eine Mittelstellung ein zwischen der f. pumilum und der oben geschilderten A. g. f. terrestre. Die meisten so bezeichneten Formen dürften Sämlinge sein, die sich ursprünglich unter Wasser entwickelt hatten, aber später ins Trockene gerieten. Wenigstens ist es mir gelungen, die f. lanceolatum aus submersen Bandblattkeimlingen im Garten zu züchten. Stattliche Bandblattkeimlinge, die in 30—50 cm tiefem Wasser schon ziemlich weit in der Entwicklung gediehen waren, habe ich zwischen 25. Juni und 20. Juli 1904 in die f. lanceolatum übergeführt, dadurch, daß ich sie ins Trockene versetzte. Jedes Exemplar bildete je 3—4 Laubblätter von 5—8,5 cm Länge und eine Lamina, die 17—29 mm lang und 2,5—6 mm breit war, und zudem je einen Blütenstand von 10—19,5 cm Höhe. Die Blütenstände blieben jedoch sämtlich aufrecht. Das auf Tafel I in Fig. 9 dargestellte Exemplar ist eine in der freien Natur gesammelte lanceolatum-Form mit zwei horizontal gestreckten Blütenständen, welch letztere zur Genüge darauf hinweisen, daß auch dieses Exemplar durch Umbildung aus einer Wasserform hervorgegangen ist.

Ich habe schon oben (p. 52) angegeben, daß auch infolge zu trocknen Untergrundes eine forma lanceolatum entsteht. Es unterscheiden sich die hier in Rede stehenden Formen von den oben besagten nur dadurch, daß ihre Blattstiele etwas länger sind als bei obiger Form.

Das mit aufrechten Blütenständen versehene A. g. f. lanceolatum kann dem A. Plantago var. lanceolatum forma terrestre zum Verwechseln ähnlich sein; beide können dann mit Sicherheit nur an der Blüte und Frucht unterschieden werden.

1) Ich habe sie z. B. geschen von Rondsburg bei Lauenburg in Schleswig-Holstein, leg. Nolte [Herbarium der Universität Graz]; dann von Sinatelep bei Ercsi in Ungarn und von Nertschinsk in Rußland (Herbarium der Universität Zürich).

2) Buchenau (I, l. c. S. 14).

3. Die Landsämlinge von Alisma graminifolium brauchen jedoch keineswegs stets den kümmerlichen Habitus der pumilum oder lanceolatum-Form aufzuweisen. Unter besonders günstigen Existenzbedingungen können sie auch das Aussehen der oben geschilderten f. terrestre, wie sie älteren Rhizomen entstammte, annehmen. So haben sich spontan im botanischen Garten im Sommer 1903 mehrere Landsämlinge gebildet, die während ihrer ersten Entwicklung ca. 10 cm tief unter Wasser gestanden hatten. Sie bildeten 8—10 Luftblätter von 6,5—14,5 cm Länge mit einer 3—6,5 cm langen und 7—23 mm breiten Blattfläche; und zudem je 2—3 Blütenstände von 12—31 cm Höhe.

Die von Bolle [l. c. p. 159 f.] als Alisma aestuosum beschriebene Pflanze dürfte größtenteils zu der f. typicum gehören und nicht zu f. lanceolatum. Auch muß betont werden, daß Bolle die Zugehörigkeit der Pflanze zu A. graminifolium noch nicht erkannt hat, da dieses auf p. 166 (l. c.) als Form des A. Plantago noch besondere Erwähnung findet. Vergleiche auch Ascherson und Gräbner, l. c. p. 384.

VII. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei Alisma graminifolium.

Das Optimum für die Entwicklung des Bandblattes liefert hinsichtlich der Belichtungsverhältnisse ein mäßiges, aber ganz bestimmtes Lichtquantum. Die untergetauchte Pflanze verhält sich, wenn ich diesen Vergleich gebrauchen darf, hinsichtlich des Lichtbedürfnisses ähnlich wie eine Schattenpflanze, welche einer mäßigen Belichtung angepaßt ist. Nicht nur die Zahl der Bandblätter, sondern auch die Blattgröße wird begünstigt durch gedämpftes Licht. Gänzlicher Lichtentzug jedoch wirkt hemmend auf die Bandblattform ein und bringt sie in kürzerer oder längerer Zeit zum Absterben. Desgleichen übt aber auch volle Belichtung einen hemmenden Einfluß auf die Bandblattentwicklung aus.

Anders jedoch verhält es sich mit den Spreitenblättern, seien es nun Luft- oder „Luftblätter". Die wohlentwickelte und stark assimilierende Blattfläche befindet sich nur dann unter den günstigsten Belichtungsverhältnissen, wenn sie der direkten Einwirkung der Sonnenstrahlen ausgesetzt ist.

Folgende Argumente mögen hier angeführt sein.

1. Habe ich oben gezeigt, daß das Optimum der Bandblattentwicklung zusammenfällt mit einer ganz bestimmten Region,

die in einer Tiefe von 65—80 cm unter Wasser liegt. Wird diese Region nach oben oder unten zu überschritten, so findet eine Hemmung der Bandblätter statt hinsichtlich der Vegetationsdauer und Blattgröße. Das Wasser, welches als Medium die submerse Pflanze stets umgibt, absorbiert, wie wir wissen, ein ganz bestimmtes Lichtquantum, und zwar ist die Absorption um so beträchtlicher, je größer die Wassertiefe ist. Das Optimum der Bandblattentwicklung muß somit — abgesehen von allen sonstigen Faktoren — zusammenfallen mit einer ganz bestimmten Lichtregion, die ihren Einfluß auf die Pflanze ausübt. Wird diese Lichtregion nach oben zu überschritten, so wird die Hemmung der Bandblattbildung eine Folge zu intensiver Belichtung sein; wird jedoch diese Lichtregion nach unten zu überschritten, so wird die Hemmung der Bandblattregion eine Folge zu geringer Lichtzufuhr sein. Das Absterben der Pflanze in 4 m tiefem Wasser dürfte in erster Linie eine Folge von äußerst geringer Lichtzufuhr sein.

2. Haben wir schon oben (p. 48) gesehen, daß die linealen Primärblätter der Landform eine Vergrößerung ihrer Blattfläche aufweisen, wenn sie an mäßig belichteter Stelle kultiviert werden. Das Wasser als umgebendes Medium hat somit bei der Vergrößerung der Blattfläche hier nicht mitwirken können.

3. Einige überwinterte und mittelstarke Individuen des A. graminifolium wuchsen von Frühlings Anfang bis Ende August 1901 in dem 40 cm tiefem Wasser eines Bassins, das fast den ganzen Sommer über stellenweise mit einer dichten Algenwatte bedeckt war. Die Pflanzen blieben innerhalb dieser Zeit auf dem Bandblattstadium stehen. Sie bildeten 20—25 cm lange und 3—4 mm breite Blätter. Einige Exemplare hatten als letzte Blätter 1—2 kurze, etwa fingerlange lanzettliche Blättchen mit zarter, submerser Spreite gebildet. Jegliche Blütenbildung war bis dahin unterblieben. Etwas ganz ähnliches beobachtete ich an einigen anderen Exemplaren (Sämlingen), die ebenfalls unter einer Algenwatte, aber in 12 cm tiefem Wasser sich im botanischen Garten entwickelt hatten; auch bei ihnen waren nur submerse, lineale Laubblätter vorhanden; dagegen hatten sie je einen Blütenstand von 30 cm Höhe erzeugt. Bei einem Exemplar waren sogar 20 lineale Laubblätter vorhanden, die 15—22 cm lang waren. Hätte die Algenwatte der Pflanze in beiden Fällen nicht ein beträchtliches Lichtquantum entzogen, so hätten bei dieser Wassertiefe „Luftblätter“ gebildet werden müssen.

4. Können noch einige Verdunkelungsversuche hier Erwähnung finden:

Versuchsreihe A

war angestellt worden mit Bandblattformen, die zuvor in 70 cm tiefen Wasser wuchsen und in derselben Weise mit Hilfe von Blumentöpfen verdunkelt wurden wie die betreffenden Exemplare des Elisma natans (vergleiche die mit E. n. angestellten Verdunkelungsversuche). Ich bemerke noch, daß eine Umpflanzung der Exemplare, bevor sie in die Dunkelkammer kamen, nicht stattgefunden hatte. Der 1. Versuch wurde angestellt zwischen 3. Mai und 16. Juni 1904 in 18 cm tiefem Wasser; und der 2. Versuch zwischen 18. Juni und 15. Juli 1904. In beiden Versuchen blieb die Pflanze auf dem Bandblattstadium stehen und ist innerhalb der genannten Zeit allmählich abgestorben.

Die entsprechende Kontrollkultur dagegen hatte inzwischen lebhaft fort vegetiert, es waren bereits eine Menge Übergangsblätter gebildet worden, und die Pflanze stand im Begriff, „Luftblätter" zu bilden.

Die Wassertemperatur der Dunkelkammer und diejenige der Kontrollpflanzen wiesen nur sehr minimale, häufig gar keine Differenzen auf. Das Ausbleiben von „Luftblättern" und das Absterben der Bandblattform in der Dunkelkammer kann somit nur eine Folge von gänzlichem Lichtentzug sein.

Versuchsreihe B

wurde angestellt mit zwei Kulturtöpfen, die je drei Landpflanzen[1]) enthielten. Dieselben waren noch ziemlich jung und hatten soeben einige Spreitenblätter gebildet, aber von Blütenständen war noch nichts zu sehen. Beide Töpfe wurden in 8 cm tiefem Wasser vom 5. bis 22. Juni 1904 gehalten in zwei verschiedenen Kübeln, von denen der eine doppelt mit Brettern überdeckt war, um eine Dunkelkammer herzustellen.

Die Kultur der Dunkelkammer zeigte am 22. Juni, daß jedes Individuum je drei submerse Übergangsblätter gebildet hatte von 13 — 18 cm Länge. Das letzte Blatt ist das relativ schmälste und ist im oberen Teil 5—6 mm breit. Die Temperatur der Dunkelkammer betrug 11—16° R und die mittlere Temperatur 14,1° R. Nach weiteren vier Wochen hatten zwei Exemplare noch je ein Übergangsblatt gebildet, wurden aber zunehmend schwächlicher und starben ab. Das dritte Exemplar, das offenbar das stärkste war, hatte noch zwei weitere Übergangsblätter gebildet; das letzte war wohl nur 4 mm breit und erreichte nur wenige Centimeter Länge, war aber bei näherer Betrachtung noch kein typisches Bandblatt; auch dieses Exemplar ging endlich zu Grunde.

Die Kontrollkultur, welche bei normaler Belichtung ebenfalls in 8 cm tiefem Wasser in einem anderen Kübel stand, hatte bis 22. Juni pro Exemplar 2—4 „Luftblätter" gebildet von 13—17 cm Länge. Die Wassertemperatur betrug 16—22° R und die mittlere Temperatur 19,5° R.

1) Dieselben gehörten älteren Rhizomen an, die schon im Sommer 1903 außer des Wassers gehalten waren.

Diese zweite Versuchsreihe weist eine Fehlerquelle auf, da das Wasser der Dunkelkammer und dasjenige der Kontrollpflanze um mehrere Grade differiert. Mit Rücksicht auf unsere sonstigen Beobachtungen kann ich jedoch dieser Fehlerquelle keine Bedeutung beimessen. Die Rückbildung der Spreitenblattform und die auffällige Reduktion der Blattfläche, welche in der Dunkelkammer sich bemerkbar machte, ist gewiß nur eine Folge von Lichtentzug.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich also: Die Bandblätter von Alisma graminifolium sind einer mäßigen, aber ganz bestimmten Lichtzufuhr angepaßt, wie sie in einer Wassertiefe von 65—80 cm herrscht. Wird dieses Optimum der Belichtung nach oben zu überschritten, so findet eine Hemmung der Bandblätter statt infolge zu intensiver Belichtung, die ihren Höhepunkt beim Aufenthalt auf dem Lande erreicht. Wird dieses Optimum der Belichtung jedoch nach unten zu überschritten, indem die Pflanze in eine größere Tiefe hinabsteigt, so findet abermals eine Hemmung statt; die aber eine Folge zu geringer Lichtzufuhr ist. Die Spreitenblätter von Alisma graminifolium dagegen befinden sich nur dann in den günstigsten Belichtungsverhältnissen, wenn ihre Spreite der direkten Einwirkung der Sonnenstrahlen ausgesetzt ist; und zwar werden die Luftblätter der Landpflanze einer noch intensiveren Belichtung angepaßt sein als die „Luftblätter" der Seichtwasserform, die ja zum Teil noch unter Wasser stehen.

VIII. Umbildungsversuche mit Alisma graminifolium.

Während bei Alisma Plantago nur die Keimlingspflanze sich eine große Plastizität bewahrt hatte und alte Individuen dieselbe eingebüßt hatten, liegen bei Alisma graminifolium die Verhältnisse anders. Alisma graminifolium weist in allen Stadien eine bedeutende Plastizität seiner Vegetationsorgane auf, die natürlich in verschiedenen Altersstufen auch wieder etwas verschieden sein kann. Es kommt das offenbar daher, weil A. graminifolium mehr Wasser- als Landpflanze ist, während für A. Plantago das umgekehrte gilt.

Im folgenden wird einmal die Umbildung der Landform in die Wasserform resp. in die Seichtwasserform und dann noch die Umbildung der Wasserform in die Landform eine nähere Behandlung finden.

A. Umbildung der Landform von Alisma graminifolium in die submerse resp. Seichtwasserform.

I. Umbildungsversuche mit sterilen Landsämlingen unter spezieller Berücksichtigung des Temperatureinflusses.

Zur Verwendung kamen drei Töpfe mit je drei sterilen, kräftigen Landkeimlingen. Sie hatten je 3—5 Laubblätter, die 4,5—9 cm lang waren. Da und dort war bereits eine kaum 1 cm lange Anlage eines Blütenstandes sichtbar geworden. Die betreffenden Pflanzen hatten sich spontan im botanischen Garten ausgesät und waren etwa 14 Tage vorher mit großen Erdballen ausgehoben worden. Die 3 Kulturen wurden in 8 cm, 50 cm und 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 7. bis 19. Juli 1904.

Am 19. Juli ergab sich folgendes Resultat:

In Kultur 1, in 8 cm tiefem Wasser befindlich, hatte jedes Exemplar je 2—4 „Luftblätter" gebildet, die 13—17 cm lang waren und eine 4—5 cm lange und 9—13 mm breite Lamina aufwiesen. Die Wassertemperatur betrug 20—22,3° R und die mittlere Temperatur 21,5° R.

In Kultur 2, in 50 cm tiefem Wasser befindlich, hatte jedes Exemplar 4—6 Bandblätter gebildet von 23—32 cm Länge und 1,5—3 mm Breite. Zwei junge, schon vorhanden gewesene Blütenstandsanlagen beginnen zu verfaulen und die Entwicklung einer neuen wurde sichtbar. Die Temperatur betrug 18,7—21,1° R und die mittlere Temperatur 19,8° R.

In Kultur 3, in 80 cm tiefem Wasser befindlich, hatte jedes Exemplar je 4—8 Bandblätter gebildet, die 20—28 cm lang und 1—3,2 mm breit waren. Eine kleine Blütenstandsanlage beginnt zu verfaulen. Die Temperatur betrug 17,7—20,3° R und die mittlere Temperatur 19° R.

Von welchen Faktoren war nun hier das Resultat der unter Wasser versenkten Kulturen abhängig?

Nicht oder kaum in Betracht kommen können bei der Umbildung verschiedenartige Temperaturverhältnisse. Der obersten Kultur kam die höchste und der untersten die geringste Temperatur zu. Die größte Differenz der mittleren Temperatur beträgt zwischen beiden jedoch nicht mehr als 2,5° R. Es handelt sich somit um nur geringe Differenzen, die bei der Umbildung kaum irgend eine ausschlaggebende Rolle gespielt haben können.

Ebensowenig als Temperaturverschiedenheiten kann differentes Quantum von Reservestoffen in Betracht kommen. Das

verwendete Ausgangsmaterial für den Versuch war gleichalterig und einheitlich.

Es muß somit die Wassertiefe als solche und sonstige mit ihr in Verbindung stehende Faktoren als gestaltbildende in Betracht kommen.

Die geringe Wassertiefe von 8 cm liegt innerhalb der Streckungsfähigkeit für „Luftblattstiele". Demzufolge konnten „Luftblätter" gebildet werden; außerdem aber wird auch die bei 8 cm Wassertiefe noch intensivere Belichtung der Pflanze hemmend auf das Bandblatt und fördernd auf das Spreitenblatt eingewirkt haben.

Die Wassertiefe von 50 resp. 80 cm übersteigt die Streckungsfähigkeit der „Luftblätter" (wenigstens für Sämlinge). Demzufolge wird das „Luftblatt" unterdrückt zu Gunsten des Wasserblattes. Außerdem aber wird auch die bei 50—80 cm geschwächte Lichtintensität fördernd auf das Bandblatt und hemmend auf das Spreitenblatt eingewirkt haben.

II. Umbildungsversuche mit sterilen Landpflanzen älterer Individuen, die auf dem Primärblattstadium sich befinden.

Die beiden vorgenommenen Kulturen wurden angestellt mit je 3 Individuen, die älteren Rhizomen angehörten und die eben auf dem Bandblattstadium standen. Jedes Exemplar hatte 5—9 lineale bis linealanzettliche Blättchen, die 3,5—5 cm lang und 1,8—4 mm breit waren.

Die Kultur A wurde in 10 cm tiefem Wasser gehalten vom 25. Mai bis 9. Juni 1903. In dieser Zeit hatten zwei Individuen je 7—10 submerse Wasserblätter gebildet, die 12—15 cm lang und 2—4 mm breit waren. Das dritte hatte 9 submerse und oben spatelig verbreiterte Übergangsblätter, die 10—14 cm lang und zu oberst 4—6 mm breit waren.

Die Kultur B wurde in 40 cm tiefem Wasser gehalten vom 25. Mai bis 9. Juni 1903. In dieser Zeit hatte jedes Exemplar je 6—8 lineale Wasserblätter gebildet, die 15—26 cm lang und 2—3,5 mm breit waren.

Von welchen Faktoren war nun hier das Resultat der beiden Kulturen abhängig? Die in 10 resp. 40 cm tiefes Wasser versenkten älteren Rhizome bildeten submerse Wasserblätter und nicht aufrechte „Luftblätter", wie man hätte erwarten sollen, da ja doch die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit dieser Blätter lange nicht überstieg. Es rührt das offenbar daher, weil

die Pflanzen sich noch am Anfang ihrer Vegetationsperiode befunden haben und demzufolge erst über ein kleines Quantum Baumaterial verfügten, das zur sofortigen Bildung langstieliger Spreitenblätter nicht ausreichte. Selbstverständlich wären später in beiden Kulturen auf diese Blätter noch „Luftblätter" gefolgt.

III. Umbildungsversuche mit sterilen Landpflanzen älterer Individuen, die mit Luftblättern versehen sind.

1. Versuche in 80 cm tiefem Wasser.

Die drei in 80 cm tiefem Wasser vorgenommenen Versuche ergaben ein gleich günstiges Resultat. Die für die Versuche verwendeten Pflanzen waren ohne Ausnahme schon ein ganzes Jahr lang bis zum betreffenden Termin außerhalb des Wassers gehalten worden. Eine Versetzung der Pflanzen vor den Versuchen hat nicht stattgefunden.

Versuch A.

Als Versuchsmaterial diente ein kräftiges Landexemplar mit 14—16 cm langen Blättern und einer 6—8 cm langen und 14—19 mm breiten Lamina. Die Pflanze wurde vom 28. Mai bis 21. Juni 1900 in 80 cm tiefem Wasser gehalten. Am 21. Juni sind die ehemaligen Luftblätter im Absterben begriffen. Auf sie folgten Übergangsblätter; die den Luftblättern zunächst stehenden Übergangsblätter sind 23—37 cm lang und noch deutlich in Stiel und Spreite differenziert, die etwa halb so groß ist wie die der ehemaligen Luftblätter. Die späteren Übergangsblätter sind 50—59 cm lang und bestehen der Hauptsache nach aus einem stark abgeflachten Blatt-Teil von 2,5—3 mm Breite, der oben mit einer rudimentären schmal-lanzettlichen Spreite endigt.

Die drei letztgebildeten Blätter waren normale Bandblätter, von denen aber erst eines seine definitive Länge erreicht hatte und 55 cm lang und 6 mm breit war, während die beiden jüngeren erst 41 resp. 24 cm lang waren. Von Blütenständen war nichts wahrzunehmen.

Versuch B

wurde angestellt mit 3 Individuen, deren Luftblätter 10—13 cm lang waren und eine Spreite von 5—6 cm Länge und 1,5—2,5 cm Breite hatten. Sie wurden vom 23. Juni bis 10. Juli 1902 in 80 cm tiefem Wasser gehalten. Am 10. Juli sind die ehemaligen Luftblätter im Absterben begriffen (Fig. 12). Die zuerst gebildeten Übergangsblätter (= U) sahen den Luftblättern noch sehr ähnlich und unterschieden sich hauptsächlich durch ihre langen Blattstiele, die etwa 3—4mal so lang als die Spreite waren. Die später gebildeten dagegen (= u) waren 45—60 cm

lang und bestanden im wesentlichen aus einem stark abgeplatteten Stiel, der oben eine rudimentäre schmal-spatelige Lamina trug.



Fig. 12. Landform von Alisma graminifolium, die eben im Begriff steht sich in die bandblättrige Wasserform umzubilden. Die Pflanze war vom 23. Juni bis 10. Juli 1902 in 80 cm tiefem Wasser gehalten worden. $^1/_1$ der nat. Größe.

Die beiden letztgebildeten Blätter der drei Exemplare waren normale Bandblätter, von denen das ältere (= b) seine definitive Größe schon erreicht hatte und 45—55 cm lang und 5—6 mm breit war, während das jüngere erst halb entwickelte Bandblatt etwa erst $^1/_2$—$^1/_3$mal so lang war wie erstgenanntes. An einem der drei Exemplare hatte sich inzwischen ein ganz rudimentärer Blütenstand (B in Fig. 12) gebildet, von dem an dem Termin der Versenkung unter das Wasser noch nichts zu sehen war. Er hatte eine Länge von 13 cm und trug 6 winzige auf zwei Quirle verteilte Knöspchen, die offenbar verkümmerte Blüten vorstellten. Jedenfalls hat die Verkümmerung des Blütenstandes stattgefunden zu Gunsten der neu sich entwickelnden Laubblätter.

Versuch C

wurde angestellt mit 3 Individuen, die je 4—5 Luftblätter von 6—10 cm Länge hatten. Ihre Spreite war 23—55 mm lang und 8—21 mm breit. Die Kultur wurde vom 25. Juni bis 11. Juli 1904 in 80 cm tiefem Wasser gehalten; am letztbesagten Termin waren je drei Übergangsblätter von 15—40 cm Länge gebildet worden und je 2—3 Bandblätter von 29—39 cm Länge und 2—3 mm Breite.

2. Versuche in 15 cm tiefem Wasser.

Das Versuchsmaterial ist ganz ähnlich beschaffen wie das der vorhergehenden Versuche. Drei noch sterile Landpflanzen wurden in 15 cm tiefem Wasser gehalten vom 23. Juni bis 10. Juli 1903. Die 2—3 neugebildeten Blätter sind typische „Luftblätter", die ihre Spreite über das Wasser erheben.

Überblicken wir die unter III angestellten Versuche nochmals. Ältere sterile Individuen von Alisma graminifolium lassen sich in 80 cm tiefem Wasser stets zur Bandblattform zurückführen; dagegen tritt in 15 cm tiefem Wasser Bildung von „Luftblättern" ein. Eine Wassertiefe von 80 cm liegt an der Grenze der Streckungsfähigkeit der „Luftblätter" und deshalb tritt Bandblattbildung ein. Eine Wassertiefe von 15 cm dagegen liegt innerhalb dieser Grenze und deshalb tritt Bildung von „Luftblättern" ein. Sonstige mit der jeweiligen Wassertiefe in Verbindung stehende Faktoren kommen erst in zweiter Linie in Betracht. So wird besonders die intensivere Lichtzufuhr in 15 cm tiefem Wasser die Spreitenblattbildung begünstigt haben, die herabgesetzte Lichtzufuhr in 80 cm tiefem Wasser dagegen die Bandblattbildung.

IV. Umbildungsversuche mit fruktifizierenden Landpflanzen.

Das verwendete Material bestand aus 3 Landpflanzen die zusammen 4 zum Teil erst halb entwickelte Blütenstände hatten von 8—20 cm Höhe. Die vorhandenen Spreitenblätter hatten eine Gesamtlänge von 7—13 cm, während die Spreite 3—6 cm lang und 7—17 mm breit war. Die Kultur wurde in 12 cm tiefem Wasser gehalten vom 4. bis 14. Juli 1903. Bis dahin hatte jedes Exemplar je ein submerses Übergangsblatt gebildet und außerdem je 1—2 lineale Wasserblätter, die verhältnismäßig groß waren, 14—23 cm lang und 2—4 mm breit. Die Blütenstände hatten sich inzwischen weiter entwickelt und waren 22—30 cm hoch geworden.

Die Unterdrückung der „Luftblätter" und das Erscheinen von Wasserblättern kann bei diesem Versuch nur durch Mangel an Reservestoffen erklärt werden. Die zum Versuch verwendeten Pflanzen hatten an dem Termin ihrer Versenkung unter das Wasser offenbar den größten Teil ihres Baumaterials schon zur Bildung von Spreitenblättern und Blütenständen vergeben. Das

geringe Quantum Baumaterial reicht selbst in 12 cm tiefem Wasser nicht mehr zur Neubildung von „Luftblättern“ aus, und somit muß die Pflanze trotz dieser geringen Wassertiefe zum Bandblatt zurückkehren; daß sterile Individuen bei dieser Wassertiefe zur Bildung von Luftblättern schreiten, zeigte ja der vorhergehende Versuch.

B. Umbildung der submersen Form von Alisma graminifolium in die Landform.

Ebenso leicht wie Landformen in Bandblattformen resp. Seichtwasserformen umgebildet werden können, lassen sich auch die Bandblattformen direkt in die ersteren umbilden durch entsprechende Änderung des Standorts. So entstandene Landformen sind jedoch weniger typisch wie solche, deren Rhizome bereits einen Winter lang oder noch länger in feuchter Erde ruhten. Sie zeichnen sich im allgemeinen durch länger gestielte Blätter aus, sowie durch das häufigere Vorkommen von sichelförmig gekrümmten Rispenästen. Die in tiefem Wasser erwachsene graminifolium-Form ist eben so schnell wie die des seichten Wassers in die Landform überführbar.

Versuch A.

Eine Bandblattform des seichten Wassers mit 25—35 cm langen Blättern wurde am 23. Juni 1899 mit ihrem Vegetationspunkt möglichst dicht unter den Wasserspiegel geschoben. Die neu sich bildenden Wasserblätter blieben immer kürzer und die zuletzt gebildeten waren nur noch 10—13 cm lang. Auf sie folgten schon nach Verlauf von drei Wochen 2—3 spatelige Übergangsblätter, die bereits ihre Spreite in die Luft erhoben. Bis 11. August 1899 hatten sich 5 gestielte Luftspreiten gebildet und gleichzeitig ein kleiner 23 cm hoher Blütenstand. Der Blattstiel war 4—8 cm lang und 1,5—3 mm dick, während die eiförmig-elliptische Spreite 3—4,5 cm lang und 13—21 mm breit war. Die Bandblätter und auch die Übergangsblätter waren längst verschwunden und die Pflanze konnte schon seit mehreren Wochen ihre Existenz außerhalb des Wassers weiterführen.

Versuch B.

Mehrere sterile Bandblattformen von Alisma graminifolium, die in 35 cm tiefem Wasser gewachsen waren, wurden in ganz ähnlicher Weise behandelt wie in Versuch A. Zwischen 6. Juni und 21. August 1901 war

die Umbildung der sterilen Wasserform in die fruktifizierende Landform vollzogen. Die Luftblätter waren 14—18 cm lang und ihre länglich-lanzettliche Spreite war 4—6,5 cm lang und 11—13,5 mm breit. Die Blütenstände waren 25—37 cm hoch und trugen 3—4 Etagen von Rispenästen 1. Ordnung. Die nähere Schilderung der hier erzielten Blütenstände möge man auf p. 51 nachsehen. Bei einigen Exemplaren, deren Blattbasis von 2 cm hohem Wasser noch umspült war, fanden sich am 21. August noch 20—30 cm lange Wasserblattrudimente vor.

Versuch C.

Eine submerse Bandblattform von Alisma graminifolium, welche vom 3. April bis 2. Juni 1900 in 3 m tiefem Wasser im Altrhein von Neuhofen*) kultiviert worden war, wurde in den botanischen Garten versetzt und in genau der gleichen Weise behandelt wie die Pflanzen der zwei vorhergehenden Versuche. Schon bis Ende Juli (28. Juli 1900) war die Umbildung in die Landform vollzogen. Dieselbe hatte 7 stattliche Laubblätter und 2 Blütenstände, die zum Teil auch schon Früchte trugen. Die Blätter waren 12—15 cm lang und ihre Spreiten waren 5—8,5 cm lang und 18—24 mm breit. Die beiden Blütenstände hatten eine Höhe von 35 und 38 cm und 4—5 Etagen von Rispenästen 1. Ordnung gebildet. Die Überführung der Wasserform in die Landform hat also 56 Tage beansprucht.

Dieser Versuch zeigt uns, daß die in tieferem Wasser erwachsene Bandblattform hinsichtlich ihrer Umbildungsfähigkeit keineswegs zurücksteht hinter der in seichtem Wasser erwachsenen Pflanze.

Ein ganz ähnlicher Prozeß, wie er von mir in der Kultur künstlich vollzogen wurde, wiederholt sich in der freien Natur oft bei der Bildung von Landformen und Seichtwasserformen. Da aber ein solcher Umbildungsprozeß in der freien Natur nie so exakt verläuft als in künstlicher Kultur, so entstehen häufig auch alle möglichen Zwischenformen, wie ich solche an den oben angeführten Standorten des Rheinthals auch beobachtet habe.

Überblicken wir zum Schluß nochmals die mit Alisma graminifolium angestellten Umbildungsversuche. Weitaus den wichtigsten Aufschluß über das Zustandekommen der einzelnen Formen geben uns die mit Landformen angestellten Versuche, die sich je nachdem in Seichtwasserformen oder Bandblattformen überleiten lassen.

Das jeweilige Resultat des Versuches wird reguliert: erstens von der jeweiligen Wassertiefe, in welche die Pflanze versetzt

*) Die nähere Schilderung der so erzogenen Exemplare sehe man auf p. 44 f. nach.

wird, und zweitens von dem jeweils der Pflanze zur Verfügung stehenden Quantum an Reservematerial, während sonstige gestaltbildende Faktoren erst in dritter Linie in Betracht gezogen werden dürfen.

Im allgemeinen darf man die Bedingungen für die Bildung der Spreitenblätter und die für die Bildung der Bandblätter folgendermaßen formulieren:

I. Die Bildung von Spreitenblättern tritt dann ein, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind:

1. Wenn die angewendete Wassertiefe innerhalb der Streckungsfähigkeit dieser Blätter liegt; und

2. wenn die betreffende Pflanze bereits ein bestimmtes Quantum von Reservestoffen in sich aufgespeichert hat. Diese beiden Bedingungen sind erfüllt in den Versuchen I, 1 und III, 2. Außerdem aber gehören auch die drei mit der submersen Form vorgenommenen Umbildungsversuche (A—C) hierher.

II. Die Bildung von Wasserblättern tritt dann ein, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt ist:

1. Wenn die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Spreitenblätter übersteigt, wobei es gleichgiltig ist, wie groß das der Pflanze eigene Reservematerial ist. Diese Bedingung ist erfüllt in den Versuchen I, 2, 3 und III, 1 (A—C).

2. Wenn die Pflanze über ein sehr geringes Reservematerial verfügt, wobei es einerlei ist, wie groß die angewendete Wassertiefe ist. Das Reservematerial ist ein sehr geringes ganz am Anfang der Vegetationsperiode, so in den Versuchen II A und B, oder auch gegen Ende der Vegetationsperiode, nachdem die Bildung von zahlreichen Blättern und Blütenständen stattgefunden hat, so in Versuch IV.

Abgesehen von der jeweiligen Wassertiefe und dem jeweiligen Reservematerial wird die Blattbildung bei Alisma graminifolium erst in dritter Linie von noch anderen äußeren Faktoren abhängig sein. Als der wichtigste unter diesen kommt verschiedenartige Lichtzufuhr in Betracht. Wir haben ja oben gesehen, daß die Bandblätter einer bestimmten, aber mäßigen Lichtzufuhr und die Spreitenblätter einer intensiveren Lichtzufuhr angepaßt sind.

Keine Bedeutung kann bei unseren Umbildungsversuchen jedoch den Temperaturdifferenzen zugeschrieben werden, wie das

Versuchsreihe I gezeigt hat, da es sich nur um geringe Differenzen handelt. Damit will ich jedoch nicht in Abrede stellen, daß unter anderen Umständen Temperaturdifferenzen trotzdem einen gestaltbildenden Einfluß aus zu üben vermögen.

IX. Die Überwinterung von Alisma graminifolium.

Alisma graminifolium überwintert normalerweise nur mit dem Rhizom; wenn auch bei submersen Bandblattformen die Laubblätter viel länger am Leben bleiben als bei Landformen, so können dieselben doch nie den Winter überdauern. Das außerhalb des Wassers befindliche Rhizom steht hinsichtlich seiner Überwinterungsfähigkeit dem unter Wasser befindlichen keineswegs nach, wovon ich mich durch Jahre lang fortgesetzte Kulturversuche zur Genüge überzeugt habe. Eine Ausnahme jedoch können Wasserblattsämlinge machen, die sehr spät zur Entwicklung kommen, aber nicht mehr zur Blüte gelangen. Die Bandblätter solcher Exemplare sah ich in einigen Kulturen bis tief in den Januar hinein noch in bester Verfassung, wobei bemerkt sei, daß die Blätter bis dahin vom Wasser umspült blieben, ohne ein Einfrieren in Eis durchgemacht zu haben. Bis Mitte März jedoch waren auch diese Blätter bis auf ihre untere Hälfte, die sich noch in leidlicher Verfassung befand, zu Grunde gegangen.

X. Verwertung der biologischen Eigentümlichkeiten von Alisma Plantago und Alisma graminifolium für die Systematik.

Wenn wir zum Schlusse nochmals die biologischen Eigentümlichkeiten des Alisma graminifolium vergleichsweise mit denen des A. Plantago zusammenstellen, so ergibt sich folgende Tabelle.

Ältere Individuen.		Alisma Plantago (L.) Mich.	Alisma graminifolium Ehrh.
	Landformen	Primärblätter stets blattstielartig mit halbkreisförmigem Querschnitt und rudimentärer Spreite.	Primärblätter stets lineal, bandförmig.
		Die Pflanze kehrt im Spätherbst niemals zur Bandblattform zurück.	Die Pflanze kehrt im Herbst häufig zur Bandblattform zurück.
		Die definitiven Laubblätter bleiben bis zum Eintritt stärkerer Fröste in steter Vegetation.	Die definitiven Laubblätter verschwinden frühzeitig, und zwar sofort nach dem Ausreifen der Früchte, was im Juli event. August schon stattfinden kann. Blütenstände im allgemeinen kleiner und kümmerlicher als die äquivalenten des Alisma Plantago.
	Seichtwasserformen bei 10—50 cm tiefem Wasser	Primärblätter wie oben; aber länger und schlaff. Als zweite Blattregion erscheinen Schwimmblätter, die aber auch fehlen können. Als dritte Blattregion erscheinen „Luftblätter", die neben den Schwimmblättern da sein können.	Primärblätter wie oben, aber stark vergrößert und von zarter Beschaffenheit. Schwimmblätter nie auftretend. Als zweite Blattregionen erscheinen „Luftblätter", die neben den submersen Bandblättern oder auch für sich allein da sein können.
		Die Blütenstände sind bei dieser und allen übrigen Formen stets gerade aufrecht; nie tritt eine Krümmung infolge des zurückweichenden Wassers auf.	Die Blütenstände und auch Blütenstiele sind bei dieser, der vorhergehenden und folgenden Form oft sichelartig gekrümmt, was in der Regel Folge des zurückweichenden Wassers ist.
	Seichtwasserform bei 65—80 cm tief. Wasser	Blattregionen wie bei vorhergehender Kategorie; Schwimmblattregion mehr oder minder überwiegend. Blütenstände ausbleibend oder mit mehr oder minder rudimentärer Blütenrispe.	Pflanze meist auf dem Bandblattstadium stehen bleibend; stets Blütenstände erzeugend, die in die Luft ragen, ganz oder teilweise submers bleiben können.
		Blüten und Früchte können bei dieser und der vorhergehenden Form sich nur in atmosphärischer Luft entwickeln.	Die Blüten können nicht nur in atmosphärischer Luft, sondern auch unter Wasser sich vollständig normal entwickeln und keimfähige Samen zeugen.
	Tiefwasserformen 2—3 m tief. Wasser	Die Pflanze bildet erst blattstielartige Primärblätter, dann Übergangsblätter und endlich „Schwimmblätter". Nach mehreren Monaten erst kann eine Rückkehr zu bandförmigen Wasserblättern (Kümmerformen) eintreten, sofern kein Absterben erfolgt.	Die Pflanze bildet nur Bandblätter, die aber verhältnismäßig schmal bleiben; und setzt ohne sonstigen Nachteil ihre Vegetation fort.

Keimpflanzen		Alisma Plantago (L.) Mich.	Alisma graminifolium Ehrh.
	im seichten Wasser	Erst submerse Bandblätter, später Schwimmblätter und zuletzt „Luftblätter“ bildend; stets zur Fruktifikation gelangend.	Erst submerse Blätter u. nach diesen sofort „Luftblätter“ bildend, nie aber Schwimmblätter; stets zur Fruktifikation gelangend.
	im tieferen Wasser	Erst submerse Bandblätter bildend, später Schwimmblätter, welch letztere auch lange unterdrückt werden können, steril bleibend.	Nur submerse Bandblätter bildend. Kann submers blühen und fruchten.
	auf dem Lande	Erst lineale, später gestielte Blätter mit lanzettlicher resp. eiförmiger Spreite. Die Blutenstände zeigen stets noch zahlreiche Blüten.	Erst lineale, später schmal-lanzettliche Blätter. Die Blütenstände sind in der Regel reduziert auf eine bis wenige Blüten.

Aus vorstehender Tabelle ersehen wir zur Genüge, daß A. Plantago und A. graminifolium trotz ihrer großen Ähnlichkeit, die gewisse Formen beider an den Tag legen, in biologischer Hinsicht durch tiefgreifende Unterschiede getrennt sind. Zu diesen biologischen Differenzen gesellen sich jedoch noch einige morphologische, die sich auf Blatt, Blüte und Frucht beziehen. Bei A. Plantago kommen nicht selten Blattspreiten vor, die an der Basis schwach herzförmig ausgeschnitten sind, was bei A. graminifolium nie vorkommt. Bei A. Plantago ist der Griffel stets fein gerade, aufrecht und länger als das Karpell; bei A. graminifolium dagegen ist der Griffel stets hakenförmig nach außen gekrümmt und stets kürzer als das Karpell. Bei A. Plantago sind die Teilfrüchtchen auf dem Rücken der großen Mehrzahl nach nur mit einer dorsalen Furche ausgerüstet; bei A. graminifolium dagegen tragen die Teilfrüchtchen der großen Mehrzahl noch zwei dorsale Furchen. Bei A. Plantago endlich sind Rhizome und Rhizomäste knollig oder kugelig, während bei A. graminifolium dieselben cylindrisch sind.

Alle diese Unterscheidungsmerkmale zusammengefaßt ergeben mehr als genug Gründe, um beide Alismaceen von nun ab stets als zwei scharf getrennte Spezies zu betrachten. A. Plantago ist im allgemeinen eine mehr dem Landleben und A. graminifolium eine mehr dem Wasserleben angepaßte Pflanze.

Was nun die Speziesbezeichnung anlangt, so möchte ich Alisma graminifolium Ehrh. als leitende Spezies im Gegensatz

zu A. Plantago (L.) hingestellt wissen. Bei einer polymorphen Pflanze pflegt man ja mit Recht die am weitesten verbreitete Form als den Typus oder die leitende Spezies zu betrachten, und alle selteneren als Varietäten oder Formen. Die allgemein verbreitete und häufigste Form ist die submerse Bandblattform des Alisma graminifolium. Wenn die Pflanze auch häufig noch ein bis wenige „Luftblätter" trägt, so überwiegen doch die Bandblätter in der Regel bei weitem. Aus diesem Grund ist es daher auch unrichtig die in der Natur immerhin nur selten sich bildende Landform als leitende Art (= A. arcuatum) hinzustellen, wie das auch von Ascherson und Gräbner gethan wird. Es wäre das ebenso, wie wenn wir die seltenere Landform eines Batrachium als leitende Art und die allgemein verbreitete und häufige Wasserform als Varietät der ersteren bezeichnen wollten.

Echinodorus ranunculoides (L.) Engelm.

(= Alisma ranunculoides L.).

I. Allgemeines.

Echinodorus ranunculoides besitzt mit Alisma graminifolium viel Übereinstimmendes, ist aber zunächst habituell durch geringe Größe ausgezeichnet, sowie durch den Aufbau des Blütenstandes, der aus einer Dolde oder wenigen übereinanderstehenden besteht. Ebenso wie Alisma graminifolium besitzt auch Echinodorus im Grunde genommen nur zwei Blattformen, lineale Blätter und gestielte Blätter mit ungeteilter Spreite, die den verschiedenartigsten Existenzbedingungen sich anpassen können. Die linealen Blätter von Echinodorus müssen in morphologischer Hinsicht ebenfalls als Primärblätter aufgefaßt werden.

Was den morphologischen Aufbau des Blütenstandes anlangt, so sei nur das für uns wichtige hier mitgeteilt. Der Blütenstand besteht aus einer Achse, welche eine oder auch 2—3 übereinanderstehende „Dolden" langstieliger Blüten trägt; und unterhalb jeder „Dolde" finden wir drei Hochblättchen vor. Nach der von Buchenau ausgeführten Untersuchung (l. c. VII, p. 475) bleibt die eine Hochblattachsel steril; aber „in den Achseln der beiden anderen Hochblätter finden sich Einzelblüten (mit oder ohne

schraubelige Auszweigung) oder wirkliche Zweige des Blütenstandes mit einer neuen Etage. Im letzteren Falle bildet die Fortsetzung der Hauptachse mit diesen beiden Zweigen eine scheinbare Dreiteilung". Bei der weiter unten zu besprechenden var. repens (Lam.) entwickelt sich nun an Stelle des einen Achselsprosses nicht eine Blüte oder ein Blütenzweig, sondern ein Laubtrieb. Ich werde weiter unten auf diese interessanten morphologischen Verhältnisse des Blütenstandes nochmals zurückzukommen haben.

Die Rhizome von E. r. können beträchtliche Größe erreichen und offenbar auch ein bedeutendes Alter. Ich habe von den größten Individuen der Seichtwasserform mehrere Rhizome bei Neuchâtel ausgegraben und fand solche, die bis zu 6 cm lang und inkl. der Seitenäste bis 5 cm breit wurden. Sie sind kandelaberartig verzweigt und tragen meist 3 — 5 oder mehr Einzelsprosse, die für sich zahlreiche Blätter und 0 — 2 Blütenstände erzeugen. Die Dicke der einzelnen Rhizomäste betrug nach Entfernung des sehr starken Wurzelsystems etwa 8—10 mm.

In biologischer Hinsicht zeichnet sich Echinodorus ranunculoides vor dem Alisma graminifolium zunächst dadurch aus, daß die Vegetation der Bandblätter eine weit ausgedehntere ist. Die Bandblätter des Echinodorus ranunculoides kommen nicht nur im Frühling und Herbst zum Vorschein, sondern setzen normalerweise auch als Wasserblätter die Vegetation der Pflanze den ganzen Winter hindurch fort. Ferner besitzt Echinodorus ranunculoides im Gegensatz zu Alisma graminifolium ein Schwimmblattstadium, das jedoch in der Regel nur als ein Durchgangsstadium dasteht. Echinodorus ranunculoides findet das Optimum für seine Gesamtentwicklung in seichtem Wasser vor, aber in relativ geringerer Wassertiefe als A. graminifolium, da die Pflanze viel kleiner ist als dieses. Wird dieses Optimum nach oben oder unten zu überschritten, so findet ein Hemmungsprozeß statt, der in charakteristischer Weise zum Ausdruck gelangt. Bei dem Überschreiten nach oben und dem allmälichen Übergang zum Landleben findet eine Reduktion des gesamten Habitus der Pflanze statt, dagegen wird die Blütenbildung um so reichlicher. Bei dem Überschreiten des Optimums nach unten zu findet eine allmäliche Unterdrückung der Spreitenblätter und Blütenstände statt, bis von einer bestimmten Wassertiefe an nur mehr die Bildung von submersen Bandblättern stattfindet. Die

linealen Bandblätter haben ebenso wie die von A. graminifolium innerhalb bestimmter Wssertiefe ein Wachstumsoptimum, das jedoch etwas tiefer unter Wasser liegt als das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze überhaupt. Wird dieses nach oben oder unten zu überschritten, so findet eine Hemmung hinsichtlich der Vegetationsdauer und Blattgröße statt. Oberhalb dieses Bandblattoptimums erreicht der Hemmungsprozeß seinen Höhepunkt dann, wenn die Bandblätter in atmosphärischer Luft sich entwickeln müssen. Unterhalb dieses Bandblattoptimums erreicht der Hemmungsprozeß seinen Höhepunkt erst in einer Wassertiefe von mehreren Metern.

Entsprechend den jeweiligen Standortsverhältnissen und der jeweiligen Jahreszeit bildet die Pflanze folgende Standortsformen und weist ein bis mehrere Stadien in ihrer Entwicklung auf.

Beim Aufenthalt in seichtem Wasser bildet die Pflanze:

1. das Stadium der Wasserblätter; Wasserblattform: E. r. forma zosterifolius Fries;
2. das Stadium der Schwimmblätter; Schwimmblattform: E. r. forma natans Glück;
3. das Stadium der „Luftblätter", in dem die Pflanze regelmäßig blüht: E. r. forma typicus Glück;
4. das Stadium der Wasserblätter, das mit Stadium 1 identisch ist.

Beim Aufenthalt auf dem Lande bildet die Pflanze:

1. das Stadium der linealen Primärblätter;
2. das Stadium der mit Stiel und Spreite versehenen Luftblätter, in dem die Pflanze regelmäßig blüht: E. r. forma terrestris Glück;
3. das Stadium der linealen Primärblätter, das mit Stadium 1 identisch ist.

Beim Aufenthalt in tiefem Wasser bildet die Pflanze:

das Stadium der Wasserblätter als das einzige, das Sommer und Winter über beibehalten wird, und das mit der oben besagten forma zosterifolius Fries, identisch ist.

II. Verhalten von Echinodorus ranunculoides in seichtem Wasser.

(6—35 cm Wassertiefe.)

Die Bildung der Seichtwasserform kann in 6—35 cm tiefem Wasser vor sich gehen. Im allgemeinen jedoch dürfte das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze in 10—25 cm tiefem Wasser gelegen sein. Die submerse Form, aus der mit Beginn der neuen Vegetationsperiode die Seichtwasserform hervorgeht, soll erst weiter unten näher geschildert werden, da sie im Spätherbst in genau der gleichen Weise wie im Frühling auftritt. Wir betrachten hier zunächst die Schwimmblattform.

a) Das Stadium der Schwimmblätter, Schwimmblattform, Echinodorus ranunculoides forma natans Glück.

Mitte oder Ende Juni folgen auf die den Winter über persistierenden untergetauchten Wasserblätter zunächst Schwimmblätter, welche in der Regel einen vorübergehenden Bestandteil der Vegetation vorstellen, und bei ganz geringer Wassertiefe (ca. 6—12 cm) ganz in Wegfall kommen können. In tieferem Wasser dagegen kann das Schwimmblattstadium den Sommer über beibehalten werden, weshalb ich es auch für nötig halte, eine besondere forma natans zu unterscheiden. In der Regel werden von je einem Sproß je 2—4 Schwimmblätter gebildet, die je nachdem 12—40 cm lang sein können. Sie unterscheiden sich nur wenig von den später erscheinenden „Luftblättern". Ihre Spreite ist lanzettlich und im unteren Teil mitunter etwas breiter als im oberen. Sie wird 4—8,5 cm lang und 2,5—13 mm breit. Die Blattunterseite läßt den Mittelnerv stark und beiderseits von ihm je zwei zarte parallele Seitennerven hervortreten. Die Oberseite ist dunkelgrün, glänzend und schwer benetzbar, während die Unterseite hellgrün, matt und besser benetzbar ist. Der Blattstiel ist weich, schlaff und im Querschnitt bald breit elliptisch, bald nahezu stengelrund, wobei eine Dorsiventralität fast nicht mehr angedeutet ist; er verbreitert sich nach unten zu etwas; in der Mitte ist er 1,5—2 mm und an der Basis 3—4,5 mm dick. Die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele wurde folgendermaßen geprüft. 6 kräftige Exemplare, die in 30 cm tiefem Wasser wuchsen, noch keine Blütenstände erzeugt hatten und eben im Begriff waren, Schwimmblätter zu bilden, wurden vom 6. Juni

bis 24. Juli 1903 in 80 cm tiefes Wasser versenkt. Jedes Exemplar hatte in dieser Zeit je 3—5 „Schwimmblätter" gebildet, die mit ihrer Spreite senkrecht standen und den Wasserspiegel nicht mehr erreichen konnten. Ihre Gesamtlänge betrug 44—54 cm und ihre Spreite, die schwach rinnenförmig zusammengebogen war, war 4—6 cm lang und 2,5—5 mm breit, zeigte aber sonst alle übrigen Eigenschaften, wie ich sie oben erwähnte. Entwicklung von Blütenständen hatte nicht stattgefunden.

Das Schwimmblattstadium von Echinodorus ranunculoides kann unter Umständen den ganzen Sommer über beibehalten werden. Einige Exemplare, die vom Frühling bis Spätherbst 1903 in 35—40 cm tiefem Wasser gehalten wurden, brachten es bis Mitte Oktober nur zur Bildung von Schwimmblättern. Jedes Exemplar bildete 6—10 langstielige Schwimmblätter, deren Spreite verhältnismäßig klein, 4,5—5,5 cm lang und 4—6 mm breit war, was ja auch ganz selbstverständlich ist, da die Pflanze ihre ganze Kraft für die Bildung möglichst langer Blattstiele zu verwenden hatte. Blütenbildung trat nicht ein. Echinodorus ranunculoides bildet, sofern die Pflanze ganz auf dem Schwimmblattstadium stehen bleibt, nur ausnahmsweise 1—2 das Wasser überragende Blütenstände. Das regelmäßige jedoch ist, daß die Pflanze, wenn sie einmal als Schwimmpflanze schon in das Blütenstadium eingetreten ist, später auch noch „Luftblätter" erzeugt.

b) Das Stadium der „Luftblätter".
Echinodorus ranunculoides forma typicus Glück.
(Tafel II, Fig. 11.)

Die definitive Blattform, welche auf die meist rasch vergänglichen Schwimmblätter folgt, wird von aufrechten „Luftblättern" gebildet, deren Spreite stets über das Wasser erhoben bleibt, während der größte Teil des zugehörigen Blattstiels von Wasser umspült wird. Je ein Sproß erzeugt 3—10 solcher „Luftblätter". Ihre Zahl hängt von der jeweiligen Wassertiefe ab: je seichter das Wasser ist, um so zahlreicher und kürzer sind sie, und je tiefer es ist, um so spärlicher, aber um so länger sind sie. Die Gesamtlänge der Blätter kann 10—42 cm betragen. Die Spreite ist länglich bis lanzettlich und nach oben zugespitzt, 3—9 (meist 3,5—6) cm lang und 3—20 (meist 6—9) mm breit.

Der Stiel des „Luftblattes" ist ziemlich dick, etwas schwammig, fast rund und nur schwach dorsiventral. Auf dem Querschnitt

(Fig. 13 II b) zeigt er eine stark gewölbte Unterseite und eine mäßig gewölbte Oberseite.

Was nun die Blütenstände anlangt, so erzeugt je ein Sproß von Echinodorus ranunculoides im tieferen Wasser 1—2 und im seichteren Wasser 2—4 Blütenstände. Sie werden entsprechend der jeweiligen Wassertiefe 12—55 (65) cm hoch. Jeder trägt 1—2 (selten 3) übereinander stehende Blütendolden, die 5—13 strahlig sind. Nur ausnahmsweise fand ich je eine 17-, eine 21- und eine 29strahlige vor. Die Strahlen der Dolde sehen gleichmäßig nach allen Seiten hin. Mitunter bilden sich die Dolden mehr oder minder einseitig aus und der Blütenstand steigt dann schräg im Wasser auf. Es mag das daher kommen, daß im tieferen Wasser der Stengel des Blütenstandes an Festigkeit verliert und die heranreifenden Früchte nicht mehr in aufrechter Stellung zu tragen vermag.

c) Das Stadium der Wasserblätter, Wasserblattform, Echinodorus ranunculoides forma zosterifolius Fries.
(Tafel II, Fig 12).

Nachdem die Pflanze den Sommer über „Luftblätter" und Blütenstände gebildet hat, tritt sie im Spätherbst allmählich in das Wasserblattstadium ein. Die „Luftspreiten" verschwinden nach und nach. Die neugebildeten Blätter sind zunächst einige, wenige submers bleibende Übergangsblätter, die eine stark reduzierte, lanzettliche Spreite aufweisen. Auf sie folgen dann die submersen Bandblätter, die für das Winterstadium charakteristisch sind. Gegen Ende Oktober hatten die Pflanzen meiner Kulturen je 4—12 solcher Wasserblätter gebildet. Ihre Gesamtlänge beträgt 10—35 cm und ihre Breite 2—5 mm. Nach oben spitzen sich die Blätter allmählich zu. Das obere Drittel des Blattes (Fig. 14 II a) ist völlig flach, zeigt keine Dorsiventralität und ist mitunter etwas rinnenförmig zusammengebogen. Im mittleren Teil (Fig. 14 II b) ist das Blatt schwach dorsiventral; die Oberseite ist fast flach und die Unterseite schwach konvex, während es nach dem Rande zu in zwei Flanken ausgezogen ist. Noch weiter nach unten zu wird das Blatt dicker und sein Querschnitt allmählich halbkreisförmig, während die unterste Blattbasis mit einer rinnenförmigen Scheide endet (Fig. 14 II c). Die Blätter sind beiderseits hellgrün, gleichfarbig oder etwas bräunlich nuanciert. Die Ober- und Unterseite ist gleich gut benetzbar.

Die Wasserblätter des Echinodorus ranunculoides bilden die wichtigsten Assimilationsorgane während des Winters und können während der kalten Jahreszeit bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen, sofern sie vom Wasser umspült bleiben. Ihre Vegetation geht während dieser Zeit fort, allerdings nur langsam und stoßweise. Je tiefer das Wasser ist, um so größer sind sie und um so länger bleiben sie im Frühling am Leben; und umgekehrt, je seichter das Wasser ist, um so kleiner sind sie und um so schneller verschwinden sie im Frühling. Die Ursache, welche die Pflanze während des Winters auf dem Bandblattstadium zurückhält, dürfte in erster Linie auf innere, mit der Individualität der Pflanze zusammenhängende Faktoren zurückzuführen sein, und erst in zweiter Linie wird auch noch die herabgesetzte Temperatur mit in Betracht kommen. Es geht solches daraus hervor, daß es mir nicht gelungen ist, die submerse Form im Warmhaus während des Winters zur Bildung von Spreitenblättern zu bringen. Die zwei betreffenden, mit Bandblattformen besetzten Kulturtöpfe wurden in nur 8 cm tiefem Wasser gehalten, das eine Temperatur von 17—20° R hatte, und zwar vom 15. Januar bis 15. März 1905. In dieser Zeit hat wohl ein intensiveres Wachstum der Bandblätter stattgefunden, aber die Bildung irgendwelcher Spreitenblätter unterblieb.

Die Wasserblätter des Echinodorus ranunculoides werden von den Sammlern in der Regel nicht beachtet, weshalb man sie in den Harbarien auch nicht vorfindet. Unter den Floristen tun nur Buchenau[1]) und Ascherson[2]) derselben Erwähnung.

III. Verhalten von Echinodorus ranunculoides auf dem Lande.

Echinodorus ranunculoides forma terrestris Glück.

(Tafel II, Fig. 13 und 14.)

Da das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze in seichtem Wasser liegt, so macht sich bei sinkendem Wasserspiegel eine allmähliche Reduktion in allen Teilen geltend, welche beim Aufenthalt auf dem Lande ihren Höhepunkt erreicht. Die stärkste Reduktion erleiden die linealen Blätter sowohl hinsichtlich ihrer

1) Buchenau, Englers botanische Jahrbücher, Bd. II, p. 476.

2) Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg 1864, I, p. 651. Ascherson und Graebner, Synopsis l. c. I, p. 391.

Vegetationsdauer als auch Größe; sie werden nur $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{6}$ mal so lang und $1-\frac{1}{2}$ mal so breit als erstere. An Stelle der Schwimm- und „Luftblätter" entwickeln sich kurz gestielte Luftblätter, die nur $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{10}$ mal so lang aber zahlreicher sind als erstere; die Blütenstände endlich werden nur $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{4}$ mal so lang als diejenigen der Seichtwasserformen. Dagegen werden von der Landform im Durchschnitt mehr Blütenstände und auch bedeutend mehr Blüten erzeugt als von der Seichtwasserform; offenbar ist die reichlichere Blütenbildung der Landpflanze als Folge eines Hemmungsprozesses anzusehen, der die sämtlichen vegetativen Organe der Landpflanze betrifft.

Die Landform beginnt im ersten Frühling ihre Entwicklung mit linealen Primärblättern, welche kleine Blattrosetten bilden. Genau dieselben Primärblattbildungen kommen auch im Herbst wieder zum Vorschein, weshalb ich den Leser auf das weiter unten Gesagte verweisen möchte.

a) Das Stadium der mit Stiel und Spreite versehenen Luftblätter.

Die Landpflanze von E. ranunculoides erreichte in meinen Kulturen, die ich schon jahrelang fortsetze, den Höhepunkt ihrer Entwicklung etwa Mitte Juli. Entsprechend dem jeweiligen Feuchtigkeitsgrad des Bodens, auf dem die Pflanze steht, ist der Habitus der Landform etwas verschieden. Ein stets reichlich benetztes Substrat erzeugt eine üppige Wuchsform. Trockenes Substrat dagegen erzeugt mehr oder minder reduzierte Formen.

Die üppige Wuchsform (Tafel II, Fig. 13 *a*) meiner Kultur verhielt sich folgendermaßen.

Was zunächst die Laubblätter anlangt, so ist zu betonen, daß im Gegensatz zur Seichtwasserform die Zahl der Blätter stets um das 2—3 fache größer ist wie dort, während das Blatt selbst auf $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{10}$ seiner Länge reduziert erscheint. Jeder Wurzelstock erzeugt 10—16 Laubblätter. Sie besitzen eine Gesamtlänge von 4—12 cm; ihre schmal-lanzettliche, nach oben zugespitzte Spreite ist eben so lang oder nur wenig länger wie der zugehörige Blattstiel. Die Spreite ist durchschnittlich kleiner wie die der „Luftblätter" (Fig. 13 I*a* und II*a*); sie wird 3—6 cm lang und 5—8 mm breit; abgesehen von dem auf der Unterseite schwach vorspringenden Mittelnerv läßt sie keine Dorsiventralität erkennen; sie ist beiderseits gleichmäßig graulichgrün und beiderseits nur mäßig gut benetzbar.

Der Blattstiel ist ebenfalls verschieden von dem des „Luftblattes“ (Fig. 13 I *b* und II *b*). Abgesehen von seiner Kürze ist er auch wesentlich schmäler, ist stets deutlich halbstielrund und zeigt eine oft mehr oder minder deutliche Rillenbildung. Auch ist der Luftblattstiel viel derber und fester als der „Luftblattstiel“.

Was ferner die Blütenbildung anlangt, so bildet die Landpflanze des Echinodorus ranunculoides etwa 2—3mal so viel Blüten und Früchte wie die Seichtwasserpflanze. Aber auch die Blütenstände selbst verändern beim Landleben ihren Charakter. Sie verlieren ihre sonst straff aufrechte Haltung und nehmen ganz den Charakter von Ausläufern an, können sich jedoch nicht am

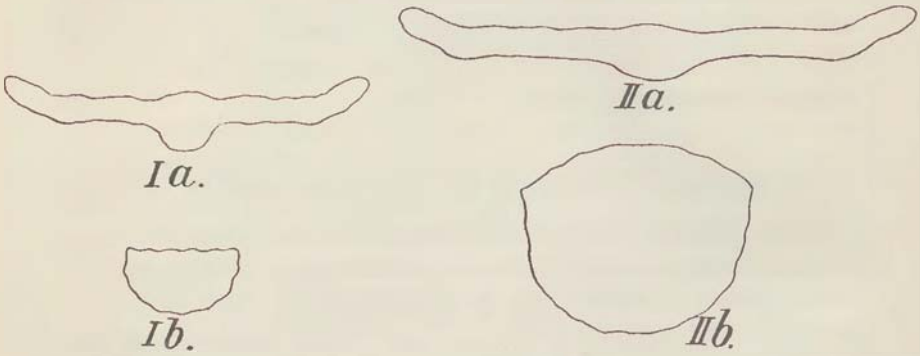


Fig. 13 *I* u. *II*. Blattquerschnitte der Spreitenblätter von Echinodorus ranunculoides. *I* bezieht sich auf die Luftblätter der Landform; *a* Querschnitt durch die Lamina und *b* Stielquerschnitt. *II* bezieht sich auf die „Luftblätter“ der Seichtwasserform; *a* Querschnitt durch die Lamina, *b* durch den Blattstiel. Alles 10mal vergrößert.

Substrat anwurzeln. Sie sind stets oberirdisch, horizontal hingestreckt oder bogig gekrümmt; auf sie allein ist die Blütenbildung beschränkt. Jedes Rhizom bildet je 3—7 solcher Ausläufer, die, abgesehen von den Blütenstielen selbst, eine Gesamtlänge von 2,5—23 cm erreichen. Es besteht jeder Ausläufer wiederum aus 1—2 Stengelinternodien von 1—2 mm Dicke und trägt je 1—2 Blütendolden. Im Gegensatz zur Seichtwasserpflanze sind die Blütendolden der Landpflanze stets einseitswendig. Sie sind 3—17, meist 4—10strahlig. Die Blüten sind stets weißlich, nie rötlich. Offenbar ist die reichlichere Blütenbildung der Landpflanze eine Folge des Hemmungsprozesses, der die vegetative Region betrifft.

Etwas anders gestaltet sich die Landform von Echinodorus ranunculoides, wenn sie auf trockenem Substrat wächst (Taf. II, Fig. 13 *b*); sie erfährt dann in all ihren Teilen eine weit stärkere

Reduktion. Die Blätter werden nur 2,5—6 cm lang; der Blattstiel ist $^1/_2$—2 mal so lang als die Spreite, die 1,8—3,5 cm lang und 3,5—5,5 mm breit wird. Desgleichen bleiben auch die Blütenstände, von denen 1—6 gebildet werden können, kümmerlich. Ihre Länge beträgt einschließlich der Blütenstiele nur 4—7 cm. Sie sind bald schräg aufsteigend, bald niederliegend und tragen 4—6 (selten bis 12) strahlige Dolden. Wir sehen also, wie ein zu trockenes Substrat sowohl die Laubblatt- als auch Blütenbildung nachteilig beeinflußt und zur Bildung zwergiger Formen führen kann.

Schließlich sei noch bemerkt, daß Echinodorus ranunculoides f. terrestris auch in der freien Natur unter gegebenen Bedingungen sich bildet. Ich habe die Pflanze bei Durchsicht mehrerer Harbarien des öftern von solchen Plätzen in die Hände bekommen, z. B.: Einfelder See bei Lauenburg in Schleswig-Holstein (leg. Nolte im Herbar Barbey-Boissier); nördliches Ufer des Steinhuder Sees unter den „Schwarzen Bergen" bei Calenburg (leg. Evers Herbar der Univ. Graz); Waterdelle auf der Insel Borkum (Herbar Wirtgen in Bonn); Neuchâtel (leg. Rastetter, Herbar Kneucker in Karlsruhe); Lago di Trasimeno bei Perugia in Mittelitalien und Spaccaforma an der Südküste von Sizilien (Herbar Dr. H. Roß in München) etc.

b) Das Stadium der linealen Primärblätter.

(Tafel II, Fig. 14.)

Auf die gestielten Spreitenblätter von E. r. forma terrestris, wie sie der Sommerform zukommen, folgen im Oktober zunächst einige Übergangsblätter, die zu linealen Primärblättern überleiten. Je ein Sproß kann je 5—12 solche lineale Primärblätter erzeugen. Sie sind morphologisch gleichwertig den submersen Wasserblättern, unterscheiden sich aber von diesen in zahlreichen Punkten. (Fig. 14 auf der folgenden Seite.) Auffällig sind zunächst die Größendifferenzen. Die linealen Luftblätter sind durchschnittlich $^1/_5$—$^1/_6$ mal so lang als die linealen Wasserblätter; erstere werden 2—7 cm lang und 2—2,5 mm breit. Ferner sind die linealen Luftblätter meist schön rosettenartig gruppiert, ziemlich fest und dunkelgrün, während die Wasserblätter in der Regel keine deutliche Blattrosette bilden, schlaff und hellgrün sind. Das lineale Luftblatt ist ferner verhältnismäßig dicker und läßt nach dem Rande zu

keine Flankenbildung erkennen, was auf nebenstehenden Querschnittsbildern ja deutlich zu sehen ist. Die linealen „Luftblätter" sind beiderseits gleichfarbig und sind auch beiderseits nur sehr mäßig benetzbar.

Entstehen dagegen die linealen Primärblätter durch allmähliche Umbildung aus einer submersen Wasserform, wie das durch langsames Zurückweichen des Wasserspiegels geschehen kann, so werden sie durchschnittlich größer und kräftiger; sie werden dann 6—10 cm lang und 2,5—3,5 mm breit. Der rosettenförmige Wuchs ist weniger ausgeprägt; auch in allen sonstigen Eigenschaften nehmen sie etwa eine Mittelstellung ein zwischen den gewöhnlichen Luftblättern einerseits und den typischen Wasserblättern andererseits.

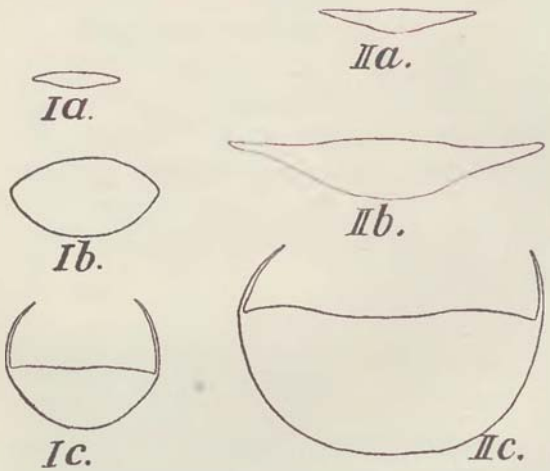


Fig. 14 *I* u. *II*. Blattquerschnitte der linealen Blätter von Echinodorus ranunculoides. *I* lineales Primärblatt der f. terrestris; *a* Querschnitt durch den oberen, *b* durch den mittleren, und *c* durch den unteren Teil des Blattes, der den zugehörigen Teil der Scheide zeigt. *II* submerses Wasserblatt der f. zosterifolius aus 40 cm tiefen Wasser stammend. *a* Querschnitt durch den oberen, *b* durch den mittleren und *c* durch den unteren Teil des Blattes, welch letztere auch wieder den zugehörigen Scheidenteil erkennen läßt. Alles 10 mal vergrößert.

Den Winter über bleiben die linealen Luftblätter im Freien wenigstens nicht am Leben, kommen jedoch im ersten Frühling in genau derselben Ausbildung, wie oben geschildert, wieder zum Vorschein. Ihre Existenz im Frühling pflegt jedoch nur eine kurze zu sein, indem sie mit Eintritt der wärmeren Jahreszeit ersetzt werden durch die difinitiven lanzettlichen Luftblätter der Landform.

IV. Verhalten von Echinodorus ranunculoides in tiefem Wasser.

Tiefwasserformen, Echinodorus ranunculoides forma zosterifolius Fries.

Die forma zosterifolius ist uns bereits oben schon begegnet; wir sahen, wie sie im Spätherbst und Frühling zum Vorschein kommt, entsprechend der jeweiligen Wassertiefe variiert und während des Winters bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen kann.

Es kann aber auch während der Sommermonate die Pflanze auf dem Bandblattstadium verbleiben. Diese Formen sind es, die uns hier noch näher beschäftigen sollen und die ich speziell als Tiefwasserformen bezeichnen möchte. Wird das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze, das ja im seichten Wasser liegt, nach unten zu überschritten, so macht sich ebenfalls ein Hemmungsprozeß geltend. Die Spreitenblätter und Blütenstände strecken sich mehr und mehr, werden aber immer spärlicher, bis schließlich von einer bestimmten Wassertiefe an nur noch die Bildung linealer Wasserblätter stattfindet. Dann bleibt die Pflanze auch den ganzen Sommer über auf dem Bandblattstadium stehen, und es kommt zur Bildung der forma zosterifolius, die der oben geschilderten ähnlich ist.

Das Optimum für die Entwicklung der linealen Wasserblätter liegt im allgemeinen etwas tiefer, als dasjenige für die Gesamtentwicklung der Pflanze gelegen hat. Die größten und stattlichsten Bandblätter, die ich kennen lernte, gehörten einer Wassertiefe von circa 40—60 cm an. Wird dieses Optimum nach oben oder unten zu überschritten, so findet eine allmähliche Hemmung statt. Beim Überschreiten des Optimums nach oben wird — wie wir gesehen haben — die Vegetationsdauer mehr und mehr abgekürzt und die Blattgröße mehr und mehr reduziert zugunsten der Spreitenblätter und Blütenstände. Beim Überschreiten des Optimums nach unten, also mit zunehmender Wassertiefe, findet eine allmähliche Reduktion der Bandblattfläche statt, bis schließlich in 4 m tiefem Wasser das Leben der Pflanze erlischt.

Die Ursache, welche die Pflanze während des Sommers auf dem Bandblattstadium zurückhält, ist in erster Linie die zu große Wassertiefe, die die Streckungsfähigkeit der „Luftblätter“ und

auch Blütenstände übersteigt, während sonstige Faktoren, wie geschwächte Lichtintensität, gewiß nur von nebensächlicher Bedeutung sind. Bleibt jedoch die Pflanze während des Winters bei geringerer Wassertiefe auf dem Bandblattstadium stehen, so kommen als hemmende Ursache andere Faktoren in Betracht, wie ich oben (p. 82) ausgeführt habe.

Aus dem eben Gesagten geht zur Genüge hervor, daß die Bandblattformen normalerweise nicht zur Blüte gelangen; ausnahmsweise jedoch kommt solches vor bei solchen Individuen, die an der Grenze sich befinden, wo die Streckungsfähigkeit für „Luftblätter" und Blütenstände gelegen hat. Im folgenden sollen zunächst die blühenden und dann die sterilen Bandblattformen geschildert werden.

A. Blühende Bandblattformen von Echinodorus ranunculoides.

Die hier zu schildernden Formen gehören einer Wassertiefe von 40—60 cm an, welche Tiefe gleichzeitig als das Optimum für die Bandblattentwicklung angesehen werden kann, da die größten mir bis jetzt bekannt gewordenen Bandblätter, die gleichzeitig blühenden Formen angehören, aus dieser Tiefe herstammen.

Ich selbst habe bis jetzt nur ein einziges Mal Gelegenheit gehabt, im Freien Bandblattformen mit wohl entwickelten Blütenständen anzutreffen, welche Beobachtung ich am 5. Juni 1903 bei Colombier am See von Neuchâtel machte. Ich traf die Pflanze in 40 cm tiefem Wasser an in kleinen Tümpeln mit lehmiger Unterlage zwischen jungen Sprossen von Phragmites. Die Wasserblattsprosse waren durchweg sehr kräftig entwickelt; je ein Sproß erzeugte 14—17 Laubblätter, die ziemlich straff waren, dunkelgrün und zum großen Teil reich mit Kalk inkrustiert. Ihre Länge betrug 12—28 cm und ihre Breite 4—7,5 mm. Zwischen den vielen sterilen Wasserblattsprossen fanden sich isoliert blühende vor, und zwar trug dann je ein Wasserblattsproß je einen Blütenstand, der eine Gesamtlänge von 50—54 cm hatte. Von Blütendolden waren stets zwei vorhanden mit je 4—7 allseitig abstehenden Blütenstielen. Da und dort war bereits ein zweiter jugendlicher Blütenstand zu sehen, desgleichen waren auch schon Andeutungen einer Schwimmblattbildung vorhanden. Es sind diese blühenden Wasserformen des Echinodorus ranunculoides mit ihren submersen Bandblättern ganz analog dem submersen bandblättrigen

Alisma graminifolium. Ähnliche Exemplare, wie die hier geschilderten, sah ich in getrocknetem Zustande von noch drei anderen Lokalitäten, die noch kurz erwähnt sein mögen [1]).

Ein Exemplar von Wangen an der Aar (Schweiz) trägt 12 Bandblätter von 24—35 cm Länge und 3—6 mm Breite und einen 53 cm langen Blütenstand mit zwei Blütendolden. Offenbar gehörte das Exemplar ebenfalls einer Wassertiefe von 40 cm an. Einige Exemplare von Cognento bei Modena tragen je 10—12 Bandblätter, die bis 56 cm lang und 2,5—4 mm breit sind, da und dort auch ein isoliertes „Luftblatt" (?), zudem je 1—2 Blütenstände von 61—75 cm Höhe und mit je 1—2 Blütendolden. Einige Exemplare aus Frankreich (Marmière de la Nigandière, Loire) mit wenigen langen Band- und Lanzettblättern und einigen sehr hohen, 70—75 cm langen Blütenständen, die 1—2 Blütendolden tragen. Die Individuen der beiden letzterwähnten Standorte müssen, soviel mit Sicherheit aus der Länge der Blütenstände geschlossen werden darf, einer Wassertiefe von 50—60 cm angehört haben.

B. Sterile Bandblattformen von Echinodorus ranunculoides.

Die im folgenden zu schildernden Formen habe ich ausschließlich auf dem Wege der Kultur gewonnen. Die in Anwendung gebrachte Wassertiefe liegt bereits außerhalb des Optimums für die Bandblattentwicklung. Es findet daher mit zunehmender Wassertiefe eine Reduktion der Bandblattfläche und schließlich auch der Vegetationsdauer statt. In 4 m tiefem Wasser kann die Pflanze nur noch für bestimmte Zeit ihre Existenz fristen in einer höchst kümmerlichen Form, um dann zugrunde zu gehen.

A. Kulturversuche in 60—80 cm tiefem Wasser

setze ich bereits vier Jahre lang im botanischen Garten zu Heidelberg fort, und zwar stets mit gleich günstigem Resultat. Die von mir sehr zahlreich vorgenommenen Kulturen sind allemal den ganzen Sommer über auf dem Bandblattstadium stehen geblieben. Sie haben auch in der wärmsten Jahreszeit weder den Versuch zur Blütenbildung, noch auch den zur Schwimmblatt- oder „Luftblattbildung" gemacht. Es unterscheiden sich diese Wasserformen von den eben geschilderten, abgesehen durch das Fehlen der Blütenstände, im wesentlichen dadurch, daß ihre Wasser-

1) Die betreffenden Exemplare befinden sich in dem Universitätsherbar zu Zürich.

blätter im Durchschnitt kürzer blieben und meist nur 8—15 cm lang und 2—4 mm breit waren.

B. Kulturversuche in 120—150 cm tiefem Wasser.

Am 31. Oktober 1903 wurden etwa 15 Individuen[1]) auf drei Kulturkästen verteilt, welche den Winter über im Alt-Rhein von Neuhofen, verborgen zwischen Rohrschilf, in etwa 50—70 cm tiefem Wasser gehalten wurden. Am 15. März 1904 wurden zwei Kulturen in 120 cm tiefes Wasser und die dritte in 150 cm tiefes Wasser verbracht und in dieser Wassertiefe bis 28. Oktober 1904 belassen. Eine Kontrolle der Kulturen fand statt am 9. Juni und 21. Juli 1904.

Innerhalb der Zeit vom 15. März bis 28. Oktober 1904 sind sämtliche Individuen auf dem Bandblattstadium stehen geblieben und haben in bester Verfassung weiter vegetiert. Die Individuen des 120 cm tiefen Wassers und die des 150 cm tiefen hatten keine wesentlichen Differenzen aufzuweisen.

Die Pflanzen besaßen etwas rosettenartigen Habitus mit zum Teil schwach zurückgekrümmten Blättern. Letztere blieben verhältnismäßig kurz und waren 6—12 cm lang; nur drei vereinzelte Blätter waren je 17, 18 und 19 cm lang. Die Blattbreite betrug 3—6,5 cm.

C. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser.

Kulturen, die ich mit etwa 12 Rhizomen — z. T. aus Samen gezogenen Landpflanzen, z. T. Landformen älterer Rhizome — anstellte, und zwar zwischen 12. Mai und 24. Juni, zwischen 16. Juni und 15. Juli und zwischen 16. Juni und 21. August 1903, ergaben ein fast ganz negatives Resultat. Es hatte sich in der ersterwähnten Kultur eine Pflanze am Leben erhalten: die fünf vorhandenen Wasserblättchen waren zurückgebogen und rosettenartig ausgebreitet. Ihre Länge betrug 3—6 cm und ihre Breite 1,5 mm. Von allen übrigen Exemplaren waren nur noch verfaulte Rudimente aufzufinden.

Das Minimum für das Wachstum von Echinodorus ranunculoides dürfte in einer Tiefe von 200—300 cm zu suchen sein, da in 150 cm tiefem Wasser das Wachstum noch gut vor sich geht, während in 400 cm tiefem Wasser ein Absterben stattfindet. Der allmähliche Hemmungsprozeß, der mit zunehmender Wassertiefe sich bemerkbar macht, ist die Folge verschiedenartiger Faktoren, von denen die immer schwächer werdende Lichtzufuhr, wie sie sich mit zunehmender Wassertiefe bemerkbar macht, die wichtigste Rolle spielen dürfte.

1) Zur Verwendung kamen Wasserformen des 70 cm tiefen Wassers aus dem botanischen Garten.

V. Keimlinge.

Die Samen von Echinodorus ranunculoides brauchen keine winterliche Ruheperiode durchzumachen, um zur Auskeimung zu gelangen, was aber nur dann einzutreten pflegt, wenn die Samen wieder unter Wasser gelangen.

Gar nicht selten findet eine Entwicklung der Samen zu centimeterlangen Sämlingen direkt auf der Mutterpflanze statt, was aber auch nur dann möglich ist, wenn der Fruchtstand nach der Reife unter das Wasser gezogen wird. Bei Landkulturen habe ich trotz jahrelanger Beobachtung solches nie gesehen. Es ist also offenbar auch da das nasse Element, welches die Auskeimung der Samen verursacht, während Trockenheit die Auskeimung unmöglich macht. Wenn man will, darf man Echinodorus ranunculoides der Gruppe der „viviparen" Pflanzen zuzählen. Ähnliches werden wir weiter unten für Damasonium stellatum noch kennen lernen.

Was das Verhalten der Sämlinge unter verschiedenartigen Standortsbedingungen anlangt, so darf gesagt werden, daß die Sämlinge im kleinen das biologische Verhalten älterer Individuen rekapitulieren und gleich diesen den verschiedensten Standortsbedingungen angepaßte Standortsformen bilden.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung erfahren die Sämlinge in ganz seichtem, etwa 6—8 cm tiefem Wasser, woselbst eine kleine forma typica entsteht; während beim Landleben sowohl als auch beim Aufenthalt in tieferem Wasser eine Hemmung sich einstellt, welche zur Entstehung der f. terrestris resp. zu derjenigen der f. zosterifolius führt.

a) Verhalten in 6—8 cm tiefem Wasser.

Diese Wassertiefe bildet das Optimum für die Gesamtentwicklung der Sämlinge überhaupt. Und es führt dieser Standort zur Bildung kleiner Exemplare der forma typicus.

Auf den drehrunden und pfriemlichen Kotyledon folgen zunächst lineale kurze, submerse Blättchen und auf diese je 5—7 aufrechte gestielte Lanzettblätter, die 10—16 cm lang werden und deren Luftspreite 2,5—3,5 cm lang und 3—5 mm breit wird. Blütenstände entwickeln sich nie mehr wie 1—2, die stets aufrecht sind und 15—20 cm hoch werden. Jeder Blütenstand er-

zeugt je ein bis zwei 4—7 strahlige Dolden, deren Blüten allseitig abstehen. Eine Verzweigung des Rhizoms habe ich an meinen Exemplaren nicht beobachtet.

b) Verhalten auf dem Lande.

Beim Aufenthalt auf dem Lande erfahren die Sämlinge eine alle Teile betreffende Hemmung. Sie zeichnen sich im allgemeinen vor den Seichtwassersämlingen aus 1) durch reichlichere Blattbildung, 2) durch kürzer gestielte Blätter, 3) durch reichlichere Blütenbildung und 4) durch horizontal oder schräg aufsteigende Blütenstände mit einseitswendigen Dolden. Gar nicht selten jedoch ist der Hemmungsprozeß ein derartiger, daß Zwergformen gebildet werden, deren Blätter und Blütenstände auf das äußerste reduziert sind.

Die Samen von Echinodorus ranunculoides erzeugen bei der Auskeimung auf dem Lande zunächst einige steife lineale Primärblättchen, die nur wenige Centimeter lang sind. Auf sie folgen später gestielte Lanzettblätter. Letztere werden 5—6,5 cm lang. Der Blattstiel ist so lang oder etwas länger als die Blattspreite, die 2—3 cm lang und 2,5—4 mm breit wird. Das Rhizom kann sich schon während der ersten Vegetationsperiode verzweigen und mehrere Seitenäste treiben. Blütenstände können 2—10 gebildet werden, zumeist jedoch nur 2—5. Ihre Länge beträgt 7—10 cm. Die Blütenstände sind, ähnlich wie bei der oben geschilderten Landform älterer Rhizome, mehr oder minder hingestreckt. Zumeist tragen sie eine, seltener 2 Blütendolden, die 4—8(12) strahlig sein können; ihre Blütenstiele sind 2,5—5,5 cm lang und mehr oder minder aufrecht und einseitswendig.

Die Landsämlinge können, sofern sie sehr kräftig sind, der oben geschilderten Landform älterer Individuen mitunter sehr nahe kommen.

Recht häufig sind Hungerformen (Tafel II, Fig. 15 a—c); solche habe ich zum Teil durch Aussaat gewonnen und zum Teil haben sie sich spontan in den Kulturtöpfen angesiedelt. Jedes Exemplar bildete 3—5 (7) Laubblätter, die lineal-lanzettlich waren, 1,5—3 cm lang und 1,5—3 mm breit wurden. Blütenstände werden 1 (selten 2) erzeugt von 2,7—5 cm Höhe und aufrechter Stellung. Sie erheben aus ihren unscheinbaren Hüllen 1—2 ebenfalls senkrecht stehende, große Blüten. Sämtliche Blüten setzten

Früchte an. Ich nenne diese höchst ausgezeichnete Form Echinodorus ranunculoides forma pumilus.

An schattenreicher Stelle erwachsene Individuen der f. pumilus, die sich spontan zahlreich zwischen anderen Pflanzen im botanischen Garten angesiedelt hatten (am 25. Juli 1904), zeichneten sich durch größere Blätter und höhere Blütenstände aus. Die 3—4 vorhandenen Laubblätter waren 6–8,5 cm lang und ihre Spreite war 22—30 mm lang und 3—5 mm breit. Die 1—2 vorhandenen Blütenstände sind 7—11,5 cm lang und meist einblütig, seltener zweiblütig.

Schließlich sei noch bemerkt, daß eben besagte pumilus-Form sich auch in der freien Natur bildet. Ich habe 2 solcher Individuen getrocknet gesehen von Hüls in der Rheinprovinz (Herbarium Ascherson).

c) Verhalten in 80 cm tiefem Wasser.

In 80 cm tiefem Wasser kultivierte Keimlinge lassen auf ihren pfriemlichen Kotyledon, der 12—24 mm lang und 0,2—0,3 mm breit ist, zunächst einige wenige lineale Primärblätter folgen, die nur wenige Centimeter lang sind. Alle späteren Blätter sind ebenfalls lineal, aber größer und breiter. Keimlingspflanzen, die von Mitte Juni bis 7. August 1903 erzogen waren, erzeugten pro Exemplar je 10—13 Bandblätter, die 10—13,5 cm (an kleinen Individuen 5—6,5 cm) lang und 3—5 mm breit waren. Im übrigen zeigten jedoch die Wasserformen, die auch als f. zosterifolius bezeichnet werden müssen, genau die gleichen Eigenschaften, welche schon oben für diese Form angegeben wurden.

Mitunter wird sogar von Sämlingen in 80 cm tiefem Wasser der Versuch zur Schwimmblattbildung gemacht. Eine größere Anzahl sehr stattlicher Sämlinge hatte sich bis Anfang Juli 1904 spontan angesiedelt auf verschiedenen Töpfen in 80 cm tiefem Wasser. Mehrere Individuen erzeugten je 1—3 „Schwimmblätter", die senkrecht standen, 25—51 cm lang und versehen waren mit einer schmal-lanzettlichen Spreite von 4,5—5 cm Länge und 2,5 mm Breite. Bis Anfang Oktober waren jedoch diese Pflanzen längst zur Bildung von Bandblättern wieder zurückgekehrt.

Hinsichtlich der Überwinterung gilt für Echinodorus ranunculoides genau das gleiche, was unten für die var. repens angegeben ist.

VI. Umbildungsversuche.

Die mit Echinodorus ranunculoides angestellten Umbildungsversuche verschiedener Standortsformen führen im wesentlichen zu ganz ähnlichen Resultaten wie die, welche mit den Formen von Alisma graminifolium angestellt wurden.

Als gestaltbildende Faktoren kommen in Betracht 1. die jeweils angewendete Wassertiefe, 2. das jeweils von der Pflanze gespeicherte Reservematerial, während sonstige Faktoren, wie Belichtungsdifferenzen, erst in dritter Linie genannt werden können.

Versuch 1 a

wurde angestellt mit drei Landindividuen, die je 7—14 Blätter trugen, welche 6—10 cm lang waren und eine 1,8—4 cm lange und 2—10 mm breite Lamina hatten. Außerdem sind je 1—2 unentwickelte Blütenstände pro Exemplar vorhanden und einige isolierte Blüten.

Die Kultur wurde in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 25. Juni bis 19. Juli 1904. In dieser Zeit bildete jedes Individuum je einige Übergangsblätter von 15—25 cm Länge mit schmal-lanzettlicher Spreite, auf welche 2 typische Bandblätter folgten von 6 cm resp. 10 cm Länge. Die Temperatur bei 80 cm Wassertiefe betrug 18—22 ° R und die mittlere Temperatur betrug 20 ° R.

Versuch 1 b

Das Versuchsmaterial ist das gleiche wie in 1 a. Die Kultur, die ebenfalls 3 Individuen enthielt, wurde in 20 cm tiefem Wasser gehalten; ebenfalls vom 25. Juni bis 19. Juli 1904. In dieser Zeit sind die Individuen in die forma natans übergegangen. Die neugebildeten Schwimmblätter sind 23—28 cm lang. Die Temperatur bei 20 cm Wassertiefe betrug 20,5—22,7 ° R und die mittlere Temperatur betrug 21,5 ° R.

Versuch 2 a

wurde angestellt mit 4 Landindividuen des Echinodorus ranunculoides. Jedes Individuum trägt je 5—15 Laubblätter, die 5,5—7,5 cm lang sind. Außerdem sind pro Exemplar 1—3 Blütenstände vorhanden, die 5—10 cm hoch sind, zum Teil offene Blüten und zum Teil Früchte tragen.

Die Kultur wurde in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 25. Juli bis 2. August 1904. In dieser Zeit bildete jedes Exemplar einige Übergangsblätter und außerdem je 3—5 lineale Wasserblätter, die 5—8 cm lang und 2—3 mm breit sind. Die Temperatur bei besagter Tiefe betrug 18,4—21,6 ° R und die mittlere Temperatur 20,1 ° R.

Versuch 2 b.

Das Ausgangsmaterial ist das gleiche wie in Versuch 2 a. Die Kultur, welche 5 Individuen enthielt, wurde in 8 cm tiefem Wasser gehalten vom 20. Juli bis 2. August 1904. Zunächst trat die Bildung

submers bleibender Übergangsblätter ein, auf welche je 1—4 Bandblätter folgten, die 4—7 cm lang und 1,5—1,8 mm breit sind. Die Temperatur bei 8 cm Wassertiefe betrug 19,5—22,5 °R. und die mittlere Temperatur betrug 20,9 °R.

Versuch 3

wurde angestellt mit 4 Individuen, die vom Frühling 1902 bis 10. Juni 1903 als Landpflanzen gehalten wurden. Ihre Lanzettblätter sind 4—7 cm lang. Zwei Exemplare haben schon Blütenstandsanlagen, die einige Centimeter lang sind, die 2 anderen dagegen lassen mit bloßem Auge wenigstens nichts von Blütenständen erkennen.

Die Kultur wurde vom 10. Juni bis 10. Juli 1903 in 40 cm tiefem Wasser gehalten. In dieser Zeit bildeten 2 Exemplare (mit den Blütenstandsanlagen) je 2 „Schwimmblätter"; auf diese folgten je 2—3 submerse Übergangsblätter mit einer zarten, 0,8—3 cm langen und 2—2,5 mm breiten Lamina, und nur das letzte Blatt ist ein typisches Bandblatt. Die 2 anderen Exemplare (ohne Blütenstandsanlagen) dagegen bildeten je ein zartes Übergangsblatt, auf welches je 4—7 submerse typische Bandblätter folgten, deren Länge 10—14,5 cm und deren Breite 2,5—3 mm betrug.

Versuch 4.

Zur Verwendung kamen 5 Seichtwassersämlinge, wie ich sie oben geschildert habe[1]). Sie trugen 8—12 Laubblätter von 7—9 cm Länge, und drei von ihnen hatten einen isolierten armseligen Fruchtstand, der 10—12 cm hoch war. Die 2 anderen Exemplare waren steril. Die Kultur wurde in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 10. Juni bis 4. Juli 1903. Die 3 erstgenannten Exemplare hatten zunächst je 1—2 „Schwimmblätter" von 18—35 cm Länge gebildet, deren Spreite 2—3,5 cm lang und 2—3 mm breit ist; sodann je ein zartes Übergangsblatt und endlich 1—2 Bandblätter von 8—14 cm Länge und 1,5—2 mm Breite. — Die zwei anderen Exemplare (ohne sichtbare Blütenstandsanlagen) erzeugten sofort 1—2 kurze zarte Übergangsblätter, auf welche 3—4 Bandblätter von 11—15 cm Länge und 2,5—3,2 mm Breite folgten.

Fassen wir die mit Echinodorus ranunculoides angestellten Umbildungsversuche nochmals kurz zusammen.

Die Landform resp. Seichtwasserform läßt sich durch Veränderung des Standortes überführen entweder in die submerse Bandblattform oder in die Schwimmform.

A. Eine Umbilduug der Landform in die Schwimmform (resp. Seichtwasserform mit „Luftblättern") tritt ein, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind:

---

1) Die Pflanzen mußten umgesetzt werden und wurden mit faustgroßen Erdballen ausgehoben.

1. muß die angewendete Wassertiefe innerhalb der Grenze der Streckungsfähigkeit von Schwimmblatt- und „Luftblattstielen“ gelegen sein;

2. muß die Pflanze das zum Aufbau dieser Blätter nötige Quantum an Reservestoffen besitzen, auf welchem Stadium die Pflanze kurz vor der Blütenbildung angelangt ist. Beide Bedingungen sind erfüllt in Versuch 1 b.

B. Eine Umbildung der Landform resp. Seichtwasserform in die Bandblattform tritt dann ein, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt ist:

1. wenn die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter oder „Luftblätter“ übersteigt, einerlei, ob viel oder wenig Reservematerial in der Pflanze vorhanden ist. Die Wassertiefe von 40—80 cm übersteigt die Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern und „Luftblättern“. Deshalb tritt in Versuch 1 a, 2 a, 3 und 4 die Rückkehr zum Wasserblatt ein. Einen besonderen Einfluß auf die Umbildung kann dabei das der Pflanze zur Verfügung stehende Reservematerial noch ausüben. Ist wenig Reservematerial vorhanden, so wird die Umbildung beschleunigt, ist viel vorhanden, so wird sie verzögert. Vergleichen wir die Versuche 2 a und 1 a miteinander, die beide in 80 cm tiefem Wasser vorgenommen wurden. In 2 a besitzen die Pflanzen wenig Reservematerial; es werden nach 8 Tagen von einem Individuum je 3—5 Wasserblätter gebildet; in 1 a dagegen besitzen die Pflanzen viel Reservematerial; es werden von einem Individuum erst nach 24 Tagen je 2 Wasserblätter gebildet. Ähnliche Differenzen ersehen wir aber auch aus dem Resultat der Versuche 3 und 4. Die noch gänzlich sterilen Individuen kehren in derselben Wassertiefe und in derselben Zeit leichter und schneller zur Bandblattform zurück als solche, welche eben im Begriff stehen, in das Stadium der Blütenbildung einzutreten. Die ersteren verfügen über ein kleines Quantum von Reservematerial, die letzteren über ein großes.

2. Tritt beim Versenken unter das Wasser eine Umbildung der Land- oder Seichtwasserform in die Bandblattform dann stets ein, wenn das der Pflanze zur Verfügung stehende Quantum an Reservestoffen sehr gering ist, einerlei ob die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit von Schwimmblatt- und „Luftblattstielen“ übersteigt oder nicht. Die Menge von Reservematerial

ist am geringsten entweder ganz am Anfang oder ganz am Ende der Vegetation.

Letzteres gilt für Versuch 2b. Die zum Versuch verwendeten Pflanzen hatten den größten Teil ihres Baumaterials zur Herstellung von Blüten und Früchten verwendet. Es tritt daher schon nach 12 Tagen bei nur 8 cm tiefem Wasser eine Rückkehr zum Bandblattstadium ein.

Von sonstigen gestaltbildenden Faktoren dürften für obige Umbildungsversuche zunächst Belichtungsdifferenzen in Betracht kommen, wie sie ja bei verschiedenartiger Wassertiefe zur Geltung kommen müssen. Für Echinodorus ranunculoides wird ja hinsichtlich des Lichtbedürfnisses genau das gleiche wie für die anderen Alismaceen gelten, indem die Bandblätter bei mäßiger und die Spreitenblätter bei intensiver Lichtzufuhr die besten Existenzbedingungen vorfinden, und ganz entsprechend der jeweiligen Lichtzufuhr wird bald diese, bald jene Blattform in der Entwicklung bevorzugt sein.

Keine Rolle spielten jedoch die Temperaturverhältnisse bei obigen Umbildungsversuchen. Wenn wir die oben gemachten Temperaturmessungen miteinander vergleichen, so zeigt sich, daß die bei verschiedener Wassertiefe angestellten Versuche nur geringen Temperaturdifferenzen ausgesetzt waren. Die mittlere Temperatur der Versuche 1a und 1b weist eine Differenz von 1,5° R auf, und die mittlere Temperatur der Versuche von 2a und 2b weist eine Differenz von 0,8° R auf. Diese Temperaturunterschiede sind aber offenbar viel zu gering, als daß man ihnen einen bedeutenden Einfluß bei obigen Versuchen zuschreiben könnte.

Wenn somit die Temperatur bei diesen Versuchen keine Rolle spielte, so wird deren Einfluß unter anderen Umständen natürlich keineswegs in Abrede gestellt.

Echinodorus ranunculoides var. repens (Lam.)[1].

I. Allgemeines.

Echinodorus ranunculoides var. repens zeichnet sich dem Typus gegenüber dadurch aus, daß die Blütenstände ganz den

1) Was die Nomenklatur dieser Pflanze anlangt, sowie ältere vorliegende Abbildungen, so möchte ich den Leser verweisen auf Buchenau (l. c., I, p. 27).

Charakter von Ausläufern annehmen und sich auch biologisch genau wie echte Ausläufer verhalten. Die Blütenstände von Echinodorus repens lagern sich horizontal, bilden zwischen den Blütenstielen regelmäßig Laubsprosse und erzeugen an dem betreffendenden Stengelknoten Adventivwurzeln, mit denen sich der Ausläufer am Boden verankert.

Ich habe schon oben (p. 77) darauf hingewiesen, daß die Laubsproßlildung innerhalb der Blütenstände dadurch zustande kommt, daß in der Achsel eines der drei Hochblätter an Stelle einer Einzelblüte oder eines Blütenzweiges ein Laubsproß sich bildet.

Echinodorus repens ist sicherlich durch Umbildung aus dem Typus hervorgegangen. Auf dem Wege der Kultur ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, die Varietät in den Typus überzuführen (vgl. p. 106). Dagegen kommen, wenn auch höchst selten, Übergänge zwischen dem Typus und der Varietät vor. Unter den zahlreichen Landformen von Echinodorus ranunculoides, die ich schon jahrelang in Kultur halte, habe ich, allerdings nur ein einziges Mal, einen alten Fruchtstand im November angetroffen, der zwischen den Fruchtstielen der untersten Dolde einen kleinen Laubsproß mit wenigen, 1—1,5 cm langen und linealen Blättchen hervorgebracht hatte. Und genau das gleiche beobachtete ich im März 1904 an einem ähnlichen alten Fruchtstand der im Treibhaus gehaltenen Landpflanze der Gärtnerei von H. Henkel in Darmstadt. Wie freilich in diesem Fall die Sproßbildung in der Blütenstandsregion entwicklungsgeschichtlich verlief, vermag ich nicht anzugeben. Außerdem aber fand ich in dem Herbar Barbey-Boissier[1]) einige getrocknete Exemplare vor, die eine unverkennbare Mittelstellung zwischen dem Typus und seiner Varietät vorstellen. Sie besitzen je 5—7 „Luftblätter", die 31—39 cm lang sind und eine 4—6,5 cm lange und 5—8,5 mm breite Lamina besitzen. Zudem trägt jedes Exemplar je 2 Blütenstände, die 31—39 cm lang sind, straff aufrechte Haltung haben, 2—4 Dolden tragen, die wiederum 2—4strahlig sind. Zwischen den Strahlen der untersten Dolde ist ein kleiner Laubsproß sichtbar, der nur wenige Lanzettblättchen trägt, welche 15—40 mm

1) Die Herbaretikette lautet: Wellwitsch, Iter lusitanicum, Continuatio 1851; 331. Alisma ranunculoides L. In stagnis Transtaz pr. Cerina, Junio.

lang und 2,5—6 mm breit sind. Wenn es zunächst auch noch weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muß, unter welchen Bedingungen solche Sproßbildungen bei Echinodorus ranunculoides innerhalb der Blütenstandsregion sich bilden, so ist doch die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß hauptsächlich die Wärme und eine feuchte, dunstgesättigte Atmosphäre als Ursache anzusehen sind. Dafür spricht auch schon die geographische Verbreitung des Echinodorus repens, der in dem warmen Südeuropa im allgemeinen häufiger auftritt als im Norden.

Echinodorus repens ist eine viel feinere und zartere Pflanze als der Typus. Sie findet im Gegensatz zu diesem das Optimum für die Gesamtentwicklung entweder beim Aufenthalt auf dem Lande oder nur in wenige Zentimeter tiefem Wasser, was deshalb leicht verständlich ist, weil die Blüten, die sich nur in der Luft entfalten können, ganz auf wurzelnde Ausläufer beschränkt sind.

Wird das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze nach unten zu überschritten, so findet eine allmähliche Unterdrückung der Blütenbildung statt, und die Spreitenblätter bekommen längere Stiele, während gleichzeitig die Bandblattregion mehr und mehr dominiert. Von einer ganz bestimmten Wassertiefe an, welche die Streckungsfähigkeit von Spreitenblättern und Blütenstielen überschreitet, bleibt die Pflanze auch den ganzen Sommer über auf dem Bandblattstadium stehen, und ist dann in das Optimum für die Bandblattentwicklung eingetreten, das also wesentlich tiefer liegt als dasjenige für die Gesamtentwicklung der Pflanze. Wird das Optimum für die Bandblattentwicklung nach unten zu überschritten, so macht sich ein neuer Hemmungsprozeß geltend; die Bandblätter werden allmählich kleiner, bis schließlich in 4 m tiefem Wasser die Pflanze nur noch in sehr kümmerlicher Form und nur für beschränkte Zeit ihre Existenz zu führen vermag.

Es lassen sich folgende drei Standortsformen im allgemeinen auseinanderhalten:

a) Landform: E. r. var. repens forma terrestris Glück.
b) Schwimmform: E. r. var. repens forma natans Glück.
c) Submerse Bandblattform: E. r. var. repens forma graminifolius Glück[1]).

[1]) Die Bezeichnung E. zosterifolius kann für diese Form nicht in Anwendung kommen. Dieselbe ist sicherlich nur für die Wasserform des typischen E. ranunculoides gebraucht werden. Und selbst wenn die f. graminifolius der var. repens mit eingeschlossen wäre, so würde es sich doch nur um einen Kollektivbegriff handeln.

„Luftblätter“ kommen bei Echinodorus repens wohl auch vor, sofern die Pflanze in ganz geringer Wassertiefe wächst, aber es treten die „Luftblätter“ im Vergleich zu den daneben stets vorhandenen Schwimmblättern gänzlich in den Hintergrund, weshalb man auch von einer Seichtwasserform im eigentlichen Sinne des Wortes nicht reden kann.

Die von Ascherson[1]) für Echinodorus ranunculoides var. repens gegebene Diagnose: „Seitenstengel niederliegend, an den Knoten wurzelnd, mit den Grundblättern ähnlichen, in ihren Achseln Blüten tragenden Laubblättern“, bezieht sich zunächst nur auf die Landform des Echinodorus repens, weshalb es nötig ist die eben besagten Standortsformen genau auseinanderzuhalten.

Das unterirdische Rhizom von Echinodorus repens kann sich wohl auch durch seitliche Aussprossungen verzweigen; ich habe jedoch nie die schönen kandelaberartig verzweigten Rhizome wie beim Typus vorgefunden; auch ist das Rhizom, wie überhaupt die ganze Pflanze, viel zarter und kleiner wie beim Typus. Die großten Rhizome waren länglich-zylindrisch, nach Entfernung der Wurzeln etwa 17 mm lang und 4 mm breit.

E. repens ist viel seltener als der Typus; ich habe die Pflanze bisher überhaupt nur von einer einzigen natürlichen Lokalität bei der „Slagmolen“ unfern von Genk in der Limburger Campine Belgiens vorgefunden. Daselbst findet sie sich am Rande von Teichen gern in Gesellschaft von Litorella lacustris.

II. Landformen.

Echinodorus ranunculoides var. repens forma terrestris Glück.

Ähnlich wie der Typus bildet auch die var. repens ein dem Sommer zukommendes Stadium, das sich durch gestielte Spreitenblätter und Blütenstände auszeichnet und ein dem Herbst und Frühling zukommendes Primärblattstadium, das die Vegetation eröffnet und auch wieder beschließt. Betrachten wir zunächst das erstere.

1) Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg 1864, Bd. I, p. 651 und Ascherson u. Gräbner, Synopsis l. c., Bd. I, p. 391.

1. Das Stadium der mit Stiel und Spreite versehenen Luftblätter.

(Tafel II, Fig. 16.)

Ganz entsprechend den jeweiligen Standortsverhältnissen kann die Landform einige Variationen aufweisen. Ich habe im Garten zwei etwas verschiedene Landformen gezüchtet. Eine größere, die zwischen allerlei Gräsern, Binsen u. a. wuchs, also etwas abgeschwächte Lichtzufuhr hatte, und eine kleinere, die auf nackter Erde bei allseitiger und direkter Sonnenbelichtung wuchs. Betrachten wir zunächst die erstere.

Etwa Mitte bis Ende Juli erreichte die Pflanze den Höhepunkt ihrer Entwicklung (Tafel II, Fig. 16). Jede Mutterachse bildet je 7—15 Laubblätter. Sie besitzen eine Gesamtlänge von 5—12 (meist 6—8) cm. Die Blattspreite ist stets kürzer als der zugehörige Stiel und schmal-lanzettlich, oben und unten gleichmäßig zugespitzt. Sie wird 2—4,5 cm lang und 4—7 mm breit und zeigt nur eine ganz schwache Dorsiventralität; auf der Unterseite tritt die Blattmittelrippe nur schwach hervor und beiderseits von ihr verläuft je ein zarter paralleler Seitennerv. Die Spreite ist grün mit einem Stich ins Graue. Die Unterseite ist nur entfernt heller wie die Oberseite. Beide Blattseiten sind nur mäßig gut benetzbar.

Der Blattstiel wird 1½ bis 2 mal so lang als die Spreite und wird in der Mitte 1—1,5 mm dick. Der Stielquerschnitt ist ungefähr halbkreisförmig. Die Oberseite ist flach, oder seltener mit zwei ganz seichten Furchen versehen. Der Stiel ist häufig fein gerillt, so besonders auf seiner Unterseite, und nach der Basis zu zeigt er häufig eine fein rötliche Streifung.

Während bei Echinodorus ranunculoides f. terrestris die Blütenstände nur das Aussehen von Ausläufern angenommen hatten, werden bei E. repens die Blütenstände durch typische Ausläufer ersetzt, welche auch die einzigen Tragorgane der Blüten repräsentieren. Jedes Rhizom erzeugt 3—6 (zumeist 4) Ausläufer, welche — einschließlich der Blütenstiele selbst — eine Gesamtlänge von 10—40 (meist 12—25) cm erreichen. An jedem Ausläufer stehen je 1—4 Blütendolden, welche ebensoviele Stengelinternodien begrenzen. Dieselben werden 3—22 cm lang und 1—1,5 mm dick. Das unterste, dem Rhizom zunächst stehende Internodium übertrifft die anderen allemal um das 2—3 fache an

Länge. Jede Dolde erzeugt je 1—7 (meist 3—5) langstielige Blüten, an deren gemeinschaftlicher Basis aus dem Stengelknoten früher oder später Adventivwurzeln hervorgehen. Schon sehr frühzeitig beginnt innerhalb der Blütendolde die Entwicklung von Laubblättern, deren Bildung meist mit einigen sehr kleinen Blättchen beginnt, die oft nur 10 mm lang und 1 mm breit sind. Später werden diese Blättchen größer und bilden gleichzeitig eine immer deutlicher werdende lanzettliche Spreite aus. Ihre Zahl kann während der Blütezeit bis zu 6 und mehr betragen. Im allgemeinen entwickeln sie sich um so rascher, je früher der betr. Stengelknoten sich festwurzelt. Ihre Länge beträgt 1—4 cm, während ihre schmal-lanzettliche Spreite 7—13 mm lang und 1—3 mm breit wird. Diese halb vegetativen Blütenstände gehen nach Abschluß der Fruktifikationszeit allmählich in ganz vegetative Laubsprosse über, die sich dann von ihren ursprünglichen Mutterachsen nur durch ihre geringe Größe unterscheiden und sich von diesen später loslösen können, um als selbständige Individuen weiter zu leben.

Während die eben geschilderten Landformen an schwachbeschatteter Lokalität wuchsen, sind solche Landformen, die auf nackter Erde kultiviert wurden und den ganzen Tag der vollen Belichtung ausgesetzt sind, von den eben besagten etwas verschieden.

Sie sind vor allen Dingen gedrungener und derber und in allen Teilen mehr oder minder stark reduziert, abgesehen von den Blüten und Früchten selbst. Außerdem aber zeichnen sie sich noch durch reichlichere Blatt- und Blütenbildung aus. Die Hauptachse erzeugt bis zu 21 Laubblätter, die schön rosettenartig ausgebreitet sind. Letztere werden 2,5—4,5 cm lang und ihre Lamina wird 13—23 mm lang und 2,5—3,5 mm breit, während die obige Form weniger und größere Laubblätter erzeugte. Eine Mutterachse bildet je 5—8 Ausläufer, die aber kurz bleiben und 4—11 cm lang werden (inkl. der Blütenstiele). Jeder Ausläufer trägt wieder je 1—3 Blütendolden, die 3—6strahlig sind. Und die innerhalb der Blütendolden befindlichen Laubsprosse trugen schon während der Blütezeit je 5—10 Laubblättchen von 7—20 mm Länge, deren Lamina 5—12 mm lang und 1,5—4 mm breit war.

2. Das Stadium der linealen Primärblätter.

oder das Winterstadium der Landpflanze von E. repens entsteht im September aus dem Sommerstadium durch allmähliche Umbildung. Die neu sich bildenden Blätter werden immer kürzer und ihre Spreite immer schmäler, bis Anfang November die Pflanze dann völlig auf dem Primärblattstadium angelangt ist. Die Hauptsprosse sowohl als auch die Tochtersprosse, die durch Umbildung aus Blütendolden hervorgegangen sind, bestehen jetzt aus kleinen Rosetten von kurzen, linealen und oft zurückgebogenen Blättchen. Die Hauptsprosse erzeugen 6—10 solcher Blättchen, während bei den Tochtersprossen ihre Zahl im Durchschnitt eine geringere ist.

Die linealen Blätter der Hauptachse werden 2,5—5,5 cm lang und 2—2,5 mm breit, während die der kleinen Tochtersprosse 1,2—2,5 cm lang und 1,5—2 mm breit werden. Die linealen Luftblätter sind starr, fest, dicklich; sie sind dunkelgrün und unten nur wenig heller wie oben, lassen aber sonst keine Dorsiventralität erkennen und sind beiderseits nur mäßig gut benetzbar.

Die linealen Primärblätter der Landpflanze sind den untergetauchten Wasserblättern von E. repens morphologisch gleichwertig, und es unterscheiden sich beide voneinander in ganz ähnlicher Weise, wie ich das oben für die äquivalenten Luft- und Wasserblätter von E. ranunculoides schon angegeben habe. Die Primärblattform von E. repens eröffnet im Frühling die Vegetation aufs neue, und es geht aus ihr durch allmähliche Umbildung, indem einige Übergangsblätter gebildet werden, wiederum die Sommerform mit Lanzettblättern hervor.

Unter exotischen Arten finde ich in Harbarien den Echinodorus radicans Engelm. (Nordamerika), den E. intermedius Grsbch. (Brasilien) und den E. macrophyllus Micheli vor, die sich in biologischer Hinsicht an E. ranunculoides var. repens anschließen dürften. Bei E. radicans habe ich Ausläufer gesehen bis 180 cm Länge, die zahlreiche, einseitswendige Blütendolden trugen, zwischen denen schon die Bildung kleiner Laubblätter stattgefunden hatte. Neben diesen Ausläufern sah ich aber auch gewöhnliche aufrechte Blütenstände mit allseitig abstehenden Doldenstrahlen. Ich konnte mit Hilfe des vorliegenden Herbarmaterials nicht entscheiden, ob diese Blütenstände einer nach-

träglichen Verlaubung fähig sind oder ob sie und die Ausläufer als solche von vornherein sich ausbilden. Bei E. intermedius dagegen scheint ganz normalerweise jeder Blütenstand durch Umsinken sich später in einen verlaubenden Ausläufer umzuwandeln; wenigstens habe ich bei dieser Art nur solche Blütendolden gesehen, die einseitswendig waren und kleine Laubblättchen zwischen den Blütenstielen trugen. E. intermedius dürfte sich somit ganz genau ebenso wie E. ranunculoides var. repens verhalten. Bei E. macrophyllus Micheli endlich habe ich nur fragmentäre Exemplare gesehen, bei denen ebenfalls zwischen den Strahlen der Blütendolde Laubblätter hervorkamen.

Nicht unerwähnt mag schließlich Echinodorus (Alisma) alpestris (Cosson) bleiben. Die in den verschiedenen Herbarien sich vorfindenden Exemplare sind sicherlich nur Landformen, die sich den Landformen von E. repens anschließen. Die Pflanze ist in allen Teilen kleiner und zarter. Die Carpelle sind in geringerer Anzahl vorhanden und die Teilfrüchtchen sind 4rippig. Da die Pflanze in dem gebirgigen Gebiete von Asturien zu Hause ist, so verhält sie sich zu dem E. repens des Tieflandes ebenso wie zahlreiche sonstige Tieflandarten zu nahe stehenden alpinen Arten.

III. Schwimmblattformen.

Echinodorus ranunculoides var. repens forma natans Glück.

(Tafel III, Fig. 17.)

Die Schwimmformen unterscheiden sich von den Landformen hauptsächlich:

1. durch stark verlängerte Spreitenblätter, deren Stiele schlaff sind und deren Lamina schwimmt. Die Schwimmblätter können 2 – 6mal so lang werden als die äquivalenten Luftblätter;
2. durch stark verlängerte Ausläufer, die an ihren Stengelknoten entweder Schwimmblätter oder Wasserblätter tragen. Die Ausläufer der Schmimmformen werden im Durchschnitt $2—2^1/_2$ mal so lang wie diejenigen der Landform;
3. durch stark zurückgedrängte oder gänzlich unterdrückte Blütenbildung.

Die Schwimmformen habe ich bis jetzt nur auf dem Wege der Kultur kennen gelernt. Doch werden sie sich sicherlich auch in der freien Natur bilden, sofern die erforderlichen Existenzbedingungen gegeben sind. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe kann man eine Schwimmform des seichteren und eine solche des tieferen Wassers unterscheiden.

a) Verhalten in 7—10 cm tiefem Wasser.

Mehrere Landkulturen des E. repens, welche noch nicht geblüht hatten, wurden vom 21. Juni bis 26. August 1902 in 7—10 cm tiefem Wasser kultiviert. Innerhalb dieser Zeit war die Landpflanze in eine typische Schwimmpflanze übergeführt worden.

Die Hauptachsen hatten ihre ursprünglichen Luftblätter längst verloren, und es waren an ihre Stelle typische Schwimmblätter getreten; nur ganz vereinzelt kam da und dort ein „Luftblatt" zum Vorschein, das mit seiner Spreite den Wasserspiegel überragte.

Habituell sehen die Schwimmblätter den Luftblättern der Landpflanze ähnlich, unterscheiden sich aber von ihnen durch einen verhältnismäßig längeren Blattstiel und eine durchschnittlich kleinere Blattspreite. Die Schwimmblätter werden 10—14 cm lang, ihr Stiel ist 3—5 mal so lang wie die lanzettliche oder länglich lanzettliche Spreite, welche 20—28 mm lang und 3—6 mm breit wird. Die Blattfläche ist oben stets dunkler wie unten; und zudem oben nur schlecht und unten besser benetzbar.

Ausläufer erzeugte jede Hauptachse je 3—5. Sie sind durch bedeutende Länge vor denen der Landform ausgezeichnet. Sie werden 15—46 cm lang, während die von den Ausläuferknoten begrenzten Internodien 15—25 cm lang und 1—1,5 mm dick werden. Während bei der Landpflanze an den Ausläuferknoten halb vegetative Blütendolden stehen, wird bei der Schwimmpflanze die Blütenbildung fast gänzlich unterdrückt zugunsten der Laubblattbildung. Ganz entsprechend der jeweiligen Lagerung, welche der Ausläufer angenommen hat, ist die Ausbildung der besagten Ausläufersprosse eine verschiedene.

Die einen bleiben gänzlich untergetaucht, erzeugen 3—5 vorwiegend lineale Blätter, die an der Spitze oft spatelig verbreitert sind und 7—10,5 cm lang und 0,8—1,5 mm breit werden; es können von diesen Spossen auch 1—2 Blüten erzeugt werden die auf 7—9 cm langen Stielen sitzen und das Wasser eben noch

überragen. Eine zweite Sorte von Ausläufersprossen bildete Schwimmblätter von 8—14 cm Länge mit rudimentärer Spreite, die 10—15 mm lang und 2—2,5 mm breit wird. Eine dritte Sorte von Tochtersprossen war nicht wie die beiden vorhergehenden angewurzelt, sondern mit ihren Ausläuferinternodien an den Wasserspiegel emporgestiegen und ließen ihre Adventivwurzeln in das Wasser hinabhängen. Sie hatten kurze, nur 3—3.5 cm lange Schwimmblättchen gebildet mit kleiner rudimentärer Blattspreite. Auch diese Sprosse fand ich, gleich den vorhergehenden, nur steril vor. Von dem ebengeschilderten Verhalten der Ausläufer machten nur wenige eine Ausnahme. Sie erhoben sich schräg aufsteigend über den Wasserspiegel und trugen 2—3 aufrechte Blüten, neben welchen aber auch gleichgzeitig kleine, lanzettliche Bandblättchen aus der Hülle zum Vorschein kommen.

Bei eben besagter Kultur ging ich ursprünglich von der Absicht aus, die var. repens in den Typus von E. ranunculoides überzuführen. Zunächst lag ja der Gedanke sehr nahe, die halb fruktifikativen Ausläufer des E. repens würden sich im seichten Wasser in aufrechte Blütenstände mit allseitig abstehenden Blütenstielen umwandeln, wobei gleichzeitig die Verlaubung der Blütendolde unterbleibt. Der Versuch hat jedoch gezeigt, daß eine solche Umwandlung der Varietät nicht möglich ist, wenigstens nicht in ein und derselben Vegetationsperiode; wenn auch vielleicht eine solche Umwandlung durch jahrelang fortgesetzte Kulturen bei geringer Wassertiefe theoretisch denkbar ist.

Schließlich sei noch bemerkt, daß die von Beaudouin[1]) als Alisma ranunculoides var. elongata Beaudouin[1]) beschriebene Pflanze mit der var. repens völlig identisch ist. Es handelt sich sicherlich um eine Schwimmform des repens, worauf die spärliche Blütenbildung, die lanzettlich-linealen Laubblätter und die gestreckten Stengelglieder hindeuten.

b) Verhalten im 20—25 cm tiefem Wasser. (Tafel III, Fig. 17.)

Bei dieser Wassertiefe nimmt E. repens forma natans eine rein vegetative Ausbildung an. Die Schwimmblattbildung be-

1) Das mir vorliegende Exemplar befindet sich im Herbar Barbey-Boissier, und trägt als Etikette Alisma ranunculoides var. elongata Beaudouin. Alençon (Orne): etang des Rablais. (Soc. Bull. Assoc. Pyren. Echange plantes 1893, pag. 8).

schränkt sich auf die Hauptachsen, während die Seitenachsen nur lineale Wasserblätter erzeugen.

Die Hauptachse erzeugt bei dieser Wassertiefe durchschnittlich weniger Schwimmblätter als oben im seichteren Wasser. Die Gesamtlänge der Schwimmblätter beträgt 26—30 cm; der Blattstiel ist sehr zart und schlaff. Die Spreite ist schmal-lanzettlich und wird 2,5—4,5 cm lang und 2,5—4 mm breit. Die Blattoberseite ist dunkelgrün, glänzend und schlecht benetzbar; die Unterseite ist heller, mattgrün und mäßig gut benetzbar. — Ausläufer wurden von jeder Hauptachse je 1—2 gebildet; sie hatten eine Länge von 22—42 cm; während die Internodien 8—26 cm lang wurden. Jeder Ausläufer trug 1—3 Sprosse an den Stengelknoten, die je 3—7 lineale Wasserblätter aufwiesen; letztere wurden 6—14 cm lang und 1—1,5 mm breit.

IV. Submerse Bandblattformen.

Echinodorus ranunculoides var. repens forma graminifolius Glück.

(Tafel III, Fig. 18.)

Die submersen Bandblattformen von E. repens verhalten sich biologisch ganz ähnlich wie die des Typus.

Die forma graminifolius kann während des Winters bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen, sofern sie vom Wasser umspült bleibt; während des Sommers dagegen ist ihr Fortbestehen an eine solche Tiefe gebunden, welche die Streckungsfähigkeit der Spreitenblätter übersteigt. Das Optimum für die Bandblattentwicklung liegt beträchtlich tiefer, als dasjenige für die Gesamtentwicklung der Pflanze gelegen hat. Wird das Optimum der Bandblattbildung während des Sommers nach oben zu überschritten, so findet eine Reduktion der Bandblätter hinsichtlich ihrer Vegetationsdauer und Blattgröße statt zugunsten der Spreitenblatt- und Blütenbildung; wird das Optimum jedoch nach unten zu überschritten, so macht sich ein anderer Hemmungsprozeß geltend. Die Blattfläche wird allmählich verkleinert und die Ausläufer werden verkürzt. In 4 m tiefem Wasser ist bereits das Minimum für die Bandblattbildung überschritten; die Bandblattformen bleiben äußerst kümmerlich und ihre Vegetation erlischt nach verhältnismäßig kurzer Zeit.

Die forma graminifolius unterscheidet sich von der forma zosterifolius durch die stets vorhandenen Ausläufer; dagegen kann sie der Wasserform von Alisma natans unter Umständen zum Verwechseln ähnlich sein. Am leichtesten erkennt man dann die Pflanze — solange sie noch frisch ist — an ihrem durchdringenden wanzenartigen Geruch, der beim Zerreiben auch der kleinsten Teile sich schnell bemerkbar macht und der Echinodorus ranunculoides sowie seiner Varietät in keinem Stadium und bei keiner Form abgeht.

Ich halte die Wasserform von E. repens schon jahrelang im botanischen Garten Sommer und Winter hindurch in Kultur. Auch in der freien Natur habe ich schon die Pflanze beobachtet, wo sie vereinzelt zwischen untergetauchter Litorella lacustris wuchs, und zwar an dem einzigen mir bis jetzt bekannten Standort bei Genk in Belgien.

a) Kulturversuche in 8—10 cm tiefem Wasser.

Wasserformen, die im Spätherbst bis Ende Oktober durch Umbildung von Schwimmformen entstanden waren, zeigten folgendes. Jede Hauptachse bildete 14—18 untergetauchte Wasserblätter, die 6—9,5 cm lang und 1,5—2 mm breit sind; außerdem einen bis wenige Ausläufer, welche eine Gesamtlänge bis 45 cm erreichten und aus 2—5 Internodien von 8—15 cm Länge sich zusammensetzten. Die an den stets anwurzelnden Ausläuferknoten stehenden Sprosse tragen wenige lineale Wasserblätter von 3—7 cm Länge und 1—1,8 mm Breite. Aber auch bei noch geringerer Wassertiefe kann die Pflanze vom Herbst bis zum Frühling ihre Existenz behaupten, vorausgesetzt, daß sie nicht von Eis während des Winters eingeschlossen wird. Die Wasserblätter erreichen dann eben geringere Dimensionen. Im übrigen gilt jedoch das gleiche, was auch für die folgende Kultur b gesagt ist.

b) Kulturversuche in 40—70 cm tiefem Wasser

setze ich schon seit mehreren Jahren Sommer und Winter mit gleich günstigem Resultat fort. Schon bei 40 cm Tiefe bleibt die Pflanze während des Sommers auf dem Bandblattstadium stehen.

Die Hauptachse bildet etwa 8—12 lineale Wasserblätter, die sich von der Mitte nach oben ganz allmählich zuspitzen. Sie werden 6—10 (selten —14,5) cm lang und 2,5—4 (6) mm breit. Ein durch die Blattmitte gelegter Querschnitt ist schmal-elliptisch: die Oberseite ist ganz schwach und die Unterseite des Blattes etwas stärker konvex. Das Blatt läßt sonst keinen Unterschied zwischen oben und unten erkennen; es ist beidersetis freudig grün und beiderseits gut benetzbar.

Jede Hauptachse erzeugt je 1—5 Ausläufer. Sie erreichen eine Gesamtlänge von 20—38 cm und sind in 2—5 Internodien gegliedert,

die eben so viele Laubsprosse tragen. Die Internodien werden 4—10 (selten —17) cm lang und 0,8—1 mm dick; sie sind meist oberirdisch und hellgrün. Die an den Ausläuferknoten stehenden Sprosse tragen je 4—7 Blättchen, die sich durch geringere Größe von denen der Hauptachse unterscheiden. Sie werden 2—6 cm lang und 1—3 mm breit.

c) Kulturversuch in 225 cm tiefem Wasser.

Noch sterile Landpflanzeu von E. r. var. repens wurden vom 3. April bis 13. September 1900 in 225 cm tiefem Wasser im Alt-Rhein von Neuhofen kultiviert. Es fand eine zweimalige Kontrolle der Kultur statt; am 2. Juni und am 13. September; doch habe ich an beiden Terminen keinen wesentlichen Unterschied in der Kultur wahrnehmen können.

Die Pflanze ließ im Gegensatz zu der zuvor geschilderten, die bei geringerer Wassertiefe wuchs, eine starke Reduktion in allen Teilen erkennen. Die Blätter der Hauptachse waren nur 2—4 cm lang und 1,8—3,5 mm breit; auch waren sie rosettenartig ausgebreitet und zurückgebogen. Dementsprechend war auch die Ausläuferbildung eine nur kümmerliche; zum großen Teil schien mir dieselbe überhaupt unterdrückt worden zu sein. Und die wenigen vorhandenen Ausläufer waren nicht über 5 cm lang und hatten nur einen Blattsproß gebildet, deren Blätter ungefähr $^1/_2$- bis $^2/_3$ mal so groß waren wie die der Hauptachse.

d) Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser.

Versuch 1.

Als Versuchsmaterial wurden ganz ähnliche Landpflanzen der var. repens verwendet wie bei Versuch b. Dieselben wurden in 4 m tiefem Wasser im Alt-Rhein von Neuhofen vom 3. April bis 13. Juli 1900 gehalten.

Während die Pflanze in 225 cm tiefem Wasser immer noch weiter zu leben imstande war, zeigte sich, wie in 4 m tiefem Wasser ein allmähliches Hinsiechen stattfand. Die wenigen Individuen, die sich bis 13. Juli noch am Leben erhalten konnten, hatten winzige Blätter von 1,6—2,7 cm Länge und 1—2 mm Breite. Und zudem war das ganze Wurzelsystem dieser Exemplare im Absterben begriffen.

Versuch 2.

Der zweite Versuch wurde angestellt zwischen 12. Mai und 24. Juni 1903. Zur Verwendung kamen 5 Landformen älterer Rhizome, die noch auf dem Bandblattstadium sich befanden und somit einer leichten Umbildung fähig sein mußten. Die wenigen linealen Blättchen waren 2—3,5 cm lang und 1—2 mm breit. Es ergab die I. Kontrolle am 24. Juni 1903, daß sich sämtliche 5 Exemplare inzwischen in das Wasserblattstadium umgewandelt hatten. Jedes Individuum hatte je 5—6 Wasserblätter, die meist bogig gekrümmt waren. Ihre Länge betrug 3,5—5 (7) cm und ihre Breite 1,5—2 mm. Wobei eigens zu bemerken ist, daß

die zuletzt gebildeten Blätter schmäler und kürzer waren wie die zuerst gebildeten. Die Pflanzen ließen somit einen starken Rückgang in ihrer Vegetation erkennen. Die letzte, am 5. September 1903 vorgenommene Kontrolle ergab ein gänzlich negatives Resultat; es waren sämtliche Exemplare inzwischen der Vernichtung anheimgefallen.

Zwei weitere Kulturen von Echinodorus repens, die ebenfalls in 4 m tiefem Wasser angestellt worden waren, ergaben ein ganz ähnliches Resultat, wie die beiden schon erwähnten, weshalb ich auf dieselben nicht näher einzugehen brauche.

V. Keimlinge von Echinodorus ranunculoides var. repens (Lam.).

Hinsichtlich der Samen und Keimlinge gilt für E. repens das gleiche, was ich schon oben für den Typus gesagt habe. Eine direkte Auskeimung der Samen auf der Mutterpflanze habe ich jedoch bei E. repens bis jetzt noch nicht beobachtet. Auch bei E. repens rekapitulieren die Sämlinge das biologische Verhalten älterer Individuen und bilden entsprechend den jeweiligen Standortsbedingungen Landformen, Schwimmformen und untergetauchte Formen.

I. Landkeimlinge.

Landkeimlinge von E. repens habe ich zweimal durch Aussaat im botanischen Garten gewonnen. Die Auskeimung der Samen ließ ich stets unter Wasser vor sich gehen, sodann schob ich die Töpfe bis dicht unter den Wasserspiegel, so daß das Wasser langsam zurückging.

Es wurden zunächst noch einige lineale Luftblättchen gebildet von 12—16 mm Länge und 0,5—1 mm Breite. Kräftige Individuen können sich in ihrem Habitus den Landformen, wie sie ältere Rhizome erzeugen, annähern; ein Individuum kann 3—14 Laubblätter bilden, die 3—5,5 cm lang sind. Blütenstände werden 2—3 gebildet, die je nachdem schräg oder aufrecht sind und 2—9 cm lang werden, der Blütenstand trägt nie mehr als eine Blütendolde, die 1—6strahlig ist. Eine Verlaubung der Blütenstände tritt erst sehr spät ein, und ich beobachtete erst im Oktober, daß da und dort aus der Hülle 1—2 winzige Laubblättchen von 4—5 mm Länge zum Vorschein kamen.

Zwergform, Echinodorus ranunculoides var. repens forma pumilus Glück. Ganz ähnlich wie Echinodorus ranunculoides als Landsämling eine Zwergform bildet, tut das gleiche auch Echinodorus repens. Ich habe solche Zwergformen zum Teil durch die Kultur gewonnen, zum Teil aber haben sie sich spontan zwischen den älteren Landindividuen von E. repens angesiedelt. Jedes Pflänzchen erzeugte 3—6 kleine Lanzettblättchen, welche 12—15 mm lang und 0,8—1,5 mm breit sind. Blütenstände können 1—2 gebildet werden, die ebenfalls stark reduziert sind. Sie werden 37—43 mm hoch und erheben aus ihren Hüllchen ein oder zwei Blüten. Auch bei diesen winzigen Sämlingen kann später noch eine Sproßbildung in dem Hüllchen stattfinden, doch habe ich das im Stadium der Blüte bei den meisten nicht beobachtet.

Exemplare, die weniger Sonne des Tags über zur Verfügung hatten als wie die eben geschilderten und von einem großen am Teich stehenden Busch während des Vormittags beschattet waren, unterscheiden sich von den eben besagten durch höhere Blütenstände und größere Blätter, die 3—4,7 cm lang werden und eine 1,5—2,5 mm breite Lamina haben.

Im Spätherbst (bis Ende Oktober) kehren die Landsämlinge von E. repens sämtlich zur Bandblattform zurück. Diese linealen Primärblättchen werden 2—3 cm lang.

II. Schwimmblattkeimlinge.

Das Verhalten der Sämlinge unter Wasser ist ein ähnliches, wie es ältere Individuen in entsprechender Wassertiefe auch aufweisen. Der Unterschied liegt hauptsächlich darin, daß die Sämlinge in allen Teilen dementsprechend kleinere Dimensionen aufweisen.

a) Kulturversuch in 5 cm tiefem Wasser.

Zunächst werden auf den pfriemenförmigen Cotyledon lineale Wasserblättchen gebildet, die aber später durch Schwimmblättchen verdrängt werden. Jede Hauptachse bildete 4—6 Schwimmblättchen von 6—7 cm Länge und einer lanzettlichen, 10—12 mm langen Spreite. Auch werden kurze Ausläufer gebildet; die Knoten der Ausläufer tragen Sprosse mit 3—5 cm langen Wasserblättchen. Nur da und dort trat an einem Ausläuferknoten ein isoliertes Schwimmblatt auf. Blütenbildung trat nicht ein.

b) Kulturversuch in 10—15 cm tiefem Wasser.

Die Pflanze ist der vorigen ähnlich. Die Schwimmblätter sind 15—18 cm lang und haben eine 18—28 mm lange und 2—3 mm breite Lamina.

Es werden also in 5—15 cm tiefem Wasser von Sämlingen kleine Exemplare der forma natans erzeugt.

III. Wasserblattkeimlinge.

a) Kulturversuch in 30 cm tiefem Wasser

wurde angestellt zwischen 1. April und 29. Juni 1904 und zwischen 25. Juli und 22. November 1903. Die Pflanze blieb auf dem Wasserblattstadium stehen und führte zur Bildung der forma graminifolius. Die Hauptachse bildete 9—11 (14) Blättchen, die 2,2—6 cm lang und 1,5—3 mm breit werden. Jedes Individuum bildete 1—3 Ausläufer, die 4,5—9 cm lang werden und am Ende nur einen kleinen Sproß mit 1—2 Blättchen tragen, die ungefähr 1 cm lang sind.

b) Kulturversuch in 80 cm tiefem Wasser

wurde angestellt zwischen 1. April und 12. Juli 1904. Auch hier kam es zur Bildung der forma graminifolius. Jede Hauptachse bildete bis zu 14 Laubblätter, die 3—5 cm lang und 2—3 mm breit sind, zudem je 1—3 Ausläufer, die 20—50 cm lang sein können und deren Internodien 7—11,5 cm lang sind. Jeder Ausläufer trägt 2—6 Laubsprosse mit je 2—8 Blättern. Letztere sind etwa $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{3}$ kleiner als die der Hauptachse.

VI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei Echinodorus ranunculoides var. repens (Lam.).

Um den Einfluß von Licht resp. Lichtentzug auf die Blattbildung von E. repens zu prüfen wurden folgende Versuche angestellt.

Versuch 1

wurde genau ebenso angestellt, wie der weiter unten bei Elisma natans genau geschilderte Verdunkelungsversuch, indem ein umgestürzter großer Blumentopf als Dunkelkammer diente. Das Loch des Bodens wurde mit einer besonderen Blechscheibe bedeckt und diente gleichzeitig dazu, um mit einem entsprechend langen Thermometer täglich die Wassertemperatur der Dunkelkammer zu messen. Als Versuchsmaterial fanden 2 Kulturtöpfe mit Wasserformen Verwendung, die bis 23. Juli 1904 in 70 cm tiefem Wasser gehalten worden waren und deren Blätter etwa 3—7 cm lang waren. Die Versuchszeit dauerte vom 23. Juli bis 24. August 1904, und die angewendete Wassertiefe betrug 4—5 cm.

Die Kultur der Dunkelkammer blieb innerhalb dieser Zeit auf dem Bandblattstadium stehen; und auch das Wachstum der Wasserblattsprosse ist nur sehr wenig fortgeschritten. Die täglich gemessene Temperatur betrug 15,2°—23°R und die mittlere Temperatur 18,4°R.

Die entsprechende Kontrollkultur, die bei normaler Belichtung in demselben Wasserkübel gehalten wurde, zeigte, daß in der gleichen Zeit wie oben die Wasserblätter bis auf Rudimente verschwunden waren. Jeder Sproß bildete 3—4 Schwimmblätter. Die Wassertemperatur, welcher der Kontrollversuch ausgesetzt war, war entweder die gleiche wie die der Dunkelkammer oder zeigte doch nur eine geringe Differenz von dieser. Die Temperaturdifferenz schwankte zwischen 0,0° und 1° R, wobei zu bemerken ist, daß sich die Differenz erst während der Mittagsstunden geltend machte, und daß das Wasser innerhalb der Dunkelkammer meist etwas wärmer temperiert war als das außerhalb derselben befindliche.

Wir sehen aus diesem Versuch, daß Echinodorus repens in seichtem Wasser für längere Zeit allein durch Lichtentzug auf dem Bandblattstadium zurückgehalten werden kann. Die oben angegebene Temperaturdifferenz, welche nur 0,0—1°R betrug, kann als hemmender Faktor dabei nicht in Betracht kommen. Einmal wies die Wassertemperatur der Dunkelkammer meist ein Plus auf im Vergleich zu derjenigen, wie sie außerhalb der Dunkelkammer herrschte; es hätte somit die Temperaturdifferenz nicht hemmend, sondern eher fördernd auf die Entwicklung von Spreitenblättern im Dunkeln einwirken müssen. Abgesehen davon aber ist die Differenz auch eine sehr geringe.

Versuch 2

wurde angestellt zwischen 3. Mai und 17. Juni 1904 mit zwei Topfkulturen, die in 60 cm tiefem Wasser überwintert worden waren. Der Versuch war ebenso wie der Verdunkelungsversuch mit Caldesia parnassifolia (siehe diesen weiter unten p. 169) in zwei verschiedenen Wasserkübeln angestellt worden, von denen der eine mit Brettern überdeckt war. Die Wassertiefe betrug 8 cm.

Die Kultur der Dunkelkammer enthielt am 17. Juni 1904 nur Individuen, die alle auf dem Bandblattstadium stehen geblieben waren und blaß und schwächlich aussahen. Die Wasserblätter waren 3—6 cm lang und 2—3 mm breit. Die Temperatur der Dunkelkammer betrug in der obengenannten Frist 7—16° R, und die mittlere Temperatur betrug 12,7°R.

Die zugehörige Kontrollkultur zeigte, daß am 17. Juni 1904 sämtliche Bandblätter verschwunden waren. Jeder Sproß hatte je 5—8 Spreitenblätter gebildet, die meist eine schwimmende Blattfläche hatten, und nur wenige erhoben sie senkrecht über den Wasserspiegel. Die Gesamtlänge betrug 10—13,5 cm und die Spreite war 2,2—4 cm lang und 4—9 mm breit. Auch war an verschiedenen Intividuen die Neubildung von Ausläufern eingetreten. Die Wassertemperatur überhaupt betrug 9,5—22°R, und die mittlere Temperatur betrug 16,9°R.

Diesem zweiten Versuch kommt nicht die Bedeutung zu wie dem ersten, da das Wasser der verdunkelten Kultur im Mittel um 4,2°

niedriger temperiert war als das der Kontrollkultur. Aber trotzdem wird auch bei diesem Versuch Lichtentzug in erster als Linie ausschlaggebender Faktor dastehen und in zweiter mag auch verringerte Temperatur noch in Betracht kommen können.

Aus vorstehenden Versuchen können wir zunächst folgenden Schluß ziehen:

Lichtentzug unterdrückt die Bildung von Spreitenblättern bei Echinodorus repens gänzlich, läßt dagegen die Bandblattform noch geraume Zeit fort vegetieren, übt aber auch auf sie allmählich einen nachteiligen Einfluß aus und wird dieselbe sicherlich nach bestimmter Frist zum Absterben bringen.

Erhöhte Lichtzufuhr dagegen übt einen viel nachteilerigen Einfluß als völliger Lichtentzug auf die Bandblattform aus und bringt sie in verhältnismäßig kurzer Zeit zum Absterben; dagegen gelangen bei völliger Belichtung die Spreitenblätter rasch zur Entfaltung.

Wenn wir, abgesehen von den eben genannten Versuchen, das oben geschilderte biologische Verhalten der Laubblätter bei Wasser- und Landformen gleichzeitig mit berücksichtigen, so werden wir hinsichtlich des Lichtbedürfnisses der Blattformen zu folgendem Resultat gelangen:

I., Die Bandblätter sind einer mäßigen, aber ganz bestimmten Lichtzufuhr angepaßt, wie sie in dem Optimum der Bandblattbildung herrscht. Wird dieses Lichtoptimum nach oben zu überschritten, so wird infolge zu intensiver Belichtung eine Hemmung der Bandblattbildung stattfinden müssen, welche Hemmung ihren Höhepunkt bei den Bandblättern der Landform erreicht, die ja der direkten Belichtung durch die Sonne ausgesetzt sind.

Wird dieses Optimum der Belichtung jedoch nach unten zu überschritten, so wird infolge zu geringer Belichtung ebenfalls ein Hemmungsprozeß sich einstellen. Gänzlicher Lichtabschluß läßt die Bandblattbildung wohl eine Zeit lang noch fortgehen, bringt dieselbe aber allmählich zum Stillstand.

II. Die Spreitenblätter von Echinodorus repens sind im Vergleich zu den Bandblättern einer bedeutenden Lichtzufuhr angepaßt, und zwar sind die Luftblätter der Landpflanze einem noch weit höheren Lichtbedürfnis angepaßt, als die „Luftblätter“ resp. Schwimmblätter der Seichtwasserpflanze, denen ja durch das Wasser stets ein Teil des Lichtes entzogen wird. Die Verlängerung, welche die letzteren den ersteren gegenüber aufweisen, wird

— wenn auch nur bis zu einem gewissen Grade — auch daher kommen, weil den letzteren etwas weniger Licht zur Verfügung steht als ersteren. Gänzlicher Lichtentzug läßt die Spreitenblätter überhaupt nicht mehr zur Entwicklung kommen.

VII. Umbildungsversuche mit Echindorus repens.

(Tafel III, Fig. 19.)

Die mit E. repens angestellten Umbildungsversuche führten zu einem ganz ähnlichen Resultat wie diejenigen, welche mit dem Typus angestellt wurden. Als Ausgangsmaterial wurden für die nachfolgenden Versuche ausschließlich Landpflanzen verwendet.

Versuch A.

Mehrere noch sterile Exemplare der forma terrestris wurden vom 12. bis 25. Juli 1899 in 80 cm tiefem Wasser gehalten. (Tafel III, Fig. 19.)

Was zunächst die Hauptachsen anlangt, so waren ihre ursprünglichen Luftblätter (= *L* in Fig. 19) der Mehrzahl nach noch in ziemlich guter Verfassung. Auf sie folgten einige, 11—20 cm lange Übergangsblätter (= *U* in Fig. 19) mit schmallanzettlicher, 2—4 mm breiter und etwas zarter Lamina. Schließlich folgten je 3—5 Wasserblätter (= *W* in Fig. 19, die 18—22 cm lang und 1,5—2 mm breit waren.

Die Ausläufer hatten eine verschiedenartige Ausbildung, entsprechend dem jeweiligen Entwicklungsstadium, auf dem sie sich an den Termin ihrer Versenkung unter das Wasser befunden hatten. Die einen zeigen Laubsprosse mit einigen ehemaligen Luftblättern, dann einigen Übergangsblättern und schließlich 2—3 kleinen Wasserblättern; die anderen tragen nur Übergangsblätter und Wasserblätter, und wieder andere nur diese letzteren allein. Die Wasserblätter hatten eine Länge von 5—10,5 cm und eine Breite von 1—2 mm. Da und dort waren auch vereinzelt verkümmerte Blüten zu sehen (bei *b* in Fig. 19), die aus einem 1,5—5,5 cm langen Blütenstiel und einem kleinen rundlichen, 1,5—2 mm dicken Knöspchen bestehen, das sich aber nicht weiter entwickeln konnte. Sie sind beim Versenken der Pflanze unter das Wasser offenbar in einer schon weit vorgeschrittenen Anlage vorhanden gewesen und haben einen vergeblichen Versuch gemacht, sich über das Wasser zu erheben.

Etwas anders verhielten sich einige in der Kultur mit vorhandene Exemplare die am Termin ihrer Versenkung unter das Wasser schon eine Reihe Blüten entfaltet hatten; bis 25. Juli hatten sie noch keine Wasserblätter, wohl aber schon eine ganze Reihe Übergangsblätter gebildet; und erst nach weiteren 8 bis 10 Tagen trat die Neubildung von Wasserblättern ein. Diese letzteren Pflanzen verfügten in dem Stadium, in dem sie unter das Wasser versenkt wurden, über ein großes Quantum von Reservestoffen. Es mußten daher zunächst zahlreichere Übergangsblätter gebildet werden, bis das Reservestoffquantum auf ein bestimmtes Maß herabgesunken war, welches nunmehr die Wasserblattbildung ermöglichte.

Versuch B.

Versuch B wurde in ganz ähnlicher Weise angestellt wie Versuch A, und zwar ebenfalls in 80 cm tiefem Wasser vom 2. bis 18. Juni 1899. Das verwendete Material bestand aus einer Topfkultur jüngerer und älterer, aber noch steriler Landindividuen. Das erzielte Resultat ist im wesentlichen dem von A gleich und interessiert uns nur deswegen noch näher, da einige Exemplare neben Übergangsblättern noch „Schwimmblätter" gebildet haben.

Die Hauptachsen der älteren Individuen tragen ihre ehemaligen Luftblätter noch in ziemlich guter Verfassung. Auf sie folgte je ein Übergangsblatt und dann je 1—3 „Schwimmblätter", die 30—37 cm lang waren und eine 3—4 cm lange und 2—4 mm breite Lamina hatten, der zarte schlaffe Blattstiel ist 0,5 mm dick; sonst unterscheiden sich diese Blätter nicht von den oben geschilderten Schwimmblättern. Schließlich hatten sich noch je 2—3 lineale Wasserblätter gebildet, die 6—8 cm lang und 2,5—3 mm breit waren. Die Hauptachse der jüngeren Individuen dagegen hatte zunächst einige Übergangsblätter neu gebildet und dann je 3—5 Wasserblätter, die 5—12 cm lang und 2—4,5 mm breit waren.

An jeder Hauptachse sind je 1—2 Ausläufer von 14—20 cm Länge vorhanden, deren Sprosse 4—5 cm lang sind. An der Basis dieser letzteren sind auch da und dort winzige verkümmerte Blütenknospen von 3—5 mm Länge sichtbar ähnlich den oben besagten.

Versuch C.

Mehrere Landpflanzen des E. repens wurden, nachdem sie schon Blüten und Früchte erzeugt hatten, vom 11. September bis 16. Oktober 1899 in 20 cm tiefem Wasser gehalten. Bis 16. Oktober waren die ehemaligen Luftblätter vollständig verfault, und es waren je 4—6 Wasserblätter gebildet worden, die 7—8,5 cm lang und 2—2,5 mm breit waren. Ein Versuch zur Schwimmblattbildung war nicht gemacht worden.

Versuch D.

Der letzte Versuch wurde mit noch sehr jugendlichen Landsämlingen von Echinodorus repens angestellt. Jedes Exemplar hatte je 3—4 lineal-lanzettliche Blättchen, die 1,5—3 cm lang und 1,5—3 mm breit waren.

1) Ein mit 4 solchen Exemplaren beschickter Topf wurde vom 30. Juni bis 13. Juli 1903 in 6 cm tiefem Wasser gehalten. Innerhalb dieser Zeit wurden 2 submerse Übergangsblätter und je 1—2 Bandblättchen gebildet, welche 15—20 mm lang und 1 mm breit waren. — Selbstverständlich würden bei dieser Wassertiefe später die Wasserblätter durch Schwimmblätter ersetzt worden sein.

2) Ein zweiter Kulturtopf, der mit ganz ähnlichen Individuen, wie der erste, beschickt war, wurde in der gleichen Zeit (30. Juni bis 13. Juli 1903) in 30 cm tiefem Wasser gehalten. Es hatten sich je 1—2 submerse Übergangsblätter gebildet und außerdem 1—2 lineale Wasserblätter, die 40—65 mm lang und 1—1,5 mm breit waren.

Überblicken wir nochmals die mit Echinodorus repens angestellten Umbildungsversuche.

Die Landform von Echinodorus repens läßt sich in die submerse Bandblattform überführen, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt wird:

1) Wenn die angewendete Wassertiefe, in welche die Pflanze versenkt wird, die Streckungsfähigkeit von Schwimmblatt- und „Luftblattstielen" übersteigt (Versuch A, B, D_2). Diese Grenze beginnt im allgemeinen schon bei 30 cm Tiefe; dabei ist es ganz einerlei, ob die Pflanze viel oder wenig Reservematerial besitzt. Ist wenig vorhanden, so wird die Umbildung beschleunigt; ist aber viel vorhanden, so wird sie verzögert, und dann wird zwischen die Luftblätter und die Wasserblätter eine größere Anzahl Bindeglieder eingeschaltet in Form von Übergangsblättern resp. „Schwimmblättern". Solche Differenzen in dem Erscheinen der Wasserblätter treten deutlich in den Versuchen A und B zu Tage, die beide in 80 cm Wassertiefe angestellt wurden.

2) Wenn der Pflanze wenig Reservematerial zu Gebote steht; wobei es ganz einerlei ist, ob die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit von Schwimmblattstielen übersteigt oder nicht. Verschiedenartige Wassertiefe kann nur eine das Bandblatt selbst betreffende Differenz noch ergeben, das bei größerer Tiefe, die in das Optimum der Bandblattentwicklung fällt, sich stattlicher als bei geringer entfalten kann (Versuch D_1 und D_2). Das Reservematerial ist ein sehr geringes entweder ganz am Anfang der Vegetation, (sterile Landsämlinge in Versuch D_1) oder ganz am Ende der Vegetation, nachdem die Pflanze bereits gefruchtet hat (Versuch C). Die Bildung von Schwimm- resp. „Luftblättern" würde selbstverständlich dann eintreten wenn die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Spreitenblätter nicht übersteigt und wenn gleichzeitig die Pflanze ein bestimmtes Maß von Baumaterial besitzt, welches kurz vor Beginn der Blütenbildung am größten ist.

Betreffs sonstiger bei der Umbildung tätiger Faktoren, besonders Licht- und Temperaturdifferenzen, gilt für E. repens genau das gleiche, was ich schon oben für den Typus gesagt habe.

VIII. Die Überwinterung von Echinodorus ranunculoides und Echinodorus ranunculoides var. repens.

Der Typus sowohl als auch seine Varietät verhalten sich hinsichtlich der Überwinterung ganz gleich.

Die Schwimmblätter und auch die Luftblätter beider Arten sind niemals überwinterungsfähig. Anders verhält es sich jedoch mit den linealen Blättern. Die linealen Bandblätter der Landpflanze können bei beiden Pflanzen im Freien nicht überwintern; dagegen ist es mir gelungen, dieselben im Kalthaus, wo sie vor Frost geschützt sind, den Winter über am Leben zu erhalten Auch das Rhizom der Freilandpflanze ist in meinen schon jahrelang fortgesetzten Gartenkulturen, die mit Laub und Tannenreisig bedeckt waren, in der Regel während des Winters zugrunde gegangen, und nur ausnahmsweise blieben einmal einige Kulturen am Leben.

Wesentlich anders dagegen steht es mit den submersen Wasserblättern. Es bilden die submersen Wasserformen, die forma zosterifolius und die forma graminifolius die wichtigsten Überwinterungsstadien. Ich habe beide schon mehrere Jahre hindurch in 40—80 cm tiefem Wasser in vorzüglicher Verfassung überwintern können. Dabei muß jedoch bemerkt werden, daß die betreffenden Exemplare stets von Wasser umspült blieben, wenn auch daselbe mehrere Male von einer starken Eisdecke überzogen war. Die während des Winters gelegentlich vorgenommenen Kontrollen zeigten, daß im Winter die Vegetation keineswegs ganz sistiert war. Es hat da und dort stets die Neubildung von Wasserblättern stattgefunden, wenn auch nur in beschränkter Weise. Die im Herbst oder Winter neu gebildeten Wasserblätter können am natürlichen Standort den ganzen Frühling hindurch noch am Leben erhalten bleiben.

Elisma natans (L.) Buchenau.

[= Alisma natans L.]

I. Allgemeines.

Ähnlich wie Echinodorus ranunculoides besitzt auch Elisma natans im Grunde genommen nur zwei Blattformen, lineale Blätter und Spreitenblätter, die in der verschiedensten Weise auf die jeweiligen Standortsbedingungen reagieren.

Die linealen Blätter sind morphologisch als Primärblätter aufzufassen, welche normalerweise die Vegetation der Spreitenblätter eröffnen und beschließen und in keinem Standort fehlen Unter bestimmten Bedingungen jedoch kann die Pflanze auch

ganz auf dem Bandblattstadium oder, wenn man will, Primärblattstadium stehen bleiben.

Die Spreitenblätter bilden die definitive Blattform und sind normalerweise als Schwimmblätter ausgebildet, können aber auch als Luftblätter entwickelt sein.

Man hat zwischen Haupt- und Seitenachsen zu unterscheiden. Die Hauptachse besteht aus einem kurzen zylindrischen, schrägen oder senkrechten Rhizom, das an einem stattlichen Exemplar nach Entfernung von Wurzeln und Blättern 18 mm lang und 3,5 mm dick war. Es kann dieses Rhizom mehrere seitliche Auszweigungen aufweisen.

Was ferner die Seitenachsen anlangt, so hat man zu unterscheiden zwischen Blütenständen und Ausläufern, die in vielfacher Wechselbeziehung zu einander stehen. Der Aufbau der Blütenstände nimmt eine Sonderstellung bei den Alismaceen ein. Die Blütenstandsachse trägt an den Stengelknoten dreizählige und alternierende Hochblattquirle. Die Hochblätter können verschiedenartig ausgebildet sein; entweder sind sie alle drei häutig und bis auf drei kleine freie Zähnchen ganz miteinander verwachsen, oder aber es setzt sich das eine oder auch zwei von den Hochblättern nach oben zu fort in ein gestieltes Spreitenblatt. Mit Rücksicht darauf dürfen wir die häutigen Hochblätter morphologisch auffassen als Spreitenblätter, die bis auf die kurze häutige Scheide reduziert sind. Aus den Achseln zweier Hochblätter des Quirles entspringt je eine Blüte[1]), während aus der Achsel des dritten Hochblattes ein kleiner Laubsproß seine Entstehung nimmt, der je nachdem Schwimmblättchen oder submerse Blättchen erzeugt. Die Blütenstände des Elisma natans sind somit halb fruktifikativ und halb vegetativ, ganz ähnlich wie die des Echinodorus ranunculoides var. repens. Neben den Blütenständen kommen noch rein vegetative Ausläufer vor. Morphologisch dürfen sie als verlaubte Blütenstände aufgefaßt werden mit gänzlich unterdrückter Blütenbildung. Sie werden entweder als solche von der Mutterachse erzeugt oder aber sie entstehen durch Umbildung einzelner Blütenstände, die sich an ihren Stengelknoten anwurzeln. Es kann aber auch unter gewissen Standortsverhältnissen die Bildung der Blütenstände gänzlich ersetzt werden durch solche rein vegetative Ausläufer.

1) Die interessanten Blütenverhältnisse von E. natans sind zum ersten Male von Buchenau (l. c. VII, p. 476) näher untersucht worden.

Das Wurzelsystem ist gut entwickelt. Bei Landformen pflegt es stattlicher als bei Wasserformen zu sein. Die Wurzeln sind fadenförmig, weiß, meist unverzweigt, nur da und dort mit feinen Seitenwürzelchen versehen.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze liegt im seichten Wasser, wo die Spreitenblätter als Schwimmblätter die wichtigsten Assimilationsorgane der Pflanze bilden, während submerse Bandblätter mehr oder minder in den Hintergrund treten und hauptsächlich vom Spätherbst bis zum Frühling ihre Existenz führen. Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten, so macht sich ein allmählicher Hemmungsprozeß geltend, der beim Aufenthalt auf dem Lande seinen Höhepunkt erreicht. Wird das Optimum jedoch nach unten zu überschritten, so strecken sich Schwimmblätter und Blütenstände mehr und mehr, werden aber immer spärlicher, während gleichzeitig die submerse Bandblattregion stetig zunimmt und innerhalb bestimmter Wassertiefe das Optimum ihrer Entwicklung vorfindet. Hat die Wassertiefe die Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern und Blütenständen überstiegen, so bleibt die Pflanze auch den ganzen Sommer über auf dem Bandblattstadium stehen. Mit zunehmender Wassertiefe macht sich ein neuer Hemmungsprozeß geltend. Es findet eine zunehmende Reduktion der Blattgröße und Ausläufer und schließlich auch allmähliche Sistierung des Wachstums statt. In 4 m tiefem Wasser ist bereits das Wachstumsminimum überschritten, und die Pflanze kann nur noch in sehr kümmerlicher Form und für beschränkte Zeit ihre Existenz führen.

Elisma natans kann sowohl im stehenden als auch im fließenden Wasser sein Dasein führen und bildet in beiden Standorten sowohl untergetauchte als auch schwimmende Formen.

Die zahlreichen Standortsformen können im wesentlichen auf folgende vier Formen verteilt werden:

1. Schwimmform des seichten Wassers:
   Elisma natans forma repens Ascherson et Gräbner.
2. Schwimmform des tiefen Wassers:
   Elisma natans forma typicum Ascherson et Gräbner.
3. Landform:
   Elisma natans forma terrestre Glück [1]).
4. Submerse Bandblattform:
   Elisma natans forma sparganiifolium Fries.

1) = Elisma natans var. repens Aschers. et Gräbn. subvar. plantaginifolium Aschers. et Gräbn.

Die f. repens besitzt kurzgestielte Schwimmblätter. Die f. typicum besitzt langgestielte Schwimmblätter und neben diesen in der Regel noch submerse Wasserblätter. Die f. terrestre besitzt kurzgestielte Luftblätter, während die linealen Luftblätter fast ganz zurücktreten. Die f. sparganiifolium endlich besitzt nur submerse Bandblätter.

Die höchst auffällige Heterophyllie von Elisma natans (= Damasonium repens Vaillant) ist zum ersten Male im Jahre 1719 von Vaillant beobachtet worden.

II. Schwimmformen von Elisma natans (L.) Buchenau.

Elisma natans ist, wie schon oben mitgeteilt, eine typische Schwimmpflanze und hat das Optimum für ihre Gesamtentwicklung im seichten Wasser. Die Schwimmformen haben daher in der freien Natur ihre weiteste Verbreitung und gehören der großen Mehrzahl nach einer Wassertiefe von 15—35 cm an. Ganz entsprechend der jeweiligen Wassertiefe ist auch das biologische Verhalten der Schwimmformen wieder variabel. Seichtes Wasser begünstigt die Schwimmblatt- und Blütenbildung, drängt dagegen die Wasserblattbildung in den Hintergrund. Tiefes Wasser dagegen begünstigt die Wasserblattbildung, drängt dagegen die Schwimmblatt- und Blütenbildung in den Hintergrund. Im folgenden betrachten wir zunächst die Formen des stehenden Wassers bei verschiedenartiger Tiefe und dann die des fließenden Wassers.

A. Schwimmpflanzen des stehenden Wassers.

a) Verhalten in 6—10 cm tiefem Wasser.

Ich habe diese Form zum Teil in der freien Natur beobachtet, so in der „Limburger Campine" Belgiens und in dem „Pays des Dombes" bei Lyon, zum Teil aber auch im botanischen Garten kultiviert.

Als Vorläufer der Schwimmform finden wir im ersten Frühling die Wasserblattform (E. n. forma sparganiifolium) vor (vgl. auch Taf. III Fig. 22), die den Winter über erhalten bleiben kann, sofern ein Einschluß von Eis nicht stattfindet. Mit Eintritt der wärmeren Jahreszeit beginnt das Wachstum der submersen Bandblätter, die 4—12 cm lang und 2—3 mm breit werden, aufs neue, aber nur für kurze Zeit. Schon frühzeitig kommen Übergangsblätter zum Vorschein, welche die Schwimmblattbildung einleiten. Die Über-

gangsblätter lassen schon eine mehr oder minder deutliche Spreite erkennen, welche bei den erst gebildeten Übergangsblättern zart und submers bleibt, schmal spatelig oder schwach elliptisch ist; bei den späteren Übergangsblättern aber ist sie von derber Consistenz, schwimmt auf dem Wasserspiegel (Fig. 17 *a*—*d*) und ist dann lanzettlich oder länglich, oben abgerundet und nach der Basis zugespitzt, 3,5 – 8 mm breit und 19—25 mm lang, und zeigt hinsichtlich der Farbe und Benetzbarkeit die Eigenschaften der definitiven Schwimmblattspreite.

Während die submersen Bandblätter allmählich zugrunde gehen, entsteht schon Anfang bis Mitte Mai die typische

Schwimmblattform, Elima natans forma repens Ascherson et Graebner[1]),

die nunmehr den ganzen Sommer über persistiert. Die Hauptachse kann 4—10, meist 5—6 Schwimmblätter bilden, welche je nachdem 5—16 cm lang werden.

Die Blattspreite (Fig. 17*f* und *g*) ist breit elliptisch und an beiden Polen abgerundet. Sie wird 10—32 mm lang und 7—17 mm breit. Die Oberseite ist dunkelgrün, glänzend und nicht benetzbar. Die Unterseite ist heller mattgrün und gut benetzbar. Außerdem läßt die Unterseite den Mittelnerv und beiderseits je einen Seitennerv hervortreten, während die Oberseite ganz glatt ist.

Der Blattstiel ist 1—1,5 mm dick, im Querschnitt rundlich und von eben noch angedeuteter Dorsiventralität (Fig. 18*a*). Nie aber ist der Blattstiel oberseits gefurcht wie bei der Landpflanze (Fig. 18*b*).

Hinsichtlich der Seitenachsen von Elisma natans, auf die allein die Blütenbildung beschränkt ist, sei zunächst nochmals hervorgehoben, daß sie morphologisch den aufrechten Blütenständen anderer Alismaceen äquivalent sind.

Es können je 1—4 Ausläufer von der Hauptachse erzeugt werden, die 10—56 cm lang werden und aus 1—9 Internodien von 2—8,5 cm Länge bestehen. An jedem Stengelknoten sitzen 1—4 Schwimmblättchen und 1—2 Blüten. Die an den Ausläuferknoten befindlichen Hochblätter sind entweder alle drei

1) Für das Zustandekommen dieser Form ist keineswegs ein direkter Aufenthalt im Schlamm unbedingt nötig, wie das aus den von den Autoren gemachten Angaben (l. c. p. 388) hervorgeht. Selbstverständlich können sich die kurzen Schwimmblätter leicht dem Schlamm auflegen. Außerdem siehe die Anmerkung 1 auf Seite 130.

kleine häutige Gebilde, die eine einheitliche Scheide bilden mit drei freien Zähnchen, oder eines der Hochblätter endigt nach oben zu in eine Schwimmblattspreite (Fig. 17 *c*), oder es enden zwei Hochblättchen nach oben in eine Blattspreite, aber dann ist die eine von beiden meist rudimentär. Die übrigen an dem Stengelknoten befindlichen Blättchen dagegen gehören dem Laubsproß des Blütenstandes an. Die Schwimmblättchen (Fig. 17 *c*) der Ausläufer sind denen der Mutterachse in allen Stücken ähnlich, aber schwächer. Sie werden 3—12 cm lang und ihre Spreite ist durchschnittlich 8—15 mm lang und 4—10 mm breit.

Die Blüten setzen regelmäßig und sehr reichlich Früchte an; offenbar findet da Selbstbestäubung statt. Nach erfolgter Befruchtung biegt sich der Blütenstiel in seiner oberen Hälfte knie- bis sichelförmig nach unten zu, so daß die Frucht unter Wasser ausreifen kann. Diese ursprünglich freischwimmenden Blütenstände wurzeln sich später an und wandeln sich in rein vegetative Schwimmblattsprosse um, die durch Loslösung aus ihrem Verbande später einmal zu selbständigen Individuen werden können.

Der Abschluß der Vegetation kann bei sämtlichen Schwimmblattsprossen zunächst durch ein rudimentäres Schwimmblatt eingeleitet werden; seine Blattspreite zeichnet sich vor der gewöhnlichen durch Schmalheit aus und ist beispielsweise bei einem solchen Blatt 23 mm lang und 3 mm breit. Auf dieses letzte Schwimmblatt folgen je nachdem 1—3 submerse Übergangsblätter, die einen mehr oder weniger stark abgeplatteten Stiel haben und oben in eine mehr oder minder rudimentäre Blattfläche enden, die 3—13 mm lang und 1,5—4 mm breit sein kann. Auf diese Blätter folgen erst die normalen bandförmigen Wasserblätter, die gegen Ende Oktober zum Vorschein kommen und den ganzen Winter hindurch am Leben erhalten bleiben, sofern die Pflanze nicht von Eis eingeschlossen wird. Die Ursache, welche während des Winters die Pflanze auf dem Bandblattstadium zurückhält, ist in erster Linie zurückzuführen auf innere mit der Individualität zusammenhängende Faktoren, und erst in zweiter Linie kann herabgesetzte Temperatur in Betracht kommen. Es muß das daraus geschlossen werden, daß es mir nicht gelungen ist, die submerse Form im Warmhaus während des Winters zur Bildung von Schwimmblättern zu bringen. Ein mit Bandblattformen besetzter Kulturtopf wurde in nur 8 cm tiefem Wasser gehalten, das eine Temperatur von

17—20° R hatte, und zwar vom 15. Januar bis 15. März 1905. In dieser Zeit hat wohl ein intensives Wachstum von Bandblättern stattgefunden, aber die Bildung von irgendwelchen Spreitenblättern unterblieb.

b) Verhalten in 25—45 cm tiefem Wasser.

Elisma natans forma typicum Ascherson et Graebner[1]).

Formen des Elisma natans die 25—45 cm tiefem stehenden Wasser angehören, sind von der forma repens ausgezeichnet durch starkes Überwiegen der Wasserblattregion, sowie durch verlängerte Schwimmblätter und Blütenstiele, und gleichzeitig kommen auch sterile, nur Wasserblätter tragende Ausläufer zur Entwicklung. Ich habe solche Formen in sehr großer Menge beobachtet in einigen Teichen bei St. Paul de Varras im „Pays des Dombes" bei Lyon am 26. Mai 1904.

Die Hauptachse trug 10—20 Wasserblätter von 18—37 cm Länge und 2—3 mm Breite, außerdem je 1—3 Schwimmblätter, denen bereits 2—6 schwimmende Übergangsblätter vorhergegangen waren. Von diesen letzteren sind jedoch zur Zeit nur noch die Blattstiele vorhanden, die sich nach der Basis zu allmählich verbreitern und bandartig werden. Die Schwimmblätter waren 35—52 cm lang und ihre Spreite bis 3,3 cm lang und bis 12 mm breit.

Jede Hauptachse erzeugte ferner je 1—2 sterile Ausläufer und je 1—4 Blütenstände. Die Ausläufer hatten eine Gesamtlänge von 34—62 cm, während die Ausläuferinternodien 9—20 cm lang waren und die zugehörigen Wasserblätter 8—23 cm lang und 7,8—2 mm breit wurden. Die Blütenstände hatten eine Gesamtlänge von 30—50 cm. Sie trugen 3—5 Blütenquirle und jeder Quirl 1—2 Blüten und 0—3 Schwimmblättchen. Außerdem aber gilt betreffs der Blüten- und Fruchtbildung das bei der forma repens Gesagte.

Die Ausläufer zeigten an diesem Standort viele interessante Übergänge zu den Blütenständen. Nicht selten geht das Ende eines sonst angewurzelten Ausläufers in eine Blütenstandsachse direkt über, oder man findet da und dort an den kräftigsten der Hauptachse zunächst stehenden Ausläufersprossen einen Blütenstand vor. Solche an den Ausläufern befindliche Blutenstände entbehren in der Regel die grundständigen Schwimmblätter gänzlich.

1) E. n. f. typicum Ascherson et Graebner (1897) deckt sich im großen und ganzen mit E. n. f. fluitans Buchenau.

Schließlich sei noch eigens bemerkt, daß die Schwimmblattbildung zugunsten der Wasserblattbildung an den durch das Ufergebüsch beschatteten Stellen eine verhältnismäßig spärliche war im Vergleich zu den mittleren, intensiver belichteten Teilen des Teiches. Offenbar wirkte da die geschwächte Lichtintensität hemmend auf die Schwimmblattbildung.

In Herbarien habe ich ähnliche Formen wie die eben geschilderten gesehen von Ahrensburg und Nienstedt (bei Bassum in Hannover). Die submersen Bandblätter der Hauptachse waren 25—36 cm lang und 3—5 mm breit. Die 2—3 grundständigen Schwimmblätter waren 45—50 cm lang und ihre Spreite war 23—28 mm lang und 10—12 mm breit. Die Blütenstände, die noch reife Früchte erzeugten, waren bis 64 cm lang, während die Blütenstiele eine Länge von 4—16 cm erreichten.

c) Verhalten in 65—70 cm tiefem stehenden Wassers.

Bei den hierher zählenden Formen werden Schwimmblätter und Blütenstände zugunsten der Wasserblattbildung noch weit mehr in den Hintergrund gedrängt, als das bei den vorigen Formen der Fall war. Schwimmblätter und Blütenstände sind entsprechend der beträchtlichen Wassertiefe aufs äußerste verlängert und befinden sich in diesem Standort bereits an der Grenze ihrer Streckungsfähigkeit. Es ist daher auch die Blütenbildung eine höchst spärliche und führt kaum mehr zur Fruchtbildung, da infolge zu großer Tiefe die meisten Blüten nicht mehr über den Wasserspiegel emporgehoben werden können. Die hier zu schildernden Formen habe ich zweimal auf dem Wege der Kultur im botanischen Garten gewonnen. Zunächst möge das

Wasserblattstadium, E. n. forma sparganiifolium,

aus dem sich die Schwimmpflanze später entwickelte, kurz geschildert sein. Vergleiche auch Tafel III, Fig. 22.

Die Hauptachse der Wasserblattform trug im ersten Frühling eine größere Anzahl Wasserblätter, durchschnittlich 8—15, seltener bis 25. Die Länge der Wasserblätter beträgt zumeist 5—15 cm (seltener 24). Die Breite des Blattes beträgt 1,5—3 mm. Das Wasserblatt ist stets zart, halb durchsichtig und läßt keinen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite erkennen. Das Blatt ist beiderseits gut benetzbar.

Die Seitenachsen sind ausschließlich in Form von sterilen Ausläufern entwickelt. Sie haben eine Gesamtlänge von 10—25 cm

und tragen an ihrem festgewurzelten Stengelknoten je 2—4 Wasserblattsprosse, die morphologisch den Blütenständen identisch sind. Diese kleinen Blattsprosse tragen 4—6 Blätter von 3—6 cm Länge und 1,5—2 mm Breite. Die Ausläuferinternodien hatten eine Länge von 3—6 cm und eine Dicke von 0,5 mm. Etwa Anfang Mai wandelte sich die Wasserblattform durch Bildung einiger Übergangsblätter, wie ich sie oben schon geschildert habe, um in die

Schwimmform, E. n. forma typicum Ascherson et Graebner,

welche in der Kultur Mitte Mai bis Mitte Juni den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichte.

Die Hauptachsen waren während dieser Zeit mit je 5—9 kräftigen Wasserblättern ausgerüstet, die 14—24,5 cm lang und 2—3,2 mm breit waren. Nur wenige von ihnen machten den Versuch, mit Hilfe sehr langstieliger Blätter die Wasseroberfläche zu erreichen, und zwar wurden dann von einem Individuum nie mehr wie zwei Schwimmblätter gebildet, die eben noch oder kaum mehr den Wasserspiegel erreichen konnten und demzufolge auch immer nur kurze Zeit am Leben blieben. Ihre Gesamtlänge betrug 69—74 cm. Die Blattspreite war verkehrt-eiförmig und verhältnismäßig schmal. Ihre Länge betrug 1,8—2,3 cm und ihre Breite 7—8 mm.

Sterile und sich anwurzelnde Ausläufer, wie ich sie oben schilderte, wurden während des Sommers von den Mutterachsen nicht gebildet. Dagegen erzeugte je ein Individuum je einen Blütenstand, der die stattliche Länge von 71—76 cm erreichte. Jeder Blütenstand ist in 1—5 Internodien differenziert, von denen die untersten die längsten und die obersten die kürzesten sind, weshalb auch sämtliche Stengelknoten nur auf den oberen Teil des Blütenstandes fielen. Die meisten Blütenstände konnten nur noch mit ihren obersten Blüten und Blättchen den Wasserspiegel erreichen. Alle übrigen Teile mußten submers bleiben und waren daher auch mehr oder minder hinfällig. An den Stengelknoten kamen nie mehr wie 2—3 Schwimm-Blättchen zum Vorschein, die außergewöhnlich lang gestielt waren und eine Gesamtlänge von 10—26 cm hatten, während ihre Blattspreite nichts auffälliges aufwies und 6—16 mm lang war. Die Hochblätter[1]) des Blüten-

1) Leider habe ich nur 6 Quirle näher untersucht.

standes bildeten eine häutige Scheide, die oben in drei Zähnchen ausging.

Die meisten Blüten konnten trotz ihrer langen Stiele nicht mehr den Wasserspiegel erreichen; sie haben sich aber trotzdem entwickelt und unter Wasser vollständig geöffnet, was ich öfters zu beobachten Gelegenheit hatte, besonders an sehr hellen Tagen. In ganz ähnlicher Weise verhalten sich ja auch die Blüten von Alisma graminifolium bei hohem Wasserstande (cfr. S. 39). Einer Fruchtbildung scheinen jedoch die unter Wasser sich öffnenden Blüten nicht fähig zu sein. Nach dem Öffnen sind die Blüten allemal sehr rasch zugrunde gegangen; auch habe ich nie Fruchtansätze, geschweige denn reife Früchte bei besagten Blüten beobachten können. Auch findet niemals eine Krümmung des Blütenstieles nach dem Abblühen statt, wie das regelmäßig nach der Befruchtung sonst zu geschehen pflegt[1]). Nicht unerwähnt darf bleiben, daß an dem untersten oder auch an den beiden untersten Stengelknoten des Blütenstandes die Blütenbildung oft vollständig unterdrückt wurde und daß gleichzeitig an Stelle der Schwimmblättchen einige submerse Bandblättchen zum Vorschein kamen, die 3—7 cm lang und 1 mm breit waren.

Anfangs August trat ein allmählicher Rückgang in der Vegetation ein. Der Versuch zur Schwimmblattbildung wurde immer seltener. Die Blütenstände wurden immer kürzer und erreichten nur noch 40—50 cm Länge, wobei die an den Stengelknoten sitzenden Hochblättchen nur noch als kurze, wenige Zentimeter lange spatelförmige Blättchen sich ausbildeten und die Blüten entweder ganz ausblieben oder nur noch sehr spärlich zum Vorschein kamen.

B. Schwimmpflanzen des fließenden Wassers.

Ich studierte solche Formen in Bächen mit rasch fließendem Wasser, das zur Speisung von Mühlen diente. Die eine Lokalität befindet sich bei der sog. Scheuermühle bei Wahn (in der Nähe von Bonn) und die andere bei der Wassermühle von Genk in Belgien. Die Pflanze verhält sich an beiden Lokalitäten ziemlich gleich.

1) Nach vorliegender Angabe (Loew, E., Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa, sowie Grönlands, S. 338) kommen bei Elisma natans submerse, fruchtbare und sich nicht öffnende Blüten vor, was ich jedoch noch nicht beobachtet habe.

Es kommen diese Formen des fließenden Wassers denjenigen des stehenden Wassers sehr nahe und dürfen von dem Systematiker auch als E. n. forma typicum bezeichnet werden. Charakteristisch für die Formen des fließenden Wassers ist, daß sie in all ihren Teilen sich relativ stattlicher entwickeln als die Formen des stagnierenden Wassers derselben Tiefe. Am auffälligsten treten diese relativen Größendifferenzen an Schwimmblättern, Blütenständen und Ausläufern zutage, welche im Vergleich zur Wassertiefe verhältnismäßig lang gestreckt sind. Eine Erscheinung, die biologisch ja leicht erklärbar ist. Die mechanische Tätigkeit des fließenden Wassers übt einen Zug auf die Pflanze aus und führt so eine Streckung der einzelnen Teile herbei. Auch ist die Pflanze genötigt, hinsichtlich ihrer Lage sich der Strömung anzupassen; sie befindet sich daher stets in einer mehr oder minder schrägen Lage, während sonst im stehenden Wasser ihre Stellung eine mehr senkrechte ist. Es dürfte nicht überflüssig sein, diese Formen hier im speziellen noch etwas näher zu schildern. Die

Submerse Bandblattform, E. n. forma sparganiifolium Fries (Tafel III, Fig. 22.),

die ich am 17. resp. 25. März 1899 an beiden Plätzen in großer Üppigkeit in etwa 40—50 cm tiefem Wasser vorfand, zeichnete sich durch verhältnismäßig sehr stattliche Entwicklung aller Teile aus. Die Hauptachsen trugen 8—23 lineale Wasserblätter, die 15—30 cm lang und 2—3 mm breit waren. Auch schien die Konsistenz der Blätter eine derbere zu sein.

Desgleichen waren auch die submersen Ausläufer viel stärker entwickelt als an äquivalenten Formen des stehenden Wassers. Sie hatten eine Länge von 12—45 cm und setzten sich aus 2,5—15 (20) cm langen Stengelinternodien zusammen. Die an den Stengelknoten stehenden Blattsprosse tragen 5—10 Wasserblätter, die 4—15 cm lang und 1—2 mm breit werden.

Übergangsblätter, die sich zwischen die submersen Bandblätter und die Schwimmblätter einschieben, beobachtete ich an diesen Exemplaren häufig. Sie bestehen aus einem mehr oder minder abgeplatteten Blattstiel und einer rudimentären submersen Spreite von halbdurchsichtiger Beschaffenheit[1]). Das

1) Jedenfalls ist der von Wild (!) beschriebene Alisma ranunculoides (Flora Berol. Prodromus 133, 1787) ein mit solchen Übergangsblättern reichlich versehenes Rhizom gewesen. Eine Bezeichnung, die aber ganz überflüssig ist. (Confer. auch Ascherson u. Gräbner, l. c., pag. 388).

Schwimmblattstadium, E. n. forma typicum Aschersonet Graebner

der Pflanze lernte ich im August 1899 an beiden Lokalitäten kennen. Die Wassertiefe betrug jetzt etwa 20—40 cm.

Die Hauptachsen waren mit 8—12 linealen Wasserblättern und außerdem mit 3—4 langstieligen Schwimmblättern ausgerüstet. Diese hatten eine Länge von 38—54 cm, während ihre Blattspreite 15—27 mm lang und 8—13 mm breit war.

Von Seitenachsen sind vorhanden einmal frei flottierende Blütenstände und außerdem sterile Ausläufer; letztere aber waren im Übergewicht vorhanden. Jede Hauptachse erzeugte je 1—3 Blütenstände, welche die Länge der grundständigen Schwimmblätter hatten, und außerdem noch je 1—2 horizontale Ausläufer. Diese letzteren waren ganz ähnlich wie die oben geschilderten der submersen Winterform. Sie wurden bis 32 cm lang, setzten sich aus 2—5 Stengelinternodien zusammen und trugen an ihren festgewurzelten Stengelknoten kleine Laubsprosse, deren Wasserblätter 6—13 cm lang und 1,5—2 mm breit waren. Es war somit die Wasserblattregion im Vergleich zur Schwimmblattregion die mächtigere, was besonders deutlich an den tieferen Stellen des Baches hervortrat.

Beziehungen zwischen Blütenständen und Ausläufern.

Bei den letzterwähnten Formen des fließenden Wassers konnte ich die äußerst mannigfaltigen Beziehungen zwischen Blütenständen und vegetativen Ausläufern in eingehender Weise studieren.

Abgesehen von der schon eingangs erwähnten Sproßbildung, wie sie innerhalb der blütentragenden Hochblattquirle selbst stattfindet, gibt es solche Blütenstände, die in ihrem ganzen unteren Teil vegetativ sind und nur im oberen Blüten erzeugen; ganz ähnlich wie bei den oben (p. 127) erwähnten treten dann an den unteren Stengelknoten nur Wasserblättchen auf und an den oberen Blüten und Schwimmblättchen. Ferner gibt es solche Blütenstände, die, wie ich vermute, mit ihren Blüten überhaupt nie über den Wasserspiegel emportauchen konnten, da ich an solchen bis jetzt noch nie reife Früchte vorgefunden habe und ebenfalls nur gerade gestreckte Blütenstiele. Es sind die Hochblätter solcher Blütenstände ausschließlich in Form kleiner submerser Bandblättchen entwickelt, welche 3—5 cm lang und 1—1,5 mm breit werden. Die zugehörigen Blüten sitzen isoliert an den Stengelknoten, und zwar

an auffällig langen Stielen von 7—14 cm Länge. Solche Blütenstände werden oft außerordentlich lang. Ich fand z. B. einen, der 93 cm lang war und aus fünf Internodien von 12—24 cm Länge sich zusammensetzte. Die Entstehung solcher Blütenstände ist sicherlich einem Hemmungsprozeß zuzuschreiben. Wenn zahlreiche an der Wasseroberfläche des Baches flottierende Blütenstände eine dichte, zusammenhängende Watte bilden, so ist ohne weiteres einleuchtend, daß manche von ihnen an dem Emportauchen gehindert sind. Abgesehen davon haben sie auch noch an Lichtmangel zu leiden. Unter diesen ungünstigen Existenzbedingungen müssen sich die sonst schwimmblattähnlichen Hochblätter als submerse Bandblättchen ausbilden, und die Blüten mußten, da sie sich nicht über den Wasserspiegel erheben konnten, unbefruchtet bleiben. Und schließlich können die schwimmenden Blütenstände sich an ihrer Spitze direkt in wasserblattragende Ausläufer umbilden.

III. Landformen.

Elisma natans forma terrestre Glück[1]).

Tafel III, Fig. 20 und 21.

Typische Landformen des Elisma natans halte ich schon mehrere Jahre hindurch in den schönsten Exemplaren in Kultur; dann aber habe ich sie auch reichlich in der freien Natur beobachtet, und zwar in einem trocken gelegten Mühlenteich bei Genk in Belgien, und an Teichen bei St. Marcel im sog. „Pays des Dombes" bei Lyon (Ende Mai 1904). Und in einigen Herbarien fand ich von noch anderen Lokalitäten[2]) die gleichen Landformen vor.

Da Elisma natans in die Kategorie der typischen Schwimmpflanzen gehört, so findet beim Übergang zum Landleben eine Reduktion statt, die sich auf alle Teile der Pflanze, abgesehen von Blüten und Früchten selbst, erstreckt. An Stelle der linealen Wasserblätter entwickeln sich sehr kleine lineale Luftblätter von

1) Ist identisch mit E. n. var. repens Reichenbach, mit E. n. f. repens Unterabart II plantaginifolium Ascherson et Graebner, desgleichen dürfte sich sich E. n. f. repens Buchenau hauptsächlich auf Landform beziehen.

2) So von dem „Rodder Maar" bei Zissen in der Eifel, leg. Happ, 6. Aug. 1841 (Wirtgens Herbar in Bonn). Die Pflanze ist daselbst längst verschwunden durch Austrocknung des Maares, wie mein Besuch der Lokalität vor einigen Jahren zeigte. Dann vom Steinhuder See: nördliches Ufer bei Calenberg, leg. Evers, 2. Aug. 1877. (Universitätsherbar in Graz), sowie von Bonn „Im Sande an den Weihern bei der Wahner Heide", 29. Aug. 1892 (Herbar. von F. Wirtgen) etc.

nur geringer Dauer, die am Anfang und Ende der Vegetation erscheinen. An Stelle der Schwimmblätter entwickeln sich gestielte Luftblätter, die durch ihren kurzen starren Stiel und die Gestalt ihrer Spreite von ersterer abweichen. An Stelle der flottierenden Blütenstände resp. submersen Ausläufer entwickeln sich terrestre, stark verkürzte und stets anwurzelnde Ausläufer, die an ihren Stengelknoten Blüten und Laubblättchen erzeugen, ganz ähnlich wie bei E. repens forma terrestris. Die Blüten- und Fruchtbildung der Landform ist im Vergleich zu derjenigen der Schwimmform eine recht spärliche.

Im folgenden möge zunächst das Stadium der linealen Primärblätter und dann das der gestielten Spreitenblätter im einzelnen geschildert sein.

a) Stadium der linealen Primärblätter.
(Tafel III, Fig. 21.)

Die Mutterachse der Landform von E. natans beginnt ihre Blattentwicklung Mitte März bis Ende April, vorausgesetzt, daß die Pflanze, wie das die Regel ist, den Winter über nur mit dem Rhizom vegetierte. Jedes Individuum erzeugt im Vergleich zur submersen Pflanze nur sehr wenige, 3—6 lineale Primärblättchen, deren Vegetationsdauer auch nur eine kurze ist. Sie sind den submersen Wasserblättern morphologisch äquivalent und weisen im Vergleich zu diesen eine starke Verkleinerung der Blattfläche auf. Die linealen Luftblätter sind nur $^1/_5$—$^1/_{15}$ mal so lang und

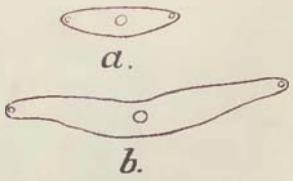


Fig. 15. *a* Querschnitt durch den mittleren Teil eines linealen Luftblattes von Elisma natans; *b* Querschnitt durch den mittleren Teil eines linealen Wasserblattes von Elisma natans. Beide Fig. 10 mal vergr.

etwa $^1/_2$—$^1/_4$ mal so breit wie die linealen Wasserblätter (Fig. 15). Die linealen Primärblätter der Landpflanze werden 10—25 mm lang und 0,5—2 mm breit. Die an der Blattbasis befindliche Scheide nimmt fast den dritten Teil der Gesamtlänge des Blattes ein. Die lineale Spreite ist dunkelgrün, unten etwas heller wie oben, dicklich und läßt abgesehen von dem auf der Unterseite, nicht oder schwach vortretenden Mittelnerv, keine Dorsiventralität erkennen. Das Blatt ist ringsum gut benetzbar.

b) Stadium der gestielten Spreitenblätter.
(Tafel III, Fig. 20.)

Die linealen Primärblätter der Landform von Elisma gehen allmählich in spatelige Blättchen über, und gegen Ende Mai kommt die definitive, den Sommer über persistierende Blattform zum Vorschein. Es sind gestielte, kurze Spreitenblättchen, die nur $^1/_4 - ^1/_{12}$ mal so lang werden als die äquivalenten Schwimmblätter. Von einer Mutterachse werden 4—12 solche kurz gestielte Spreitenblättchen gebildet, die mehr oder minder rosettenförmig gruppiert sein können. Ihre Gesamtlänge beträgt 1,7—6,3 cm. Besonders auffällig ist, daß die Spreite des Luftblattes habituell abweicht von derjenigen des Schwimmblattes. Die Blattspreite ist eiförmig bis eilänglich und nach oben zugespitzt. Die äquivalente Schwimmblattspreite dagegen ist verhältnismäßig breiter und oben stets abgerundet. Die nebenstehenden Fig. 16 und 17 veranschaulichen diese Differenzen. Auch darf man sagen, daß die Luftblattspreite im Durchschnitt etwas kleiner ist als die Schwimmblattspreite. Die Blattspreite der f. terrestris wird 12—30 mm lang und 5—15 mm breit. Der Blattrand kann rauh sein infolge feiner, weißlicher Papillen, was für Exemplare sehr sonniger Standorte gilt. Die Blattunterseite zeigt stets einen deutlich vortretenden Mittelnerv und beiderseits von ihm je einen bogigen Seitennerv, während die Oberseite stets ganz glatt ist. Die Oberseite ist grün mit einem Stich ins Graue, was bei Sonnenexemplaren besonders auffällig ist, während die Schwimmblattspreite oben stets dunkelgrün und glänzend ist. Die Unterseite der Luftblattspreite ist stets heller wie die Oberseite. Diese ist schlecht und jene gut benetzbar.

Der Luftblattstiel unterscheidet sich von dem Schwimmblattstiel zunächst durch seine geringe Länge, auf die oben schon hingewiesen wurde. Er wird 1—3,5 cm lang und 0,5—1,3 mm breit. Außerdem aber ist der Luftblattstiel halbstielrund und oberseits abgeflacht, während der Stiel des Schwimmblattes im Querschnitt rundlich ist, mit eben noch angedeuteter Dorsiventralität (Fig. 18). Und endlich ist der Luftblattstiel fest und nicht schlaff wie der Schwimmblattstiel.

Die Ausläufer der Landform werden etwa nur $^1/_4$—$^1/_{15}$ mal so lang wie die Blütenstände resp. Ausläufer der Schwimmform. Die Gesamtlänge ersterer beträgt 4—12 cm. Sie können in

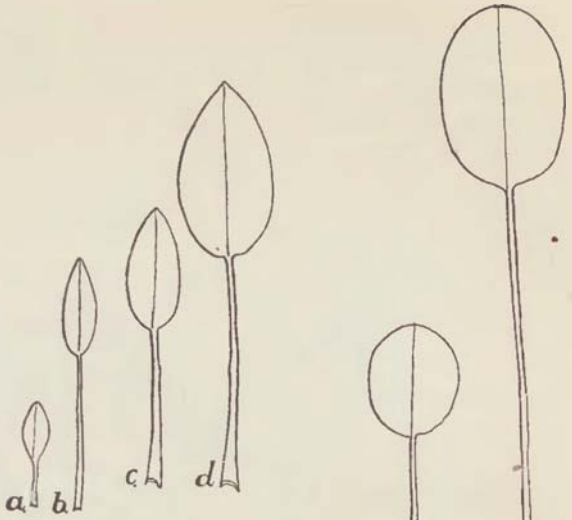


Fig. 16. Luftblattformen von Elisma natans f. terrestre. *a* ist ein Deckblatt des Blütenstandes; *b*—*d* sind gewöhnliche Laubblätter. Es unterscheiden sich die Luftblätter der Landform von den Schwimmblättern durch stark verkürzten Blattstiel, sowie durch eine verhältnismäßig schmälere und nach oben zugespitzte Spreite. Nat. Größe.

Fig. 16.

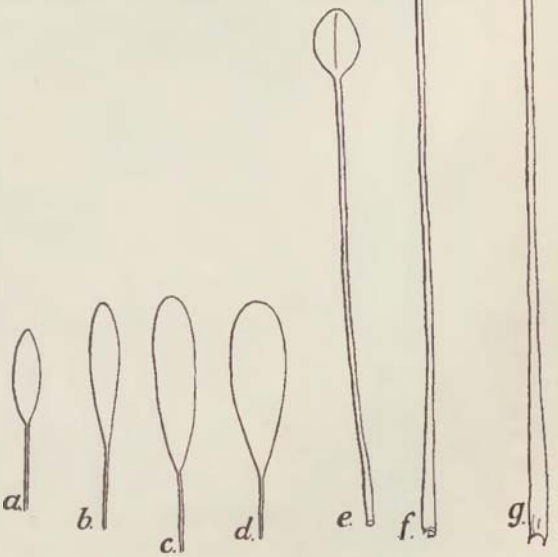


Fig. 17. Schwimmblattformen von Elisma natans. *a*—*d* Blattspreiten der zuerst gebildeten Schwimmblätter; dieselben sind länglich-verkehrt-eiförmig und nach unten zugespitzt (*b*—*d*) oder elliptisch und nach beiden Enden zugespitzt (*a*). *e* ist ein als Spreitenblatt entwickeltes Deckblatt des Blütenstandes. *f* u. *g* sind gewöhnliche Schwimmblätter. Nat. Größe.

Fig. 17.

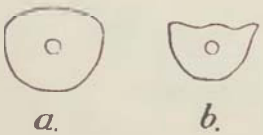


Fig. 18.

Fig. 18. *a* Querschnitt durch den mittleren Teil eines Schwimmblattstieles von Elisma natans. *b* Querschnitt durch den mittleren Teil eines Luftblattstieles von Elisma natans. 10 mal vergr.

1—5 Internodien gegliedert sein, die 1—6 cm lang und 0,5—1 mm breit werden. An den Stengelknoten treten isoliert die Blüten auf, und an ihrer Basis meist 2—3 (5) kleine Laubblättchen. Sie sind den Blättern der Mutterachse ähnlich, aber nur $^1/_2$—$^1/_1$ mal so groß wie diese. Ihre Spreite ist weniger deutlich vom Stiel abgesetzt und oft länglich bis lineal-lanzettlich, was besonders für die am weitesten von der Mutterachse entfernten Blättchen des Ausläufers gilt.

Die Blütenbildung der Landform ist eine viel spärlichere als die der Schwimmform. Die Blüten der Landform sitzen, wie schon erwähnt, isoliert an den Stengelknoten auf einem kurzen, aufrechten Stielchen von 12—35 mm Höhe. Im übrigen scheint die Blüte von derjenigen der Schwimmpflanze nicht verschieden zu sein. Nach der Befruchtung krümmen sich die Blütenstiele sichelförmig dem Boden zu, um in dieser Stellung ihre Früchte ausreifen zu lassen, die von denen der Schwimmform nicht verschieden sind.

Nach dem Verschwinden der Blüten oder auch schon früher wurzeln sich die kleinen Blütenstände der Ausläufer an der Basis an und bilden sich in kleine Laubblattsprosse um, die aber bis zum Abschluß der Vegetationsperiode mit ihrer Mutterachse noch in Verbindung bleiben können.

Der Abschluß der Vegetation ist bei der Landform des Elisma natans von besonderem Interesse. Gegen Ende Oktober tritt bei sämtlichen Laubsprossen [1]) ganz regelmäßig ein Rückschlag zur Bandblattform ein. Die Bandblattbildung wird auch da eingeleitet durch einige Übergangsblättchen, die eine allmählich kleiner werdende Blattspreite aufweisen, bis schließlich die Pflanze wieder auf dem gleichen Bandblattstadium angelangt ist, wie ich es oben schilderte. Eine solche im Herbst entstandene Primärblattform stellt Tafel III, Fig. 21 dar. Da im Freien die Bandblattform nicht überwinterungsfähig ist, so wird sie im Frühling aufs neue aus dem Rhizom regeneriert [2]).

Aus dem bisher Gesagten ersehen wir, daß auch beim Landleben das Bandblatt für Elisma einen regelmäßig wiederkehrenden Bestandteil der Vegetation bildet. Das Bandblatt als solches ist somit morphologisch als eine Primärblattbildung aufzufassen. Und

1) Selbstverständlich sind hier die ursprünglich Blüten tragenden Ausläufersprosse mit inbegriffen.

2) Vergleiche auch das weiter unten über die Überwinterung von Elisma n. Gesagte.

die Anpassungsfähigkeit des Bandblattes an verschiedenartige Medien kommt hauptsächlich dadurch zum Ausdruck, daß bei der Entwicklung in der atmosphärischen Luft das Blatt fest und die Blattfläche sehr klein bleibt, während bei der Entwicklung unter Wasser das Blatt schlaff und zart wird und die Blattfläche sich stark vergrößert. Und ferner ist noch besonders hervorzuheben, daß die Rückkehr zur Bandblattform bei Elisma natans stattfinden kann, ohne daß das Wasser als umgebendes Medium auf die Pflanze einwirkt. Als Ursache, welche den Rückschlag erzeugt, kann somit auch nicht das nasse Element verantwortlich gemacht werden. Es wird da in allererster Linie Mangel an Reservestoffen die Ursache des Rückschlags sein, der jetzt zur Geltung kommt, nachdem die Pflanze den Sommer über Spreitenblätter und Früchte gebildet hat. Und erst in zweiter Linie mag auch noch die im Herbst sich einstellende kühlere Temperatur bei der Rückkehr zur Bandblattform als Faktor mit in Betracht kommen.

IV. Submerse Bandblattformen des tiefen Wassers

Tiefwasserformen, Elisma natans forma sparganiifolium Fries.

Submerse Bandblattformen von Elisma natans (Tafel III, Fig. 22), die auch als forma sparganiifolium bezeichnet werden dürfen, sind uns schon oben verschiedene Male begegnet. Wir sahen, wie von der Bandblattform im Frühling die Entwicklung der Schwimmform ausgeht und wie letztere im Herbst in die Bandblattform wieder zurückkehrt. Den ganzen Winter hindurch kann diese Bandblattform bei jeder beliebigen Wassertiefe am Leben bleiben, sofern ein direkter Einschluß von Eis nicht stattfindet. Das Stehenbleiben der Pflanze auf dem Bandblattstadium während des Winters hängt in erster Linie mit der Individualität zusammen und erst in zweiter mit der niederen Temperatur. Außerdem aber sahen wir, daß die submerse Bandblattform im tieferen Wasser (25—45 cm) weit größere Bandblätter erzeugt und länger am Leben bleibt als im seichteren, 6—8 cm tiefen.

Aber auch den ganzen Sommer über kann Elisma natans auf dem Bandblattstadium verharren, sofern das Wasser eine ganz bestimmte Tiefe erreicht, welche die Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern und Blütenständen übersteigt.

Die folgenden Wasserblattformen sind alle in 70—400 cm tiefem Wasser während der Sommermonate gezüchtet, und für sie alle gilt, daß sie im Vergleich zu denen des 25—45 cm tiefen Wassers eine stets zunehmende Reduktion erkennen lassen, die im allgemeinen Hand in Hand geht mit der zunehmenden Wassertiefe. In 70, 150 und 300 cm tiefem Wasser führt die Pflanze ihre Vegetation immer noch fort in mehr oder minder reduzierter Form. In 400 cm tiefem Wasser dagegen ist das Wachstumsminimum bereits überschritten, und die Pflanze kann nur noch in höchst kümmerlicher Form und für sehr beschränkte Zeit ihre Existenz führen.

Die im folgenden zu schildernden Tiefwasserformen von Elisma habe ich ausschließlich auf dem Wege der Kultur gewonnen.

1. Kulturversuch in 70 cm tiefem Wasser.

Elisma natans kann schon in 70 cm tiefem Wasser den ganzen Sommer über auf dem Bandblattstadium stehen bleiben. Ich beobachtete das an 4 Kulturen, die vom Herbst 1899 bis zum Herbst 1900 resp. vom Herbst 1903 bis Herbst 1904 in 70 cm tiefem Wasser gehalten wurden. Das Resultat der letzteren Kultur sei hier kurz mitgeteilt. Sämtliche Individuen hatten Mitte bis Ende Juli nur Bandblätter gebildet, die 4—7 cm lang und 2—2,4 mm breit waren. Es war von mehreren Individuen der Versuch zur Blütenbildung gemacht worden. Bei den einen blieb der erst wenige Zentimeter lange Blütenstand zwischen den Laubblättern stecken. Bei den anderen jedoch hatte er seine definitive Länge erreicht; der längste war 58 cm lang, blieb aber auch noch weit hinter dem Wasserspiegel zurück; er trug zwei Hochblattquirle, die nur aus häutigen Blättchen sich zusammensetzten. Aus dem unteren ragte bei diesem Blütenstand ein 12 cm langes und 0,5 mm breites Wasserblatt hervor, während in dem oberen die Blüten im unentwickelten Stadium verharrten. Ausläuferbildung war nur vereinzelt eingetreten. Die Stolonen waren 5—17 cm lang und bestanden aus 1—2 Stengelgliedern. An einem dieser Ausläufer, der sich schon anwurzeln wollte, war auch zwischen den kleinen Wasserblättchen eine unentwickelte Blütenknospe sichtbar.

Ein anderer, mit E. natans ausgeführter Kulturversuch (S. 125 f.) zeigte, daß in 70 cm tiefem Wasser die Bildung von Schwimmblättern und schwimmenden Blütenständen unter Umständen eintreten kann. Dieses verschiedene Verhalten rührt nur daher, weil in einer Wassertiefe von 70 cm die äußerste Grenze für die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele von Elisma natans erreicht ist.

In der freien Natur habe ich bis jetzt nur ein einziges Mal im tiefen stehenden Wasser Bandblattformen von Elisma natans reichlich vorgefunden, und zwar in einem der „Scheuerteiche“ auf dem Artillerie-

schießplatz bei Wahn (zwischen Bonn und Köln). Die größeren Sproßachsen trugen 15—20 lineale Wasserblätter, die 14—26 cm lang und und 1—2 mm breit waren. Es kann jedoch dieser Befund in Frage gezogen werden. Da die betreffenden Teiche als Pferdeschwemme dienten, so mögen auch häufige Beschädigungen der Pflanze hemmend auf sie eingewirkt haben. Die von mir gesammelten Pflanzen standen zum Teil am Rande in einer Tiefe von einigen Fuß und zum Teil schwammen sie massenhaft entwurzelt an der Wasseroberfläche.

2. Kulturversuch in 150 cm tiefem Wasser.

Ein Kulturversuch in 150 cm tiefem Wasser wurde vorgenommen zwischen 15. März und 21. Juli 1904. Der betreffende Kulturkasten war am Rande des Altrheins in Neuhofen in 50 cm tiefem Wasser überwintert worden und wurde erst am 15. März in 150 cm tiefes verbracht. Eine Zwischenkontrolle fand am 9. Juni 1904 statt.

In der oben angegebenen Zeit (15. März bis 21. Juli) blieben die Pflanzen in der besten Verfassung. Sie wurden alle auf dem Bandblattstadium zurückgehalten. Die Bandblätter waren 4—10 cm lang und 1,5—2,2 mm breit. Nur wenige und spärliche Ausläufer wurden gebildet, die nur 1—3 cm lang waren.

3. Kulturversuch in 3 m tiefem Wasser.

Ein solcher wurde angestellt mit einigen kräftigen Landindividuen des Elisma natans, die zwei Monate lang vom 29. August bis 28. September 1899 in 3 m tiefem Wasser gehalten wurden.

Am 28. Oktober ist nur noch ein Individuum in der Kultur vorhanden, das sich allerdings stattlich entwickelt hatte. Die ehemaligen Luftblätter waren in dieser Zeit gänzlich verfault, aber noch in Rudimenten vorhanden. Ein Versuch zur Schwimmblattbildung scheint nicht gemacht worden zu sein. An der Hauptachse waren zunächst zwei Übergangsblätter gebildet worden, deren lanzettliche Spreite mehr oder minder zart und rudimentär war. Auf diese folgten 3 außergewöhnlich lange Wasserblätter von 20—24 cm Länge. Die späteren 6 Wasserblätter waren beträchtlich kürzer und nur 10—14 cm lang. Ihre Breite betrug 1—2 mm. Im übrigen hatten die Wasserblätter alle Eigenschaften wie die oben geschilderten.

Die Hauptachse hatte nur einen einzigen Ausläufer neu gebildet, der 13 cm lang war. Er bestand aus 7 Internodien, die 1—3 cm lang waren. Die an den Stengelknoten befindlichen Laubsprosse sind sämtlich festgewurzelt und tragen 4—6 Wasserblätter, die 6—10 cm lang und 1—1,8 mm breit sind.

4. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser.

Die von mir in 4 m tiefem Wasser vorgenommenen Kulturversuche ergaben alle drei ein ziemlich übereinstimmendes Resultat. Elisma natans kann bei dieser Wassertiefe wohl noch eine Zeitlang als kümmer-

liche Form fortleben, verfällt aber dabei stets einem langsamen Siechtum, das mit dem Tod der Pflanze endet. Die drei Versuche wurden zu verschiedener Jahreszeit vorgenommen.

Versuch A.

Zur Verwendung kamen jugendliche Landpflanzen, die erst wenige Blätter gebildet hatten, von denen die einen noch lineal waren und die anderen schon eine spatelförmige Spreite gebildet hatten. Ihre durchschnittliche Länge betrug 3 cm. Die Kultur, die eine ganze Anzahl solcher Individuen umfaßte, wurde in 4 m tiefem Wasser gehalten vom 12. Mai bis 5. September 1903.

Die 1. Kontrolle am 24. Juni 1903 ergab folgendes Resultat. Ein Versuch zur Schwimmblattbildung[1]) ist nicht gemacht worden. Auf die ehemaligen Luftblätter folgten je 2—3 Übergangsblätter, die 10—22 cm lang waren und deren rudimentäre Spreite 2,5—5 mm lang und 2—2,5 mm breit war. Sodann folgten je 3—5 typische lineale Wasserblätter, die 8—14,5 cm lang und 1,5—2 mm breit waren. Die Bildung von Ausläufern schien gänzlich unterdrückt worden zu sein.

Bei der 2. Kontrolle am 5. September 1903 zeigte sich, daß sämtliche Individuen zugrunde gegangen waren.

Versuch B.

Zur Verwendung kam eine Kultur mit zahlreichen Landindividuen die schon wohlentwickelte 3—4 cm lange Spreitenblätter gebildet hatten. Da und dort war die Entwicklung von Seitenachsen schon eingeleitet und mit bloßem Auge gut sichtbar. Die Kultur wurde vom 16. Juni bis 5. September 1903 in 4 m tiefem Wasser gelassen.

Die 1. Kontrolle wurde am 15. Juli vorgenommen und ergab folgendes Resultat. Nur von zwei Individuen war der Versuch gemacht worden, „Schwimmblätter" zu erzeugen; die zwei vorhandenen waren 35 cm und 40 cm lang und jetzt schon fast gänzlich verfault. Die meisten Laubsprosse ließen auf die ehemaligen Luftblätter je 2—3 langstielige Übergangsblätter folgen von 8—16 cm Länge. Die lanzettliche Spreite ist da und dort zurückgekrümmt und mißt 1,5—2,5 cm Länge und 3—6,5 mm Breite. Der Blattstiel ist im Querschnitt dreiseitig bis fast rundlich und mit unregelmäßigen Längsfurchen versehen. Das letzte oder auch die beiden letzten Blättchen waren lineale Wasserblätter von 6—8 (12) cm Länge und 1,5 mm Breite. Die Seitensprosse, die beim Versenken unter das Wasser schon vorhanden waren, hatten 1—2 kleine, spatelige Übergangsblättchen gebildet und 1 Bandblättchen.

Die 2. Kontrolle am 5. September 1903 zeigte, daß bereits sämtliche Individuen zugrunde gegangen waren.

Versuch C.

Dieser Versuch wurde angestellt mit einer Landkultur von Elisma natans, deren Individuen zum Teil schon geblüht und gefruchtet hatten.

1) Nur bei 2 Exemplaren fand sich ein 14 und ein 17 cm langes „Schwimmblatt" vor mit noch ziemlich breiter Blattfläche, die aber auch schon ganz verfault war.

Die Kultur wurde vom 21. August bis 22. Oktober 1903 in 4 m tiefem Wasser gehalten. Innerhalb dieser Zeit waren sämtliche Exemplare bis auf zwei zugrunde gegangen und trugen noch ihre verfaulten Spreitenblätter. Das größere der beiden noch lebenden Individuen hatte 3 Übergangsblättchen und 4 lineale Wasserblätter, die 5,5—11 cm lang und 0,6—1 mm breit waren. Das kleinere dagegen trug 3 Übergangsblätter und 2 lineale Wasserblätter von 3—4 cm Länge und 1 mm Breite.

Überblicken wir zum Schluß nochmals kurz die Lebensweise der linealen Bandblätter. Dieselben können sich sowohl dem Aufenthalt in der Luft als auch dem unter Wasser anpassen. Das Bandblatt hat das Optimum seiner Entwicklung mit Bezug auf seine Größe bei einer Wassertiefe von ca. 25—45 cm. Sowohl die obere als auch die untere Grenze der Bandblattbildung verschiebt sich entsprechend der jeweiligen Jahreszeit. Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten, so findet mit abnehmender Wassertiefe eine fortschreitende Hemmung hinsichtlich der Vegetationsdauer und Blattgröße statt. In seichtem (6—10 cm tiefem) Wasser weisen die submersen Bandblattformen eine nur geringe Entfaltung auf. Ihren Höhepunkt erreicht diese Hemmung beim Aufenthalt auf dem Land, woselbst nur wenige sehr kleine Bandblätter von sehr kurzer Dauer erzeugt werden. Wird das Optimum der Bandblattentwicklung nach unten zu überschritten, so bleibt die Pflanze auf dem Bandblattstadium stehen, erfährt aber mit zunehmender Wassertiefe eine stete Hemmung, welche zunächst die Blattgröße und Ausläufer und schließlich auch die Vegetationsdauer betrifft. Während in 70 cm, 150 cm und 300 cm Wassertiefe die Pflanze immer noch ihre Existenz fortzuführen vermag in mehr oder minder reduzierter Gestalt, werden für dieselbe in 400 cm tiefem Wasser die Standortsbedingungen so ungünstige, daß sie nur noch in höchst kümmerlicher Form und nur für kurze Zeit ihr Leben fristen kann. Bei dem Reduktionsprozeß der Bandblattform, wie er sowohl oberhalb als auch unterhalb des Bandblattoptimums stattfindet, sind eine Reihe verschiedener Faktoren beteiligt. Unter diesen wird jedoch der jeweiligen Wassertiefe die wichtigste Rolle zukommen; während in zweiter Linie die jeweilige Lichtzufuhr in Betracht zu ziehen ist. Wie ich weiter unten zeigen werde, sind die Bandblätter hinsichtlich ihres Lichtbedürfnisses einer mäßigen, aber ganz bestimmten Lichtzufuhr angepaßt; dagegen erfährt das Bandblatt eine Hemmung sowohl bei zu intensiver, als auch bei zu geringer Lichtzufuhr.

V. Keimlinge von Elisma natans.

Während die ausgereiften Samen von Alisma Plantago, A. graminifolium, Echinodorus ranunculoides, E. r. var. repens und Damasonium stellatum sofort keimungsfähig sind, ohne eine besondere Ruheperiode durchgemacht zu haben, scheint Elisma natans eine solche nötig zu haben. Wenigstens ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, die Samen von Elisma natans im selben Sommer, in dem sie ausreiften, in eigens angesetzten Kulturen zur Keimung zu bringen. Auch habe ich noch nie beobachtet, daß die Samen auf der Mutterpflanze auskeimen können, wie ich das ja bei Echinodorus ranunculoides und Damasonium stellatum vielfach beobachtete. Die Keimlinge von Elisma natans habe ich durch Aussaat zweimal gewonnen, und zwar in 2—3 cm tiefem Wasser.

In den ersten Stadien verhält sich Elisma natans ganz ähnlich wie A. Plantago. Elisma natans erzeugt in seichtem Wasser zunächst einen pfriemlichen und drehrunden, 10—15 mm langen Cotyledon. Auf ihn folgen 3—4 schmale, lineale Bandblättchen, die 2—2,5 cm lang und 0,5—0,7 mm breit sind. Sie sind zart, halbdurchsichtig, dunkelgrün und lassen keine Dorsiventralität erkennen. Auf diese linealen Primärblätter folgt je ein Übergangsblatt mit spatelig verbreitertem Ende. Dann erst erscheinen die Schwimmblätter, von denen jedes Exemplar 1—3 trug. Sie sind mit einer 4—6 mm langen und 2—3 mm breiten Spreite ausgerüstet. Leider ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, das weitere Geschick der Keimlinge zu studieren.

VI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei Elisma natans.

Mit Elisma natans habe ich zwei verschiedene Versuchsreihen angestellt, um den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung zu prüfen. Die eine Versuchsreihe wurde angestellt mit Wasserblattformen und die andere mit Landformen.

Die Versuchsanordnung war folgende. Die für den Versuch zu verwendenden Kulturen wurden in einen etwa 1 cbm großen Holzkübel gesetzt, der mit Wasser gefüllt war. Die einen Töpfe wurden bei gewöhnlicher Belichtung gehalten und sollten

als Kontrolle dienen; die andern aber wurden dadurch verdunkelt, daß sie mit einem zweiten Topf von oben her bedeckt wurden. Dieser zweite, als Dunkelkammer dienende Topf tauchte mit seinem Rand einige Zentimeter tief unter das Wasser und wurde von unten her gestützt entweder von einem eben so großen Topf (wie in Versuchsreihe 1)[1]), der aufrecht stand, oder von entsprechend hohen Backsteinen (wie in Versuchsreihe 2)[1]). Selbstverständlich wurde das Bodenloch des Topfes noch besonders bedeckt, um das Licht abzuhalten. Um nun zu prüfen, in wie weit etwaige Temperaturdifferenzen den Versuch beeinflussen, wurde täglich die Wassertemperatur in der Dunkelkammer gemessen, durch Einschieben eines entsprechend langen Thermometers in das Topfloch und ebenso die Wassertemperatur außerhalb der Dunkelkammer.

Versuchsreihe 1 (Versuche mit Bandblattformen.)

Versuch A

wurde angestellt zwischen 30. April und 17. Juni 1904 bei 10 cm Wassertiefe mit 4 Kulturtöpfen, die den Winter über in 60 cm tiefem Wasser gehalten wurden. Die Bandblätter waren 4—9,5 cm lang und 2—3 mm breit. Am 17. Juni standen die Exemplare der Dunkelkammer noch sämtlich auf dem Bandblattstadium. Sie wiesen habituell kaum eine Veränderung auf, doch waren sie blaß und schwächlich aussehend. Die Temperatur der Dunkelkammer schwankte innerhalb der genannten Zeit zwischen 7° und 16° R: die mittlere Temperatur betrug 13,17° R.

Die zwei entsprechenden Kontrolltöpfe, die bei gewöhnlicher Belichtung standen in derselben Wassertiefe und im selben Kübel, hatten sich längst in typische Schwimmpflanzen umgebildet, während die Wasserblätter nur noch da und dort in Rudimenten zu sehen waren. Jede Hauptachse hat drei bis vier 13—17 cm lange Schwimmblätter, deren Spreite 15—18 mm lang und 8—11 mm breit ist, und zudem je 1 bis 2 Blütenstände, die 15—20 cm lang sind. Das die Kontrolltöpfe umgebende Wasser hatte eine Temperatur von 10°—22° R; und die mittlere Temperatur betrug in obengenannter Zeit 16,5° R.

Versuch B

wurde ebenfalls mit Bandblattformen angestellt zwischen 23. Juli und 24. August 1904, und zwar in nur 6—7 cm tiefem Wasser. Die zwei

1) Ich möchte hier bemerken, daß die für die zweite Versuchsreihe angewendete Methode jedenfalls die bessere ist, da so viel leichter eine Kommunikation zwischen dem Wasser der Dunkelkammer und dem außerhalb derselben befindlichen stattfinden kann. Daher kommt es auch, daß bei Versuchsreihe 1 größere Temperaturdifferenzen zum Vorschein kamen wie bei Versuchsreihe 2.

für den Versuch verwendeten Kulturen hatten den Sommer über in 70 cm tiefem Wasser gestanden und hatten bis dahin nur Bandblätter gebildet. Die 20 Exemplare, welche einen Monat lang bei Lichtabschluß gehalten waren, hatten sich in dieser Zeit kaum verändert. Die Wassertemperatur der Dunkelkammer betrug $15^0 - 18{,}4^0$ R und die mittlere Temperatur $16{,}2^0$ R.

Die zugehörigen Kontrollexemplare dagegen hatten je 3—5 Schwimmblätter gebildet von 7,5—8,5 cm Länge und einer 11—13 mm langen und 4—7 mm breiten Spreite. Da und dort ist auch die Blütenbildung schon im Gange. Die Wassertemperatur außerhalb der Dunkelkammer betrug überhaupt $16^0 - 22^0$ R, und die mittlere Temperatur betrug $19{,}2^0$ R.

Versuchsreihe 2 (Versuche mit Landformen, die in seichtes Wasser versetzt wurden.)

Diese Versuchsreihe wurde mit drei Kulturtöpfen von Landformen angestellt. Zwei Töpfe wurden im Dunkeln gehalten in 20 cm Wassertiefe und eine wurde bei normaler Belichtung gehalten bei derselben Wassertiefe. Die zum Versuch verwendeten Landformen hatten 2,5—3,5 cm lange Luftblätter. Blütenbildung war erst ganz vereinzelt eingetreten. Die Versuchsdauer umfaßte die Zeit vom 18. Juni bis 2. August 1904.

Die 1. Kontrolle am 3. Juli ergab, daß in der Dunkelkammer zwei kleine, schwächliche Sprosse zur Bandblattform zurückgekehrt waren. Das eine Exemplar hatte ein und das andere zwei lineale Wasserblätter gebildet von 9—11,5 cm Länge und 2 mm Breite. Alle anderen Sprosse jedoch haben Schwimmblätter gebildet, die durchschnittlich länger gestielt sind als die Schwimmblätter der Kontrollkultur. Die Blattfläche ist vergilbt und bei vielen Blättern zusammengerollt. Die Gesamtlänge der Schwimmblätter beträgt 23,7—27 cm.

Die Kontrollkultur hatte in derselben Zeit bei normaler Belichtung zahlreiche Schwimmblätter gebildet von 22,5—24 cm Länge.

Tägliche Temperaturmessungen haben ergeben, daß das Wasser der Dunkelkammer und das außerhalb derselben befindliche in der Frühe um 8 Uhr auch an warmen Tagen keine Differenz aufwies im Vergleich zu demjenigen, das sich außerhalb der Dunkelkammer befand; dagegen stellte sich eine solche Differenz ein während der Mittagsstunden, welche jedoch sehr gering war und $0{,}0^0$—1^0 R betrug. Das außerhalb der Dunkelkammer befindliche Wasser war dann etwas höher temperiert. In der Dunkelkammer waren die Temperaturverhältnisse folgende: An der Oberfläche des Wassers betrug die Temperatur überhaupt 11,5—$19{,}5^0$ R, und die mittlere Temperatur betrug $16{,}8^0$ R. In 20 cm Wassertiefe betrug die Temperatur überhaupt 11^0—$15{,}5^0$ R und die mittlere Temperatur $13{,}7^0$ R. Die außerhalb der Dunkelkammer stattgehabten Temperaturverhältnisse waren dementsprechend um $0{,}0^0$—1^0 R höher.

Die 2. Kontrollaufzeichnung der Kulturen fand statt am 2. August 1904. Die Kultur der Dunkelkammer ist stark zurückgegangen. Schwimmblattspreiten sind kaum mehr vorhanden, wohl aber noch ganz oder teilweise erhaltene

Blattstiele. Von 18 untersuchten Individuen der Dunkelkammer zeigten 13, daß das letzte noch sichtbare unentwickelte Blatt ein deutliches Spreitenblatt war, das aber in seiner Entwicklung gehemmt worden war. Die fünf kleinsten Exemplare dagegen trugen als letztgebildetes Blatt ein submerses spatelförmiges Blättchen.

Die entsprechende Kontrollkultur dagegen hatte normale blühende und auch fruktifizierende Pflanzen erzeugt.

Die Temperaturverhältnisse bis 2. August sind von den oben angegebenen nicht wesentlich verschieden gewesen.

Im Anschluß an die ausgeführten Versuche mag noch eine diesbezügliche, in der freien Natur gemachte Beobachtung hier mitgeteilt sein. Ich fand am 29. August 1898 in einem der „Scheuerteiche" bei Wahn (Bonn), der zum Schwemmen der Pferde benutzt wurde, zahlreiche losgerissene Pflanzen an der Wasseroberfläche schwimmend vor. Es waren lauter Wasserblattsprosse, die soeben sich in Schwimmblattsprosse umgebildet hatten, während die Bandblätter im Begriff waren abzusterben. Nicht nur die Wassersprosse selbst hatten kleine Schwimmblättchen gebildet, sondern es hatte auch die Neubildung von Ausläufern stattgefunden, die bis zu 30 cm lang waren und sich aus 2—5 Internodien zusammensetzten. Die an den Stengelknoten befindlichen Laubtriebe trugen je nachdem 2—6 Schwimmblätter, die 4—6 cm lang waren und eine Spreite von 9—11 mm Länge und 3—6 mm Breite hatten. Da sich unter besagten Umständen die Pflanzen in den ungünstigsten Existenzbedingungen befanden, so dürfte die Umbildung der Wasserblattsprosse in die Schwimmblattsprosse in allererster Linie auf intensive Belichtung zurückzuführen sein.

Fassen wir das Gesagte nochmals kurz zusammen. Aus Versuchsreihe 1 ergibt sich folgendes Resultat:

1) Lichtabschluß kann Elisma natans während der Sommermonate auf dem Bandblattstadium zurückhalten, und es kann die Pflanze für lange aber jedenfalls nur für ganz bestimmte Zeit bei gänzlichem Lichtabschluß ihre Existenz fristen. Dagegen wird durch Lichtabschluß die Bildung von Schwimmblättern völlig unterdrückt.

2) Bedeutende Lichtzufuhr übt einen derartig hemmenden Einfluß auf die Bandblattbildung aus, daß dieselbe in kurzer Zeit völlig unterdrückt wird, sie befördert dagegen in hohem Grade die Schwimmblattbildung.

Eine Fehlerquelle ergibt sich für beide Versuche aus der Temperaturdifferenz. Dieselbe ist aber nur gering und kann somit das Resultat des Versuches auch nicht in ausschlaggebender Weise beeinflußt haben.

Das Resultat der zweiten Versuchsreihe jedoch bildet mit demjenigen der ersten einen scheinbaren Widerspruch.

Die in 20 m tiefes Wasser versenkte Landform von Elisma natans ließ sich durch Lichtabschluß nicht zwingen, zur Bandblattform zurückzukehren, was man doch hätte erwarten sollen; eine Ausnahme machten nur einige äußerst schwächliche Sprosse, bei denen die Umbildung eine sehr unvollkommene war. Die geringe Temperaturdifferenz von 0,0—1 °R, die sich während des Versuches geltend machte, konnte sicherlich keine Fehlerquelle für den Versuch ergeben.

Dieser scheinbare Widerspruch ist biologisch folgendermaßen erklärbar. Einmal müssen wir bedenken, daß die Pflanzen schon mit Spreitenblättern versehen waren, wie sie in die Dunkelkammer gesetzt wurden: und an dem Vegetationspunkt werden gewiß schon viele Spreitenblätter vorgebildet gewesen sein. Und zweitens hatte die Pflanze mit Hilfe ihrer Spreitenblätter schon ein beträchtliches Reservequantum aufgespeichert, welches ausreichte, um die Bildung der schon angelegten Spreitenblätter auch in der Dunkelkammer noch lange fortzusetzen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen ja auch die wenigen, höchst schwächlichen Sprosse, die von allen eine Ausnahme machten und allein zur Bandblattform zurückkehrten.

Wenn wir schließlich, abgesehen von den ausgeführten Versuchen, noch in Erwägung ziehen, daß das Optimum der Bandblattentwicklung sowohl als auch der Spreitenblattentwicklung zusammenfällt mit einer ganz bestimmten Wassertiefe die sich aber ihrerseits wieder deckt mit einer ganz bestimmten Lichtregion, so gelangen wir zur Aufstellung folgender Sätze:

1) Das Bandblatt von Elisma natans ist einer nur mäßigen, aber ganz bestimmten Lichtzufuhr angepaßt. Wird dieses Optimum der Belichtung nach oben oder unten zu überschritten, so macht sich ein Hemmungsprozeß geltend; der einerseits bei völliger Dunkelheit und andererseits bei direkter Lichtzufuhr sein Maximum erreicht hat.

Völliger Lichtabschluß läßt die Bandblattbildung wohl eine Zeitlang noch fortgehen, übt aber allmählich einen hemmenden Einfluß auf sie aus und kann sie gänzlich zum Stillstand bringen. Eine noch größere Hemmung als gänzlicher Lichtentzug übt direkte Belichtung auf die Bandblätter aus. Die Bandblätter werden hinsichtlich ihrer Zahl, Größe und Vegetationsdauer auf das äußerste reduziert, wie das die Landpflanze zeigt, welche der direkten Belichtung ausgesetzt ist.

2) Die Spreitenblätter von Elisma natans sind im Gegensatz zu den Bandblättern einer bedeutenden Lichtzufuhr angepaßt, und zwar werden die kleinen Luftblätter der Landform einer noch intensiveren Belichtung angepaßt sein als die Schwimmblätter, denen das Wasser einen bestimmten Teil des Lichtes entzieht. Die starke Reduktion, welche das Spreitenblatt beim Übergang zum Landleben erfährt, wird wenigstens bis zu einem gewissen Grad auch die Folge der direkten Einwirkung des Sonnenlichtes sein. Gänzlicher Lichtabschluß unterdrückt die Spreitenblätter überhaupt, sofern solche am Vegetationspunkt nicht schon angelegt waren.

VII. Umbildungen der verschiedenen Standortsformen von Elisma natans.

(Tafel IV, Fig. 23 und 24.)

Da wir im großen und ganzen drei Stadortsformen für Elisma natans kennen gelernt haben, so sind sechs verschiedene Umbildungsweisen möglich.

Am meisten interessiert uns die Umbildungsweise der Landform, die sich ganz entsprechend den jeweiligen Umständen entweder in die Schwimmform oder in die submerse Form umbilden kann.

A. Umbildungen der Landform.

Versuch 1.

Als Versuchsmaterial fanden zwei Töpfe mit Landformen Verwendung, welche bis zum 20. Juli 1904 in ganz gleicher Weise behandelt worden waren und bis dahin noch nicht zur Blüte gekommen waren. Die Luftblätter hatten eine Länge von 1,8—4 cm und ihre Lamina war 11—25 mm lang und 5,5—12 mm breit. Der eine Topf wurde in 25 cm tiefes und der andere in 80 cm tiefes Wasser versenkt. Beide wurden vom 20. Juli bis 1. August 1904 unter Wasser gehalten.

1a) Die in 25 cm tiefes Wasser versenkte Kultur ergab am 1. August 1904 folgendes Resultat. Sämtliche (10) Hauptachsen hatten je nachdem 1—3 Übergangsblätter gebildet, auf welche 3—5 Schwimmblätter folgten von 20—35 cm Länge. Nur einige der kleinsten Seitenachsen sind zur Bandblattform zurückgekehrt oder sie sind im Begriff, zum Bandblatt zurückzukehren. Die Wassertemperatur, welcher die Kultur ausgesetzt war betrug 10,5—22,5°R, und die mittlere Temperatur 20,9°R.

1b) Die in 80 cm tiefes Wasser versenkte Kultur ergab am 1. August 1904 folgendes Resultat: Die Mehrzahl der Sprosse ist zur

Bandblattform zurückgekehrt. Die Hauptachsen tragen 2—4 Übergangsblätter, auf welche je 3—4 Bandblätter folgten von 6—9 cm Länge und 1—2,5 mm Breite. Die Seitenachsen haben 0—2 Übergangsblätter und 2—4 Bandblätter gebildet von 3,5—6 cm Länge und 1—2 mm Breite. Einige kleine neugebildete Seitenachsen sind 5—15 cm lang und tragen 1—2 kleine Sprosse. Von dem eben besagten Verhalten machen nur vier Individuen eine Ausnahme; sie haben mehrere langstielige „Schwimmblätter" erzeugt, die jedoch mit ihrer vertikal stehenden Spreite weit hinter der Wasseroberfläche zurückblieben. Bis 15. August 1904 waren jedoch auch diese Exemplare zur Bandblattform zurückgekehrt. Die Temperatur, welcher die Kultur in 80 cm tiefem Wasser ausgesetzt war, betrug 18,4°—21,6° R, und die mittlere Temperatur betrug 20,1° R.

Versuch 2.

2a) Ein Topf mit mehreren Landpflanzen, die zum Teil schon geblüht und gefruchtet hatten, wurde vom 5. bis 12. August 1903 in 5 cm tiefem Wasser gehalten. Innerhalb dieser Zeit hatte fast jedes Exemplar schon ein typisches Schwimmblatt gebildet, das 6—7,5 cm lang war und mit kleiner eiförmiger Spreite auf dem Wasserspiegel schwamm; auch der Blattstiel war ziemlich schlaff und konnte außerhalb des Wassers die Spreite kaum mehr aufrecht tragen.

2b) Eine Landkultur des Elisma natans, die schon geblüht und gefruchtet hatte und deren Spreitenblätter 2—3 cm lang waren, wurde vom 11. September bis 9. Oktober 1899 in 5 cm tiefem Wasser gehalten. In dieser Zeit waren die Luftblätter fast gänzlich abgestorben. Schwimmblattbildung trat nicht ein. Jeder Laubsproß hatte einige wenige submerse Übergangsblätter gebildet und nach diesen je 2—3 lineale Wasserblätter, die 3—4 cm lang waren.

Versuch 3

wurde angestellt mit sehr kräftigen aber noch gänzlich sterilen Landindividuen, deren Blätter 2,2—7 cm lang waren und deren Spreite 12—20 mm lang und 7—11 mm breit war. Versuch a wurde in 20 cm tiefem Wasser und b in 70 cm tiefem vorgenommen, beide zwischen 1. und 13. August 1902.

3a) Zur Verwendung kamen drei Individuen die in 20 cm tiefem Wasser gehalten wurden vom 1. bis 13. August 1902.

Innerhalb dieser Zeit hatte jede Mutterachse je 1—3 Schwimmblätter gebildet, die 23—24 cm lang waren und deren schwimmende Spreite 1,9—2,4 cm lang und 8—10 mm breit war. Zwischen die ehemaligen Luftblätter und die Schwimmblätter schoben sich nur wenige Übergangsblätter ein, die 7—9 cm lang waren und deren Spreite noch der Luftblattspreite ähnlich war. Die ehemaligen Luftblätter der Landpflanze waren wohl noch sämtlich vorhanden, aber die meisten waren schon im Absterben begriffen.

Ein etwas anderes Verhalten zeigten die Seitensprosse, welche am Termin der Versenkung zum Teil Blüten und zum Teil schon Früchte angesetzt hatten. Schwimmblattbildung war nirgends eingetreten. Entsprechend dem jeweiligen Alter der einzelnen Blütensprosse, waren die-

selben mehr oder minder stark in Wasserblattsprosse modifiziert. Zunächst wurden je 1—2 Übergangsblättchen gebildet von verschiedener Größe und Konsistenz; und auf sie folgten 1—2 lineale Bandblättchen, die 1,5—7 cm lang und 1—1,5 mm breit waren. Halbreife Früchtchen konnten unter Wasser wohl ganz ausreifen, dagegen sind Blütenknospen in ihrer Weiterentwicklung gehemmt worden, wenn auch da und dort noch eine wesentliche Streckung des Knospenstieles (bis 9 cm) stattgefunden hat. Hier und da hat auch die Neubildung eines Ausläufers stattgefunden, der 2—17 cm lang, sehr schlaff war und an der Spitze einen noch wenig entwickelten Sproß mit eben noch sichtbaren Blütenanlagen trug.

3 b) Zur Verwendung kamen vier Individuen der oben besagten Pflanze, welche in 70 cm tiefem Wasser gehalten wurden vom 1. bis 13. August 1902 (Tafel IV, Fig. 23).

In dieser Zeit hatte jede Hauptachse 1—2 Übergangsblätter (= U in Fig. 23) und 3—5 sehr langstielige „Schwimmblätter" (= S in Fig. 23) gebildet. Desgleichen hatte auch ein kleiner Seitensproß zwei derartige „Schwimmblätter" gebildet. Die meisten „Schwimmblätter" waren 42 bis 58 cm lang, nur eins war 65 cm und ein zweites 72 cm lang. Die zugehörige Schwimmblattspreite war 20—24 mm lang und 6—10 mm breit. Von sämtlichen „Schwimmblättern" konnte jedoch nur ein einziges, das längste, die Wasseroberfläche eben noch erreichen und mit seiner Spreite schwimmen. Alle anderen Blätter mußten mit ihrer senkrecht stehenden Spreite in größerer oder geringerer Entfernung vom Wasserspiegel bleiben. Das Verhalten der Seitenachsen war ein ganz ähnliches wie das beim vorigen Versuch. Die an ihm neugebildeten Wasserblättchen waren 3,5—7 cm lang und 1—2 mm breit.

Die am 21. August 1902 vorgenommene Kontrolle ergab, daß bereits die Bildung submerser Bandblätter an den Schwimmblattsprossen schon eingeleitet war.

Versuch 4.

4 a wurde angestellt mit einer Kultur noch steriler Landindividuen, die aber schon reichlich Spreitenblätter gebildet hatten zwischen 6. und 26. Juni 1899 bei einer Wassertiefe von 20 cm.

Das Resultat ist ein ähnliches wie das in Versuch 3 a, nur ist die Umbildung in die Schwimmblattform eine vollständigere, was ja selbstverständlich ist, da dieser Versuch statt 12 Tage 20 Tage umfaßte. Jedes Individuum hatte 5—6 Schwimmblätter; und im gleichen Verhältnis waren auch die Seitenachsen weiter ausgebildet, als bei obigem Versuch.

4 b wurde angestellt mit zwei Kulturen, die schon Rosetten typischer Spreitenblätter gebildet, aber noch keine Blüten erzeugt hatten. Die Spreitenblätter hatten eine durchschnittliche Länge von 1,8—2 cm. Beide Kulturen wurden in 70 cm tiefem Wasser gehalten vom 2. bis 18. Juni 1899 (Tafel IV, Fig. 24).

Die am 10. Juni 1899 vorgenommene Kontrolle ergab, daß auf die ehemaligen Luftblätter (= L) zunächst je 2—4 Übergangsblätter (= U)

folgten von 5 — 15,5 cm Länge. Ganz entsprechend ihrer jeweiligen Stellung war ihre Spreite mehr oder minder zart und mehr oder minder rudimentär. Sie hatte eine Länge von 13—35 mm und eine Breite von 2—5 mm. Das letztgebildete Blatt war bereits ein normales, aber wohl noch nicht ganz entwickeltes Bandblatt, das 6—10 cm lang und 1 — 1,5 mm breit war. Nur ein einziges Exemplar hatte ein 50 cm langes „Schwimmblatt" gebildet. Die zwei folgenden Übergangsblätter waren 25 cm ev. 12 cm lang, während das letzte Blatt ebenfalls ein halb entwickeltes Bandblatt war.

Die Seitensprosse waren im Vergleich zu den Hauptachsen viel weiter vorgeschritten in der Umbildung zur Wasserform. Auf 1 — 2 kleine, spatelige Übergangsblätter folgten je 2 — 3 lineale Wasserblätter, die 3—5 cm lang waren. Da und dort waren auch verkümmerte Blütenknospen zu sehen, die beim Versenken der Pflanze unter das Wasser offenbar schon angelegt waren und deren Stiele sich nachträglich auf 1,5—2 cm gestreckt hatten. Die jüngsten Seitenachsen zeichneten sich vor den ersteren durch große Schlaffheit aus, waren 6 - 8 cm lang und trugen an der Spitze 2—3 kleine Wasserblättchen, an deren Basis da und dort winzige, 2—3 mm lang gestielte Blütenknospen durchschimmerten.

Am 18. Juni 1890 waren bei einer abermaligen Kontrolle der Kulturen die ehemaligen Luftblätter, die am 10. Juni zum Teil noch lebenskräftig waren, gänzlich abgestorben und zum Teil maceriert. Die Übergangsblätter hatten sich inzwischen nicht verändert. Dagegen hatte sich jetzt eine größere Anzahl neuer Wasserblätter gebildet, von denen jede Hauptachse jetzt je 3 — 5 aufwies von 9—14 cm Länge und 2,5—3,5 mm Breite. Im gleichen Maßstab wie die Mutterachsen sind jetzt natürlich auch die Seitenachsen weiter entwickelt.

Versuch 5

wurde mit ganz ähnlichem Material wie Versuch 2b angestellt. Die Kultur wurde vom 11. September bis 14. Oktober in 30 cm tiefem Wasser gehalten. Schwimmblattbildung trat nicht ein. Es waren zunächst einige Übergangsblätter gebildet worden mit mehr oder minder rudimentärer Spreite. Das äußerste von ihnen zeichnete sich bei mehreren Individuen durch seine Länge aus und war 22—37 cm lang, ohne aber mit seiner rudimentären, schmal-elliptischen Spreite an den Wasserspiegel heranreichen zu können. Außerdem hatte jedes Individuum je 1—2 typische Bandblätter gebildet, die 8,5—13 cm lang und 1—1,2 mm breit waren.

Überblicken wir die mit den Landformen von Elisma natans angestellten Umbildungsversuche nochmals, so ergibt sich:

Eine Umbildung der Landform in die Schwimmform kann dann vor sich gehen, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind.

1) Muß die angewendete Wassertiefe, in die die Landpflanze versetzt wird, innerhalb der Streckungsfähigkeitsgrenze der Schwimmblattstiele gelegen sein. Diese Grenze liegt im allgemeinen zwischen 40 und 50 cm.

2) Muß die Pflanze an dem Termin ihrer Versenkung unter das Wasser ein bestimmtes Quantum von Reservematerial sich erworben haben. Das der Pflanze eigene Reservematerial ist am größten, kurz bevor die Pflanze in das Stadium der Blüte eintritt.

Diese beiden Bedingungen sind erfüllt in den Versuchen 1a, 2a, 3a und 4a.

Eine Umbildung der Landform von Elisma natans in die submerse Bandblattform tritt dann ein, wenn eine der beiden nachfolgenden Bedingungen erfüllt wird:

1) Wenn die angewendete Wassertiefe die Grenze der Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele übersteigt, was schon bei 70—80 cm tiefem Wasser der Fall ist. Das Resultat wird nur insofern noch von dem jeweiligen Reservematerial reguliert, als ein geringes Reservematerial die Umbildung beschleunigt und ein hohes Reservematerial dieselbe verzögert. Während sonst nur wenige Übergangsblätter gebildet werden, kann die Umbildung dadurch verzögert werden, daß sich zwischen die Übergangsblätter und Wasserblätter auch noch „Schwimmblätter" einschieben. Vergleichen wir Versuch 1b mit 3b, so sehen wir, daß bei 1b in 12 Tagen die Umbildung in die Wasserform sich vollzog[1]), während in 3b erst am 21. Tage nach der Versenkung unter das Wasser die Bandblattbildung eingeleitet werden konnte. Die Versuchspflanzen von 1b waren jünger und hatten deshalb bedeutend weniger Reservematerial wie die von 3b.

2) Tritt die Umbildung der Landform in die submerse Bandblattform dann stets ein, wenn die Pflanze über ein sehr kleines Maß von Reservematerial verfügt. Es ist das ganz am Ende der Vegetationsperiode (und ganz am Anfang derselben) der Fall. Dabei ist es ganz einerlei, welche Höhe die angewendete Wassertiefe besitzt. So in den Versuchen 2b und 5.

Von sonstigen gestaltbildenden Faktoren dürften für obige Umbildungsversuche zunächst Belichtungsdifferenzen in Betracht kommen, wie sie ja bei verschiedenartiger Wassertiefe zur Geltung kommen müssen. Aus dem oben Mitgeteilten geht ja zur Ge-

1) Abgesehen von den eigens erwähnten 4 Individuen, die „Schwimmblätter" bildeten.

nüge hervor, daß die Bandblätter von Elisma natans einer sehr mäßigen, und die Spreitenblätter einer bedeutenden Lichtzufuhr angepaßt sind, und ganz entsprechend der jeweiligen Lichtzufuhr wird bald diese, bald jene Blattform in der Entwicklung bevorzugt sein.

Eine noch weit geringere Bedeutung als den Belichtungsdifferenzen dürfte Temperaturdifferenzen zukommen bei obigen Umbildungsversuchen. Aus dem Vergleich von 1a und 1b ergibt sich, daß bei 80 cm Wassertiefe, wo Wasserblätter auftraten, die mittlere Temperatur um 0,8 ° R niedriger ist als bei 25 cm Tiefe, wo Schwimmblätter auftraten. Diese Differenz ist viel zu gering, als daß ihr eine ausschlaggebende Bedeutung beigelegt werden dürfte. Etwas anders dagegen möchte es sich mit den Umbildungsversuchen in 2b und 5 verhalten. Da beide Versuche spät in der Jahreszeit vorgenommen wurden, so mag, abgesehen von Kräftemangel, auch noch Temperaturerniedrigung reduzierend auf die Pflanze eingewirkt haben.

B. Umbildungen der Schwimmform.

Entsprechend den jeweiligen Ernährungs- und Standortsverhältnissen, kann die Schwimmform entweder in die Landform oder in die submerse Bandblattform übergeleitet werden.

Umbildung der Schwimmform in die Landform.

Eine Umbildung der Schwimmform in die Landform tritt dann ein, wenn während der Sommermonate das Wasser sich allmählich zurückzieht. Die Schwimmblätter werden allmählich kürzer, die Spreite spitzt sich allmählich etwas zu und die zugehörigen Stiele werden immer steifer, bis schließlich nach vollständigem Verschwinden des Wassers die Pflanze typische Luftblätter bildet, wie sie der Landform eigen sind. Auf dem Wege der Kultur läßt sich diese Umbildung unschwer vollziehen.

Umbildung der Schwimmform in die submerse Bandblattform.

Eine Umbildung der Schwimmform in die Wasserblattform kann stattfinden:

1) Im Spätherbst, wie das normalerweise zu geschehen pflegt. Die Ursache der Umbildug ist in erster Linie Mangel

an Reservematerial, wie er sich am Ende der Vegetation geltend macht, und erst in zweiter kann auch noch die allmählich kühler werdende Wassertemperatur mit in Betracht kommen.

2) Während der Sommermonate durch zu hohen Wasserstand, der die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele übersteigt; solches lernten wir ja in dem vorigen Abschnitt bei den Versuchen 1 b, 3 b und 4 b kennen, wo bei gewissen Exemplaren die Landform sich zunächst in eine Schwimmform und diese erst wieder in eine submerse Form umbildete.

3) Durch stattgehabte Mißhandlung; und auch da ist dann die eigentliche Ursache erschöpftes Reservematerial. Ich habe eine diesbezügliche Beobachtung gelegentlich im Anschluß an eine in die Niederlande unternommene Exkursion gemacht. Kräftige Schwimmformen mit etwa 10 cm langen Blättern, die am 31. Mai 1901 in der „Campine" Belgiens eingesammelt waren, mußten etwa 4 Tage lang in ihrer Verpackung bleiben, bevor sie in den Garten verpflanzt werden konnten. Obwohl die Pflanzen sofort in die günstigste Lage gebracht worden waren, war bereits am 12. Juni 1901 eine Reduktion zur Bandblattform zu beobachten. Die einen Exemplare hatten ein submerses spateliges Übergangsblättchen gebildet und bei den anderen war abgesehen von diesem auch schon ein schmales, lineales Bandblättchen sichtbar, das allerdings erst in Bildung begriffen war. Offenbar ist infolge des mehrtägigen Transportes das vorhandene Reservematerial auf ein Minimum herabgesetzt worden, welches die Neubildung von Schwimmblättern mit großer Blattfläche unmöglich machte; und somit trat eine Rückkehr zum Bandblatt ein.

C. Umbildungen der submersen Bandblattform.

Die submerse Form von Elisma natans kann sich entweder in die Schwimmform oder in die Landform umbilden.

Umbildung des Wasserblattsprosses in den Schwimmblattsproß.

Eine Umbildung des Wasserblattsprosses findet, wie bereits oben erwähnt, normalerweise mit Beginn einer jeden neuen Vegetationsperiode im Frühling statt. Die Ursache der Umbildung ist keineswegs, wie man zunächst vermuten kann, die im Frühling höher werdende Wassertemperatur. Es kommen da-

bei in erster Linie innere, nicht näher bekannte Faktoren in Betracht, die mit der Individualität der Pflanze zusammenhängen; und erst in zweiter Linie mag auch die allmählich höher werdende Wassertemperatur (sowie aber auch die allmählich intensiver werdende Belichtung) an der Umbildung mitwirken. Ich habe den Versuch gemacht, zwischen 15. Januar und 15. März 1905 Bandblattformen des Elisma natans im Warmhaus in 8 cm tiefem Wasser, das durchschnittlich 16—20° R hatte, zur Schwimmblattbildung zu bringen. Die Pflanzen ließen wohl ein intensiveres Wachstum der Wasserblätter erkennen, aber Schwimmblattbildung unterblieb. Es wird somit auch nicht Temperaturerhöhung sein, welche bei der Umbildung der Wasserform in die Schwimmform in erster Linie den Ausschlag gibt.

Auf alle sonstigen bis jetzt nicht näher erörterten Umbildungsweisen des Elisma natans noch näher einzugehen, hätte nach dem bisher schon Mitgeteilten jetzt kein Interesse mehr für uns.

VIII. Überwinterung von Elisma natans.

Die Spreitenblätter von Elisma natans, seien es nun Schwimmblätter oder Luftblätter, können niemals überwintern. Die einzigen überwinterungsfähigen Blattorgane sind die linealen Blätter. Was zunächst die Landpflanze anlangt, so pflegen die linealen Blättchen, wie sie im Spätherbst gebildet werden, im Freien regelmäßig zugrunde zu gehen, sowie die ersten leichten Fröste eintreten; auch ist es mir nie gelungen, diese Blättchen unter einer Laubdecke den Winter über am Leben zu erhalten.

Desgleichen geht aber auch das Rhizom der Landpflanze, selbst wenn es während des Winters von Laub bedeckt ist, in der Regel zugrunde. Die von mir schon seit Jahren fortgesetzten Versuche die Landpflanze zu überwintern, zeigten im Frühling stets, daß etwa 95 %—98 % der ausgesetzten Pflanze zugrunde gegangen war.

Dagegen konnte ich im Kalthaus, wo die Landpflanze vor Frost geschützt bleibt, diese in leidlich guter Verfassung mit den Bandblättchen noch lange in den Winter hinein am Leben erhalten.

Wesentlich anders als die Landform verhält sich die Wasserform während des Winters. Die submersen Bandblätter sind die

wichtigsten und normalerweise auch die einzigen Assimilationsorgane, die Elisma natans den ganzen Winter hindurch besitzt. Entweder sind sie als solche schon während des Sommers gegebildet worden oder aber sie sind erst im Spätherbst aus den Schwimmblattsprossen hervorgegangen. Die Pflanze überwintert in eben besagter Weise schon seit Jahren im Heidelberger botanischen Garten; und die schon in jedem Wintermonat vorgenommene Kontrolle ergab, daß die Pflanze sich nicht nur in der besten Verfassung befand, sondern daß auch stets die Neubildung von Wasserblättern während des Winters stattgefunden hat, allerdings nur in bescheidener Weise. Aber auch in der freien Natur habe ich Elisma natans in der submersen Winterform im fließenden und auch im stehenden Wasser beobachtet.

Am 10. März 1899 traf ich in dem oben schon erwähnten Mühlenbach bei Wahn (Rheinprovinz) die Pflanze in schönster Vegetation an (Tafel III, Fig. 22); neben den Wasserblättern waren aber auch noch zahlreiche Stiele von Blütenständen und Schwimmblättern in lebenskräftiger Verfassung vorhanden. Und die gleiche Beobachtung machte ich einige Tage später bei Genk (Belgien), wo die Pflanze von mir in bester Verfassung nicht nur im fließenden, sondern auch im stehenden Wasser vorgefunden wurde. An letzterer Stelle fand ich in einem Teich mit seichtem Wasser unter einer wenige Zentimeter dicken Eisdecke grüne schwellende Rasen von verschiedenem Umfang vor, die, abgesehen von Elisma natans, sich aus zahlreichen anderen submers perennierenden Wasserformen zusammensetzten, von denen Lobelia Dortmanna, Subularia aquatica, Pilularia globulifera, Litorella lacustris und Helosciadium innudatum hier genannt seien.

Caldesia parnassifolia (Bassi) Parl.

[= Alisma parnassifolium Bassi.]

I. Allgemeines.

Die kurze gestauchte Sproßachse der Caldesia parnassifolia erzeugt ebenso wie die zuvor behandelten Alismaceen eigentlich nur zwei Blattformen: lineale Blatter und Spreitenblätter, die auf

verschiedene Standortsbedingungen reagieren und je nachdem als Wasserblätter, Luftblätter oder Schwimmblätter ausgebildet sein können. Die Vegetation der linealen Blätter tritt jedoch im Vergleich zu derjenigen der Spreitenblätter so sehr in den Hintergrund, daß man von einer Bandblattform im systematischen Sinn nicht mehr reden kann.

Der Aufbau des Blütenstandes ist ähnlich wie derjenige von Alisma Plantago, nur weniger umfangreich. Abgesehen von den Blütenständen werden auch noch Turionenstände erzeugt. Diese letzteren erzeugen die Turionen oder Winterknospen, welche für unsere deutsche Pflanze — soweit mir bis jetzt bekannt — die einzigen Vermehrungs- und Überwinterungsorgane bilden.

Das Wurzelsystem von Caldesia ist unter den von mir untersuchten Alismaceen am schwächlichsten ausgebildet. Das Rhizom erzeugt wenige, wenn auch lange Wurzeln, die (gemessen an einer Schwimmform) 20—55 cm lang und 1 mm dick werden. Die meisten Wurzeln sind einfach und unverzweigt; nur die größten und ältesten erzeugen im vorderen Teil mehr oder weniger feine Seitenwürzelchen.

Caldesia parnassifolia befindet sich offenbar bei schwimmender Lebensweise in dem Optimum der Gesamtentwicklung und trägt dann Schwimmblätter mit eiförmiger und an der Basis herzförmiger Spreite. Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten und findet ein allmählicher Übergang zum Landleben statt, so erfährt die Pflanze eine Hemmung in all ihren Teilen, die aber sämtlich zur Entwicklung gelangen. Wird dieses Optimum jedoch nach unten zu überschritten, so findet eine Streckung der Schwimmblattstiele statt, während die Blütenbildung teilweise oder ganz unterdrückt wird, um durch die besagten Turionenstände ersetzt zu werden.

Caldesia parnassifolia hat mit der subtropischen oder tropischen C. reniformis Don. sehr vieles gemeinsam. Buchenau möchte daher beide identifiziert wissen, eine Auffassung, die ich zunächst noch dahingestellt sein lassen will. In Südeuropa ist Caldesia parnassifolia noch ziemlich weitverbreitet, wird im nördlicheren Teil dagegen selten und scheint aus unserer deutschen Flora infolge der stets um sich greifenden Kultur allmählich verschwinden zu wollen.

Ich beobachte die Pflanze in verschiedenen Formen schon seit mehreren Jahren an einem im südlichen Hessen gelegenen

Standort in der sog. „Viernheimer Lache", zwischen Mannheim und Weinheim gelegen. Da sich die Pflanze nur schwer kultivieren läßt, so mußte ich die meisten Beobachtungen am natürlichen Standort anstellen.

II. Schwimmformen der Caldesia parnassifolia Parl.

Caldesia parnassifolia forma natans Glück[1]).

(Tafel IV, Fig 25.)

Die Pflanze befindet sich, wie gesagt, bei schwimmender Lebensweise in dem Optimum der Gesamtentwicklung. Die auf dem Wasserspiegel zuerst erscheinenden Schwimmblattspreiten (Fig. 19 *a* und *b*), die Anfang bis Mitte Juli auftreten, besitzen eine kleine elliptische Blattfläche, die ihre breiteste Stelle in der Mitte hat. Es können 2—3 solcher Schwimmblätter an einem Individuum auftreten. Die Blattspreite wird 17—34 (meist 20—30) mm lang und 10—20 (meist 10—15 mm breit. Die Blattnervatur ist im Vergleich zu den späteren definitiven Schwimmblättern eine primitive. Die Unterseite der Spreite läßt den Mittelnerv und beiderseits von ihm nur einen einzigen bogigen Seitennerv schwach hervortreten. Auf die eben geschilderten Blättchen folgen nun alle möglichen Übergänge bis zu tief herzförmigen Blättern. Die Blattflächen werden allmählich immer breiter, lassen an der Basis eine immer deutlichere Einbuchtung und gleichzeitig eine immer reichlichere Nervatur erkennen (Fig. 19 *c—f*).

Die zuletzt gebildeten Schwimmblätter sind die größten und besitzen eine tief herzförmige Basis und mehrere bogig verlaufende Seitennerven (Tafel IV, Fig. 25 und Fig. 19 *g*). Während ihr Erscheinen die Blütenbildung einleitet, gehen die schwimmenden Übergangsblätter einem allmählichen Verfall entgegen Es können 3—8 solcher Blätter an je einem Individuum vorhanden sein; sie treten im seichteren Wasser stets zahlreicher als im tieferen auf.

1) Die Schwimmform der Caldesia p. hat Willd (Fl. Berolinensis 1787) als Alisma dubium bezeichnet. Ascherson und Gräbner haben diese Benennung mit Rücksicht auf das Prioritätsrecht aufgenommen. Wenn ich diese Bezeichnung hier vermeide, so geschieht es nur deshalb, weil ich sie für eine sehr ungeeignete halte, die leicht zu Verwechslungen Anlaß geben kann.

Ihre Gesamtlänge beträgt je nachdem 10—91 (zumeist 20—50)[1] cm; die breit ovale und an der Basis tief herzförmige Spreite wird 3—8,5 (meist 3—6) cm lang und 1,8—6 (meist 2—4) cm breit. Die größten Blattspreiten, die ich sah, gehörten Exemplaren an, die in 50—60 cm tiefem Wasser wuchsen. Die Schwimmblattoberseite ist dunkelgrün, glänzend und nicht benetzbar; die Unterseite ist matt olivengrün und gut benetzbar. Der Blattstiel ist von oben bis unten ziemlich gleich breit und mißt in der Mitte 1—3 mm Dicke. An seiner Basis trägt er eine 2—4 cm lange Scheide.

Die Pflanze gelangt jedoch nicht immer zur Bildung dieser schönen tief herzförmigen Blätter. Es ist gar nicht so selten, daß die zuletzt gebildeten Blätter eine Form aufweisen, wie sie in Fig. 19 *e* oder *f* dargestellt ist. Und es gilt das besonders für solche Pflanzen, die im tieferen Wasser wuchsen. Offenbar können dann die Blätter nicht ihre vollkommene Ausbildung erlangen, da die Pflanze einen großen Teil ihrer Baustoffe zur Bildung langer Blattstiele verwenden muß.

Was ferner die Blütenstände der Schwimmpflanze anlangt, so ist zunächst hervorzuheben, daß sie nur dann gebildet werden können, wenn das Wasser eine bestimmte Tiefe (etwa 55—60 cm) nicht überschreitet. Die längsten Schwimmblätter, die ich an blühenden Exemplaren messen konnte, waren 75 cm lang. Als Regel gilt, daß im seichten Wasser die Blütenbildung und im tieferen die Turionenbildung begünstigt wird. Ich werde jedoch erst weiter unten auf die Beziehungen zwischen Blüten- und Turionenbildung einerseits und Wassertiefe andererseits näher eingehen können. Jedes Individuum erzeugt je einen, seltener zwei Blütenstände, neben welchen die Pflanze noch 1—2 Turionenstände erzeugen kann. Die Höhe des Blütenstandes beträgt 15—91 (meist 40—60) cm; dabei wird die Blütenrispe selbst 15—28 cm lang. Sie besteht aus 3—6 Etagen von Rispenästen, von denen die unteren ihrerseits wieder verzweigt sein können. Der Rispenstiel mißt in der Mitte 2—3 mm dicke. Die Rispe entfaltet ihre Blüten, soweit meine Beobachtungen bis jetzt reichen, stets außerhalb des Wassers. —

Wie bereits oben erwähnt, ist Caldesia parnassifolia mit der exotischen Caldesia reniformis Don. verwandt, welche in Nordost-

1) Nach der von Ascherson und Gräbner gemachten Angabe (l. c. S. 386) erreichen die Schwimmblätter von Caldesia parnassifolia eine Länge von 1 m.

afrika, Indien und Australien zu Hause ist. Nach Buchenaus Ansicht[1]) ist Caldesia parnassifolia nichts weiter als eine kümmerliche Form von C. reniformis, was jedoch erst noch mit Hilfe von Kulturversuchen definitiv entschieden werden müßte. Die in den verschiedensten Herbarien sich vorfindenden Exemplare der C. reniformis sind durchweg stattliche Schwimmformen; die definitive Schwimmblattspreite ist derjenigen von C. parnassifolia ganz gleich nur bedeutend größer; sie wird 5—11,5 cm lang und 4,5—9,7 cm breit. Nur einige Exemplare traf ich in dem Berliner Herbar, welche die den definitiven Schwimmblättern vorhergehenden Blattformen trugen. Und zwar unterscheiden sich diese von den äquivalenten Blattformen der Caldesia parnassifolia ganz wesentlich[2]). Sie besitzen eine länglich rhombische oder rundlich-rhombische Spreite, die bei den stattlichsten Blättern 10—16 cm breit und 6—12 cm hoch war. Das Blatt ist verhältnismäßig derb und unterseits mit stark vortretenden Adern versehen. Es machen diese Blätter, wie auch schon Buchenau[3]) richtig bemerkte, den Eindruck, wie wenn sie sich mit ihrer Spreite senkrecht über den Wasserspiegel erhoben hätten. Und zudem sind die Stiele solcher Blätter steif aufrecht und ganz bedeutend dicker, wie die der definitiven Schwimmblätter. Meiner Ansicht nach sind die eben besagten Blattdifferenzen groß genug, um C. reniformis als selbständige Spezies der C. parnassifolia gegenüber zu stellen. Hinsichtlich der Turionenbildung und Wasserblattbildung von C. reniformis vergleiche man das weiter unten Gesagte.

III. Turionenbildung der Schwimmpflanze.

(Tafel IV, Fig. 25 und 27.)

Die bereits mehrfach erwähnten Turionen, die an Turionenständen beisammen sitzen, sind in biologischer Hinsicht für das Leben der Pflanze von der größten Bedeutung.

Die Vermehrung durch Samen ist bei Caldesia parnassifolia weit mehr als bei den anderen Arten mit Schwierigkeiten verknüpft. Einmal können sich die Blütenstände nur dann bilden, wenn die Wassertiefe eine gewisse Grenze nicht überschreitet. Ferner kommen bei C. parnassifolia reife Früchte nicht immer und nicht überall zur

1) Buchenau, l. c. III S. 482 ff.

2) Vgl. z. B. das Exemplar vom Mons Khasia (Indien) in dem Berliner Herbar.

3) Buchenau III, l. c. S. 483 unter No. 2.

Entwicklung. Ja lange stand die Pflanze in dem Rufe, wie wenn sie überhaupt keine Früchte reifen könnte[1]). Und selbst wenn reife Früchte gebildet werden, keimen dieselben in der Regel wohl schwer aus. Unter allen untersuchten Alismaceen ist Caldesia parnassifolia die einzige, deren Samen ich bis jetzt nicht zum Auskeimen bringen konnte.

Die biologische Funktion der Früchte wird bei Caldesia parnassifolia daher auf die „Turionen" oder „Winterknospen" übertragen. Und an diese Turionen ist in unserem deutschen Klima in erster Linie das Fortbestehen und die Vermehrung der Art gebunden.

Die einzige bis jetzt vorliegende Schilderung der Turionen hat S. Gorski gegeben. Seine Darstellung ist wohl eine richtige aber keineswegs erschöpfende. Und zudem ist Gorskis Mitteilung in der Literatur ziemlich vergraben[2]). Es möge daher die Turionenbildung der C. parnassifolia, die äußerst interessant ist und in der Biologie wenig bekannt, hier eine eingehende Schilderung erfahren.

Jedes Schwimmblattindividuum kann 1—3 Turionenstände erzeugen (Taf. IV Fig. 25). Dieselben können neben Blütenständen an der Pflanze auftreten[3]); doch habe ich nie mehr wie zwei Turionenstände neben 1—2 Blütenständen an einem und demselben Exemplar vorgefunden. Im tiefen Wasser erlangen die Blütenstände entweder eine nur kümmerliche Entwicklung oder was noch häufiger ist, sie werden gänzlich unterdrückt zugunsten der Turionenstände. Ich habe bei Viernheim beobachtet, wie schon in 35—50 cm tiefem Wasser die Mehrzahl der Exemplare, wie auch das in Fig. 25 zeigt, keine Blütenstände, sondern nur Turionenstände bildete. Und im botanischen Garten war zufällig in 70 cm tiefem Wasser ein Individuum bis 13. September 1901 zur Entwicklung gekommen, das fünf Schwimmblätter von 80—91 cm Länge trug. Die Schwimmblattspreiten waren eiförmig und an der Basis nur schwach herzförmig, 3—4 cm lang und 17—25 mm breit. An seiner Basis trug die Pflanze einen horizontal

1) Nach Buchenau VI, S. 230, vgl. auch S. 172 f.

2) Die betreffende Stelle findet sich jedoch in einem wörtlichen Citat bei Buchenau [l. c. III, S. 486].

3) Unzutreffend ist die von O. Stange gemachte Mitteilung, daß Turionen und Blüten am gleichen Exemplar nicht vorzukommen scheinen (in Buchenau, l. c. III, S. 487.

hingestreckten Turionenstand[1]). Ein Blütenstand war nicht zur Entwicklung gekommen. In Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen stehen im allgemeinen auch die, welche O. Stange an Caldesia parnassifolia bei Frankfurt a. O. machte (mitgeteilt durch F. Buchenau III, l. c. S. 486).

Je nachdem die Turionenstände im tieferen oder seichteren Wasser sich bilden, kann ihr Aussehen einige Variation aufweisen. —

Die Turionenstände erlangen ihre Hauptentwicklung bei einer Wassertiefe von 30—60 cm, wie ich solches schon seit mehreren Jahren an obengenannter Stelle in Hessen beobachtete. Sie sind aufrecht (Tafel IV, Fig. 25) oder bogig aufsteigend und erreichen eine Länge von 20—54 cm. Ihre Ausbildung ist eine sehr verschiedenartige; man kann einfache und verzweigte Turionenstände unterscheiden.

Die einfachen Turionenstände (Tafel IV, Fig. 27 *a*) bestehen aus einem unteren stielartigen Stück und einem oberen, das etwa den dritten Teil der Achse ausmacht und in quirlförmiger Anordnung die Turionen trägt. Zumeist sind zwei bis sechs solcher Quirle vorhanden; seltener endigt die Achse mit einem einzigen endständigen Quirl. Jeder Quirl trägt in der Regel drei Turionen oder mitunter nur zwei, wobei dann einer verkümmert ist, was besonders am Ende der Achse vorkommt.

Die Knospen sind spindelförmig zusammengedrückt und haben im unteren Teile ihren größten Breitendurchmesser. Sie werden 16—26 mm lang, 3,5—5 mm an der eben bezeichneten Stelle breit und 1,5—2 mm dick. Der Stengel, der die Knospenquirle, die stets alternieren, trägt, ist etwas zerbrechlich, röhrig, hohl und wird in seiner mittleren Partie 2—5 mm dick.

Der Turionenstand einer spontan im botanischen Garten bei 70 cm Wassertiefe zur Entwicklung gekommenen Pflanze, die ich oben erwähnte, war horizontal hingestreckt, ebenfalls einfach, hatte eine Länge von 23 cm und trug fünf Quirle mäßig großer Turionen.

Die verzweigten Turionenstände (Taf. IV Fig. 27 *b*) sind im Durchschnitt größer und kräftiger wie die ersteren und erreichen eine Länge bis zu 54 cm. Sie erzeugen je 5—7 Quirle, von denen aber immer nur der unterste noch Verzweigungen aufweist. Im

1) Näheres über diesen Turionenstand siehe einige Zeilen weiter unten.

einfachsten Fall ist dann an Stelle einer oder zweier Knospen ein kurzes, wenige Millimeter langes Stielchen zu sehen, das an seiner Spitze je zwei Turionen trägt, so daß man bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein eines 4- oder 5zähligen Quirles hat. Sehr häufig jedoch fand ich im untersten Quirl 3 Äste vor von 2,5—3 cm Länge, die an ihrer Spitze wieder je einen Knospenquirl trugen (Tafel IV, Fig. 27 *b*). Seltener werden diese Äste 6—10 cm lang und nur vereinzelt fand ich einen 14 und 18 cm langen vor. Solche Äste tragen dann ihrerseits wieder je zwei bis drei Knospenquirle, die ähnlich beschaffen sind wie die oben geschilderten der Hauptachse, nur mit dem Unterschied, daß an ihnen die Knospen oft eine nur rudimentäre Ausbildung erfahren, und wir finden dann in den Quirlen oft nur 1—2 normale Knospen vor.

Im Vergleich zu den eben geschilderten Turionenständen, die dem tieferen Wasser angehören, erreichen solche, die in seichterem, 10—20 cm tiefem Wasser sich bilden, eine weit geringere Ausbildung. Und zwar geschieht solches nur zugunsten der Blütenstände, deren Ausbildung dieser Standort begünstigt. Die Turionenstände werden in der Regel nur 5—15 cm lang und tragen 1—5 mehr oder weniger genäherte Knospenquirle. Ganz armselige Turionenstände können auch noch kürzer bleiben und tragen dann oft nur 2 kleine Turionen an der Spitze. Verzweigte Turionenstände beobachtete ich in seichtem Wasser noch nie. Auch sind die Knospen im Durchschnitt kleiner als wie in tieferem Wasser. In der Regel sind die Turionenstände mehr oder minder horizontal hingestreckt, aber nie so senkrecht aufsteigend wie im tieferen Wasser.

Übergangsformen zwischen Turionen- und Blütenständen und morphologische Deutung der Turionenstände.

(Tafel V, Fig. 29.)

Von ganz besonderem Interesse sind für uns die Übergangsformen, die zwischen Turionen- und Blütenständen vorkommen.

Eine halb fruktifikative Ausbildung erlangen die Turionenstände, wie es scheint, dann besonders leicht, wenn sie in nächster Nähe des Wasserspiegels sich befinden. In seichterem Wasser beobachtete ich, wie solche Übergangsformen sich nahe unter oder zum Teil auch über dem Wasserspiegel horizontal fort-

bewegten, wobei dann die eine und andere Blütenknospe sich in die Luft emporheben und öffnen konnte. In tieferem Wasser dagegen reicht ein solcher Turionenblütenstand mit seiner Spitze bis nahe an den Wasserspiegel heran, wobei dann besonders im oberen Teil die Bildung von Blüten stattfindet, die sich allerdings nicht mehr in die Luft emporzuheben vermögen. Die bis jetzt beobachteten Übergangsformen waren stets verzweigt, wenn auch nur in den unteren Quirlen.

Eine Übergangsform, die dem tieferen Wasser angehörte, ist in Tafel V, Fig. 29 dargestellt. Sie besitzt eine Gesamtlänge von 53 cm. Der unterste Quirl trägt drei Äste, von denen zwei ganz mit Turionen besetzt sind, während der dritte eine isolierte Blütenknospe trägt. Der zweite Quirl trägt drei, der dritte nur zwei Blütenknospen. Der vierte trägt eine Blütenknospe und gegenüber einen Turio, während der fünfte und oberste Quirl mit zwei kleinen Turionen abschließt.

Es ist jedenfalls nicht möglich, daß diese submersen Blütenknospen zu einer Weiterentwicklung gelangen. Submerse offene Blüten oder Früchte habe ich noch nie gesehen, dagegen fand ich nicht selten faule oder halbfaule Knospenstiele vor.

Die Übergangsformen beobachtete ich in seichtem Wasser viel häufiger als in tiefem. Sie bleiben dann dementsprechend kürzer und werden etwa 10 — 15 cm lang. An Stelle einzelner Knospen treten auch hier Blütenknospen auf, die bei günstiger Lagerung sich in die Luft erheben, sich öffnen und gelegentlich reifen Samen ansetzen. Ich habe diese letzteren Zwischenformen sowohl im botanischen Garten als auch aus der freien Natur gewonnen.

Die Übergangsformen zwischen Turionen- und Blütenständen sind für die morphologische Deutung der Turionenstände von Wichtigkeit. Wir sahen, wie sowohl an Stelle einzelner Turionen als auch an Stelle ganzer Turionenquirle Blüten auftraten. Es können sich also Blüten und Turionen gegenseitig vertreten. Ich fasse die Turionen auf als Hemmungsprodukte von Blütenanlagen, die infolge der submersen Lebensweise genötigt sind, sich vegetativ zu entwickeln. Wenn somit ein Turio einer Blüte äquivalent ist, so muß auch ein Turionenstand einem Blütenstande äquivalent sein. Wenn die Turionenstände eine stets geringere Verzweigung besitzen wie die Blütenstände, so ist auch das als Folge des durch die submerse Lebensweise hervorgerufenen

Hemmungsprozesses aufzufassen. Die Turionenstände sind somit morphologisch zu deuten als in der Entwicklung gehemmte und vegetativ gewordene Blütenstände. Und ihre biologische Funktion besteht darin, an Stelle der Samen vegetative Knospen, die Turionen, zu erzeugen, an welche das Fortbestehen und die Vermehrung der Art in erster Linie gebunden ist.

Dieses Verhalten der Caldesia ist deshalb von besonderer Wichtigkeit, da sich dadurch die Pflanze biologisch dem Echinodorus repens und Elisma natans anschließt. Bei diesen beiden findet ja, wie wir schon gesehen haben, in tieferem Wasser stets eine Metamorphose der Blütenstände in rein vegetative Sprosse statt, die ebenfalls zur Vermehrung und Überwinterung der Art dienen.

Schließlich sei noch bemerkt, daß ich in der Blütenrispe der Schwimmpflanze von Caldesia parnassifolia nur selten und isoliert kleine Turionen angetroffen habe. Dagegen habe ich von Caldesia reniformis Don. einen Blütenstand gesehen, der zahlreiche Turionen neben seinen Blüten trug und der jedenfalls einer Schwimmpflanze angehörte [1]).

IV. Keimung der Turionen und die Wasserblattregion von Caldesia parnassifolia.

(Tafel IV, Fig. 28.)

Der Turio von Caldesia parnassifolia wird nach außen von 4—6 kahnförmigen, halbdurchsichtigen und blaßgrünen Knospenblättern umhüllt. Dieselben haben eine deutlich zweizeilige Anordnung. Bei der Keimung der Knospe findet infolge einer geringen sekundären Streckung der Achse zunächst ein Auseinanderspreizen der Blätter statt, die sich mehr oder weniger zurückbiegen können. Ein nachträgliches Auswachsen der Knospenblätter, wie es anderweitig vorkommt, existiert nicht. Nach erfolgter Auskeimung mißt die Achse der Knospe 4—8 mm Länge; ihre nachträgliche Streckung ist somit eine nur geringe. Nur ausnahmsweise beobachtete ich, wie die Achse 2—3 cm lang geworden war und isoliert die Knospenblätter trug. Zwischen den Knospenblättern kommen isoliert zarte, weiße unverzweigte

1) Das betr. Exemplar stammt aus Indien, Mons Khasia, 4—5000 Fuß hoch. Herbarium Monacense.

Adventivwurzeln zum Vorschein, welche die Knospe im Boden rasch zu verankern haben. Während die Knospenblätter zweizeilig angeordnet sind, erscheinen die kommenden Laubblätter in spiraliger Folge. Je nachdem nun die Auskeimung im tiefen oder seichten Wasser stattfindet, ist das weitere Verhalten ein etwas verschiedenartiges.

Im 40—60 cm tiefem Wasser sammelte ich die keimenden Turionen reichlich am 9. Juli 1901 bei Viernheim. Wie schon oben bemerkt, wird auch bei Caldesia parnassifolia der Vegetationscyklus mit bandförmigen, linealen Blättern eröffnet, die besonders bei hohem Wasserstande sich gut entwickeln. Dabei können die 2—3 obersten Knospenblätter (*d*—*f* in Fig. 28) eine vermittelnde Stellung einnehmen, indem sie sich von den gewöhnlichen Knospenblättern durch eine lang vorgezogene Spitze, durch ihre dunklere Farbe und größere Dauerhaftigkeit auszeichnen. Auf sie folgen je 2—6 bandförmige, lineale Blätter, die in ihrer oberen Hälfte zumeist schwach verbreitert sind. Ihre Gesamtlänge beträgt 5—28 cm, und in der oberen Hälfte werden sie 3—5 mm breit. Je höher sie an der Achse stehen, um so länger sind sie und umgekehrt. Oben sind sie stumpf zugespitzt. Sie sind halbdurchsichtig, dunkelgrün, zerbrechlich und etwas derb im Vergleich zu den fein linealen Primärblättchen, wie sie die Keimlinge der andern untersuchten Alismaceen besitzen. Sie sind beiderseits gleich gut benetzbar und lassen, abgesehen von dem unterseits schwach vortretenden Mittelnerv, keine Dorsiventralität erkennen. Zwischen die eben geschilderte Wasserblattregion und die Schwimmblattregion schiebt sich in der Regel noch ein submerses Übergangsblatt ein von sehr verschiedenem Aussehen. Es besitzt entweder nur ein spatelig verbreitertes Ende von 2—5 cm Länge und 4—7 mm Breite oder eine richtige schmal bis breit elliptische Blattfläche von 1,5—2,4 cm Länge und 7—12 mm Breite, die ebenfalls zart und halbdurchsichtig ist. Auf dieses letzte submerse Blatt folgt dann das erste Schwimmblatt.

In seichterem, 20 cm tiefem Wasser habe ich die Auskeimung der Turionen im botanischen Garten untersucht. Bereits bis 19. Juni 1901 waren die ersten Schwimmblättchen zum Vorschein gekommen. Die linealen Wasserblätter erreichten hier eine nur kümmerliche Entwicklung. Sie wurden 3,5—6 (11) cm lang und im oberen Teile 1,5—2,5 mm breit. Sie sind zumeist etwas starr und bogig zurückgekrümmt. Auch hier schiebt sich zwischen

die Wasserblatt- und Schwimmblattregion häufig ein Übergangsblatt ein, das dem oben geschilderten ganz ähnlich, aber beträchtlich kürzer ist. Schließlich erscheinen die Schwimmblätter in genau der gleichen Reihenfolge wie ich sie oben geschildert habe.

Bei Caldesia reniformis[1]) verläuft die Keimung der Winterknospe ganz ähnlich wie bei Caldesia parnassifolia. Die Knospen werden nach Buchenau bis 18 mm lang und und lassen auf die 6—8 vorhandenen Knospenblätter, welche sich bei der Keimung der Knospe auseinanderspreizen, mehrere zarte lineale Wasserblätter folgen, die bis zu 10 cm lang werden.

V. Landformen der Caldesia parnassifolia.

Caldesia parnassifolia forma terrestris Asch. et Gräbner.

(Tafel IV, Fig. 26.)

Allgemeines.

Da Caldesia parnassifolia nur innerhalb einer bestimmten Wassertiefe und bei schwimmender Lebensweise das Optimum der Gesamtentwicklung vorfindet, so erfährt sie beim Übergang zum Landleben im allgemeinen eine Reduktion, welche besonders in der abweichenden Größe der Blätter, Blütenstände und Turionenstände zum Ausdruck gelangt.

Die Blätter der Landform sind durchschnittlich nur $^1/_5$ bis $^1/_{11}$ mal so lang wie diejenigen der Schwimmpflanze. Sie werden 1,7—15 cm lang, und zudem besitzen sie einen steifen Blattstiel. Ferner bleibt die Luftspreite verhältnismäßig kleiner wie die Schwimmspreite und ist noch dadurch ausgezeichnet, daß ihre Basis nur schwach ausgerandet oder ganz schwach herzförmig, nie aber so tief gebuchtet ist wie beim typischen Schwimmblatt. Die Fig. 19 und 20 veranschaulichen diese Differenzen. Und schließlich ist hervorzuheben, daß wir zum Unterschied von der Schwimmpflanze bei der Landpflanze verhältnismäßig zahlreichere Laubblätter vorfinden, im Durchschnitt doppelt so viel als dort. An vorliegenden Exemplaren von den verschiedensten Lokalitäten finde ich 4—14, meist 6—10 vor. Es ist das biologisch auch erklärbar. Die Baustoffe, welche bei der Schwimmpflanze zur

1) Buchenau, l. c. III, S. 485.

Herstellung großer Blätter dienen, werden bei der Landpflanze zur Bildung kleiner Blätter verwendet, die aber zahlreicher sind.

Die beträchtlichere Zahl der Laubblätter, die rosettenförmig gruppiert sein können, rührt zum Teil daher, daß aus der Achsel der untersten Laubblätter kleine, meist 1—2 Seitensprosse ihre Entstehung nehmen. Die Laubblattbildung wird bei ihnen eingeleitet durch einige Primärblätter, von denen das erste schmallanzettlich ist und beispielsweise an einer Landsonnenpflanze von Viernheim 15 mm lang war; seine untere Hälfte ist stielartig verschmälert. Das zweite Primärblatt ist schon 3,8 cm lang und besitzt eine kleine elliptische Blattspreite von 13 mm Länge und 7 mm Breite. Das dritte ist schon 45 mm lang und trägt eine eiförmige Spreite, die 15 mm lang und 10 mm breit ist. Auf dieses Blättchen folgen dann noch 2—3 zu den gewöhnlichen Luftspreiten überleitende Blätter.

Die Landformen gelangen fast immer zur Blüte. In der Regel wird nur je 1 Blütenstand gebildet, der $^1/_2$—$^1/_4$ mal so groß ist wie bei der Schwimmpflanze, mitunter ganz kümmerlich bleibt und nur 2—3 Blüten erzeugt.

Die Turionenstände der Landpflanze werden etwa nur $^1/_5$—$^1/_{10}$ mal so lang als die der Schwimmpflanze. Verzweigte Turionenstände habe ich bei der Landform nie beobachtet. Und die von der Landform gebildeten Turionen erreichen nie die Größe der unter Wasser gebildeten.

Ebenso wie bei der Schwimmpflanze wird auch bei der Landpflanze die Blattbildung mit linealen Primärblättern eingeleitet. Einige Turionen, die ich in sehr nasser Erde im Garten auskeimen ließ, hatten mehrere, meist vier, lineale Primärblättchen gebildet, die 12—15 mm lang und 1 mm breit waren. Auf sie folgten einige (bis 5) spatelige Blättchen, die eine Gesamtlänge von 12—26 mm und eine Breite von 2—3,5 mm hatten.

An der einzigen mir bekannten und schon öfters erwähnten Lokalität Viernheim in Hessen habe ich die Schwimmform der Caldesia stets viel häufiger angetroffen als die Landform. Doch scheint an anderen Standorten das Umgekehrte stattzufinden [1]).

Je nachdem die Landpflanze von Caldesia an sonniger oder schattiger Lokalität wächst, kann man eine Sonnen- und eine Schattenform unterscheiden.

1) Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg, Berlin 1864, l. c. S. 651.

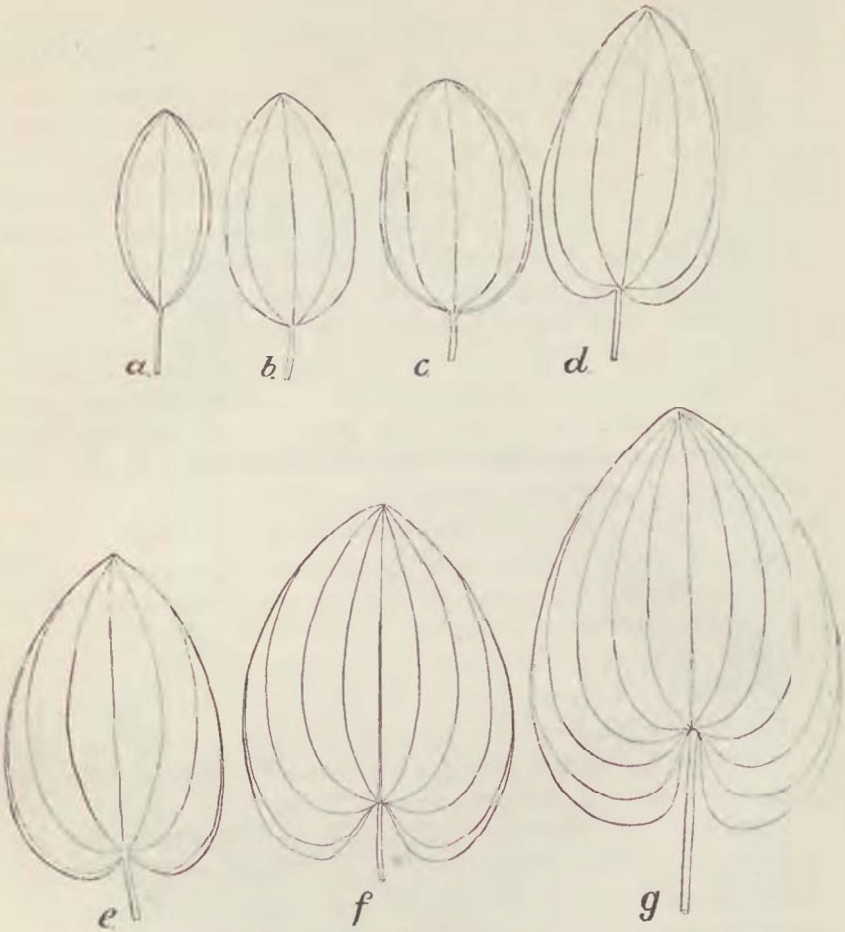


Fig. 19.

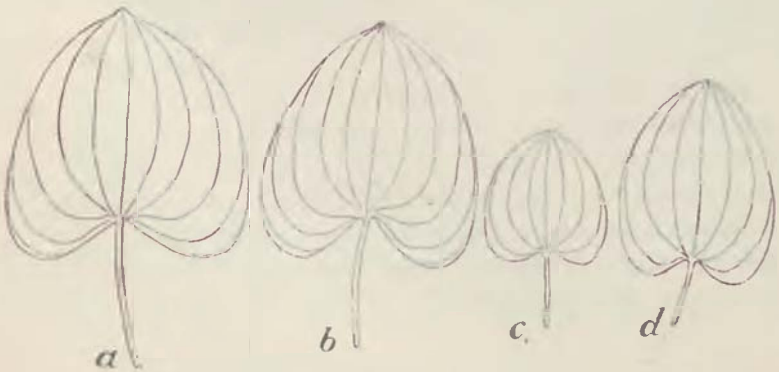


Fig. 20.

A. Sonnenform von Caldesia parnassifolia f. terrestris.
(Tafel IV, Fig. 26.)

Die Landpflanze erzeugt am sonnigen Standort 4—14, meist 7—10 Laubblätter von 3—8 cm Länge. Die Spreite wird 2—3 cm lang und 14—28 mm breit. Die Blattbasis ist nur seicht ausgerandet oder entfernt herzförmig (siehe auch Fig. 20 *a—d*.) Die Oberseite ist dunkelgrün, glänzend und nur mäßig benetzbar. Die Unterseite ist heller, matt und gut benetzbar. Der Blattstiel wird in der Mitte 1—1,5 mm dick. Im übrigen gilt das oben Gesagte für die Blätter.

Jedes Individuum erzeugt einen selten zwei Blütenstände, die 10—24 (29) cm hoch sind und deren Stiel in der Mitte 1—2 mm dick wird. Jeder Blütenstand trägt 1—4 Quirle, deren Äste meist von den Blütenstielen selbst gebildet werden. Nur da und dort weist der untere oder auch die beiden unteren Quirle noch eine schwache Verzweigung auf.

Turionenstände können neben den Blütenständen da sein, und ich fand deren 1—2 vor. Nur einmal traf ich vier und einmal sieben an. Ihre Länge beträgt 3—11 (meist 4—7) cm, während der Stiel des Turionenstandes an der Basis 1,5—2,5 mm dick wird. Der Turionenstand besteht aus 1—3 (4) Quirlen, deren Knospen jedoch nur $^1/_3$—$^1/_2$ mal so groß sind wie diejenigen der Schwimmpflanze. Sie werden 8—12 mm lang und 1,5—2 mm breit. Ganz armselige Turionenstände bestehen oft nur aus einem kurzen Stiel, dem oben zwei Knospen ansitzen.

Eine nicht üble Abbildung einer stattlichen Landform von C. parnassifolia, die jedenfalls von sonniger Lokalität herstammt, gibt Reichenbach (l. c. Tab. LVI).

Die kleinsten Landformen, die ich von Caldesia parnassifolia gesehen habe, stammten aus Rußland (Kolpen im Gouvern.

Fig. 19 *a—f*. Schwimmblattformen von Caldesia parnassifolia. Die einfachsten zuerst erscheinenden Schwimmblattformen sind in *a—c* dargestellt. Sie haben eine elliptische Spreite mit nur 1—2 Nerven jederseits vom Mittelnerv. *d—e* haben eine allmählich größer werdende Blattfläche mit allmählicher Ausbildung einer Bucht an der Spreitenbasis und gleichzeitig reichlicherer Nervatur. *g* ist die größte und vollkommenste Schwimmblattfläche mit tiefer Bucht an der Basis und reichlicher Nervatur Nat. Größe.

Fig. 20 *a—c*. Luftblattformen einer Land-Schattenpflanze von Caldesia parnassifolia; *d* ist ein großes Luftblatt einer Land-Sonnenpflanze. Nat. Größe.

Minsk)[1]). Ich habe eine solche in Tafel IV, Fig. 26 dargestellt. Sie bildeten kleine, sehr zierliche Blattrosetten, die aus minutiösen Blättchen bestanden. Letztere waren 1,7—3 cm lang. Die Spreite ist eiförmig, zugespitzt, mit schwach herzförmiger Basis; sie wird 8—17 mm lang und 5—13 mm breit. Die sehr armseligen Blütenstände sind 9—18 cm hoch und tragen fast immer nur eine einzige Dolde, die aus zwei bis drei langgestielten Blüten besteht. Bei den einen Exemplaren sind kleine Turionenstände vorhanden, ähnlich wie die oben geschilderten, bei den anderen jedoch fehlen sie. Ein ganz ähnliches Exemplar sah ich auch vom Entensee bei Bürgel in Hessen[2]), von welcher Lokalität die Pflanze schon seit vielen Jahren verschwunden ist, desgleichen auch 3 ähnliche Exemplare von Frankfurt a. O.[3]).

Übergangsformen zwischen Blüten- und Turionenständen.

Wir haben bereits oben auf S. 160 f. Übergangsformen zwischen Turionen- und Blütenständen kennen gelernt. Die hier zu erwähnenden Zwischenformen unterscheiden sich von den obenerwähnten, abgesehen davon, daß sie der Landpflanze angehören, dadurch, daß sie mehr den Charakter von Blütenständen tragen, während jene mehr den Charakter von Turionenständen trugen.

Ich habe solche Übergänge bisher nur an zwei Exemplaren angetroffen, die auf sonniger Moorerde bei Viernheim wuchsen. Sie sind gerade aufrecht, ebenso wie Blütenstände, und waren 17 resp. 25 cm lang. Bei beiden bestand die Rispe aus drei Quirlen und einer isolierten Endblüte. Im untersten Quirl standen bei dem einen Exemplar noch zwei schwach verzweigte Äste. Im übrigen aber wurden die Rispenäste von den Blütenstielen selbst gebildet. Außerdem waren innerhalb der einen Rispe sechs und innerhalb der anderen acht kleine Turionen anzutreffen an verschiedenen Verzweigungsstellen. Ein ähnliches Exemplar, das zwischen den Fruchtästen auch noch Knospen trug, habe ich getrocknet gesehen vom Tempelhof bei Berlin[4]).

1) Die betreffenden Exemplare befinden sich im Herbar Barbey-Boissier in Chambesy bei Genf.

2) Im Herbar der polytechnischen Hochschule zu Darmstadt.

3) Herbar der Universität Zürich.

4) Herbarium Ascherson.

B. Schattenform von Caldesia parnassifolia f. terrestris.

Derartige Formen habe ich bis jetzt erst einmal beobachtet, und zwar ebenfalls in der schon mehrfach erwähnten Viernheimer Lache in Hessen. Die betreffenden Pflanzen wuchsen in vereinzelten Exemplaren am Rande eines Teiches unter Phragmites-Gebüsch und Carex-Arten.

Die Schattenformen, die ich Ende August sammelte, zeichnen sich der Sonnenform gegenüber hauptsächlich durch üppigeren Wuchs in allen ihren Teilen aus. Die Laubblätter, die mehr in die Höhe gerichtet sind als bei der Sonnenpflanze, werden 8—15 cm lang. Ihre Blattspreite wird 3—5,5 cm lang und 3—4,7 cm breit. Die Blattbasis ist stets stumpf ausgerandet mit auseinander fahrenden Lappen (Fig. 20*a*—*c*). Die Oberseite ist dunkelgrün, glänzend und schlecht benetzbar. Die Unterseite ist hellgrün, matt und gut benetzbar. Der Blattstiel ist in der Mitte 1,5—2 mm dick. Die Unterseite ist stark konvex gewölbt und die Oberseite zeigt eine stumpf vorspringende Leiste. Ähnlich wie die Laubblätter gelangen auch die Blütenstände zu viel kräftigerer Entfaltung als bei der Sonnenpflanze. Sie werden 28—46 cm hoch, sind reichlicher verzweigt und reichlicher blütentragend als bei der Sonnenpflanze. Hinsichtlich der Turionenstände gilt für die Schattenform genau das gleiche wie für die Sonnenform. Doch werden sie bei ersterer durchschnittlich größer als bei letzterer.

Von Caldesia reniformis habe ich in keinem der mir zugänglichen Herbarien Landformen angetroffen. Jedenfalls aber ist auch sie befähigt, solche zu bilden.

VI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung der Caldesia parnassifolia.

Um zu prüfen, inwieweit die Blattbildung der Caldesia parnassifolia vom Licht beeinflußt wird, wurde folgender Versuch angestellt:

Zur Verwendung kamen Turionen, die vom Spätherbst 1900 bis 21. Mai 1901 in feuchtem Sand überwintert worden waren und jeden Versuch zur Auskeimung unterlassen hatten.

Sechs Turionen wurden in 10 cm tiefem Wasser gehalten in einem großen, etwa 80 cm breiten Holzkübel, der doppelt mit Brettern überdeckt war, und zwar vom 21. Mai bis 22. Juni. Der Lichtabschluß war jedenfalls ein ziemlich vollständiger. Auch war der etwa 50 cm tiefe

Kübel nur zur Hälfte mit Wasser gefüllt, so daß also trotz des Deckels noch genügend Luft der Pflanze zu Gebote stand. Das Wasser wurde innerhalb der angegebenen Zeit einmal gewechselt. Entwicklung von Bakterien, die eventuell sehr nachteilig auf die Pflanze hätten einwirken können, trat nicht ein.

Als Kontrollversuch dienten sechs weitere Turionen, die in einem anderen Holzkübel bei voller Belichtung und ebenfalls in 10 cm tiefem Wasser gehalten wurden. Die Versuchsdauer war hier die gleiche wie oben. Das Wasser dieser Kultur war infolge der direkten Sonnenbestrahlung im Durchschnitt einige Grade höher temperiert als das der Dunkelkammer.

Am 22. Juni 1901 hat sich folgendes Resultat ergeben:

Die Individuen der Dunkelkammer waren zu Bandblattformen herangewachsen. Auf die Knospenblätter folgten 2 Übergangsblätter und auf diese 2—3 lineale Wasserblätter. Die Übergangsblätter sind 2—4 cm lang, verhältnismäßig steif und schwach zurückgekrümmt. Die 2—3 vorhandenen Bandblätter sind 8—14 cm lang und 1—1,3 mm breit; sie sind flach, sehr zart und blaß. Die Sproßachse, welche die Blätter trägt, ist etwa doppelt so lang als die der Individuen des Kontrollversuches.

Der Kontrollversuch bot ein ganz anderes Bild dar. Auf die Knospenblätter folgen bei 5 Individuen je ein Übergangsblatt und je drei lineale Blätter. Nur bei einem Individuum folgten 4 lineale Blätter direkt auf die Knospenblätter. Außerdem aber zeigte jedes Exemplar noch 2—3 Schwimmblätter. Die linealen Blätter sind dunkelgrün, etwas steif und mehr oder minder sichelförmig gekrümmt. Das letzte von ihnen zeigt da und dort ein schwach spatelig verbreitertes Ende. Sie sind 4—5 cm lang und 0,7—1 mm breit. Die vorhandenen Schwimmblätter sind 13—15 cm lang, und ihre elliptische Spreite ist 16—21 mm lang und 5,5—10 mm breit.

Das fernere Geschick beider Kulturen ist folgendes gewesen: Die Individuen der Dunkelkammer gingen infolge von Lichtmangel zugrunde, Schwimmblattbildung war keine eingetreten; wenn auch bei einem der Individuen ein verkümmertes Schwimmblatt zwischen den Bandblättern sich vorfand. Die Individuen der Kontrollkultur dagegen bildeten sich zu normalen Schwimmpflanzen mit Blütenständen aus.

Als Resultat ergibt sich aus vorstehendem Versuch:

I. Lichtentzug läßt die Wasserblätter von Caldesia parnassifolia zur Entwicklung kommen und führt auch noch zu einer Vergrößerung der Bandblattfläche, bringt jedoch die Bandblätter schließlich zum Absterben; die Schwimmblattbildung dagegen wird durch Lichtentzug gänzlich unterdrückt.

II. Lichtzufuhr, wie sie in 20 cm tiefem Wasser herrscht, läßt die Bandblätter zur Entwicklung kommen, übt aber gleichzeitig einen hemmenden Einfluß auf die Blätter aus und führt zu einer Verkleinerung der Blattfläche; dagegen läßt diese Lichtzufuhr die Schwimmblätter zu normaler Entwicklung kommen.

Wenn wir, abgesehen von diesem Versuch, auch das oben bei den Standortsformen über die Blattbildung Mitgeteilte beachten, so gelangen wir zu folgendem Resultat:

I. Die Bandblätter von Caldesia parnassifolia sind einer mäßigen, aber ganz bestimmten Lichtzufuhr angepaßt, welches Optimum der Belichtung zusammenfällt mit einer Wassertiefe von etwa 40—60 cm. Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten, so findet eine Verkleinerung der Blattfläche statt, die bei der Landpflanze ihr Maximum erreicht hat. Weniger retardierend als starke Belichtung wirkt völliger Lichtabschluß. Die Bandblätter erlangen eine noch verhältnismäßig stattliche Entwicklung, gehen aber schließlich zugrunde.

II. Die Spreitenblätter von Caldesia parnassifolia sind im Vergleich zu den Bandblättern einer hohen Lichtzufuhr angepaßt. Und zwar sind die Luftblätter der Landpflanze offenbar einer noch höheren Lichtzufuhr angepaßt als die Schwimmblätter, denen das Wasser ja stets einen bestimmten Teil des Lichtes entzieht. Die Reduktion des Spreitenblattes, welches dasselbe beim Übergang zum Landleben erfährt, ist allerdings nur bis zu einem gewissen Grad auch die Folge der direkten Einwirkung der Sonnenstrahlen. In Übereinstimmung damit steht ja auch, daß die Luftblätter der Landform an schattiger Lokalität — wie oben gezeigt wurde — eine Vergrößerung erfahren. Gänzlicher Lichtentzug läßt die Spreitenblätter überhaupt nicht zur Entwicklung kommen.

VII. Umbildungen der Standortsformen von Caldesia parnassifolia.

Eine Umbildung der Schwimmpflanze in die Landpflanze geht in der freien Natur jedenfalls öfters vor sich durch allmähliches Zurückweichen des Wassers. Desgleichen ist es mir auf dem Wege der Kultur gelungen, die Landform aus der Schwimmform zu gewinnen, indem ich die betreffenden Exemplare von Mitte Juli an allmählich ins Trockne setzte. Die Pflanzen konnten so bis Mitte September als Landformen kultiviert werden. Hinsichtlich der Blattbildung unterschieden sie sich nicht von den oben geschilderten Landpflanzen. Blütenbildung ist keine eingetreten, wohl aber hat jedes Exemplar je 1—3 Turionenstände gebildet.

die 4—7 cm lang waren und von den obenerwähnten der Landform auch sonst nicht verschieden waren.

Ebenso wie die Schwimmpflanze unschwer in die Landpflanze übergeführt werden kann, läßt sich auch diese letztere durch Versenken unter das Wasser in erstere überführen.

Ob die Landform zur Bildung linealer Wasserblätter zurückgeführt werden kann, wenn man sie in beträchtliche Tiefe (also etwa 150 cm) versenkt, welche die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele übersteigt, kann ich leider nicht angeben. Ich möchte aber behaupten, daß diese Umbildung viele Schwierigkeiten bereitet, da bei Caldesia die Wasserblattbildung im Vergleich zur Spreitenblattbildung sehr stark zurücktritt.

VIII. Die Überwinterung und Vermehrung von Caldesia parnassifolia.

Die Vegetationsorgane der Caldesia parnassifolia können nur in Form des Turio überwintern und sich vermehren. Die Hauptachse kann immer nur einen Sommer lang persistieren, wie sich aus einigen im botanischen Garten angestellten Kulturversuchen feststellen ließ.

Wenn es mir bis jetzt auch noch nicht gelungen ist, die Samen von Caldesia parnassifolia zum Auskeimen zu bringen, so ist doch die Möglichkeit, daß sich die Pflanze auch mit Samen vermehrt, nicht ausgeschlossen. Die Samen werden bei Caldesia parnassifolia nicht so reichlich wie bei anderen Alismaceen und, wie es scheint, auch nicht überall gezeitigt. Ascherson hat jedoch bei dem schon sehr nördlich gelegenen Groß-Wudzin (bei Bromberg) die Pflanze reichlich mit Früchten beobachtet (Ascherson und Gräbner, l. c. I, S. 386). Auch kann ich aus eigener Erfahrung hier beifügen, daß bei Viernheim in Hessen die Pflanze von mir im Herbst immer mit reifen Früchten angetroffen wurde, die bei dem einen Exemplare reichlicher, bei dem andern weniger reichlich auftraten.

Fragen wir schließlich noch nach der Ursache, welche bei Caldesia parnassifolia die Samenbildung in den Hintergrund drängt, so bestehen da zwei Möglichkeiten.

1. Wenn wir die von Buchenau aufgestellte Behauptung als richtig anerkennen wollen, daß C. parnassifolia nur eine Kümmerform der subtropischen oder tropischen C. reniformis ist,

so wäre es nicht unmöglich, daß infolge unseres kühleren Klimas die Samenbildung eine starke Hemmung erfährt.

2. Die zweite mögliche Deutung würde sich aus einem zwischen den Turionen und der Samenbildung bestehenden Korrelationsverhältnis ergeben. Da die wohl überall vor sich gehende Bildung der Winterknospen ein beträchtliches Quantum von Baustoffen erfordert, so können wir uns leicht vorstellen, daß die Knospenbildung hemmend auf die Samenbildung durch Stoffentzug einwirkt. Diese zweite Auffassung dürfte wohl mehr Wahrscheinlichkeit als die erste für sich haben, schon deshalb auch, da man für andere Pflanzen ganz ähnliche Fälle konstatiert hat, in denen auf Kosten der Samenerzeugung vegetative Fortpflanzungskörper gebildet werden[1]).

Damasonium stellatum (Rich) Pers[2]).

(= Alisma Damasonium L.)

I. Allgemeines.

Die kurze gestauchte Sproßachse von Damasonium stellatum erzeugt ebenso wie ihre nächsten Verwandten im Grunde genommen nur zwei Blattformen, lineale Blätter und Spreitenblätter, die sich den verschiedenartigsten Standortsbedingungen anpassen können und bald Luftblätter, Schwimmblätter oder Wasserblätter repräsentieren. Der Blütenstand setzt sich ähnlich wie derjenige von Echinodorus aus einer bis mehreren übereinander stehenden „Dolden" zusammen. Die großen eigenartigen Früchte, welche an „Sternanis" erinnern, zeichnen die Pflanze ihren Verwandten gegenüber aufs höchste aus.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze liegt in geringer Wassertiefe, woselbst sie Schwimmblätter als die wichtigsten Assimilationsorgane bildet. Wird dieses Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze nach oben zu überschritten, so erfährt sie in all ihren Teilen eine starke Reduktion, wobei

1) Man vergleiche z. B. das bei Göbel (l. c. IV, S. 183) Gesagte.

2) Die von Ascherson und Gräbner vorgeschlagene Bezeichnung Damasonium damasonium vermeide ich absichtlich der mißklingenden Tautologie wegen.

jedoch die Blütenbildung eine reichlichere wird. Wird dieses Optimum jedoch nach unten zu überschritten, so findet eine Streckung von Laubblättern und Blütenständen statt bis zu einer ganz bestimmten Grenze. Jenseits dieser Grenze bleibt die Pflanze auf dem Wasserblattstadium stehen.

Im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Alismaceen bildet Damasonium stellatum ganz entsprechend den jeweiligen Umständen zwei verschiedene Wasserformen, eine mit linealen und eine mit zarten Spreitenblättern. Die Wasserformen können während der kalten Jahreszeit bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen, sofern sie nicht von Eis eingeschlossen werden, sind dagegen während des Sommers an eine ganz bestimmte Wassertiefe gebunden. Das Rhizom von Damasonium stellatum wird ziemlich breit, einschließlich der Seitensprosse bis 6 cm, und kann, wie ich das an sehr stattlichen Schwimmpflanzen konstatierte, sich mehr oder weniger verzweigen und 6—10 Einzelsprosse tragen. Das Wurzelsystem ist stets reichlich entwickelt. Die Wurzeln sind unverzweigt, weiß, werden bis 25 cm lang und 0,5 mm dick.

Man kann folgende Standortsformen auseinander halten:

1) Schwimmformen: forma natans Glück.
2) Untergetauchte Formen: a) forma graminifolium Glück; b) forma spathulatum Glück.
3) Landformen: a) forma terrestre Glück; b) forma pumilum Glück.

Die Schwimm- und Landformen pflegen normalerweise zu fruktifizieren, während die Wasserformen stets steril bleiben.

Damasonium stellatum gehört der deutschen Flora nicht mehr an. Sie hat ihr Verbreitungsgebiet in dem wärmeren Teil von Europa, vor allen Dingen im Westen und Süden. Die östlichsten Standorte liegen alle noch innerhalb Frankreichs und der nördlichste liegt in Südengland.

Dem Damasonium stellatum sind zwei andere Arten, das D. polyspermum und D. Bourgaei nahe verwandt. Beide halten sich in noch wärmeren Regionen auf als Damasonium stellatum. Ich werde weiter unten auf diese beiden nochmals zurückkommen. Pasqual hat im Jahre 1867 bereits einige Mitteilungen über die Heterophyllie von Damasonium gegeben, die mir aber leider nicht zugänglich waren.

II. Schwimmformen.

Damasonium stellatum forma natans Glück.

Damasonium stellatum findet — wie schon hervorgehoben — das Optimum für seine Gesamtentwicklung bei schwimmender Lebensweise. Ganz entsprechend der jeweiligen Wassertiefe weisen die Schwimmformen einige Variationen in ihrer Ausbildung auf.

A. Verhalten in 30—35 cm tiefem Wasser.

Dieser Wassertiefe gehören die stattlichsten fruktifikationsfähigen Schwimmpflanzen an, die ich kennen lernte. Ich züchtete solche im botanischen Garten, habe sie aber auch reichlich beobachtet in der freien Natur in einem Abzugskanal eines Teiches bei St. Marcel in dem „Pays des Dombes" bei Lyon; welchen Standort ich zweimal im Frühling (Mai) und Herbst (Ende August) besuchte.

Die Schwimmpflanze pflegt in der Regel durch Umbildung aus submersen Formen hervorzugehen, die erst weiter unten näher geschildert werden sollen. — In unserem Heidelberger Klima kamen Anfang bis Mitte Mai die ersten Schwimmblätter auf dem Wasserspiegel zum Vorschein. Ähnlich wie bei Elisma und Caldesia den definitiven Schwimmblättern solche mit primitiver Spreite vorausgehen, so auch bei Damasonium stellatum. Die zuerst gebildeten Schwimmblätter — je nachdem 1—5 — haben eine breitlineale, oben und unten abgerundete Blattfläche (Fig. 21 *a*); welche 2,5—4 (6) cm lang und 3—8 (12) mm breit wird.

Die Blattfläche der späteren Blätter wird allmählich breiter und spitzt sich nach oben etwas zu (Fig. 21 *b*—*c*), bis schließlich die definitiven Schwimmblätter zum Vorschein kommen. Und gleichzeitig gehen die noch vorhandenen untergetauchten Blätter einem Verfall entgegen.

Es können von einem Rhizom je nachdem 7—25 langstielige Schwimmblätter gebildet werden, die 35—48 cm lang sein können. Die Spreite der definitiven Schwimmblätter (Fig. 21 *d* u. *e*) ist länglich bis eiförmig und weist außerdem an der Basis einen kleinen mehr oder minder deutlichen herzförmigen Einschnitt auf. Ihre verschiedenartige Form vermag ich bis jetzt noch nicht biologisch zu erklären. Sie wird 3,5—7 cm lang und 10—26 mm breit; die Schwimmblattlamina ist oben stets dunkelgrün, glänzend und nicht benetzbar, während die Unterseite heller, matt und gut

benetzbar ist. Der Blattstiel nimmt von oben nach unten an Dicke etwas zu. Dicht unter der Spreite ist er 1—2 mm dick und an der Basis 4—5,5 mm. Er ist etwas durchsichtig, leicht brüchig und läßt frisch eine „Querfächerung" von außen erkennen. Ein etwa durch die Mitte gelegter Querschnitt ist schmal bis breit elliptisch oder beinahe rund und läßt kaum eine Dorsiventralität erkennen.

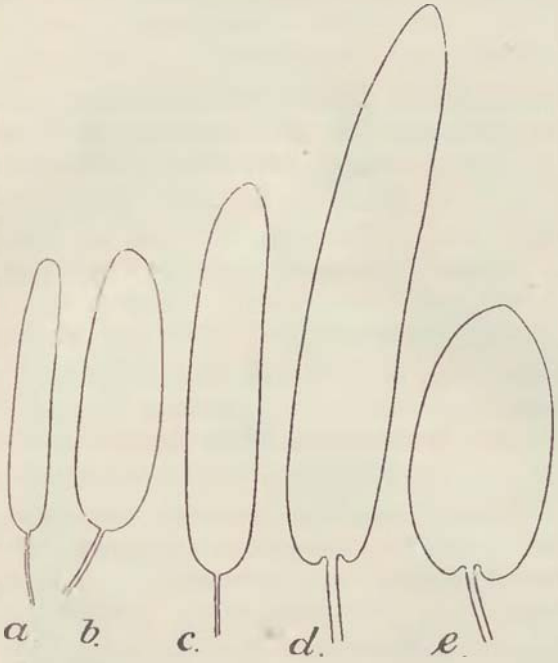


Fig. 21 *a*—*e* Schwimmblattformen von Damasonium stellatum; bei Blatt *a*—*c* ist die Blattbasis abgerundet und bei *d* und *e* schwach herzförmig. *a* ist ein zuerst gebildetes Schwimmblatt, das direkt auf die submersen Blätter folgte, während *b* und *c* zu den definitiven Blattformen, welche in *d* und *e* dargestellt sind, überleiten. Nat. Größe.

Was nun die Blütenstände anlangt, so können diese Schwimmpflanzen 2—7 (meist 2—3) Blütenstände erzeugen. Die Blütenrispen, die stets in die Luft ragen, setzen sich aus 2—4 einzelnen Dolden zusammen, von denen jede 6—12 Einzelblüten trägt. Die Höhe der Blütenstände beträgt 40—56 cm und der submerse Stengel eines Blütenstandes erreicht eine Dicke von 5 mm.

Wenn Blütenstände mit noch unentfalteten Blütenknospen infolge des steigenden Wasserspiegels in zu tiefes Wasser geraten, so besitzen sie nicht mehr die Fähigkeit, sich über den Wasserspiegel zu erheben, und es müssen ihre Knospen unter

Wasser verfaulen; desgleichen kann aber auch ein Ausreifen der Früchte unter Wasser nach der Befruchtung nicht stattfinden, was ich sowohl in der freien Natur als auch im botanischen Garten beobachten konnte.

Die Schwimmblätter, welche im Spätherbst gebildet werden, nehmen eine immer schmäler werdende Spreite an, die länglich-lineal bis breit-lineal ist, wobei gleichzeitig der herzförmige Einschnitt an der Spreitenbasis völlig schwindet. Es sind diese Blätter von denen, wie sie den sommerlichen Schwimmblättern vorausgingen, kaum verschieden. Die Schwimmblätter von Damasonium stellatum sind sehr widerstandsfähig; sie sind in meiner Gartenkultur im Freien bis Anfang November am Leben geblieben und ihre Spreite wurde erst durch die sich bildende Eisdecke zerstört.

Mit Eintritt der kühleren Jahreszeit geht die Schwimmpflanze in eine submerse Form wieder über. Und in der Regel werden dann submerse Spreitenblätter gebildet, die oft sehr verschieden lang sind und deren Spreite auch variieren kann. Letztere ist zumeist länglich oder lineal-elliptisch, vorwiegend stumpf und von mehr oder minder zarter Konsistenz. Ja, häufig ist die submerse Spreite auch lineal-lanzettlich und nach oben zugespitzt, was dann besonders statthat, wenn neben den Spreitenblättchen später noch ein oder wenige lineale Blätter zum Vorschein kommen. Auch diese Formen dürfen als f. spathulatum bezeichnet werden, wenn sie auch von der unten zu schildernden, wie sie während des Sommers in tiefem Wasser sich bildet, etwas abweicht.

Eine vollkommene Rückkehr zur Bandblattform tritt im Herbst in der Regel nur bei schwächlichen Individuen auf, besonders solchen, die erst während der Sommermonate aus Samen hervorgegangen sind.

In der Regel also bleibt Damasonium stellatum während des Winters auf dem Stadium submerser Spreitenblätter stehen, das aber im Frühling dann in das Bandblattstadium übergeht, wenn die Pflanze genötigt ist, in größerer Wassertiefe zu leben, welche die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter übersteigt.

Als Ursache für die Umbildung der Schwimmform in die Wasserform, wie sie sich im Herbst ja regelmäßig vollzieht, kommt in erster Linie Mangel an Nährmaterial in Betracht, wie er sich am Ende der Vegetation infolge stattgehabter Fruktifikation ein-

stellt, und erst in zweiter Linie auch noch veringerte Wassertemperatur.

B. Verhalten in 10—15 cm tiefem Wasser.

Häufiger als in 30—35 cm tiefem Wasser siedelt sich Damasonium stellatum in 10—15 cm tiefem an. Die Wasserblattform, aus der die Schwimmform entsteht, ist von viel kürzerer Dauer und auch dementsprechend kleiner als im tieferen Wasser, so daß die Schwimmblätter im seichten Wasser viel schneller zur Entwicklung gelangen als im tieferen. Im großen und ganzen verläuft die gesamte Blattentwicklung ähnlich, wie schon oben angegeben wurde, nur bleiben die Schwimmblätter kürzer und werden circa 15—25 cm lang.

Was ferner die Blütenstände anlangt, so erzeugt jedes Individuum 1—5 Blütenstände, die ebenfalls klein bleiben, 20—30 cm hoch werden und 2—3 übereinander stehende Blütendolden tragen. Aber auch in noch geringerer Wassertiefe (5—7 cm) lebt Damasonium stellatum stets als Schwimmpflanze. Dagegen habe ich gelegentlich in etwa 1—2 cm tiefem Wasser Formen gesehen, die aufrechte Blätter hatten und ungefähr eine Mittelstellung einnahmen zwischen Land- und Schwimmformen. Aber richtige „Seichtwasserformen", wie sie bei Alisma, Echinodorus und Sagittaria vorkommen, deren „Luftblatt" eine ganz bedeutende Streckungsfähigkeit besitzt, habe ich bei Damasonium stellatum nie gesehen. Im allgemeinen gilt als Regel: Je seichter das Wasser ist, um so kürzer bleiben die Schwimmblätter und Blütenstände, aber um so zahlreicher gelangen beide zur Entwicklung.

Auch die Schwimmpflanze des seichten Wassers pflegt im Spätherbst sich in die submerse f. spathulatum resp. graminifolium umzubilden, auf welchem Stadium sie bis zum Frühling verharren kann, um dann wieder in die Schwimmform überzugehen.

III. Submerse Formen von Damasonium stellatum.

D. s. forma spathulatum Glück, D. s. forma graminifolium Glück.

(Tafel V, Fig. 30 und 31.)

Wie schon oben kurz erwähnt, findet man bei Damasonium stellatum zweierlei submerse Formen: eine forma graminifolium

mit linealen Wasserblättern und eine forma spathulatum mit gestielten Wasserblättern. Beide Formen bilden vielfache Übergänge zu einander. Die forma spathulatum tritt hauptsächlich im Spätherbst auf und bildet dasjenige Stadium, auf dem die Pflanze in der Regel den Winter über submers verharrt. Große und alte Individuen bleiben auch während des Frühlings auf dem Spreitenblattstadium stehen, um dann sofort in die Schwimmform überzugehen, Die forma graminifolium dagegen tritt hauptsächlich im ersten Frühling auf. Und zwar sind es meist jüngere und schwächlichere Individuen, welche im Frühling oder auch schon im Herbst in das Bandblattstadium zurückkehren. Im ersteren Fall entsteht dann die graminifolium-Form durch Umbildung aus der spathulatum-Form.

Beide Formen können im Winter bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen, sind aber während des Sommers an eine solche Tiefe gebunden, welche die Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern und Blütenständen übersteigt. Betrachten wir zunächst die submerse Bandblattform,

Damasonium stellatum forma graminifolium,

wie man sie in der Regel nur im ersten Frühling antrifft. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe variieren die Bandblätter in Zahl und Größe. Im tieferen Wasser treten sie zahlreicher und stattlicher auf als im seichteren, und demzufolge bleibt die Pflanze im tieferen Wasser im allgemeinen auch länger auf dem Bandblattstadium stehen als im seichteren.

Die stattlichsten linealen Wasserblätter, die ich kennen lernte, gehörten einer Wassertiefe von 25—35 cm an, wie ich das sowohl in meinen Kulturen als auch an oben besagtem Standort bei Lyon im Mai des letzten Jahres beobachtete. (Man vergleiche auch die Fig. 31 auf Tafel V.) Ein Laubsproß bildet bei dieser Wassertiefe je 5—9 Wasserblätter, die (3) 7—17 cm lang und 2—3,5 mm breit werden. Der obere Teil des Blattes, etwa $^1/_4$—$^1/_3$, ist abgeflacht und zeigt auf der Unterseite einen schwach vortretenden Mittelnerv, zu dessen beiden Seiten noch je ein feiner Seitennerv verläuft. Es entspricht dieser obere Teil des Bandblattes offenbar einer stark reduzierten Spreite. Der übrige Teil des Blattes dagegen ist stielartig ausgebildet und zeigt einen schmal-elliptischen Querschnitt, wobei die Unterseite etwas stärker konvex ist als die Oberseite. Es entspricht dieser untere Teil

offenbar einem Blattstiel. Das Blatt ist beiderseits gleichfarbig hellgrün und beiderseits gut benetzbar. Die submerse Spreitenblattform

Damasonium stellatum f. spathulatum

ist, wie gesagt, diejenige Form, welche die Pflanze hauptsächlich während des Winters aufweist und welche normalerweise durch Umbildung der Schwimmform zu entstehen pflegt. Die spathulatum-Form zeichnet sich durch sehr verschiedenartige Blätter aus. Die stets mit langem Stiel versehene Blattspreite kann elliptisch bis lineal-lanzettlich sein und ist stets von mehr oder minder zarter Konsistenz. Man vergleiche auch die Fig. 30 auf Tafel V. Die Ursache, welche die Pflanze während des Winters auf dem submersen Stadium zurückhält, ist jedenfalls auf mehrere verschiedene Faktoren zurückzuführen; daß jedoch keineswegs die im Winter herrschende niedere Temperatur die entscheidende Rolle spielt, werde ich weiter unten (p. 195) zeigen.

Tiefwasserformen von Damasonium stellatum.

(70—120 cm Wassertiefe).

(Tafel V, Fig. 30 und 31.)

Während die Wasserformen im Winter bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen können, ist dieselbe im Sommer an tieferes Wasser gebunden, welche die Streckungsfähigkeit von Schwimmblattstielen und Blütenständen übersteigt.

Die im folgenden zu schildernden Tiefwasserformen habe ich nur auf dem Wege der Kultur gewonnen bei einer Wassertiefe von 70 cm, 80 cm und 120 cm. Sehr wahrscheinlich aber kann die Pflanze auch in noch beträchtlicherer Tiefe während des Sommers ihre Existenz führen.

1. Kulturversuch in 70 cm tiefem Wasser.

Fünf Individuen des Damasonium stellatum wurden vom Spätherbst 1900 bis zum Sommer 1901 in 70 cm tiefem Wasser gehalten. Die wenigen Bandblätter, die Anfang April vorhanden waren, sind bald verschwunden, und es bildete sich die forma spathulatum mit gestielten submersen Spreitenblättern, welche als die einzigen Assimilationsorgane den ganzen Sommer über persistierten. Ich habe auf Taf. V in Fig. 30 eine solche spathulatum-Form dargestellt. Jedes Rhizom trug 8—15 Blätter, die rosettenartig gruppiert waren. Die Blätter haben eine Gesamtlänge von 10—16 cm. Die Spreite ist breit-lineal, unten abgerundet und nach oben

schwach zugespitzt, zarthäutig und durchsichtig. Ihre Länge beträgt 2,5—3,5 cm und ihre Breite 3—5 mm. Die Spreite ist beiderseits gleichfarbig, oben mäßig und unten besser benetzbar. Dieselbe war da und dort schwach rinnenförmig zusammengebogen. Der Blattstiel nimmt von oben nach unten allmählich an Dicke zu. Dicht unterhalb der Spreite ist er 1 mm dick und an der Basis 3—4 mm. Der Stiel zeigt überall einen breit-elliptischen Querschnitt, wobei die Stieloberseite etwas schwächer gekrümmt ist wie die Unterseite. Die Blattbasis wird von einer 2—2,5 cm langen, offenen Scheide gebildet. Den eben geschilderten Spreitenblättern waren Ende April einige Übergangsblätter vorausgegangen, die sich durch eine schmal-lanzettliche, allmählich zugespitzte Spreite auszeichneten.

Nur eines der fünf Individuen ließ auf die untergetauchten Spreitenblätter noch 4 „Schwimmblätter" folgen, die mit ihrer senkrecht stehenden Spreite weit hinter dem Wasserspiegel zurückblieben. Die zwei erst gebildeten Blätter waren 38 resp. 40 cm und die zwei späteren 48 resp. 50 cm lang. Die länglich lineale Blattspreite war 3—3,5 cm lang und 5—7 mm breit. Der Blattstiel hatte in der Mitte eine Dicke von 1 mm. Auf die 4 „Schwimmblätter" folgten später wieder einige submerse Spreitenblätter und auf diese noch 1 lineales Wasserblatt. Desgleichen ließen aber auch die vier übrigen Individuen auf ihre Spreitenblätter im Herbst wiederum 1—2 kleine, lineale Wasserblätter (= L in Fig. 30) folgen.

II. Kulturversuch in 80 cm tiefem Wasser.

Fünf sehr stattliche Individuen von Damasonium stellatum wurden in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom Herbst 1903 bis 6. Juli 1904. Am letztbesagten Termin ergab sich folgendes Resultat. Die Pflanzen waren alle auf dem Wasserblattstadium stehen geblieben und repräsentierten zum Teil die forma graminifolium und zum Teil die forma spathulatum. Jedes Individuum trug je 2—3 seitliche Sprosse, von denen ein jeder wieder mit 9—19 Laubblättern ausgerüstet war.

Drei Individuen, welche die forma graminifolium repräsentierten, trugen vorwiegend Bandblätter (Taf. V, Fig. 31), auf welche zuletzt noch je 2—5 Spreitenblätter (= L) mit sehr schmaler lineal-lanzettlicher Spreite folgten. Die Blätter waren schräg aufsteigend oder übergebogen. Die Bandblätter sind 4,5—8,2 cm lang und 2—2,5 mm breit. Die Lanzettblätter sind ebenso lang wie die Bandblätter. Ihre schmal-lanzettliche Spreite ist 1,5—2,5 cm lang und 2—3 mm breit. Zwei Exemplare ließen auf die Lanzettblätter noch zwei „Schwimmblätter" folgen, die 56 cm und 64 cm lang waren und deren breit-lineale Lamina 4,2—4,5 cm lang und 4—4,5 mm breit ist.

Die zwei anderen Individuen repräsentierten die forma spathulatum; sie trugen vorwiegend untergetauchte Spreitenblätter, die 4—10 cm lang waren und deren zarte lineal-lanzettliche untergetauchte Spreite 8—13 mm lang und 2—4 mm breit war.

In der zweiten Hälfte des Sommers bildeten alle fünf Individuen nur noch submerse Spreitenblätter mit zarter lanzettlicher oder lineal-

lanzettlicher Spreite, welches Stadium auch bis zum Spätherbst beibehalten wurde.

III. Kulturversuch in 120 cm tiefem Wasser.

Fünf Individuen wurden am 22. Oktober 1903 in 40 cm tiefes Wasser im Altrhein von Neuhofen eingesetzt; woselbst die Kultur bis 15. März 1904, geborgen zwischen Rohrschilf, den Winter zubrachte. Vom 15. März bis 9. Juni 1904 wurde die Kultur in 120 cm tiefem Wasser gehalten. Am 9. Juni haben die Pflanzen neben einigen linealen Wasserblättern vorwiegend submerse Spreitenblätter mit lineal-lanzettlicher Spreite gebildet, welche 15—30 mm lang und 3—3,5 mm breit ist. Auch haben zwei Exemplare zusammen drei „Schwimmblätter" gebildet, die 27, 53 und 86 cm lang sind und deren breit-lineale Spreite 26 – 33 mm lang und 6—7 mm breit ist.

Zwei weitere Kontrollen, die am 21. Juli und 28. Oktober 1904 vorgenommen wurden, zeigten, daß alle fünf Individuen den Habitus der forma spathulatum angenommen hatten und nur noch untergetauchte Spreitenblätter trugen, die aber kürzer als die erstgebildeten und nur 3—5 cm lang waren. Es waren also auf die isolierten „Schwimmblätter", die einige Individuen aufwiesen, später wieder Wasserblätter gebildet worden.

Überblicken wir nochmals das von den Wasserformen des Damasonium stellatum Gesagte.

Die Pflanze bildet zwei verschiedene Wasserformen; eine mit linealen Blättern und eine mit Spreitenblättern, die aber vielfache Übergänge bilden. Erstere (f. graminifolium) tritt hauptsächlich im Frühling, und letztere (f. spathulatum) tritt hauptsächlich im Herbst und Winter auf.

Die Wasserblattformen können im Winter bei jeder beliebigen Wassertiefe ihre Existenz führen, sofern sie nicht von Eis eingeschlossen werden. Während der Sommermonate dagegen ist ihr Fortbestehen an eine solche Tiefe gebunden, welche die Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern und Blütenständen übersteigt.

Die Entwicklung der Wasserblattformen geht innerhalb einer ganz bestimmten Wassertiefe am intensivsten vor sich. Wird dieses Optimum nach oben oder nach unten zu überschritten, so findet mit seichter werdendem resp. mit tiefer werdendem Wasser eine zunehmende Reduktion statt. Beim Überschreiten nach oben zu wird die Blattgröße und und Vegetationsdauer reduziert zugunsten der Schwimmblatt- und Blütenbildung, während beim Überschreiten nach unten zu zunächst nur die Blattgröße verringert wird.

IV. Landformen.

Damasonium stellatum, forma terrestre Glück.

(Tafel V, Fig. 32 *a* und *b*.)

Allgemeines.

Die Landformen von Damasonium stellatum habe ich verschiedene Jahrgänge hindurch im botanischen Garten kultiviert, aber auch in der freien Natur in großer Menge und Formenmannigfaltigkeit am 25. Mai 1904 beobachtet, und zwar in ausgetrockneten Teichen bei Villars en Dombes (Lyon), woselbst die Pflanze in Gemeinschaft mit den Landformen von Elisma natans, Marsilia quadrifolia, Pilularia globulifera, Elatine Alsinastrum Heleocharis acicularis u. a. wuchs. Da das Rhizom der Landform nicht überwinterungsfähig zu sein pflegt, so entsteht diese durch Umbildung von Wasser oder Schwimmformen.

Da Damasonium stellatum nur bei schwimmender Lebensweise das Optimum für seine Gesamtentwicklung vorfindet, so macht sich beim Übergang zum Landleben im allgemeinen eine Reduktion sämtlicher Organe geltend, abgesehen von den Blüten und Früchten selbst. Die Bildung linealer Primärblätter wird bei den Landformen von Damasonium stellatum so gut wie ganz unterdrückt, kann aber an jugendlichen und schwächlichen Sprossen stattfinden, was besonders für Landsämlinge Geltung hat, oder auch dann, wenn submerse Bandblattformen sich direckt in Landformen umbilden müssen.

Anders jedoch verhält es sich mit den Spreitenblättern der Landpflanze, welche den Schwimmblättern äquivalent sind. Bei ihnen bezieht sich die Reduktion im wesentlichen auf die Größendimensionen.

Die gestielten Luftblätter werden etwa nur $^1/_7$—$^1/_{40}$ mal so lang als die Schwimmblätter. Auch ist die Luftblattspreite nur $^1/_3$—$^1/_2$ mal so lang und entsprechend schmäler als die Schwimmblattspreite. Der Luftblattsiel ist fest und steif und läßt außerdem zum Unterschied vom Schwimmblattstiel eine deutliche Dorsiventralität erkennen. Die Luftblätter der Landformen sind im Durchschnitt zahlreicher als die Schwimmblätter der Schwimmformen; was auch hier dadurch erklärbar ist, daß eben die großen Schwimmblätter ein bedeutendes Baumaterial beanspruchen, die kleinen Luftblätter ein nur geringes, und deshalb von der Pflanze zahlreicher gebildet werden können. Die Blütenstände

erfahren hinsichtlich ihrer Länge ebenfalls eine Reduktion. Sie werden nur $^1/_2$—$^1/_{20}$ mal so lang als die der Schwimmformen. Dagegen ist bei der Landform die Blüten- und Fruchtbildung im Durchschnitt reichlicher als bei der Schwimmform.

Ferner ist noch besonders hervorzuheben, daß die Landformen von Damasonium stellatum viel früher zur Blüte und Fruktifikation gelangen, wie Schwimmformen bei denselben klimatischen Verhältnissen. Ich fand z. B. am 25. Mai 1004 die Landform von Damasonium stellatum bei Lyon fast ausnahmslos mit reifen Früchten vor, während die Schwimmformen am selben Standort der großen Mehrzahl nach noch nicht einmal Blütenstandsanlagen zeigten. Der Aufenthalt auf dem Land übt somit einen fördernden Einfluß auf die Entwicklung der Blütenbildung aus.

Ganz entsprechend den klimatischen Verhältnissen, erreicht Damasonium stellatum früher oder später den Höhepunkt seiner Entwicklung. Im Heidelberger botanischen Garten war die Landform etwa Ende Juni auf diesem Stadium angelangt, während in dem wärmeren Klima von Lyon die Landform bereits am 25. Mai des gleichen Jahres dasselbe Stadium erreicht hatte.

Das Rhizom der Landform endlich ist noch dadurch in biologischer Hinsicht von dem der übrigen Standortsformen ausgezeichnet, daß es nach stattgehabter Fruktifikation stets abstirbt und zwar ohne daß Frostwirkung irgendwie mitspielt, während das unter Wasser befindliche Rhizom stets den Winter hindurch am Leben bleibt und mit Hilfe von Wasserblättern weiter vegetiert.

Je nachdem die Landform auf mehr trocknem oder feuchtem Substrat wächst, kann sie verschiedenartigen Habitus aufweisen.

a) Landformen mit feuchtem Substrat.
(Tafel V, Fig. 32a).

Die auf feuchtem Grund und Boden wachsenden Pflanzen gelangen zu ziemlich stattlicher Entwicklung.

Je ein Sproß erzeugt 8—16 Laubblätter, die oft schön rosettenförmig gruppiert sind. Sie sind stets gestielt und werden 4—10,5 cm lang. Die Spreite ist länglich bis eilänglich, ihre Basis ist abgerundet oder ganz entfernt eingeschnitten. Sie wird 16—40 mm lang und 5—20 mm breit. Die Blattunterseite läßt den Mittelnerv schwach hervortreten und beiderseits von ihm je 1—2 sehr zarte bogige Seitennerven. Die Oberseite ist dunkelgrün, schwach

glänzend und nicht oder nur schlecht benetzbar; die Unterseite ist heller, matt und mäßig benetzbar. Der Blattstiel ist etwa $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ mal so lang als die Spreite und wird in der Mitte 3 mm dick. Der Blattstiel ist halbstielrund mit abgeflachter Oberseite. Beiderseits zeigt der Stiel je eine scharf vorspringende Kante.

Blütenstände bildet jedes Rhizom je 1—5 (meist 2—3), die 8—22 cm hoch sind. Jeder Blütenstand trägt in seiner oberen Hälfte je 2—4 übereinander stehende Blütendolden, die 4 bis 10strahlig sind. Entweder setzen alle Blüten einer Dolde Früchte an, oder es bleiben von ihnen ein bis mehrere unbefruchtet; solche nicht befruchtete Blüten sind auch in der Fig. 32*a* bei *S* sichtbar. Nicht selten trifft man neben stattlichen Blütenständen auch noch 1—2 kleine kümmerliche an.

b) Landformen mit trocknem Substrat.
(Tafel V, Fig. 32*b*).

Die auf trocknem Substrat wachsenden Landformen bleiben kleiner und kümmerlicher als die eben geschilderten Formen. Je ein Sproß bildet 5—15 Laubblätter, die 1,8—2,5 cm lang werden; die Spreite ist verhältnismäßig schmäler wie bei obiger Form, lanzettlich oder länglich-lanzettlich, wobei die Blattbasis nicht abgestutzt oder entfernt herzförmig ist. Die Spreite wird 1—1,5 cm lang und 3—6 mm breit. Je ein Sproß erzeugt 1—3 Blütenstände, die nur 3—6 cm hoch werden und meist nur 1—2 armselige Dolden tragen, die aber sonst normale Blüten und Früchte erzeugen.

Es ist selbstverständlich, daß es zwischen den zwei eben besagten Formen alle möglichen Zwischenstufen gibt. —

Ebenso wie die Landform von Alisma graminifolium, ist auch die von Damasonium stellatum verhältnismäßig kurzlebig. In meinen Gartenkulturen begannen die Landformen, die ich im Sommer 1904 zahlreich züchtete, schon am 7. Juli zu vertrocknen, obwohl für stets feuchtes Substrat Sorge getragen war; und etwa 8—10 Tage später waren sämtliche Individuen vertrocknet und nur die mit Früchten reich bedeckten Fruchtstände standen noch da[1]). Die am 2. November 1904 vorgenommene Kontrolle ergab,

1) Anders jedoch dürfte es sich mit Landsämlingen verhalten, die spät im Sommer zur Entwicklung kamen, aber infolge eintretender Kälte nicht mehr zur Fruktifikation gelangen konnten. Dieselben dürften im Kalthaus bei Kälteschutz überwinterungsfähig sein. Dagegen sind sie im Freien auch nicht überwinterungsfähig.

daß sämtliche Rhizome der Landform verfault waren, während die gleichalterigen Rhizome der Schwimmpflanzen alle noch am Leben waren und Wasserblätter trugen. Kurz bevor die Pflanze eingeht, werden einige rudimentäre Spreitenblättchen gebildet, Eine Rückkehr zur Bandblattform kommt am Schluß der Vegetation bei älteren Individuen in der Regel nicht vor. Ich habe unter 30 untersuchten Landpflanzen nur einen einzigen, schwächlichen Sproß vorgefunden, der auf die rudimentären Spreitenblätter noch 3 lineale Bandblättchen folgen ließ, die 6—14 mm lang und 1 mm breit waren. Anders jedoch als alte Rhizome verhalten sich in diesem Punkt Landsämlinge (S. 189 f.).

Wie schon oben kurz angedeutet, sind mit Damasonium stellatum noch zwei andere Arten, das D. polyspermum Cosson und das D. Bourgaei Cosson., nahe verwandt. Ersteres unterscheidet sich von Damasonium stellatum hauptsächlich durch zahlreiche in einem Teilfrüchtchen liegende Samen, durch geringere Größe sowie durch einfachere Blütenstände, die in der Regel nur eine einzige Dolde tragen: und letzteres unterscheidet sich von Damasonium stellatum durch kleinere und fast knäuelförmig zusammengedrängte Früchte, durch langgestreckte, oft aus vielen (bis 8) Etagen bestehenden Blütenständen [1]), die im untersten oder auch in den zwei untersten Etagen des Blütenstandes noch 2—3 stattliche Rispenäste tragen können, was ich bei Damasonium stellatum nie beobachtet habe. Damasonium Bourgaei wird von Buchenau mit Damasonium stellatum vereinigt.

Inwieweit Damasonium stellatum in Beziehung zu den beiden anderen Arten steht, läßt sich meiner Ansicht nach nur mit Hilfe von eingehenden Kulturversuchen entscheiden. In biologischer Hinsicht schließen sich diese beiden aber sicherlich dem Damasonium stellatum enge an.

Die Landformen des Damasonium Bourgaei unterscheiden sich von den Schwimmformen durch zahlreichere, aber verkürzte Laubblätter, durch reichlichere Fruktifikation und verkürzte Blütenstände. Mit Rücksicht auf das mir reichlich zu Gebote stehende

1) Die größten Fruchtstände, die ich von D. p. gesehen habe, sind 25—48 cm hoch; in der Regel sind sie etwa $^1/_4$—$^1/_2$ mal so lang. Und nur ein einziges Exemplar sah ich, das zwei übereinanderstehende Blütendolden trug. Auch habe ich bei D. p. 6—8strahlige Früchte gesehen, bei D. s. dagegen nur 6strahlige. Das Gesagte bezieht sich auf Exemplare, die von Bourgau in Spanien gesammelt sind [„Dans un petit marais entre Rota et Puerto Maria, Herbar Barbey-Boissier].

Herbarmaterial[1]) mögen noch folgende Zahlenwerte zur näheren Illustration der beiden Standortsformen dienen.

Die Landform von Damasonium Bourgaei bildet 18—25 Laubblätter von 3—10 cm Länge; die Blattspreite ist 1,5—3,7 cm lang und 6—16 mm breit. Blütenstände können 3—10 gebildet werden, die je 2—8 Etagen von Rispenästen bilden können, und 6—18 cm lang werden.

Die Schwimmform von Damasonium Bourgaei erzeugt 17—42 cm lange Schwimmblätter, deren Blattfläche an einem vorliegenden Exemplare 4—9 cm Länge und 14—32 mm Breite hat. Ein Individuum kann je nachdem 1—7 Blütenstände bilden, die 30—46 cm lang werden. Die erstgebildeten Schwimmblätter besitzen eine lineale oder länglich-lanzettliche Spreite, während die späteren viel breiter werden.

Übrigens möchte ich noch hinsichtlich der geographischen Verbreitung des Damasonium Bourgaei bemerken, daß sämtliche Individuen, die ich gesehen habe, aus Algier, Ägypten, Palästina und Sizilien (Terranora und Panormum) stammten, dagegen von keinem Platz des europäischen Kontinents. Es ist somit höchst wahrscheinlich, daß Damasonium Bourgaei eine klimatische Varietät ist, die wärmerem Klima angepaßt ist.

Das mir vorliegende Herbarmaterial von Damasonium polyspermum ist zu unvollständig, um hier noch Näheres mitteilen zu können. Doch sei noch bemerkt, daß auch diese Pflanze ein ähnliches Verbreitungsgebiet hat wie vorige und von mir in Herbarien nur von zwei südeuropäischen Stellen gesehen wurde, von einer in Südfrankreich (Agde, Héraule und Rigaud) und von einer in Spanien.

V. Keimlinge von Damasonium.

Die Samen von Damasonium stellatum können eine winterliche Ruheperiode durchmachen vor der Auskeimung, doch ist das keineswegs nötig. Ich habe mehr als einmal beobachtet, wie die Samen kurze Zeit nach erfolgter Reife auskeimen. Auch kommt es gar nicht selten vor, daß die Samen noch in Verbindung mit den Fruchtständen und auf der Mutterpflanze zur Auskeimung gelangen. Es findet das aber nur dann statt, wenn reife

1) Besonders das Material im Herbar Schweinfurth.

Fruchtstände unter das Wasser gelangen. Mit Rücksicht darauf können wir Damasonium stellatum auch der Gruppe der sog. viviparen Pflanzen zuzählen.

Die Sämlinge von Damasonium stellatum rekapitulieren im kleinen das biologische Verhalten älterer Individuen und reagieren auf den jeweiligen Standort mit der Bildung von Schwimm-, Land- und Wasserformen.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Sämlinge liegt in seichtem, etwa 8—15 cm tiefem Wasser. Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten und findet ein allmählicher Übergang zum Landleben statt, so erfährt die Pflanze eine Hemmung in all ihren Teilen, die aber sämtlich zur Entfaltung kommen. Wird dieses Optimum jedoch nach unten zu überschritten, so findet Streckung von Schwimmblättern und Blütenständen statt, bis von einer bestimmten Grenze an die Pflanze auf dem Wasserblattstadium stehen bleibt.

a) Verhalten der Keimlinge in 8—15 cm tiefem Wasser.

Dieser Standort bildet im allgemeinen das Optimum für die Gesamtentwicklung der Sämlinge.

Die ausgesäten Teilfrüchtchen, die stets 1—2 Samen enthielten, wurden an der Stelle von dem Keimling durchstoßen, wo die Berührungsstelle mit den übrigen Teilfrüchtchen gelegen hat. Der Stammvegetationspunkt wird etwa 1—2 cm weit aus dem Früchtchen herausgeschoben. Der fertige Cotyledon ist ebenso wie bei anderen Alismaceen pfriemlich, 2,5—4 cm lang und 0,5 mm breit. Auf den Cotyledon folgen 3—4 lineale, zarte Primärblätter, die 2—4 cm lang und 1—1,5 mm breit sind. Sodann erscheinen 1—2 Übergangsblätter mit schwach spatelig verbreitertem Ende. Die erst gebildeten Schwimmblätter haben eine breit lineale oben und unten abgerundete Lamina, die 7—10 mm lang und 2—4 mm breit war und sich in Farbe und Benetzbarkeit nicht unterschied von derjenigen der definitiven Schwimmblätter. Von diesen wurden von je einem Individuum (bis 2. August 1904) je 5—9 gebildet. Ihre Spreite war länglich, oben und unten abgerundet, und war 1,5—3 cm lang und 7—11 mm breit. Eine Einkerbung an der Blattbasis war nicht zu sehen. Außerdem bildete jedes Individuum je einen Blütenstand, der 10—24 cm hoch war und 1—2 Blütendolden trug, die 2—6 strahlig waren. Die bei dieser geringen Wassertiefe gewonnenen Sämlinge sind somit

ärmliche Schwimmformen, die auch als Damasonium stellatum forma natans bezeichnet werden dürfen.

b) Verhalten der Keimlinge in 35—40 cm tiefem Wasser.

Bei dieser Wassertiefe hatte sich ein Keimling spontan im botanischen Garten entwickelt, der eine außerordentliche Größe erreichte; Mitte Oktober trug die Pflanze 13 Schwimmblätter, die 37—48 (54) cm lang waren; ihre längliche Spreite zeigte an der Basis keinen oder nur einen entfernten Einschnitt und ist 6,5—7,2 cm lang und 22—26 mm breit. Zudem wurden 5 Blütenstände erzeugt, die 32—45 cm hoch waren. Abgesehen von einigen wenigen Blüten, die sich über den Wasserspiegel erheben konnten, mußte die Mehrzahl unter Wasser im Knospenzustand zugrunde gehen. Die Blütenstände hatten sonst unter Wasser ihre definitive und normale Verzweigung, wie oben angegeben, erlangt.

c) Verhalten der Keimlinge in 80 cm tiefem Wasser.

Die Wassertiefe von 80 cm liegt beträchtlich tiefer, als das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze gelegen hat; deshalb bleiben die Sämlinge bei dieser Tiefe auf dem Wasserblattstadium stehen.

Die auf den Cotyledon folgenden linealen Wasserblätter hatten eine Länge von 6—10,5 cm und eine Breite von 1,5—2,8 mm. Auf diese folgten submerse Spreitenblätter, deren Blattfläche länglich-lineal bis lineal-lanzettlich war. Jedes Individuum hatte 8—12 solcher Blätter gebildet, die 7—12,5 cm (selten nur 3,5—6 cm) lang waren und deren halbdurchsichtige Blattspreite 7—36 mm lang und 2—3 mm breit war. Je nachdem nun diese submersen Spreitenblätter den linealen Bandblättchen näher oder ferner standen, war ihr Blattstiel, der stets deutlich von der Blattfläche abgesetzt war, mehr oder weniger abgeplattet.

Es hat sich somit in 80 cm tiefem Wasser aus Samen die forma spathulatum gebildet, nachdem zuvor die Bildung linealer Wasserblätter stattgefunden hatte.

d) Verhalten der Keimlinge auf dem Lande.

Beim Aufenthalt auf dem Lande erfahren die Sämlinge eine alle Teile betreffende Hemmung, da sie sich weit oberhalb des Optimums ihrer Gesamtentwicklung befinden.

Zunächst kommen ebenfalls einige lineale Primärblättchen zum Vorschein, die aber bedeutend kleiner als die äquivalenten Wasserblätter sind, und auf diese folgen die Spreitenblätter, bis schließlich die Pflanzen einen ganz ähnlichen Habitus erreichten wie ich ihn für die oben geschilderten Landformen des trockenen Substrates angegeben habe. Es wurden bis zu 15 Spreitenblätter gebildet, die oft rosettenförmig gestellt und sternförmig ausgebreitet waren. Ihre Gesamtlänge betrug 4—7 cm. Ihre Spreite war länglich, an der Basis mehr oder minder deutlich abgestutzt, kaum herzförmig, 1,5—2,5 cm lang und 5—7 mm breit. Anfang bis Mitte August trat Fruktifikation ein; pro Exemplar wurden 2—3 Blütenstände erzeugt, die 2,5—9 cm hoch waren und je ein bis zwei 3—8strahlige Blütendolden erzeugten.

Neben diesen stattlichen Landsämlingen, die schlechtweg als Damasonium stellatum forma terrestre bezeichnet werden dürfen, tritt gar nicht selten auch noch die Bildung von Zwergformen ein, wie wir solche für andere Alismaceen jetzt schon kennen gelernt haben.

Ich habe auf Tafel V in Fig. 33 eine solche Zwergform dargestellt. Aus dem Zentrum zierlicher Blattrosetten erhebt sich 1 Blütenstand, seltener sind es 2—3, von nur wenigen Zentimetern Höhe und einer auf 2—3 Blüten reduzierten Dolde; ja bei vielen Exemplaren war der ganze Blütenstand sogar auf eine einzige Blüte reduziert, die auf ihrem Stiel aufrecht im Zentrum der Rosette stand, wie auch die Figur zeigt. Die Blüten sowohl als auch die Früchte hatten normales Aussehen. Diese winzigen Landformen nenne ich Damasonium stellatum forma pumilum mihi. Sie bilden ein Seitenstück zu der pumilum-Form von Alisma graminifolium und Echinodorus ranunculoides.

Bis Mitte November sind fast sämtliche Landsämlinge wieder zum Bandblattstadium zurückgekehrt. Jedes Rhizom bildet je 5—7 schmale Bandblättchen, welche 1—3 cm lang und 0,8—1,5 mm breit waren. Sie waren dunkelgrün, etwas dicklich, das obere Ende war flach und zeigte auf seiner Unterseite einen schwach vorspringenden Mittelnerv. Dieser oben abgeflachte Teil entspricht offenbar einer stark reduzierten Blattfläche. Während der untere Teil des Blättchens offenbar einem Blattsiel entspricht.

Damasonium Bourgaei var. compactum Micheli ist eine Hungerform, die dem Damasonium stellatum forma pumilum

äquivalent ist. Man hat die Bezeichnung compactum aber auch auf ähnliche Kümmerformen von Damasonium polyspermum angewendet [1]).

VI. Umbildungsprozesse der einzelnen Standortsformen von Damasonium stellatum.

Ebenso wie die Standortsformen der übrigen Alismaceen lassen sich auch diejenigen von Damasonium stellatum durch entsprechende Änderung des Standorts ineinander überleiten. Am wichtigsten für uns sind die mit den Landformen angestellten Umbildungsversuche.

1. Umbildungsversuche mit Landformen von Damasonium stellatum.

Die Landform kann übergeleitet werden einmal in die Schwimmform oder zweitens in eine der beiden Wasserformen, ganz entsprechend den jeweiligen Verhältnissen, unter denen die Umbildung vor sich geht.

Versuchsreihe I.

Zur Verwendung kamen Landkeimlinge, die noch nicht geblüht hatten. Und zwar hatte jedes Exemplar 5—6 Spreitenblättchen gebildet, die 3—4 cm lang waren. Von den 3 Kulturtöpfen enthielt jeder 4—5 solcher Landkeimlinge.

A. Der 1. Kulturtopf wurde vom 13. bis 20. Juli 1903 in 10 cm tiefem Wasser gehalten. Jedes Exemplar hatte bis dahin je 2—3 Schwimmblätter gebildet, die 12—14 cm lang waren und eine längliche, 13—15 mm lange Spreite hatten. Bis 12. August war die Schwimmblattbildung (pro Individuum 4—6 Blätter) noch reichlicher eingetreten und die Schwimmblattspreiten hatten auch an Größe zugenommen.

B. Der 2. Kulturtopf wurde vom 13. bis 20. Juli 1903 in 40 cm tiefem Wasser gehalten. Von den 4 Exemplaren hatte nur eines ein „Schwimmblatt" gebildet, das 20 cm lang war. Die drei anderen Exemplare dagegen hatten je ein submerses Spreitenblättchen gebildet, das schon einen Übergang zum submersen Bandblatt darstellte. Bis 12. August 1903 hatten die 4 Exemplare je 1—2 submerse Bandblättchen gebildet, die 4—5 cm lang und 1,5—2 mm breit waren.

C. Der 3. Kulturtopf wurde vom 13. bis 20. Juli 1903 in 80 cm tiefem Wasser gehalten. Keines der Exemplare hatte bis dahin den Ver-

1) Siehe z. B.: Im Herbar W. Barbey, No. 579; P. Taubert, Iter cyrenaicum 1887; auspicie W. Barbey, Denna.

such zur Schwimmblattbildung gemacht. Die zwei oder auch das letztgebildete Blättchen waren ebenfalls submerse Spreitenblättchen, deren schmäler und zarter werdende Lamina ebenfalls schon eine Übergangsstufe zum Bandblatt darstellte. Bis 12. August 1903 waren auch diese Exemplare, ähnlich wie die der 2. Kultur, zur Bandblattform (2—3 Blätter) reduziert worden.

Versuchsreihe II

wurde angestellt mit schon älteren Exemplaren der forma terrestre, welche soeben in das Stadium der Blüte eingetreten waren. Jedes Exemplar trug 5—7 gestielte Laubblätter mit länglicher, an der Basis stumpfer Spreite und außerdem einige Blütenstände.

Die Kultur A wurde vom 10. August bis 22. Oktober 1903 in 30 cm tiefem Wasser gehalten. Am 7. September schon hatte jedes Exemplar je 2—4 typische Schwimmblätter gebildet, deren Spreite 3—4,5 cm lang und 7—11 mm breit war. Schwächliche Exemplare haben dagegen keine Schwimmblätter gebildet, sondern mehrere Übergangsblätter mit mehr oder minder rudimentärer länglich-lanzettlicher Spreite. Am 22. Oktober zeigten die Pflanzen reichlichere Schwimmblattbildung; die 6—8 neu gebildeten Blätter waren kaum verschieden von den ersterwähnten. Dagegen hatte eine Neubildung von Blütenständen nicht stattgefunden.

Die Kultur B wurde vom 5. September bis 22. Oktober 1903 in 1,5 m tiefem Wasser im Altrhein von Neuhofen gehalten. Innerhalb dieser Zeit hatte jedes Exemplar 8—12 submerse Spreitenblätter gebildet. Bandblattbildung war nicht eingetreten. Die Spreitenblätter hatten eine Gesamtlänge von 9—20 cm und eine länglich zugespitzte bis lineal-lanzettliche Spreite, die sich überall deutlich von der Spreite absetzte. Letztere war mehr oder minder zart. Der Versuch zur Schwimmblattbildung war von keinem der Exemplare gemacht worden.

Versuchsreihe III.

Als Versuchsmaterial kamen zur Verwendung zwei Topfkulturen. Die eine (Kultur A) enthielt sehr stattliche Landformen, die eben reichlich blühten und zum Teil auch schon fruktifizierten. Die andere (Kultur B) enthielt mehrere stattliche und gänzlich sterile Seichtwasserpflanzen, welche ich in 6 cm tiefem Wasser kultiviert hatte[1]). Beide Kulturen wurden in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 16. Juni bis 4. Juli 1904.

In Kultur A hatte die Pflanze am 4. Juli je 5—7 submerse Lanzettblätter gebildet von 5—11 cm Länge und einer Spreite, die 8—32 mm lang und 2,5—4 mm breit war. Nur bei einem Individuum war den Wasserblättern ein langstieliges „Schwimmblatt" vorhergegangen, das 58 cm lang war.

1) Leider stand mir damals keine ganz sterile der Kultur A ungefähr entsprechende Landkultur zur Verfügung. Es kommt jedoch diese Kultur B einer solchen sehr nahe.

In Kultur B waren in derselben Zeit die ursprünglichen Spreitenblätter bereits verfault, und jeder Sproß hatte je 3—5 langstielige „Schwimmblätter" gebildet, die 54—64 cm lang waren.

Versuchsreihe IV.

A. Ein Topf mit vier stattlichen Landformen, die schon reichlich gefruchtet hatten und auch schon teilweise einen Rückgang in der Blattbildung erkennen ließen, wurde vom 20. Juni bis 18. Juli 1904 in 80 cm tiefem Wasser gehalten.

Am 18. Juli hat sich nur noch ein Exemplar vorgefunden, das sechs submerse, 4—8 cm lange Spreitenblättchen gebildet hatte, deren Lamina 14—21 mm lang und 4—9 mm breit war. Bei den anderen Individuen aber waren die ehemaligen Luftblätter gänzlich verfault, und eine Neubildung von Wasserblättern hatte nicht stattgefunden. Die einige Wochen später vorgenommene Untersuchung zeigte, daß auch die Rhizome dieser Exemplare abgestorben waren.

B. Mehrere Landkulturen, die ebenso alt waren wie die eben besagte und zum Teil noch älter und dann schon abgewelkte Laubblätter hatten, ergaben, in 10—15 cm tiefes Wasser versetzt, nach ca. 5 Wochen genau das gleiche Resultat wie die eben besagte Kultur.

Fassen wir die mit den Landformen von Damasonium stellatum vorgenommenen Umbildungsversuche nochmals in eine kurze Tabelle zusammen:

Versuchsmaterial		Wassertiefe	Versuchsdauer	Resultat des Versuches
Sterile Landsämlinge	I A	10 cm	13. VII.—12. VIII. 1903	Schwimmblätter.
	I B	40 cm	13. VII.—12. VIII. 1903	Lineale Wasserblätter.
	I C	80 cm	13. VII.—12. VIII. 1903	Lineale Wasserblätter.
Ältere Landpflanzen, die eben zu blühen beginnen	II A	30 cm	10. VIII.—22. X. 1903	Schwimmblätter
	II B	150 cm	5. IX.—22. X. 1903	Submerse Spreitenblätter.
Ältere blühende u. z. T. fruktifizierende Landpflanzen	III A	80 cm	16. VI.—4. VII. 1904	Submerse Spreitenblätter.
	III B	80 cm	16. VI.—4. VII. 1904	„Schwimmblätter".
Ältere Individuen nach stattgehabter Fruktifikation	IV A	10—15 cm	circa 5 Wochen	Abgestorben.
	IV B	80 cm	20. VI.—18. VII. 1904	Abgestorben.

Als Resultat der angestellten Versuche können wir folgende Sätze aufstellen:

I. Tritt Schwimmblattbildung ein, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt werden:

a) Wenn die angewendete Wassertiefe[1]) die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele nicht übersteigt.

b) wenn die Pflanze sich bereits ein bestimmtes Quantum von Reservematerial erworben hat.
Für ältere Individuen liegt die untere Grenze für die Schwimmblattbildung tiefer als für Sämlinge (Versuche I A und II A).

II. Tritt die Bildung submerser Spreitenblätter ein, wenn

a) die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter übersteigt und wenn

b) die Pflanze über ein beträchtliches Quantum Reservematerial noch verfügt, was am Anfang oder während der Blütenbildung der Fall ist (Versuche II B und III A).

III. Tritt die Bildung linealer Wasserblätter ein, wenn

a) die angewendete Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter übersteigt und wenn

b) die Pflanze nur noch über ein sehr geringes Quantum von Reservematerial verfügt, was für junge Landsämlinge oder auch für sehr schwächliche Sprosse zutrifft, (Versuche I B und I C).

IV. Tritt die Neubildung von Blättern überhaupt nicht mehr ein, wenn

eine gänzliche Erschöpfung des Reservematerials eingetreten ist durch reichliche Fruchtbildung; dann stirbt die Pflanze ab, und zumeist auch dann, wenn noch grüne Blätter am Termin der Versenkung unter das Wasser vorhanden sind (Versuche IV A und IV B).

Abgesehen von der jeweiligen Wassertiefe und dem jeweiligen der Pflanze zu Gebote stehenden Baumaterial kann das Resultat unserer Umbildungsversuche erst in dritter Linie von

1) Vergleiche das im Allgemeinen Teil über Wassertiefe und Wasserdruck Gesagte.

sonstigen Faktoren beeinflußt gewesen sein, von welchen der wichtigste die Lichtzufuhr bildet. Wenn ich auch speziell mit Damasonium stellatum keine diesbezüglichen Versuche angestellt habe, so wird doch für diese Pflanze das gleiche wie für die nächsten Verwandten gelten, indem die Wasserblattbildung durch mäßige Lichtzufuhr, wie sie im tieferen Wasser herrscht, begünstigt wird, die Schwimmblattbildung dagegen durch erhöhte Lichtzufuhr, wie sie im seichteren Wasser herrscht.

2. Die Umbildung der Wasserblattsprosse in die Schwimmblattsprosse,

wie sie sich bei Damasonium stellatum normalerweise ja in jedem Frühling zu vollziehen pflegt, hängt ebenfalls ab in erster Linie von der Wassertiefe, die innerhalb der Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern gelegen sein muß und in zweiter von dem der Pflanze eigenen Baumaterial, während sonstige Faktoren, eine erhöhte Lichtzufuhr und erhöhte Temperatur, erst in dritter Linie in Betracht gezogen werden dürfen. Zwei diesbezügliche Versuche mögen hier noch Erwähnung finden.

a) Zwei Individuen, die in 80 cm tiefem Wasser, das also die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele wesentlich überstieg, bis 6. Juli 1904 kultiviert waren und bis dahin fast ausschließlich lineale Bandblätter gebildet hatten, wurden in 6—7 cm tiefem Wasser gehalten vom 6. bis 18. Juli 1904. Das betreffende Gefäß stand vor dem Fenster an der Nordseite des botanischen Instituts, hatte also keineswegs die besten Belichtungsverhältnisse. Am 18. Juli waren die Wasserblätter größtenteils verfault und die beiden Individuen hatten je 3 etwa 8—10 cm lange Schwimmblätter gebildet, deren Spreite 1,6 - 2,3 cm lang und 0,3—0,6 mm breit war. Das erste Blatt hatte eine keilförmige, nach unten zugespitzte Lamina, die zwei anderen eine breit-lineale. Die Wassertemperatur innerhalb der angegebenen Frist betrug 16,5—20° R.

b) Es wurde ein Versuch gemacht, im Warmhaus eine Wasserblattform des Damasonium stellatum während des Winters zur Schwimmblattbildung anzutreiben. Die betreffende Pflanze wurde in 8 cm tiefem Wasser, das 17—20° R hatte, gehalten vom 15. Januar bis 15. März 1905. Die Pflanze ließ wohl ein gefördertes Wachstum der Wasserblätter erkennen, ist aber nicht in das Schwimmblattstadium eingetreten.

Die Umbildung des Wasserblattsprosses in den Schwimmblattsproß wird somit bedingt sein 1. durch die Wassertiefe, welche innerhalb der Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele gelegen sein muß. 2. Durch ein ganz bestimmtes Reservematerial

das offenbar nur innerhalb ganz bestimmter Perioden von der Pflanze erworben werden kann. Erhöhte Temperatur, wie sie sich mit Beginn der warmen Jahreszeit einstellt, kann bei besagter Umbildung erst in dritter Linie in Betracht gezogen werden; wir sahen, daß die Wasserblattform während des Winters durch Aufenthalt im Warmhaus sich nicht in die Schwimmformen überführen läßt. Außerdem vergleiche man auch das, was ich oben gesagt habe, hinsichtlich des Abschlusses der Vegetation bei Schwimmblattformen und Landformen.

VII. Überwinterung von Damasonium stellatum.

Was zunächst die Landpflanze anlangt, so sind weder Blätter noch Rhizom in unserem Klima überwinterungsfähig. Meine zu wiederholten Malen angestellten Versuche im Heidelberger botanischen Garten, wo die Pflanze im Herbst mit einer leichten Laubdecke und mit Tannenreisig bedeckt war, haben stets ein negatives Resultat ergeben. Die Individuen, um die es sich hier handelte, sind solche gewesen, die spät zur Entwicklung gekommen waren und somit nicht mehr zur Blüte gelangen konnten. Es besteht jedoch die Möglichkeit, daß solche Pflanzen im Kalthaus, wo sie vor Frost geschützt sind, überwintern können; leider wurde es versäumt, einen solchen Versuch anzustellen. Sonst aber gilt als Regel, daß die Landform nie überwinterungsfähig ist; wir haben ja oben gesehen, daß das Rhizom der Landform nach stattgehabter Fruktifikation stets abstirbt, und zwar geschieht das schon zu einer Zeit, wo Frostwirkung noch nicht in Betracht kommen kann.

Die Schwimmblätter der forma natans sind ebenfalls nicht überwinterungsfähig, wenn dieselben auch so lange am Leben bleiben können, bis sich der Wasserspiegel mit einer Eisdecke überzieht.

Dagegen können die submersen Formen von Damasonium stellatum und alle unter Wasser befindlichen Rhizome, mögen sie nun Schwimmformen oder Wasserformen angehören, stets in bester Verfassung überwintern, sofern ein Einschluß der Pflanze durch Eis verhütet wird. Eine Neubildung von Wasserblättern findet während der kalten Jahreszeit nicht oder nur in ganz beschränktem Maße statt.

Sagittaria sagittifolia L.

I. Allgemeines.

Die Lebensgeschichte der Sagittaria sagittifolia hat schon seit langer Zeit das Interesse der Botaniker auf sich gezogen, wie die vorliegende Litteratur bezeugt. Trotz alledem bestehen in der Lebensgeschichte der Sagittaria bis jetzt noch manche Lücken; was hauptsächlich daher kommt, daß fast alle Beobachter sich mit gelegentlichen Studien in der freien Natur begnügten, ohne irgendwelche Kulturversuche angestellt zu haben. Die nachfolgenden Zeilen mögen diese Lücken so viel wie möglich ausfüllen.

Ebenso wie die zuvor besprochenen Alismaceen, besitzt Sagittaria sagittifolia im Grunde genommen auch nur zwei Blattformen; lineale Primärblätter und gestielte Spreitenblätter, welche auf die verschiedenartigsten Standortsbedingungen reagieren und je nachdem als Wasserblätter, Schwimmblätter, Luftblätter oder „Luftblätter" ausgebildet sein können.

Die Blütenstände von Sagittaria sagittifolia setzen sich bekanntlich aus mehreren dreizähligen Quirlen zusammen. Über einige Bildungsabweichungen vergleiche man das auf S. 201 Gesagte.

Die einzigen vegetativen Vermehrungs- und Überwinterungsorgane sind die mehrfach beschriebenen und abgebildeten unterirdischen Knollen, die an besonderen Ausläufern gebildet werden.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze liegt im seichten Wasser, wo gestielte „Luftblätter" die wichtigsten Blattorgane bilden, während lineale Wasserblätter und Schwimmblätter diesen als Vorläufer vorausgehen.

Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten und wird die Wassertiefe immer geringer, so macht sich ein Hemmungsprozeß geltend, indem alle Teile der Pflanze reduziert werden; das Maximum der Reduktion ist erreicht bei dem Aufenthalt auf dem Lande.

Wird dieses Optimum nach unten zu überschritten und wird die Wassertiefe immer größer, so gelangt die Bandblattregion zu immer stattlicherer Entfaltung; die Spreitenblätter und Blütenstände strecken sich mehr und mehr, werden aber allmählich zurückge-

drängt und pflegen ganz zu verschwinden, so wie eine bestimmte Tiefe erreicht ist, welche die Streckungsfähigkeit beider überschreitet. Die Pflanze bleibt dann ganz auf dem Bandblattstadium stehen und ist mit Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte morphologisch als eine Hemmungsbildung der Pfeilblattform aufzufassen, wie Göbel (l. c. IV, p. 292 f.) gezeigt hat. Das Optimum der Bandblattentwicklung liegt also in größerer Wassertiefe als das für die Gesamtentwicklung der Pflanze überhaupt. Wird dieses Optimum der Bandblattbildung nach unten zu überschritten, so macht sich ein neuer Hemmungsprozeß geltend, und die Bandblattfläche wird allmählich reduziert. Selbst in 5 m tiefem Wasser kann die Pflanze noch lange Zeit ihre Existenz als kümmerliche Form weiterführen.

Sämtliche Standortsformen der Sagittaria sagittifolia lassen sich auf folgende Formen verteilen:

1. S. s. forma typica Klinge. Seichtwasserform, die als definitive Blätter „Luftblätter" bildet.
2. S. s. forma natans (Klinge). Eine Form, die auf dem Schwimmblattstadium stehen bleibt.
3. S. s. forma terrestris (Klinge). Landform.
4. S. s. forma vallisneriifolia Cosson et Germain. Wasserblattform, die auf dem Bandblattstadium stehen bleibt.

Sagittaria sagittifolia ist so ziemlich über ganz Europa verbreitet. In verschiedenen anderen Teilen der Erde finden sich klimatische Parallelformen: in Ostasien die Sagittaria sinensis Sims.[1]); in Nordamerika die Sagittaria latifolia Willd, und in dem kalten Teil von Asien und Europa die Sagittaria alpina Willd.

Diejenigen Leser, die sich mit der Biologie von Sagittaria noch weiter zu beschäftigen gedenken, seien hier auf die wichtigeren Publikationen aufmerksam gemacht.

Im Jahr 1825 E. F. Nolte, der bis jetzt weitaus die besten Abbildungen von Knollen und keimenden Knollen gegeben hat; daß die als Alisma Plantago bezeichnete Pflanze auf Tab. II. Fig. 13 ebenfalls Sagittaria vorstellt, hat schon Buchenau berichtigt. 1842 F. Walter, der wohl den Zusammenhang von Knollen mit dem Pfeilkraut richtig erkannte, aber eine sehr schlechte und schematische Abbildung gibt. 1845 J. Münter. 1856 F. Kirschleger, der die Bandblattformen als „Bildungshemmung"

1) S. sinensis Sims., wird von Buchenau zu S. sagittifolia gezogen (Buchenau l. c. VI, p. 47.

der Pfeilblattformen richtig deutete und auch blühende Bandblattformen beobachtete. 1860 F. P. Reinsch, der wohl richtige Mitteilungen und auch eine zutreffende Abbildung von der Heterophyllie der S. s. gibt, aber die Knollenbildung übersehen hat. 1861 C. Bolle. 1878 J. Klinge, der eine weitgehende Differenzierung in Varietäten und Formen durchzuführen sucht, von denen jedoch die meisten in systematischer Hinsicht nicht aufrecht zu halten sind. 1882 F. Buchenau. 1885 Schenk und M. Costantin, welch letzterer zum erstenmal die Beobachtung macht, daß das lineale Bandblatt auch in der Luft zur Entwicklung kommt. 1893 K. Göbel, der zum erstenmal auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Bandblattformen von S. s. mit Recht als Hemmungsprodukte von Pfeilblattformen gedeutet hat und auch einen Verdunkelungsversuch mit Sagittaria ausführte. Von rein historischem Interesse ist schließlich, daß die erste und älteste biologische Mitteilung über Sagittaria aus dem Jahre 1571 datiert, wo Caspar Bauhin in seinem „Pinax theatri botanici" eine austreibende Knolle mit Bandblättern darstellt als „gramen bulbosum aquaticum".

II. Formen mit Schwimmblättern und „Luftblättern".

Sagittaria sagittifolia forma typica Klinge und forma natans (Klinge).

Diejenigen Formen von Sagittaria sagittifolia, welche als definitive Blattorgane Schwimmblätter resp. „Luftblätter" erzeugen, sind normalerweise an eine Wassertiefe von 15—80 cm gebunden, welche innerhalb der Streckungsfähigkeit dieser Blätter gelegen hat. In seichterem Wasser überwiegt die Bildung der „Luftblätter" und in tieferem die der Schwimmblätter. Erstere Form läßt sich als S. s. forma typica und letztere als S. s. forma natans bezeichnen. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe ist auch das biologische Verhalten dieser Formen ein verschiedenes.

A. Verhalten in 15—30 cm tiefem Wasser.

Eine Wassertiefe von etwa 15—30 cm bildet das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze und führt stets zur Bildung der forma typica, welche man auch in der freien Natur weitaus am häufigsten antrifft.

Die Keimung der Knolle, aus welcher sich die Pflanze im Frühling regeneriert, verläuft bei dieser Wassertiefe ähnlich

wie ich das unten (S. 202 f.) für tieferes Wasser angegeben habe. Es werden zunächst 6—8 Wasserblätter gebildet, welche je nachdem 7—31 cm lang und 4—14 mm breit werden. Sie sind von zarter halbdurchsichtiger Beschaffenheit und beiderseits gut benetzbar.

Auf die Wasserblätter folgen 1—3 Schwimmblätter. Das erstgebildete Schwimmblatt besitzt eine länglich-elliptische Spreite, während die anderen eine eiförmige oder breit-elliptische Spreite besitzen, die an der Basis mehr oder minder stark ausgeschnitten ist; nie aber besitzt das Schwimmblatt stark divergierende Blattlappen, wie das für das „Luftblatt" charakteristisch ist. Dadurch findet dann eine Annäherung der Schwimmblattfläche an diejenige typischer Schwimmblattgewächse, insbesondere der Nymphaeaceen statt. Diese auffälligen Differenzen zwischen Schwimm- und „Luftblättern" sind auf Tafel VI in Fig. 36 und 37 zur Darstellung gebracht. Fig. 36 zeigt eine Reihe Schwimmblattformen, von welchen die Fig. *a*—*c* dem stehenden Wasser und *d* und *e* dem schwach fließenden Wasser angehören, während in Fig. 37 *a*—*e* entsprechende „Luftblattformen" zu sehen sind. Das Schwimmblatt ist ungefähr eben so lang als das im folgenden zu schildernde „Luftblatt". Seine Spreite wird zumeist 6—9 cm lang und 25—40 mm breit. Die Oberseite der Spreite ist stets dunkelgrün, glänzend und schwer benetzbar, während die Unterseite mattgrün und gut benetzbar ist.

Auf die Schwimmblätter folgen endlich die „Luftblätter" mit der bekannten Pfeilblattspreite, während die Wasserblätter und später auch die Schwimmblätter wieder verschwinden. Es können 3—7 „Luftblätter" entstehen, die zumeist zwischen 30 und 45 cm lang werden.

Im Gegensatz zur ovalen oder länglichen Schwimmblattspreite mit verhältnismäßig kurzen und genäherten Blattlappen zeichnet sich, wie schon angedeutet, die „Luftblattspreite" besonders aus durch ihre triangulare Form mit scharfwinklig ausgeschnittener Basis und stark verlängerten Blattlappen. Die Spreite ist einer ziemlichen Variation fähig, wie Tafel VI Fig. 37 zeigt, sowohl hinsichtlich ihrer Größe als auch hinsichtlich der Gestalt ihrer Lappen. Die häufigste Blattform zeigt Fig. 37 *a*; etwas seltener sind stark breitlappige Blattflächen (Fig. 37 *b*) und am seltensten solche mit stark verschmälerten Blattlappen (Fig. 37 *c*—*e*); auf diese letzteren, die man als var. Bollei bezeichnet hat, werde ich weiter unten noch näher eingehen.

Die Spreite mißt an ihren beiden längsten Seiten 6,5—15 (27) cm und wird an der Ansatzstelle des Blattstiels 1—10 cm breit, während die Entfernung der beiden Lappenspitzen 4—22,5 cm beträgt. Der Blattstiel ist scharf dreikantig, im Querschnitt dreieckig und wird in der Mitte ungefähr 5—10 mm dick.

Blütenstände können von einem Individuum je 1—2 erzeugt werden, die 20—40 cm hoch werden können und je nachdem 5—8 Blütenquirle tragen. An dieser Stelle mögen auch einige Bildungsabweichungen Erwähnung finden. Bei der Durchsicht eines großen Herbarmaterials fand ich acht Blütenstände, bei denen der unterste Quirl je zwei Blüten und an Stelle der dritten einen Ast trug, welcher 3—20 cm lang und wiederum mit 1—3 Blütenquirlen versehen war. Und außerdem fand ich zwei Blütenstände, bei denen der unterste Quirl aus einer Einzelblüte und zwei Blütenästen bestand, die 7—8,5 cm lang waren und je 2—3 Blütenquirle trugen. Das Vorkommen von gefüllten Blüten bei Sagittaria sagittifolia erwähnt E. André[1]).

Das Rhizom erreicht in diesem Standort seinen größten Umfang. Es mißt bei einem großen Individuum 4,5 cm Länge und 2,5 cm Dicke.

Ebenso erreichen auch die Ausläufer von Sagittaria bei geringer Wassertiefe ihre mächtigste Entwicklung. Je ein Individuum erzeugt 2—5 Ausläufer, die am Ende dann je eine Knolle tragen. Sie sind stets weiß, röhrig und verlaufen horizontal. Ihre Länge beträgt 40—121 cm und ihre Dicke 4—14 mm. Sie bestehen aus mehreren (meist 4—5) Internodien, die 7—40 cm lang sein können. An den Knoten der Ausläufer sitzen häutige Niederblätter von 2—7 cm Länge. Häufig trifft man auch sehr kümmerliche Ausläufer an, die 2—13 cm lang und 1,5—2 mm breit sind. Eine Verzweigung tritt nur bei sehr stattlichen Ausläufern auf; es werden dann ein bis mehrere seitliche Äste gebildet, die 1—22 cm lang und sehr dünn sind.

Die Knolle der Seichtwasserform wird im allgemeinen 12—28 mm lang und 7—20 mm breit. An kümmerlichen Ausläufern, einerlei ob sie direkt oder indirekt der Mutterachse ansitzen, werden auch nur kümmerliche Knöllchen von 6—7 mm Länge gebildet. Die Knolle selbst wird gebildet von zwei ange-

1) E. André, Illustration horticole 1877, VIII, p. 16 und Hamburger Garten- u. Blumenzeitung 1877, p. 10.

schwollenen Stengelinternodien; bald sind beide Internodien ungefähr gleich groß und die Grenze derselben bildet dann eine äquatoriale Linie an der Knolle, und bald ungleich groß, wobei dann zumeist das untere Internodium den Hauptanteil an der Knollenbildung hat; und die ringförmige Grenzlinie der Internodien liegt dann im oberen Teil der Knolle. Mit der Knolle selbst bleibt ein drittes schmalcylindrisches und oft gekrümmtes Internodium fest verbunden, das je nachdem 0,5—3 cm lang ist und den Vegetationspunkt trägt.

Die Bildung unterirdischer Knollen ist, abgesehen von Sagittaria sagittifolia, auch noch für eine Reihe exotischer Arten in der Systematik bekannt. Zu diesen gehören[1]): Sagittaria longiloba Engelm., sinensis Sims., alpina Willd., latifolia Willd, papillosa Buchenau, graminea Michx., platyphylla (Engelm) Smith und subulata (L.) Buchenau; dagegen scheint für S. longirostra Smith, Engelmanniana Smith und lancifolia L. die Knollenbildung bis jetzt noch nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen zu sein.

B. Verhalten in 70—85 cm tiefem Wasser.

Eine Wassertiefe von 70—85 cm liegt bereits unterhalb des Optimums für die Gesamtentwicklung der Sagittaria sagittifolia. Die fruktifikative Region wird zugunsten der vegetativen mehr oder minder zurückgedrängt.

Es unterscheiden sich die hierher gehörigen Formen von den zuvor geschilderten hauptsächlich dadurch, daß die Wasserblatt- und Schwimmblattregion zu viel stattlicher Entfaltung gelangen als bei denen des seichteren Wassers, während die „Luftblätter“ und Blütenstände ganz oder teilweise unterdrückt werden; dementsprechent erfährt auch die Ausläufer- und Knollenbildung eine Reduktion.

In der freien Natur siedelt sich die Pflanze bei dieser Wassertiefe weit seltener an. Die im folgenden zu schildernden Exemplare sind ausschließlich Kulturpflanzen des botanischen Gartens, wo ich solche zwei Jahre lang unterhielt. —

Bei der Auskeimung der Knolle erzeugt das vordere spitze Ende gegen Ende April zunächst zwei neue stengelartige Internodien, die zusammen wenige bis zu 30 cm lang sein können, je

1) Ich halte mich da vor allem an Buchenaus Alismataceae (in Englers „Pflanzenreich“).

nachdem die Knolle mehr oder weniger tief im Boden sitzt. Bei den meisten Exemplaren, deren Knollen nicht tief eingesetzt waren, war das erste Internodium 4—6 cm lang und das zweite 0,3—1,4 cm, und ihre Dicke betrug 3—3,5 mm. Diese zwei ersten Internodien tragen richtige Niederblätter von 2—4 cm Länge. Das des ersten (untersten) Internodiums ist röhrenförmig, geschlossen und nur oben mit einem schmalen Schlitz geöffnet, welcher dem Vegetationspunkt den Austritt gestattet. Offenbar ist dieses Blatt speziell dem Knospenschutz angepaßt. Das Niederblatt des zweiten Internodiums dagegen besteht aus einer offenen Scheide, deren Basis eben von 10—12 jungen Adventivwurzeln durchstoßen wird. Das dritte Internodium ist kaum mehr als 1 mm lang und ebenso sind auch alle folgenden Internodien äußerst reduziert, so daß eine gestauchte Achse zustande kommt. Die Blätter des dritten bis fünften Internodiums, die 7—15 cm lang sind, stellen vermittelnde Übergänge zwischen den Niederblättern und den späteren Bandblättern vor, indem sie an ihrer Spitze allmählich eine Blattfläche ausbilden. Das sechste und auch die folgenden Internodien tragen typische Bandblätter. Die Knolle kann nach ihrer Auskeimung noch bis in die Mitte des Sommers mit der neuerzeugten Pflanze in Verbindung bleiben. Mit der Auskeimung verliert die Knolle immer mehr ihre ursprüngliche feste Konsistenz und fühlt sich dann weich und schwammig an.

Die linealen Wasserblätter erreichen in 70—85 cm tiefem Wasser eine viel mächtigere Entwicklung als bei geringerer Tiefe. Ende Mai sind pro Exemplar je 6—9 Bandblätter von 12—79 cm Länge und 4,5—20 mm Breite vorhanden. Das Blatt läßt im oberen Teil keine Dorsiventralität erkennen; etwa von der Mitte bis zur Basis beginnt der Mittelnerv auf der morphologischen Unterseite sich mehr und mehr hervorzuheben, so daß das Blatt eine schwache Dorsiventralität zeigt; es ist gelblichgrün und halbdurchsichtig. Dieses untergetauchte, kräftig entwickelte Bandblattstadium bezeichnet Klinge als S. s. var. vallisneriifolia Coss. et. Germ. f. sparganioides Klinge, welche Bezeichnung jedoch überflüssig ist.

Auf die typischen Wasserblätter folgen im weiteren Verlauf der Entwicklung zunächst Übergangsblätter, die zu den typischen Schwimmblättern allmählich überleiten. Die Übergangsblätter kommen in 70—85 cm tiefem Wasser stattlicher und zahl-

reicher zur Entwicklung als bei geringerer Wassertiefe. Solche Übergangsblätter, die den Wasserblättern nahe stehen, besitzen abgeflachte Blattstiele und eine stark in die Länge gezogene Blattspreite, die an der Basis mit mehr oder minder deutlichen „Ohren" versehen ist. Solche Blätter dagegen, die den Schwimmblättern nahe stehen, besitzen schmälere Blattstiele und eine meist wohl entwickelte Pfeilblattspreite, die vorwiegend spitze „ausgezogene" Lappen trägt und ganz oder oft auch nur an gewissen Stellen durchsichtig ist. Ganz ähnlich sind auch die Übergangsformen, die auf Tafel VII in Fig 40, 41 und 43 dargestellt sind und weiter unten näher erörtert werden.

Die Schwimmblätter spielen eine viel wichtigere Rolle als wie bei der vorigen Form, während die „Luftblätter" dementsprechend in den Hintergrund gedrängt werden. Es können 2—4 Schwimmblätter gebildet werden, welche eine Gesamtlänge von 78—110 cm erreichen; die Spreite wurde 3,5—10,7 cm lang und 2.5—5 cm breit; der Schwimmblattstiel wurde in der Mitte 2—5,5 mm breit und zeigte einen rundlichen Querschnitt mit eben noch angedeuteter Dorsiventralität (Fig. 22 *b*). Außerdem gilt jedoch alles oben für die Schwimmblätter Gesagte.

Schwächliche Individuen pflegen in 70—85 cm tiefem Wasser auf dem Schwimmblattstadium stehen zu bleiben, ohne zur Blüte zu gelangen. Solche Individuen, die auch im getrockneten Zustand an ihrer charakteristischen Blattspreite stets kenntlich sind, dürfen als S. s. forma natans (Klinge) bezeichnet werden[1]).

Während schwächere Pflanzen ganz auf dem Schwimmblattstadium stehen bleiben, können kräftige Individuen auf die Schwimmblätter noch 1—3, seltener 4—5 „Luftblätter" folgen lassen, die in meinen Kulturen 76—99 cm lang wurden. Die Spreite der „Luftblätter" ist der oben geschilderten habituell ähnlich und besitzt ebenfalls wohl entwickelte pfeilförmige Blattspreiten mit spitzen und stark divergierenden Lappen. Es unterscheidet sich jedoch diese „Luftblattspreite" von der oben ge-

1) Ascherson und Gräbner (l. c. p. 393) haben für diese Formen die Bezeichnung S. s. var. obtusa Bolle aufgenommen, die ich jedoch vermeiden möchte, weil sie sich offenbar nicht nur auf Schwimm-, sondern auch auf Seichtwasser- und Landformen bezieht (l. c. p. 162 und Klinge l. c. p. 402). Ebenso überflüssig ist auch die Bezeichnung S. s. forma heterophylla Schreber (Klinge l. c. p. 407). Es ist das nichts anderes als eine Form des tieferen stehenden Wassers, welche Wasserblätter und Schwimmblätter zugleich trägt.

schilderten dadurch, daß sie durchschnittlich eine kleinere Fläche hat, deren Lappen im allgemeinen auch schmäler sind wie die äquivalenten des seichteren Wassers; offenbar findet dann die Bildung eines langen Blattstieles auf Kosten der Blattsubstanz statt.

Während die Pflanze im Stadium der Schwimmblattbildung häufig steril bleibt, erzeugt sie fast regelmäßig einen Blütenstand, wenn ein oder einige „Luftblätter" gebildet worden sind. Die Blütenstände erreichen ungefähr dieselbe Länge wie die „Luftblätter". Sie tragen 2—4 (6) Etagen von Blütenquirlen, die in verhältnismäßig langen Abständen (2—9,2 cm) voneinander stehen. Der Stiel des Blütenstandes ist rundlich oder entfernt dreiseitig abgeplattet. Ähnlich wie Alisma graminifolium und gelegentlich Elisma natans ihre Blüten unter Wasser völlig öffnen können, so gilt ein gleiches auch für Sagittaria sagittifolia. Ich habe verschiedene Male völlig geöffnete Blüten unter Wasser beobachtet, und zwar etwa 10—15 cm weit vom Wasserspiegel entfernt. Dagegen habe ich noch nie gesehen, daß unter Wasser reife Früchte gebildet werden können.

Die Ausläufer sowohl als auch die Knollen bleiben in 70—85 cm tiefem Wasser durchschnittlich kleiner als in 15—30 cm tiefem. Erst Mitte Oktober hatte jedes Individuum je 2—6 knollentragende Ausläufer gebildet. Letztere hatten eine Länge von 10,5—38 cm und eine Dicke von 2,5—5 mm; die einzelnen Internodien wurden 0,9—13 cm lang. Die Knollen selbst waren 6—18 mm lang und 4—14 mm dick (abgesehen von dem spitzen vorderen Teil).

Als var. Bollei Ascherson et Graebner hat man diejenigen Formen bezeichnet, deren „Luftblätter" stark verschmälerte Blattlappen besitzen. [Taf. VI, Fig. 37*c—e*.] Die Gesamtlänge solcher Blattspreiten beträgt 5—22,5 cm. Die Breite der Lamina mißt an der Ansatzstelle des Stiels 3—20 mm, und die Breite der Lappen beträgt 2—8,5 mm. Die var. Bollei ist jedoch keineswegs eine Varietät im eigentlichen Sinne des Wortes. Wie leicht die var. Bollei in die gewöhnliche Form übergehen kann, beobachtete ich in ausgetrockneten Teichen bei Dechsendorf (bei Erlangen), wo ich die Pflanze zahlreich, allerdings nur steril, im September 1904 antraf. Die Blätter waren etwa 1—1½ Spannen lang, die Spreite 5—9 cm lang, und an der Insertionsstelle des Blattstiels war sie 3—5 mm breit, während die Lappen 2—3 mm breit waren. Auf diese höchst zierlichen Blätter folgten je 2—3 ge-

wöhnliche Pfeilblätter, deren Spreite sich mehr der Schwimmblatt- als der Luftblattspreite näherte. Sie war 4,8—7 cm lang und an der Insertionsstelle des Blattstiels 14—22 mm breit. Somit halte ich die var. Bollei für nichts weiter als eine Kümmerform, bei der die Spreite infolge ungenügender Nahrungszufuhr eine nur rudimentäre Ausbildung erfährt. An der oben besagten Lokalität mag bei der Reduktion des Blattes lange anhaltende Trockenheit mitgewirkt haben, während später die feuchte Witterung, die sich einstellte, wiederum die Bildung breitlappiger Blätter ermöglichte.

Eine extreme Reduktionsform der var. Bollei ist offenbar die forma butomoides Ascherson et Graebner, von der es heißt: „Blätter sämtlich linealisch, starr aufrecht, ohne Pfeillappen, fast auf den dreikantigen Blattstiel (resp. Mittelnerven) reduziert", auf welche Form ich noch nie gestoßen bin.

Sagittaria alpina Willd.[1]) wird von Buchenau (I. l. c. S. 46) mit Recht als eine selbständige Spezies aufgeführt, die allerdings der Sagittaria sagittifolia sehr nahe steht und von anderen Autoren mit dieser direkt vereinigt wurde. Sagittaria alpina ist offenbar eine der Sagittaria sagittifolia entsprechende Form der arktischen Flora. Buchenau gibt die Verbreitung an von dem mittleren Sibirien durch Nordrußland, Finnland bis Skandinavien.

In biologischer Hinsicht weicht S. alpina offenbar ab von der gewöhnlichen S. sagittifolia. Es hat W. v. Adamow einiges über die Biologie der Pflanze mitgeteilt. Die untergetauchten, bandförmigen Wasserblätter (Adamow, Tab. I, 1) werden meist 15—20 cm lang. Im Gegensatz zu S. sagittifolia führt S. alpina fast ausschließlich eine schwimmende Lebensweise. Die Schwimmblattstiele werden nach Adamow $^3/_4$ m lang und besitzen einen zarten, fadenförmigen Blattstiel. Die definitive Schwimmblattspreite (Adamow Tab. I, Fig. 2) ist länglich oder elliptisch und trägt an der Basis zwei kurze, abwärts gerichtete „Blattohren", die stets abgerundet sind. Die Spreite wird nach Angabe des genannten Autors bis 5 cm lang und bis 1 cm breit; an den mir getrocknet vorliegenden Exemplaren[2]) dagegen ist die Schwimmblattspreite bis 6,5 cm lang und 1,8—2,4 cm breit. Die Oberseite ist dunkelgrün, braun oder rot gefärbt. Zwischen

1) = S. natans Pallas.

2) Die Exemplare stammen von Irkutsk und Nertschinsk (Herbarium W. Barbey).

Schwimmblättern und Wasserblättern existieren Übergangsblätter, deren Spreite lanzettlich-länglich, lineal-lanzettlich oder elliptisch ist. Die Spreite solcher Blätter scheint bald schwimmend, bald untergetaucht zu sein und ist an den mir vorliegenden Exemplaren 3,4—11 cm lang und 7—15 mm breit. „Luftblätter", die ja bei S. sagittifolia eine sehr wichtige Rolle spielen, bilden sich bei S. alpina in der Regel nicht und auch durch Kultur zahlreicher (50) Epemplare in seichtem Wasser traten sie — nach Angabe des genannten Autors — nur isoliert (bei zwei Individuen) auf. Ihre Blattspreite ist derjenigen der Schwimmblätter sehr ähnlich (Adamow Tab. I, Fig. 3 α—γ). Der ganze Habitus der Pflanze ist bedeutend kleiner als bei S. sagittifolia. Dementsprechend bleiben die Blütenstände klein und die Blüten sind nur halb so groß wie bei dieser. Auch die Ausläufer und Knollenbildung, sowie die Knollenkeimung ist eine der S. sagittifolia ähnliche.

III. Landformen.

Sagittaria sagittifolia forma terrestris (Klinge)[1].

(Tafel V, Fig. 34 und Tafel VI, Fig. 35.)

Da Sagittaria sagittifolia als Seichtwasserpflanze ihre günstigsten Standortsbedingungen vorfindet, so erfährt sie beim Übergang zum Landleben eine Reduktion in all ihren Teilen, abgesehen von Blüten und Früchten selbst. Vergleichen wir die Landform zunächst nur mit den Formen des vorigen Abschnittes, so ergibt sich: Die linealen Bandblätter gelangen nur zu schwacher Entwicklung, sie werden etwa $^1/_5$—$^1/_{20}$ mal so lang und $^1/_2$—$^1/_5$ mal so breit wie die submersen Bandblätter. Die pfeilförmigen Luftblätter werden nur $^1/_3$—$^1/_5$ mal so lang als die „Luftblätter", und dementsprechend wird auch ihre Spreite nur $^1/_2$—$^1/_3$ mal so groß wie die „Luftblattspreite". Die Blütenstände bleiben bei Landformen nicht selten aus oder werden doch nur $^1/_3$—$^1/_5$ mal so groß wie diejenigen der Seichtwasserform und sind außerdem auch armblütig.

Und dementsprechend ist auch die Ausläufer- und Knollenbildung eine reduzierte. Ferner ist noch zu betonen, daß die Knollenbildung durch das Landleben wesentlich beschleunigt wird

1) Klinge (l. c. p. 403). Es dürften die als f. pumila Ascherson et Graebner bezeichneten Formen größtenteils hierher zu zählen sein.

und daß die Landpflanze viel früher abstirbt als die Seichtwasserform mit „Luftblättern".

Primärblattstadium. Die im Boden überwinterte Knolle erzeugt Ende Mai bis Mitte Juni mehrere (meist 5—7) lineale Primärblätter, die rosettenartig gruppiert und am Boden hingestreckt sind (Tafel V, Fig. 34). Sie unterscheiden sich zunächst durch ihre geringe Größe (Fig. 23*a* und auf Seite 215) von den äquivalenten Wasserblättern der Seichtwasserform. Sie werden in sonnig gehaltenen Kulturen 1,5—4 cm lang und 2—4,5 mm breit; dagegen in schattig gehaltenen Kulturen etwas größer, bis 8,5 cm lang und bis 8 mm breit. Außerdem weichen sie von den besagten Wasserblättern ab durch ihre derbe undurchsichtige Beschaffenheit und durch ihr dunkleres Grün. Die Oberseite ist schwach glänzend und die Unterseite heller und matt. Das Blatt ist ringsum nur mäßig benetzbar.

Daß die Bandblätter der Sagittaria auch in der Luft zur Entwicklung kommen, ist bis heute noch fast unbekannt geblieben. Die allgemein landläufige, aber durchaus verkehrte Ansicht ist die, daß sich die Bandblätter nur unter Wasser oder, wie gewisse Autoren[1]) behaupten, nur in tiefem Wasser entwickeln. Es hat jedoch bereits M. Costantin (l. c. S. 219) in einer kurzen, wenig bekannten Mitteilung vom Jahre 1885 über die Bandblattentwicklung von S. sagittifolia folgendes ausgesagt: „Les feuilles rubanées se développent à l'air, mais restent courtes et leur nombre est d'ailleurs peu élevé". Und später hat auch noch Göbel (l. c. IV, S. 293 f.) die gleiche Beobachtung mitgeteilt.

Auf die linealen Primärblättchen folgen 2—3 Übergangsblätter (= U in Fig. 34), die in ihrem oberen Ende sich allmählich zu einer elliptischen oder löffelartigen Blattfläche verbreitern. Sie können 6—9 cm (— 15 cm an schattiger Lokalität) lang werden.

Spreitenblattstadium. Gegen Ende Juni beginnen die Primärblätter zu verschwinden, und es kommen die definitiven Pfeilblätter zum Vorschein. Von solchen werden meist 4—6 gebildet.

Die Luftblätter der Landform werden nur $^1/_{10}$—$^1/_5$ mal so lang als die Schwimmblätter resp. „Luftblätter" der Seichtwasserform und werden nur 8—20 cm lang. Desgleichen ist auch die Spreite der Luftblätter nur $^1/_2$—$^1/_3$ mal so groß wie die der „Luft-

1) z. B. Klinge l. c. p. 408.

blätter" und wird 35—83 mm lang und 18—38 mm breit. Sie ist im Umriß bald eiförmig, bald dreieckig-pfeilförmig und weist in der Regel nicht so stark divergierende Lappen auf, wie das bei der Seichtwasserform der Fall ist. Der Blattstiel (Fig. 22 *a*) wird in der Mitte 3—6 mm dick und ist ähnlich wie der „Luftblattstiel" im Querschnitt triangulär mit deutlichen Kanten, wobei auf jeder Stielseite meist noch eine erhabene Mittelleiste sichtbar ist, während der Schwimmblattstiel, abgesehen von seiner schlaffen Beschaffenheit im Querschnitt rundlich ist, mit kaum angedeuteter Dorsiventralität (Fig. 22 *b*).

Die Landform gelangt nicht immer zur Blüte und bildet nie mehr wie einen Blütenstand, der nur 11—27 cm hoch wird und nicht mehr als 2—3 Blütenquirle trägt.

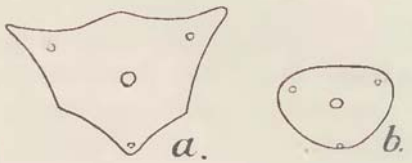


Fig. 22. Blattstielquerschnitte von Sagittaria sagittifolia. *a* Querschnitt durch den mittleren Teil eines Luftblattstieles; *b* Querschnitt durch den mittleren Teil eines Schwimmblattstieles aus 70—80 cm tiefem Wasser. 5mal vergr.

Sproßachsen und Ausläuferbildung. Die unterirdischen Sproßteile erfahren ebenfalls eine Reduktion im Vergleich zu denjenigen der Seichtwasserpflanze. Das im Längsschnitt eiförmige Rhizom wird nur 9—11 mm hoch und 6—10 mm dick. Hinsichtlich der Ausläufer- und Knollenbildung ist hervorzuheben, daß die Knollen etwa 4—6 Wochen eher, oft vielleicht noch früher zur Ausbildung gelangen als die der Seichtwasserpflanze. Die Landpflanze bildete bereits bis Ende Juli 1903 reife Knollen: dagegen hatten 4 Exemplare, die in 80 cm tiefem Wasser wuchsen, am 24. August 1903 zusammen erst vier Ausläuferanlagen gebildet, die je 1, 2, 10,5 und 14 cm lang waren. Von Knollenbildung war überhaupt noch nichts zu sehen. Meine Landkulturen erzeugten pro Exemplar Ende Juli je 2—4 knollentragende Ausläufer von 4,5—14 cm Länge und 2—4 mm Dicke. Jeder Ausläufer bestand aus 3—6 Internodien und endete mit einer 8—15 mm langen (excl. das vordere spitze Ende der Knolle) und 7—13 mm dicken Knolle. Schließlich ist die Landform der Seichtwasserform gegenüber noch dadurch ausgezeichnet, daß sie viel früher abstirbt als diese. Meine Landkulturen gingen bereits Mitte bis

Ende Juli zugrunde, trotz täglichen Begießens. Ähnliches konnten wir ja auch schon für die Landformen von Alisma graminifolium und Damasonium stellatum konstatieren.

IV. Formen des 150—500 cm tiefen stehenden Wassers.

Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia Cosson et Germain.

[Taf. VII, Fig. 40 und 41.]

Wir haben bereits oben gesehen, daß eine Wassertiefe von 70—85 cm für Sagittaria sagittifolia schon unterhalb des Optimums der Gesamtentwicklung gelegen hat, indem die „Luftblatt"- und Blütenbildung zurückgedrängt und die Ausläuferbildung reduziert wird, während gleichzeitig die Wasserblätter und Schwimmblätter zu stattlicherer Entfaltung gelangen als dort. Wird die Wassertiefe eine noch größere, 1,5—5 m, so werden die Blütenstände und „Luftblätter" gänzlich unterdrückt; desgleichen aber auch die Spreitenblätter, sofern sie nicht vereinzelt als submerse Übergangsblätter oder „Schwimmblätter" noch zum Vorschein kommen. Dagegen gelangen dann die submersen Wasserblätter zu dominierender Stellung. In 1,5 m tiefem und stehendem Wasser erreichen die Bandblätter sehr große Dimensionen. Offenbar ist eine Tiefe von 1,5—2 m das Optimum der Bandblattbildung.

Wird dieses Optimum nach unten zu überschritten, indem die Wassertiefe eine immer größere wird, so macht sich ein neuer Hemmungsprozeß geltend; die Pflanze bleibt zwar auf dem Bandblattstadium stehen, aber die Bandblätter selbst erfahren eine fortschreitende Reduktion ihrer Blattfläche. In 5 m tiefem Wasser hat diese Reduktion jedenfalls schon ihren Höhepunkt erreicht, wenn auch bei dieser Tiefe die Pflanze noch lange ihre Existenz behaupten kann.

Das Optimum der Ausläufer- und Knollenbildung fällt, wie oben schon betont wurde, zusammen mit dem Optimum der Gesamtentwicklung überhaupt. Je weiter dieses Optimum nach unten zu überschritten wird, um so bedeutender ist die Reduktion, welche Ausläufer und Knollen erfahren.

In der freien Natur habe ich Sagittaria sagittifolia in stehendem Wasser von 150—500 cm Tiefe bisher noch nie beobachten können. Die im folgenden zu schildernden Formen habe ich nur

auf dem Wege von Kulturversuchen gewonnen, die alle im Altrhein von Neuhofen angestellt wurden.

Alle die Wasserformen, die Bandblätter als die wichtigsten Assimilationsorgane tragen, dürfen als Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia Coss. et Germ. bezeichnet werden.

I. Kulturversuch in 150 cm tiefem Wasser.

Drei Knollen wurden vom 15. März bis 9. Juni 1904 in 150 cm tiefem Wasser gehalten. Die Wasserblätter waren 22—110 cm lang und 6—15 mm breit (Fig. 23 *c*). Zwei Individuen hatten je ein submerses „Schwimmblatt" von 118 resp. 130 cm Länge gebildet. Ein gemessenes Rhizom war 12 mm lang und 7 mm breit.

II. Kulturversuch in 3 m tiefem Wasser.

Ein Kulturversuch in 3 m tiefem Wasser wurde angestellt vom 20. Juli bis 29. August 1899. und zwar mit 16 Knollen der im botanischen Garten kultivierten Seichtwasserform. Die Knollen hatte ich in feuchter Erde aufbewahrt vom Herbst 1898 bis 20. Juli 1899, und es hatten dieselben in dieser Zeit keinen Versuch zur Auskeimung gemacht.

Am 29. August hatte sich die Kultur sehr stattlich entfaltet. Jedes Exemplar trug etwa 5—7 Bandblätter neben den Resten einiger kleiner Bandblätter, die sich zuerst entwickelt hatten. Die Bandblätter sind sehr zart, hellgrün und durchsichtig. Sie sind 35—81 (100) cm lang und 5—12,5 mm breit. Außer den Bandblättern hat jedes Exemplar noch 2—3 (4) Übergangsblätter, die etwa eben so lang sind wie die Bandblätter, und nur ein einziges Exemplar trug ein „Schwimmblatt". Dieses letztere Exemplar ist auf Taf. VII in Fig. 40 dargestellt. Die Pflanze trägt drei Blandblattreste von den zuerst gebildeten Blättern, ferner sechs wohl entwickelte Bandblätter, zwei Übergangsblätter (= *U*) und ein sehr langstieliges „Schwimmblatt" (= *S*).

Die Übergangsblätter gelangten hier zu äußerst stattlicher Entwicklung und boten die größte Formenmannigfaltigkeit dar. Zwei solche Übergangsblätter sind in Fig. 40 zu sehen und von drei weiteren ist die Blattspreite in Fig. 41 *a—c* isoliert dargestellt. Sämtliche Übergangsblätter setzen sich aus Stiel und Spreite zusammen, welch letztere stets zarthäutig und durchsichtig ist. Die Lamina wird 9—29 cm lang, und die größte Entfernung der beiden Lappenteile beträgt 2—12 cm. Das erste den Bandblättern zunächst stehende Übergangsblatt besitzt oft noch ziemlich den Charakter eines Bandblattes (das links gelegene Übergangsblatt = *U* in Fig. 40). Es zeigt zu oberst einen verbreiterten Teil seiner Spreite, der in einiger Entfernung von der Spitze beiderseits einen schwach vorspringenden Höcker erkennen läßt. Die späteren Übergangsblätter besitzen einen stark abgeflachten „Blattstiel" und eine spießförmige Blattfläche mit zwei mehr oder minder stark entwickelten Blattohren, welche wagrecht von der Spreite abstehen und abgerundet sind (Taf. VII, Fig. 41 *a*). Die zuletzt gebildeten Übergangsblätter besitzen dünne zarte Blattstiele und eine pfeilförmige Spreite mit lang ausgezogenen und zugespitzten Lappen. An der Basis ist die Spreite stumpf

ausgebuchtet (Taf. VII, Fig. 41 *b*). Selten sind dagegen Übergangsblätter, deren Spreite den Habitus einer Schwimmblattspreite hat und dann auch an der Basis tief und scharf ausgeschnitten ist (Fig. 41 *c*).

Nur ein einziges Individuum (Fig. 40), das ich oben schon erwähnte, hatte ein „Schwimmblatt" von außerordentlicher Länge gebildet. Es ist (incl. der Spreite selbst) nicht weniger als 212 cm lang! Die Spreite hat die Gestalt einer Schwimmblattfläche, ist 7 cm lang, 3,5 cm breit an der Ansatzstelle des Stieles, derb und undurchsichtig.

Ausläufer oder Knollen waren am 29. August nicht gebildet worden.

Leider war es mir nicht möglich, eine spätere Revision der Kulturen vorzunehmen.

III. Kulturversuche in 4 m tiefem Wasser.

Versuch a.

Drei Individuen wurden aus Knollen gezüchtet, die erst in 180 cm tiefem Wasser gehalten werden mußten, zwischen 15. und 30. März 1904. Vom 30. März bis 22. Juni konnten die Knollen, die sich eben zur Auskeimung anschickten, in 4 m tiefem Wasser gehalten werden. Es war am 22. Juni 1904 nur noch ein Individuum vorhanden, das 12 wohl entwickelte Bandblätter gebildet hatte, die leicht zurückgekrümmt waren. Ihre Länge betrug 22—27 cm und ihre Breite 4—7 mm. Da sowohl bei Seichtwasserformen, als auch bei Landformen nie so viele Bandblätter gebildet werden als wie hier, so muß ein Teil der Bandblätter aus Bandblattprimordien und ein ander Teil aus Pfeilblattprimordien hervorgegangen sein, dadurch, daß diese einen Hemmungsprozeß in ihrer Entwicklung erfahren haben.

Übergangsblätter waren nicht vorhanden, desgleichen war ein Versuch zur Schwimmblattbildung nicht gemacht worden. Eine zweite Kontrolle am 21. Juli ergab, daß nur noch einige, etwa 10—12 cm lange Blattreste vorhanden waren. Ausläufer waren nicht gebildet worden.

Versuch b.

Drei Individuen wurden vom 17. März bis 19. Mai 1903 in 4 m tiefem Wasser kultiviert. Es hatten sich je 6—8 Bandblätter gebildet, die 24—62 cm lang und 5—8 mm breit waren. Eine zweite Revision am 21. August ergab, daß alle drei Pflanzen, ohne irgendwelche Spur zu hinterlassen, verschwunden waren.

Versuch c

wurde angestellt zwischen 17. März und 16. Juni 1903. Die Bandblätter waren 30—60 cm (?) lang[1]) und 4—8 mm breit; einige submerse Übergangsblätter hatten eine Spreite von 7—13 cm Länge und 17—25 mm Breite. Außerdem sind vorhanden zwei submerse „Schwimmblätter", die jedenfalls noch nicht ihre definitive Länge erreicht hatten und ungefähr 80 cm lang waren. Der Blattstiel der Übergangsblätter war abgeflacht und der der submersen „Schwimmblätter" ungefähr dreikantig; beide waren mit tiefen Rillen versehen.

1) Die längsten Blätter waren oben defekt.

Versuch d

wurde angestellt zwischen 28. März und 26. Juni 1901. Die Pflanzen hatten nur Wasserblätter und isoliert Übergangsblätter gebildet. Erstere waren 24—98 cm lang und 8—15 mm breit. Die Übergangsblätter hatten eine 13,2—16,6 cm lange und 4—9,3 cm breite Lamina; ihr Stiel ist abgeplattet und zeigte auf der morphologischen Unterseite einen stark und auf der Oberseite einen schwach vorspringenden Mittelnerv. Die zwei längsten Übergangsblätter messen 140 resp. 151 cm; ihre Spreite hat den Habitus einer Schwimmblattspreite, ist aber zart und durchsichtig, 9,5—11,2 cm lang und 4,4—5,4 cm breit, und der dreiseitige Blattstiel ist mit tiefen Rillen versehen: diese Blattspreiten sind den in Fig. 41 *c* (Taf. VII) dargestellten ganz ähnlich.

IV. Kulturversuche in 5 m tiefem Wasser.

Versuch a

wurde angestellt zwischen 28. März und 22. August 1901, wobei am 1. Juni eine Zwischenkontrolle stattgefunden hatte. Von den fünf Exemplaren waren drei ganz auf dem Bandblattstadium stehen geblieben, und zwar waren 8—10 Bandblätter vorhanden, die 60—70 cm lang und 8—13 mm breit waren (Fig. 23 *d*). Bei mikroskopischer Untersuchung ließ Exemplar 1 von Pfeilblattanlagen nichts erkennen; Exemplar 2 dagegen ließ auf die fertigen Bandblätter zunächst drei unentwickelte lineale Blätter folgen, und auf diese folgten einige weitere, nur mikroskopisch erkennbare Blattanlagen, die in ein Stielchen und in eine breit-elliptische Spreite differenziert waren. Es wären aus diesen Blattanlagen offenbar einige Übergangsblätter hervorgegangen. Eines dieser drei Exemplare wies jedoch noch eine besondere Ausbildung auf. Der Wurzelstock hatte drei kleine schräg aufsteigende Ausläufer gebildet, die eigenartig verbogen waren und oben einige etwa fingerlange, schmale bandförmige Blättchen trugen. An einem dieser kleinen Stolonen war das letztgebildete Blättchen (8 cm lang) deutlich gegliedert in einen Stiel und eine länglich-lineale Spreite. Offenbar entsprechen diese kleinen Stolonen den knollentragenden, aber an Stelle von Knollen haben sich sofort Laubtriebe gebildet. Und aus der Mitte des Rhizoms, das am 22. August noch mehrere, aber defekt gewordene Bandblätter trug, entsprang ein 18 cm langer bogig aufsteigender „Ausläufer", der aus 6 (abgesehen von den obersten) blattlosen Internodien bestand, von welchen die unteren durchschnittlich 4 mm dick waren, während das oberste nur 1,5 mm dick war. Besonders zu betonen ist noch, daß das unterste Stengelglied im Querschnitt dreiseitig abgeplattet war, während die oberen rundlichen Querschnitt besaßen. Oben endete der „Ausläufer" mit vier schmalen Bandblättchen, die 7—12 cm lang und 2—4 mm breit waren. Wir haben es da offenbar nicht mit einem gewöhnlichen Ausläufer zu tun, der einem knollentragenden äquivalent ist. Er vertritt vielmehr die Stelle eines Blütenstandes und ist offenbar aus einer Blütenstandsanlage hervorgegangen. Hierfür spricht die zentrale Lage des Ausläufers an dem Rhizom, die dreiseitge prismatische Abplattung des untersten Ausläufergliedes, das dem Stiel eines Blütenstandes äquivalent ist. Die einzelnen

Stengelknoten würden dann den blütentragenden Knoten des Blütenstandes entsprechen. Und die an der Spitze des Ausläufers stehenden Blättchen dürften als laubartig entwickelte Hochblätter mit unterdrückter Blütenbildung aufzufassen sein. Es ist diese seltene Bildungsabweichung von Sagittaria sagittifolia deshalb von ganz besonderem Interesse, da sich die Pflanze dadurch anderen Arten, wie Elisma natans und Echinodorus repens annähert, welche im tieferen Wasser ja regelmäßig an Stelle der Blütenstände diesen morphologisch gleichwertige Ausläufer produzieren. Das 4. Exemplar hatte neben den Bandblättern zwei Übergangsblätter gebildet, auf welche noch ein kleines schlecht entwickeltes Pfeilblatt von 15,5 cm Länge folgte. Und das 5. Exemplar hatte neben den Bandblättern ein einziges langes submerses Pfeilblatt erzeugt.

Das Rhizom dieser Tiefwasserformen war klein, 10—12 mm lang und 6—7 mm breit. Einige Exemplare (excl. Individuum 3) hatten auch 1—3 sehr kümmerliche knollentragende Ausläufer gebildet von 35—65 mm Länge und 1—2 mm Dicke. Die Knollen waren sehr kümmerlich und nur 2,5—4,3 mm lang.

Versuch b.

Ein zweiter Versuch, der in 5 m tiefem Wasser angestellt worden war zwischen 3. April und 2. Juni resp. 13. Juli 1900, hatte nur kümmerliche Bandblattformen gezeitigt, deren Blätter 18—28 cm lang und 3—9 mm breit waren. Die Bildung von Knollen oder Spreitenblättern wurde nicht beobachtet.

Fassen wir die zuletzt angestellten Versuche nochmals zusammen unter gleichzeitiger Berücksichtigung der zuvor gewonnenen Resultate, so ergibt sich: Das Optimum für die Gesamtentwicklung von Sagittaria sagittifolia liegt in seichtem etwa 15—30 cm tiefem Wasser, woselbst die „Luftblätter" überwiegen, denen lineale Wasser- und Schwimmblätter vorausgehen. Wird dieses Optimum nach oben zu überschritten, so findet eine zunehmende Reduktion aller Teile statt, die aber sämtlich zur Ausbildung gelangen. Die Reduktion hat ihren Höhepunkt erreicht bei den Landformen. Von den Blattorganen erleiden die linealen Blätter die verhältnismäßig stärkste Reduktion. Man vergleiche die Querschnittsbilder der Bandblätter in Fig. 23 *a* und *b*. Wird das Optimum der Gesamtentwicklung nach unten zu überschritten (70—85 cm tiefes Wasser). so findet eine Streckung der Spreitenblätter und Blütenstände statt, wobei gleichzeitig die „Luftblätter" und Blütenstände mehr und mehr zurückgedrängt werden zugunsten der Wasserblätter und Schwimmblätter, die sich immer stattlicher entwickeln. Wird die Wassertiefe noch größer (150 cm), so bleibt Sagittaria sagittifolia steril und die Wasserblätter er-

langen ihre mächtigste Entfaltung und werden bis 110 cm lang und bis 15 mm breit (Fig. 23 *c*). Die Pflanze befindet sich da offenbar in dem Optimum der Bandblattbildung; von Spreitenblättern können nur noch Übergangsblätter oder isolierte „Schwimmblätter" gebildet werden.

Wird das Optimum der Bandblattentwicklung nach unten zu überschritten (Kulturen des 3—5 m tiefen Wassers), so findet ein neuer Hemmungsprozeß statt, und die linealen Wasserblätter erfahren eine Verkleinerung der Blattfläche (Fig. 23 *d*). Sie werden im Durchschnitt nur $^1/_3$—$^3/_4$ mal so lang und $^1/_2$—$^3/_4$ mal so breit als diejenigen des Bandblattoptimums. Solche Tiefwasserformen tragen entweder nur Bandblätter oder neben diesen isolierte Übergangsblätter resp. „Schwimmblätter", welche, wie ein Versuch in 3 m tiefem Wasser zeigte, bis 212 cm lang werden können.

In allen denjenigen Fällen, wo in tiefem Wasser die Zahl der Bandblätter eine größere ist

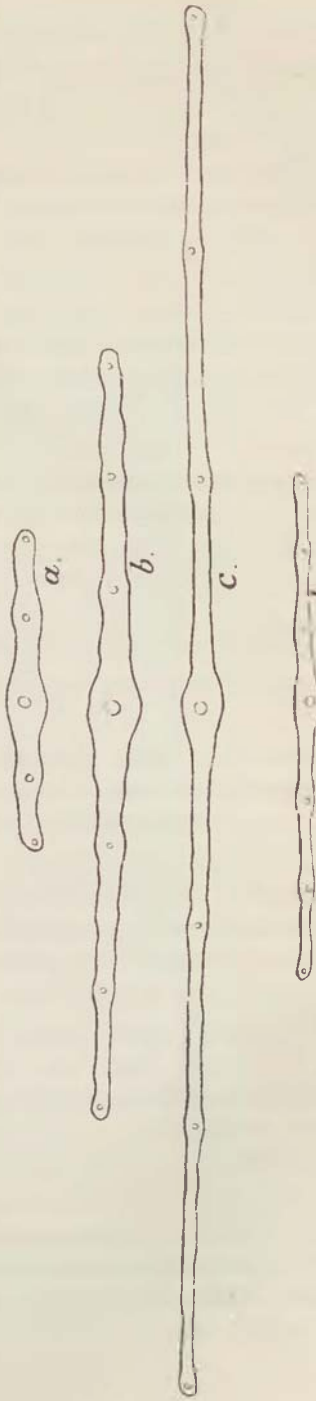


Fig. 23. Querschnittsbilder durch lineale Bandblätter von Sagittaria sagittifolia, welche die Anpassungsweise des Bandblattes an verschiedenartigen Standortsbedingungen veranschaulichen. *a* Querschnitt durch ein lineales Luftblatt von mittlerer Größe; *b* Querschnitt durch ein Wasserblatt aus 30 cm tiefem Wasser; *c* Querschnitt durch ein Wasserblatt aus 150 cm tiefem Wasser; *d* Querschnitt durch ein Wasserblatt aus 5 m tiefem Wasser. Alles 10mal vergrößert.

— es können 8—12 gebildet werden — als das sonst zu sein pflegt, werden die submersen Bandblätter morphologisch zum Teil den Primärblättern und zum Teil den Spreitenblättern äquivalent sein. Und man darf diese letzteren Bandblätter dann als Hemmungsprodukte[1]) auffassen, die aus Pfeilblattanlagen hervorgegangen sind.

Nur ausnahmsweise wurde in 5 m tiefem Wasser die Umbildung einiger Ausläufer in Laubtriebe und die Metamorphose eines Blütenstandes in einen Blattsproß beobachtet.

Das Optimum der Ausläufer- und Knollenbildung fällt zusammen mit dem Optimum der Gesamtentwicklung überhaupt. Außerhalb dieses Optimums findet eine Reduktion der Ausläufer und Knollen statt, welche sowohl bei Land- als auch Tiefwasserformen sehr auffällig ist. Die Ausläufer werden in 5 m tiefem Wasser nur etwa $^1/_{10}$—$^1/_{18}$ mal so lang und die Knollen nur etwa $^1/_4$ mal so groß wie in 15—30 cm tiefem Wasser. Nicht so bedeutend dagegen ist diese Reduktion der Ausläufer und Knollen bei Landformen.

V. Formen des fließenden Wassers.

Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia Coss. et Germ.

[Taf. VII, Fig 42 und 43.]

Die Formen des tiefen stromenden Wassers sind denjenigen des tiefen stehenden Wassers habituell ähnlich. Sie unterscheiden sich aber von ihnen durch mehrere Merkmale, die in unverkennbarer Weise eine Anpassung an die mechanische Tätigkeit des strömenden Wassers zum Ausdruck gelangen lassen. Da das Wasser stets einen bedeutenden Zug auf die Pflanze ausübt, so erlangen ihre sämtlichen Teile eine viel stattlichere Entwicklung als die entsprechenden bei gleicher Tiefe in stehendem Wasser. Die Wasserblätter des fließenden Wassers werden im Durchschnitt 1—$2^1/_2$ mal so lang und 1—3 mal so breit wie die äquivalenten des stehenden Wassers. Die Bandblätter des fließenden Wassers weisen im Gegensatz zu denen des stehenden Wassers nicht selten starke spiralige Drehungen auf. Schwimmende Blattspreiten, seien es nun solche von Übergangsblättern oder Schwimmblättern, besitzen oft stark verschmälerte Blattspreiten. Ebenso wie in tiefem stehenden Wasser wird auch in tiefem fließenden die Bildung der Blütenstände in der Regel unterdrückt. Betreffs aller sonstiger Details muß auf das Nachfolgende verwiesen werden.

1) Vergl. auch das oben S. 198 Gesagte.

Sagittaria sagittifolia siedelt sich nur selten in dem fließenden Wasser von Bächen und Strömen an, pflegt dann aber reichlich aufzutreten. Nach vorliegender Angabe von F. Walter (l. c. S. 740) tritt die Bandblattform an gewisser Stelle im Odergebiet sogar so massenhaft auf, daß die Pflanze im Jahr 2—3 mal abgemäht werden muß, um den Lauf des Wassers frei zu halten. Und auch C. Schröter (siehe die Anmerk. 2 auf p. 221) macht eine ähnliche Mitteilung von einer Schweizer Lokalität. Ich selbst habe besagte Wasserblattformen am schönsten und reichlichsten beobachtet in der Ill innerhalb der Stadt Straßburg (bei der sog. „gedeckten Brücke"), welchen Standort ich zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Jahreszeiten besuchte.

Das Wasser, in dem die Pflanze daselbst wächst, ist sehr reich an organischen Substanzen und meist ziemlich trüb. Es ist etwa 120—200 cm tief und besitzt eine langsame, aber dennoch kräftige Strömung. Der kiesig-lehmige Untergrund ist stets von einer fetten Humusschicht überzogen. In Gesellschaft des Pfeilkrautes befinden sich von anderen Wasserpflanzen daselbst besonders Potamogeton fluitans und perfoliatus und an den weniger tiefen Stellen auch Wasserformen von Butomus umbellatus, Scirpus lacustris u. a.

Mitte bis Ende Juli erreicht die Pflanze den Höhepunkt ihrer Entwicklung. An den tiefen Stellen des Flusses bleibt sie das ganze Jahr über auf dem Bandblattstadium stehen. Eine solche forma vallisneriifolia habe ich auf Taf. VII in Fig. 42 dargestellt. Ihre natürliche Stellung im fließenden Wasser ist eine horizontale oder schräg aufsteigende. Ein Individuum kann 8—16 Bandblätter tragen. Die erstgebildeten äußeren Blätter pflegen länger und schmäler zu sein als die späteren inneren. Die ersteren übertreffen die letzteren etwa um $^1/_3$ an Länge und sind auch etwa nur $^1/_2$—$^1/_3$ mal so breit. Die Gesamtlänge der Bandblätter überhaupt beträgt 40—206 cm und ihre Breite 6—32 mm. Bei der in Fig. 42 dargestellten Form sind die äußeren Blätter 6,5—10 mm breit und die inneren 19—32 mm. Die langen äußeren Blätter mögen zum Teil noch den linealen Primärblättern der Landpflanze entsprechen, während die kurzen inneren den gestielten Spreitenblätern bei Seichtwasser- und Landformen äquivalent sein werden und aus ursprünglichen Spreitenblattanlagen hervorgegangen sein müssen, zumal ja auch bei diesen Exemplaren die Zahl der Bandblätter nahezu dreimal so groß sein kann

als die der sonst sich bildenden Primärblätter. Nicht selten findet man, daß einige der inneren Blätter 1—5 spiralige Windungen aufweisen (zwei mit *J* bezeichnete Blätter in Fig. 42); solche Blätter werden auch bei Nolte (l. c. S. 11) kurz erwähnt. Sicherlich hängt auch diese Erscheinung mit der mechanischen Tätigkeit des fließenden Wassers zusammen, welches einen solchen Zug auf die beiden Seiten des jungen Blattes ausübt, daß die äußeren Partien des Blattes schneller als die mittleren sich entwickeln. Gleichzeitig mag aber auch die wirbelnde Bewegung des Wassers an dem Zustandekommen solcher Windungen mit beteiligt sein. Zumeist sind solche Windungen auf die mittlere Blattpartie beschränkt. Zugunsten dieser Deutung möchte ich noch besonders hervorheben, daß ich bei meinen Kulturversuchen, die im stehenden Wasser angestellt worden sind, derartige Windungen des Blattes niemals beobachtet habe.

Nach Blütenständen habe ich bei diesen Bandblattformen der Ill bisher vergeblich gesucht. Wohl aber befindet sich in dem Herbar von P. Ascherson ein in der Angerapp bei Darkehmen (Insterburg) gesammeltes Exemplar, welches mit einem Blütenstand versehen ist. Dieser ist 116 cm lang und trägt zu oberst zwei Quirle weiblicher Blüten, welche durch ein 8 cm langes Internodium von einander getrennt sind. Außerdem sind 5 Bandblätter vorhanden; zwei von ihnen sind nicht mehr vollständig, und die drei übrigen sind je 235 cm, 236 cm und 250 cm lang. Sonst finde ich in der Litteratur nur bei Kirschleger[1]) die Beobachtung mitgeteilt, daß die f. vallisneriifolia zur Blütenbildung gelangen kann.

Da, wo das Wasser der Ill seichter ist und die Strömung auch schwächer zu sein pflegt, gelangen neben den Wasserblättern die Übergangsblätter zu stattlicher Entwicklung, während Schwimmblätter mit typischer Schwimmblattspreite nur isoliert aufzutreten pflegen. Die reichlich entwickelten Übergangsblätter sind zum Teil submers und zum Teil schwimmend.

Von den submersen Übergangsblättern können ein bis mehrere von einem Individuum gebildet werden. Auch sie besitzen eine außerordentliche Formenmannigfaltigkeit, die derjenigen, wie wir sie oben im tiefen stehenden Wasser kennen lernten, keineswegs nachsteht. Unter Hinweis auf Tafel VII,

1) In einem Rheinwasser (Canal français) bei Straßburg (Kirschleger, l. c. pag. 530).

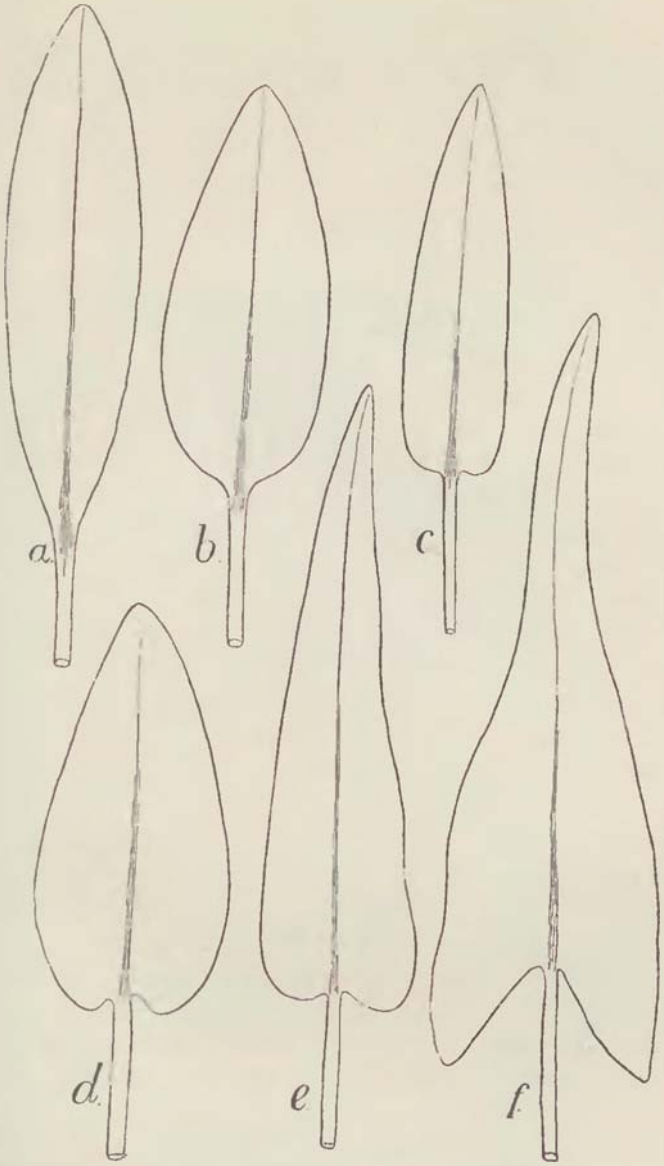


Fig. 24 *a—f*. Verschiedenartige Schwimmblätter von Sagittaria sagittifolia, welche Übergänge zwischen submersen Wasserblättern und typischen Schwimmblättern vorstellen. In *a* und *b* ist die Spreite elliptisch oder eiförmig und ganzrandig. In *c—e* zeigt die Spreite eine allmählich größer werdende Einbuchtung an ihrer Basis. In *f* endlich ist das Blatt an seiner Basis schon tief ausgeschnitten, besitzt aber eine lang vorgezogene Spreite. Sämtliche Blätter stammen aus dem fließenden Wasser der Ill in Straßburg. Alles $^1/_2$ der nat. Größe.

Fig. 43 *a*–*c* möchte ich hier auf die vielen oft recht abenteuerlichen Blattformen nicht näher eingehen. Nur das eine möchte ich noch besonders betonen, daß diese Übergangsblätter alle zarte, durchsichtige Spreiten haben, deren Blattlappen stets stumpf sind, nie scharf zugespitzt, wie das im stehenden Wasser auch nicht selten vorkommt. Gewiß hängt auch das mit der Strömung des Wassers zusammen, welches lang ausgezogene, spitze Pfeillappen nicht zur Entwicklung kommen läßt.

Schwimmende Übergangsblätter werden ebenfalls an den seichteren Stellen des Flusses ein bis mehrere von einem Individuum gebildet. Auch sie zeichnen sich durch große Formenmannigfaltigkeit aus (Fig. 24 *a*—*f*). Am häufigsten ist die Spreite elliptisch, länglich oder eiförmig und an der Basis bald ganz, bald mit einer kleinen Einkerbung versehen. Mitunter sind solche Blattspreiten stark verschmälert (Fig. 23 *c* und *e*) oder nach oben zu lang ausgezogen (Fig. 23 f.), und es ist nicht zu verkennen, daß auch bei solchen Formen die mechanische Tätigkeit des strömenden Wassers zum Ausdruck gekommen ist.

Während die submersen Bandblätter und die Übergangsblätter weitaus die wichtigsten Blattorgane bildeten, traten an besagter Lokalität der Ill typische Schwimmblätter nur vereinzelt auf. Sie erreichten eine Gesamtlänge von 126—175 cm; ihre Spreite erlangt die stattliche Größe von 12—14 cm Länge und 6—7,5 cm Breite (Taf. VI, Fig. 36 *d* und *e*). Befindet sich das Schwimmblatt an einer Stelle mit stärkerer Strömung, so werden die beiden Blattlappen oft von der Strömung gestaut und nehmen dann eine zur übrigen Blattfläche fast senkrechte Stellung ein, die, wie scheint, lange beibehalten werden kann.

Ähnlich wie bei den eben besagten schwimmenden Übergangsblättern bleibt auch bei den typischen Schwimmblättern die Spreite oft sehr schmal und besitzt verhältnismäßig lange Blattlappen (Tafel VI, Fig. 36 *d*), was ich bei Schwimmblattspreiten des stehenden Wassers nie beobachtet habe. Offenbar kommt auch in diesen Formen die Einwirkung des strömenden Wassers zum Ausdruck. Im übrigen aber ist die Schwimmblattspreite nicht verschieden von der, wie ich sie oben geschildert habe.

Die Knollenbildung der Wasserform von Sagittaria habe ich an besagter Lokalität in der Ill reichlich beobachtet am 19. November 1899. Ich traf damals eine große Menge ent-

wurzelter Pflanzen an ein Wehr angetrieben vor; die alle Knollen gebildet hatten. Die Knollen standen zum Teil an kleinen 3—6 cm langen Ausläufern, die bald horizontal von der Achse abgingen, bald aber senkrecht nach oben zu gerichtet waren und dann zwischen den Blattscheiden verborgen waren. Zum Teil aber hat sich das Rhizom an der Spitze direkt in eine Knolle umgebildet. Die Knollen waren vorwiegend länglich-elliptisch, 10—20 mm lang und 6,5—9 mm breit. Die eigenartige, innerhalb der Blattscheiden stattfindende Knollenbildung, wie ich sie sonst bei Sagittaria sagittifolia noch nie beobachtet habe, rührt offenbar daher, weil die Rhizome frei schwimmend im Wasser suspendiert waren, und jedenfalls erst nach ihrer Entwurzelung zur Knollenbildung geschritten sind.

Leider war es mir damals nicht möglich, knollentragende Rhizome aus dem Grund des Gewässers auszuheben. Daß aber auch in fließendem Wasser Ausläufer von ziemlicher Länge gebildet werden können beweist mir ein getrocknetes Exemplar[1]) aus der oben besagten Angerapp, das einen 31 cm langen, 2,5 mm dicken Ausläufer mit einer 4 mm dicken und 6 mm langen Knolle trägt. Die gestauchten Rhizome der flutenden Bandblattformen aus der Ill hatten eine Länge von 10—24 mm und eine Breite von 7—11,5 mm.

Abgesehen von dem Standort in der Ill habe ich die Bandblattformen des fließenden Wassers sonst nur noch einmal gesehen in der Saône innerhalb der Stadt Bourg n. o. von Lyon, und außerdem fand ich schon auf mehreren Exkursionen angeschwemmte große Blattstücke der Pflanze im Rhein bei der Fähre von Altripp, unfern von Neckarau bei Mannheim.

In den mir zugänglichen Herbarien sah ich die besagte Bandblattform 1. aus der Angerapp bei Darkehmen (Kreis Insterburg) in mehreren Sammlungen; 2. von einer Stelle in der Schweiz[2]). 3. Ein Blattfragment aus der Klemm bei Lippstadt[3]) (leg. H. Müller).

1) Das betr. Individuum trägt ein defektes Bandblatt, zwei lange Übergangsblätter und ein 145 cm langes Schwimmblatt (Herbar. Ascherson).

2) Im Herbar. der Universität Zürich; die Etikette lautet: „Massenhaft mit Sparganium simplex, den Grund der alten Linth erfüllend, dichte Wiesen bildend, die alle Jahre gemäht werden. Blätter entweder alle bandförmig oder mit Übergangsformen. Geht im Tuggener Graben bis Tuggen ob der Brücke; beim Linthbord und in Tuggen häufig“ (leg. C. Schröter).

3) Im Herbarium von P. Ascherson.

VI. Keimlinge von Sagittaria sagittifolia.

Die Sämlinge von Sagittaria sagittifolia reagieren ebenso wie ältere Individuen auf die jeweiligen Standortsverhältnisse und erzeugen auch dementsprechende Standortsformen, nur sind dieselben armseliger und kleiner wie die älterer Individuen und gelangen auch nicht zur Blütenbildung, soviel mir bis jetzt bekannt ist.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Keimlinge liegt offenbar in ganz seichtem Wasser. Überschreitet die Pflanze dieses Optimum allmählich nach oben zu, um zum Landleben überzugehen, so erfährt sie eine Reduktion sämtlicher Teile. Beim Überschreiten des Optimums nach unten zu überwiegen die linealen Bandblätter und Schwimmblätter immer mehr und mehr, bis von einer bestimmten Wassertiefe an die Pflanze auf dem Bandblattstadium stehen bleibt.

Die Samen von S. s. können höchstwahrscheinlich keimen, ohne daß sie eine winterliche Ruheperiode durchgemacht haben.

A. Wasserkeimlinge.

a) Keimlinge, die ich in 10 cm tiefem Wasser im botanischen Garten in einem Holzkübel kultivierte, der aber tagsüber nur zu gewissen Stunden der direkten Sonnenbelichtung ausgesetzt war, ließen auf den pfriemlichen Cotyledon von 15—20 mm Länge zunächst einige kleine Blättchen von 1,5—3 cm Länge und 2 mm Breite folgen, die aber bald durch 4—5 breitere Blättchen ersetzt wurden von 3—5 cm Länge und 2,5—4 mm Breite. Bis Ende Juli 1902 erzeugten diese Pflanzen 3—5 untergetauchte zarte Blättchen, die in einen flachen, blattartigen Stiel und in eine länglich-elliptische zarte Spreite von 15—17 mm Länge gegliedert waren. Und nur ein paar Individuen hatten bis dahin je ein Blättchen erzeugt mit länglicher Schwimmblattspreite. Auf diesem Stadium blieben die Pflanzen stehen auch bis Ende Oktober; die nähere Untersuchung der Kultur zeigte, daß die Keimlinge je einen Ausläufer gebildet hatten von 6—25 mm Länge und ein kleines terminales Knöllchen von 2—4 mm Länge. Schwimmblatt-, „Luftblatt-“ oder Blütenbildung trat in der Kultur also nicht ein. Es kommt das aber sicherlich daher, weil die Kultur nur einen Teil des Tages der direkten Belichtung durch die Sonne ausgesetzt war.

b) Ganz ähnliche Keimlinge, wie die eben geschilderten, habe ich in 20 cm tiefem Wasser im selben Kulturkübel aus Samen ge-

züchtet von Frühlingsanfang bis 13. August 1902 (Taf. VI, Fig. 38); sie gleichen den erstgenannten, nur sind sie zu stattlicherer Entwicklung gelangt. Sie hatten je 5—7 lineale Wasserblätter von 3,5—9 cm Länge und 2,5—6,5 mm Breite. Andere Blattformen waren in dieser Kultur nicht aufgetreten. Offenbar ist auch durch die nur partielle Belichtung die Bildung von Spreitenblättern unterdrückt worden. Diese Wasserblattkeimlinge stimmen vollkommen überein mit der von Bolle (l. c. S. 164 und Klinge l. c. S. 407) als S. s. var. vallisneriifolia forma stratiotoides Bolle bezeichneten Pflanze.

c) Dagegen habe ich gelegentlich Schwimmblattkeimlinge, die in seichtem 5—7 cm tiefem Wasser standen, im Freien gesammelt[1]); sie trugen 4—5 Schwimmblätter mit breit-elliptischer Spreite und ein Exemplar trug 3 untergetauchte Bandblättchen ein Übergangsblatt und ein Schwimmblatt mit herzförmiger Spreite. Diese letztere ist 11—22 mm lang und 5—11 mm breit. Die von Klinge (l. c. S. 403) beschriebene forma stagnalis ist eine aus Samen hervorgegangene Form mit winzigen Schwimmblättchen, die den eben geschilderten ganz ähnlich ist.

d) Wasserkeimlinge, die in etwa 35—45 cm tiefem Wasser standen, habe ich dreimal im Freien beobachtet in verschiedenen Stadien der Entwicklung[2]). Die Pflanzen erzeugten je 6—10 Wasserblätter, welche eine Länge von 7—35 cm und eine Breite von 4—12 mm hatten und 3—5 parallele Nerven aufwiesen. Auf die Wasserblätter folgten 1—2 submerse Übergangsblätter von 12—20 cm Länge, welche abgeflachte Blattstiele, eine lang ausgezogene Blattfläche von zarter Beschaffenheit und kurze rudimentäre Pfeillappen besitzen. Schließlich folgten noch 1—3 Schwimmblätter, abgesehen von solchen Exemplaren, die auf dem Bandblattstadium stehen geblieben sind. Die Schwimmblätter hatten eine Länge von 45—53 cm; die an der Basis eingeschnittene Blattspreite war 3,2—5,5 cm lang und 12—20 mm breit. Das erst gebildete Schwimmblatt zeigte bei einigen Exemplaren eine elliptische Schwimmblattspreite. Pflanzen mit wohl entwickelten Schwimmblättern ließen bereits einen Rückgang in der Wasserblattbildung erkennen, und solche mit reichlichen Wasserblättern besaßen kein oder nur je 1 Schwimmblatt.

1) An den Dechsendorfer Weihern bei Erlangen am 13. Oktober 1898.

2) Im Oktober 1897 bei Neusees bei Erlangen; am 30. September 1901 bei Kosbach bei Erlangen und am 23. August 1902 im Altrhein bei Neuhofen in der Rheinpfalz.

Offenbar waren die Samen, aus welchen die unter c und d geschilderten Wassersämlinge hervorgingen, im selben Sommer gebildet, in dem sie auch zur Auskeimung gelangten.

e) In etwa 80 cm tiefem Wasser züchtete ich durch Samenaussaat Keimlinge im botanischen Garten zwischen 21. Juni und 1. August 1902. Die Pflanzen erzeugten in dieser Zeit etwa 4—5 lineale Wasserblätter von 2—4 cm Länge und 1,5—5 mm Breite. Nur einige machten den vergeblichen Versuch, mit Hilfe eines etwa 20 cm langen „Schwimmblattes" an den Wasserspiegel zu gelangen. Die erst gebildeten Bandblättchen hatten nur einen einzigen medianen Nerv und die späteren drei parallele Nerven.

B. Landkeimlinge

von Sagittaria sagittifolia habe ich einige Male dadurch aus ganz jungen Wasserkeimlingen gewonnen, daß ich diese ganz allmählich aufs Land versetzte. Zunächst entwickelten sich noch einige kleine lineale Primärblättchen, die nur wenige Zentimeter lang und wenige Millimeter breit waren. Auf diese folgten mehrere gestielte Primärblätter, die ebenfalls dementsprechend reduziert waren. Ein großes mit 6 Pfeilblättern versehenes Exemplar hatte 4,5—7 cm lange Blätter und eine Spreite, die 22—37 mm lang und 8—12 mm breit war. Doch habe ich bis jetzt noch keine blühenden Landkeimlinge beobachtet. —

Überblicken wir nochmals die an Keimlingen von Sagittaria sagittifolia angestellten Beobachtungen: Die Keimlinge rekapitulieren im kleinen das biologische Verhalten älterer Individuen. Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Keimlinge liegt offenbar in einer sehr geringen Wassertiefe. Beim Überschreiten dieses Optimums nach oben zu und dem allmählichen Übergang aufs Land erfährt die Pflanze in allen Teilen eine Reduktion, bringt jedoch auch als Landpflanze lineale Blätter und Spreitenblätfer zur Ausbildung. Beim Überschreiten dieses Optimums nach unten zu dominiert die Wasserblattbildung mehr und mehr, während die Spreitenblätter (Schwimmblätter) eine stete Streckung erfahren und bis 53 cm lang werden können. Übersteigt die Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter (80 cm tiefes Wasser), so bleibt die Pflanze auf dem Wasserblattstadium stehen. Das Optimum der Bandblattbildung liegt für

Sämlinge in 35—45 cm tiefem Wasser, wo die Bandblätter 7—35 cm lang und 4—12 mm breit werden. Wird jedoch dieses Wachstumsoptimum der Bandblattbildung nach oben oder nach unten zu überschritten, so tritt ein Hemmungsprozeß ein, und es findet eine Verkleinerung der Blattfläche statt. Die linealen Blätter der Landpflanze werden etwa $^1/_8$—$^1/_{10}$ mal so lang als die des Optimums.

Blütenbildung ist für die Sämlinge in keinem Standort beobachtet worden. Die Sämlinge erzeugen ebenfalls Ausläufer und Knollen, nur bleiben dieselben dementsprechend klein. Herabgesetzte Lichtzufuhr wirkt hemmend auf die Spreitenblattbildung, läßt aber die Bandblätter zur Entwicklung kommen.

VII. Über den Einfluß des Lichtes auf die Blattbildung bei Sagittaria sagittifolia.

Wir haben bereits oben (S. 222 und 223) bei der Schilderung der Keimlinge gesehen, daß zu geringe Lichtzufuhr in seichtem Wasser die Schwimmblätter unterdrückt, dagegen die Wasserblätter zur Entwicklung kommen läßt. Im folgenden sollen noch verschiedene Versuche angeführt sein, die uns ebenfalls zeigen, daß die jeweilige Lichtzufuhr einen gestaltbildenden Einfluß auf Sagittaria sagittifolia ausüben kann. Es wurden zwei Versuchsreihen angestellt. Die eine wurde mit Landpflanzen und die andere mit Seichtwasserpflanzen angestellt. Das zu den Kulturen verwendete Material waren noch nicht ausgetriebene Knollen, die in feuchter Erde im botanischen Garten überwintert worden waren.

A. Versuche mit Landpflanzen.

Versuch 1

wurde angestellt mit 3 Knollen zwischen 24. April und 18. Juni 1901. Die Knollen befanden sich in 3 Töpfen, welche in einem etwa 1 cbm großen Holzkübel gehalten wurden. Letzterer wurde doppelt mit Brettern überdeckt. Der Deckel wurde täglich für wenige Minuten entfernt, um die Pflanzen rasch mit der Brause zu begießen.

Das Verhalten in der Dunkelkammer war zunächst ein ähnliches wie bei den oben geschilderten Landpflanzen. Die linealen Bandblätter waren größer und mehr aufgerichtet als bei der im Sonnenlicht kultivierten Landpflanze und zum Teil sichelförmig überhängend. Sie waren 8—12 cm lang, 3,5—5 mm breit und blaßgelblich. Die Exemplare der Dunkelkammer blieben wohl längere Zeit auf dem Bandblattstadium stehen als die entsprechenden Landpflanzen am sonnigen Standort, haben

aber nicht mehr Bandblätter erzeugt als wie diese. Auf die Bandblätter folgten später je 1—2 Übergangsblätter, die 8—19 cm lang waren. Das letztgebildete war stets in einen deutlichen Stiel und eine Spreite gegliedert, welche ungeteilt, breit elliptisch oder an der Basis nur ganz schwach ausgeschnitten war. Ihre Länge betrug 20—22 mm und ihre Breite 8—14 mm. Während ein Exemplar auf dem Stadium der Übergangsblätter stehen blieb, erzeugten die zwei anderen noch je ein normales Pfeilblatt mit kleiner, etwa 3—5 cm langer Spreite. Bei weiter fortgesetzter Kultur gingen jedoch die Pflanzen zugrunde.

Versuch 2

wurde in ganz ähnlicher Weise wie der vorige angestellt. Zur Verwendung kamen drei nicht ausgekeimte Knollen, die vom 1. März bis 20. Juni 1904, ähnlich wie oben angegeben, bei Lichtabschluß kultiviert wurden. Die Pflanzen erzeugten zunächst etwa ein halbes Dutzend lineale, etiolierte Blätter von 5—9 cm Länge und 2—7 mm Breite. Auf diese folgten je 2—3 Übergangsblätter von 9—15,5 cm Länge. Und schließlich traten noch je 1—2 Pfeilblätter auf, ebenfalls von blasser Farbe. Sie hatten eine Länge von 12—14 cm und ihre Spreite war 3—5,5 cm lang und 1,7—2,1 cm breit. Die Pflanzen wurden zwar noch weiter kultiviert, fingen aber an zu kränkeln und starben gegen Ende Juli ab. Inwieweit die Knollen- und Ausläuferbildung durch Lichtentzug beeinflußt wird, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Leider habe ich nicht näher auf diesen Punkt geachtet; doch habe ich zwei Ausläuferfragmente von 6 und 7 cm Länge und 2 mm Dicke in den Kulturen vorgefunden.

B. Versuche mit submersen Pflanzen.

Versuch 1

wurde angestellt mit sechs Knollen zwischen 24. April und 15. Juli 1901. Ein ähnlicher Kübel, wie oben angegeben, wurde zur Hälfte mit Wasser gefüllt und doppelt mit Brettern bedeckt. Die Knollen wurden in 20 cm tiefem Wasser gehalten. Am 18. Juni waren sämtliche Knollen ausgekeimt. Jede Knolle hatte einige Bandblätter gebildet, die blaß waren und 8—12 cm lang und 3,5—5 mm breit. Am 15. Juli 1901 waren 4 Pflanzen auf dem Bandblattstadium stehen geblieben. Jedes Exemplar hatte nur wenige Bandblätter, die 30—80 cm lang und blaß waren. Da und dort fingen sie bereits an, defekt zu werden. Bei zwei Individuen dagegen war das letzte Blatt ein Übergangsblatt, von 8—12 cm Länge. Es war deutlich in Stiel und Spreite differenziert; letztere war länglich an der Basis in den abgeflachten Stiel zusammengezogen und zeigte im unteren Teil beiderseits Rudimente einer Lappenbildung. Bis Mitte August gingen die Bandblätter ihrem Verfall entgegen. Die nähere Untersuchung der beiden stärksten Individuen, welche je ein Übergangsblatt gebildet hatten, zeigte, daß auf dieses noch je zwei Pfeilblättchen folgten, die 1—2 cm lang waren, eine deutliche Differenzierung in Stiel und Spreite aufwiesen, aber nicht mehr zur Entfaltung kommen konnten.

Versuch 2

wurde angestellt mit 3 Knollen, die oben geschilderten Bandblattformen der Ill entnommen waren. Die Knollen wurden in 8 cm tiefem Wasser gehalten vom 8. Mai bis 12. Juni 1900. Innerhalb dieser Zeit hatten die Pflanzen fahle Bandblätter gebildet von 18—47 cm Länge und 5—6 mm Breite. Während das 1. Individuum ganz auf dem Bandblattstadium stehen blieb und am 12. Juni bereits im Absterben begriffen war, erzeugte das 2. Exemplar nach den Bandblättern noch ein langstieliges submerses Übergangsblatt mit 5 cm langer und blasser Spreite; und das 3. Individuum erzeugte nach den Bandblättern noch ein schwimmendes 9,5 cm langes Übergangsblatt mit einer blassen, breit elliptischen und 2,5 cm langen Blattfläche.

Ein entsprechendes Kontrollexemplar dagegen hatte in derselben Zeit fünf Bandblätter gebildet, die 13—20 cm lang, 4—8 mm breit und am 12. Juni bereits im Absterben begriffen waren; außerdem aber waren noch drei „Luftblätter" gebildet worden von 20—23 cm Länge und einer Pfeilblattspreite, welche 4—6,5 cm lang und 14—25 mm breit war.

In der Litteratur findet sich nur ein einziger auf Sagittaria bezüglicher Verdunklungsversuch vor, den Göbel (l. c. I, S. 294) anstellte. Göbel gibt an, daß er eine unter Wasser eben austreibende Knolle, die schon einige Bandblätter gebildet hatte, im Dunkeln als Landpflanze weiter kultivierte; und bis Mitte Juli ist dieselbe auf dem Bandblattstadium stehen geblieben.

Aus den eben mitgeteilten Kulturversuchen können wir folgende Schlüsse ziehen:

I. Lichtabschluß läßt die Bandblätter von Sagittaria sagittifolia zur Entwicklung kommen und führt gleichzeitig eine Vergrößerung der Blattfläche herbei. Und zwar sind die bei Lichtabschluß erzielten Bandblätter morphologisch den Primärblättern der Sagittaria gleichwertig. Man könnte ja leicht zu der Auffassung gelangen, daß die Bandblätter einer verdunkelten Pflanze z. T. den echten Primärblättern und z. T. den pfeilförmigen Folgeblättern äquivalent sind, welch letztere dann durch Hemmung von Pfeilblattprimordien hervorgegangen wären. Es ist dem jedoch nicht so; denn wir sehen erstens, daß die Zahl der in der Dunkelkammer gebildeten Bandblätter nicht größer ist als sonst bei normalen Belichtungsverhältnissen, sei es auf dem Land oder im seichten Wasser. Wir sehen zweitens, daß auch in der Dunkelkammer das Stadium der Übergangsblätter, ja selbst das der Pfeilblätter noch erreicht werden kann. Und wir sehen drittens, daß die Pflanzen der Dunkelkammer meist frühzeitig absterben, zu einer Zeit, wo unter normalen Belichtungsverhältnissen die Spreitenblätter erst zum Vorschein zu kommen pflegen.

II. Lichtabschluß übt auf die Entwicklung der Spreitenblätter eine so starke Hemmung aus, daß dieselben so gut wie gar nicht zur Entwicklung kommen können.

Wenn wir, abgesehen von den eben genannten Resultaten, noch in Betracht ziehen, daß sowohl die Bandblätter als auch die Spreitenblätter nur innerhalb ganz bestimmter Wassertiefe, die aber wieder einer ganz bestimmten Lichtregion äquivalent ist, ihre stattlichste Entwicklung erfahren, so gelangen wir, was das Lichtbedürfnis der Laubblätter anlangt, zu folgendem Endresultat:

Die Bandblätter der Sagittaria sagittifolia sind einer mäßigen aber ganz bestimmten Lichtzufuhr angepaßt. Das Optimum der Belichtung fällt zusammen mit dem Optimum der Bandblattbildung. Wird dieses Optimum der Belichtung nach oben zu überschritten und wird die Lichtzufuhr immer intensiver, so findet eine stets fortschreitende Reduktion der Vegetationsdauer und Bandblattgröße statt. Diese Hemmung erreicht ihren Höhepunkt bei der Landpflanze, welche der intensivsten Lichtzufuhr ausgesetzt ist. Wird das Optimum der Belichtung jedoch nach unten zu überschritten, so bleibt die Pflanze für ihre Vegetationsdauer auf dem Bandblattstadium stehen, aber es erfährt die Bandblattfläche infolge der stets abnehmenden Lichtzufuhr eine Reduktion. Vollkommener Lichtabschluß läßt die Bandblattbildung eine gewisse Zeit fortgehen, führt aber schließlich deren Absterben herbei.

Die Spreitenblätter von Sagittaria sagittifolia sind im Gegensatz zu den Bandblättern einer bedeutenden Lichtzufuhr angepaßt. Und zwar werden die kleinen Luftblätter der Landform einer noch intensiveren Belichtung angepaßt sein als die Schwimmblätter resp. „Luftblätter", denen ja das Wasser einen ganz bestimmten Teil des Lichtes entzieht. Die Reduktion, welche das Spreitenblatt beim Übergang zum Landleben erfährt, wird, wenn auch nur bis zu einem gewissen Grad, auch eine Folge der direkten Einwirkung der Sonnenstrahlen sein. Während direkte Lichtzufuhr nur eine reduzierende Wirkung auf die Blattgröße ausübt, läßt völliger Lichtabschluß die Spreitenblätter so gut wie nicht mehr zur Entwicklung kommen; ja bei Keimlingen ist zur Unterdrückung der Schwimmblattbildung nicht einmal gänzlicher Lichtabschluß nötig.

VIII. Umbildungsprozesse der einzelnen Standortsformen von Sagittaria sagittifolia.

Ebenso wie bei allen anderen Alismaceen lassen sich auch bei Sagittaria sagittifolia die einzelnen Standortsformen durch entsprechende Änderung ihrer Existenzbedingungen in einander überführen.

Von solchen Umbildungsprozessen wurden im botanischen Garten ausgeführt:

I. die Umbildung der Wasserblattform (f. vallisneriifolia) in die Landform;

II. die Umbildung der Landform in die Schwimmform;

III. die Umbildung der Landform in die bandblätterige Wasserform.

Auch bei diesen Umbildungsprozessen spielen die ausschlaggebende Rolle einmal die jeweils angewendete Wassertiefe und außerdem das jeweils der Pflanze zur Verfügung stehende Reservematerial.

I. Umbildung der Wasserblattform (f. vallisneriifolia) in die Landform.

(Tafel VII, Fig. 44.)

Diese Umbildung wurde mit zwei Bandblattformen der Ill vorgenommen, wie ich sie oben geschildert habe.

Dieselben wurden in einen Topf eingepflanzt und mit ihrem Vegetationspunkt möglichst dicht unter den Wasserspiegel herangeschoben. So konnte bereits zwischen 2. und 17. Juli 1899 die Überführung der Bandblattform zur Landform bewerkstelligt werden. Zunächst folgte bei jedem Exemplar ein neues Wasserblatt (Blatt 1 in Fig. 44) von 21—29 cm Länge und 8—9 mm Breite. Auf dieses kurze Wasserblatt folgten sodann je zwei bis drei 12—17 cm lange Übergangsblätter (Blatt 2, 3 und 4 in Fig. 44), die sich senkrecht in die Luft erhoben und eine längliche oder länglich-lanzettliche, 10—15 mm breite Spreite trugen. Das zuletzt gebildete Blatt dagegen (Blatt 5), das 16—18 cm lang ist, hat bereits eine pfeilförmige Spreite, deren Lappen freilich noch ziemlich kurz sind. Die Spreite ist 5—6,5 cm lang und 2,3—2,5 cm breit.

II. Umbildung der Landform in die Schwimmform.

Versuch 1

wurde in 80 cm tiefem Wasser vorgenommen mit einigen Landformen, die aus Knollen gezüchtet worden waren, von Frühlingsanfang bis 15. Juni 1904. Die Umbildung vollzog sich zwischen 15. und 28. Juni.

Exemplar 1 hatte am Tage der Versenkung in das Wasser 5 Bandblätter von 2—4,5 cm Länge und 2—4,5 mm Breite, 2 Übergangsblätter, die 5,5 und 7,8 cm lang waren und 1 Pfeilblatt, das 9 cm lang war mit einer Spreite von 4,8 cm Länge und 2,8 cm Breite. Bis 28. Juni hatte die Pflanze 1 Übergangsblatt von 13 cm Länge, zwei submerse „Schwimmblätter" von 34 und 50 cm Länge und ein echtes Schwimmblatt von 96 cm Länge gebildet, dessen Lamina 8 cm lang und 3,2 cm breit war.

Exemplar 2 hatte am Tage der Versenkung in das Wasser vier Bandblätter, die 2—4 cm lang und 2—5 mm breit waren, zwei Übergangsblätter mit löffelförmiger Spreite, die 4,8 cm und 7 cm lang waren, und außerdem ein Pfeilblatt, das 8,5 cm lang war und eine 4 cm lange und 1,8 cm breite Lamina hatte. Bis 28. Juni hatten sich drei submerse Blätter gebildet, die mit ihrer pfeilförmigen Spreite den Wasserspiegel nicht mehr erreichen konnten und 12 cm, 22 cm und 36 cm lang waren. Erst das vierte Blatt, das 99 cm lang war, konnte seine Spreite dem Wasserspiegel auflegen; letztere war 6,8 cm lang und 2,5 cm breit.

Zwei weitere ganz ähnliche Landexemplare konnten in derselben Zeit in die Schwimmform übergeleitet werden. Alle vier Exemplare haben den Sommer über noch mehrere Schwimmblätter und auch einige „Luftblätter" erzeugt.

Versuch 2

wurde angestellt mit einer Landform, welche am 27. Mai 1903 4 lineale Bandblätter von 4,5—6 cm Länge und 3—6 mm Breite trug, und außerdem noch ein Übergangsblatt und ein Pfeilblatt. Die Pflanze wurde in 70 cm tiefem Wasser gehalten vom 27. Mai bis 8. Juni 1903. In dieser Zeit wurden einige submerse Übergangsblätter gebildet und außerdem je zwei typische Schwimmblätter.

III. Umbildung der Landform in die bandblätterige Wasserform.

(Tafel VI, Fig. 39.)

Versuch 1

wurde mit 2 Landformen angestellt, die auf oben besagte Weise durch Umbildung aus Bandblattformen der Ill gewonnen worden waren zwischen 1. Juli und 3. August 1899. Nachdem sie das erste typische Pfeilblatt gebildet hatten, wurden sie in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 4. August bis 9. September. Die Pflanzen erzeugten zunächst je 1—3 „Schwimmblätter", die aber nicht mehr die Wasseroberfläche erreichen konnten. Sodann trat die Bildung von 2—3 Übergangsblättern ein, die 13,5—25 cm lang waren und eine mehr oder minder unvollkommene Blattspreite trugen. Schließlich erschienen 2—4 Bandblätter, die 12—17 cm lang und 7—8 mm breit waren. Auch hatte jedes Exemplar je zwei Ausläufer gebildet, die 10—16 cm lang und 1,5—2 mm dick waren. Das größte von diesen erzeugte Knöllchen ist 7 mm breit und 13 mm lang.

Versuch 2

wurde mit drei ganz ähnlichen Exemplaren angestellt wie Versuch 1, und zwar zwischen 3. und 24. August 1899, ebenfalls in 80 cm tiefem

Wasser. Bei zwei Individuen folgten auf das letzte Luftblatt je 2—4 Übergangsblätter von 13—18 cm Länge mit mehr oder minder zarter Spreite. Und auf diese folgte je ein typisches Bandblatt von 12—15 cm Länge und 7 mm Breite. Das dritte Individuum dagegen war noch nicht in das Stadium der linealen Wasserblätter eingetreten. Das letzte Blatt war noch ein Übergangsblatt mit sehr zarter, breit linealer Lamina, die an ihrer Basis noch zwei äußerst rudimentäre Pfeillappen in Form winziger Blattöhrchen trug.

Versuch 3

wurde angestellt mit 3 Landpflanzen, die an schattiger Stelle in einem Glaskasten kultiviert worden waren. Die Pflanzen trugen 0—1 Bandblätter, 1—2 Übergangsblätter und 1—2 Pfeilblätter. Sie wurden in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 28. Mai bis 21. Juni 1900. Es wurden 3—4 submerse Übergangsblätter von 10—16 cm Länge gebildet, auf welche 1—4 Bandblätter folgten, die 9—15,5 cm lang und 8—11 mm breit waren. Ein Exemplar machte in den folgenden acht Tagen (bis 27. Juni) den Versuch zur Schwimmblattbildung und erzeugte ein 48 cm langes Schwimmblatt mit 48 mm langer und 22 mm breiter Lamina, nachdem 3 Übergangsblätter und 2 Wasserblätter zuvor gebildet worden waren. Eines der drei Exemplare hatte auch zwei Ausläufer gebildet, die 7 und 10 cm lang waren und ein 3 und 6 mm langes Knöllchen trugen.

Versuch 4

(Tafel VI, Fig. 39)

wurde angestellt mit zwei Landpflanzen, die aus kleinen, 3—7 mm langen Knöllchen entstanden. Letztere waren im vorhergegangenen Sommer von Keimlingen gebildet worden. Beide Exemplare ließen sich in 80 cm tiefem Wasser zwischen 1. und 15. resp. 1. und 18. Juli zur Bandblattform zurückführen. Exemplar A (Tafel VI, Fig. 39) trug ein lineales Blättchen von 5,9 cm Länge und 3 mm Breite, ein 8,3 cm langes Übergangsblatt und ein 8 cm langes Pfeilblatt. Bis 15. Juli hatten sich zwei submerse Übergangsblätter von 9,4 und 7 cm Länge gebildet; ferner zwei Bandblätter, die 9,5 und 7,5 cm lang und 4—5 mm breit waren, und ein 3,5 cm langer Ausläufer, der ein 6 mm langes Knöllchen trug. Exemplar B hatte am Termine der Versenkung unter das Wasser zwei lineale Primärblätter und ein Übergangsblatt mit löffelförmiger Spreite. Die Blätter sind 2,5—3,3 cm lang gewesen. Am 18. Juli hatten sich zwei 3,5 und 4,3 cm lange Übergangsblätter gebildet und zwei lineale Blätter, die 3,5—4,2 cm lang und 3—4 mm breit waren. Dazu noch ein 2 cm langer Ausläufer mit einem 3,5 mm dicken Knöllchen.

Versuch 5

wurde angestellt mit zwei Landsämlingen in 80 cm tiefem Wasser vom 9. Juli bis 2. August 1904 und vom 13. Juli bis 2. August 1904. Das Ausgangsmaterial ist habituell demjenigen von Versuch 4 ähnlich. Die eine Pflanze hatte vom 9. Juli bis 2. August drei Übergangsblätter und ein Bandblatt von 7,5 cm Länge und 8 mm Breite gebildet. Und

die andere Pflanze hatte zwischen 13. Juli und 2. August drei Übergangsblätter und zwei Bandblätter von 4—4.3 cm Länge und 6 mm Breite gebildet.

Versuch 6.

Zur Verwendung kam eine Landpflanze, die 1 Bandblatt von 2,5 cm Länge trug, 4 Übergangsblätter von 6—9 cm Länge und 1 Pfeilblatt von 8 cm Länge. Die Pflanze wurde versetzt und die Wurzeln zur Hälfte abgeschnitten. Vom 24. August bis 24. September 1904 wurde das Exemplar in 80 cm tiefem Wasser gehalten. Innerhalb dieser Zeit trat keine Schwimmblattbildung ein, und es wurden sofort submerse Übergangsblätter gebildet. Zur Bildung von richtigen Wasserblättern hat es die Pflanze zwar nicht mehr gebracht, was aber wohl nur von der schon kühler gewordenen Jahreszeit herrührt. Die fünf vorhandenen Übergangsblätter hatten eine Länge von 8,5—13,5 cm. Auch hatte die Neubildung zweier Ausläufer stattgefunden, die 6 cm und 11,5 cm lang waren und eine 6—7 mm lange Knolle gebildet hatten.

Fassen wir die mit Sagittaria sagittifolia angestellten Umbildungsversuche nochmals zusammen.

I. Eine Umbildung der Wasserblattform (forma vallisneriifolia) in die Landform (forma terrestris) tritt dann ein, wenn die Pflanze infolge des zurückweichenden Wassers genötigt wird, ihre Blätter in die Luft zu erheben und wenn die Pflanze auch noch das nötige Baumaterial besitzt, d. h. noch nicht am Ende ihrer Vegetation steht (Versuchsreihe I).

II. Die Überführung der Landform in eine Form mit Schwimm- resp. „Luftblättern" ist dann möglich, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind:

a) wenn die angewendete Wassertiefe[1]) noch innerhalb der Streckungsfähigkeit der Spreitenblattstiele liegt, und wenn

b) die Pflanze bereits ein bestimmtes Quantum von Reservestoffen in sich aufgespeichert hat.

Beide Bedingungen sind erfüllt bei Versuchsreihe II.

III. Eine Umbildung der Landform in die Wasserblattform tritt dann ein, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt wird:

a) wenn die Pflanze über ein geringes Quantum von Reservematerial verfügt, was eine Folge verschiedener Ursachen sein

1) Man vergleiche das im allgemeinen Teil über Wassertiefe und Wasserdruck Gesagte.

kann. So bei Landpflanzen, die eben erst durch Umbildung aus einer Wasserform entstanden sind (III, 1 und 2); oder bei Landpflanzen, die im Schatten kultiviert wurden (III, 3); oder bei Landpflanzen, die aus kleinen schwächlichen Knollen hervorgegangen sind (III, 4); oder bei Landpflanzen, die eine Verletzung erlitten haben (III, 6);

b) wenn die Pflanze überhaupt in eine solche Wassertiefe versenkt wird, welche die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele (resp. „Luftblattstiele") übersteigt. Solches gilt sicherlich für den Versuchunter III. 5, der mit Landsämlingen angestellt wurde. Dieselben sind in 80 cm tiefem Wasser nicht mehr befähigt, dementsprechend lange Schwimmblätter zu bilden[1]).

Abgesehen von der jeweiligen Wassertiefe und dem jeweiligen Reservematerial, dürften für obige Umbildungsprozesse von sonstigen Faktoren erst in dritter Linie Belichtungsdifferenzen, wie sie von den verschiedenen Standortsbedingungen geboten werden, in Betracht zu ziehen sein. Wir haben ja oben schon gesehen, daß das Bandblatt von Sagittaria sagittifolia im allgemeinen einer mäßigen Lichtzufuhr angepaßt ist, während die Spreitenblätter eine weit höhere Lichtzufuhr für sich beanspruchen.

XI. Vermehrung und Überwinterung von Sagittaria sagittifolia.

Abgesehen von den Samen, die bei Sagittaria stets massenhaft produziert werden und auch leicht keimen, besitzt Sagittaria sagittifolia nur noch die besagten unterirdischen Knollen als Vermehrungs- und Überwinterungsorgane. Die Knollen werden in der Regel an Ausläufern gebildet, und nur ausnahmsweise bildet sich die Mutterachse an der Spitze direkt in eine Knolle um, nachdem sie Laubblätter erzeugt hat (cfr. S. 220f.). Die Mutterachse dagegen, die den Sommer über vegetiert, ist, wie ich zahlreichen Beobachtungen entnehmen kann, in keinem Standort überwinterungsfähig.

Die Ursache der Knollenbildung ist offenbar Mangel an Nahrungszufuhr. Ein solcher muß sich ja einstellen, wenn die Pflanze einmal zahlreiche Blätter und auch Blütenstände gebildet

1) Man vergleiche auch den in 80 cm tiefem Wasser mit Sämlingen angestellten Kulturversuch auf S. 224.

hat und wenn gleichzeitig die kühlere Jahreszeit die Nahrungsaufnahme erschwert. Aber noch andere Argumente können angeführt werden, welche darauf hindeuten, daß die Knollenbildung enge zusammenhängt mit mangelhafter Ernährung. Eine sehr stattliche Knolle wurde in einem Topf mit Erde aufbewahrt vom Herbst 1898 bis 25. Juli 1899. Da die Knolle noch zu einem Versuch bestimmt war, so wurde die Erde nur gelegentlich einmal benetzt, um die Keimung zu verhindern. Zu meiner großen Überraschung hatte bis 25. Juli eine Weiterentwicklung stattgefunden. Es waren einige blasse und verkrüppelte Bandblätter gebildet worden, welche sich nicht über die Erde erheben konnten; sie waren im ausgedehnten Zustand 10 – 15 cm lang. Außerdem aber hatte die Pflanze vier kleine Ausläufer gebildet, welche 1,5—2 cm lang waren und mit je einem kleinen Knöllchen von 8—10 mm Länge und 4—5 mm Breite ausgerüstet waren. Offenbar hat hier die Bildung dieser kleinen Knöllchen stattgefunden infolge von Nahrungsmangel auf Kosten der in der Mutterknolle enthaltenen Reservestoffe. Am selben Termin (25. Juli) habe ich mehrere Seichtwasserpflanzen meiner Kulturen auf Knollen hin untersucht. Von solchen war überhaupt noch nichts zu sehen; während die einen Exemplare noch nicht einmal Ausläufer gebildet hatten, waren solche an den anderen Exemplaren eben in Bildung begriffen, hatten aber erst wenige Zentimeter Länge erreicht. Und eine zweite Revision am 11. August zeigte, daß die Ausläufer wohl vorhanden waren (bis 42 cm lang), daß aber auch dann noch keine Knollenbildung stattgefunden hatte. Somit muß also die besagte Knollenbildung eine Folge von Nahrungsmangel und besonders Wassermangel gewesen sein. Und in Übereinstimmung damit steht ja auch die Knollenbildung der forma terrestris, welche mehrere Wochen früher eintritt als diejenige der Seichtwasserform. Auch da ist zu geringe Wasserzufuhr derjenige Faktor, welcher die Knollenbildung beschleunigt.

II. Allgemeiner Teil.

Der allgemeine Teil soll dem Leser die über die untersuchten Alismaceen gewonnenen Untersuchungsresultate nochmals in gedrängter Form, und zwar von allgemeinen Gesichtspunkten aus dargestellt, vorführen.

I. Standortsformen.

Die Alismaceen zeichnen sich, ähnlich wie viele andere Wasser- und Sumpfgewächse, durch außerordentliche Formenmannigfaltigkeit aus, die aufs engste zusammenhängt mit ihren stets wechselnden Standortsverhältnissen.

Es lassen sich im allgemeinen vier Standortsformen unterscheiden: Landformen, Seichtwasserformen, Schwimmformen und Wasserformen. Für die Landformen sind die Luftblätter charakteristisch, für die Seichtwasserformen die stets in Stiel und Spreite differenzierten „Luftblätter", deren Lamina senkrecht das Wasser überragt; für die Schwimmformen die Schwimmblätter mit elastischem Stiel und einer dem Wasserspiegel aufliegenden Blattfläche, und für die Wasserformen endlich sind lineale, untergetauchte und zarte Bandblätter charakteristisch.

Alle diese Formen können durch entsprechenden Standortswechsel in einander übergeleitet werden und stehen durch vielfache Übergänge miteinander in Verbindung.

Die acht untersuchten Alismaceen finden jedoch nur in einem ganz bestimmten Standorte das Optimum für ihre Gesamtentwicklung vor, indem nur eine ganz bestimmte Wasserzufuhr, mit der noch sonstige Faktoren verbunden sein können, die Entwicklung sowohl der vegetativen als auch der fruktifikativen Organe in gleichem Maß begünstigt. Wird dieses Optimum der Gesamt-

entwicklung nach dieser oder jener Seite hin überschritten, so macht sich ein Hemmungsprozeß geltend, der in sehr verschiedenartiger Form zum Ausdruck gelangen kann. Bei ein und derselben Art fällt das Optimum für die Entwicklung der Einzelorgane keineswegs stets zusammen mit dem Optimum der Gesamtentwicklung überhaupt, was besonders aus dem biologischen Verhalten der Wasserblätter hervorgeht.

Alisma Plantago, Echinodorus renunculoides und Sagittaria sagittifolia finden bei bestimmter Wassertiefe als Seichtwasserformen mit „Luftblättern" das Optimum ihrer Gesamtentwicklung vor.

Elisma natans, Caldesia parnassifolia und Damasonium stellatum finden nur als Schwimmformen bei bestimmter Wassertiefe das Optimum ihrer Gesamtentwicklung vor.

Alisma graminifolium findet als submerse oder als Seichtwasserform das Optimum der Gesamtentwicklung vor.

Echinodorus ranunculoides var. repens findet das Optimum der Gesamtentwicklung in ganz minimaler Wassertiefe oder auf dem Lande vor; sie ist von den untersuchten Arten dem geringsten Wasserbedürfnis angepaßt.

Die Anpassungsfähigkeit an verschiedenartige Medien gelangt bei sämtlichen Organen der Alismaceen zum Ausdruck, und zwar äußert sich die Anpassungsfähigkeit am auffälligsten in der Blattbildung. Doch kommt dieselbe bei der jeweiligen Bildung von Sproßachsen und Blütenständen selbstverständlich auch in charakteristischer Weise zum Ausdruck.

A. Anpassungsweise der Laubblätter an verschiedenartige Medien.

Die untersuchten Alismaceen besitzen im Grunde genommen nur zwei Blattformen: lineale Blätter und gestielte Spreitenblätter, die beide an verschiedene Medien anpassungsfähig sind.

Die linealen Bandblätter treten nicht nur bei Wasserformen, sondern auch bei Landformen regelmäßig auf und bilden normalerweise einen periodisch wiederkehrenden Bestandteil der Vegetation.

Das lineale Blatt als solches ist somit eine Primärblattbildung. Die weitverbreitete Ansicht, daß das lineale Blatt der Wasserpflanzen eine durch das Wasser erzeugte Form sei, beruht nur auf einer durchaus mangelhaften Beobachtung. Die linealen

Blätter der Landformen sind bis jetzt so gut wie unbekannt geblieben, weil dieselben hinsichtlich ihrer Größe und Vegetationsdauer im Vergleich zu denen der Wasserformen stark reduziert sind.

Die folgenden Zeilen sollen dem Leser 1. die Anpassungsweise der Bandblätter an verschiedenartige Medien und 2. die Anpassungsweise der Spreitenblätter an verschiedenartige Medien vorführen, was auf dem Wege eines morphologischen Vergleichs geschehen soll.

Die zahlreichen Anpassungsformen der linealen Blätter lassen sich zunächst in zwei große Kategorien einteilen, entsprechend den zwei heterogensten Medien in lineale Luftblätter und lineale Wasserblätter. Sowohl erstere als auch letztere können ihrererseits wieder auf sonstige andere Einflüsse von außen her reagieren und dementsprechend modifiziert sein.

Ia. Anpassungsweise des linealen Blattes an die atmosphärische Luft einerseits und an das Wasser andererseits.

Die Anpassung des linealen Blattes an die Luft resp. an das Wasser kommt in folgender Weise zum Ausdruck:

1. in verschiedenartiger Größe;
2. in verschiedenartiger Gestalt, welche das Querschnittsbild betrifft;
3. in verschiedenartiger Festigkeit, Farbe und Benetzbarkeit;
4. in verschiedenartiger Vegetationsdauer.

1. Verschiedenartige Größe des linealen Blattes bei Wasser- und Landformen.

Die submersen Bandblätter der Alismaceen können etwa 1,5—60 mal so lang und 1—7 mal so breit werden wie die äquivalenten Luftspreiten. Am bedeutendsten sind die Größendifferenzen bei Alisma graminifolium und Sagittaria sagittifolia. Die nachstehende Tabelle möge eine Übersicht über die von mir angestellten Messungen bei linealen Wasser- und Luftblättern geben, wobei zu bemerken ist, daß die in Klammer gesetzten Grenzwerte sich auf besondere Standortsverhältnisse beziehen.

	Lineale Wasserblätter	Lineale Luftblätter
Alisma Plantago [1])	2,5—20 (30) cm lang 0,8—5 (10) mm breit	1,0—2,2 (3,9) cm lang 1—1,2 (1,5) mm breit
Alisma graminifolium	30—86 cm lang 4—15 mm breit	2—7 (12) cm lang 1,5—3 (3,5) mm breit
Echinodorus ranunculoides	10—56 cm lang 2—7,5 mm breit	2—7 (10) cm lang 2—2,5 (3,5) mm breit
Echinodorus repens	6—14,5 cm lang 2,5—6 mm breit	1,2—5,5 cm lang 1,5—2,5 mm breit
Elisma natans	5—37 cm lang 1,5—5 mm breit	1—2,5 cm lang 0,5—2 mm breit
Caldesia parnassifolia	3.5—28 cm lang 1,5—5 mm breit	12—15 mm lang 1 mm breit
Damasonium stellatum	7—14,5 cm lang 1,8—2,8 mm breit	1—3 cm lang 0,8—1,5 mm breit
Sagittaria sagittifolia	7—110 (250) cm lang 4—15 (32) mm breit	1,5—4 (8,5) cm lang 2—4,5 (8) mm breit

2. Verschiedenartige Gestalt bei linealen Wasser- und Luftblättern.

Bei oberflächlicher Betrachtung beider Blattformen wird man zunächst eine Differenz in der Blattgestalt nicht beobachten; wohl aber kann eine solche auf dem Querschnittsbild mehr oder minder deutlich hervortreten. So sehen wir wie bei Echinodorus ranunculoides, E. r. var. repens und Alisma graminifolium das Wasserblatt im Querschnitt eine auffällige Flankenbildung auf beiden Seiten im Gegensatz zum Luftblatt erkennen läßt. Außerdem aber kann der Querschnitt des Wasserblattes im Gegensatz zu dem des Luftblattes mehr oder minder unregelmäßige Konturen aufweisen, was daher kommt, daß das Wasserblatt mitunter unregelmäßige feine Rillen trägt oder auch die Nervatur deutlicher hervortreten läßt als das Luftblatt, so besonders bei Alisma graminifolium und Sagittaria sagittifolia.

3. Verschiedenartige Festigkeit, Farbe und Benetzbarkeit bei linealen Wasser- und Luftblättern.

1) Da bei Alisma Plantago die linealen Primärblätter beim Aufenthalt auf dem Lande nur noch dem Landkeimling zukommen, so müssen hier die linealen Primärblätter des Landkeimlings in Vergleich gesetzt werden mit denen des Wasserkeimlings.

Was ferner die verschiedenartige Festigkeit anlangt, in der sich die linealen Wasser- und Luftblätter unterscheiden, so sind die Wasserblätter stets schlaff und weich, während die Luftblätter fest und starr sind.

Hinsichtlich der Farbendifferenzen ist hervorzuheben, daß die linealen Wasserblätter im Gegensatz zu den Luftblättern ein helleres Grün besitzen als die äquivalenten Luftblätter und „durchsichtig" sind, was mit der verschiedenartigen Dicke, mit dem abweichenden anatomischen Bau und mit dem verschiedenartigen Chlorophyllgehalt zusammenhängt.

Desgleichen können auch Differenzen in der Benetzbarkeit konstatiert werden. Die Wasserblätter sind in der Regel leichter und besser benetzbar als die äquivalenten Luftblätter.

4) Verschiedenartige Vegetationsdauer der linealen Wasser- und Luftblätter.

Was ferner die Vegetationsdauer anlangt, so finden sich auch da wesentliche Unterschiede zwischen den linealen Luft- und den linealen Wasserblättern. Das lineale Primärblatt der Landformen pflegt normalerweise auf den ersten Frühling oder auf den Spätherbst beschränkt zu sein. Ausnahmsweise vermag es auch bei gewissen Arten, wenn es künstlich vor Frostwirkung geschützt wird, den Winter über zu persistieren. Während des Sommers dagegen kann die Landform niemals ihre Existenz allein mit Hilfe linealer Blätter führen.

Ganz anders jedoch verhält es sich mit den linealen Blättern bei submerser Lebensweise. Das submerse Landblatt führt — sofern es von Wasser umspült bleibt — seine Existenz oft vom Spätherbst an durch den ganzen Winter bis in den Frühling hinein; so bei Echinodorus ranunculoides, Echinodorus repens, Elisma natans und Damasonium stellatum. Selbst bei Alisma Plantago und A. graminifolium, die sonst keine submersen, überwinterungsfähigen Bandblätter bilden, vermögen die submersen Primärblätter der Keimlinge ausnahmsweise vom Spätherbst bis zum Frühling weiter zu leben.

Aber nicht nur den Winter, sondern auch den ganzen Sommer über kann unter Umständen die Vegetation der submersen Bandblätter fortdauern; es bilden dann die submersen Bandblätter während des ganzen Sommers die einzigen Assimilationsorgane der Pflanze.

Solches findet allemal beim Aufenthalt in größerer Wassertiefe, welche die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter und „Luftblätter" übersteigt, statt; so bei Alisma graminifolium, Echinodorus ranunculoides, Echinodorus repens, Elisma natans, Damasonium stellatum und Sagittaria sagittifolia. Die Länge der Vegetationsdauer bei Wasserformen hängt hauptsächlich damit zusammen, daß bei submerser Lebensweise die Pflanze eine größere Anzahl Bandblätter erzeugen kann als beim Aufenthalt auf dem Land.

Die Übergangsblätter der submersen Formen und diejenigen der Landformen weisen ganz ähnliche Anpassungsdifferenzen auf wie die linealen Blätter bei denselben Standortsformen. Ich möchte es jedoch unterlassen, auf die Anpassungsdifferenzen der Übergangsblätter näher einzugehen, zumal ja diese in der Regel nur in geringer Anzahl gebildet werden und eine Durchgangsstation bilden. Eine Ausnahme jedoch findet sich bei Damasonium stellatum, das zwei verschiedene Wasserformen bildet, eine mit linealen Blättern (forma graminifolium) und eine mit gestielten Spreitenblättern (forma spathulatum); diese letztere Form kann man als eine auf dem Stadium der Übergangsblätter stehen gebliebene Form auffassen.

Ib. Anpassung des submersen Bandblattes an verschiedene Wassertiefe.

Vergleichen wir die bei verschiedenartiger Wassertiefe wachsenden Bandblätter miteinander, so zeigt sich, daß die Bandblattformen ein und derselben Spezies ganz entsprechend der jeweiligen Wassertiefe variieren. Innerhalb einer ganz bestimmten Wassertiefe erreicht das Bandblatt seine größten Dimensionen, und es muß diese Region als das Optimum der Bandblattentwicklung bezeichnet werden. Wird dieses Optimum nach dieser oder jener Seite hin überschritten, so findet eine Hemmung in der Blattbildung statt, welche besonders die Größe der Blattfläche, dann aber auch die Zahl der Bandblätter und deren Vegetationsdauer betrifft.

Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die verschiedenen Größendimensionen der Bandblätter bei verschiedener Wassertiefe.

Wassertiefe	Alisma graminifolium Alte Individuen	Alisma graminifolium Sämlinge	Echinodorus ranunculoides	Echinodorus repens
0 cm	2—7 cm / 1,5—3 mm		2—10 cm / 2—3,5 mm	1,2—5,5 cm / 1,5—2,5 mm
6—10 cm				
8—10 cm		8—14,5 cm / 2—4 mm		6—9,5 cm / 1,5—2 mm
8—15 cm				
20 cm				
15—30 cm				
20—35 cm			10—35 cm / 2—5 mm	
25—40 cm				
30—40 cm		30—50 cm / 3—7,5 mm		
40 cm			12—35 cm / 3—7,5 mm	
25—45 cm				
20—50 cm	30—50 cm / 5—8 mm			
40—60 cm			—56 cm / 2,5—4 mm	
40—70 cm				6—10 (14,5) cm / 2,5—4 (6) mm
65—70 cm				
70 cm		15—65 cm / 2—5,5 (7) mm		
60—80 cm			8—15 cm / 2—5 mm	
70—80 cm	45—86 cm / 4—15 mm			
80 cm				
70—85 cm				
120—150 cm			6—12 (19) cm / 3—6,5 mm	
150 cm				
200 cm	28—90 cm / 2,5—3,5 (4,5) mm			
225 cm				2—4 cm / 1,8—3,5 mm
300 cm	30—62 (70) cm / 1,5—4 mm			
400 cm	30—55 cm / 1,8—3 (4,5) mm		3—6 cm / 1,5 mm	1,6—5 (7) cm / 1—2 mm
500 cm				

Tabelle, welche die Anpassungsweise des Bandblattes an verschiedenartige Wassertiefe durch Zahlenwerte veranschaulicht. Die Rubrik „Wassertiefe" an der linken Seite der Tabelle gibt die Wassertiefe in Zentimetern an. Die oberste Horizontalreihe, welche als

Wassertiefe	Elisma natans	Caldesia parnassifolia	Damasonium stellatum Ältere Individ.	Damasonium stellatum Sämlinge	Sagittaria sagittifolia
0 cm	1—2,5 cm 0,5—2 mm	12—1,5 cm 1 mm		1—3 cm 0,8—1,5 mm	1,5—4 (8,5) cm 2—4,5 (8) mm
6—10 cm	4—12 cm 2—3 mm				
8—10 cm					
8—15 cm				2—4 cm 1—1,5 mm	
20 cm		3,5—6(11) cm 1,5—2,5 mm			
15—30 cm					7—31 cm 4—11 mm
20—35 cm					
25—40 cm	18—37 cm 2—3(5) mm		(3)7—17 cm 2—3,5 mm		
30—40 cm					
40 cm					
25—45 cm	18—37 cm 2—3(5) mm				
20—50 cm					
30—60 cm		5—28 cm 3—5 mm			
40—70 cm					
65—70 cm	4—15(24) cm 1,5—3 mm				
70 cm					
60—80 cm					
70—80 cm					
80 cm			4,5—8,2 cm 2—2,5 mm	6—10,5 cm 1,5—2,8 mm	
70—85 cm					12—79 cm 4,5—20 mm
120—150 cm					
150 cm	4—10 cm 1,5—2,2 mm				22—110 cm 6—15 mm
200 cm					40—206(250) cm [1] 6—32 mm
225 cm					
300 cm	6—14(24) cm 1—2 mm				35—81(100) cm 5—12,5 mm
400 cm	4—12 cm(14,5) cm 0,6—2 mm				22—75(98) cm 4—8(12—15) mm
500 cm					60—70 cm 8—13 mm

Wassertiefe 0 cm angibt, entspricht natürlich dem auf dem Land in der atmosphärischen Luft erwachsenen Bandblatt. Die Größe der Blattfläche ist in Form eines Bruches dargestellt; der Zähler gibt die Blattlänge in Zentimetern an und der Nenner die Blattbreite in Millimetern.

1) Form des fließenden Wassers.

Aus dieser Tabelle können wir ersehen, daß das Optimum für die Entwicklung des Wasserblattes hinsichtlich seiner Größe im allgemeinen zwischen 30 und 80 cm zu suchen ist, abgesehen von Sagittaria sagittifolia, das seine größten Wasserblätter etwa zwischen 150 und 200 cm bildet. Das Wachstumsoptimum für die Gesamtentwicklung sämtlicher Arten liegt dagegen wesentlich höher als dasjenige der Bandblätter.

Überschreiten die Bandblätter ihr Optimum nach oben zu, so findet mit abnehmender Wassertiefe eine allmähliche Hemmung statt, die in erster Linie die Größe der Bandblätter betrifft, wie das aus der Tabelle auch deutlich ersichtlich ist. Außerdem aber wird auch die Zahl und die Vegetationsdauer der Blätter dementsprechend schrittweise reduziert, und zwar zu Gunsten von Schwimmblättern resp. „Luftblättern". Der Hemmungsprozeß ist dann auf seinem Höhepunkt angelangt, wenn die Pflanze ganz außerhalb des Wassers sich befindet und die Bandblätter in der atmosphärischen Luft sich entwickeln müssen.

Überschreiten die Bandblätter ihr Optimum nach unten zu, so findet wohl ein Stehenbleiben auf dem Bandblattstadium statt, aber es findet mit zunehmender Wassertiefe und mit der immer schwächer werdenden Lichtintensität eine allmähliche Verkleinerung der Blattfläche statt, die auf $^1/_2$—$^1/_5$ der ursprünglichen Größe reduziert werden kann. Die Bandblattformen können nur bis zu einer ganz bestimmten Wassertiefe hinabsteigen und stellen jenseits dieser Grenze ihr Wachstum ein. Die unterste bis jetzt bekannte Wachstumsgrenze für die Bandblattformen, die gleichzeitig das bis jetzt bekannte Wachstumsminimum mit Bezug auf die Wassertiefe repräsentiert, liegt für

Sagittaria sagittifolia	in 5	m	tiefem	Wasser
Alisma graminifolium	„ 3	„	„	„
Elisma natans	„ 3	„	„	„
Echinodorus repens	„ 2,25	„	„	„
Echinodorus ranunculoides	„ 1,20	„	„	„
Damasonium stellatum	„ 1,20	„	„	„

Für Echinodorus repens, E. ranunculoides und Damasonium stellatum werden die von mir noch fortgesetzten Kulturversuche später noch zeigen, daß die untere Wachstumsgrenze in noch größerer Wassertiefe liegt, als ich eben angeben kann.

4 Meter tiefes Wasser dürfte im allgemeinen diejenige Tiefe sein, in der das Wachstum der Alismaceen überhaupt sistiert

wird. Es ist mir bis jetzt noch nicht gelungen bei dieser Tiefe Alisma graminifolium, Echinodorus ranunculoides, E. repens und Elisma natans für längere Zeit am Leben zu erhalten. Eine Ausnahme macht bis jetzt Sagittaria sagittifolia, welche selbst in 5 m tiefem Wasser noch als lebenskräftige (aber stark reduzierte) Pflanze ihre Existenz behaupten kann. Für diejenigen Arten, welche Sommer und Winter mit Hilfe von submersen Bandblättern ihre Existenz führen können, wie Echinodorus ranunculoides, E. repens, Elisma natans und Damasonium stellatum, ist die obere Wachstumsgrenze für die Wasserblattformen keine konstante. Im Winter liegt die obere Wachstumsgrenze in der denkbar geringsten Wassertiefe, in der sich submerse Bandblätter eben noch bilden können; und es ist das in 5 cm tiefen Wasser noch möglich, vorausgesetzt, daß die Pflanze vor einem Einschluß in Eis bewahrt bleibt. Im Sommer dagegen rückt diese obere Grenze in eine solche Tiefe, welche die Grenze der Streckungsfähigkeit von Schwimmblättern und „Luftblättern" überschritten hat, oder doch wenigstens nahe an diese herangerückt ist.

Da ich meine Kulturversuche noch nicht den Winter über habe fortsetzen können, so vermag ich auch nicht auszusagen, ob die untere Wachtumsgrenze Sommer und Winter eine konstante ist. Vom theoretischen Gesichtspunkt aus wenigstens besteht die Möglichkeit, daß in der kalten Jahreszeit die untere Wachstumsgrenze in die Tiefe wandert, da das Licht während des Winters in größere Wassertiefe eindringen kann als im Sommer[1]), was vor allem mit dem Rückgang des Planktons im Winter zusammenhängt. Über die vertikalen Wachstumsgrenzen der Wasserpflanzen überhaupt liegen bis jetzt erst wenige Beobachtungen vor, doch sind dieselben bereits angebahnt durch die schönen Untersuchungen von Schröter und Kirchner, welche sich mit der Bodenseeflora und die von A. Magnin, welche sich mit den Seen des Schweizer Jura beschäftigen. Da die physikalischen Verhältnisse eines Gewässers sehr verschieden sein können, so können natürlich die von genannten Autoren gemachten Messungen hinsichtlich der vertikalen Wachstumsgrenzen nicht ohne weiteres auf jedes andere Gewässer übertragen werden.

1) Vergl. das weiter unten bei den gestaltbildenden Faktoren über das Licht Gesagte, sowie Forel, l. c. p. 134 f.

An dieser Stelle sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß man auch bei marinen Tieren (Crustaceen) eigenartige Anpassungserscheinungen an verschiedenartige Wassertiefe schon kennen gelernt hat. Doflein (l. c. S. 14 f.) zeigte, daß die Augen von Cyclodorippe nucifera Ortm. und von Cyomonomus granulatus (Norm.) bei verschiedener Wassertiefe eine verschiedene Ausbildung aufweisen. Die Individuen geringer Wassertiefe zeichnen sich durch viel vollkommenere Augen aus, als wie diejenigen großer Tiefe; Differenzen, die wohl mit Recht mit der verschiedenartigen Lichtwirkung in Zusammenhang gebracht werden. Die Seichtwasserformen aus 50 m tiefen Wasser von Cyclodorippe nucifera zeichnen sich vor den Tiefwasserformen (aus 700 m tiefem Wasser) aus durch wohl entwickelte Cornealinsen, durch längere Krystallkegel, längere Rhabdome, durch doppelt so viel Augenkeile, und die Facettenglieder sind außerdem mit einem braunen Pigmentmantel umgeben. Weitere Hinweise auf das sonstige Vorkommen von Standortsformen im Tierreich findet man bei genanntem Autor (l. c. S. 16). Eine

Anpassung des Bandblattes an fließendes Wasser

lernten wir kennen bei Elisma natans und Sagittaria sagittifolia, welche im fließenden Wasser im Durchschnitt größere Dimensionen annehmen als im stehenden Wasser derselben Tiefe. Zudem finden sich bei Sagittaria nicht selten spiralig gedrehte Blätter vor. Diese Erscheinungen stehen offenbar im direkten Zusammenhang mit der mechanischen Tätigkeit des Wassers, das stets einen Zug auf die Pflanze ausübt und diese so zu intensiverem Wachstum anfacht. Die spiralige Drehung des Blattes mag zum Teil aber auch eine Folge der drehenden Bewegung des strömenden Wassers sein.

II. Anpassungsweise des Spreitenblattes an verschiedenartige Medien.

Die Anpassungsweise des Spreitenblattes, welches als definitive Blattform allen untersuchten Alismaceen zukommt, ist eine dreifache:

1. kann das Spreitenblatt ganz der atmosphärischen Luft angepaßt sein als Luftblatt;

2. kann das Spreitenblatt mit seinem Stiel mehr oder minder dem Wasser und mit seiner Spreite der Luft angepaßt sein als „Luftblatt“:

3. kann das Spreitenblatt mit seiner Lamina der Berührungsfläche von Luft und Wasser angepaßt sein, während der Stiel ganz dem Wasser angepaßt ist, als Schwimmblatt.

Die Luftblätter, „Luftblätter“ und Schwimmblätter können ihrerseits wieder auf verschiedenartige äußere Einflüsse reagieren und dementsprechend modifiziert sein.

Vergleichen wir im allgemeinen die Luftblätter einerseits mit den „Luftblättern“ und Schwimmblättern andererseits, so ergeben sich eine Menge von Anpassungsdifferenzen, die sich beziehen

I. auf die Größe des gesamten Blattes;

II. auf Verschiedenheiten der Spreite hinsichtlich ihrer Größe, Gestalt, Farbe und Benetzbarkeit;

III. auf die Blattstiele hinsichtlich ihrer Gestalt und Festigkeit.

I. Verschiedene Größe des Spreitenblattes bei Landformen einerseits, Seichtwasser- und Schwimmformen andererseits.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Alismaceen erzeugt im allgemeinen Spreitenblätter von mittlerer Größe. Wird dieses Optimum nach unten zu überschritten, so werden die Spreitenblätter immer länger aber auch spärlicher, bis bei einer ganz bestimmten Wassertiefe die Spreitenblätter an der Grenze ihrer Streckungsfähigkeit angelangt sind und unterhalb derselben überhaupt nicht mehr gebildet werden können.

Wird jedoch das Optimum der Gesamtentwicklung nach oben zu überschritten, so werden die Spreitenblätter immer kürzer und kürzer und erfahren bei den Landformen ihre größte Reduktion.

Die Spreitenblätter können eine ganz bedeutende Dehnbarkeit erleiden, die sich aber bei jeder einzelnen Art innerhalb ganz bestimmter Grenzen bewegt.

Folgende Tabelle mag die Streckungsfähigkeit der Spreitenblätter noch für die einzelnen Arten illustrieren durch Angabe der von mir für die Blattformen festgestellten Maße.

Spezies	Schwimmblatt	„Luftblatt" der Wasserform	Luftblatt der Landform
Alisma Plantago	35—126 cm	12—92 cm	2—17(29) cm
Alisma graminifolium		30—72 cm	5—19 cm
Echinodorus ranunculoides	30—54 cm	12—42 cm	4—12 cm
Echinodorus repens	10—30 cm		5—12 cm
Elisma natans	10—74 cm		1,7—6 cm
Caldesia parnassifolia	10—91 cm		1,7—8(15) cm
Damasonium stellatum	15—86 cm		2—10,5 cm
Sagittaria sagittifolia	30—212 cm	30—99 cm	8—20 cm

II. Die Verschiedenheit der Spreite bei Schwimm- resp. „Luftblättern" einerseits und Luftblättern andererseits bezieht sich auf die verschiedenartige Größe, Gestalt, Farbe und Benetzbarkeit.

Bei typischen Schwimmpflanzen, wie Elisma natans, Caldesia parnassifolia und Damasonium stellatum verkleinert das Spreitenblatt seine Blattfläche, wenn es als Luftblatt funktioniert. Wenn auch die von mir gefundenen Maximalwerte bei den einzelnen Formen keine sonderlichen Differenzen aufweisen, wie folgende Tabelle zeigt, so kann man doch feststellen, daß im Durchschnitt die Schwimmblattlamina dieser Arten eine etwa $1\,^1/_2$—3 mal so große Blattfläche bildet wie die entsprechende Luftblattlamina.

Tabelle für die Größendifferenzen der Schwimmblatt- und Luftblattlamina:

	Schwimmblattspreite	Luftblattspreite
Elisma natans	16—28 mm l. 10—14,5 mm br.	12—26 mm l. 5—15 mm br.
Caldesia parnassifolia	3—8,5 cm l. 1,8—6 cm br.	0,8—5,5 cm l. 0,5—4,7 cm br.
Damasonium stellatum	3,5—7 cm l. 8—26 mm br.	1—4 cm l. 3—20 mm br.

Anders als die drei ebengenannten Arten verhalten sich solche, für die das „Luftblatt" das wichtigste Assimilationsorgan bildet; so Alisma Plantago, Echinodorus ranunculoides und Sa-

gittaria sagittifolia. Bei ihnen findet eher eine Verkleinerung der Schwimmblattspreite statt als eine Vergrößerung.

Dieses verschiedenartige Verhalten des Spreitenblattes bei seiner Anpassung an verschiedenartige Medien ist somit zurückzuführen auf individuelle Eigentümlichkeiten der genannten Alismaceen.

Differenzen in der Gestalt der Spreite finden sich zwischen Schwimmblättern einerseits und Luft- resp. „Luftblättern" andererseits bei Alisma Plantago, Elisma natans, Caldesia parnassifolia, Damasonium stellatum und Sagittaria sagittifolia. Bei Alisma Plantago var. latifolium ist die Schwimmblattspreite verhältnismäßig schmäler wie die Luftblattspreite und zeigt auch niemals einen herzförmigen Einschnitt an der Basis, wie das beim Luftblatt der Fall zu sein pflegt. Bei Elisma natans ist das Luftblatt verhältnismäßig schmäler als das Schwimmblatt und ist im Gegensatz zu diesem nach oben zugespitzt. Bei Caldesia parnassifolia weicht das Luftblatt von dem Schwimmblatt hauptsächlich durch die seichte Ausbuchtung an der Blattspreite ab, während das Schwimmblatt im allgemeinen tiefer gebuchtet ist und deshalb dem Habitus eines Nymphäaceenblattes gleichkommen kann. Bei Damasonium stellatum sind die Luftblätter verhältnismäßig kürzer und breiter als die Schwimmblätter und sind im Gegensatz zu den Schwimmblättern an der Basis nicht oder nur undeutlich gekerbt. Bei Sagittaria sagittifolia endlich finden sich die auffälligsten Differenzen zwischen „Luftblättern" einerseits und Schwimmblättern andererseits. Während die Schwimmblattlamina im Umriß länglich bis eiförmig ist, an der Basis eine verhältnismäßig schmale und enge Ausbuchtung aufweist und stark genäherte Blattlappen hat, ist das „Luftblatt" im Umriß triangulär-pfeilförmig, an der Basis stumpfwinklig ausgeschnitten und besitzt stark divergierende Blattlappen. Die Luftblätter lassen im Vergleich zu den Schwimmblättern diese Differenzen weniger deutlich zu Tage treten als die „Luftblätter".

Ferner sind die Differenzen in Farbe und Benetzbarkeit zwischen Schwimm- und Luftblattlamina zu erwähnen. Die Oberseite der Schwimmblattspreite zeichnet sich vor der der Luftblattspreite in der Regel durch dunkleres Grün und starken Glanz aus. Die Schwimmblattspreite läßt außerdem stets einen großen Unterschied in der Benetzbarkeit beider Blattseiten erkennen. Die Oberseite ist nicht oder nur sehr schlecht benetzbar, während

die Unterseite stets gut benetzbar ist. Bei der Luftblattspreite dagegen treten diese Unterschiede nicht oder nie so stark hervor. Ferner sind zu nennen:

III. Die Differenzen der Blattstiele bei „Luftblättern" resp. Schwimmblättern einerseits und Luftblättern andererseits,

die sich einmal auf die Gestalt und dann auf die Festigkeit der Blattstiele beziehen.

Bei Alisma graminifolium, Echinodorus ranunculoides, Elisma natans und Damasonium stellatum sind die Querschnittsbilder der Luftblattstiele ungefähr halbkreisförmig und bei Sagittaria sagittifolia triangulär mit mehr oder minder deutlichen Kanten, während der Stielquerschnitt bei den Schwimmblättern dieser Arten ungefähr rundlich ist oder nur eine eben noch angedeutete Dorsiventralität zeigt; nie aber besitzt er scharfe Kantenbildung. Und dadurch nähern sich die Schwimmblattstiele dieser Arten denen der Nymphäaceen an.

Die Festigkeitsdifferenzen zwischen Schwimmblattstiel einerseits, Luftblatt- und „Luftblattstiel" andererseits sind in letzter Linie zu erwähnen. Der Schwimmblattstiel vermag außerhalb des Wassers nicht mehr aufrecht zu stehen, was einmal mit seiner Länge, dann aber auch mit seiner anatomischen Beschaffenheit zusammenhängen mag. Die Luftblätter und „Luftblätter" dagegen tragen stets auf hinlänglich festem und aufrechtem Stiel die Blattspreite. Eine

Anpassung des Spreitenblattes an fließendes Wasser

lernten wir kennen bei Elisma natans und Sagittaria sagittifolia, welche im fließenden Wasser verhältnismäßig stattlichere Schwimmblätter zur Entfaltung bringen als im stehenden. Zudem finden sich bei Sagittaria nicht selten Schwimmblätter und Übergangsblätter mit verschmälerter oder ausgezogener Blattfläche. In beiden Erscheinungen kommt die mechanische Tätigkeit des Wassers zum Ausdruck, das stets einen Zug auf die Pflanze ausübt. In ähnlicher Weise wie die Schwimmblätter erfahren aber auch die Blütenstände und Ausläufer von Elisma im fließenden Wasser eine dementsprechende Verlängerung.

B. Anpassungsweise der Sproßachsen und Ausläufer an verschiedene Standortsverhältnisse.

Die vegetativen Achsenteile lassen wohl auch Anpassungsdifferenzen an den jeweiligen Standort erkennen, doch treten

dieselben im Vergleich zu denjenigen der Laubblätter stark in den Hintergrund.

Was zunächst die kurze gestauchte Hauptachse der Alismaceen anlangt, so habe ich nur für Sagittaria sagittifolia mehrere Messungen vorgenommen, welche uns zeigen, daß das Rhizom ebenfalls ein Optimum für seine Entwicklung hat; es fallt dieses Optimum zusammen mit demjenigen für die Gesamtentwicklung der Pflanze überhaupt, in dem das Rhizom bis 4,5 cm lang und bis 2,5 cm breit wird. Ein Überschreiten des Optimums nach oben oder nach unten bedeutet ebenfalls ein Kleinerwerden des Rhizoms. Die Landform von Sagittaria sagittifolia hatte ein Rhizom von 9—11 mm Länge und 6—10 mm Breite; und mehrere in 5 Meter tiefem Wasser kultivierte Rhizome waren nur 10—12 mm lang und 6—7 mm breit.

Viel auffälliger als die Anpassungsdifferenzen der gestauchten Hauptachsen treten die der Ausläufer zutage. die ja bei gewissen Alismaceen bald fruktifikativ, bald vegetativ ausgebildet sein können. Es zeigt uns die kleine nachstehende Tabelle auf der folgenden Seite, daß auch die Ausläufer ganz entsprechend den jeweiligen Standortsverhältnissen bedeutende Größendifferenzen aufweisen.

Aus dieser Tabelle ersehen wir, daß die Länge der gestreckten Seitenachsen (Ausläufer, resp. Turionenstände oder Blütenstände) in einer Wassertiefe am bedeutendsten ist, die so ungefähr mit dem Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze zusammenfällt. Die Landformen besitzen im Vergleich zu den Seichtwasserformen sämtlich mehr oder minder stark reduzierte Ausläufer; am stärksten jedoch ist die Reduktion der Ausläufer bei den Tiefwasserformen. Bei Sagittaria sagittifolia weisen die Ausläufer entsprechend dem jeweiligen Standort sowohl hinsichtlich ihrer Länge als auch ihrer Dicke eine deutliche Variation auf. Ähnlich verhalten sich auch die Knollen und Turionen. Die Knollen der Sagittaria sagittifolia erfahren ebenfalls nur unter Wasser in einer Tiefe, die dem Wachstumsoptimum der Ausläufer entspricht, ihre mächtigste Entwicklung; lassen dagegen bei Landformen einerseits und bei Tiefwasserformen andererseits eine dementsprechende Reduktion erkennen. Ebenso erfahren die Turionen der Caldesia nur bei der Schwimmpflanze ihre stattlichste Entwicklung und sind bei der Landpflanze reduziert.

Standortsformen	Wasser-tiefe	Größe d. Ausläufer (resp. Turionen-stände)	Größe der Turionen resp. Knollen
Echinodorus repens f. terrestris	0	12—25 cm 40 cm l.	
Echinodorus repens f. natans	7—10 cm	15—46 cm l.	
desgl.	20—25 cm	22—42 cm l.	
Echinodorus repens f. graminifolius	40—70 cm	20—38 cm l.	
desgl.	225 cm	bis 5 cm l.	
Elisma natans f. terrestre	0 cm	4—12 cm l.	
Elisma natans f. repens	6—10 cm	10—56 cm l.	
Elisma natans f. typicum	25—45 cm	34—62 cm l.	
Elisma natans f. sparganiifolium	65—70 cm	5—25 cm l.	
desgl.	150 cm	1—3 cm l.	
desgl. [1]	3 m	13 cm l.	
Caldesia parnassifolia f. terrestris	0 cm	3—11 cm l.	8—12 mm l. 1,5—2 mm br.
Caldesia parnassifolia f. natans	10—20 cm	5—15 cm l.	
desgl.	30—60 cm	20—54 cm l.	16—26 mm l. 3,5—5 mm br.
Sagittaria sagittifolia f. terrestris	0 cm	4,5—14 cm l. 2—4 mm br.	8—15 mm l. 7—13 mm br.
Sagittaria sagittifolia f. typica	15—30 cm	40—121 cm l. 5—14 mm br.	12—28 mm l. 7—20 mm br.
Sagittaria sagittif. f. typica u. f. natans	70—85 cm	10,5—38 cm. l. 2,5—5 mm br.	6—18 mm l. 4—14 mm br.
Sagittaria sagittifolia f. vallisneriifolia [2]	5 m	3,5—6,5 cm l. 1—2 mm br.	2,5—4,3 mm br.

1) Gemessen wurde nur ein Ausläufer.

2) Gemessen wurden nur drei Ausläufer.

C. Biologisches Verhalten der Blütenstände.

Wir wollen im folgenden einer näheren Betrachtung unterziehen:

I. Die Wechselbeziehungen zwischen Blütenständen und Laubblättern.

II. Die Anpassungsweise der Blütenstände an verschiedenartige Medien. Und zwar kommt da in Betracht: die Zahl der Blütenstände, die Größe der Blütenstände, Krümmungserscheinungen bei Blütenständen und Blütenstielen, submerse Blüten und Früchte und schließlich die Umbildung der Blütenstände in vegetative Sprosse.

I. Wechelbeziehungen zwischen Blütenständen und Laubblättern.

Es ist unverkennbar, daß zwischen Blütenständen einerseits und Laubblättern andererseits ernährungsphysiologische Wechselbeziehungen bestehen. Es interessiert uns zunächst die Bedeutung, welche den einzelnen Blattformen bei der Ernährung der Blütenstände zukommt. Offenbar ist diese den verschiedenen Blattformen zukommende Arbeitsleistung eine verschiedene.

Fassen wir zunächst die linealen Blätter ins Auge. Die auf dem Bandblattstadium stehende Landpflanze kann niemals zur Blüte gelangen. Anders jedoch steht es mit den untergetauchten Bandblattformen. Von den acht untersuchten Arten können vier auf dem Wasserblattstadium zur Blüte gelangen, und zwar ist Alisma graminifolium unter diesen die einzige Art, die im Stadium der Blüte häufig als die einzigen Assimilationsorgane untergetauchte Bandblätter trägt. Dagegen gelangen die drei anderen Arten, Echinodorus ranunculoides, Elisma natans und Sagittaria sagittifolia nur selten und ausnahmsweise auf dem Wasserblattstadium zur Blüte. Aus diesem Verhalten darf man wohl den Schluß ziehen, daß die linealen Wasserblätter im Vergleich zu den Spreitenblättern eine sehr untergeordnete Rolle bei der Ernährung der Blütenstände spielen. Daß die submersen Blätter einer nur geringen Arbeitsleistung im Vergleich zu den Spreitenblättern fähig sind, zeigt ja zur Genüge auch der anatomische Bau. Die submersen Blätter tragen keine oder nur wenige Spalten, während die Spreitenblätter stets mit zahlreichen Spalten ausgerüstet sind.

Eine weit größere Bedeutung als den linealen Blättern kommt den Spreitenblättern bei der Bildung der Blütenstände

zu. Die Arbeitsleistung der verschiedenen Spreitenblattformen (Luftblätter, „Luftblätter“ oder Schwimmblätter) bei der Ernährung der Blütenstände ist wiederum eine verschiedene.

Fassen wir zunächst die Bedeutung der Schwimmblätter für die Ernährung der Blütenstände näher ins Auge. Abgesehen von Alisma graminifolium, das ja überhaupt keine Schwimmblätter bilden kann, können alle untersuchten Arten auf dem Schwimmblattstadium zur Blütenbildung gelangen. Unter diesen sind es jedoch nur drei Arten, die auf dem Schwimmblattstadium regelmäßig zur Blüte gelangen: Elisma natans, Caldesia parnassifolia und Damasonium stellatum, welche ja in die Sippe der typischen Schwimmpflanzen gehören. Bei Elisma natans können auch unter Umständen laubig ausgebildete schwimmende Hochblätter in untergeordneter Weise sich an der Ernährung der Blütenstände beteiligen. Von viel geringerer Bedeutung für die Blütenbildung sind jedoch die Schwimmblätter bei den vier anderen Arten, bei Alisma Plantago, Echinodorus ranunculoides, E. repens und Sagittaria sagittifolia. Das Schwimmblattstadium kann bei ihnen wohl noch Blütenstände erzeugen, bildet aber weit häufiger eine mehr oder minder vergängliche Durchgangsstation. Es sind diese vier letzteren Arten hauptsächlich dem Aufenthalt im seichteren Wasser angepaßt, wo „Luftblätter“ die wichtigsten Assimilationsorgane bilden. Offenbar ist aber das Schwimmblatt in weit höherem Maße als das Wasserblatt an dem Aufbau der Blütenstände beteiligt. Das Schwimmblatt kann mit seiner wohlentwickelten Blattfläche eine viel größere Arbeitsleistung verrichten als das Wasserblatt. Hierfür spricht auch der anatomische Bau. Die Schwimmblattfläche ist in der Regel auf der Oberseite mit zahlreichen Spaltöffnungen besetzt und besitzt auch ein stattlich entwickeltes Blattparenchym.

Die Luftblätter oder „Luftblätter“ der Alismaceen sind diejenigen Blattorgane, welche für die Bildung der Blütenstände weitaus die größte Bedeutung haben. Alle untersuchten Arten, gleichviel, ob sie in ihrer ganzen Lebensweise mehr dem Land- oder dem Wasserleben angepaßt sind, gelangen fast regelmäßig zum Blühen und Fruchten in dem Stadium der Luft- oder „Luftblätter“. Es sind diese Blätter mit ihrer ganz von atmosphärischer Luft umgebenen Blattspreite offenbar im Stande, den verhältnismäßig höchsten Anforderungen der Arbeitsleistung gerecht zu werden; es zeigt uns solches auch der anatomische Bau; die „Luft-“ resp.

Luftblätter besitzen im Vergleich zu den übrigen Blattformen eine Blattspreite, die am vollkommensten der Kohlensäureassimilation angepaßt ist.

II. Anpassung der Blütenstände an verschiedenartige Medien.

Das jeweilige Medium, in dem sich die Blütenstände befinden, wirkt regulierend in der verschiedenartigsten Weise auf die Blütenstände ein.

Es kommt hier in Betracht a) die Zahl der Blütenstände, b) die Größe der Blütenstände, c) Krümmungserscheinungen bei Blütenständen und Blütenstielen, d) submerse Blüten und Früchte, e) Umbildung der Blütenstände in vegetative Sprosse. Was

a) die Zahl der Blütenstände

anlangt, so gilt im allgemeinen als Regel, daß mäßige Wasserzufuhr die Zahl der Blütenstände begünstigt. Dagegen wirkt zu reichliche oder auch zu spärliche Wasserzufuhr hemmend auf dieselben ein.

Bei Alisma graminifolium, Echinodorus ranunculoides, E. repens und Damasonium stellatum erzeugt die Landpflanze im Durchschnitt mehr Blütenstände als die unter Wasser in dem Wachstumsoptimum befindliche Pflanze. Offenbar ist also Wasserentzug diejenige Ursache, welche die Blütenbildung bei diesen Arten begünstigt. Wird jedoch die Wasserzufuhr eine zu minimale, so werden die Blütenstände wieder spärlicher. Was ferner

b) die Größe der Blütenstände

anlangt, so wird dieselbe, ähnlich wie die Länge der Laubblätter, genau reguliert von den jeweiligen Standortsverhältnissen. Da die Blütenstände der Alismaceen, abgesehen von A. graminifolium, nur außerhalb des Wassers zu normaler Entfaltung kommen können, so muß mit zunehmender Wassertiefe auch eine Streckung der Blütenstände verbunden sein, damit die Blüten über den Wasserspiegel gehoben werden.

Selbstverständlich bewegt sich auch die Höhe der Blütenstände ebenso wie die Länge der Laubblätter innerhalb bestimmter Grenzen. Und man darf sagen, daß die Streckungsfähigkeit der Blütenstände so ungefähr in denselben Grenzen sich bewegt wie diejenige der „Luftblätter", resp. Schwimmblätter.

Folgende Tabelle bringt die von mir gefundenen Größendifferenzen bei Land- und Wasserformen.

	Blütenstandshöhe bei Landformen	Blütenstandshöhe bei submersen, Schwimm- oder Seichtwasserformen
Alisma Plantago	7,5—55 cm	30—110 cm
Alisma graminifolium	10—30 (60) cm	80—130 cm
Echinodorus ranunculoides	4—28 cm	15—75 cm
Echinodorus repens	4—25 (40) cm	15—46 cm
Elisma natans	4—12 cm	10—76 cm
Caldesia parnassifolia	10—29 cm	15—91 cm
Damasonium stellatum	3—22 cm	20—56 cm
Sagittaria sagittifolia	11—27 cm	20—116 cm

Diese Tabelle bezieht sich auf die Streckungsfähigkeit der Blütenstände insgesamt. Der Umfang des eigentlichen fruktifikativen Teiles erreicht jedoch nur bei Blütenständen von mittlerer Länge seine mächtigste Entfaltung. Sowohl eine zu geringe als auch eine zu große Wasserzufuhr wirkt reduzierend auf den Umfang der fruktifikativen Region des Blütenstandes ein, was man am schönsten beobachten kann an den Blütenrispen des Alisma graminifolium und Alisma Plantago, bei welch letzterem gelegentlich eine völlige Unterdrückung der Blütenäste in den untersten Hüllblättern vorkommt.

c) Krümmungserscheinungen bei Blütenständen und Blütenstielen.

Bei Alisma graminifolium finden sich häufig nach unten zu gekrümmte Blütenstände, wie das besonders von der Rispe gilt, desgleichen auch abwärts gekrümmte Blütenstiele, eine Eigenschaft, welche zu der Bezeichnung Alisma arcuatum geführt hat. Solche Krümmungen kommen dann zu Stande, wenn der Wasserspiegel zu sinken beginnt, so daß die Pflanze allmählich in seichteres Wasser oder auf das Land versetzt wird. Wie ich oben zeigte, unterbleiben in der Regel diese Krümmungen, wenn die Pflanze von vornherein als Landpflanze gezogen wird oder submers bei konstanter Wassertiefe gehalten wird. Die biologische Bedeutung der Krümmung besteht darin, einen zu raschen und nachteiligen Wechsel des Mediums zu vermeiden. Ein Blütenstand, der sich nun einmal in all seinen Eigenschaften — besonders auch in anatomischer Hinsicht — dem Wasserleben angepaßt hat, sucht den Kontakt mit dem Wasser so lange wie möglich zu wahren. Der Blütenstand müßte infolge zu raschen Medium-

wechsels sonst an Austrocknung zugrunde gehen. Dagegen kann für die Entwicklung der Samen die besagte Krümmung kaum irgendwelche biologische Bedeutung haben.

Anders jedoch verhält es sich mit den Krümmungserscheinungen der Blütenstiele von Elisma natans. Sowohl die Schwimmpflanze als auch die Landpflanze krümmt den Blütenstiel ganz regelmäßig nach dem Abblühen kniefömig nach unten zu. Auf diese Weise werden die Karpelle nach der Befruchtung stets unter das Wasser gesenkt oder bei der Landpflanze doch dem feuchten Substrat genähert, und es dürfte dadurch das Ausreifen der Früchte befördert werden. Zu Gunsten dieser Auffassung mag aber auch noch darauf hingewiesen sein, daß fast alle submersen und schwimmenden Gewächse, welche ihre Blüten zur Befruchtung über den Wasserspiegel erheben, die Karpelle nach dem Befruchtungsakt unter das Wasser ziehen, so alle Potameen, Nymphäaceen etc. Es wird also auch da das Ausreifen der Früchte von dem umgebenden Wasser begünstigt werden.

d) Submerse Blüten und Früchte.

Nur drei der untersuchten Alismaceen, Alisma graminifolium, Elisma natans und Sagittaria sagittifolia sind befähigt, unter Wasser ihre Blüten vollständig zu entwickeln und dieselben auch unter Wasser zu öffnen. Sie haben sich allemal dann in den Kulturen vorgefunden, wenn die Wassertiefe die Streckungsfähigkeit von Blütenständen resp. Blütenstielen übertraf. Das Öffnen der Blüte hängt bei Alisma graminifolium stets mit der jeweiligen Belichtung zusammen. An hellen, sonnigen Tagen sehen wir diese Blüten weit geöffnet; an trüben oder regnerischen Tagen bleiben sie geschlossen. Bei Alisma graminifolium ist jedes submerse Blütchen von einer Luftblase eingehüllt, die offenbar von der Blüte selbst ausgeschieden wird. Man darf wohl annehmen, daß dieses Luftbläschen für die Befruchtung von Wichtigkeit ist. Während bei Alisma graminifolium die submersen Blüten in der Regel zur Samenreife gelangen, habe ich solches für diejenigen von Elisma natans und Sagittaria sagittifolia, die ich allemal nur vereinzelt beobachtete, noch nicht festgestellt. Offenbar findet bei den submersen Blüten von Elisma natans keine Befruchtung statt, da die Blütenstiele nie eine Krümmung nach dem Abblühen ausführten und auch rasch verschwanden.

e) Umbildung der Blütenstände in vegetative Sprosse.

Die jeweilige Wasserzufuhr, welche den Alismaceen zuteil wird, reguliert nicht nur die Zahl und Größe der Blütenstände, sondern kann dieselben auch in der verschiedenartigsten Weise metamorphosieren, so daß sie mehr oder minder eine Umbildung in vegetative Sprosse erfahren. Als allgemein giltige Regel darf man den Satz aufstellen: Je größer die Wasserzufuhr ist, welche der Pflanze zu Teil wird, um so leichter tritt eine Umbildung der zu Blütenständen bestimmten Sprosse ein.

Bei Caldesia parnassifolia tritt innerhalb einer ganz bestimmten Wassertiefe die Bildung von Blütenständen ein. Wird jedoch die den Blütenständen nötige Wasserzufuhr überstiegen, so werden die Blütenstände von den Turionenständen in den Hintergrund gedrängt, welche durch Metamorphose von Blütenständen hervorgegangen sind. Wir sahen, daß es zahlreiche Übergänge zwischen Blüten- und Turionenständen gibt.

Bei Elisma natans und Echinodorus repens kommen ganz regelmäßig vegetative Sprossungen innerhalb der Blütenstände vor. Und ganz entsprechend der jeweiligen Wasserzufuhr nehmen die Blütenstände bald mehr fruktifikativen, bald mehr vegetativen Charakter an, und bald erfahren sie eine völlige Umprägung in vegetative Sprosse; bei beiden Pflanzen läßt sich Schritt für Schritt die stufenweise Metamorphose der Blütenstände in Laubsprosse verfolgen, wie sie mit der zunehmenden Wassertiefe Hand in Hand geht. So wie einmal die Pflanzen in eine ganz bestimmte Wassertiefe gelangen, werden an Stelle der Blütenstände rein vegetative Stolonen gebildet. Jedenfalls stammen beide Pflanzen in phylogenetischer Hinsicht von Arten ab, die keine Sprosse in der Inflorescenz bildeten. Und es wird diese Eigenschaft sekundär durch den Standort und die stets wechselnden Wasserverhältnisse erworben worden sein. Zugunsten dieser Deutung spricht einmal, daß zwischen E. repens und E. ranunculoides — wenn auch selten — Übergänge vorkommen und daß außerdem alte Fruchtstände von E. ranunculoides sekundär zwischen den Fruchtstielen einen Laubsproß zur Entwicklung bringen können.

Bei Sagittaria sagittifolia habe ich nur ausnahmsweise einmal in einer in 5 m tiefem Wasser angestellten Kultur die Beobachtung gemacht, daß an Stelle eines Blütenstandes sich ein

Laubsproß entwickelte, der nur durch Metamorphose einer Blütenstandsanlage entstanden sein konnte.

Bei Alisma Plantago, A. graminifolium und Damasonium stellatum habe ich eine Umbildung von Blütenständen in Laubtriebe nie beobachtet. Das äußere Medium läßt die Blütenstände entweder zu größerer oder geringerer Entfaltung gelangen oder aber sie werden gänzlich unterdrückt.

Der Zweck, welcher durch die Umbildung der Blütenstände in vegetative Sprosse erzielt wird, ist ein der Fortpflanzung dienender (hierüber siehe S. 283 f.).

Schließlich mag noch darauf hingewiesen sein, daß man auch schon bei anderen Pflanzen Falle konstatiert hat, in denen durch Einwirkung des äußeren Mediums eine Umbildung der zu Blütenständen bestimmten Sprosse in Laubtriebe stattfindet. Eine solche Metamorphose hat G. Klebs künstlich erzielt für verschiedene Sempervivumarten (Klebs, l. c. I. S. 257 f.), sowie für Arten von Veronica, für Boehmeria biloba, Myosotis palustris und Mimulus luteus (Klebs, l. c. II. S. 76 f.) Eine

Anpassung von Blütenständen an strömendes Wasser

findet sich nur bei Elisma natans und Sagittaria sagittifolia. Bei beiden erfahren die Blütenstände eine Streckung im Vergleich zu solchen des stehenden Wassers. Die Formen des fließenden Wassers bleiben bei Sagittaria sagittifolia jedoch in der Regel steril, und nur ausnahmsweise wird ein Blütenstand beobachtet, der dann außergewöhnliche Länge erreicht.

II. Umbildungsprozesse der einzelnen Standortsformen und Überleitung der einen in die andere.

Da die untersuchten Alismaceen im großen und ganzen vier verschiedene Standortsformen: Landformen, Schwimmformen, Seichtwasserformen und submerse Formen, zu bilden im Stande sind, so sind zwölf verschiedene Umbildungsweisen möglich.

a) Umbildung der Landform in die submerse Form (1), in die Schwimmform (2) und in die Seichtwasserform (3). b) Umbildung der Schwimmform in die submerse Form (4), in die Seichtwasserform (5) und in die Landform (6). c) Umbildung der Seichtwasserform in die submerse Form (7), in die Schwimmform (8) und in die Landform (9). d) Umbildung der submersen

Form in die Schwimmform (10), in die Seichtwasserform (11) und die Landform (12).

Sämtliche Umbildungsweisen können selbstverständlich in der freien Natur vor sich gehen, vorausgesetzt, daß die Standortsbedingungen sich von selbst entsprechend umgestalten. Die meisten Umbildungsprozesse der freien Natur entziehen sich der exakten Beobachtung. Es ist daher für das Studium der Umbildungsprozesse unbedingt nötig, dieselben auf künstlichem Wege, durch Kulturversuche herbeizuführen.

Die beiden ersten Umbildungsweisen beanspruchen für uns weitaus das höchste Interesse. Sie sind vorzüglich geeignet, um uns zu zeigen, wie die einzelnen Formen überhaupt zu Stande kommen und von welchen Faktoren ihre Bildung verursacht wird.

Umbildungsweise der Landformen.

Die Landform der Alismaceen kann durch Versenken unter das Wasser in die submerse Form, Schwimmform oder Seichtwasserform übergeleitet werden. Das jeweilige Resultat, welches die unter das Wasser versenkte Landkultur ergibt, wird reguliert von verschiedenartigen Faktoren, auf die weiter unten näher eingegangen werden soll. Zunächst möge eine tabellarische Zusammenstellung der diesbezüglichen von mir angestellten Versuche hier wiedergegeben sein (Tabelle auf S. 260—263).

Aus nachstehender Tabelle können wir folgende Resultate gewinnen:

I. Eine Umbildung der Landform in die Schwimmform oder Seichtwasserform geht dann vor sich, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind:

1. Muß die angewendete Wassertiefe [1]) eine ganz bestimmte sein und darf die Grenze der Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele resp. „Luftblattstiele“ nicht überschreiten. Für die einzelnen Arten ist diese Grenze verschieden gelegen und bewegt sich im allgemeinen zwischen 20 und 70 cm. Auch ist für ein und dieselbe Art die Streckungsfähigkeit der Spreitenblattstiele insofern keine konstante, als bei Sämlingen die Streckungsfähigkeit sich innerhalb engerer Grenzen bewegt als bei älteren Individuen (vergleiche die Versuche mit Alisma Plantago).

1) Siehe das über Wassertiefe und Wasserdruck weiter unten (S. 268) Gesagte.

Übersichtstabelle für die mit Landformen angestellten Umbildungsversuche.

Versuchsmaterial		Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten „Luftblätter“
Alisma Plantago, Landkeimlinge	ältere	10 cm			3. Juli b. 3. Aug. 4—5 Blätter
	jüngere	12 cm	7. Aug. bis 7. Septemb. 3—4 Blätter		
		25 cm	1. bis 20. Juli 2—3 Blätter		
		40 cm		25. Mai bis 9. Juni 1—4 Blätter	
		40 cm		5. bis 26. April 6—8 Blätter	
	ältere	40 cm	25. Mai bis 9. Juni 1—3 Blätter		
	jüngere	70 cm		29. Juni bis 25. Juli 3—4 Blätter	
	ältere	70 cm		25. Juli bis 20. Oktob. 1—2 Blätter	
	jüngere	80 cm		20. Juli bis 1. August 1—2 Blätter	
Alisma Plantago, ältere Individuen		35 cm			25. Mai bis 9. Juni 1—3 L.-Blätter
		70 cm	4. bis 31. Juli 2—3 Blätter		
		150 cm		13. Juli 1900 bis 26. Juni 1901 einige lineale Wasserblätter	
		200 cm		21. Juni 1902 bis 19. Mai 1903 1 lineales Blatt	
		200 cm		7. Juni 1902 bis 15. Juli 1903 8 lineale Blätter	
		250 cm		28. März bis 13. Sept. 2 lineale Blätter	
Alisma graminifolium, sterile Landsämlinge		8 cm			7. bis 19. Juli 2—4 Blätter
		50 cm		7. bis 19. Juli 4—6 Blätter	
		80 cm		7. bis 19. Juli 4—8 Blätter	

	Versuchsmaterial	Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten „Luftblätter“
Alisma graminifolium forma terrestre	jüngere Individuen	10 cm		25. Mai bis 9. Juni 7—10 Blätter	
	ältere sterile Individuen	12 cm			23. Juni bis 10. Juli 2—3 L.-Blätter
	ältere fruktific. Individuen	12 cm		4. bis 14. Juli 1—2 Blätter	
	jüngere Individuen	40 cm		25. Mai bis 9. Juni 6—8 Blätter	
	ältere sterile Individuen	80 cm		28. Mai bis 21. Juni 3 Blätter	
	desgl.	80 cm		23. Juni bis 10. Juli 2 Blätter	
	desgl.	80 cm		25. Juni bis 11. Juli 2—3 Blätter	
Echinodorus ranunculoides forma terrestris	ältere Individuen, z. T. blühend, z. T. frukticir.	8 cm		20. Juli bis 2. August 1—4 Blätter	
		80 cm		25. Juli bis 2. August 3—5 Blätter	
	ältere Individuen, Blütenstände eben in Entwicklung begr.	20 cm	25. Juni bis 19. Juli mehrere Blätter		
		80 cm		25. Juni bis 19. Juli 2 Blätter	
	ältere sterile Individuen	40 cm		10. Juni bis 10. Juli 4—7 Blätter	
	Seichtwassersämlinge, z. T. blühend, z. T. fruchtend	80 cm		10. Juni bis 4. Juli 1—4 Blätter	
Echinodorus repens forma terrestris	junge sterile Landsämlinge	6 cm		30. Juni bis 13. Juli 1—2 Blätter	
		30 cm		30. Juni bis 13. Juli 1—2 Blätter	
	ältere Individuen nach dem Fruktificiren	20 cm		11. September bis 16. Oktober 4—6 Blätter	
	ältere sterile Individuen	80 cm		2. bis 18. Juli 2—3 Blätter	
		80 cm		12. bis 25. Juli 3—5 Blätter	

	Versuchsmaterial:	Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten „Luftblätter“
Elisma natans forma terrestre	ältere Individuen, z.T. blühend z. T. fruchtend	5 cm	5.—12. August 1 Blatt		
	ältere Individuen nach stattgehabter Fruktifikation	5 cm		11. Sept. bis 9. Okt. 2—3 Blätter	
		30 cm		11. Sept. bis 14. Okt. 1—2 Blätter	
	ältere sterile Individuen	20 cm	1.—13. August 1—3 Blätter		
		70 cm	1.—13. August 3—5 Blätter		
	jüngere sterile Individuen	20 cm	6.—26. Juni 5—6 Blätter		
		70 cm		2.—18. Juni 3—5 Blätter	
	ältere noch sterile Individuen	25 cm	20. Juli bis 1. August 3—5 Blätter		
		80 cm		20. Juli bis 1. August 3—4 Blätter	
	ältere sterile Individuen	300 cm		29. Aug. bis 28. Okt. 6 Blätter	
		400 cm		16. Juni bis 15. Juli 1—2 Blätter	
	jüngere sterile Individuen	400 cm		12. Mai bis 24. Juni 3—5 Blätter	
Damasonium stellatum f. terrestre	sterile Landsämlinge	10 cm	13. Juli bis 12. August 4—6 Blätter		
		40 cm		13. Juli bis 12. August 1—2 lineale Blätter	
		80 cm		13. Juli bis 12. August 2—3 lineale Wasserbl.	
	ältere Individuen, die eben zu blühen anfangen	30 cm	10. Aug. bis 22. Okt. 6—8 Blätter		
		150 cm		5. Sept. bis 22. Okt. 8—12 submerse Spreitenblätter	

	Versuchsmaterial:	Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten „Luftblätter“
Damasonium stellatum forma terestre	ältere Individuen, z. T. blühend, z. T. fruchtend	80 cm		16. Juni bis 4. Juli 5—7 Spreitenblätter	
	ältere sterile Individuen	80 cm	16. Juni bis 4. Juli 3—5 „Schwimmblätter“		
	ältere Individuen nach stattgehabter Fruktifikation	10—15 cm		circa 5 Wochen gänzlich abgestorben	
		80 cm		20. Juni bis 18. Juli gänzlich abgestorben	
Sagittaria sagittifolia forma terrestris	jugendliche Landsonnenpflanzen	70 cm	27. Mai bis 8. Juni 2 Blätter		
		80 cm	15.—28. Juni 1 Blatt		
	jugendliche Individuen, die aus Umbildung der Wasserform gewonnen waren	80 cm		3.—24. August 1 Blatt	
		80 cm		4. August bis 9. Septbr. 2—4 Blätter	
	jugendliche Landschattenpflanze	80 cm		28. Mai bis 21. Juni 1—4 Blätter	
	junge sterile Kümmerformen	80 cm		1.— 15.(18.) Juli 2 Blätter	
		80 cm		9.(13.) Juli bis 2. Aug. 1—2 Blätter	
	junges Exemplar, das versetzt wurde und dem die Wurzeln z. T. abgeschnitten wurden	80 cm		24. Aug. bis 24. Sept. 5 Übergangsblätter	

2. Muß die Pflanze bei ihrer Versenkeng unter das Wasser ein bestimmtes Alter besitzen, oder mit anderen Worten, sie muß ein bestimmtes Quantum von Reservematerial bereits in sich aufgespeichert haben, welches sie befähigt, langstielige Blätter

mit wohlentwickelter Spreite zu bilden. Auf diesem Stadium befindet sich die Pflanze in der Regel dann, wenn sie bereits die definitive Blattform gebildet hat, aber noch nicht zur Blütenbildung geschritten ist.

II. Eine Umbildung der Landform in die submerse Form tritt dann ein, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt wird:

1. Wenn die angewendete Wassertiefe [1]) die Streckungsfähigkeit der Schwimmblatt- resp. „Luftblattstiele" übersteigt. Das jeweilige Alter der Pflanze resp. das jeweilige Baumaterial beeinflußt nur insofern noch das Resultat, als geringes Reservematerial wie es jüngeren Individuen zukommt, die Umbildung beschleunigt, großes Reservematerial, wie es älteren Individuen zukommt, dagegen dieselbe verzögert. Eine Verzögerung kann dadurch bewerkstelligt werden, daß der Bildung der Wasserblätter eine größere Anzahl von Übergangsblättern oder „Schwimmblättern" vorausgeschickt wird.

2. Wenn die Pflanze über ein sehr geringes Quantum von Reservematerial verfügt, welches nicht mehr ausreicht zur Bildung langstieliger und mit einer Blattfläche versehener Blätter. Das der Pflanze zukommende Reservematerial ist ein sehr geringes:

a) bei Pflanzen, die noch ganz am Anfang ihrer Vegetationsperiode stehen, wenn sie auch älteren Rhizomen angehören.

b) bei Pflanzen, die am Ende oder fast am Ende der Vegetationsperiode stehen und ihr wichtigstes Baumaterial zum Aufbau von Blüten und Früchten verwendet haben;

c) bei jungen und sterilen Landsämlingen;

d) bei Schattenformen;

e) bei Kümmerformen;

f) bei Individuen, die verpflanzt und auch verletzt wurden.

Diese drei letzten Punkte 4—6 beziehen sich speziell auf die Beobachtungen an Sagittaria.

Abgesehen von den 2 ausschlaggebenden Faktoren der jeweiligen Wassertiefe und dem jeweiligen Reservematerial kommen bei der Umbildung noch eine Reihe anderer Faktoren von untergeordneter Bedeutung in Betracht, die mit den Standortsverhält-

1) Siehe das über Wassertiefe und Wasserdruck weiter unten (S. 268) Gesagte.

nissen Hand in Hand gehen. Es kann jedoch erst im folgenden Abschnitt auf diese sowie auf die gestaltbildenden Faktoren im einzelnen näher eingegangen werden.

Den einzelnen Arten der Alismaceen wohnt nicht die gleiche Plastizität inne, wenn wir die Umbildungsversuche insgesamt miteinander vergleichen. Dem Elisma natans kommt im allgemeinen eine sehr große Plastizität zu, der Sagittaria sagittifolia eine bedeutend geringere und dem Alisma Plantago die weitaus geringste unter den untersuchten Arten überhaupt. Es hängt das mit individuellen Eigentümlichkeiten der einzelnen Art zusammen. Elisma natans ist in hohem Grade dem Wasserleben angepaßt; das Wasserblattstadium spielt für das Leben der Pflanze eine sehr wichtige Rolle; die linealen Wasserblätter kommen normalerweise schon im Herbst zu reichlicher Entwicklung und bestehen den ganzen Winter hindurch bis zum Frühling. Bei Sagittaria sagittifolia tritt dagegen das Wasserblattstadium schon beträchtlich zurück und ist normalerweise auf den Frühling beschränkt. Bei Alisma Plantago endlich tritt das Wasserblattstadium ganz zurück und die Bildung linealer Blätter findet normalerweise nur noch bei Keimlingen statt. —

In genau der gleichen Weise, wie die Umbildung der Landform in die Schwimmform event. in die submerse Form in erster Linie von der Wassertiefe und in zweiter Linie von dem der Pflanze eigenen Reservematerial abhängt, gilt ein gleiches auch für die Umbildungsweise der übrigen Standortsformen. Ich möchte daher auf diese jetzt nicht mehr ausführlich eingehen.

Geringes Reservematerial, das der Pflanze eine erhöhte Plastizität verleiht, kann auch da auf verschiedenartige Weise erworben sein. Bald ist das die Folge zu geringen Alters, bald die Folge von Samenproduktion, bald auch die Folge von stattgehabter Mißhandlung. Dieses letztere zeigten uns Schwimmpflanzen von Elisma natans, die infolge eines mehrtägigen Transportes zur Bandblattbildung zurückkehrten, bevor sie wieder Schwimmblätter bildeten.

Die Umbildungsprozesse der Alismaceen würden, wenigstens zum großen Teil, den sogenannten „Rückschlägen“ an die Seite zu setzen sein. Es ist das Verdienst von K. Göbel, daß er in den verschiedensten Arbeiten den „Rückschlagsbildungen“ sein besonderes Interesse zugewendet hat und auf die hohe Bedeutung aufmerksam gemacht hat, welche dieselben für morphologische und biologische Fragen haben. Da Göbel selbst in seiner Orga-

nographie [1]) eine zusammenfassende Darstellung der bis jetzt bekannten Rückschlagsbildungen gibt, so möge der Leser auf das dort Gesagte hingewiesen sein. Göbel führt neben höheren Pflanzen auch noch verschiedene Moose [2]) auf, welche unter ganz bestimmten Bedingungen zur Jugendform zurückkehren können. Von phanerogamen Wasser- und Sumpfpflanzen werden erwähnt Eichhornia azurea, Hydrocleis Humboldti, Potamogeton natans und Sagittaria natans, welche unter gegebener Voraussetzung zur Bandblattform zurückkehren können. Göbel sieht die Ursache des Rückschlages in „ungünstiger Beeinflussung der Vegetation", was z. B. durch ungünstige Belichtung, durch ungünstige Nahrungszufuhr u. s. w. geschehen kann. Wenn auch die von Göbel angestellten Versuche mit den meinigen sich nicht direkt vergleichen lassen, so ist doch das von mir für die entsprechenden Umbildungsprozesse der Alismaceen gewonnene Gesamtresultat im Grunde nicht verschieden von dem, das Göbel für andere Pflanzen bereits festgestellt hat.

III. Gestaltbildende Faktoren.

Von gestaltbildenden Faktoren haben wir als die zwei ausschlaggebenden die Wassertiefe und das jeweilige Reservematerial der Pflanze kennen gelernt. Wir wollen aber in diesem Abschnitt untersuchen, inwieweit die Standortsverhältnisse der Alismaceen sich überhaupt zerlegen lassen in einzelne gestaltbildende Faktoren.

Die Trennung dieser Faktoren, wie ich sie im folgenden vornehme, enthält natürlich manches Theoretische. Es konnte zunächst auch nicht meine Aufgabe sein, jede Einzelfrage für sich experimentell durchzuprüfen. Und somit mögen die hier gemachten Auseinandersetzungen den einen oder anderen Leser zu weiteren biologischen Untersuchungen anregen.

Allgemeines über den gestaltbildenden Einfluß des Mediums auf Wasserpflanzen findet man bei Göbel, Schenk und Magnin (l. c. S. 311 ff.), während F. A. Forel in seinem Handbuch der Seenkunde die physikalischen Eigenschaften der Gewässer eingehend behandelt.

1) Göbel, l. c. IV S. 148.

2) Dieselben sind eingehend behandelt in den Sitzungsberichten der bayerischen Akademie, math.-phys. Klasse, Bd. XXVI, S. 450 ff.

Ich möchte zwei Kategorien gestaltbildender Faktoren unterscheiden, die allerdings in mannigfaltiger Wechselbeziehung zu einander stehen:

1. Äußere Faktoren, die mit dem umgebenden Medium direkt zusammenhängen; so das Wasser als solches, die Wassertiefe, die Luft, das Licht, die Temperatur.

2. Innere Faktoren; von solchen vermag ich mit Bestimmtheit nur das jeweilige, der Pflanze eigene Reservematerial zu nennen.

1. Äußere Faktoren.

a) Das Wasser als solches.

Man ist leicht geneigt, bei dem Zustandekommen der an das Wasser gebundenen Formen von dem Wasser als solchem überhaupt abzusehen und sonstige mit dem Wasser enge verknüpfte Faktoren, wie z. B. Licht, Temperatur etc. als diejenigen Faktoren hinzustellen, die in erster Linie die Ausgestaltung hervorrufen. Ich kann jedoch diese Ansicht keineswegs teilen. Wenn wir bedenken, daß die Wasser- und Sumpfgewächse entweder ganz oder nur für gewisse Perioden ihres Lebens der innigen Berührung mit dem nassen Element von vornherein angepaßt sind, so kann wohl kaum in Abrede gestellt werden, daß das Wasser als solches auf die Pflanze stets einen das Wachstum fördernden Reiz ausübt. Sonst müßte es experimentell durchführbar sein, z. B. eine außerhalb des Wassers befindliche Bandblattform einer Alismacee allein durch entsprechend geänderten Einfluß von Licht, Temperatur etc. zu ebenso stattlicher Entwicklung zu bringen, wie das unter Wasser der Fall ist. Da dieses Experiment jedoch nicht ausführbar sein wird, so wird es auch berechtigt sein, das Wasser als solches unter den gestaltbildenden äußeren Faktoren in erster Linie zu nennen. Die Wasserblätter repräsentieren — in biologischer, nicht morphologischer Hinsicht — Anpassungsformen an das Wasser, während die Luftblätter Anpassungsformen an die atmosphärische Luft repräsentieren; und demzufolge nehmen „Luftblätter“ und Schwimmblätter eine Mittelstellung ein zwischen beiden und sind Formen, die zum Teil dem Wasser und zum Teil der atmosphärischen Luft angepaßt sind.

b) Die Wassertiefe.

Die jeweilige Wassertiefe, in der sich eine Pflanze befindet, entspricht vom physikalischen Standpunkt aus einer Combination

von mehreren Faktoren. Der wichtigste und offenbar ausschlaggebende dieser Faktoren ist der jeweilige Wasserdruck. Ich möchte daher die Bezeichnung Wassertiefe im engeren Sinne angewendet wissen mit spezieller Bezugnahme auf den Wasserdruck. Wenn ich im vorstehenden die Bezeichnung Wassertiefe statt Wasserdruck angewendet habe, so geschah dies aus rein praktischen Gründen. Die jeweilige Wassertiefe entspricht einem ganz bestimmten Wasserdruck, und zwar nimmt mit zunehmender Wassertiefe auch der Wasserdruck proportional zu. Da sich aber der Wasserdruck nur mit Hilfe eines bestimmten Zahlenwertes ausdrücken läßt und ich für meine sämtlichen Wasserkulturen die angewendete Wassertiefe erst in den jeweiligen Atmosphärendruck hätte umrechnen müssen, so habe ich es aus rein praktischen Gründen vorgezogen, die jeweilige Wassertiefe in Zentimetern anzugeben, was ja auch für den Leser anschaulicher ist.

Wir haben oben gesehen, daß die Bildung von Wasserblättern, Schwimmblättern und „Luftblättern" innerhalb gewisser Grenzen sich bewegt, welche von der jeweiligen Wassertiefe bestimmt werden. Der untersten und größten Zone gehört die Wasserblattbildung an, der mittleren und kleineren die Schwimmblattbildung und der obersten und kleinsten die „Luftblattbildung". Ganz entsprechend der Individualität der einzelnen Art besitzen diese drei Wasserzonen eine verschiedene Mächtigkeit.

Mit Rücksicht auf das eben Gesagte werden wir diese drei Wasserzonen identifizieren können mit drei Druckzonen. Die unterste, welche sich durch den größten Druck auszeichnet, bedingt die Wasserblattbildung, die mittlere, welche sich durch geringeren Druck auszeichnet, bedingt die Schwimmblattbildung und die oberste, welche sich durch den kleinsten Druck auszeichnet, bedingt die „Luftblattbildung". Es ist selbstverständlich, daß sich das hier Gesagte zunächst nur auf die Blattbildung bezieht, wie sie während der Sommermonate vor sich geht.

Es bleibt zunächst noch späteren Untersuchungen überlassen, die hier gemachten theoretischen Auseinandersetzungen über den Wasserdruck als gestaltbildenden Faktor einer experimentellen Prüfung zu unterziehen.

c) Die Luft

kommt in dritter Linie als gestaltbildender äußerer Faktor in Betracht. Je nachdem die Pflanze als Land- oder Wasserpflanze

lebt, ist die ihr zur Verfügung stehende Luft quantitativ als auch qualitativ eine verschiedene[1]). Während beim Landaufenthalt die Pflanze vollständig von atmosphärischer Luft umgeben ist, die die bekannte chemische Zusammensetzung aufweist, steht ihr bei untergetauchter Lebensweise nur ein kleines im Wasser gelöstes Luftquantum zur Verfügung, in dem die chemischen Elemente auch noch in anderem Prozentsatz gemengt sind. Dazu kommt noch, daß das Wasser bei verschiedener Tiefe verschieden große Luftmengen enthalten kann. Die oberste, mit der atmosphärischen Luft in direkter Berührung stehende Wasserschichte ist stets am reichsten mit Luft gesättigt, während die tieferen Regionen dementsprechend luftärmer sind.

Die verschiedenartige Luftzufuhr, weniger die verschiedenartige Zusammensetzung der Luft, wie sie Land- und Wasserformen zu Teil wird, repräsentiert ebenfalls einen wichtigen gestaltbildenden Faktor. Die Oberflächenvergrößerung, welche die submersen Blätter im Vergleich zu den äquivalenten Luftblättern stets aufweisen, steht in erster Linie mit dem Luftbedürfnis der Pflanze in engem Zusammenhang. Durch die Flächenvergrößerung wird zunächst eine möglichst ausgiebige Berührung mit dem nassen Element erzielt und damit gleichzeitig eine möglichst ausgiebige Ausnutzung der kleinen im Wasser gelösten Luftmenge bezweckt.

Es muß an dieser Stelle noch eigens darauf hingewiesen werden, daß die Flächenvergrößerung submerser Blätter zum geringeren Teil aber auch eine Folge herabgesetzter Lichtzufuhr ist, wie sie bei submerser Lebensweise ja stets herrscht.

Diejenigen Blätter, welche dem geringsten Luftbedürfnis angepaßt sind, sind somit die ganz submersen Wasserblätter. Und diejenigen, welche dem bedeutendsten Luftbedürfnis angepaßt sind, sind die Luftblätter der Landformen; es geht das ja auch zur Genüge aus dem anatomischen Bau dieser Blätter hervor. Eine Mittelstellung zwischen Luftblättern und Wasserblättern hinsichtlich des Luftbedürfnisses nehmen die Schwimmblätter und die „Luftblätter" ein, und zwar sind letztere mit ihrer vertikal in die Luft ragenden Spreite noch mehr der atmosphärischen Luft angepaßt als erstere. Und in Übereinstimmung damit finden wir

1) Confer. Devaux, l. c. p. 53.

ja auch, daß die oberen an die atmosphärische Luft angrenzenden Wasserschichten stets luftreicher sind als die tieferen.

d) Das Licht.

Was das Licht als gestaltbildenden Faktor anlangt, so muß zunächst darauf hingewiesen werden, daß die Alismaceen — ebenso wie alle anderen Wasser- und Sumpfgewächse — sofern es sich um untergetauchte Teile handelt, das ihnen zuströmende Licht nur in mehr oder minder abgeschwächter Form empfangen können. Und es spielt bei den Belichtungsverhältnissen

I. das Wasser als lichtabsorbierender Faktor

in erster Linie eine bedeutende Rolle. Die Absorption des Lichtes wird durch verschiedenartige Momente verursacht:

1. wird ein Teil des in das Wasser eindringenden Lichtes von dem Wasser als solchem absorbiert, und zwar wird die Absorption des Lichtes unter Wasser wieder reguliert von der jeweiligen Wassertiefe. Die Absorption des Lichtes ist um so größer, je tiefer das Wasser ist;

2. wird die Lichtdurchlässigkeit des Wassers herabgesetzt durch das im Wasser suspendierte Plankton, sowie auch durch mikroskopische Partikelchen anorganischer oder organischer Natur. Da die Hauptentwicklung des Planktons im allgemeinen zusammenfällt mit der warmen Jahreszeit, so pflegt im Sommer — hauptsächlich infolge des vorhandenen Planktons — das Wasser weit weniger lichtdurchlässig zu sein als im Winter.

Da die geographischen und physikalischen Verhältnisse eines Gewässers sehr verschiedenartige sein können, so wird ganz entsprechend diesen die Lichtdurchlässigkeit auch eine sehr verschiedene sein. Wie sich der Altrhein von Neuhofen nach dieser Richtung hin verhält, in dem ich viele Versuche anstellte, möge man aus folgenden, von meinem Freunde Professor Lauterborn gemachten Aufzeichnungen schließen. Aus 25 Beobachtungen, die zu allen Monaten in den Jahren 1895 und 1896 angestellt wurden, ergibt sich: Die Sichtbarkeitsgrenze eines weißen Tellers reicht im Januar bis zu 2 m Tiefe, im Februar bis zu 1,75 m, im März bis zu 1,30 m, im April bis zu 1,10 m (reichliche Entwicklung von Dinobryon-Plankton), im Mai bis zu 1,50 m, im Juni bis zu 1,50 m, im Juli bis zu 0,80 m, im August bis zu 1 m

1) Siehe auch A. Magnin, l. c. p. 311.

(im Juli und August reichliche Entwicklung von Ceratium-Plankton), im September bis zu 1,40 m, im Oktober bis zu 1,50 m, im November bis zu 2 m und im Dezember ebenfalls bis zu 2 m. Der Altrhein von Neuhofen dürfte, soviel diesen Beobachtungen zu entnehmen ist, ein verhältnismäßig wenig lichtdurchlässiges Wasser besitzen.

Mit Rücksicht auf das eben Gesagte besteht die Möglichkeit, daß meine für die Alismaceen gewonnene Untersuchungsresultate eine Modifikation erleiden, sofern dieselben Versuche in lichtdurchlässigerem Wasser, als mir zu Gebote stand, vorgenommen würden. —

Ferner wurden, um den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt der Alismaceen zu prüfen, eine Reihe sonstiger Versuche und Beobachtungen angestellt, die hier nochmals kurz wiedergegeben werden mögen. Es handelt sich da einmal um Pflanzen, die bei Lichtabschluß kultiviert wurden oder um solche, die bei abnorm herabgesetzter Lichtzufuhr wuchsen. Das

II. Verhalten der Alismaceen bei Lichtabschluß

studierten wir an einer ganzen Reihe eigens angestellter Versuche. Da man bei solchen Versuchen darauf bedacht sein muß, alle sonstigen Faktoren so viel wie nur möglich auszuschalten, so habe ich dieselben anfänglich mit Landformen angestellt. Solche Versuche haben jedoch — abgesehen von Sagittaria sagittifolia — ein nur negatives Resultat ergeben, da die Pflanzen nie lange genug am Leben erhalten blieben. Es mußten daher die meisten Versuchspflanzen in der Dunkelkammer in geringer Wassertiefe kultiviert werden.

In der nachfolgenden Tabelle (S. 272—274) finden sich die angestellten Verdunkelungsversuche summarisch zusammengefaßt.

Bei einigen Versuchen war eine aus den jeweiligen Temperaturdifferenzen sich ergebende Fehlerquelle nicht zu vermeiden. Da diese Differenzen zumeist jedoch geringe sind, so darf man annehmen, daß dieselben das Resultat der Versuche in ausschlaggebender Weise nicht beeinflußt haben.

Bei den Temperaturangaben ist in nachstehender Tabelle einmal die Temperatur überhaupt, das heißt die Maximal- und Minimalwerte angegeben, und außerdem die mittlere Temperatur, welche mit m. T. bezeichnet ist.

Übersichtstabelle der mit Alismaceen angestellten Verdunkelungsversuche.

Versuchsmaterial	Angewendete Wassertiefe	Versuchsdauer	Wassertemperatur der Dunkelkammer	Resultat, welches die verdunkelten Individuen ergaben	Kontrollversuche	Wassertemperatur der Kontrollkultur
Bandblattformen von Alisma graminifolium	18 cm	3. Mai bis 16. Juni		Die Pflanzen bleiben auf dem Bandblattstadium stehen und sterben später ab	Die Pflanzen haben Übergangsblätter gebildet und schicken sich zur Bildung von „Luftblättern“ an	
Landformen von Alisma graminifolium, die soeben in das Stadium der Spreitenblätter eintreten	8 cm	5. bis 22. Juni	11—16° R m. T. = 14,1° R	Die drei Pflanzen bildeten je drei submerse Übergangsblätter von 13—18 cm Länge. Das letzte schmälste ist nur 5—6 mm breit. In den folgenden Wochen treten noch 1—2 sehr schmale Übergangsblätter auf	2—4 „Luftblätter“ pro Exemplar	16—22° R m. T. = 19,5° R
Wasserblattform von Echinodorus repens mit 3—7 cm langen Blättern	4—5 cm	23. Juli bis 24. August	15—23° R m. T. = 18,4° R	Die Pflanzen bleiben auf dem Bandblattstadium stehen ohne merklich weitergewachsen zu sein	3—4 Schwimmblätter pro Exemplar	Um 0,0—1° R niedriger als in der Dunkelkammer
Wasserblattform von Echinodorus repens	8 cm	3. Mai bis 17. Juni	7—16° R m. T. = 12,7° R	Die Pflanzen bleiben auf dem Bandblattstadium stehen, sehen schwach u. blaß aus	5—8 Spreitenblätter pro Exemplar; vorwiegend Schwimmblätter; wenige „Luftblätter“	9,5—22° R m. T. = 16,9° R
Bandblattformen von Elisma natans. Wasserblätter 4—9,5 cm lang und 2—3 mm breit	10 cm	30. April bis 17. Juni	7—16° R m. T. 13,17° R	Die Pflanzen bleiben auf dem Bandblattstadium stehen, ohne merklich weitergewachsen zu sein	Jedes Individuum bildet je 3—4 Schwimmblätter von 13—17 cm Länge und je 1—2 Blütenstände. Bandblätter fast ganz verschwunden	10—22° R m. T. = 16,5° R

Bandblattformen von Elisma natans wie die vorige	6—7 cm	23. Juli bis 24. August	15—18,4° m. T. = 16,2° R	Stehenbleiben auf dem Bandblattstadium ohne merkliches Weiterwachsen	Jedes Individuum bildete je 3—5 Schwimmblätter von 7,5—8,5 cm Länge. Blütenbildung im Entstehen	16—22° R m. T. = 19,2° R
Landformen von Elisma natans mit 2,5—3,5 cm langen Blättern und eben beginnender Blütenbildung	20 cm	18. Juni bis 2. August	An der Oberfläche 11,5—19,5° R m. T. = 16,8° R In 20 cm Tiefe: 11—15,5° R. m. T. = 13,7° R	Die Pflanzen sind in das Schwimmblattstadium eingetreten und bleiben auf diesem stehen, abgesehen von zwei sehr schwächlichen Sprossen, die zur Bandblattform zurückkehrten. Erst am 2. Aug. zeigen einige dem Absterben nahe Individuen ein einziges submerses Übergangsblatt. Bei allen übrigen wurde die Schwimmblattentwicklung sistiert, ohne daß jedoch Bandblätter gebildet worden wären	Blühende und fruktifizierende Schwimmpflanzen	0,0—1° R höher als in der Dunkelkammer
Sechs nicht gekeimte Turionen von Caldesia parnassifolia	10 cm	21. Mai bis 22. Juni		Die Pflanze bleibt auf dem Wasserblattstadium stehen. Auf die Knospenblätter folgen 2 Übergangsblätter und dann 2—3 lineale Wasserblätter von 8—14 cm Länge und 1—1,3 mm Breite	Jedes Exemplar bildete 1 Übergangsblatt und 3(4) lineale Wasserblätter von 4—5 cm Länge und 0,7—1 mm Breite; zudem 2—3 Schwimmblätter von 13—15 cm Länge	
Drei nicht ausgekeimte Knollen von Sagittaria sagittifolia	0 cm	24. April bis 18. Juni		Jedes Individuum entfaltet zunächst die linealen Primärblätter, die 8—12 cm lang und 3,5—5 mm breit sind; dann 1—2 Übergangsblätter von 8—19 cm Länge und 0—1 Pfeilblatt	Als Kontrolle kann das oben (S. 207f.) geschilderte Verhalten der Landform betrachtet werden, welche als die wichtigsten und persistierenden Assimilationsorgane mehrere Pfeilblätter bildete, nachdem zuvor einige lineale und vergängliche Primärblätter sich entwickelt hatten	

Übersichtstabelle der mit Alismaceen angestellten Verdunkelungsversuche.

Versuchsmaterial	Angewendete Wassertiefe	Versuchsdauer	Wassertemperatur der Dunkelkammer	Resultat, welches die verdunkelten Individuen ergaben	Kontrollversuche	Wassertemperatur der Kontrollkultur
Drei nicht ausgekeimte Knollen von Sagittaria sagittifolia	0 cm	1. März bis 20. Juni		Ähnlich wie im vorigen Versuch. Lineale Primärblätter 5—9 cm lang und 2—7 mm breit. 2—3 Übergangsblätter und 1—2 Pfeilblätter	Als Kontrolle kann das oben (S. 207) geschilderte Verhalten der Landform betrachtet werden, welche als die wichtigsten und persistierenden Assimilationsorgane mehrere Pfeilblätter bildete, nachdem zuvor einige lineale und vergängliche Luftblätter sich entwickelt hatten	
Sechs nicht ausgekeimte Knollen von Sagittaria sagittifolia	20 cm	24. April bis 15. Juli		Vier Individuen haben nur die linealen Primärblätter entwickelt, die 30—80 cm lang sind. Zwei haben außerdem je ein Übergangsblatt von 8—12 cm Länge und je zwei Pfeilblattanlagen von 1—2 cm Länge gebildet		
Drei Knollen von Sagittaria sagittifolia	8 cm	8. Mai bis 12. Juni		Ein Individuum ist auf dem Bandblattstadium stehen geblieben; die zwei anderen haben noch je ein Übergangsblatt gebildet. Bandblätter 18—47 cm lang und 5—6 mm breit	Das einzige Kontrollexemplar hatte fünf Bandblätter von 13—20 cm Länge u. 4—8 mm Breite, die aber schon im Absterben begriffen sind. Außerdem drei „Luftblätter“ von 20—23 cm Länge mit einer 4—6,5 cm langen und 14—24 mm breiten Lamina	

Aus vorstehender Tabelle können wir folgende Resultate ziehen:

1. Lichtabschluß läßt die Bandblätter eine Zeit lang sich fortentwickeln, übt aber allmählich eine hemmende Wirkung auf sie aus und bringt sie endlich ganz zum absterben.

2. Lichtabschluß führt zu einer Vergrößerung der ursprünglichen Blattfläche, wie sie sonst unter normalen Belichtungsverhältnissen nicht stattgefunden hätte (Sagittaria, Caldesia).

3. Die in der Dunkelkammer erwachsenen Bandblätter von Sagittaria und Caldesia sind morphologisch als Primärblätter aufzufassen und entsprechen nicht etwa zum Teil auch noch Spreitenblättern. Daß dem nicht so ist, beweist hauptsächlich der Umstand, daß in der Dunkelkammer die linealen Blätter nie zahlreicher als sonst auftreten und daß nicht selten das Spreitenblattstadium auch im Dunkeln noch erreicht wird.

4. Lichtabschluß läßt bei verdunkelten Individuen, die noch keine Spreitenblätter gebildet haben, dieselben nicht oder fast nicht (Sagittaria sagittifolia) zur Entwicklung kommen.

5. Pflanzen, welche schon Spreitenblätter gebildet haben, können durch Lichtabschluß ganz entsprechend dem ihnen zur Verfügung stehenden Baumaterial zur Umkehr zur Bandblattform gebracht werden oder auch nicht. Kümmerliche Sprosse von Elisma natans, die nur wenig Baumaterial zur Verfügung hatten, ließen sich zur Bandblattform reduzieren. Sterile Spreitenblattformen von Alisma graminifolium, die offenbar schon ein ziemliches Baumaterial erworben hatten, ließen sich nur unvollkommen reduzieren. Spreitenblattformen von Elisma natans, die schon ein hohes Quantum Baumaterial aufgespeichert hatten, ließen sich nicht mehr reduzieren.

6. Lichtabschluß unterdrückt jegliche Blüten- und Fruchtbildung. Das

III. Verhalten der Alismaceen bei außergewöhnlich herabgesetzter Lichtzufuhr.

konnten wir studieren an Landformen verschiedener Arten, an einigen Seichtwasserformen sowie an verschiedenen unter Wasser befindlichen Individuen, denen die sonst normale Lichtzufuhr nicht zu Teil werden konnte.

a) Landschattenpflanzen

lernten wir kennen für die Landsämlinge von Alisma Plantago, von Echinodorus ranunculoides und E. repens; ferner für Alisma

graminifolium f. terrestre und Sagittaria sagittifolia (bei beiden jugendliche sterile Individuen, aber keine Landsämlinge). Für Echinodorus ranunculoides f. terrestris, für E. repens f. terrestris und für Caldesia parnassifolia f. terrestris. Die Landschattenpflanzen zeichnen sich vor den Landsonnenpflanzen aus durch weniger zahlreiche Blätter, durch eine vergrößerte Blattfläche sowohl bei linealen Luft- als auch bei gestielten Spreitenblättern durch verlängerte Blattstiele sowie durch eine mehr oder minder reduzierte Blütenbildung.

b) Seichtwasserformen,

die bei abnorm geschwächter Lichtzufuhr wuchsen, lernten wir nur bei Alisma Plantago kennen. Die „Luftblätter" solcher an schattiger Lokalität wachsender Pflanzen lassen eine Vergrößerung ihrer Blattspreite erkennen.

c) Submerse Individuen,

denen infolge eines Hindernisses ein Teil der sonst normalen Lichtzufuhr entzogen wurde, lernten wir kennen bei Alisma graminifolium (S. 62), Alisma Plantago (S. 17 f.), Elisma natans (S. 125) und Sagittaria sagittifolia (S. 222). Dieselben blieben auf dem Wasserblattstadium stehen infolge von Lichtmangel oder erzeugten abnorm große Wasserblätter (Alisma Plantago, S. 19 f.).

Wenn wir nun ein Schlußresultat hinsichtlich des Lichtbedürfnisses der einzelnen Blattformen bei den Alismaceen ziehen wollen, so haben wir gleichzeitig im Auge zu behalten a) das Wasser als lichtabsorbierenden Faktor, b) das Verhalten der Pflanzen im Dunkeln, c) bei abnorm herabgesetzter Lichtzufuhr und d) die Tatsache, daß die einzelnen Blattformen der Alismaceen ein Optimum, Maximum und Minimum in ihrer Entwicklung aufweisen, ganz entsprechend den jeweiligen Standortsverhältnissen, mit welchen stets eine ganz bestimmte Lichtzufuhr eng verbunden ist. Mit Rücksicht hierauf dürfen wir den Standort der Alismaceen theoretisch zerlegen in vier verschiedene Lichtregionen, welche das Licht in verschiedener Intensität der Pflanze zuströmen lassen, ganz entsprechend den vier Blattypen der Wasserblätter, Schwimmblätter, „Luftblätter" und Luftblätter, wo-

bei die unterste resp. lichtschwächste Region der Wasserblattbildung und die oberste lichtstärkste der Luftblattbildung entsprechen würde. Die unterste und schwächste Lichtregion wäre somit diejenige, welche der Bandblattbildung entspricht. Die Bandblätter sind offenbar dem geringsten Lichtbedürfnis angepaßt. Und die Vergrößerung der Bandblattfläche unter Wasser ist — allerdings nur bis zu einem gewissen Grade — die Folge abgeschwächter Lichtzufuhr, wie sie unter Wasser stets herrscht. Die Bandblattentwicklung geht innerhalb einer ganz bestimmten Wasserzone am intensivsten vor sich, welche Zone gleichzeitig auch das Optimum der Belichtung für die Bandblätter bildet.

Wird jedoch dieses Lichtoptimum nach dieser oder jener Seite hin überschritten, so findet eine Hemmung der Bandblattentwicklung hinsichtlich der Vegetationsdauer und Blattgröße statt, die schrittweise Hand in Hand mit der zunehmenden resp. abnehmenden Lichtintensität geht. Wird das Lichtoptimum nach unten zu überschritten, so bleibt die Pflanze auf dem Bandblattstadium stehen, während die Blattfläche mit zunehmender Wassertiefe reduziert wird. In 4 m tiefem Wasser ist die Lichtzufuhr schon eine so minimale geworden, daß die untersuchten Arten daselbst nicht mehr für die Dauer existieren können; abgesehen von Sagittaria sagittifolia, die sich auch mit einer noch geringeren Lichtzufuhr begnügt und selbst in 5 m tiefem Wasser noch lange am Leben bleibt. Bei völligem Lichtabschluß endlich kann die Bandblattbildung wohl noch eine bestimmte Zeit fortdauern, wird aber schließlich zum Stillstand gebracht.

Wird das Lichtoptimum der Bandblätter jedoch nach oben zu überschritten, so findet in Folge der zunehmenden Lichtintensität eine allmähliche Reduktion hinsichtlich ihrer Größe und Vegetationsdauer statt, und zwar zu Gunsten der allmählich zunehmenden Spreitenblattbildung. Die Reduktion hat dann ihr Maximum erreicht, wenn den Bandblättern die intensivste Lichtzufuhr zu Teil wird, wie das für Landformen gilt.

Einem weit höheren Lichtbedürfnis als die Bandblätter sind die Spreitenblätter angepaßt, welche der zweiten bis vierten Lichtregion angehören, entsprechend den Belichtungsverhältnissen, wie sie den Schwimmblättern, „Luftblättern“ und Luftblättern zukommen.

Das Optimum der Belichtung für die Spreitenblattentwicklung deckt sich jedoch nur mit der zweiten resp. dritten Licht-

region, in welcher Schwimmblätter resp. „Luftblätter" gebildet werden, welche Formen ja normalerweise die Alismaceen auszeichnen. Die Vergrößerung, welche diese Blätter den Luftblättern gegenüber erkennen lassen, wird bis zu einem gewissen Grade wenigstens auch als Folge der herabgesetzten Lichtzufuhr zu betrachten sein, wie sie das die Blätter teilweise umgebende Wasser ja mit sich bringt.

Wird jedoch das Optimum der Belichtung nach unten zu überschritten und die Lichtzufuhr immer schwächer, so werden die Spreitenblätter immer spärlicher, können sich aber noch bis zu einer ganz bestimmten Grenze strecken. Bei zu geringer Lichtzufuhr oder auch gänzlichem Lichtmangel findet eine völlige Unterdrückung der Spreitenblätter statt, vorausgesetzt natürlich, daß dieselben nicht zuvor schon am Vegetationspunkt angelegt waren. Wird jedoch das Optimum der Belichtung nach oben zu überschritten und die Lichtzufuhr eine immer intensivere, so findet eine stets zunehmende Reduktion der Blattgröße (besonders Blattlänge) statt, welche Reduktion ihren Höhepunkt dann erreicht hat, wenn den Spreitenblättern die intensivste Lichtzufuhr zu Teil wird, wie das ja außerhalb des Wassers der Fall sein muß. Die Luftblätter der Landform sind der intensivsten Belichtung angepaßt und unter den Spreitenblattformen am stärksten reduziert.

e) Die Temperatur.

Die Temperatur spielt als gestaltbildender Faktor bei den Alismaceen lange nicht die bedeutsame Rolle als die bisher genannten Faktoren.

Erstens haben wir oben bei den Umbildungsprozessen der Standortsformen gesehen, daß die Umbildung der Landform in die Schwimmform resp. Wasserform vor sich gehen kann, ohne daß Temperaturdifferenzen dabei beteiligt sind. So bei Alisma graminifolium, Echinodorus ranunculoides, E. repens und Elisma natans.

Zweitens ist es mir nicht gelungen, die submersen Formen von Echinodorus ranunculoides, Elisma natans und Damasonium stellatum während der Wintermonate (15. Januar bis 15. März) durch Kultur im Treibhaus und künstlich erhöhte Wassertemperatur zur Bildung von Spreitenblättern zu bringen. Es kann somit auch nicht erhöhte Temperatur allein sein, welche bei der Umbildung der Wasserblattform in die Schwimm- resp. Seicht-

wasserform in erster Linie den Ausschlag gibt. Es dürften vielmehr in erster Linie individuelle Eigentümlichkeiten sein, welche hier in Betracht zu ziehen sind.

Aber trotzdem dürfen wir der Temperatur als gestaltbildenden Faktor keineswegs ihre Bedeutung absprechen. Die Bildung von Spreitenblättern kann sicherlich nur dann vor sich gehen, wenn, abgesehen von sonstigen Bedingungen, auch die Temperatur eine gewisse Höhe erreicht hat. Im allgemeinen sind die Bandblätter geringeren Temperaturen angepaßt als die Spreitenblätter. Unter normalen Bedingungen finden die linealen Blätter in der kühlen Jahreszeit vom Herbst bis zum Frühling ihre Hauptentwicklung, während die Spreitenblätter nur während der warmen Jahreszeit zu existieren vermögen. Mit Rücksicht hierauf werden wir somit auch den Satz aufstellen dürfen, daß eine Temperaturerniedrigung hemmend auf die Spreitenblattentwicklung einwirkt zu Gunsten der Bandblattentwicklung, und umgekehrt wird Temperaturerhöhung hemmend auf die Bandblattentwicklung einwirken zu Gunsten der Spreitenblattentwicklung. Ich halte es nicht für unmöglich, daß man z. B. eine Schwimmform von Elisma natans während der Sommermonate durch künstliche Erniedrigung der Wassertemperatur zur Bandblattform reducieren kann.

f) Sonstige äußere Faktoren.

Abgesehen von den bisher genannten können sonst noch alle möglichen Faktoren von außen her einen gestaltbildenden Einfluß auf die Pflanze ausüben.

Eine Mißhandlung, eine Verletzung, eine bloße Übertragung in einen neuen Standort oder sonstige von außen her auf die Pflanze schädlich einwirkende Faktoren können ebenfalls metamorphosierende Wirkung haben und die Pflanze veranlassen, zur Bandblattform zurückzukehren (Alisma graminifolium, S. 43; Elisma natans. S. 151; Sagittaria sagittifolia, S. 232).

2. Innere Faktoren.

Während von äußeren Faktoren eine ganze Reihe gestaltbildenden Einfluß auf die Alismaceen ausüben kann, lernten wir von inneren gestaltbildenden Faktoren nur einen einzigen kennen. Es ist das der Pflanze jeweils zur Verfügung stehende Quantum an Reservestoffen oder das jeweilige Baumaterial, wie ich es auch häufig nannte.

Bei den zahlreich ausgeführten Umbildungsversuchen haben wir folgenden Satz als Regel aufstellen können:

Ein geringes Quantum Baumaterial begünstigt die Entwicklung des Bandblattes, und ein hohes Quantum Baumaterial begünstigt die Entwicklung des Spreitenblattes.

Das jeweilige Quantum an Reservestoffen hängt hinsichtlich seiner Entstehung selbstverständlich zusammen mit äußeren Faktoren und ist in verschiedenen Stadien des Lebens ein verschiedenes Im allgemeinen konnten wir feststellen, daß das Quantum an Reservestoffen ein sehr geringes ist ganz am Anfang und ganz am Ende der eigentlichen Vegetationsperiode, und am bedeutendsten kurz vor der Bildung der Blütenstände. Es kann somit das jeweilige Alter der Pflanze als Maßstab für die jeweilige Reservestoffmenge dienen.

IV. Keimpflanzen.

Was zunächst die Keimfähigkeit der Samen anlangt, so brauchen die Samen von Alisma Plantago, A. graminifolium, Echinodorus ranunculoides, E. repens, Damasonium stellatum und sehr wahrscheinlich auch die von Sagittaria sagittifolia keine Ruheperiode durchzumachen, um keimen zu können. Ihre Auskeimung kann kurze Zeit nach der Reife im selben Sommer stattfinden, sofern sie natürlich in geeignete Standortsbedingungen, d. h. unter Wasser, gelangen. Und somit werden wir auch als allgemeine Regel den Satz aufstellen dürfen, daß das Wasser die Auskeimung der Samen befördert, die Trockenheit dagegen die Auskeimung unterdrückt. Die Samen von Elisma natans konnten erst nach winterlicher Ruheperiode zum Auskeimen gebracht werden, während die Samen von Caldesia parnassifolia von mir überhaupt noch nicht zur Auskeimung gebracht werden konnten.

Bei Echinodorus ranunculoides und Damasonium stellatum können die Samen auf der Mutterpflanze zu Keimlingen sich entwickeln, was dann nicht selten eintritt, wenn Fruchtstände mit ausgereiftem Samen unter das Wasser gelangen. Später pflegen sich die Sämlinge, nachdem sie 2—3 cm lang geworden sind, von der Mutterpflanze abzulösen. Da bei Landformen, deren Fruchtstände stets außerhalb des Wassers verweilen, solches nie vorkommt, so ist auch da das die Samen umgebende Wasser

die Ursache, welche die Samen auf der Pflanze zur Auskeimung gelangen läßt. Diese Eigentümlichkeit reiht die beiden Alismaceen der Gruppe der viviparen Pflanzen ein. Es mag an dieser Stelle besonders darauf hingewiesen sein, daß nach Göbel die Viviparie überhaupt eine biologische Eigentümlichkeit ist, welche bedingt wird durch den Feuchtigkeitsgrad des Standorts. Zu Gunsten dieser Deutung sprechen ja auch meine bei Alismaceen gemachten Beobachtungen. Im übrigen verweise ich den Leser auf den genannten Autor (l. c. IV, S. 459 f.), der sowohl die bis jetzt bekannten viviparen Pflanzen, die alle feuchte Standorte lieben, als auch die zugehörige Litteratur aufführt.

Ebenso wie ältere Individuen auf die verschiedensten Standortsverhältnisse mit verschiedenartigen Formen reagieren, gilt ein gleiches auch für die Sämlinge, nur mit dem Unterschied, daß diese das biologische Verhalten alter Individuen im kleinen repräsentieren.

Bei sämtlichen untersuchten Arten ist der Cotyledon drehrund und pfriemlich. Auf ihn folgen — gleichviel ob die Auskeimung unter Wasser oder auf dem Lande statthat — mehrere lineale Primärblättchen. Bei submerser Lebensweise können auf die submersen Primärblätter als zweite Generation Schwimmblätter folgen und auf diese, als dritte Blattgeneration, „Luftblätter", da, wo solche überhaupt vorhanden sind. Bei Alisma graminifolium bildet auch die Keimlingspflanze niemals Schwimmblätter. Auf die linealen submersen Primärblätter folgen sofort „Luftblätter".

Das Optimum für die Entwicklung der Keimlinge bildet seichtes, etwa 5—12 cm tiefes Wasser. Dabei gelangen sie im späteren Laufe der Entwicklung regelmäßig zur Fruktifikation; nur bleiben ihre Blütenstände im Durchschnitt viel kleiner als die älterer Individuen. Je tiefer das Wasser wird, um so ungünstiger gestalten sich die Fruktifikationsverhältnisse. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe machen sich Hemmungsprozesse geltend. und es kann die Pflanze dann je nachdem auf dem Schwimmblatt- resp. Wasserblattstadium zurückgehalten werden. Völlig submerse Keimlinge pflegen steril zu bleiben, abgesehen von Alisma graminifolium, das submerse Blütenstände erzeugen kann.

Wird jedoch das Optimum für die Gesamtentwicklung der Sämlinge nach oben zu überschritten und findet ein allmählicher Übergang zum Landleben statt, so erfahren dieselben eine alle

Teile betreffende Hemmung. Die Landsämlinge erreichen in der Regel nicht die stattliche Entfaltung wie die Landformen älterer Individuen. Gar nicht selten kommen auch Zwergformen von äußerst zierlichem Habitus zu Stande, deren Blütenstände nicht selten auf wenige und bei gewissen Arten (Alisma graminifolium, Echinodorus ranunculoides, E. repens, Damasonium stellatum) sogar auf eine einzige Blüte reduziert sein können.

V. Vermehrung.

Die Vermehrung kann bei den Alismaceen entweder mit Hilfe von Samen stattfinden oder auf vegetativem Wege.

Bei allen untersuchten Arten werden die Samen reichlich erzeugt und sind auch unschwer zum Auskeimen zu bringen; eine Ausnahme macht Caldesia parnassifolia, die am spärlichsten und offenbar nicht an jeder Lokalität Samen ausreift. Jedenfalls wird die mangelhafte Entwicklung der Samen verursacht sein durch die stets sich bildenden Turionen, welche durch Stoffentzug hemmend auf die Samenbildung einwirken; auch ist im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Arten die Auskeimung der Samen bis jetzt noch nicht bekannt.

Weit interessanter als die Vermehrung mit Hilfe von Samen ist die mit Hilfe von vegetativen Organen. Es handelt sich dabei besonders um mannigfaltige Wechselbeziehungen, die zwischen fruktifikativen und vegetativen Organen bestehen und die vorwiegend von äußeren Standortsverhältnissen reguliert werden.

Entweder besteht die vegetatative Vermehrung gleichzeitig neben der fruktifikativen bei ein und demselben Individuum, oder die vegetative verdrängt die fruktifikative.

a) Gleichzeitiges Bestehen vegetativer und fruktifikativer Vermehrung nebeneinander

finden wir bei allen untersuchten Alismaceen. Bei Elisma natans und Echinodorus repens findet regelmäßig eine Umbildung von Blütenständen in vegetative Ausläufer statt. Die Blütenstände nehmen eine horizontale Lage an, wurzeln sich an den Stengelknoten fest und erzeugen an diesen, abgesehen von Hochblättern und Blüten, auch regelmäßig Laubtriebe, die an Stelle von Blüten resp. Blütenästen aus Hochblattachseln ihre Entstehung nehmen. Sie können durch spätere Löslösung von der Mutter-

achse sich in selbständige Individuen umbilden. Unter den Exoten schließen sich den zwei ebengenannten noch an Echinodorus radicans, E. intermedius und E. macrophyllus.

Bei Sagittaria sagittifolia findet neben der Samenproduktion eine Vermehrung mit Hilfe unterirdischer Knollen statt, welche terminal an einfachen, nur selten schwach verzweigten Ausläufern gebildet werden und sich aus 2 angeschwollenen und stärkemehlreichen Internodien zusammensetzen. Die gleiche Vermehrung mit Hilfe von Knollen besitzen eine Reihe exotischer Arten, die oben genannt wurden.

Bei Alisma Plantago, A. graminifolium, Echinodorus ranunculoides und Damasonium stellatum kann ebenfalls vegetative Vermehrung neben der fruktifikativen auftreten. Die Rhizome dieser Arten verzweigen sich, sie bilden, nachdem sie ein gewisses Alter erreicht haben, mehr oder weniger seitliche Aussprossungen, welche durch Isolation von der Mutterachse ebenfalls zu selbständigen Individuen werden können.

b) Verdrängung der fruktifikativen Fortpflanzung durch die vegetative

kann bei Caldesia parnassifolia, Elisma natans, Echinodorus repens und Sagittaria sagittifolia stattfinden.

Bei Caldesia parnassifolia werden jedenfalls auf Kosten der Samenproduktion als vegetative Vermehrungsorgane eigentümliche Winterknospen oder Turionen gebildet, und zwar an besonderen Turionenständen. Während beim Aufenthalt in seichtem Wasser oder auf dem Lande die Turionenstände gleichzeitig neben Blütenständen gebildet werden, findet in tieferem Wasser je nachdem eine teilweise oder gänzliche Verdrängung der Blütenstände durch die Turionenstände statt. Die Turionenstände sind nichts anderes als vegetativ gewordene Blütenstände oder wenn man will Hemmungsprodukte von Blütenständen, was der morphologische Vergleich und die Zwischenformen beider lehren.

Ganz ähnlich wie bei Caldesia parnassifolia kann auch bei anderen Wasserpflanzen, z. B. bei Utricularia ochroleuca[1]), die Erhaltung und Fortpflanzung der Art an Lokalitäten, wo die Pflanze nicht oder höchst selten zur Blüte gelangt, einzig und allein an die Existenz der Winterknospen gebunden sein.

1) H. Glück, l. c., S. 150.

Ein Verdrängen der fruktifikativen Fortpflanzung durch rein vegetative kann schließlich noch bei Elisma natans und Echinodorus repens eintreten, und zwar dann, wenn sie in zu große Tiefe geraten, wo sie genötigt sind, auf dem Bandblattstadium zu verharren. Es entsteht dann die forma sparganiifolium bei Elisma natans und die forma graminifolius bei Echinodorus repens. Die Bildung von Blütenständen wird bei ihnen ganz unterdrückt, oder richtiger gesagt, die Blütenstandsanlagen wandeln sich von vornherein in vegetative Ausläufer um, welch letztere die Fähigkeit besitzen, durch Zerfall in Einzelsprosse neuen Individuen das Dasein zu schenken.

Bei Sagittaria sagittifolia endlich kann die fruktifikative Region ebenfalls verdrängt werden durch die vegetative. Bei zu hohem Wasserstand wird die Blütenbildung in der Regel unterdrückt. Die Pflanze bildet dann nur untergetauchte Bandblätter oder nur Schwimmblätter, und die an Ausläufern entstehenden Knollen bilden dann die einzigen Vermehrungsorgane der Pflanze. Man vergleiche als Ergänzung zu dem letzten Abschnitt auch das bei den Blütenständen Gesagte.

VI. Überwinterung.

Abgesehen von den Samen, die sowohl unter als auch außerhalb des Wassers überwinterungsfähig sind, besitzen die untersuchten Alismaceen vegetative Überwinterungsorgane von sehr verschiedener Art. Die einzelnen Standortsformen der Alismaceen verhalten sich in dieser Hinsicht ziemlich verschiedenartig. Im allgemeinen hängt solches ab von der individuellen Widerstandsfähigkeit gegen niedere Temperaturen und gleichzeitig von der jeweiligen Wasserzufuhr, welche der betreffende Standort der Pflanze bietet.

Was zunächst die Landformen anlangt, so sind die Luftblätter derselben bei keiner der untersuchten Alismaceen im Freien überwinterungsfähig; dagegen gelingt es, die zum Bandblattstadium zurückgekehrten Landformen von Echinodorus ranunculoides und E. repens im Kalthaus, wo sie vor Frösten bewahrt bleiben, den Winter über am Leben zu erhalten. Weniger günstig dagegen sind solche mit Elisma natans angestellte Überwinterungsversuche ausgefallen, deren Luftblätter meist während des Winters abstarben.

Anders jedoch verhält es sich mit den Rhizomen der Landformen. Am widerstandsfähigsten sind die Rhizome von Alisma Plantago und A. graminifolium, die sich noch regelmäßig im botanischen Garten den Winter über am Leben erhielten. Bei Elisma natans, Echinodorus ranunculoides und E. repens bleibt das Rhizom der Landpflanze im Freien nur ausnahmsweise den Winter hindurch am Leben; wohl aber können die Rhizome dieser Arten im Kalthaus während des Winters am Leben erhalten bleiben.

Bei Sagittaria sagittifolia, Caldesia parnassifolia und Damasonium stellatum ist das Rhizom der Landform, das den Sommer über Blätter und Blütenstände erzeugt hat, nie überwinterungsfähig und pflegt bereits im Spätherbst nach stattgehabter Fruktifikation abzusterben. Es besteht jedoch für Damasonium stellatum die Möglichkeit, daß spät entwickelte Individuen, die nicht mehr zur Blüte gelangen konnten, an frostfreier Stelle wenigstens mit dem Rhizom überwinterungsfähig sind.

Was ferner die Schwimmformen und die Seichtwasserformen anlangt, so sind deren Schwimmblätter resp. „Luftblätter" niemals überwinterungsfähig, wenn auch ausnahmsweise einmal ein „Luftblatt" bei Alisma Plantago, das sich nicht mehr über den Wasserspiegel emporheben konnte, den Winter hindurch am Leben bleibt.

Unter den Schwimmblättern der Alismaceen sind diejenigen von Damasonium stellatum am resistentesten gegen Kälte; und bleiben oft so lange erhalten, bis sie von einer Eisdecke zerstört werden. Die Seichwasserformen von Alisma Plantago und A. graminifolium sterben mit Eintritt der kalten Jahreszeit bis auf das Rhizom ab, das bei jeder Wassertiefe überwinterungsfähig ist. Und die Schwimm- resp. Seichtwasserformen von Echinodorus, Elisma und Damasonium wandeln sich, wenn sie sich zur Überwinterung anschicken, in submerse Formen um.

Die submersen Formen der Alismaceen verhalten sich dagegen ganz anders wie die Schwimm- und Landformen. Diejenigen von Elisma natans, Echinodorus ranunculoides, E. repens und Damasonium stellatum können mit ihren Wasserblättern den Winter über nicht nur ausharren, sondern führen die Vegetation der Pflanze noch fort, wenn auch langsam und stoßweise. Dabei gilt jedoch als Voraussetzung, daß die betreffenden Individuen

so tief im Wasser stehen, daß ein Einfrieren der Blätter in Eis nicht stattfinden kann.

Alisma Plantago und A. graminifolium pflegen nur ausnahmsweise überwinterungsfähige Wasserformen zu bilden. Solches gilt für submerse, mit Bandblättern versehene Keimlinge, die spät im Sommer zur Entwicklung gekommen waren und in Folge eintretender Kälte an der Erzeugung höherer Blattorgane gehindert wurden.

Für Sagittaria sagittifolia bilden die Knollen und für Caldesia parnassifolia die Turionen die einzigen vegetativen Überwinterungsorgane bei allen Standortsformen, während die Hauptachse beider nach der Bildung von Blättern und Blütenständen im Spätherbst stets zu Grunde geht. Die Knollen resp. Turionen können sowohl in feuchter Erde als auch unter Wasser den Winter überdauern.

VII. Resultate für die Systematik.

Es ist vielleicht manchem willkommen, wenn die bei meiner Untersuchung gewonnenen Resultate, soweit sie die Systematik berühren, noch eigens in kurze lateinische Diagnosen zusammengefaßt werden. Spezielle Angaben über Blüten und Fruchtbildung habe ich nur da gegeben, wo es unbedingt nötig war. Es mögen dieselben aus Buchenau ergänzt werden. Desgleichen müssen auch die Gattungsdiagnosen genanntem Autor entnommen werden, da hinsichtlich dieser keine Änderung eintritt.

Alisma Plantago (L.) Michalet

[= A. P. *α* Michaletii, Ascherson et Graebner].

Stili satis recti, aliquanto longiores ovario. Pluribus carpellis maturis unus tantum sulcus dorsalis. Folia primana semper phyllodio petiolacea facta cum lamina plus minusve pusilla. Submersa linearia folia ordine solum in blasto. Vita submersa plerumque folia natantia longipetiolata et postea longipetiolata folia laminate emersa exsistunt.

var. latifolium Kunth.

(Buchenau, Alismataceae, l. c., p. 13).

forma aquaticum Glück.

Varie semimersa. Folia 3—4(6); longitudo 20—126 cm; petiolus 3—10 tantus quam quanta lamina est. Lamina natans aut verti-

caliter erecta. Lamina natans semper angustior longiorque quam lamina aerea, neque unquam in basi cordata. Lamina foliorum emersorum 3—23 cm longa et 1,5—10,5 cm lata. Lamina foliorum natantium 3—12 cm longa et 0,9—3,4 cm lata. Inflorescentiae 1—3; 30—110 cm altae; in aqua profunda saepius cum panniculata deminuta.

forma terrestre Glück.

Planta semper terrestris. Folia 5—20 plerumque; rosulato-effusa, 5,5—17(29) cm longa; petiolus $^1/_2$—$2^1/_2$ partibus maior lamina. Lamina ovata aut late ovata, acuminata; in basi rotundata aut paulum cordata; 2,5—12 cm longa et 1,5—5,5 cm lata. Inflorescentiae 1—2; 20—55 cm altae.

Naniforma: Folia tantum 2—4 cm longa; lamina 1,4—2,5 cm longa et 0,6—1 cm lata; inflorescentia una, 7,5—15 cm alta.

var. lanceolatum Schultz.

Lamina semper lanceolata. In basi et apice acuminata aut infra sensim attenuata.

forma aquaticum Glück.

Planta semper semimersa. Folia pauca, 3—4; semper longipetiolata 12—92 cm longa. Lamina natans aut verticaliter erecta; lamina foliorum emersorum 4—26 cm longa et 1,3—6,4 cm lata; lamina foliorum natantium semper minor. Inflorescentiae 1—3; 32—92 cm altae.

Duo varietates latifolium et lanceolatum multas formas transitorias ostendunt.

forma terrestre Glück.

Planta semper terrestris. Folia erecta, 6—16. Tota longitudo 7—16 cm; petiolus $^1/_2$—$1^1/_2$ tantus quam quanta lamina est. Lamina oblonge lanceolata aut anguste lanceolata; in apice et in basi acuminata aut in basi attenuata; 4—8,5 cm longa et 0,8—1,5 cm lata. Inflorescentia 1(2—3), 14—45 cm alta.

Naniforma: Folia 3,5—5 cm longa: inflorescentia usque 13,5 cm alta.

Alisma graminifolium Ehrh.

Stilus semper ovario suo brevior et semper adunce distortus. Carpella fere semper dorsaliter bisulcata sunt.

forma angustissimum Ascherson et Graebner.

Folia tota submersa linearia 15—86 cm longa et 1,5—15 mm lata. Inflorescentiae 1—2; emersae vel submersae; 20—130 cm altae; rami inflorescentiae interdum curvati.

forma typicum (Beck-Managetta).

Planta semimersa. Folia primana linearia, submersa 15—50 cm longa et 5—8 mm lata. Folia postera longe petiolata erecta et lamina aerëa; 30—72 cm longa. Lamina elliptica usque anguste lanceolata, basi attenuata; 8—12(16) cm longa et 1—3,5 cm lata. Inflorescentiae 1—4; 30—70 cm altae; rami inflorescentiae saepe curvati.

forma terrestre Glück.

[= A. arcuatum Michalet].

Planta semper terrestris. Folia primana linearia, 2—12 cm longa et 1,8—3,5 mm lata. Folia postera semper petiolata, 5—19 cm longa; petiolus 1—2½ tantus quam quanta lamina est. Lamina late ovata usque anguste lanceolata; 3—10 cm longa et 8—38 mm lata. In apice acuminata et in basi in petiolum attenuata, numquam vero rotundata aut cordata. Folia celeriter emoriuntur. Inflorescentiae singularum plantarum 1—2, 10—60 cm altae.

forma pumilum (Nolte).

Forma terrestris misera et plerumque simine nata. Folia 2—4; anguste spathulata, usque anguste lanceolata, 1,6—6 cm longa et 2—3 mm lata. Inflorescentia 5,5—10,5 cm alta et 1—2 umbellis instructa. Umbellae 1—3 florae; saepe in inflorescentia ad unum terminalem florem deminuta est.

Echinodorus ranunculoides (L.) Engelmann.

(Buchenau Alismataceae, l. c., p. 26).

forma typicus Glück.

Folia primana submersa, linearia; folia secunda natantia; folia postrema verticalia. longissime petiolata, laminata, 12—42 cm longa, lamina 3—9 cm longa et 3—20 mm lata. 1—4 inflorescentiae, 15—65 cm altae; instructae cum 1—2(3) umbellis, quibus raro plus 5—13 cm radii sunt.

In medio inter formam terrestrem et formam zosterifolium posita.

forma natans Glück.

Ad decem folia natantia gignens cum lamina natante lanceolata. Folia 30—54 cm longa, lamina 4—8,5 cm longa et 2,5—13 mm lata. Petiolus infirmus; transversaliter sectus late ellipticus aut fere rotundus. F. natans plerumque status sensim praeteriens; fere semper sterilis, raro 1—2 emersis inflorescentiis longis ornata.

forma zosterifolius Fries.

Forma linearifolia prorsus submersa. Hieme in vadis et aestate in profundiore aqua invenitur. Numerus foliorum linearium in stolone 4—17. Folia 10—35 cm (raro —56 cm) longa et 2—7,5 mm lata. Plerumque sterilis, raro 1—2 inflorescentiis, 50—75 cm altis ornata.

forma terrestris Glück.

Folia primana in forma rosularum disposita; 2—7 cm longa et 2—2,5 mm lata; linearia. Folia primana vere et autumno reperiuntur.

Folia petiolata 2,5—12 cm longa. Lamina anguste-lanceolata usque lanceolata, ad apicem acuminata, tam longa aut paulo longior quam petiolus. Lamina 1,8—6 cm longa et 3,5—8 mm lata.

Plerumque floribus et fructibus abundans. Inflorescentiae oblique ascendentes aut prostratae, 2,5—23 cm longae. Singulis inflorescentiis 1—2 unilaterales umbellae 3—17 radiorum sunt.

forma pumilus Glück.

Misera et semine nata forma terrestris cum 3—5 (7) foliis. Folia linearia-lanceolata, 1,5—3 (8,5) cm longa et 1,5—3 mm lata. 1—2 inflorescentiae, valde pusillae, 4—5 cm altae, 1—2 floribus ornatae.

Echinodorus ranunculoides var. repens (Lam.).

Planta semper stolonifera. Solis in stolonibus radicantibus flores fiunt, si flores adsunt. Planta parva et magis tenuis quam typus.

forma terrestris Glück.

Folia primana linearia rosulas formantes 1,2—5,5 cm longa et 1,5—2,5 mm lata, vere et autumno persistentes.

Folia postera petiolata, anguste lanceolata. Petiolus $1^1/_2$—2 lamina longior. Inflorescentiae modo stolonum formatae, 4—12 cm (raro — 40 cm) longae, cum 1—4 unilateralibus umbellis. Umbella frondescens et in basi celeriter radicans.

forma natans Glück.

Folia natantia axis primarii 10—30 cm longa. Lamina anguste lanceolata aut oblonge lanceolata, 20—28 mm longa et 3—6 mm lata. Stolones 15—46 cm longi. Flores aqua plus minusve impediti. In nodis stolonum folia natantia, folia submersa aut folia transitoria.

forma graminifolius Glück.

Planta tota submersa; nihil nisi folia aquatica linearia gerens. Stolones 20—38 cm longi; cum internodiis 2—5. Folia 2—14,5 cm longa et 1—4 (6) mm lata.

forma pumilus Glück.

Misera forma terrestris semine nata. 3—4 folia, 1,2—1,5(4,7) cm longa et 0,8—1,5 (2,5) mm lata. 1—2 inflorescentiae, valde deminutae, 3,7—4,3 (7,0) cm altae uniflorae aut biflorae. In involucro inflorescentiae saepe minutissima axis innovans exsistit, qui oculis solis saepe vix cerni potest.

Elisma natans (L.) Buchenau.

(Buchenau, Alismataceae, p. 17).

forma typicum Ascherson et Graebner.

Planta per aestatem folia natantia et folia submersa gignens. Folia submersa 5—37 cm longa, 1,5—5 mm lata. Folia natantia 25—74 cm longa. Lamina foliorum natantium 1,8—3,3 cm longa, 7—12 mm lata. Axis primarius 1—4 caulibus floriferis natantibus instructus. Inflorescentiae 30—62 (76) cm longae, compositae e 3—5 verticillis. Verticilli uni-vel biflori et frondescentes. Praeterea in axi primario inveniunter stolones steriles, 10—62 cm longi, compositi e 2—4 internodiis; in nodis stolonum praecipue folia submersa linearia. Stolones steriles haud raro transeunt in caules floriferos.

forma repens Ascherson et Graebner.

In aqua haud profunda vivens. Planta per aestatem nihil nisi folia natantia gignens. Axis primarius instructus 4—10 foliis, 5—16 cm longis. Lamina natans late elliptica, in basi et apice rotundata, 10—32 mm longa, 7—17 mm lata. Axis 1—4 stolonibus instructus, 10—56 cm longis. Stolones compositi e 1—9 internodiis. In nodis stolonum 1—4 folia natantia et 1—2 flores.

Haec duo formae (repens et typicum) autumno semper in formam sparganiifolium commutantur.

forma sparganiifolium Fries.

Forma aquatica omni parte submersa; tantum folia aquatica linearia gignens. Stolones semper adsunt, ad 5—25(62) cm longi atque cum 2—4 internodiis. Folia aquatica linearia, infirma, 3—36 cm longa et 1,5—5 mm lata. Hieme in vadis et aestate in profundiore aqua exstans. Forma sterilis; raro inflorescentia instructa.

forma terrestre Glück.

3—6 folia primana; anguste linearia, 10—25 mm longa et 0,5—2 mm lata, autumno et vere persistentes. Folia postera axis primarii 4—12, rosulas formantia, petiolata; 1,7—6,3 cm longa. Lamina ovata aut oblonge ovata, in apicem acuminata. Lamina 12—30 mm longa et 5—15 mm lata. Stolones 4—12 cm longi cum 1—5 internodiis. In nodis stolonum radicantibus 2—5 parva folia et flores plane solitarii.

Caldesia parnassifolia (Bassi) Parl.

[= C. p. var. *α* minor Micheli; Buchenau, Alismataceae, p. 16].

forma natans Glück.

[= f. dubium Willd].

Folia primana 2—6; linearia, taeniaeformia, 3,5—28 cm longa et 1,5—5 mm lata. Folia postera natantia 3—8, semper longipetiolata; 10—91 cm longa. Lamina primigenorum foliorum natantium late elliptica et in utroque termino rotundata. Lamina posterorum foliorum natantium ovata et in basi plus minus profunde cordata, 3—8,5 cm longa et 1,8—6 cm lata. 1—2 inflorescentiae, 15—91 cm altae.

Juxta inflorescentias 1—3 caules proliferi, turiones gerentes aut — in profundiore aqua — solitarii in planta. 5—54 cm longi; plerumque simplices, raro paulum ramificati; cum 1—8 internodiis, plerumque tres turiones gerentibus. Turiones fusiformes et a latere compressae, 16—20 mm longae, 3,5—5 mm latae, 1,5—2 mm crassae.

forma terrestris Ascherson et Graebner.

Planta semper terrestris. Folia primana brevissima, linearia valde reducta. Folia postera 4—14; petiolata, 3—15 cm longa. Lamina in basi paulum emarginata, vix cordata; 2—5,5 cm

longa et 1,4—4,7 cm lata. 1—2 inflorescentiae; 10—46 cm altae, cum 1—4 verticillis ramorum.

Caules proliferi, turiones gerentes, plerumque iuxta inflorescentias, 3—11 cm longi. Turiones 8—12 cm longae et 1,5—2 mm latae.

Naniforma: Planta in omnibus partibus valde reducta. Folia 1,7—3 cm longa. Lamina 8—17 mm longa et 5—13 mm lata. Inflorescentiae 9—18 cm alti; saepe tantum 2—3 flores gerentes.

Damasonium stellatum (Rich.) Pers.

(Buchenau, Alismataceae, p. 19).

forma natans Glück.

Primana folia ad formam graminifolium vel ad formam spathulatum pertinent. Natantia folia longipetiolata, 15—48(86) cm longa. Lamina primigenorum foliorum natantium late linearis, in apice et in basi rotundata. Lamina posterorum oblonga aut oblonge ovata et in basi paululum cordata. Lamina foliorum natantium 2,3—7 cm longa et 3—26 mm lata. Inflorescentiae 1—7, 20—56 cm altae.

forma graminifolium Glück.

Forma aquatica semper sterilis, omni parte submersa; tantum folia aquatica linearia gignens; praecipue primo vere persistens et aestate tantum in profundiore aqua. Rhizoma 5—19 folia gerens. Folia linearia 3—17 cm longa, 2—3,5 mm lata. In formam sequentem saepe transeuns.

forma spathulatum Glück.

Planta submersa tantum sterilis. Rhizoma singulum 8—15 foliis ornatum, 4—16 cm longis. Folia petiolata, lamina semidiaphana instructa. Lamina late linearis in utroque termino rotundata, aut in apicem acuminata, 0,8—3,5 cm longa, 2—5 mm lata. Invenitur praecipue autumno et hieme, aestate tantum in profundiore aqua.

forma terrestre Glück.

Folia primana tantum in plantis minoribus vere et autumno, linearia, perpusilla. Folia postera brevipetiolata, plus minusve rosacea; 1,8—10,5 cm longa. Lamina oblonge lanceolata aut oblonge ovata, in apicem paulum acuminata, in basi paululum cordata

aut recte truncata. Lamina 1—4 cm longa et 3—20 mm lata. Petiolus tam longus aut longior quam lamina. 1—5 inflorescentiae, 3—22 cm altae.

forma pumilum Glück.

Misera forma terrestris semine nata. Folia satis parva et saepe in rosulas diffusa. 1—3 inflorescentiae, valde reductae, cum 1—3 floribus.

Sagittaria sagittifolia L.

(Buchenau, Alismataceae, p. 46).

forma typica Klinge.

Folia primana 6—9, late linearia, semidiaphana, submersa, 7—79 cm longa et 4—20 mm lata. Folia transitoria valde variabilia, plus minus distincte a petiolo discreata. Folia secunda natantia 1—4, usque 110 cm longa. Lamina natans 3,5—10,7 (14) cm longa et 2,5—4 (7,5) cm lata, elliptica vel ovata, basi plus vel minus profunde incisa, lobis approximatis. Folia postrema erecta 1—7; 30—99 cm longa. Lamina triangularis, sagittata, lobis divergentibus, 6,5—15 (27) cm longa, 4—22,5 cm lata (distantia loborum).

Inflorescentiae 1—2, 20—110 cm altae cum 2—8 verticillis

Stolones subterranei 2—6, 10,5—121 cm longi et 2—14 mm lati. Tubera stolonum 6—28 mm longa et 4—20 mm lata.

forma natans (Klinge).

Forma natans similis est formae typicae; sed forma nihil nisi folia linearia et folia natantia gignens. Planta sterilis vel unam inflorescentiam gignens. In aqua profundiore.

forma terrestris (Klinge).

Planta semper terrestris. Folia primana 5—7, linearia, humifusa, 1,5—4(8,5) cm longa, 2—4,5(8) mm lata. Folia transitoria cum lamina elliptica vel subsagittata. Folia postera 4—6, 8—20 cm longa. Lamina ovata basi subsagittata vel triangularis sagittata; lamina 3,5—8,3 cm longa et 1,8—3,8 cm lata. Planta sterilis aut una inflorescentia ornata. Inflorescentia erecta, 11—27 cm longa, cum 2—3 verticillis. Axis primarius cum 2—4 stolonibus subterraneis instructus tubera terminalia gerentibus. Stolones 4,5—14 cm longi. Tuber 8—15 mm longum et 7—13 mm crassum.

forma vallisneriifolia Cosson et Germain.

Planta omni parte submersa; per aestatem tantum folia linearia semipellucida vel singulariter folia laminata gignens. 8—16 folia linearia, 40—250 cm longa et 4—32 mm lata. Planta sterilis, perraro inflorescentia valde elongata instructa. In aqua stagnanti profunda vel aqua fluminum vivens.

VIII. Schlußwort.

Wir sahen, daß den Alismaceen — abgesehen von ihren eigentlichen Anpassungserscheinungen — zweierlei Blattformen zukommen; einmal lineale Blätter und außerdem gestielte Spreitenblätter. Beide Blattformen gehören als solche zu den individuellen Eigenschaften dieser Pflanzen und haben mit ihrem Anpassungsvermögen nichts zu tun. Es sind „Organisationsmerkmale", wie sie Naegeli und von Wettstein[1]) bezeichnet haben. Diese beiden Blattformen als solche sind ebensowenig wie bei anderen, weniger polymorphen Pflanzen irgend einer Erklärung fähig. Die Organisationsmerkmale werden abhängig gemacht von der stofflichen Zusammensetzung des Protoplasmas, in die wir keinen näheren Einblick haben. Im Gegensatz zu den Organisationsmerkmalen stehen die „Anpassungsmerkmale". Die „Anpassungsmerkmale" kommen hauptsächlich zu Stande durch „direkte Anpassung" an äußere Faktoren. Die Anpassungserscheinungen der Alismaceen sind direkte Anpassungen. Wir haben ja gesehen, daß die Anpassung der Alismaceen hauptsächlich durch äußere Faktoren zu Stande kommt, während von inneren Faktoren mit Sicherheit nur ein einziger in Betracht gezogen werden konnte. Auch von Wettstein gibt für die Anpassungsmerkmale das Mitwirken innerer Faktoren zu, indem er Kreuzung und Heterogenese bei dem Zustandekommen der Anpassungsmerkmale nicht gänzlich ausschließt.

Analoga zu den untersuchten Alismaceen bieten sicherlich viele alpine und polare Gewächse hinsichtlich ihrer Anpassungsfähigkeit an den Standort. Wie freilich die direkte Anpassung ursprünglich zu Stande gekommen ist, darüber wissen wir bis jetzt

1) von Wettstein, l. c. I, S. 188.

so viel wie nichts. Zur weiteren Orientierung über diese Fragen verweise ich den Leser auf die diesbezüglichen und unten näher zitierten Arbeiten von Goebel (l. c. II) und von v. Wettstein.

Zum Schluß wollen wir noch einen kurzen Ausblick tun auf das phylogenetische Alter der Blattformen bei den Alismaceen, was aber nur, um das von vornherein zu bemerken, mit einem gewißen Vorbehalt geschehen kann.

Wenn ich auch von den bekannten Alismaceengattungen nur die Hälfte untersucht habe und von diesen auch nur einzelne Vertreter, so dürfte das zunächst kein Hindernis sein, um auf die phylogenetische Blattentwicklung der Alismaceen überhaupt einen Ausblick zu tun. Aus der vorliegenden systematischen Bearbeitung der Alismaceen durch Buchenau[1]) ist zur Genüge zu ersehen, daß den übrigen Alismaceen im Grunde genommen keine anderen Blatt-Typen zukommen als den von mir untersuchten Arten. Wir können daher die uns jetzt näher bekannten Gattungen mit Rücksicht auf ihre definitive Blattform als Repräsentanten einzelner Blatt-Typen betrachten.

Für eine phylogenetische Blattentwicklung der Alismaceen müssen folgende Momente in Betracht gezogen werden.

1. Sahen wir, wie bei allen untersuchten Alismaceen lineale Primärblätter die Blattentwicklung einleiten, auf diese folgen Übergangsblätter, und endlich kommen die definitiven Spreitenblätter zum Vorschein. Diese letzteren sind verschiedenartig gestaltet und können unschwer in eine morphologische Reihe zusammengestellt werden, die mit dem lanzettlichen oder länglichen Blatt als dem einfachsten beginnt und mit dem vollendetsten, dem Pfeilblatt der Sagittaria, abschließt.

2. Muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß gewisse Arten der untersuchten Alismaceen in jugendlichen Altersstadien nahen Verwandten ähnlich sind, von welchen sie aber später im fertigen Zustand abweichen. Z. B. der Seichtwasserkeimling von Alisma Plantago, Damasonium stellatum und Sagittaria sagittifolia gleicht, so lange er als Schwimmpflanze mit noch anhaftenden submersen Bandblättchen vegetiert, dem Elisma natans, von dem die drei erstgenannten Arten im fertigen Zustand jedoch wesentlich abweichen.

1) Buchenau, l. c. I.

Durch Hildebrand (l. c.) und Goebel[1]) haben wir schon eine Reihe anderer Pflanzen kennen gelernt, bei denen ganz Ähnliches stattfindet. Derartige habituelle Ähnlichkeiten lassen sich aber auch unschwer auffinden zwischen den Übergangsblättern, wie sie bei der Keimung von Knollen resp. Knospen von Sagittaria und Caldesia erzeugt werden einerseits, und den definitiven Laubblättern des Elisma anderseits. Diesen Beispielen ließen sich in der Familie der Alismaceen jedenfalls noch eine ganze Reihe anderer an die Seite setzen.

3. Zeigt die Entwicklungsgeschichte[2]) der Pfeilblätter von Sagittaria sagittifolia, daß das erste Entwicklungsstadium des Pfeilblattes ein ungegliedertes längliches Gebilde ist, das sich einem Bandblatt an die Seite setzen läßt; das zweite Entwicklungsstadium repräsentiert ein in Stiel und längliche Spreite differenziertes Blattorgan, wie es etwa einem fertigen Übergangangsblatt entspricht, und erst das dritte Entwicklungsstadium repräsentiert die Pfeilblattform.

Wenn wir einerseits die ontogenetische Entwicklung des Einzelindividuums als Repräsentantin der phylogenetischen für die ganze Familie betrachten und anderseits die an einem Sproß aufeinander folgenden Blattformen als Repräsentanten fixierter phylogenetischer Entwicklungsstufen betrachten[3]), so werden wir uns folgendermaßen ein Bild (Fig. 25) konstruieren können von der phylogenetischen Entwicklung der Blattformen bei den Alismaceen.

Den ältesten Blatt-Typus (I) der Alismaceen würden diejenigen Arten repräsentieren, die keine andere Blattform als lineale Blätter zu erzeugen im Stande sind. Unter den von mir untersuchten Arten befindet sich zwar keine derartige Pflanze, wohl aber gibt es in der Familie der Alismaceen eine ganze Reihe solcher Arten. So z. B. Sagittaria teres Watson[4]).

Den zweiten phylogenetischen Blatt-Typus (II a und b) der Alismaceen würden diejenigen Arten repräsentieren, deren definitive Laubblätter mit ihren lanzettlichen oder länglichen Spreiten sich dem Bandblatt am meisten nähern; so Alisma graminifolium und Echinodorus ranunculoides, bei welchen die Bandblattregion eine sehr wichtige Rolle spielt. Auch haben wir ja gesehen, daß

1) Göbel, l. c., V, S. 32.
2) Göbel, l. c., I, S. 292f.
3) cf. Schäffer, l. c.
4) Buchenau l. c., I, Fig. 17, S. 54.

A. graminifolium, in dem Optimum der Gesamtentwicklung befindlich, recht häufig blühende Bandblattformen zur Entwicklung bringt, was bei E. ranunculoides schon viel seltener vorkommt.

Den dritten phylogenetischen Blatt-Typus (III) würden diejenigen Arten bilden, die als definitive Blattform Spreitenblätter mit breit-elliptischer und vom Blattstiel scharf abgesetzter Blattfläche besitzen, so Elisma natans. Auch bei ihr spielt die Bandblattform noch eine recht wichtige Rolle und kann gelegentlich auch für sich allein zur Blütenbildung schreiten.

Den vierten phylogenetischen Blatt-Typus (IV a und b) der Alismaceen würden diejenigen Arten repräsentieren, bei denen die definitive Blattform an ihrer Basis einen kleinen Ausschnitt aufweist, so Damasonium stellatum und Alisma Plantago, und zwar dürfte Damasonium stellatum noch eine Stufe tiefer stehen als Alisma Plantago, da bei Damasonium stellatum die linealen Blätter eine viel größere Bedeutung haben als bei Alisma Plantago.

Den fünften phylogenetischen Blatt-Typus (V) der Alismaceen würden solche Arten bilden, die als vollkommenste Blattform tief ausgebuchtete, nymphäaceenartige Blätter besitzen, so bei Caldesia parnassifolia. Die linealen Blätter treten bei ihr so sehr zurück,

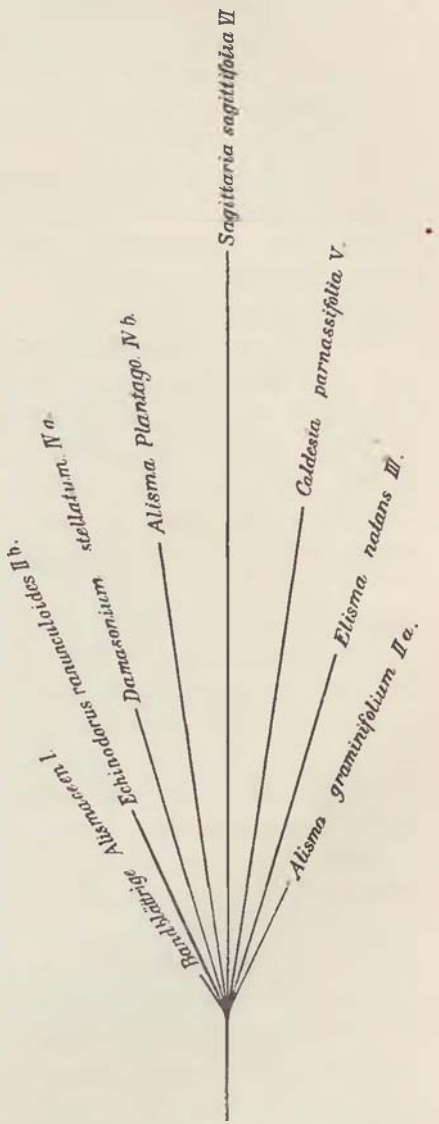


Fig. 25. Schema für die phylogenetische Entwicklung der Laubblätter bei den Alismaceen.

daß eine Bandblattform im systematischen Sinne nicht mehr gebildet wird.

Den sechsten und jüngsten Blatt-Typus (VI) der Alismaceen endlich würden solche Arten aufweisen, deren definitive Blätter die tiefste Ausbuchtung aufweisen, so die pfeilförmigen Blätter der Sagittaria sagittifolia. Wenn auch die Bandblattform der Sagittaria eine viel wichtigere Rolle spielt als bei Caldesia, so kann dieselbe im besten Fall nur während des Sommers ihre Existenz führen. Die Region der Übergangsblätter ist bei ihr wie bei keiner zweiten Art ausgebildet. Es lassen sich Übergangsblätter ausfindig machen, die den Typen II bis V an die Seite gestellt werden können.

Wenn ich das phylogenetische Alter der Alismaceenblattformen in eben angegebener Weise formuliert habe, so geschieht es deshalb, um der spekulativen Richtung unserer Zeit Rechnung zu tragen. Ich möchte aber ausdrücklich bemerken, daß wir einer solchen phylogenetischen Deduktion durchaus keine übermäßige Bedeutung beimessen dürfen. Mag auch in vielen Fällen ein kompliziertes Gebilde das Endprodukt einer vom Einfachen ausgehenden Entwicklungskette repräsentieren, so stehen diesen Fällen doch solche gegenüber, in denen ein einfaches Gebilde durch Rückbildung eines komplizierten seine Entstehung genommen hat. Die phylogenetische Blattentwicklung der Alismaceen kann in oben skizzierter Weise vor sich gegangen sein; darneben besteht aber auch die Möglichkeit, daß diejenigen Formen, die heute keine andere Blattform als Bandblätter bilden und die uns die primitivsten zu sein scheinen, einen viel komplizierteren Weg in ihrer Entwicklung durchgemacht haben und durch Rückbildung von Spreitenblattformen entstanden sind. Es ist hier nicht der Ort, um auf die Schattenseiten phylogenetischer Deduktionen näher eingehen zu können. Es ist ja in unserer Zeit von den verschiedensten Seiten [1]) darauf hingewiesen worden, auf welch schwankender Basis derartige Konstruktionen im Pflanzen- und Tierreich beruhen und wie groß ihre Abhängigkeit von rein subjektiven Vorstellungen ist.

---

1) Ich möchte hier auch auf den von Göbel (l. c. VI) auf dem „International congress of arts and science" gehaltenen Vortrag aufmerksam gemacht haben.

Register der genannten Pflanzen[1].

Alisma alpestre Cosson 104.
„ arcuatum Michalet 1; 5; 46 ff.
„ „ forma angustifolium Beck-Managetta 4.
„ „ forma lanceolatum Buchenau 52; 60.
„ „ forma oblongum Caspary 2.
„ „ forma pumilum Nolte 59.
„ „ forma typicum Beck-Managetta 4.
„ **graminifolium Ehrh.** 5; 36.
„ „ forma aestuosum (Bolle) 61.
„ „ forma **angustissimum Ascherson et Graebner** 37 f.; 43 f.; 57 f.
„ „ forma **lanceolatum (Buchenau)** 52; 60.
„ „ forma **pumilum (Nolte)** 59.
„ „ forma **terrestre Glück** 46 ff.
„ „ forma **typicum (Beck-Managetta)** 40 ff.
„ Michaletii Ascherson et Graebner 2; 5.
„ „ var. stenophyllum Ascherson et Graebner 6.
„ natans = Elisma n. 118 ff.
„ parnassifolium Bassi = Caldesia p. 153 f.
„ Plantago L. 1.
„ **Plantago (L.) Michalet** 5.
„ „ var. canaliculatum A. Br. et Bouché 6.
„ „ var. graminifolium Wahlenbg. 1; 36 ff.
„ „ var. **lanceolatum Schultz** 1; 6.
„ „ „ „ forma **aquaticum Glück** 11 f.
„ „ „ „ forma **terrestre Glück** 14 f.
„ „ var. **latifolium Kunth** 1; 6.
„ „ „ „ forma **aquaticum Glück** 10 f.
„ „ „ „ forma **terrestre Glück** 13 f.
„ „ „ parviflorum (Pursh) Torr. 6.

1) Dieses Register bezieht sich nur auf den speziellen Teil der Arbeit.

Alisma ranunculoides L. = Echinodorus r. 115.
„ ranunculoides Willd. 128.

Caldesia parnassifolia (Bassi) Parl. 153.
„ „ forma dubium (Willd.), Ascherson et Graebner 155.
„ „ forma **natans Glück** 155.
„ „ forma **terrestris Ascherson et Graebner** 164.
„ reniformis Don. 154; 162; 164.

Damasonium Bourgaei Cosson 174; 186 f.
„ „ var. compactum Micheli 190.
„ polyspermum Cosson 174; 186 f.
„ **stellatum (Rich.) Pers.** 173 ff.
„ „ forma **graminifolium Glück** 174; 178 ff.
„ „ forma **natans Glück** 174; 175 ff.
„ „ forma **pumilum Glück** 174; 190.
„ „ forma **spathulatum Glück** 174; 178 ff.
„ „ forma **terrestre Glück** 174; 183 ff.

Echinodorus alpestris (Cosson) Micheli 104.
„ intermedius Griseb. 103.
„ macrophyllus Micheli 103.
„ radicans Engelmann 103.
„ **ranunculoides (L.) Engelmann** 76 ff.
„ „ var. alpestris Cosson 104.
„ „ var. elongata Beaudouin 106.
„ „ forma **natans Glück** 79 f.
„ „ forma **pumilus Glück** 92 f.
„ „ forma **terrestris Glück** 82 ff.
„ „ forma **typicus Glück** 80 f.
„ „ forma **zosterifolius Fries** 81 f; 87 ff.
„ „ var. **repens (Lam.)** 77; 97 ff.
„ „ „ „ forma **graminifolius Glück** 107 f.
„ „ „ „ forma **natans Glück** 104 f.
„ „ „ „ forma **pumilus Glück** 111.
„ „ „ „ forma **terrestris Glück** 100 ff.

Elisma natans (L.) Buchenau 118 ff.
„ „ forma fluitans Buchenau 124.
„ „ forma **repens Ascherson et Graebner** 120; 122.
„ „ forma repens Buchenau 130.

Elisma natans var. repens Reichenbach 130.
„ „ forma **sparganiifolium Fries** 120; 121; 125; 128; 135 ff.
„ „ forma **terrestre Glück** 120; 130 ff.
„ „ forma **typicum Ascherson et Graebner** 120; 124; 126; 129.

Sagittaria alpina Willd. 198; 202; 206 f.
„ Engelmanniana Smith 202.
„ graminea Michx. 202.
„ lancifolia L. 202.
„ latifolia Willd. 198; 202.
„ longiloba Engelmann 202.
„ longirostra Smith 202.
„ papillosa Buchenau 202.
„ platyphylla (Engelmann) Smith 202.
„ **sagittifolia L.** 197 ff.
„ „ var. Bollei Ascherson et Graebner 200; 205.
„ „ forma butomoides Ascherson et Graebner 206.
„ „ forma heterophylla Schreber 204.
„ „ forma **natans (Klinge)** 198; 199 ff.
„ „ var. obtusa Bolle 204.
„ „ forma pumila Ascherson et Graebner 207.
„ „ forma stagnalis Klinge 223.
„ „ forma stratiotoides Bolle 223.
„ „ forma **terrestris (Klinge)** 198; 207 ff.
„ „ forma **typica Klinge** 198; 199 ff.
„ „ forma **vallisneriifolia Coss. et Germ.** 198; 210 ff.; 216 ff.
„ „ forma sparganioides Klinge 203.
„ sinensis Sims. 198; 202.
„ subulata (L.) Buchenau 202.

Zitierte Literatur.

Adamow, W. v., Über Sagittaria alpina Willd. (Sag. natans Pall.); einem bisher noch unbekannten Bürger der europäischen Flora. (Scripta Botanica Hort. Universitatis Imperialis Petropolitanae, 1897, Fasciculus XIV).

Ascherson, P., Flora der Provinz Brandenburg, der Altmark und des Herzogtums Magdeburg. Berlin 1864.

Ascherson, P. u. Graebner, P., Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. I. Leipzig 1896.

Beck von Managetta, Flora von Niederösterreich. 3 Teile. Wien 1890—1893.

Bolle, C., Notiz über die Alismaceenformen der Mark. [Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, III. u. IV. Heft, S. 159f. Berlin 1861—1862].

Buchenau, Fr. (I), Alismataceae in Englers Pflanzenreich, 16. Heft. Leipzig 1903.

Buchenau, Fr. (II), Index criticus Butomacearum, Alismacearum, Juncaginearumque. [Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen 1868].

Buchenau, Fr. (III), Index criticus Butomacearum, Alismacearumque hucusque descriptarum. Nachträge. [Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen, 1871, Bd. II.

Buchenau, Fr. (IV), Flora der nordwest deutschen Tiefebene. Leipzig 1894.

Buchenau, Fr. (V). Über die Blütenentwicklung von Alisma und Butomus. [Flora, Jahrgang 1857, Neue Folge, Bd. XV.]

Buchenau, Fr. (VI). Alismataceae in Engler-Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. II.

Buchenau, Fr. (VII), Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen und Juncaginaceen. (Englers Jahrbücher, 1882, Bd. II, S. 465 f.).

Caspary, Über Exkursionen im Kreise Neustadt und die Seeuntersuchungen in den Kreisen Culm und Thorn. (Schriften der Phys.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg, Bd. XXV, S. 106 ff.)

Čelakovský, Lad., Alisma arcuatum Michalet, neu für Böhmen und Österreich-Ungarn überhaupt. [Österreichische Botanische Zeitschrift, XXXV. Jahrgang, S. 377 u. 414. Wien 1885.]

Cosson, E. et de Schoenefeld, W., Description de deux espèces nouvelles d'Espagne (Saxifraga conifera, Alisma alpestre). (Bull. soc. bot. France, Tome XI, p. 332. Paris 1864.)

Costantin, M., Recherches sur la Sagittaire. [Bull. de la société botanique de France, Tome XXXII. Paris 1885.]
Darwin, Ch., Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1877.
Devaux, Echanges gazeux des plantes aqnatiques (Ann. d. sciences nat. VII. sér. Tom. IX).
Doflein, F., Die Augen der Tiefseekrabben. Habitationsschrift. Leipzig 1903.
Forel, F. A., Handbuch der Seekunde. Allgemeine Linnologie, in F. Ratzels Bibliothek geographischer Handbücher. Stuttgart 1901.
Garcke, A., Illustrierte Flora von Deutschland, 18. Aufl., S. 563 u. 564. Berlin 1898.
Glück, H., Über die systematische Stellung und geographische Verbreitung der Utricularia ochroleuca. [Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1902, Bd. XX, Heft 3.]
Goebel, K. (I), Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. u. 3. Teil. Marburg 1893.
Goebel, K. (II), Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Festrede. München 1898.
Goebel, K. (III), Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. (Sitzungsberichte der bayerischen Akademie der Wissenschaften, math.-phys. Klasse, 1896, Bd. XXVI, S. 447.
Goebel, K. (IV), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
Goebel, K. (V), Über die Jugendzustände der Pflanzen. [Flora 1889, Neue Reihe, XLVII. Jahrgang.]
Goebel, K. (VI), Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. (Biolog. Centralblatt, Bd. XXV, S. 65.)
Gorski, Stanisl., in Eichwald, Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien. Wilna 1830.
Grenier et Godron, Flore de France, Vol. III. Paris 1855—1856.
Hansgirg, A., Phyllobiologie. Leipzig 1903.
Hildebrand, F., Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. [Flora 1875, S. 305 ff.]
Jahn, E., Schwimmblätter. (Fünfstücks Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Bd. I, Abt. 2. Stuttgart 1896.)
Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
Kirschleger, Etwas über flutende Pflanzen und sonstige Notizen in Bezug auf die einheimische Flora. (Flora 1856, S. 529.)
Klebs, G. (I), Über Probleme der Entwicklung. [Biologisches Centralblatt, Bd. XXIV, No. 8, 1904.]
Klebs, G. (II), Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
Klinge, J., Über Sagittaria sagittifolia. [Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Dorpat, Bd. V, S. 379—408.]
Lauterborn, R., Der Formenkreis von Anuraea cochlearis. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatorien. II. Teil. [In Verhandlungen des Naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg Neue Folge, Bd. VII, 4. Heft].

Loeselius, Joh., Plantas in Borussia sponte nascentes e manuscriptis parentis mei divulgo, Johannes Loeselius, Johannis filius Regimonti Borussorum, typ. P. Mensenii 1654.

Lubbock, J. Bart., A Contribution to our knowledge of seedlings. 2. Vol. London 1892.

Ludwig, F., Zur Biologie der phanerogamischen Süßwasserflora. [In O. Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig 1891.]

Magnin, Ant., Recherches sur la végétation des lacs du Jura und La végétation des lacs du Jura. Note additionelle. (Revue général de botanique, 1893, Tome V, p. 241, 303, 515.)

Michalet, Beschreibung von Alisma arcuatum. Bullettin de la Société Botanique de France (séance du 8. nov. 1854, Tome I, p. 312.)

Micheli, M., Alismaceae, in A. et C. De Candolle, Suites au Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, Monographiae Phanerogamarum, Vol. III. Paris 1881.

Münter, J., Über die Knospen der Sagittaria sagittaefolia. (Botanische Zeitung, III. Jahrgang, 1845, S. 689.)

Nolte, E. F., Botanische Bemerkungen über Stratiotes und Sagittaria. Mit 2 Kupfertafeln. Kopenhagen 1825.

Pasqualle, Giuseppe Antonio, Sulla eterofillia Dissertazione Napoli, typ. Ghio, 1867, 4. 67 pp. 7 Tab.

Reichenbach, H. G. L., Deutschlands Flora, Bd. V. Leipzig 1845.

Reinsch, P., Morphologische Mitteilungen. Mit 1 Tafel (Sagittaria sagittifolia betreffend). [Flora, Jahrgang 1860, S. 737.]

Sanio, C., Erster Nachtrag zur Flora Lyccensis. Halle a. S. 1858. [Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, XXIII. Jahrgang, 1881, S. 49.]

Schaeffer, C., Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. (Abhandlungen des Nat. Vereins zu Hamburg, Bd. XIII.)

Schenk, Heinr., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

Schroeter, C. u. Kirchner, O., Die Vegetation des Bodensees. Der Bodenseeforschungen neunter Abschnitt. (Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung). Lindau i. B. 1896.

Vaillant, Caractères de quatorze genres de Plantes. Heterophyllie von Elisma natans betr. [Mémoires de l'academie royale de Paris 1719].

Walter, F., Obergärtner der Gräfl. Itzenplitz-Friedlandschen Güter in Cunersdorf bei Wrietzen. Bemerkungen über die Lebensweise einiger deutscher Pflanzen (Sagittaria sagittifolia). (In Flora, Jahrgang 1842, Bd. II, S. 737 f.).

Wettstein, R. v. (I), Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche. (Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XVIII. Berlin 1901.)

Wettstein, R. v. (II), Der Neolamarckismus. (Sonderabdruck aus: Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, Verhandlungen 1902; allgemeiner Teil.)

Wydler, H., Morphologische Mitteilungen. [Flora, Jahrgang 1863, Neue Reihe, Bd. XXI, S. 87 ff. u. 97 ff.]

Figurenerklärung für die lithographierten Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—9.

Fig. 1. Blütenlängsschnitt von Alisma Plantago var. latifolium forma terrestre. Die beiden entfernt stehenden Carpelle sind eiförmig mit langem geraden Griffel. *a* äußeres Perigon, *i* inneres Perigon, *st* untere Partie der Staubgefäße. Schwach vergrößert.

Fig. 2 *a*—*c*. Alisma Plantago var. lanceolatum forma terrestre. Fig. 2 *c* ist eine Zwergform. Etwa $^1/_4$ der natürlichen Größe.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Blüte von Alisma graminifolium forma terrestre. Die beiden genäherten Carpelle sind niedergedrückt, und die beiden Griffel sind kurz und hakenartig zurückgekrümmt. *a* äußeres Perigon, *i* inneres Perigon, *st* Staubgefäß; alle drei Teile nur im untersten Teil dargestellt. Schwach vergrößert.

Fig. 4. Alisma graminifolium forma angustissimum. Ein sehr stattliches Exemplar, das in 70—80 cm tiefem Wasser kultiviert wurde. $^1/_5$ der natürlichen Größe.

Fig. 5. Eine Tiefwasserform von Alisma graminifolium forma angustissimum aus 3 m tiefem Wasser. Im gleichen Maßstabe verkleinert wie vorige Figur. Sie zeichnet sich aus durch das Fehlen jeglicher Fruktifikation und durch stark verschmälerte und auch verkürzte Blattspreiten. $^1/_5$ der natürlichen Größe.

Fig. 6. Alisma graminifolium forma terrestre. Ein jugendliches, auf dem Bandblattstadium stehendes Exemplar mit rosettenförmig ausgebreiteten Blättern. Einige Blätter sind im oberen Teil schwach verbreitert. Links sind die dem Rhizom noch anhaftenden Blütenstandsstiele des vorhergegangenen Jahres sichtbar. Aus einer Gartenkultur stammend. Natürliche Größe.

Fig. 7. Habitusbild von Alisma graminifolium forma terrestre. Im botanischen Garten kultiviert vom Herbst 1901 bis Juli 1902. $^1/_3$ der natürlichen Größe.

Fig. 8 *a* u. *b*. Zwei Landkeimlinge des Alisma graminifolium (A. g. forma pumilum. In *a* ist der Blütenstand reduziert auf zwei dreigliedrige Quirle und in *b* auf eine einzige terminale Blüte, welche aus der Hülle *II* entspringt. Natürliche Größe.

Fig. 9. Alisma graminifolium forma lanceolatum Buchenau. Eine Landpflanze von Alisma graminifolium, die aus Samen hervorgegangen und durch Umbildung einer Wasserform entstanden ist. Die beiden Blütenstände sind horizontal am Boden hingestreckt. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

Tafel II.

Fig. 10—19.

Fig. 10. Alisma graminifolium forma typicum; Seichtwasserform. Die Pflanze trägt 7 gestielte „Luftblätter", deren Blattflächen sich über das Wasser erheben, und eine sehr große pyramidale Blütenrispe, welche zu vergleichen ist mit der bedeutend kleineren Blütenrispe, wie sie die in Fig. 4 dargestellte Wasserform besitzt. Von Ehrfelden in Hessen stammend. $^1/_6$ der natürlichen Größe.

Fig. 11. Echinodorus ranunculoides forma typicus. Eine Seichtwasserform, die in 20 cm tiefem Wasser kultiviert worden war. Sie besitzt 5 langstielige „Luftblätter". Der einzige vorhandene Blütenstand ist aufrecht und trägt 2 übereinander stehende Blütendolden, deren Strahlen allseitig abstehen. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 12. Echinodorus ranunculoides forma zosterifolius. Wasserform mit zarten halbdurchsichtigen Bandblättern, die sich in cirka 30 cm tiefem Wasser im Spätherbst aus der f. typicus bildete. Natürliche Größe.

Fig. 13. Echinodorus ranunculoides forma terrestris im Stadium der Blüte und Fruktifikation. Fig. *a* ist eine sehr kräftige, auf feuchtem Substrat wachsende Form mit stattlichen, horizontal hingestreckten Blütenständen und einseitswendigen Dolden, die sich jedoch an der Basis nicht anwurzeln können. $^1/_2$ der natürlichen Größe. Fig. *b* ist dagegen eine auf sehr trockenem Substrat wachsende Form, die in all ihren Teilen, besonders auch was die Zahl und den Umfang der Blütenstände anlangt, stark reduziert ist. Natürliche Größe.

Fig. 14. Echinodorus ranunculoides forma terrestris. Ein auf dem Primärblattstadium stehendes Individuum, das lineale und rosettenförmig ausgebreitete Luftblätter trägt. Das Exemplar ist Ende November durch Umbildung aus dem Lanzettblattstadium des Sommers hervorgegangen. Aus einer Gartenkultur stammend. Natürliche Größe.

Fig. 15 *a*—*c*. Zwergige, aus Samen kultivierte Landformen von Echinodorus ranunculoides (E. r. forma pumilus). *a* u. *b* sind zwei blühende Pflanzen (30. Juni 1903), und *c* ist eine fruktifizierende (7. Juli 1903).

Der gesamte Blütenstand ist bei diesen Exemplaren reduziert auf eine resp. zwei Blüten, die sich aus einer winzigen Hülle (= *H*) erheben. Natürliche Größe.

Fig. 16. Echinodorus ranunculoides var. repens forma terrestris. Ein aus einer Gartenkultur stammendes Exemplar, das zwischen Gramineen und anderen niedrigen Pflanzen wuchs. Die zwei nach rechts zu gelegenen Ausläufer tragen je eine vierstrahlige Blütendolde, zwischen deren Ästen bereits die Bildung eines kleinen Laubsprosses stattgefunden hat. Die beiden Dolden stehen im Begriff, sich an ihrer Basis anzuwurzeln. Nach links zu befindet sich ein größerer Ausläufer, der eine fünfstrahlige Dolde und eine schon ziemlich weit vorgeschrittene Laubblattbildung zwischen den Doldenstrahlen aufweist; an seiner Basis hat er bereits ein kräftiges Büschel von Adventivwurzeln erzeugt. Nach links oben ragt ein sehr junger Ausläufer, der eine geöffnete Blüte und 3 Blütenknospen zeigt; Verlaubung der Dolde und Adventivwurzelbildung hat noch nicht stattgefunden. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

Tafel III.

Fig. 17—22.

Fig. 17. Echinodorus ranunculoides var. repens forma natans in 20—25 cm tiefem Wasser wachsend. Die Hauptachse hat vier langstielige Schwimmblätter erzeugt, während die kürzer gestielten Übergangsblätter submers geblieben sind. Die beiden als Rhizome entwickelten Seitenachsen tragen an ihren Stengelknoten submerse Bandblattsprosse; aus einer Gartenkultur. $^1/_3$ der natürlichen Größe.

Fig. 18. Echinodorus ranunculoides var. repens forma graminifolius. Aus einer Gartenkultur, die in einer Wassertiefe von 60 cm gehalten wurde. Die Hauptachse (links gelegen) der Pflanze erzeugt zahlreiche große submerse Bandblätter und drei Ausläufer, von denen nur einer, der nach rechts zu gelegen ist, ganz dargestellt ist; er trägt an seinen vier Ausläuferknoten vier kleine Laubsprosse, die sich an ihrer Basis bereits mit Adventivwurzeln verankert haben. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

Fig. 19. Ein Individuum von Echinodorus ranunculoides var. repens, das soeben im Begriff steht, aus der Landform in die Wasserblattform überzugehen. Die betreffende Landpflanze wurde in 80 cm tiefem Wasser gehalten vom 12.—25. Juli 1899. Mit *L* sind die ehemaligen Luftblätter der Landpflanze bezeichnet, *U* sind Übergangsblätter und *W* sind neugebildete Wasserblätter der Hauptachse. Außerdem sind drei Ausläufer vorhanden, die ebenfalls schon in das Stadium der Wasserblattbildung eingetreten sind. Der zweite Ausläufer von links her zeigt neben den neugebildeten

Wasserblättern auch noch einige Übergangs- und Luftblätter. Mit *b* sind drei Blütenknospen bezeichnet, die angelegt waren, aber nicht zur Entfaltung kommen konnten. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 20 *a* u. *b*. Elisma natans forma terrestre im Stadium der Blüte; gesammelt bei Genk in Belgien am 25. Mai 1899. Natürliche Größe.

Fig. 21. Elisma natans forma terrestre. Zwei durch ein Internodium noch verbundene und auf dem primären Bandblattstadium stehende Individuen, die im Herbst durch Umbildung aus der Spreitenblattform entstanden sind; von letzterer sind noch einige verwelkte Blätter sichtbar. Aus einer Gartenkultur stammend. Natürliche Größe.

Fig. 22. Elisma natans forma sparganiifolium. Die Hauptachse, welche sich durch die längsten und breitesten Blätter auszeichnet, hat nach rechts zwei und nach links einen Ausläufer getrieben mit kleinen und an der Basis wurzelnden Laubsprossen. Aus dem Mühlenbach bei der Scheuermühle von Wahn (Bonn) stammend; gesammelt im März 1899. Etwa $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Tafel IV.

Fig. 23—28.

Fig. 23. Ein Individuum von Elisma natans, das soeben im Begriff steht, aus der Landform in die Schwimmform sich umzubilden. *L* sind die ehemaligen Luftblätter der Landform, *U* sind Übergangsblätter, und mit *S* sind einige Schwimmblätter bezeichnet. Die Pflanze war in 70 cm tiefem Wasser gehalten vom 1.—13. August 1902. $^1/_4$ der natürlichen Größe.

Fig. 24. Ein Individuum von Elisma natans, das soeben im Begriff steht, aus der Landform in die submerse Bandblattform überzugehen. Mit *L* sind die ehemaligen Luftblätter, mit *U* die Übergangsblätter und mit *W* die neugebildeten Wasserblätter bezeichnet. Das Exemplar war in einer Wassertiefe von 70 cm vom 2.—18. Juni 1899 gehalten worden. Etwa $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 25. Caldesia parnassifolia forma natans. Die Pflanze hat in Folge zu tiefen Wassers an Stelle von Blütenständen nur Turionenstände (T_1 und T_2) erzeugt. Bei beiden ist in dem untersten Quirl an Stelle des dritten Turio ein kleiner Ast sichtbar, der zwei Turionen trägt. Von Viernheim in Hessen stammend. $^1/_4$ der natürlichen Größe.

Fig. 26. Caldesia parnassifola forma terrestris. Eine Landform des sonnigen Standorts; der Blütenstand ist stark reduziert und nur vierblütig. An der Basis befinden sich zwei Turionenstände. Der größere = T_1 trägt drei Knospenquirle, der kleinere = T_2 nur einen stark verkümmerten. Aus Rußland stammend; nach einem getrockneten Exemplar gezeichnet. Natürliche Größe.

Fig. 27 *a* u. *b*. Zwei Turionenstände von Caldesia parnassifolia, wie sie sich im 50—60 cm tiefen Wasser an schwimmenden Exemplaren bilden. In Fig. *a* trägt der untere Quirl vier und die beiden oberen je drei Knospen. In Fig. *b* ist der unterste Quirl verzweigt. Die zwei nach rechts zu liegenden Äste tragen an der Spitze einen Quirl von drei resp. vier Winterknospen. Der nach links zu gelegene Ast trägt zwei übereinanderstehende Knospenquirle, von denen der untere drei, der obere zwei Knospen trägt. Beide Quirle sind durch ein kurzes, aber in der Zeichnung verdecktes Internodium von einander getrennt. Die übrigen an der Sproßachse befindlichen Quirle tragen je drei Knospen; beide Exemplare stammen von Viernheim in Hessen. Natürliche Größe.

Fig. 28. Eine keimende Winterknospe von Caldesia parnassifolia. Ausgekeimt in 50 cm tiefem Wasser. *a*—*c* sind echte Knospenblätter; *d*—*f* sind Übergangsblätter und die übrigen typische Bandblätter. Natürliche Größe.

Tafel V.

Fig. 29—34.

Fig. 29. Eine Übergangsform zwischen Turionen- und Blütenstand von Caldesia parnassifolia. Dieselbe trägt auf langen Stielen sieben Blütenknospen und außerdem Turionen. Von Viernheim in Hessen stammend. Im übrigen siehe den Text. $^2/_3$ der nat. Größe.

Fig. 30. Damasonium stellatum forma spathulatum. Die Pflanze trägt submerse gestielte Spreitenblätter mit zarter Lamina. Nur die beiden innersten und zuletzt gebildeten Blätter (= *L*) sind wieder lineale. In 70 cm tiefem Wasser kultiviert vom Herbst 1900 bis 28. Juli 1901. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 31. Damasonium stellatum forma graminifolium. Die Pflanze war vom Herbst 1903 bis 6. Juli 1904 in 80 cm tiefem Wasser im botanischen Garten kultiviert worden. Sie trägt lineale, bandförmige Blätter, abgesehen von den vier zuletzt gebildeten (= *L*), welche eine zarte lanzettliche Spreite und einen abgeflachten Blattstiel haben. Natürliche Größe.

Fig. 32 *a*. Damasonium stellatum forma terrestre. Eine sehr stattliche, auf feuchterem Substrat wachsende Landform, die sich durch reich-

liche Blatt-, Blüten- und Fruchtbildung auszeichnet. Bei S sind Blütenstiele zu sehen, die keine Fruchtansätze gebildet haben. Ein aus einer Gartenkultur stammendes Exemplar. Natürliche Größe.

Fig. 32 *b*. Damasonium stellatum forma terrestre. Kleine, auf ziemlich trockenem Substrat wachsende Form. Aus einem ausgetrockneten Teich bei „Villars en Dombes" n. o. von Lyon stammend. Natürliche Größe.

Fig. 33. Damasonium stellatum forma pumilum. Ein zwergiger Landkeimling, der im Centrum seiner Blattrosette einen auf eine einzige Frucht reduzierten Fruchtstand trägt. H ist die Hülle, aus der sich der Fruchtstiel erhebt. Natürliche Größe.

Fig. 34. Sagittaria sagittifolia forma terrestris. Jugendliche, soeben aus der Knolle entstehende Pflanze, die einer Gartenkultur entstammt; zunächst wurden einige Niederblätter ($N_1 — N_3$) gebildet, von denen das erste der Knolle ansitzt; sodann mehrere lineale bandförmige Luftblätter und schließlich noch einige Übergangsblätter ($= U$). Natürliche Größe.

Tafel VI.

Fig. 35—39.

Fig. 35. Sagittaria sagittifolia forma terrestris. Ein blühendes Exemplar, das aus einer Knolle im botanischen Garten gezüchtet wurde von Frühlingsanfang bis 23. Juni 1904. Die Pflanze hat bereits drei neue Ausläufer ($= A_1 — A_3$) getrieben, die mit je einer Knolle enden. Bei K ist noch die Mutterknolle sichtbar, aus der das Individuum hervorging. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 36 *a—c*. Verschiedenartige Schwimmblattformen von Sagittaria sagittifolia. Diese Serie ist zu vergleichen mit den „Luftblättern" der Fig. 37 *a—c*. Die Pfeillappen der Schwimmblätter sind genähert, weshalb sich das Schwimmblatt habituell dem Nymphäaceenblatt annähert. Am deutlichsten zeigt das Fig. *a*. Fig. *a—c* sind Schwimmblätter des stehenden Wassers aus dem botanischen Garten, Fig. *d—e* sind Schwimmblätter des schwach fließenden Wassers aus der Ill in Straßburg. *a*, *d* und *e* sind um die Hälfte verkleinert, *b* und *c* in natürlicher Größe dargestellt.

Fig. 37 *a—e*. Verschiedenartige Formen von „Luftblättern" der Sagittaria sagittifolia. Fig. *a* zeigt die am häufigsten vorkommende Form des Pfeilblattes, *b* ist eine breitlappige Form, *c—e* sind Blätter mit sehr schmalen Lappen (var. Bollei); *c* stammt von Frankfurt a. M., *d* von Aarau in der Schweiz und *e* von Dechsendorf bei Erlangen. Alles um die Hälfte verkleinert.

Fig. 38. Sagittaria sagittifolia. Ein Wasserkeimling, der in 20 cm tiefem Wasser kultiviert wurde vom Frühling bis 13. August 1902. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

Fig. 39. Ein Individuum von Sagittaria sagittifolia, das eben im Begriff steht, aus der Landform in die Wasserform überzugehen. Die drei äußersten Blätter ($= L_1 — L_3$), die dunkel gehalten sind, sind Luftblätter der Landform, die noch erhalten sind. Dann folgen zwei Übergangsblätter ($= U_1 — U_2$), eines mit pfeilförmiger und eines mit lanzettlicher Spreite. Und die beiden letzten und innersten Blätter ($= W_1 — W_2$) sind bereits typische Wasserblätter. Die alte Knolle, aus welcher die Pflanze hervorging, hängt noch derselben an. Nach rechts zu ist bereits ein neuer Ausläufer mit einer neuen Knolle zu sehen. Die Pflanze war bis 1. Juli 1904 auf dem Lande und vom 1. bis 15. Juli 1904 in 80 cm tiefem Wasser gehalten worden. Natürliche Größe.

Tafel VII.

Fig. 40—44.

Fig. 40. Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia. Ein Exemplar, das in 3 m tiefem Wasser gezüchtet wurde vom 20. Juli bis 29. August 1899. Die Pflanze trägt drei Reste von Bandblättern, die zu den zuerst gebildeten gehören, ferner sechs wohlentwickelte Bandblätter, zwei Übergangsblätter ($= U$) und ein sehr langstieliges „Schwimmblatt“ ($= S$), dessen Stiel seiner Länge wegen zweimal umgeknickt werden mußte; bei K ist die Knolle noch erhalten, aus der die Pflanze hervorging. $^1/_5$ der natürlichen Größe.

Fig. 41. Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia. $a — c$ zeigt die Blattspreiten von drei Übergangsblättern, die aus einer 3 m tiefen Kultur stammen. Die Blattspreiten sind alle zarthäutig und durchsichtig. a und b besitzen verschieden gestaltete pfeilförmige Spreiten mit lang ausgezogenen Mittellappen, c ist habituell einer Schwimmblattspreite ähnlich, aber ebenfalls von zarter durchsichtiger Beschaffenheit. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 42. Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia. Bandblattform aus dem fließenden, etwa $1^1/_2$—2 m tiefen Wasser der Ill innerhalb der Stadt Straßburg. Die äußeren Blätter sind wesentlich schmäler und länger als die inneren Blätter; außerdem aber lassen einige von diesen letzteren ($= J$) spiralige Drehungen erkennen. $^1/_8$ der natürlichen Größe.

Fig. 43. Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia. a und b sind zwei Übergangsblätter aus dem fließenden Wasser der Ill, c ein Über-

gangsblatt aus dem fließenden Wasser der Angerapp bei Darkehmen (Ostpreußen). Alles $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Fig. 44. Sagittaria sagittifolia forma vallisneriifolia, die im Begriff steht, sich in die forma terrestris umzubilden. Von der Bandblattform sind noch vier lange Wasserblätter vorhanden, die aber alle nur noch Bruchstücke vorstellen. Auf diese Bandblätter folgen vier Übergangsblätter, bezeichnet mit 1—4, von denen das erste und längste noch untergetaucht war, während die drei anderen sich in die Luft erhoben. Blatt 5 ist das erste pfeilförmige Luftblatt. Die submerse Pflanze war vom 2. bis 17. Juli 1899 mit dem Vegetationspunkt dicht unter dem Wasserspiegel gehalten worden. $^1/_6$ der natürlichen Größe.

Wyższa Szkoła Pedagogiczna Biblioteka Gdańsk



Fig. 3.

Fig. 6.

Fig. 4.

Fig. 8a.

Fig. 8b.

Fig. 5.



Fig. 7.

Fig. 2c.



Fig. 1.



Fig. 2a.



Fig. 2b.

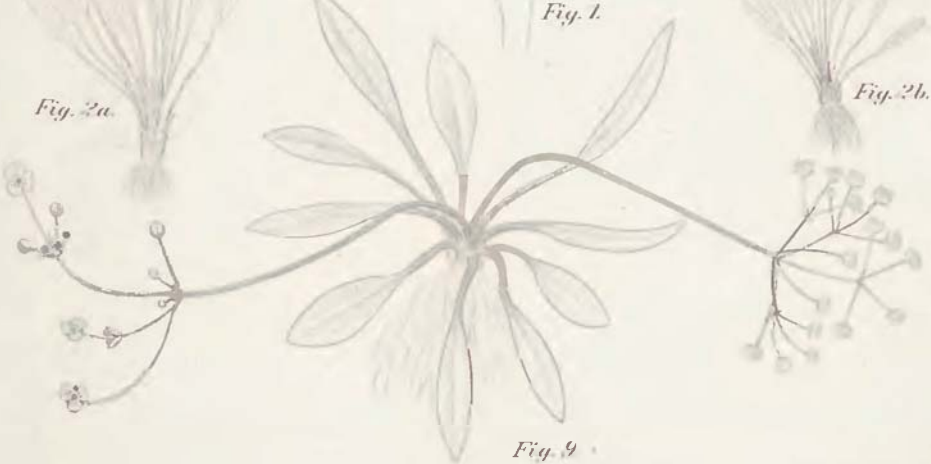


Fig. 9.

Gustav Fischer.



Fig. 11.



H

Fig. 15b.



Fig. 10.

Fig. 15c.



Fig. 14.

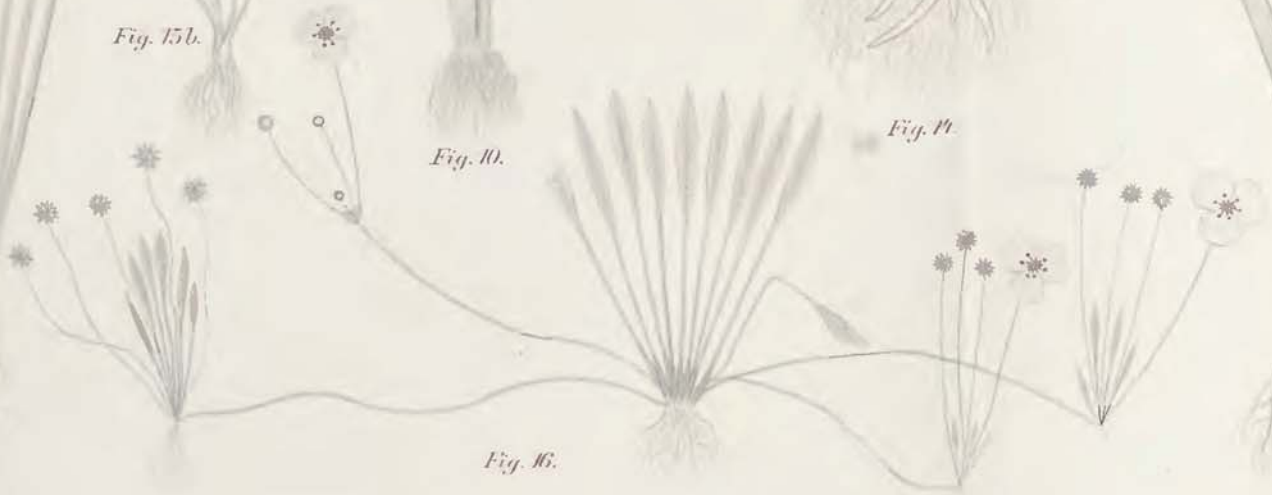


Fig. 16.



Fig. 13a.



Fig. 12.

H

Fig. 13a.

Fig. 13b.



Fig. 20b.



Fig. 20a.



Fig. 19.



Fig. 18.



Fig. 17.

Fig. 22.

Fig. 21.



Fig. 23.



Fig. 27a.



Fig. 27b.



Fig. 24.

Fig. 28.



Fig. 25

Fig. 26.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena



Fig. 32b.



Fig. 31.



Fig. 30.



Fig. 33.



Fig. 29.



Fig. 34.



Fig. 32a.

Gustav Fischer.

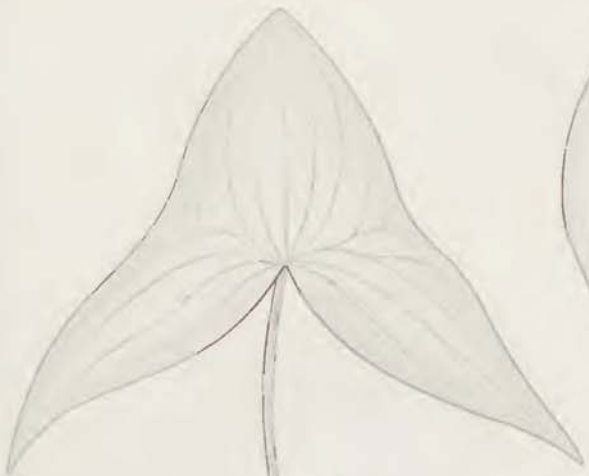


Fig. 37b.

Fig. 36a.

Fig. 36b.

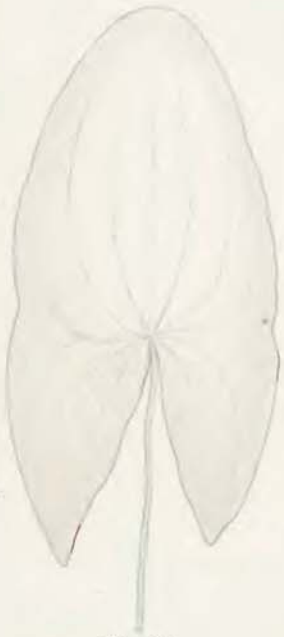


Fig. 36c.



Fig. 36d.

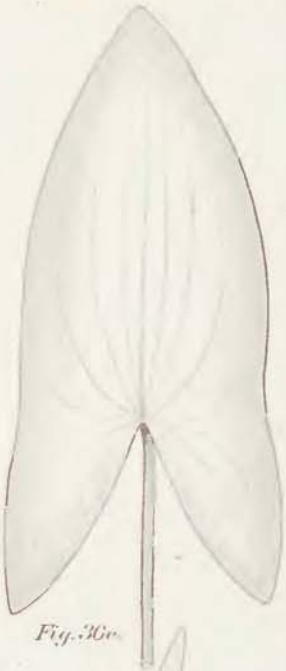


Fig. 36e.

Fig. 37e.

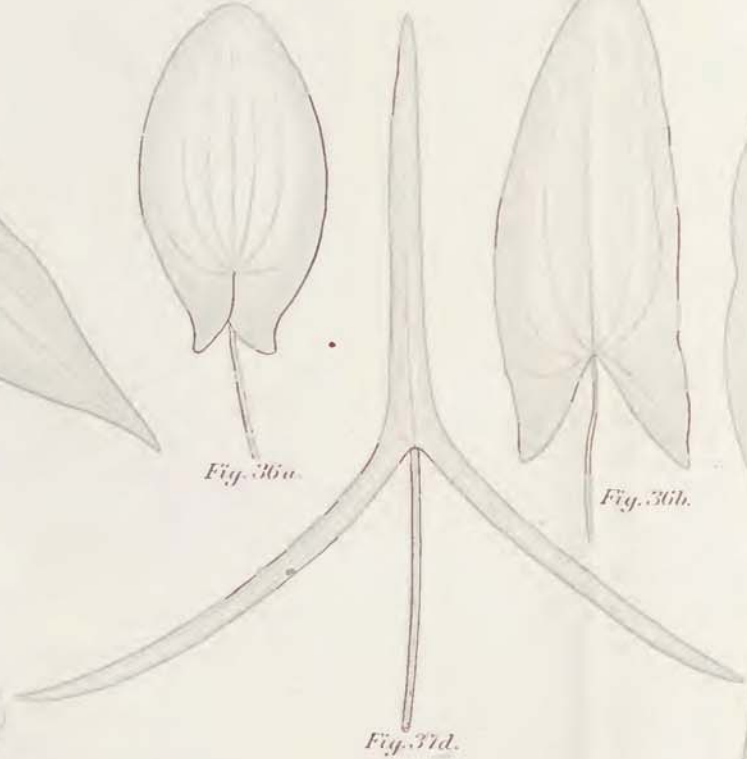


Fig. 37d.



Fig. 35.



Fig. 37c.



Fig. 38.

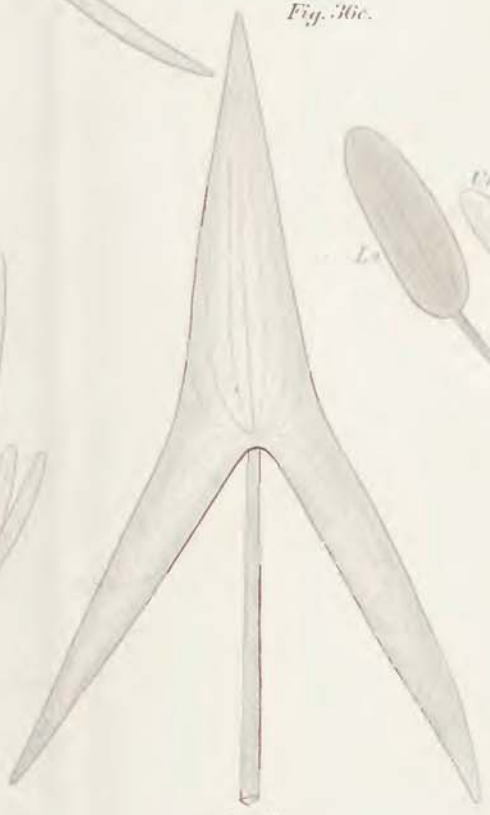


Fig. 37a.

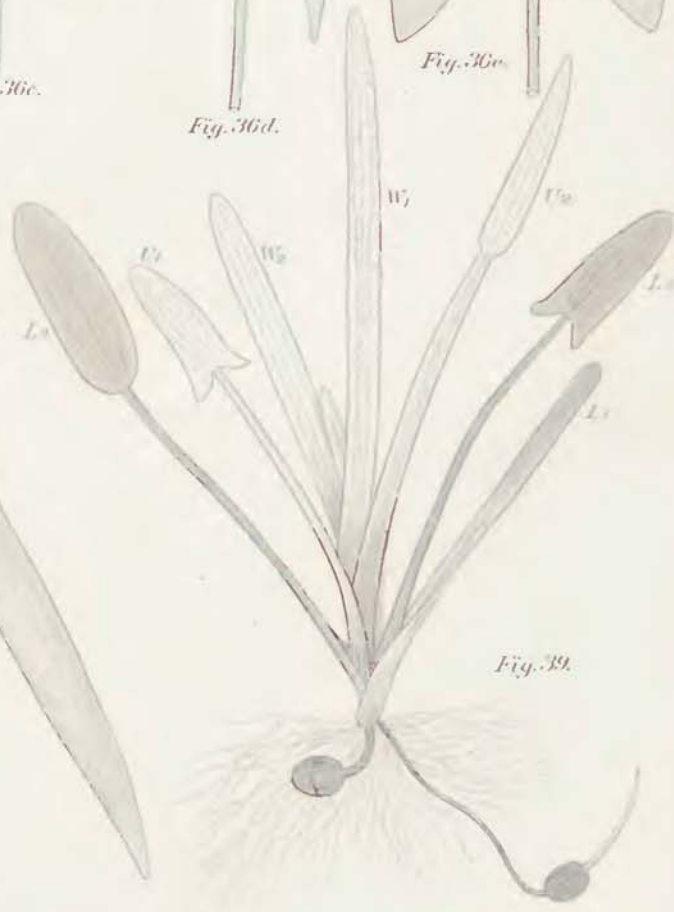


Fig. 39.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.


S
1
2
3
4
5
Fig. 45.
Fig. 46.
K
Fig. 46a.

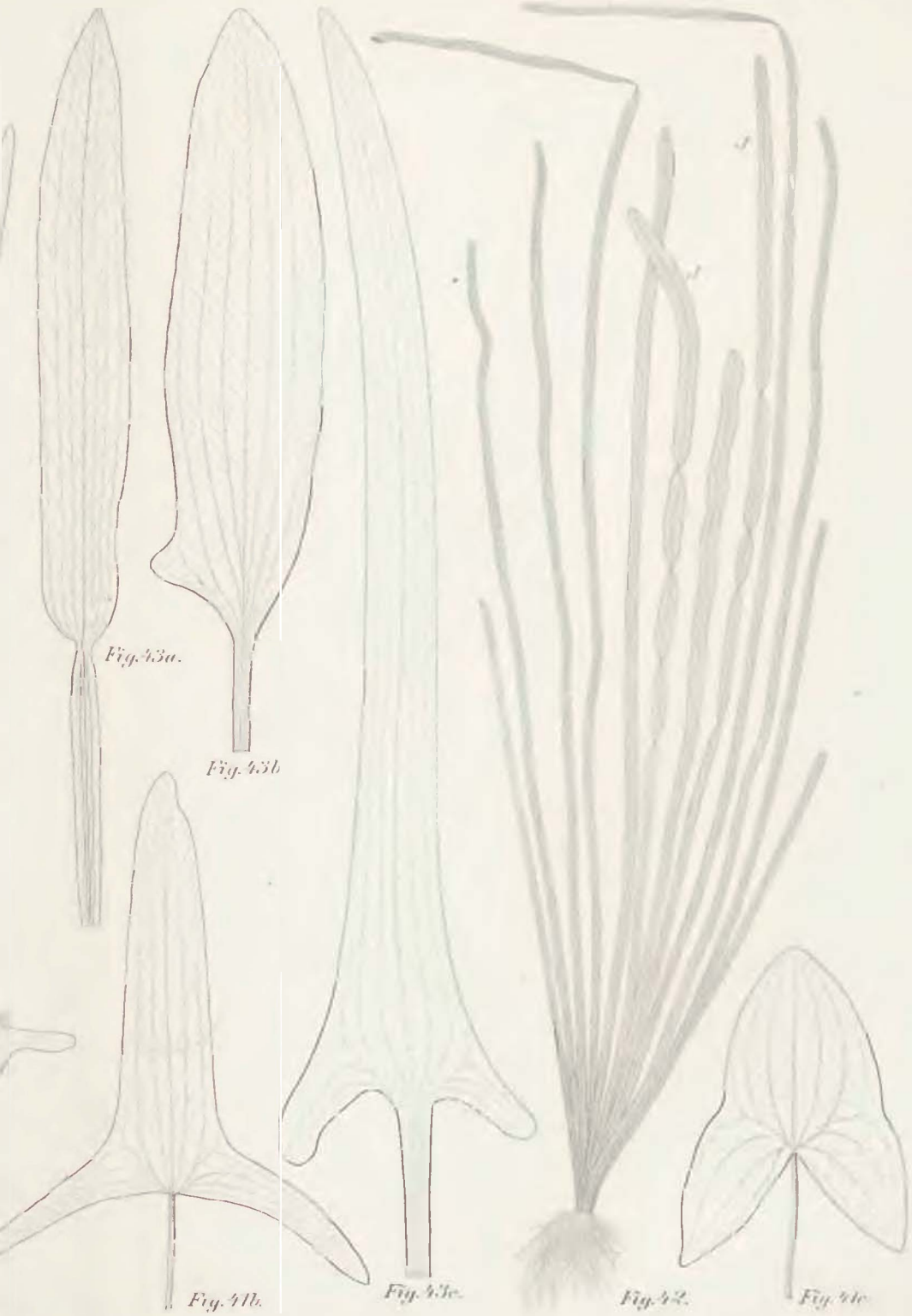


Fig. 43a.

Fig. 43b

Fig. 41b.

Fig. 43c.

Fig. 42.

Fig. 41c

Gustav Fischer,

BIBLIOTEKA
UNIWERSYTECKA
GDAŃSK
014551
S. : T. 1

