Zur Blütenbiologie einiger Hydrocharitaceen

Autor(en): **Ernst-Schwarzenbach, Marthe**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **55 (1945)**

PDF erstellt am: **20.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-39178

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Zur Blütenbiologie einiger Hydrocharitaceen.[1]

Von *Marthe Ernst-Schwarzenbach.*

Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.

Mit 16 Abbildungen im Text, 1 Tabelle und 2 Tafeln.

Eingegangen am 13. Februar 1945.

Inhaltsübersicht.

Einleitung 33
I. Materialbeschaffung und Kulturmethoden 34
II. *Hydrilla verticillata* 36
a. Geschlechterverteilung und Photoperiodismus 36
b. Blütenbiologie 41
1. Männliche Blüten 41
2. Weibliche Blüten 49
3. Bestäubung 51
4. Frucht 52
III. Blütenbiologie von *Elodea occidentalis* 53
IV. Blütenbiologie von *Elodea canadensis* aus dem St.-Lorenz-Strom . . . 54
V. Blütenbiologie von *Lagarosiphon muscoides* 56
VI. Die Modi der Pollenübertragung innerhalb der Hydrocharitaceen . . . 58
VII. Organisationsmerkmale der Hydrocharitaceen-Blüten und hydrophile Lebensweise 64
Résumé 67
Literatur 68

Einleitung.

Der Bau der Hydrocharitaceen-Blüte hängt in starkem Maße davon ab, in welcher Weise der Standort der Pflanze im Wasser und ihre Bestäubungseinrichtungen aufeinander abgestimmt sind. Die Mannigfaltigkeit der Beziehungen ist schon bei den erforschten Arten groß, dazu kommen mehrere Arten und Gattungen, deren Verhältnisse noch nahezu ganz ungeklärt sind. Selbst die nordamerikanischen *Elodea*-Arten sind noch nicht restlos erforscht, während über die Blütenbiologie der südamerikanischen *Elodea* und der afrikanischen *Lagarosiphon*, ganz besonders aber der ursprünglich asiatischen *Hydrilla verticillata* noch recht wenig bekannt ist. Daß die wenigsten Arten gerade dieser drei, einander sehr nahe stehenden Gattungen blütenbiologisch erforscht

[1] Ergebnisse der mit Subventionen der Julius-Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene und der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich von Professor Dr. Alfred Ernst und Dr. Marthe Ernst-Schwarzenbach ausgeführten indo-malayischen Forschungsreise (28. Juli 1930 bis 16. April 1931), Nr. 19.

wurden, berührt um so eigenartiger, als es sich zumeist um Pflanzen handelt, die weitverbreitet sind und stellenweise, wie z. B. *Hydrilla,* massenweise vorkommen.

Noch viel mannigfaltiger dürften die Resultate werden, wenn es einmal gelingen sollte, auch die Bestäubungen der verschiedenen Arten aus den tropischen marinen Gattungen *Halophila* und *Thalassia* zu beobachten und nach neueren Gesichtspunkten zu bearbeiten. Die Seltenheit ihrer Blütenbildung hat die geplante Untersuchung bisher verunmöglicht.

Doch nicht nur an Einzeldarstellungen der Bestäubungseinrichtungen von Hydrocharitaceen-Arten fehlt es, auch eine zusammenfassende Übersicht und eine Gliederung des bisher Beobachteten ist bis jetzt, meines Wissens, nicht gegeben worden.

So nahm ich mir denn, auf Anregung meines Gatten, Prof. Dr. A. Ernst, auf unserer gemeinsamen indo-malayischen Forschungsreise vor, die Blütenbiologie der asiatischen Hydrocharitaceen zu studieren.

Hydrilla verticillata wurde an den verschiedensten Standorten auf Java und im See von Yünnan-fu beobachtet. *Thalassia Hemprichii* wurde auf den Inseln Edam und Poermerend in der Bucht von Batavia in großen Mengen, doch durchwegs steril gesammelt und im zoologischen Laboratorium in Batavia in Kultur genommen. Doch gelang es nie, die Pflanzen zur Blütenbildung zu veranlassen. Auch *Halophila ovalis* wurde gefunden, und zwar bei Paser poetih an der N-Küste Javas, doch ebenfalls steril. In reicher Blüte fand sich *Xystrolobos yünnanensis* im See von Yünnan-fu, kurz vor den Toren der Stadt. *Blyxa* konnte nur in blütenlosem Zustand in den Reisfeldern in der Nähe der Urwaldstation Tjibodas auf Java gefunden werden. Später schickte mir Dr. C. G. G. J. van Steenis fixiertes Material von *Blyxa echinosperma,* dazu einige frische Samen, doch gelang deren Heranzucht zu jungen Pflanzen nicht.

Enalus acoroides, die von Svedelius (1904) und Troll (1931) eingehend, jedoch noch nicht vollständig untersucht worden ist, konnte leider nicht beobachtet werden.

I. Materialbeschaffung und Kulturmethoden.

Die Fortsetzung der Reisebeobachtungen konnte in Zürich mit Leichtigkeit durchgeführt und die Resultate im Verlauf von 13 Jahren wesentlich erweitert werden. Dem See von Yünnan-fu waren am 13. Oktober 1930 Schlammproben vom Seegrunde, wie sie A. Ernst von allen Characeen-Standorten sammelt, entnommen worden, und zwar von einer Stelle, an welcher Characeen und *Hydrilla* wachsen. Die sofort nach Zürich geschickten Proben wurden dort in Wasser gebracht. Bis zu unserer Rückkehr, 6 Monate später, waren daraus bereits 5 junge *Hydrilla*-Pflanzen gewachsen, die nun sogleich vegetativ vermehrt wur-

den. Im März 1932 entstand aus denselben Schlammproben noch eine *Hydrilla*-Pflanze. So hatten wir 6 Klone (H I—VI) von *Hydrilla* aus Yünnan-fu.

Aus Buitenzorg wurde im März 1931 versucht, ganze *Hydrilla*-Pflanzen mit kräftigen basalen Knospen per Flugpost nach Zürich zu schicken, doch diese erste Sendung verfaulte unterwegs. Im Verlauf der beiden nächsten Jahre erhielt ich von Prof. F. A. F. C. Went und Prof. H. J. Lam Schlammproben und weitere Sendungen von Sproßteilen und sogenannten Winterknospen aus Buitenzorg, aus welchen es gelang, 12 weitere Klone (H VII—IX + XII—XXI) zu ziehen. Zu diesem reichlichen Material asiatischer Standorte kamen nun noch einige Proben aus den Botanischen Gärten von Heidelberg (H X) (von Frl. Prof. v. Ubisch, durch Herrn P.-D. Dr. Hj. Schaeppi überbracht) und Bonn (Herr Prof. Fitting) (H XI).

Um die Untersuchungen auf weitere Hydrocharitaceen nicht-asiatischer Herkunft ausdehnen zu können, sandte mir Herr Prof. Fitting Sprosse einer *Elodea* aus seinem Botanischen Garten, die wohl Überreste der *Elodea* sind, die Strasburger aus dem Wolf Lake von Chamberlain erhielt und die nach Bestimmung durch Harold St. John seiner *Elodea occidentalis* St. John entsprechen (vgl. M. Ernst-Schwarzenbach 1945). Sie erwiesen sich als diözisch und bildeten männliche und weibliche Blüten aus. Ausschließlich weiblich blühte eine *Elodea callitrichoides*. Von Handelsbetrieben für Wasserpflanzen erhielt ich ferner *Elodea densa, Lagarosiphon crispus* und eine als *Elodea capensis* bezeichnete Pflanze, die eine Varietät von *Lagarosiphon muscoides* sein dürfte. Schöne *Lagarosiphon muscoides* Harv. schickte mir Miss Stephens von der Universität Kapstadt. Aus Erdproben von Transvaal hat sie selbst Kulturen angelegt und mir dann lebende Pflanzen geschickt, die teils männlich, teils weiblich sind und sehr reichlich blühen.

Für reichlich blühende weibliche *Elodea canadensis* konnte mir Herr Prof. W. Koch einen guten Standort in einem Nebenflüßchen der Glatt bei Rümlang angeben. Ferner übergab er mir *E. Najas,* die er direkt aus Uruguay erhalten. Leider bildeten die daraus gezogenen Kulturen ein einziges Mal eine weibliche Blüte und gingen nach 2 bis 3 Jahren zugrunde. Drei Sendungen der monözischen *E. guyanensis,* die mir Prof. Stahel aus Panamaribo zukommen ließ, haben die Reise nicht überstanden. Alles Material war faul bis auf 5 Samen, von denen jedoch nur einer gekeimt, kurz darauf aber abgestorben ist. Mehr Erfolg hatte eine Sendung von Frère Marie-Victorin vom Botanischen Institut der Universität Montreal, die männliche und weibliche Pflanzen aus dem St.-Lorenz-Strom enthielt, welche die seiner Diagnose (1931) entsprechende *E. canadensis* (von ihm *Anacharis canadensis* genannt) darstellen.

Allen, die mir, oft mit vieler Mühe, Material beschafft, und den Herren Dr. F. Steindl und K. Frank, die schwierige photographische Aufnahmen für mich machten, sei hiemit herzlich gedankt.

In der *Nomenklatur der Elodea*-Arten bin ich der von Frère Marie-Victorin 1931 gegebenen gefolgt, habe jedoch die Gattung *Elodea* als solche beibehalten und nicht in *Anacharis* und *Philotria* aufgeteilt.

Als Klon wurde die ganze, auf vegetativem Wege gewonnene Nachkommenschaft aus *einem* Samen oder *einem* Sproßstück bezeichnet.

Die *Kulturen* wurden vorerst in Gläsern im Institut angesetzt und an Ostfenstern aufgestellt. Im ersten Winter mußte *Hydrilla* künstlich beleuchtet werden; einmal erstarkt, war dies nicht mehr nötig. In den Gläsern war jedoch die Blütenbildung sowohl bei *Elodea* als bei *Hydrilla* gehemmt, so daß diese Kulturen nur noch zum Überwintern und als Reserve angelegt wurden. Die Blütenbiologie wurde an Kulturen in Fässern, die im Freien aufgestellt waren, untersucht. Dort war die Blütenbildung meist sehr reichlich und die ganze Umweltsgestaltung derjenigen natürlicher Standorte recht ähnlich.

Es gelang so, Pflanzen folgender Arten in Zürich reichlich zur Blütenbildung zu veranlassen :

Elodea canadensis Michx. ♂ und ♀ vom St.-Lorenz-Strom bei Montreal

Elodea canadensis Michx. ♀ aus der Glatt bei Zürich (Rümlang)

Elodea occidentalis St. John ♂ und ♀ aus Bonn, ursprünglich wohl vom Wolf Lake bei Chicago

Elodea densa Casp. ♂ aus Handelsgärtnereien, ursprünglich aus Südamerika

Elodea callitrichoides Casp. ♀ aus Bonn, ursprünglich aus Südamerika

Hydrilla verticillata (L. fil.) Casp. ♂ und ♀ und monözisch aus Java, Yünnan und aus den Botanischen Gärten Heidelberg und Bonn

Lagarosiphon crispus Rendle ♀ aus Handelsgärtnereien, ursprüngwohl aus Ostafrika

Lagarosiphon muscoides Harv. ♂ und ♀ aus Transvaal.

II. Hydrilla verticillata.

a) Geschlechterverteilung und Photoperiodismus.

Es ist bekannt, daß *Hydrilla* sowohl in monözischen als diözischen Rassen vorkommt, doch wie sich diese zueinander verhalten, ist noch durchaus ungeklärt. Alle sechs aus dem Schlamm des Sees von Yünnan-fu erhaltenen Pflanzen erwiesen sich als rein männlich. Vom Herbst 1931 bis Sommer 1940 haben die aus ihnen gezogenenen Klone

sehr viel, oft massenhaft männliche, jedoch keine einzige weibliche Blüte gebildet. Daß nur männliche Pflanzen erhalten wurden, muß jedoch auf einem Zufall beruhen. Am See von Yünnan-fu fixiertes Material trug entweder nur weibliche Blüten und Früchte oder nur männliche Blüten am selben Sproßstück. Da jedoch nie ganze Sprosse fixiert wurden, ist damit die Heterözie nicht sicher erwiesen, wenn auch wahrscheinlich gemacht.

In Buitenzorg wurden weibliche und monözische Sprosse beobachtet, doch ist es sehr schwer, die Geschlechterverteilung am natürlichen Standort abzuklären, da die einzelnen Pflanzen mit ihren langgestreckten und flutenden Sprossen kaum auseinander zu halten sind. So konnten nie sicher rein männliche Pflanzen beobachtet werden. Ähnliches hat Prof. Lam 1933 bemerkt, der mit Zustellung der zweiten Sendung von *Hydrilla* schrieb, daß sie jetzt überall im Garten durchwegs monözisch sei. Aus dem Material, das ich aus Buitenzorg erhielt, konnten 12 Klone herangezogen werden.

Von den im Sommer 1932 aus Buitenzorger Material erhaltenen Kulturen bildete ein Klon (H IX) im April 1933 einige männliche und weibliche Blüten, im Jahre 1934 jedoch keine, dafür aber ein anderer Klon (H VIII) im Mai 1934 einige weibliche Blüten, und zwar jeweils in Kulturgefäßen im Laboratorium. In Freilandkultur, d. h. im Sommer, blühten sie nie.

Daß diese, aus den Tropen stammenden Klone, im Gegensatz zu denjenigen aus dem gemäßigten Klima von Yünnan-fu, nur im Frühjahr blühten, und zwar sehr spärlich, brachte mich auf den Gedanken, daß ihre Blühfähigkeit vielleicht photoperiodisch bedingt sei, es sich vielleicht um Kurztagpflanzen handeln könnte.

Im Sommer 1935 wurde daher mit *Tageslängenversuchen* begonnen (Tab. 1). Ende Mai wurden in Fässern im Garten, wie schon in früheren Jahren, Sproßstücke von *Hydrilla* ausgelegt. 3 Tage später wurde mit der Verkürzung der Tagesbelichtung begonnen, indem die Fässer abends 18 Uhr mit Holzdeckeln zugedeckt und morgens 7 Uhr wieder aufgedeckt wurden. So dauerte die tägliche Belichtungsdauer nur noch 11 Stunden. Der Erfolg war eindeutig : alle 3 so behandelten Kulturen bildeten Blüten. Der Klon H VIII, der schon einmal im Frühjahr ganz wenige weibliche Blüten gebildet hatte, erzeugte nun solche in großer Zahl; der Klon H IX, der früher einige ♂ und ♀ Blüten gebildet hatte, trug nun mehrere ♀, aber keine ♂ Blüten (vgl. Tab. 1). Ein anderer Klon, H XVII, der früher nie geblüht hatte, erzeugte einige ♀ Blüten. In den Sommern 1936 und 1937 wurden die Tageslängen-Versuche fortgesetzt und auf alle Klone aus Java ausgedehnt. Schon im Jahre 1936 bildete nun der Klon H IX ♂ und ♀ Blüten in großer Zahl und erwies sich damit als monözisch. Damit lieferte er auch den Beweis dafür, daß nicht nur die Bildung der weiblichen, sondern auch

der männlichen Blüten in den Sippen aus den Tropen photoperiodisch bedingt ist. Als monözisch erwiesen sich noch 6 weitere Klone: H XII, H XIII, H XIV, H XV, H XVII und H XIX. Im Klon H XVII kamen die ♂ Blüten erst im 3. Versuchsjahr, in andern Klonen schon im 1. Versuchsjahr zur Ausbildung. Ausschließlich weibliche Blüten erzeugten die 5 Klone H VII, H VIII, H XVI, H XVIII und H XX. Im Klon H VIII wurde dies während 3 Jahren festgestellt, so daß die rein weibliche Determination dieses Klones als nahezu gesichert betrachtet werden darf. Die andern Klone waren nur während je eines Jahres im Tageslängenversuch, so daß ihre Determination nicht absolut feststeht.

Tabelle 1.
Versuche mit verkürzter Tageslänge.

Klon	Herkunft	Normaltag	Monat Jahr	Kurztag	Monat 1935	Kurztag	Monat 1936	Kurztag	Monat 1937	Normaltag 1938	Normaltag 1939
H I	Yünnan	♂	X. 31			♂	VII.	♂	VI.	♂	
H II	»	♂	X. 31 IV. 32			♂	VII.				
H III	»	♂	X. 31 IV. 32					♂	VII.	♂	♂
H IV	»	♂	VIII. 32			♂	VII.	♂	VI.	♂	♂
H V	»	♂	X. 31 VI. 32					♂	VI,	♂	♂
H VI	»	♂	IX. 32 VIII. 33					♂	VI.	♂	♂
H VII	Buitenzorg					♀	VII.				
H VIII	»	♀	V. 34	♀	VIII.	♀	VII.	♀	VII.	—	—
H IX	»	♀ + ♂	IV. 33	♀	VIII.	♀ + ♂	VII.	♀ + ♂	VII.	—	—
H XII	»	—						♀ + ♂	VII.	—	—
H XIII	»	—				♀ + ♂	VII.				
H XIV	»	—						♀ + ♂	VII.	—	—
H XV	»	—						♀ + ♂	VII.	—	—
H XVI	»	—						♀	VII.	—	—
H XVII	»	—		♀	IX.	♀	VIII.	♀ + ♂	VII.	—	—
H XVIII	»	—				♀	VII.			—	—
H XIX	»	—						♀ + ♂	VII.	—	—
H XX	»	—						♀	VIII.	—	—
H X	Heidelberg	♀	VI. 34			♀	VI.			—	—

Nun stellte sich aber die Frage, ob die Klone aus Yünnan-fu in ihrer Blühfähigkeit nicht auch z. T. photoperiodisch bedingt seien, d. h. ob sie bei Kurztag vielleicht weibliche Blüten bilden würden. Es wurden daher auch sie (H I—VI) in die Tageslängenversuche einbezogen.

Das Resultat war durchaus negativ: alle 6 Klone erwiesen sich, z. T. auch in 2jähriger Versuchsdauer, als rein männlich (vgl. Tab. 1). Sie bildeten, genau wie bei normaler Tageslänge, sehr zahlreiche männliche und gar keine weiblichen Blüten.

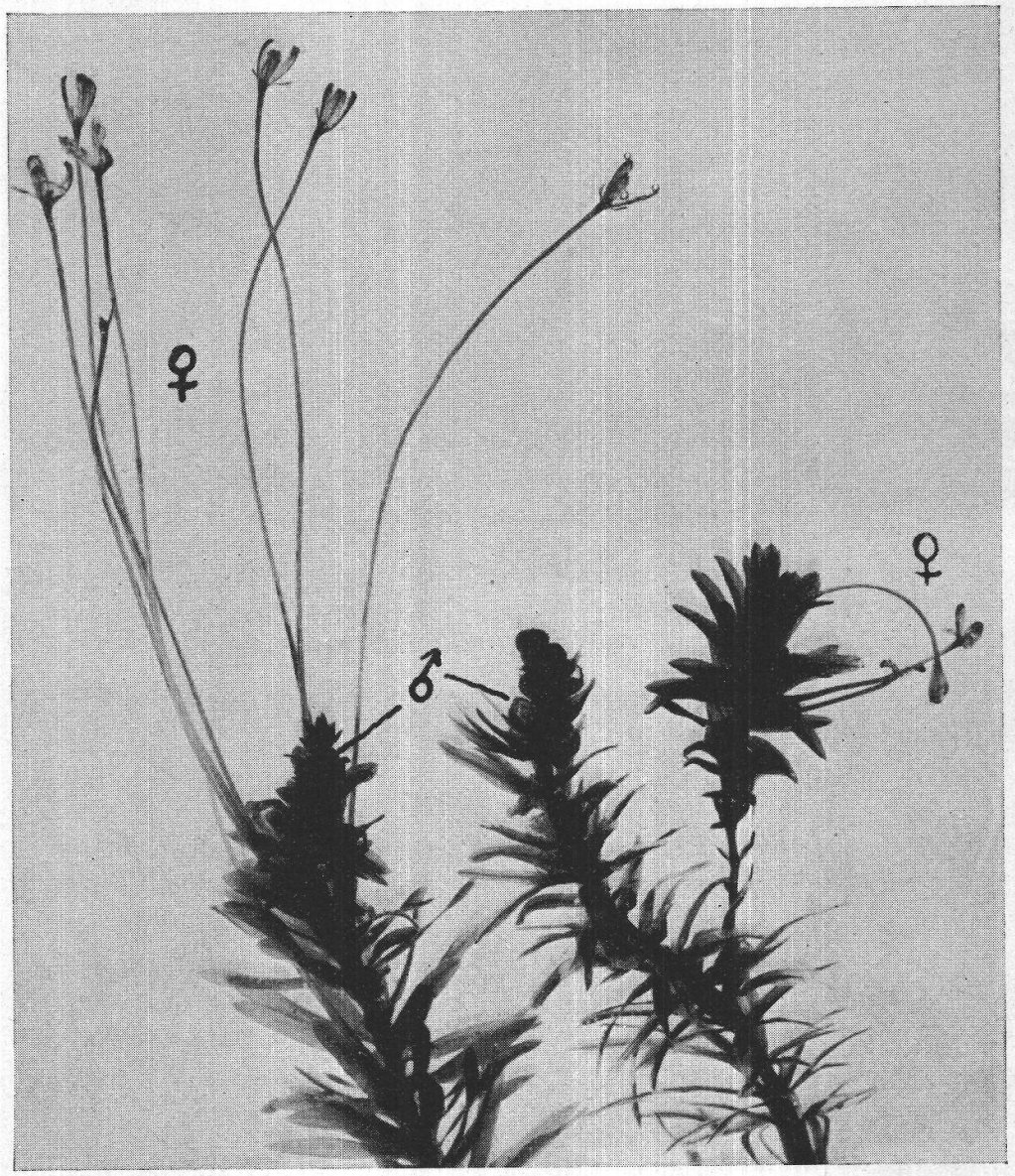


Abbildung 1.
Hydrilla verticillata H IX aus Buitenzorg. Links männliche und weibliche Blüten dicht beieinander auf demselben Sproß, rechts auf verschiedenen Seitenzweigen desselben Sprosses. Die männlichen Blüten sind kugelförmig und in ihren Scheiden eingeschlossen, die weiblichen, mit ihrem langen Halsteil, sind bereits in Verfall begriffen. Vergr. 1,5 : 1.

Eine weitere Frage war, ob Klone, die ein oder mehrere Male in der verkürzten Belichtungszeit geblüht hatten, in den darauffolgenden Jahren ohne Verkürzung der Tageslänge noch blühen würden. Die

Klone H VIII ♀, H IX monözisch und H XIX monözisch, die alle 1937 sehr reichlich geblüht hatten, wurden im Sommer 1938 und z. T. 1939 bei unverkürztem Tageslicht im Freien gezogen. Sie erzeugten nun aber (vgl. Tab. 1) keine einzige männliche oder weibliche Blüte mehr, wie

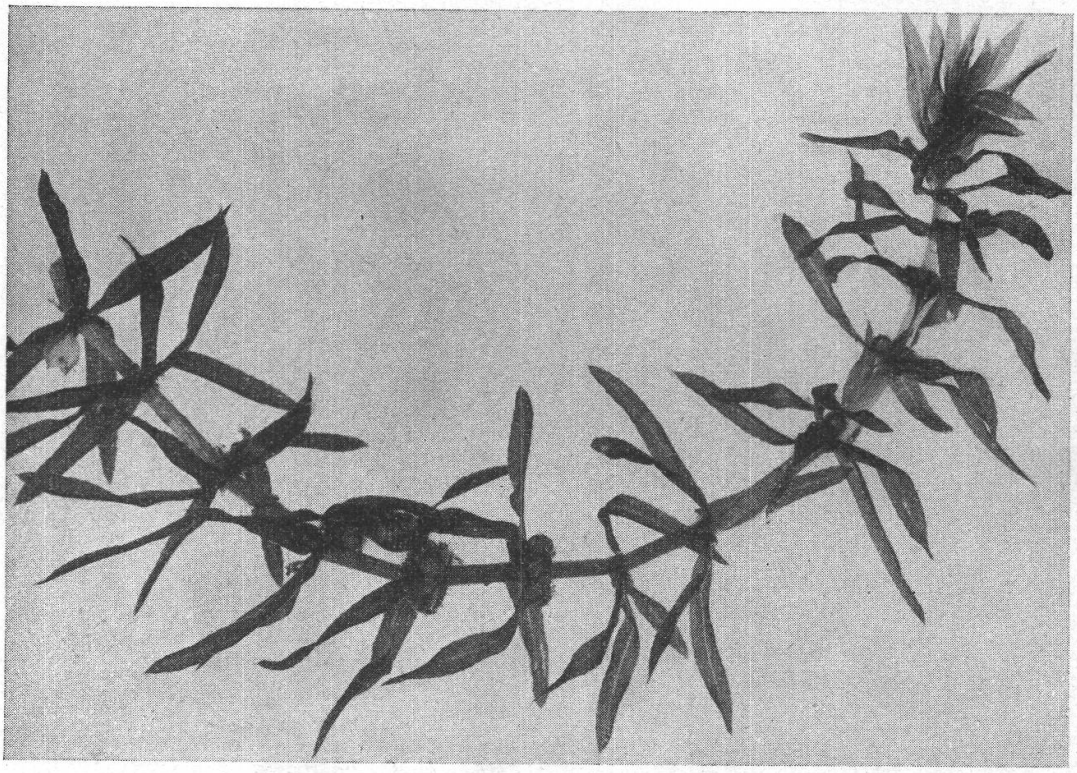


Abbildung 2.
Hydrilla verticillata. Sproßstück einer rein männlichen Pflanze aus dem See von Yünnan. An der Spitze Knospen, in der Mitte Blüten kurz vor der Anthese, an der Basis eine leere Spatha. Vergr. 1,5 : 1.

auch alle andern aus Buitenzorger Material im Zimmer gehaltenen Kulturen. Die Verkürzung der Tagesdauer wirkt sich somit, wie zu erwarten war, nur in der betreffenden Blühperiode aus und hat keinerlei Nachwirkung auf die spätere Blühfähigkeit.

Das *Resultat der Tageslängenversuche* kann dahin zusammengefaßt werden, daß die aus Java stammenden Klone Kurztagpflanzen sind, mit teils synözischer, teils weiblicher Determination. Die aus Yünnan-fu stammenden Klone sind dagegen auf Tageslänge unempfindlich und sind durchwegs männlich determiniert.

Die synözischen Klone erzeugen immer erst ♀, dann ♂ Blüten. Die Verteilung dieser Blüten ist selbst innerhalb desselben Klones verschieden; ♂ und ♀ Blüten können auf denselben Sprossen oder auf verschiedenen Sprossen derselben Pflanze sitzen (Klon H IX und Beobachtungen in den Teichen zu Buitenzorg, vgl. Abb. 1).

Um auch *Hydrilla*-Klone von anderem Ursprung prüfen zu können, wurden *Hydrilla*-Pflanzen aus den Botanischen Gärten Heidelberg und Bonn in den Tageslängenversuch aufgenommen. Die Pflanzen aus Bonn bildeten im Juni 1934 4 ♀ Blüten bei normaler Tageslänge. In den Jahren 1935 und 1936 unter Verkürzung der Tageslänge gezogen, nahm die Blühwilligkeit nicht zu: 1935 erzeugten sie gar keine, 1936 einige wenige weibliche Blüten. Wir hätten es demnach hier mit einem Klon zu tun, der keine Kurztagpflanze ist, sondern auf Tageslänge indifferent reagiert. Woher dieser Klon ursprünglich stammt, ist mir leider nicht bekannt, doch ist wohl anzunehmen, daß er an den alten Standorten bei Stettin oder in Ostpreußen, wo *Hydrilla* frei lebt und ausschließlich weibliche Blüten bildet, gesammelt wurde.

Die Chromosomengarnitur von *Hydrilla verticillata* soll sich nach Sinoto (1928 und 1929) durch ein Heterochromosomenpaar nach dem Typus XY auszeichnen. Zudem unterscheidet er zwischen Rassen mit $2n = 16$ und solchen mit $2n = 24$ Chromosomen. In unserem Material wurden bis jetzt, sowohl in den aus Yünnan als in dem aus Buitenzorg stammenden, durchwegs $n = 8$ und $2n = 16$ Chromosomen festgestellt. Gesetzmäßigkeiten, nach welchen die Differenzierung in monözische und diözische Rassen mit einer Funktion der Heterochromosomen als Geschlechtschromosomen verbunden wäre, konnten jedoch weder von Sinoto noch von uns festgestellt werden.

b) Blütenbiologie.

1. Männliche Blüten.

Die männlichen *Hydrilla-Blüten* sitzen zu 1—4 in den Blattachseln der Blattquirle (Abb. 2 und Taf. 1, Fig. 1 a). Jede Blüte ist für sich in eine *Spatha* eingeschlossen. Diese ist kugelförmig und trägt an ihrem Scheitel ein Krönchen und in ihrer obern Hälfte etwa 10 Stacheln von Trichomnatur. Die Spatha besteht aus 2 Zellschichten, die aufeinanderliegen. Die *Trichome* werden ausschließlich (Abb. 3) von der äußern Zellschicht der Spatha gebildet. Diese hebt sich von der innern Zellschicht kegelförmig ab. Die langgestreckten Zellen des Trichomes umfassen damit einen größern Interzellularraum. Am Scheitel wird das Trichom von einer zugespitzten Zelle mit stärker kutinisierten Wänden abgeschlossen. Das *Krönchen* der Spatha wird von 2 kleinen Blatt-Endabschnitten gebildet, die 3—4 Zellen dick sind und dicht aneinandergefügt eine fest verschlossene spaltförmige Öffnung umschließen (Abb. 4). In der Verlängerung dieser kurzen Spalte sind die Zellen der Spatha langgestreckt und differieren dadurch vom übrigen Spatha-Gewebe. Beides spricht dafür, daß auch die kugelförmige Spatha der männlichen *Hydrilla*-Blüte aus zwei verwachsenen Hochblättern entstanden ist, wie

dies für die länglichen Spathen der andern Hydrocharitaceen-Blüten nachgewiesen worden ist.

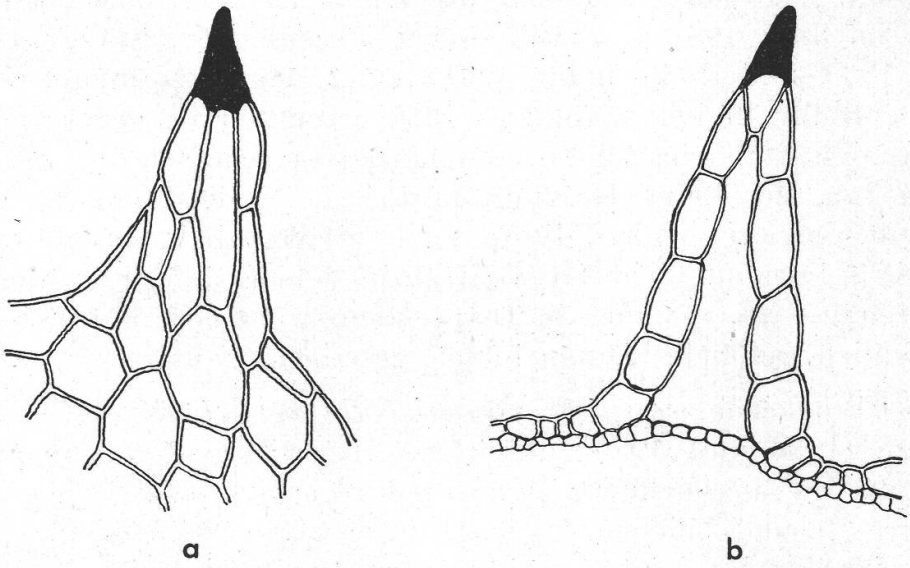


Abbildung 3.
Trichom der Spatha der männlichen Blüte von *Hydrilla*.
a) Außenansicht, *b)* Längsschnitt. Vergr. 150 : 1.

Die männliche Blüte sitzt auf einem 1—2 mm langen Stiel. Die *Blütenhülle* ist in Kelch und Krone differenziert. Die Kelchblätter sind breitoval und in der Mitte nach außen vorgewölbt; sie haben also ungefähr die Gestalt der Schalenhälfte eines in der Längsrichtung halbierten Hühnereies. Ihre Färbung ist hellgrün an der Basis und rot

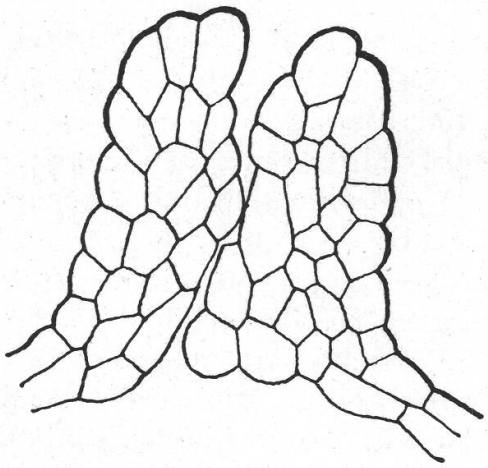


Abbildung 4.
Krönchen der Spatha der männlichen Blüte von *Hydrilla*. Längsschnitt durch die beiden fest aneinander gefügten Endlappen. Vergr. 240 : 1.

am Scheitel. Die Kronblätter sind schmal-lanzettlich und farblos. Die 3 Antheren, die 4fächerig und kurzgestielt sind, stehen vor den Kelchblättern und werden von ihnen fest umschlossen.

Die *Anthese* der männlichen Blüte kann nur außerhalb der Spatha an der Oberfläche des Wasserspiegels erfolgen. Das Aufsteigen der

männlichen Blüten ist stark von der Witterung abhängig, und zwar schon von derjenigen des Vortages. Ob dies von der Temperatur des Wassers oder von der Sonnenbestrahlung abhängt, konnte nicht festgestellt werden. Ist das Wetter am Vortag bedeckt oder regnerisch, dann steigt auch an einem sehr sonnigen Morgen kaum eine Blüte auf. Folgen aber mehrere warme sonnige Tage aufeinander, dann steigen morgens die männlichen Blüten in großer Zahl empor.

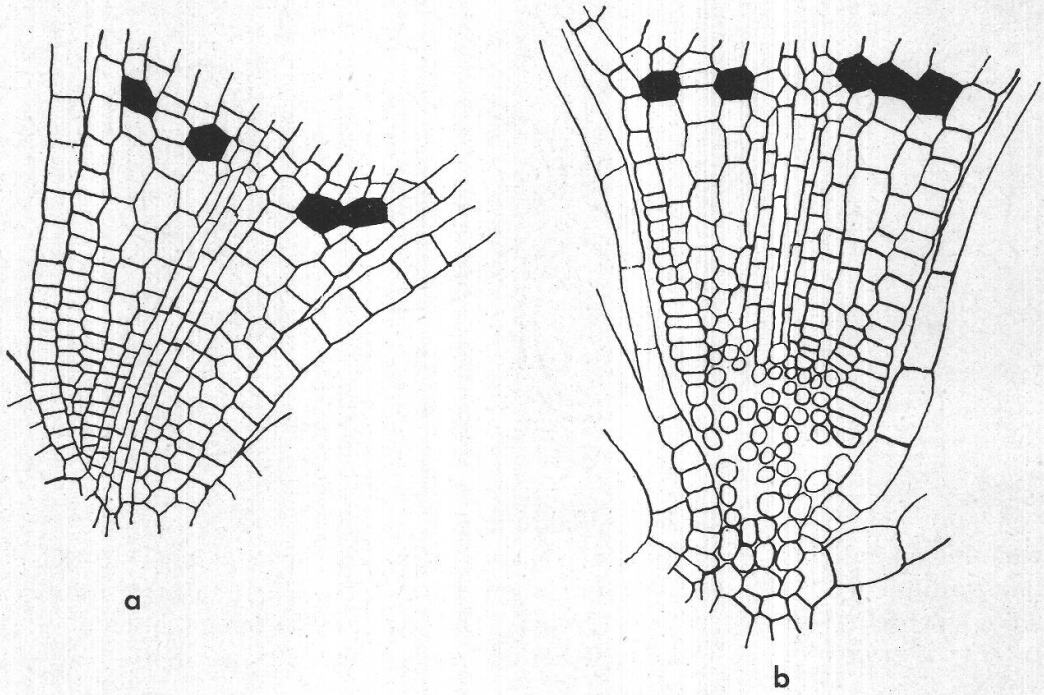


Abbildung 5.
Loslösung der männlichen *Hydrilla*-Blüte: Basis des Blütenstieles. *a)* Zellen noch fest im Verband, *b)* Zellen abgerundet, Zellverband aufgelöst, äußerste Zellschicht = Spatha. Vergr. 90 : 1.

Der 1—2 mm lange glashelle Stiel löst sich von seiner Basis los, indem die Zellen des Zellverbandes sich allmählich abrunden, vgl. Abb. 5 a und b. Die frei in der Spatha liegende Knospe ist von Gas erfüllt (dessen Zusammensetzung der sehr kleinen Mengen wegen nicht festgestellt werden konnte), hat das Bestreben aufzusteigen und drückt daher von innen auf den Scheitel der Spatha. Auf diese wurde jedoch schon vorher ein Druck ausgeübt, und zwar durch die Blütenhülle: sowohl Kelch- als Kronblätter haben in der breit-keilförmigen Scheitelregion Zellen, die viel Stärke enthalten. Diese verdickten und offenbar noch anschwellenden Partien liegen direkt unter dem Krönchen der Spatha und über den prall gefüllten Antheren. Durch die übereinanderliegenden Verdickungen der Kelch- und Kronblätter wird von innen ein Druck auf die Spatha ausgeübt, so daß sie zwischen den beiden Blättern des Krönchens aufgedrückt wird und in der Verlängerung des

Spaltes (Abb. 2, links) aufgerissen wird. Die nun frei gewordene gasgefüllte Knospe steigt an die Oberfläche des Wassers. Aus der Abrißstelle des Blütenstieles vom Sproß steigt ein Strom von Gasblasen empor, der längere Zeit andauern kann.

Ein kurzes Stück Stiel ist an der Knospe verblieben, die nun mit ihrer Längsachse ungefähr in einer Neigung von 45 Grad zum Wasserspiegel schwimmt (Abb. 6 a und Taf. 1, Fig. 1 c). Die geschlossene

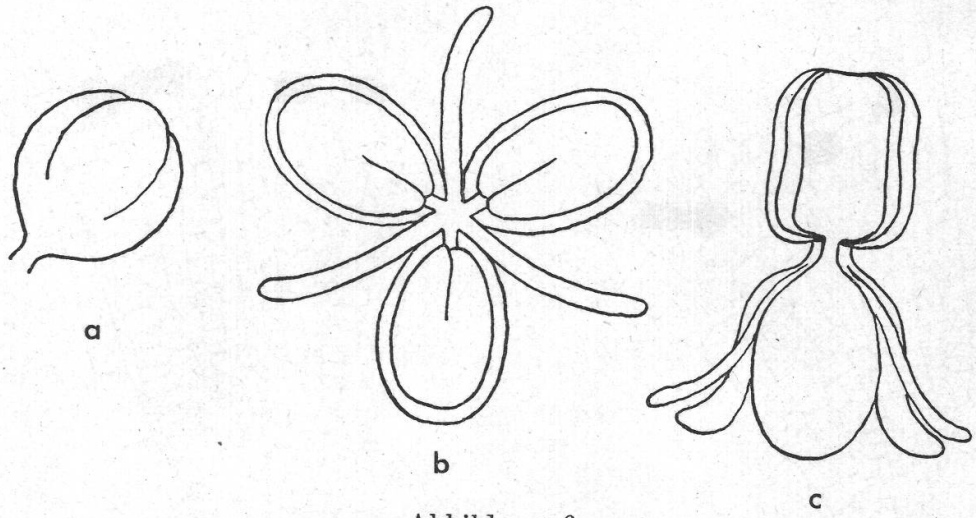


Abbildung 6.
Anthese der männlichen *Hydrilla*-Blüte: *a)* auf dem Wasser schwimmende Knospe, *b)* Ruhestadium nach der 1. Entfaltungsbewegung, *c)* völlig geöffnete Blüte, die Antheren werden von einem aus Kelch- und Kronblättern gebildeten Sockel getragen. Aller Pollen ist bereits ausgeschleudert worden.

Knospe liegt etwa 1½ Stunden lang auf dem Wasser, dann plötzlich öffnet sie sich ruckweise in 3 Schritten :

1. die Blütenhüllblätter weichen etwas auseinander; in jedem Kelchblatt liegt eine Anthere;
2. die Kelchblätter legen sich mit den Antheren horizontal auf die Wasserfläche, während die Kronblätter entweder zugleich oder kurz nachher mit elegantem Schwung nach außen und zwischen die Kelchblätter herabgestülpt werden. In diesem Stadium (Abb. 6 b) tritt eine kurze Pause ein, dann
3. schnellt plötzlich eine Anthere aus der horizontalen in die vertikale Lage, öffnet zugleich ihre Pollensäcke und schleudert den Pollen weit herum ungefähr in einem Kreissektor von 120 Grad.

Die Öffnungsspalte der Antheren liegt genau seitlich; die verbleibende Antherenwand bildet zwei tangential zum Blütenhüllkreis stehende segelförmige Häute. Zugleich wird das Kelchblatt nach unten geschlagen, eine Bewegung, die rasch beginnt und langsam weiter geht. Dann schnellt die zweite und später die dritte Anthere, ihren Pollen

weit im nächsten Kreissektor ausschleudernd, empor, und das jeweils zugehörige Kelchblatt stülpt sich nach unten (Abb. 6 c). Der Pollen liegt dann in einem Umkreis von 20 und mehr Zentimeter Durchmesser um die offene Blüte herum. Die Verteilung ist meist keine ganz regelmäßige, weil die sich öffnende Blüte etwas schief auf der Wasserfläche stand. Die offene Blüte (Taf. 1, Fig. 1 d) schwimmt nun mehr oder weniger senkrecht auf dem Wasserspiegel. Die zurückgeschlagenen Kelch- und Kronblätter bilden einen Sockel, in dessen Innerem der kurze Blütenstiel hängt. Die offenen Antheren ragen wie Segel in die Luft empor; nur ganz vereinzelt klebt etwa noch ein Pollenkorn daran. Ein leichter Windstoß vermag nun die Blüte rasch weiter zu treiben.

Die Abbildungen, die Miki (1937) von den männlichen *Hydrilla*-Blüten gibt, rufen fälschlicherweise den Eindruck hervor, daß die Blüten sich langsam und regelmäßig öffnen. Er hat offenbar, wie auch Maheshwari (1933), der nur einige embryologische Beobachtungen machte, den eigenartigen Entfaltungsmechanismus gar nicht beachtet.

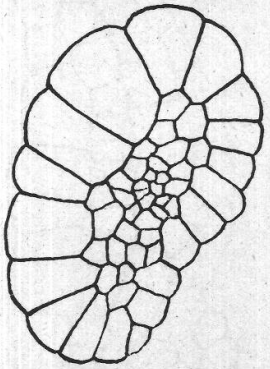


Abbildung 7.
Querschnitt durch ein Filament von *Hydrilla,* äußerste Zellschicht stark turgeszent, gegen das Blüteninnere (links) größere Zellen als gegen außen (rechts). Vergr. 150 : 1.

Der *Mechanismus der Entfaltungsbewegung* der männlichen Blüte dürfte ausschließlich auf Turgorschwankungen zurückzuführen sein. Kelch- und Kronblätter haben an ihrer Basis ein Gelenkpolster. Es ist jeweils die äußere der beiden Gewebeschichten, welche an der Stelle der Umbiegung bei der Anthese aus einigen wesentlich größeren und in den älteren Knospen nach außen vorgewölbten Zellen besteht (vgl. Abb. 8). Der Turgor dieser Zellen nimmt offenbar bei der Anthese stark ab. Es konnten in der Umgebung dieser Zellen im Blütenboden große Mengen von Stärkekörnern und auch Gerbstoffe festgestellt werden. Eine genaue Analyse der Turgeszenzveränderungen war aber, bei der Kleinheit und raschen Veränderlichkeit des Objektes, bis jetzt nicht möglich. Durch die Druckabnahme in ihren turgeszenten Zellen biegen sich die Blütenhüllblätter nach außen.

Die Filamente sind ringsum von einer Schicht stark turgeszenter Zellen bedeckt (Abb. 7). Diese liegen aber im Gegensatz zu denjenigen der Blütenhüllblätter nicht nur außen, sondern auch innen am Filament, wodurch sich die Doppelbewegung der Antheren erklärt. Die außen

gelegenen turgeszenten Zellen wirken synchronisch mit denjenigen der Kelchblätter in ihrer gemeinsamen Bewegung nach außen. Die nach innen gelegenen größeren bewirken das Aufschnellen der Antheren.

Weitere Hinweise auf den Entfaltungsmechanismus liefert eine *genaue Analyse der* bereits kurz erwähnten *gemeinsamen und getrennten Bewegungen von Kelch und Stamina.* Es müssen 3 Stufen der Entfaltung unterschieden werden (Abb. 6) :

1. Kelchblatt und ihm fest angepreßtes Staubblatt gehen von der Vertikalen in die Horizontale über;
2. es findet eine Pause statt;
3. die Staubblätter schnellen sehr rasch und kräftig nach oben in die Vertikale zurück; die Kelchblätter setzen ihre Bewegung nach außen und basalwärts fort.

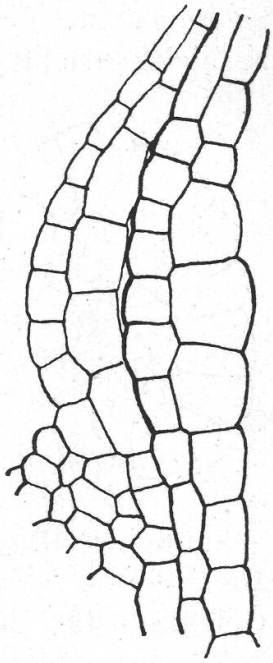


Abbildung 8.
Gelenkpolster am Grunde der Hülle der männlichen *Hydrilla*-Blüte, je die äußere Schicht von Kelch- (rechts) und Kronblatt (links) weisen einige stärker turgeszente Zellen auf. Vergr. 90 : 1.

Die Stamina führen also 2 *einander entgegengesetzte* Bewegungen durch, die eine rasch, aber nicht ruckartig von den Vertikalen in die Horizontale, die zweite ruckartig von der Horizontalen zurück in die Vertikale. Die Kelchblätter führen nur *eine* Bewegung, die Entfaltung nach außen durch, doch wird diese in der Horizontallage von einer Pause unterbrochen. Wie können diese Erscheinungen gedeutet werden?

Daß die Bewegungen der fest aneinandergepreßten Kelch- und Staubblätter nach außen zugleich verlaufen, beruht wohl nicht nur auf der Ähnlichkeit ihrer Turgeszenzmechanismen, sondern auch darauf, daß sie offenbar miteinander verklebt sind und somit gemeinsam eine Kraft ausüben, welche die großen turgeszenten Zellen der Innenseite der Filamente dehnt. In der horizontalen Lage halten sich dann die Kohäsionskräfte der verklebenden Substanzen und die Spannung der turgeszenten

Zellen auf der Innenseite der Filamente das Gleichgewicht, und die Bewegung kommt zum Stillstand. Nach einiger Zeit aber genügen die Kohäsionskräfte nicht mehr, um den vielleicht etwas veränderten Turgeszenzbedingungen der innern Zellschicht der Filamente standzuhalten. Mit einem Ruck reißt sich die Anthere aus dem Kelchblattgewölbe los und schnellt wieder empor. Vielleicht hängt auch die Öffnung der Pollensäcke, die auch auf Turgeszenz beruhen muß und genau dort erfolgt, wo der Rand des Kelchblattes an der Anthere anliegt und sicher im selben Moment vor sich geht, mit diesem Losreißungsvorgang

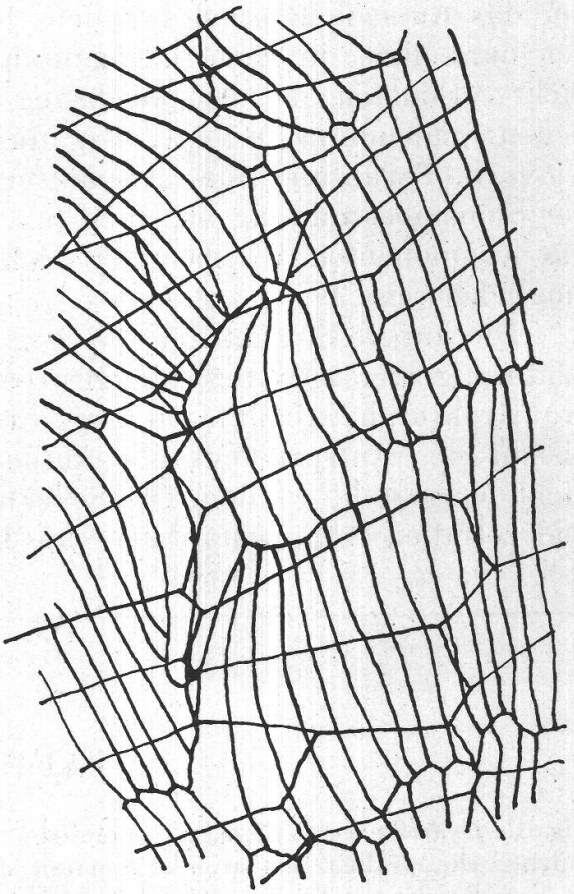


Abbildung 9.
Eigenartige Zellen-Anordnung in der Antherenwand von *Hydrilla*.
Vergr. 240 : 1.

zusammen. Die Kleinheit der Objekte und die Raschheit der Bewegung verhinderte bisher eine Feststellung dieser Zusammenhänge. Das vom Gegenzug befreite Kelchblatt kann nun auch seine unterbrochene Entfaltungsbewegung bis zu nahezu vertikaler Lage nach abwärts parallel zum Rest des Blütenstieles fortsetzen.

Die Kelch- und Staubblätter verklebende Substanz nachzuweisen, ist uns allerdings noch nicht gelungen. Es mußte jedoch schon früher, bei andern Blüten mit Schleudermechanismen solch eine Verklebung angenommen werden. So bei den Blüten der Urticaceen *Laportea moroides* und *Pellionia Daveauana* (Mosebach 1932), deren vor dem Herausschleudern nach innen gebogene Anthere mit der Basis des Filamentes

verklebt ist. Auch dort konnte der Klebstoff chemisch nicht nachgewiesen werden, doch scheint dessen Vorhandensein dadurch erwiesen, daß die Antherenwand zerrissen wird und dann Teile von ihr an den basalen Partien des Filamentes kleben bleiben. Bei diesen Urticaceen handelt es sich, wie bei *Hydrilla,* um einen Turgeszenzschleudermechanismus, der offenbar durch eine Verklebung zuerst gehemmt wird, so daß er sich nach plötzlicher Aufhebung der Hemmung besonders kräftig, ja geradezu explosionsartig auswirken kann.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Entfaltungsbewegung der männlichen Blüte von *Hydrilla verticillata* und der Mechanismus, der das Ausschleudern des Pollens bewirkt, reine Turgeszenzbewegungen darstellen, in dem mechanisch versteifende Widerstandsgewebe nicht vorhanden sind. Die Auslösung der Bewegungen, selbst des eigentlichen Schleuderns, erfolgt nicht durch irgendwelche abnormen Reize, wie z. B. Berührung oder Erschütterung. Sie hängt offenbar ganz von der Sonnenbestrahlung ab, doch ließ sich bisher nicht feststellen, ob es die Komponenten Wärme oder Licht sind, welche auslösend wirken, möglicherweise beide zusammen.

Die äußere Schicht der *Antherenwand* besteht aus eigenartig gruppenförmig angeordneten, langgestreckten Zellen ohne besondere Membranstrukturen (Abb. 9). Ob diese Struktur mit dem Turgeszenzmechanismus des Aufspringens der Anthere zusammenhängt, konnte noch nicht festgestellt werden. Die Scheidewände der Theken sind sehr zart und zerfallen früh, schon bevor die Knospe die Spatha verläßt.

TAFEL 1.

Fig. 1. *Hydrilla verticillata. a)* männliche Blüten in den Blattachseln eines Blattquirles. Die prallen Antheren schimmern durch Spatha und Blütenhülle hindurch. *b)* leere Spatha mit Trichomen und Krönchen. *c)* von der Spatha befreite schwimmende männliche Knospe. Vergr. 5 : 1. *d)* offene männliche Blüte. Vergr. 12 : 1.

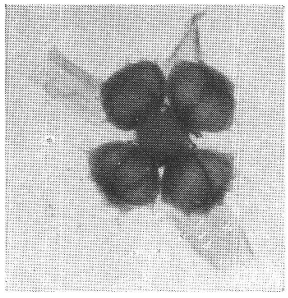
Fig. 2. Weibliche Blüte von *Hydrilla* auf dem Wasserspiegel ausgebreitet. Breitere Kelch-, schmalere Kronblätter, zwischen ihnen die 3 kurzen Narbenäste. Vergr. 5 : 1.

Fig. 3. Weibliche Blüten von *Hydrilla* in ihrer natürlichen Lage in den Wasserspiegel eingesenkt. Der lange Halsteil des Gynaeceums verbindet die Blütenhülle und die Narbenäste mit dem unter Wasser in der Blattachsel sitzenden Fruchtknoten. Vergr. 5 : 1.

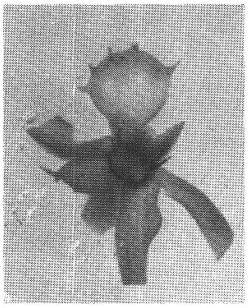
Fig. 4. Pollenübertragung bei *Elodea occidentalis.* Schwimmende männliche Blüten und Pollentetraden neben den flutenden weiblichen Blüten. Vergr. 1,5 : 1.

Fig. 5. Offene Anthere von *Elodea occidentalis.* Die Epidermiszellen des Konnektivs und der Filamente sind auf der dem Blüteninneren zugekehrten Seite (links) stark turgeszent. Vergr. 35 : 1.

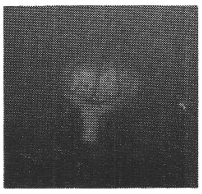
Tafel 1



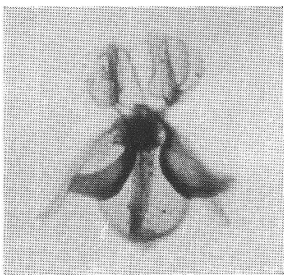
1a



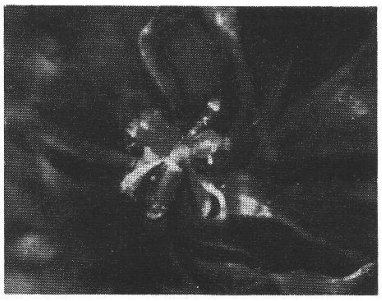
1b



1c

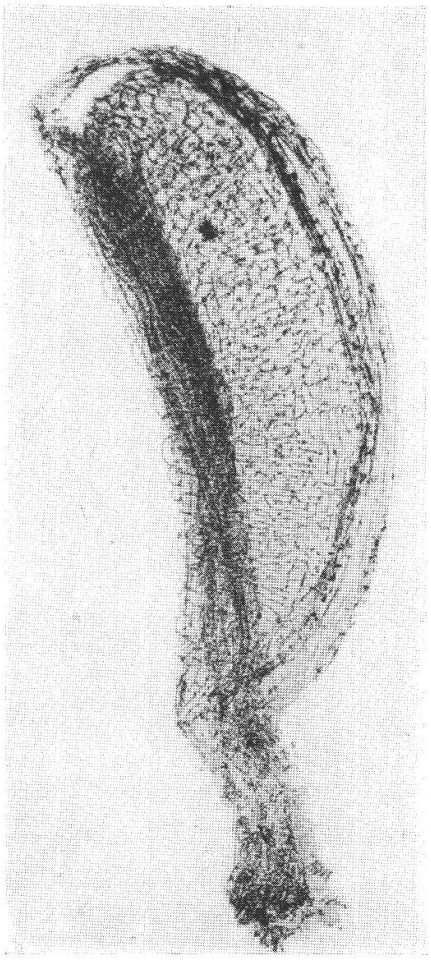


1d

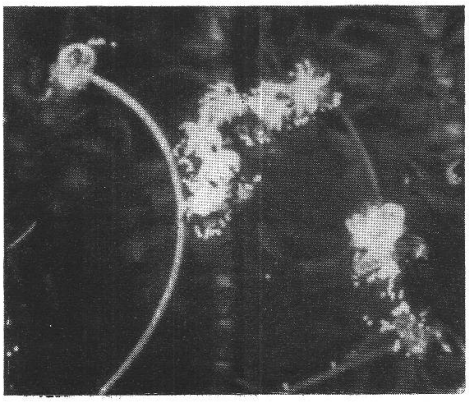


2

3



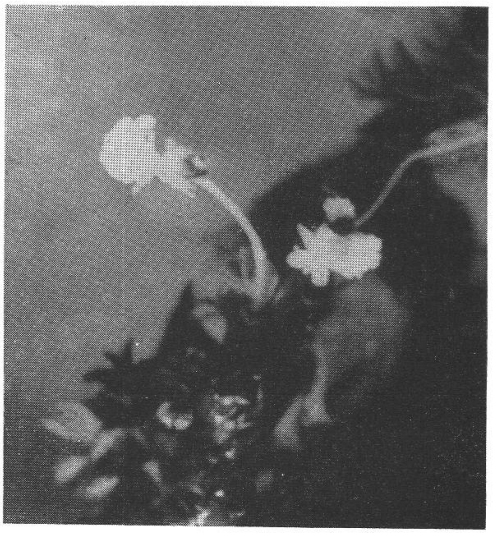
5



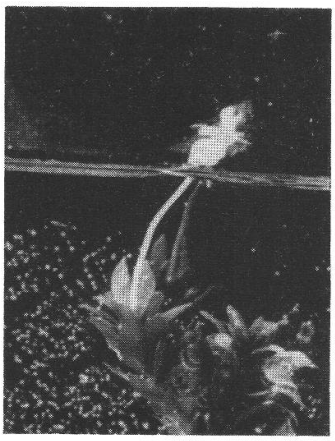
4

Tafel 2

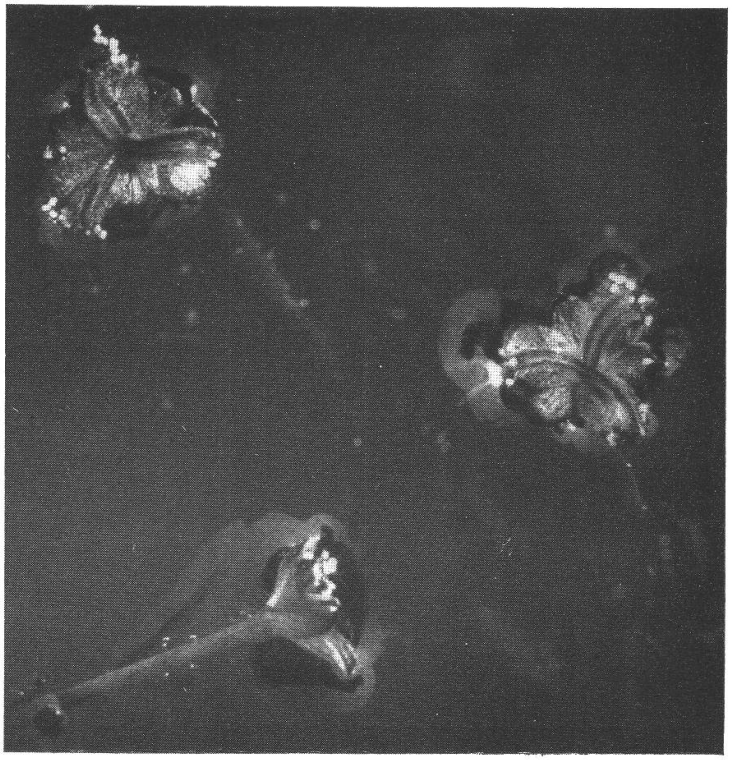
6a



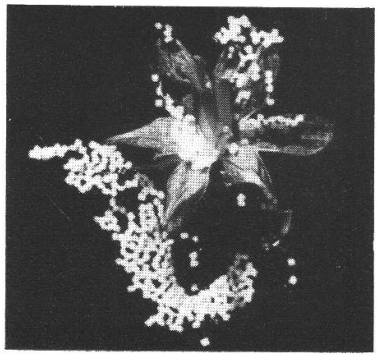
6b



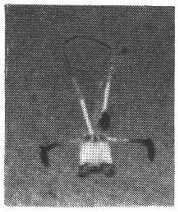
6c



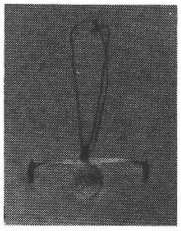
8



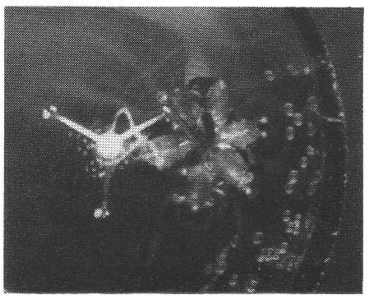
7



9a



9b



10

Der Pollen erweckt zuerst den Eindruck, eine völlig glatte Oberfläche zu besitzen. Erst bei stärkerer Vergrößerung wird die eigenartige Struktur der Exine sichtbar, warzige Höcker, die Hohlräume umschließen, aber eine relativ glatte Oberfläche bilden (Abb. 10).

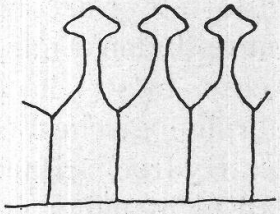


Abbildung 10.
Bau der Exine des Pollens von *Hydrilla*. Vergr. 7800 : 1.

2. Weibliche Blüten.

Die weiblichen Blüten sitzen einzeln in einer Spatha, die im Gegensatz zu derjenigen der männlichen Blüten röhrenförmig und etwa 5 mm lang ist (Abb. 11). Apikal endet auch sie in einem Krönchen aus zwei kleinen Blattabschnitten, den freien Resten der beiden zur Spatha verwachsenen Hochblätter. Die wachsende Blüte drückt die Spatha auf, die zerreißt, und die Blüte tritt seitlich aus ihr heraus.

TAFEL 2.

Fig. 6. *Elodea canadensis* Montreal. *a)* oben: männliche Knospe flutet auf der Wasseroberfläche kurz vor der Anthese, unten: halboffene Blüte, in welcher die Tetraden einen ungeordneten Haufen bilden.
b) 2 offene männliche Blüten auf der Wasseroberfläche flutend. Vergr. 1,5 : 1.
c) offene männliche Blüte von der Seite aufgenommen, unten Wasser mit kleinen Luftblasen, oben Luft, nat. Größe.

Fig. 7. Offene männliche Blüte von *Elodea canadensis* Montreal von oben, ein Teil der Tetraden liegt noch in natürlicher Lage zwischen den Staubblattkreisen. Vergr. 5 : 1.

Fig. 8. Weibliche Blüten von *Elodea canadensis* Montreal: die nach oben gestellten Kelchblätter tragen die Blüte, während die 3 gelappten Narbenäste auf den zarteren Kronblättern liegend bis auf den Wasserspiegel herabgebogen werden, wo die Narbenpapillen den schwimmenden Pollentetraden leicht erreichbar sind. Die Depression des Wasserspiegels ist als « Hof » um die Blüte sichtbar. In diesem, meist in nächster Nähe der Narbenäste, sind die hellen Pollentetraden zu sehen. Die sehr kurzen Staminodien sind nur in der Blüte rechts an der Basis der Narbenäste zu sehen. Vergr. 3 : 1.

Fig. 9. *Lagarosiphon muscoides*. Schwimmende offene männliche Blüten mit 3 horizontal stehenden Antheren und den als Segelapparat wirkenden Staminodien. Vergr. 4 : 1.

Fig. 10. Bestäubung von *Lagarosiphon muscoides*. Durch die Stellung und Länge der Filamente werden die Antheren über den von der Hülle der weiblichen Blüten gebildeten Teller hinweggehoben und direkt an die Narben herangebracht, welche den noch an den Antheren haftenden Pollen abstreifen. Vergr. 4 : 1.

Die beiden Kreise der Blütenhülle sind einander ähnlicher als in der männlichen Blüte (vgl. Taf. 1, Fig. 2). Sowohl Kelch als Krone bestehen aus je drei breitlanzettlichen Blättern, wobei die Kronblätter nur etwa halb so breit sind wie die Kelchblätter. Beide sind sehr dünnwandig und schlaff. Zwischen ihnen liegen drei sehr kurze, mit langen Papillen ausgestattete Narbenäste. Blütenhülle und Narbenäste sitzen gemeinsam am apikalen Ende einer langen Röhre (Taf. 1, Fig. 3), dem Halsteil der Achse, in welche das Gynaeceum tief unterständig eingesenkt ist. Die morphologische Bedeutung dieses «falschen coenokarpen Gynaeceums» der Hydrocharitaceen ist von W. Troll (1931) untersucht worden, so daß nicht näher darauf eingegangen werden soll. Es können an diesem zwei Teile unterschieden werden: eine verdickte Basis, welche am Grunde der Spatha und mit dieser in der Achsel eines Laubblattes sitzt

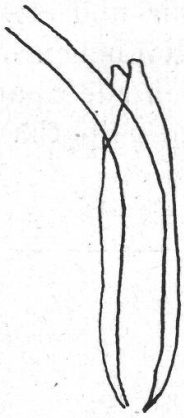


Abbildung 11.
Spatha der weiblichen Blüte von *Hydrilla*.

und die Samenanlagen birgt, und ein langer, röhrenförmiger Halsteil, welcher steril ist und Blütenhülle und Narben trägt. Was dessen besondere Merkmale bei *Hydrilla* betrifft, sei nur ergänzt, daß die bei andern Hydrocharitaceen feststellbaren Lamellen in der Fruchtknotenhöhle, die zum Teil verwachsen, zum Teil unverwachsen sind und die Ränder der im übrigen mit dem Blütenboden verwachsenen Karpelle darstellen, bei *Hydrilla* nicht mehr feststellbar sind. Die Innenseite der Fruchtknotenwand ist von einer plasmareichen, glatten Zellschicht begrenzt.

Die Länge des Halsteiles ist sehr verschieden und richtet sich nach der Entfernung des Sprosses vom Wasserspiegel. Liegt der Sproß dicht an der Wasseroberfläche, bleibt er etwa 3 cm lang, ist der Sproß kürzer und weit vom Wasserspiegel entfernt, so können die Halsteile eine Länge von bis 10 cm erreichen. Immerhin ist ihre Fähigkeit, dem Wasserspiegel entgegenzuwachsen, beschränkt: Weiblichen Blüten an Sprossen, die etwa 20 cm unter dem Wasserspiegel standen, gelang es in unsern Kulturen nicht, die Oberfläche zu erreichen, wodurch eine Bestäubung verunmöglicht wurde.

Kelch- und Kronblätter bilden unter Wasser eine geschlossene Glocke, an deren Grunde sich die kurzen Narbenäste und darüber eine

große Gasblase befinden. So wächst die Blütenhülle dem Wasserspiegel entgegen. Oft weichen die Blütenhüllblätter etwas auseinander, so daß die Kuppel der Gasblase deutlich sichtbar wird (vgl. Taf. 1, Fig. 3, rechts unten).

Sobald die Blütenhülle den Wasserspiegel erreicht, weichen ihre Teile auseinander und bilden einen breiten Trichter, der im Wasserspiegel eingesenkt liegt, indem nur die oberen Ränder des Trichters die Wasseroberfläche erreichen (vgl. Abb. 12 und Taf. 1, Fig. 3). Der Trichter ist nun lufterfüllt und in seinem Innern vollständig trocken,

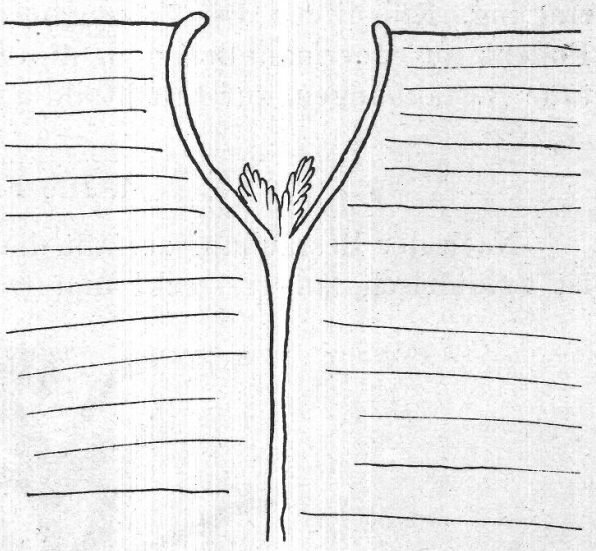


Abbildung 12.
Weibliche Blüte von *Hydrilla* im Längsschnitt. Im Wasserspiegel eingesenkt bildet sie einen Trichter, der die durch die Luft geschleuderten Pollenkörner auffängt. Am Grunde die Narbenäste, auf welche der Pollen fallen muß.

denn die Blütenhülle hält das umgebende Wasser fern. Zu innerst im Trichter stehen frei die drei Narbenäste und ragen damit an die Luft, ohne je benetzt zu werden, denn wenn Wellenbewegungen die Blüte unter den Wasserspiegel drücken, schließt sich die Blütenhülle wiederum mit einer Luftblase über den Narben. Ist der Halsteil zu lang, d. h. länger als der Abstand vom Sproß zum Wasserspiegel, dann flutet er mit der etwas auf der Seite liegenden Blütenhülle auf dem Wasserspiegel (Taf. 1, Fig. 3, oben). Eine nachträgliche Verkürzung des Halsteiles, etwa durch spiralige Windungen, wie sie die Fruchtstiele von *Vallisneria* ausführen, findet nicht statt.

3. Die Bestäubung.

Schleudern männliche Blüten auf der Wasseroberfläche ihren Pollen aus, so fällt ein Teil des Pollens direkt in die von den weiblichen Blüten gebildeten Trichter hinein, auf die am Grunde liegenden Narben. Der Pollen wird somit, ohne je mit dem Wasser direkt in Berührung zu gelangen, auf die Narben übertragen. Das Wasser hat auf den Bestäubungsprozeß nur einen indirekten Einfluß, indem es die männlichen und weiblichen Blüten zur Wasseroberfläche hinaufträgt und zudem die

schwimmenden männlichen Knospen verbreiten kann. Wo die Sprosse sehr dicht liegen, ist diese Beweglichkeit stark eingeschränkt und spielt bei der Verbreitung des Pollens eine kleine Rolle. Dies wird jedoch dadurch kompensiert, daß der Pollen sehr weit herumgeschleudert wird. So gelangt er auch in weibliche Blüten, die nicht in nächster Nähe der männlichen Blüten liegen. Die wenigen, noch auf der schwimmenden Blüte liegenden Pollenkörner haben keinerlei Aussicht, je eine Bestäubung durchzuführen, da sie normalerweise nie zu den in der Blütenhülle isolierten Narben zu gelangen vermögen. Der von den offenen Antheren gebildete Segelapparat ist daher ohne Bedeutung für die Pollenübertragung. Künstliche Bestäubungen durch Ausschütten des trockenen Pollens aus der männlichen in die weibliche Blüte führten, wie spontane Bestäubungen, zur Fruchtbildung.

4. Die Frucht.

Nach der Bestäubung zerfällt die weibliche Spatha. Die reife Frucht ist zylindrisch langgestreckt und trägt manchmal einige Emergenzen

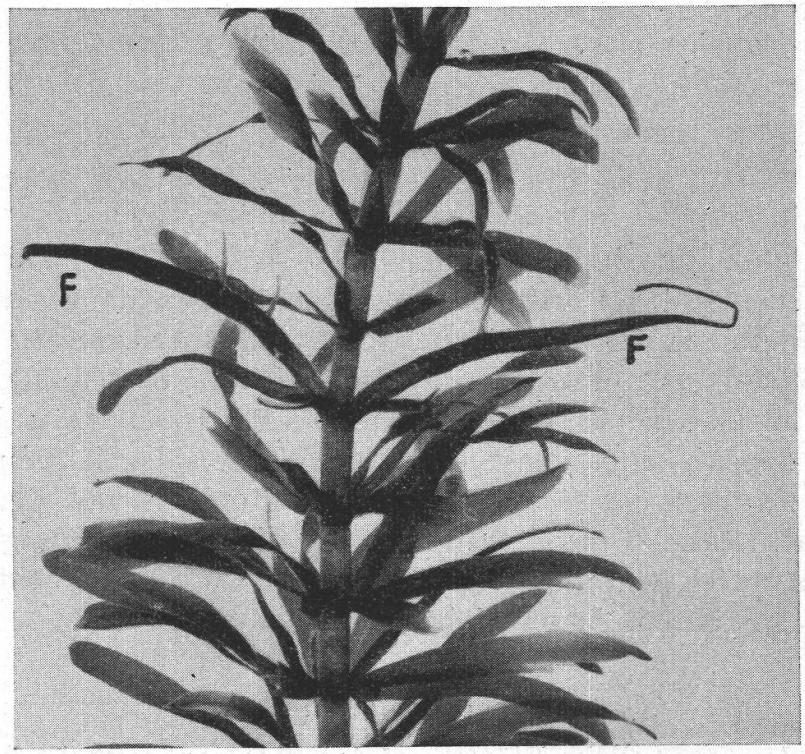


Abbildung 13.
Früchte (F) von *Hydrilla*. Vergr. 2 : 1.

an ihrer Oberfläche (Abb. 13 F). Die Sprosse wachsen weiter, und ihre neuen Teile drücken die alten Teile, welche die Früchte tragen, tiefer ins Wasser hinein, wo sie ungestörter ausreifen können. Das Frucht-

innere wird durch Sezernierungen der innersten Schicht der Fruchtknotenwand schleimig. Nach einiger Zeit verfault die Fruchtwand, und die walzenförmigen Samen fallen auf den schlammigen Wassergrund.

III. Die Blütenbiologie von Elodea occidentalis St. John.

Mit unserer *E. occidentalis* sind offenbar sowohl die von Wylie (1904) beschriebenen *E. canadensis* als die von Woodward (1919) beschriebene *Philotria angustifolia* (Muhl) Britton identisch, da deren blütenbiologisches Verhalten und Morphologie weitgehend übereinstimmen. Über die eigentliche *E. canadensis* äußert sich Wylie wahrscheinlich kurz in einer uns nicht zugänglichen Schrift (Wylie, 1913), in der er von einer « long-stalked *Elodea* flower » schreibt.

Die männlichen Blüten von *E. occidentalis* zeigen in ihrer Anthese gewisse Ähnlichkeiten mit denjenigen von *Hydrilla verticillata*. Sie sitzen ebenfalls einzeln in mehr oder weniger kugeligen Scheiden in den Blattachseln. Kurz vor der Anthese sammelt sich in der Knospe eine große Gasblase an, wodurch die Knospe anschwillt und die Scheide von innen heraufdrückt. Während dieses Vorstadiums der Anthese, welches unter Wasser durchgemacht wird, öffnen sich die Antheren: ihre ursprünglich extrorse Stellung wird durch Torsion des Filamentes um etwa 180° introrsum. Da die Epidermiszellen von Konnektiv und Filament auf der dorsalen Seite der Anthere stark turgeszent sind, ist wohl anzunehmen, daß sie an der Torsionsbewegung weitgehend beteiligt sind (Taf. 1, Fig. 5). Das Konnektiv krümmt sich zudem sichelförmig nach außen, und da zugleich die beiden Theken der Anthere (je ein Pollensack) aufgesprungen sind, liegen die zu Tetraden vereinigten Pollenkörner als unregelmäßiger Haufen auf und zwischen den offenen Antheren. Die Gasblase quillt aus der halb geöffneten, aber noch unter Wasser stehenden Blüte heraus, und der Haufen der Pollentetraden wird gut sichtbar. Die Gasblase kann vorzeitig an die Wasseroberfläche steigen, dann bildet sich eine neue Gasblase. Ist diese groß genug, um, nach Loslösung des Blütenstieles, durch ihren Auftrieb die Befreiung der Blüte von der Scheide zu bewirken, steigt die Blüte rasch an die Wasseroberfläche auf. Dort springt sie plötzlich auf, indem die Kelchblätter rasch nach außen und unten geschlagen werden. Die Kronblätter sind zu kurzen Stummeln reduziert. Die Kelchblätter und der Blütenstiel bilden nun einen Sockel, der die sichelförmig nach außen gekrümmten offenen Antheren trägt (Taf. 1, Fig. 4). Weitaus der größte Teil der im Tetradenverband verbliebenen Pollenkörner fällt bei der plötzlichen Öffnung der Blüte aus dieser heraus ins Wasser. Nur ein kleiner Teil bleibt zwischen den Antheren zurück und wird von den schwimmenden Blüten weitergetragen.

Die *weiblichen Blüten* stehen ebenfalls einzeln in einer langgestreckten Scheide und wachsen apikal aus dieser heraus. Der Halsteil des falschen coenokarpen Gynaeceums ist 2—8 cm lang. Die 3 Narbenäste krümmen sich bei der Anthese allmählich nach außen und basalwärts, so daß ihre gegabelten Spitzen die Wasserfläche berühren, ganz wie es für *E. canadensis* ausführlicher dargestellt werden wird.

Bei der *Bestäubung* können die aus den männlichen Blüten fallenden Pollentetraden ausnahmsweise direkt auf die Narben gelangen (vgl. Taf. 1, Fig. 4), meist aber schwimmen sie auf der Wasseroberfläche an die Narbenäste heran. Durch feine Stacheln ist der Pollen vor Benetzung geschützt. Dadurch, daß die Narbenäste den Wasserspiegel in ihrer nächsten Umgebung etwas herabziehen, gleiten die Pollentetraden aus der Umgebung zu den Narben hinab, werden also von den Narben gesammelt.

Die ovalen *Früchte* zerfallen bei ihrer Reife, und die walzenförmigen Samen fallen auf den Grund des Wassers.

IV. Die Blütenbiologie von Elodea canadensis aus dem St.-Lorenz-Strom.

Die Blütenbiologie der von uns kultivierten Pflanzen entspricht weitgehend der von Fr. Marie-Victorin gegebenen Beschreibung und sei darum nur kurz zum Vergleich mit den andern Hydrocharitaceen herangezogen und ergänzt.

Die einzeln in länglichen Scheiden sitzenden *männlichen Blüten* bilden eiförmige grüne Knospen mit etwas Anthocyan in den Kelchblättern. Am Vorabend des Tages, an welchem die Anthese erfolgt, sind die Knospen meist noch in der Scheide eingeschlossen. Im Laufe der Nacht wird die Scheide aufgepreßt, die Knospe tritt heraus, und zugleich wächst der Blütenstiel sehr rasch heran, so daß er bis zur Anthese am nächsten Morgen etwa 5—10 cm lang wird. Die Länge der Blütenstiele ist aber nicht, wie der Halsteil des falschen coenokarpen Gynaeceums der weiblichen Hydrocharitaceenblüte vom Abstand des Sprosses von der Wasseroberfläche abhängig. Der Stiel wird meist viel « länger als nötig » und liegt in lockeren Windungen (nicht regelmäßige Spiralen wie die Fruchtstiele von *Vallisneria*!) auf der Wasseroberfläche. Die männliche Knospe flutet also, nicht allzu dichten Bestand an Sprossen vorausgesetzt, im Wasser, wie es bei *Hydrilla* und *Elodea occidentalis* nur den weiblichen Blüten eigen ist. Nach Angaben von Fr. Marie-Victorin soll jedoch im St.-Lorenz-Strom die Länge der Blütenstiele dem Abstand des Sprosses vom Wasserspiegel entsprechen, dafür aber die Anthese, im Gegensatz zu unserem Befund, sofort nach Erreichen der Wasseroberfläche erfolgen.

Die Antheren öffnen sich, wie bei *E. occidentalis,* bereits in der noch geschlossenen Knospe. Die Anthese beginnt dagegen erst einige

Zeit, nachdem die Sprosse von der Sonne beschienen wurden, und dauert dann den ganzen Morgen hindurch an. Die Knospe schwillt, auch ohne direkt an der Sonne zu liegen, etwas auf (Taf. 2, Fig. 6 a, oben). Dann öffnen sich die Kelch- und Kronblätter, und die Masse der Tetraden wird sichtbar (Taf. 2, Fig. 6 a, unten). Indem sich die Blütenhüllblätter nach unten biegen, heben sie die bereits offenen Antheren über den Wasserspiegel empor (Taf. 2, Fig. 6 b und c). Die 9 Antheren stehen in zwei deutlich verschiedenen Etagen (Abb. 14):

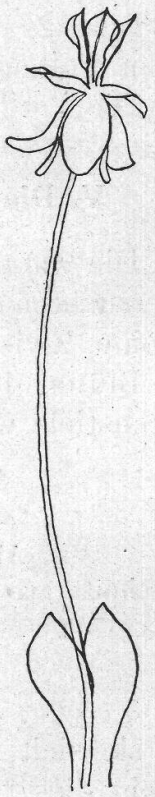


Abbildung 14.
Offene männliche Blüte von *Elodea canadensis*. Die 3 breiten Kelch- und die 3 schmalen Kronblätter herabgestülpt, darüber der äußere doppelte Kreis von 6 horizontal liegenden Antheren, von denen nur zwei eingezeichnet sind, und der innere Kreis von 3 emporgestellten Antheren. Am Grunde die Spatha. Der Pollen ist bereits entleert worden.

1. Einer äußern Anordnung von 6 Antheren, welche in offenem Zustand flach ausgebreitet sind und dadurch eine Art leicht gestielter Schale bilden, auf der die Pollentetraden in Haufen liegen;

2. einem inneren Staubblattkreis, der durch Verwachsung der Staubblätter säulenförmig erhöht ist und die offenen, extrorsen Antheren, die größer sind als die außen stehenden, senkrecht emporträgt. Sie bilden eine Art Aufsatz in der Schale, durch welchen die Pollenmasse ebenfalls zusammengehalten wird. Die offenen Antheren haben ein petaloides Aussehen. Die 6 äußeren sind vorerst extrors, machen dann aber eine Torsion um 180° durch, so daß die Pollentetraden nach der innern Seite der Blüte entleert werden. So fallen denn auch tatsächlich nur ganz wenige Pollentetraden bei der Anthese aus der Blüte heraus. Weitaus der größte Teil wird in der Blüte sorgfältig über das Wasser emporgehoben und bleibt vor Benetzung geschützt (Taf. 2,

Fig. 6 c). Die Bewegungen des Wassers tragen nun die flutenden Blüten hin und her, doch auch leichte Luftbewegungen werden von den als Segel wirkenden innersten Antheren aufgefangen. Die ♂ Blüten gelangen so mit ihren trockenen Pollentetraden zu den weiblichen Blüten (Taf. 2, Fig. 8), die denen von *E. occidentalis* äußerst ähnlich sind. Sie lassen beim Anprallen ihren Pollen direkt auf deren Narbenäste oder in das Wasser der nächsten Umgebung fallen, von wo aus sie in die durch den Druck der Blüten und speziell der Narben bedingte Depression des Wasserspiegels hinabgleiten. Die Depression des Wasserspiegels ist in der Tafel 2, Figur 8 als « Hof » um die Blüten sichtbar, in welchem die hellen Pollentetraden meist dicht bei den Narbenästen zu sehen sind.

Die Vorgänge der Fruchtreife sind dieselben wie bei *E. occidentalis*.

V. Die Blütenbiologie von Lagarosiphon muscoides Harv.

Die *männlichen Blüten* der erstmals von V. A. Wager (1928) untersuchten *Lagarosiphon muscoides* sitzen in Büscheln in der ovalen Scheide. Zwischen ihnen befinden sich lange hyaline, vielzellige Haare. Die Blüten derselben Scheide reifen nacheinander heran, wobei die Blütenstiele wachsen, bis die Knospe aus der Scheide heraustritt. Dann

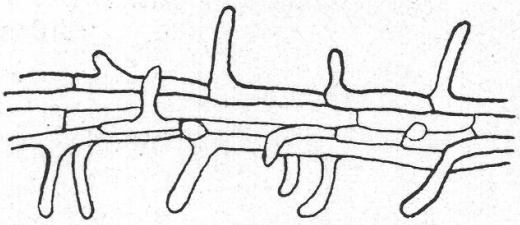


Abbildung 15.
Ausschnitt aus einem Staminodium von *Lagarosiphon muscoides*.

löst sie sich los und steigt an die Wasseroberfläche empor. Meist geschieht dies früh am Morgen. Die geschlossene Knospe schwimmt dann noch längere Zeit umher, um sich erst im Verlauf des späteren Morgens rasch zu öffnen. Die Anthese geht in drei Etappen vor sich:

1. Öffnung der Blütenhülle, indem sich Kelch- und Kronblätter schräg aufrichten und auf die Wasserfläche legen, wobei sich in jedem Kelchblatt eine Anthere befindet.

2. Kelch- und Kronblätter werden nach unten gestülpt und bilden einen Sockel für die übrigen Blütenteile (Taf. 2, Fig. 9 a—b). Zugleich strecken sich die Filamente in Richtung parallel zur Wasserfläche, so daß die dorsifixen Antheren etwa 1 mm über dem Wasserspiegel senkrecht zu diesem schweben. Die 4 Pollensäcke öffnen sich und auf den violetten Antheren werden 4 Reihen von je 4 gelben Pollenkörnern sichtbar.

3. Die in der Knospe gefalteten Staminodien, 3 lange, dünne, violette Fäden, die von langen, papillösen Epidermiszellen bedeckt sind, strecken sich (Abb. 15). In elegantem Bogen wölben sie sich nach außen,

verbleiben aber in ihren apikalen Teilen untereinander verbunden. Sie überragen die übrigen Blütenteile um ein Mehrfaches ihrer Höhe und wirken schon bei der leisesten Luftbewegung als sehr wirksame Segel.

Die Pollensäcke öffnen sich während der Streckung der Filamente. In jedem Sack befindet sich nur eine Pollenmutterzelle, aus welcher 4 in einer Reihe angeordnete Pollenkörner werden (vgl. Taf. 2, Fig. 10 und Abb. 16).

So bildet die ganze Anthere nur 16 Pollenkörner. Diese bleiben an der Antherenwand kleben, indem eine gelbe, offenbar klebrige Schicht

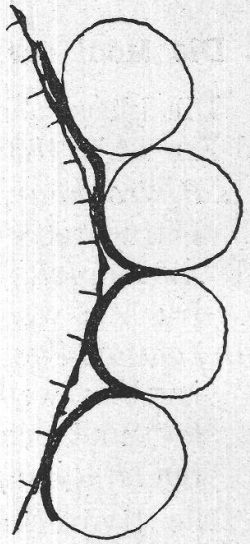


Abbildung 16.
Pollenkörner von *Lagarosiphon muscoides*. Durch eine Klebeschicht sind sie anfangs untereinander und mit der Pollensackwand verbunden; später zieht sich die Klebeschicht auf die Pollensackwand zurück (oben in der Zeichnung), und der Pollen fällt herab.

die Pollenkörner untereinander und mit der innersten Wandschicht (das Tapetum wird amöboid) verbindet, so daß sie nicht herabfallen können (Abb. 16). Die Pollenkörner bleiben also im Tetradenverband, wenn auch die einzelnen Glieder der Tetrade in einer Geraden angeordnet sind. Nach einigen Stunden zieht sich die klebrige Schicht zwischen den Pollenkörnern zurück und legt sich der Wandschicht an, wie in den oberen Teilen von Abbildung 16 zu sehen ist. Der Pollen wird dadurch frei und fällt leicht herab. Während die Antherenwand, deren Epidermis kurze Warzen trägt, durch Anthocyangehalt violett gefärbt ist, sind die klebrige Haut und die Pollenkörner leuchtend gelb. Woraus die Klebeschicht besteht, ist nicht abgeklärt: durch Sudan III wird sie nicht rot. Troll (1928) führt solche Klebeschichten auf Restbestände des Periplasmodiums, das aus dem Tapetum entstanden ist, zurück.

Die *weiblichen Blüten* fluten mit einem langen Halsteil des falschen coenokarpen Gynaeceums, wie bei *Elodea,* auf der Wasserfläche. Die aus beinahe gleichwertig ausgeprägten Kelch- und Kronblättern bestehende Blütenhülle bildet jedoch eine nach dem Wasserspiegel nahezu geschlossene, flache Schüssel, auf welcher die drei kurzen, leicht emporgerichteten Narbenäste stehen. Die Narben kommen daher, im Gegen-

satz zu denen von *Elodea canadensis* und *occidentalis,* nie mit dem Wasserspiegel in Berührung. Die männlichen Blüten schwimmen nun heran und werden von den, den Wasserspiegel etwas herabdrückenden, weiblichen Blüten angezogen. Die versatilen, leicht geneigten Antheren liegen nun genau auf der Höhe der Narbenäste (Taf. 2, Fig. 10), zu welchen sie von den langen, steifen Filamenten über den Rand der Blütenhülle hin gehoben werden. So geben sie ihren Pollen ab, ohne daß er je mit dem Wasser in Berührung kommt.

Auch bei *Lagarosiphon* verschleimt die Frucht und läßt ihre Samen auf den Grund fallen.

VI. Die Modi der Pollenübertragung innerhalb der Hydrocharitaceen.

Die klassische Einteilung Delpinos (vgl. Ascherson, 1871, und Knuth, 1898, I, S. 77) unterscheidet

I. *Hydrophilae,* d. h. Pflanzen, welche durch Vermittlung des Wassers befruchtet werden,

II. *Anemophilae:* Pflanzen, welche durch Vermittlung des Windes befruchtet werden,

III. *Zoidiophilae:* Pflanzen, welche durch Vermittlung von Tieren befruchtet werden, unter diesen spielen neben Vögeln *(Ornithophilae)* und Schnecken *(Melacophilae)* weitaus am häufigsten Insekten *(Entomophilae)* die Vermittlerrolle.

Die Hydrocharitaceen gehören zu den relativ wenigen Familien der Phanerogamen, in denen hydrophile Pollenübertragung häufig und auf mannigfache Art ihren Ausdruck findet. Zudem finden sich innerhalb derselben Familie zahlreiche Fälle von Entomophilie und, wenn auch selten, Anemophilie.

Als *Entomophile* sind vorerst alle *Stratiotoideae* anzusprechen, mit Ausnahme von *Hydromystria stolonifera,* die nach Bottini (1890) anemophil sein soll. Nach neueren Beobachtungen von Hauman (1915) soll der trockene, pulverulente Pollen dieser Art teils durch den Wind getragen, teils auf dem Wasser schwimmend zu den Narben gelangen. Entomophilie wurde, nach dem Handbuch für Blütenbiologie von Knuth (1904), beobachtet in den Gattungen *Stratiotes, Boottia, Ottelia* und *Hydrocharis.* Der der Gattung *Boottia* nahe verwandte *Xystrolobos yünnanensis* Gagneb., mit seinen großen, weithin leuchtenden Blütenblättern, dürfte ebenfalls entomophil sein. All diese Gattungen zeichnen sich durch große, leuchtende Kronblätter aus. Zu den Entomophilen gehört aber auch unter den *Vallisnerioideae* offenbar *Elodea densa.* Hauman (1912, S. 36) (mir standen nur ♂ Blüten zur Verfügung) schreibt darüber, daß sowohl die ♂ als die ♀ Blüten 3—4 cm über die Wasserfläche emporragen (was ich an den männlichen Blüten bestätigen konnte) und die Übertragung des Pollens wahrschein-

lich durch Fliegen erfolge, die vom Nektar der ♂ und ♀ Blüten angezogen würden. *Elodea densa* hat bis 1 cm lange, breit-ovale, leuchtend weiße Kronblätter, leuchtend gelbe Antheren mit verklebtem Pollen und gelbe Nektarien in den ♀ Blüten. Den großen, weißen Kronblättern nach, die ich an der einzigen erhaltenen ♀ Blüte von *E. Najas* erhielt, dürfte auch diese Art entomophil sein.

Die beiden marinen Unterfamilien der *Halophiloideae* und *Thalassoideae* dürften mit ihren Arten *Halophila ovalis* (Balfour, 1879), *Enalus acoroides* (Svedelius, 1904, Troll, 1931) und wohl auch *Thalassia Hemprichii,* deren Blütenbiologie noch ganz unbekannt ist, zu den *Hydrophilen* gehören. Zu dieser Kategorie sind auch zu zählen die *Vallisnerioideae Vallisneria spiralis, alternifolia* und *americana* (Kerner, 1891, Wylie, 1917, Goebel, 1889, und Svedelius, 1932), *Hydrilla verticillata, Lagarosiphon muscoides* und wohl auch *crispus,* von der ich selbst nur ♀ Exemplare habe, ferner von der Gattung *Elodea* die Arten *canadensis, occidentalis* und *callitrichoides.*

Die Hydrophilen wurden schon von Delpino in 2 Kategorien eingeteilt, und zwar je nachdem, ob die Befruchtung *unter Wasser* erfolgt, indem der Pollen das spezifische Gewicht des Wassers besitzt = Hyphydrogamie (nach Knuth), oder die Befruchtung *an der Wasseroberfläche* stattfindet, indem der Pollen leichter ist als das Wasser und schwimmt oder auf einem schwimmenden Träger sitzt, während sich die Stiele der weiblichen Blüten bis zur Oberfläche des Wassers verlängern = Ephydrogamie (nach Knuth). Hyphydrogam ist von den Hydrocharitaceen, so viel bis jetzt bekannt, nur *Halophila ovalis* mit fadenförmigem Pollen. Alle übrigen untersuchten hydrophilen Hydrocharitaceen gehören zu den Ephydrogamen. Diese Kategorie umfaßt jedoch so viele Modi der Pollenübertragung, und die in ihr vereinigten Erscheinungen sind blütenbiologisch so verschieden, daß ihre Vereinigung in eine Gruppe widersinnig erscheint. Im Gegensatz zu den Hyphydrogamen, wo das Wasser allein den Pollen, ohne Beteiligung der Luft überträgt, sind bei den Ephydrogamen immer 2 Medien, Wasser und Luft, an der Pollenübertragung beteiligt, was als Ambiphilie bezeichnet werden kann. Bei den Zoidiophilen nimmt der Pollen allerdings seinen Weg auch durch die Luft, aber die Bewegung, auf die es ankommt, ist doch auf das Tier beschränkt, höchstens wird das Tier vom Winde getragen. Bei den Ephydrogamen kann aber auch die bewegte Luft mitwirken, d. h. das Lokomotionsmittel der Anemophilen : einmal weil die den Pollen auf dem Wasser tragenden Blüten vom Winde bewegt werden und keine Eigenbewegungen ausführen, sodann weil auch die Pollenkörner, die durch die Luft auf die Narben fallen, oft, wenn auch nicht immer, von bewegter Luft weitergetragen werden. Die *Kategorie der Ephydrogamen* sollte daher, je nach dem Anteil, den Wasser und

Luft in ihrer Wechselwirkung übernehmen, *weiter aufgeteilt werden.* Wir wollen uns hier, wie auch im folgenden Kapitel, auf die Gattungen der Hydrocharitaceen beschränken, die in neuerer Zeit gründlich bearbeitet worden sind, d. h. die Vallisnerioideen *Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon* und *Vallisneria* und die Thalassoidee *Enalus acoroides.* Zwei Merkmale sind allen gemeinsam und betreffen den ersten Schritt der Pollenübertragung :

a) Die männlichen Blüten steigen mit Hilfe einer Gasblase durch das Wasser an dessen Oberfläche empor. Sie können sich von ihrer Achse loslösen oder nicht.

b) Die weiblichen Blüten steigen entweder mit einem stark verlängerten Halsteil des falschen coenokarpen Gynaeceums oder mit einem langen Blütenstiel an die Wasseroberfläche.

Die Bestäubung findet infolgedessen immer auf der Wasserfläche, d. h. an der Luft oder in einer Luftblase unter der Wasseroberfläche, d. h. ebenfalls an der Luft, statt. *Im ersten Schritt der Pollenübertragung, der beiden Kategorien gemeinsam ist, wird der Pollen durch eine schwimmende oder flutende Blüte getragen. Im zweiten Schritt der Pollenübertragung trennen sich die beiden Kategorien der Ephydrogamen. Bei den einen Formen kommt der Pollen mit dem Wasser in Berührung und wird von diesem weitergetragen, bei den andern wird der Pollen direkt von der männlichen Blüte auf die Narben übertragen, ohne mit dem Wasser in Berührung zu kommen.*

Bei *E. occidentalis, callitrichoides* und wahrscheinlich auch *canadensis* fällt der Pollen normalerweise meist auf das Wasser; sie gehören somit zur 1. Kategorie. Auch bei *Enalus* dürfte dies häufig der Fall sein, doch ist es sehr fraglich, ob dieser Pollen für die Bestäubung von Bedeutung ist. Dieser Punkt in der Blütenbiologie von *Enalus* ist nämlich weder von Svedelius noch von Troll abgeklärt worden. Beide Autoren stimmen dagegen darin überein, daß die auf der Wasserfläche flutenden weiblichen Blüten mit ihren langen, in Längs- und Querrichtung gefalteten Kronblättern (die Kelchblätter sind sehr reduziert), die tief in einer festen Scheide sitzen, die schwimmenden männlichen Blüten einfangen.

Die aus der Spatha losgelöste männliche Blüte hat nach den Abbildungen von Svedelius sehr viel Ähnlichkeit mit derjenigen von *Hydrilla verticillata* : Kelch- und Kronblätter sind nach unten gestülpt und tragen die drei senkrecht emporstehenden Antheren. Dadurch, daß sich die Antheren von *Enalus* offenbar nicht zuerst herabbiegen und nachher emporschnellen, wie bei *Hydrilla,* wird der Pollen wahrscheinlich nicht sofort weggeschleudert, sondern einige Zeit mitgetragen. Daß größere Pollenmengen längere Zeit auf den Antheren verbleiben, ist jedoch nicht wohl denkbar, es sei denn, daß er wie bei *Lagarosiphon*

und *Vallisneria* von einer Klebeschicht festgehalten wird. Beide Autoren haben aber über die Art, wie der Pollen getragen wird, nichts geschrieben.

Die sehr großen Pollenkörner von *Enalus* (∅ 170—175 μ) haben nach Svedelius eine glatte Exine und sollen durch ihr Gewicht im Wasser untersinken. Nach den Beobachtungen von Troll hat aber die Exine eine fein-stachelige Struktur, ähnlich der von *Elodea canadensis*; auch konnte er größere Pollenmassen, deren Herkunft von *Enalus* allerdings nicht ganz feststeht, auf dem Wasser schwimmen sehen.

Wenn man diese einander widersprechenden Berichte mit den Vorgängen bei andern Hydrocharitaceen vergleicht, liegt der Schluß nahe, *Enalus* verhalte sich ähnlich wie *Elodea occidentalis* : der größte Teil des Pollens fällt ins Wasser und schwimmt neben den männlichen Blüten, die selbst nur wenig Pollen tragen, zu den weiblichen Blüten hin. Wenn diese von der Flut unter Wasser gezogen werden, ziehen sie nicht nur die in ihnen eingeschlossenen männlichen Blüten, sondern vielmehr noch Pollenkörner mit sich. Der nun folgende letzte Teilprozeß der Bestäubung, der unter dem Wasserspiegel stattfindet, ist von keinem der Autoren abgeklärt worden und dürfte am marinen natürlichen Standort aus praktischen Gründen nur sehr schwer festzustellen sein. Die Spathablätter sind benetzbar, nicht aber die Petalen. Beim Untersinken unter den Wasserspiegel dürften daher die Narben von einer Luftblase innerhalb der Kronblätter bedeckt werden, wie dies bei den weiblichen Blüten von *Hydrilla* der Fall ist. Dann kann aber der Pollen gar nicht, wie es sich Svedelius vorstellt, in einer von Wasser erfüllten weiblichen Blüte drin, in diesem Wasser auf den Fangapparat der Narben hinuntersinken. Er müßte, wie es Wylie für *Vallisneria americana* schildert, von den umgekippten männlichen Blüten direkt auf die Narben im Raum der Luftblase übertragen werden, ohne je mit dem Wasser in Berührung zu kommen. Für die schwimmenden Pollenkörner aber dürfte es sehr schwer sein, zu den von der Luftblase bedeckten Narben zu gelangen. *Enalus* gehört daher wahrscheinlich nicht zur ersten, sondern zur zweiten Kategorie der Ephydrogamen.

Bei den Ephydrogamen mit *schwimmendem* Pollen berühren die Narben der weiblichen Blüten immer wenigstens teilweise den Wasserspiegel und drücken ihn etwas ein. Dies im Gegensatz zur andern Unterabteilung der Ephydrogamen, in welcher der *Pollen*, soll er der Bestäubung dienen, *mit dem Wasser nicht in Berührung kommen darf*, auch wenn die Bestäubung in einer Luftblase unter dem Wasserspiegel stattfindet. Diese Bedingung ist vorerst rein räumlicher Art : ins Wasser gelangter Pollen kann gar nicht mehr zu den weiblichen Blüten gelangen, weil die weibliche Blüte so eingerichtet ist, daß die Narbe

durch die Blütenhülle vor jeder Berührung mit dem Wasser geschützt wird. Zudem tragen die männlichen Blüten den Pollen so hoch über dem Wasserspiegel, daß er mit ihm nicht in Berührung kommt, z. B. *Hydrilla verticillata, Lagarosiphon muscoides, Vallisneria spiralis* und *americana* und wahrscheinlich auch *Enalus acoroides.*

Bei *Vallisneria spiralis* (Kerner, 1891) und wohl auch *alternifolia* (Goebel, 1889) und *denseserrulata* (Miki, 1934) bildet die Blütenhülle der männlichen Blüte einen Sockel, der die 2 Antheren trägt, die schräg nach außen gerichtet sind. Der Pollen klebt als Klumpen an jeder Anthere. Wenn die frei schwimmende männliche Blüte auf die weibliche Blüte stößt, liegt der Pollen auf derselben Höhe wie die Narbenäste und wird direkt auf diese übertragen. Da der Pollen zu einem Klumpen verklebt ist, wird er immer in reichlicher Menge übertragen. Der Vorgang ist ähnlich dem oben für *Lagarosiphon muscoides* beschriebenen.

Bei *Vallisneria americana* (Wylie, 1917, und Svedelius, 1932) sind die Filamente der Antheren der schwimmenden männlichen Blüten weitgehend verwachsen. Bei *V. asiatica* scheint die Verwachsung so weit zu gehen, daß Miki (1934) sogar nur noch eine Anthere gezählt hat. Der Pollen der beiden Antheren bildet eine mehr oder weniger einheitliche, durch Kittstoffe verbundene Masse, die im Zentrum der Blüte liegt. Von dort aus kann er, wenn die männliche Blüte auf dem glatten Wasserspiegel steht, nicht zu den Narbenästen gelangen. Erst wenn das bewegte Wasser die weiblichen und männlichen Blüten herabzieht, kommt die männliche Blüte schief zu stehen oder kippt sogar um, so daß der Pollen mit den Narben in Berührung kommen kann und Bestäubung erfolgt.

Die Bestäubung von *Vallisneria americana* und *asiatica* ist also, wie die von *Enalus acoroides,* an bewegtes Wasser gebunden und zeigt auch sonst manche Ähnlichkeit. Bei beiden Gattungen wird die Frucht zur Reifung durch spiraliges Aufrollen der Fruchtstiele zum Wassergrund herabgezogen. Bei *Hydrilla, Elodea* und *Lagarosiphon* werden nur die Blütenhülle und die Narben zum Wasserspiegel emporgehoben; der Fruchtknoten bleibt unter Wasser und wird später durch das Nachwachsen der Sprosse weiter in die Tiefe hinabgedrückt.

Die Hydrophilen würden meines Erachtens vorteilhafter, unter Verzicht auf die bisherige Unterscheidung in Hyphydrogame und Ephydrogame, nach dem Modus der Pollenübertragung in *drei* Unterkategorien eingeteilt. Unter den Hydrocharitaceen wären diese Kategorien durch folgende Arten vertreten:

1. Pollenübertragung *unter* Wasser: *Halophila ovalis.*
2. Pollenübertragung *auf* dem Wasser: *Elodea occidentalis, callitrichoides* und *canadensis* (in den meisten Fällen).

3. Pollenübertragung *über* dem Wasser: *Hydrilla verticillata, Lagarosiphon muscoides,* alle genannten *Vallisneria*-Arten und wahrscheinlich auch *Enalus acoroides,* wo die Bestäubung in einer Luftblase unter dem Wasserspiegel erfolgt.

Beim heutigen Stand unserer Kenntnisse sind die Unterschiede zwischen der Kategorie « Pollenübertragung *unter* Wasser » und den beiden andern Kategorien stärker als die Unterschiede zwischen diesen beiden. Bei Pollenübertragung « unter Wasser » ist der Pollen fadenförmig, und die Narben bilden einen Fangapparat. Ob diese extreme Ausbildung der Fortpflanzungsorgane aber *immer* realisiert wird, wenn der Pollen unter Wasser die Narben erreichen soll, kann erst beurteilt werden, wenn mehr Objekte mit solchem Bestäubungsmodus untersucht sind.

Einen Spezialfall bilden die ***Explodiflorae*** unter den Hydrogamen, so insbesondere *Hydrilla verticillata.* Bisher waren nur *Explodiflorae* bekannt, die zu den Anemophilen gezählt wurden, wo die Filamente, vorerst eingekrümmt und elastisch gespannt, bei der Anthese losschnellen und den Pollen aus den platzenden Antheren ausschleudern *(Urtica, Parietaria, Broussonetia, Pilea* u. a. m.) oder dann, wie bei *Mercurialis annua* (R. v. Wettstein, 1916), die ganzen männlichen Blüten kräftig abgeschleudert werden und gleichzeitig die Antheren platzen und der Pollen in kleinen gelben Wolken in die Luft ausgestoßen wird. *Mercurialis annua* ist das Beispiel unter den Explodifloren, das am ehesten zur Vergleichung mit *Hydrilla* heranzuziehen sein wird, wenn auch bei *Mercurialis* an der Loslösung und Verbreitung der ganzen Blüte kein Wasser beteiligt ist. Bei allen Explodifloren handelt es sich normalerweise nicht um Luftbewegungen, die den freien Pollen weitertragen, also nicht um eigentliche Anemophilie, sondern um eine vom Blütenmechanismus bewirkte Bewegung des Pollens durch die unbewegte Luft. Nur sekundär kann durch Luftbewegung der Pollen noch weitergetragen werden.

Zu den Explodiflorae gehören auch bis zu einem gewissen Grade *E. occidentalis* und, nach der Beschreibung von Hauman, *E. callitrichoides,* deren Pollen bei der Anthese durch das Zurückschnellen der Kelchblätter und gleichzeitige Emporwerfen der ganzen Blüte aus den offenen Antheren fällt.

Die Explodiflorae bilden also eine blütenbiologische Kategorie für sich, die nicht unbedingt zu den Anemophilen zu zählen ist. Sie kann auch mit Hydrogamie verbunden sein, und zwar sowohl bei Pollenübertragung *auf* dem Wasser *(E. occidentalis* und *callitrichoides)* als bei Pollenübertragung *über* dem Wasser *(Hydrilla).*

VII. Organisationsmerkmale der Hydrocharitaceen-Blüten und hydrophile Lebensweise.

Hydrophile Pollenübertragung ruft im Bau der Blütenorgane ähnliche Erscheinungen hervor wie Anemophilie. Beide Modi unterscheiden sich ganz allgemein von den Entomophilen durch starke *Reduktion* der Schauapparate, im besondern der *Blütenhülle*. Während diese jedoch bei den Anemophilen im allgemeinen nur noch wenige Funktionen erfüllt, ist sie bei den Hydrophilen und speziell bei den Hydrocharitaceen auf ganz bestimmte Funktionen spezialisiert worden. Erst kann sie, wie z. B. bei den ♂ *Hydrilla*-Blüten, am Öffnungsmechanismus der Spatha und Blüte beteiligt sein, sodann schützt sie die ♂ und ♀ Organe vor Benetzung und ist drittens meist am Aufsteigen der flutenden ♀ oder ♂ oder der frei schwimmenden ♂ Blüten vor der Anthese beteiligt. Eine ihrer wichtigsten Funktionen liegt jedoch darin, daß sie bei der 3. Kategorie der Hydrophilen die auf der Wasseroberfläche schwimmenden ♂ Blüten von manchen *Elodea, Vallisneria, Hydrilla, Lagarosiphon* sockelartig emporhebt, so daß der Pollen mit dem Wasser nicht in Berührung kommt.

Diesen Funktionen gemäß haben die beiden Kreise des Perianths, die bei den entomophilen *Elodea*-Arten stark differieren, bei den hydrophilen wesentlich weniger ausgeprägten Kelch- und Kronblattcharakter. An der Erfüllung der gemeinsamen Funktion sind sie allerdings oft sehr ungleich beteiligt. Die Kelchblätter sind kräftiger und größer und stützen besser als die stärker reduzierten, oft nur schmal linealischen Kronblätter, die nur noch die Wirkung der Kelchblätter ergänzen. Bei *E. occidentalis* sind die Kronblätter sogar zu kurzen, sich nicht mehr herabbiegenden Stummeln reduziert, was mit der Tatsache, daß der Pollen dieser Art ins Wasser fällt, also nicht von der Blüte in trokkenem Zustand verbreitet wird, wohl übereinstimmt.

Ähnliches gilt von der Hülle der ♀ *Elodea*-Blüten, welche von den emporgestellten Kelchblättern auf dem Wasserspiegel gehalten werden, während die Kronblätter unter den herabgebogenen Narbenästen liegen, wie dies auch bei *Vallisneria* der Fall ist.

Bei *Lagarosiphon* bilden die gleichgestalteten Kelch- und Kronblätter einen Becher, in welchem die Narben schräg empor auf die Höhe der Antheren gerichtet und vor Benetzung geschützt werden.

Bei den ♀ *Hydrilla*-Blüten teilen sich die weitgehend gleichartigen äußern und innern Perianthkreise ebenfalls in die Funktion, die sehr kurzen Narbenäste trichterförmig zu umschließen und sie vor Benetzung zu schützen. Ihr Bau zeichnet sich durch Schlaffheit aus, so daß sie sich unter dem Druck des steigenden Wassers sofort schließen.

Bei *Enalus acoroides* sind die Kelchblätter allein stark reduziert, die Kronblätter aber groß und schlaff. Es beruht dies darauf, daß hier

die Funktion des Stützens und des Schutzes der weiblichen Blüte von der kräftigen Spatha ausgeübt wird.

Reduziert ist auch die *Antherenwand,* in der bei den von uns untersuchten Arten keine fibröse Schicht ausgebildet wird. Nach Staedtler (1923) ist dies bei den Hydrophilen nur für die Hyphydrogamen typisch, findet sich jedoch auch bei den explodifloren Urticaceen. So dürfte diese Reduktion nicht direkt auf das Wasserleben zurückzuführen sein, sondern auf den Öffnungsmechanismus der Antheren, der allgemein auf Turgeszenzerscheinungen beruht, im einzelnen aber noch nicht analysiert werden konnte.

Zu den Reduktionserscheinungen gehört auch die geringe Zahl der *Samenanlagen,* genauer gesagt, der funktionsfähigen Samenanlagen der untersuchten *Elodea* und *Hydrilla.* Pohl (1930) hat zwischen Bestäubungsart und Fruchtknotenbau Beziehungen aufgestellt, wonach weibliche Blüten von Anemophilen, die nur wenig Pollen zugleich übertragen, wenig Samenanlagen enthalten im Vergleich zu den Entomophilen, wo die Insekten größere Pollenmengen zugleich zuführen. Ähnliches gilt von den Hydrogamen: Die weibliche Blüte von *Vallisneria,* der durch die männlichen Blüten größere Mengen aneinanderklebender Pollenkörner zugeführt werden, hat wesentlich mehr Samenanlagen pro Frucht als die *Elodea*-Arten und *Hydrilla.* Bei *Lagarosiphon* ist der Pollen zwar auch verklebt, doch steht dem die geringe Zahl der Pollenkörner pro Anthere entgegen. Die Wirkung der frei schwimmenden männlichen Blüten stellt Pohl derjenigen der Insekten gleich; sie wird durch die Erhaltung des Tetradenverbandes noch erhöht. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß, wenn schon manche Arten *(E. canadensis* und *occidentalis)* ihren Pollen im Tetradenverband bewahren, dessen Funktion dadurch, daß nur 1—2 Pollenkörner pro Tetrade keimen (vgl. M. Ernst-Schwarzenbach, 1945, S. 40), so beeinträchtigt ist, daß nur wenig Samenanlagen befruchtet werden.

Diesen Reduktionen stehen sowohl bei den Anemophilen als bei den Hydrophilen *Progressionen* gegenüber. Bei den Anemophilen äußern sich solche in der Länge der Filamente der sogenannten *Longistamineae* (Cammerloher, 1931) und in der Größe der Narben mancher Gramineen (Mais). Bei den hydrophilen Hydrocharitaceen finden Progressionen hauptsächlich in den *Segelapparaten* ihren Ausdruck. Daran können verschiedene Organe beteiligt sein, so die als Segel wirkenden Antheren von *Hydrilla* und *Elodea canadensis* und die hochaufgerichteten, sehr auffälligen Segel, welche die Staminodien der ♂ *Lagarosiphon*-Blüten bilden.

Zu den Progressionen sind wohl auch die *langen Stiele* der ♂ *E. canadensis* und der ♀ *Vallisneria*-Blüten und ebenso die langen *Halsteile* der falschen coenokarpen Gynaeceen der weiblichen *E. occidentalis,*

canadensis und hauptsächlich die bis 20 cm langen Halsteile der ♀ *E. callitrichoides* und die bis 10 cm langen Halsteile der ♀ *Hydrilla*-Blüten zu zählen. Diese langen Halsteile erfüllen vorerst die Funktion, die Narben an die Wasseroberfläche zu bringen, zugleich aber die weiblichen Organe in der schützenden Tiefe zu belassen, letzteres eine Funktion, die bei *Vallisneria* und *Enalus* durch spiralige Aufwindung des Blütenstieles erfüllt wird.

Als Progressionen sind auch die langgestreckte Form und die Fältelung der *Kronblätter* von *Enalus* zu deuten, ebenso die stark entwickelte *Spatha* der weiblichen Blüten, die der offenen Blütenhülle dicht anliegt, während sie bei den übrigen Hydrocharitaceen am Grunde des Blütenstieles sitzt und zur Zeit der Anthese keinerlei räumliche oder blütenbiologische Beziehungen zur Blütenhülle mehr hat. Auf die Verhältnisse bei der in neuerer Zeit nicht mehr untersuchten *Halophila ovalis* sei hier nicht näher eingegangen.

Wie eng die Beziehungen zwischen *Pollenstruktur* und Bestäubungsmodus sein können, hat Pohl (1930) schön nachgewiesen. Auch bei unsern Hydrocharitaceen lassen sie sich feststellen: Hydrophile Pollenübertragung bedingt, sofern der Pollen *auf* dem Wasser übertragen wird, Unbenetzbarkeit. Diese wird allgemein durch die warzige bis stachlige Struktur der Exine realisiert. Sehr wesentlich erhöht wird ferner die Unbenetzbarkeit dadurch, daß der Pollen im Tetradenverband verbleibt, wobei zwischen den einzelnen Pollenkörnern größere Luftmengen eingeschlossen sind. Die Tetraden sind zudem von Resten des sie umgebenden Periplasmodiums umgeben, welche möglicherweise auch als Schutz vor Benetzung wirken. Dieses Erhalten des Tetradenverbandes ist denn auch ein Merkmal der beiden Arten, deren Pollen zur Übertragung oft, wenn auch nicht immer, auf der Wasseroberfläche schwimmt. In gewisser Beziehung widersprechen sich hierin die Angaben Haumans (1912) über *E. callitrichoides:* Der Pollen fällt, wie Hauman schreibt, auf die Wasseroberfläche und gelangt schwimmend zu den Narben. Zugleich bezeichnet er aber den Pollen als « abondant, lisse et très pulvérulent ». Darüber, ob er im Tetradenverband verbleibt, steht nichts. Auch fehlen Angaben über die Beschaffenheit der Exine, was eine spätere Nachprüfung der Verhältnisse notwendig macht.

Doch auch bei Pollenübertragung *über Wasser* ist der Pollen unbenetzbar. Bei dem durch die Luft geschleuderten Pollen von *Hydrilla* löst sich der Tetradenverband schon früh auf. Die warzige Struktur der Exine ist erhalten geblieben, doch sind die Warzen sehr fein und kurz und bilden durch ihre eigenartige Verdickung an der Außenseite eine glatte Oberfläche (vgl. Abb. 10). Zudem sind auch einzelne andere Teile der Blüten, wie Blütenhülle und Antheren, gegen Benetzung geschützt. So besteht die Epidermis der Antherenwand von *Lagarosiphon* und *Enalus* aus warzigen Zellen. Auch die Kelchblätter mancher Arten

scheinen eine leicht papillöse Epidermis zu haben, wie sie sonst nur bei den Kronblättern üblich ist.

In den Beziehungen von Organisationsmerkmalen und Hydrophilie der Hydrocharitaceen-Blüten lassen sich gewisse *Entwicklungsreihen* feststellen, in welchen ein Prinzip verwirklicht wird: *Erhöhung der Beweglichkeit der männlichen und bis zu einem gewissen Grade auch der weiblichen Blüten.* Eine erste Stufe wird durch die Verlängerung der Blütenstiele resp. Halsteile des falschen coenokarpen Gynaeceums der weiblichen Blüten realisiert *(Vallisneria, Elodea occidentalis, canadensis, callitrichoides* und *Enalus),* eine zweite durch dünne, sehr lange und vergängliche Stiele der männlichen Blüten *(E. canadensis).* In der dritten Stufe lösen sich die männlichen Blüten am Grunde des Blütenstieles los *(Elodea occidentalis* und *callitrichoides, Hydrilla, Lagarosiphon, Enalus, Vallisneria)* und schwimmen frei beweglich an der Oberfläche des Wassers. Dabei geht die Erhöhung der Beweglichkeit bei der weiblichen Blüte nie so weit wie bei der männlichen. Sie gibt bis zur Fruchtreife ihre Verbindung mit der Mutterpflanze nie auf.

De la biologie florale des Hydrocharitacées.

Résumé.

Hydrilla verticillata, observée et récoltée à Java et à Yunnan-fu, et cultivée à Zurich, montre que la race de Java ne fleurit que si son exposition à la lumière du jour est réduite à la durée de la journée tropicale.

La biologie florale de cette espèce est curieuse : les fleurs mâles, qui flottent à la surface de l'eau, projettent le pollen à une distance de 10—15 cm. et par voie aérienne dans les fleurs femelles. Celles-ci sont en forme de cloches renversées à la surface de l'eau et portent dans le fond les pistils, soigneusement protégés de tout contact avec l'eau environnante. Une comparaison avec la biologie florale des autres Hydrocharitacées, spécialement *Elodea occidentalis* et *canadensis, Lagarosiphon muscoides, Enalus acoroides* et *Vallisneria spiralis,* permet de fixer certaines relations entre l'organisation florale et la vie aquatique : réduction de certains organes et développement excessif des autres. Pour le classement des Hydrophiles, c'est-à-dire des plantes dont la pollinisation est conditionnée par la vie aquatique, il a été proposé de distinguer trois catégories: 1° pollinisation *dans* l'eau; 2° pollinisation *sur* l'eau; 3° pollinisation *au-dessus* de l'eau.

Literaturverzeichnis.

Ascherson, P. Federico Delpinos Eintheilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung und Bemerkungen über die Befruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. Bot. Zeitung XXIX, 1871, S. 444—468.

— u. M. Gürke. *Hydrocharitaceae.* Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien II. S. 238—258. 1889.

Balfour, B. On the Genus *Halophila.* Transact. of the botan. soc. Edinburgh 1879.

Bottini, A. Sulla riproduzione della *Hydromystria stolonifera* Mey. Malpighia IV, S. 340—358. 1890.

Cammerloher, H. Blütenbiologie I. Bornträger Berlin 1931, 199 S.

Ernst-Schwarzenbach, M. Zur Blütenbiologie und Entwicklungsgeschichte einiger Hydrocharitaceen. Verhandl. d. Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft Zürich 1934. S. 344—345.

— Kreuzungsversuche an Hydrocharitaceen. Arch. d. Julius-Klaus-Stiftung Suppl.Bd. 1945. S. 87—106.

Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1891.

Hauman-Merck, L. Observations éthologiques et systématiques sur deux espèces argentines du genre *Elodea.* Recueil de l'Institut Bot. Léo Errera, T. IX, p. 33—39. 1912.

— Phytogéographie de la région du Rio Negro inférieur. Anales Museo Historia Natural Buenos Aires 24, p. 289—443, 1913.

— Note sur *Hydromystria* stolonifera Mey. Anales Museo Historia Natural Buenos Aires 27, p. 325—331, 1915.

Kerner von Marilaun, A. Pflanzenleben II, 1891, S. 129—131.

Kirchner O., E. Loew u. C. Schröter. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mittel-Europas. Bd. 1, 1. Abt. 1908.

Knuth, P. Handbuch der Blütenbiologie. 1898.

Maheshwari, P. A Note on the Life history of *Hydrilla verticillata* Presl. Current Science II/1, p. 13, 1933.

Marie-Victorin, Fr. *L'Anacharis canadensis.* Histoire et solution d'un imbroglio taxonomique. Contributions du Laboratoire de Botanique de l'Université de Montréal N° 18, 1931.

Miki, S. On fresh Water Plants new to Japan. Bot. Mag. Tokyo 48, p. 326—337, 1934.

— The Origin of *Najas* and *Potamogeton.* Bot. Mag. Tokyo 51, p. 472—480, 1937.

Mosebach, G. Über die Schleuderbewegung der explodierenden Staubgefäße und Staminodien bei einigen Urticaceen. Planta 16, S. 70—115, 1932.

Pohl, F. Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens. I. Beih. z. Bot. C. B. 46, S. 247—285, 1930.

Sinoto, Y. Chromosome studies in some dioecious plants, with special reference to the allosomes. Cytologia 1, S. 109—191, 1929.

— u. K. Kiyohara. A preliminary note on the chromosomes of *Hydrilla verticillata* Presl. Bot. Mag. Tokyo 42, S. 82—85, 1928.

Staedtler, G. Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermen-Blüten. Flora 116, S. 85—108, 1923.

St. John, H. The genus *Elodea* in New England. Rhodora 22, S. 17—29, 1920.

Svedelius, N. On the life-history of *Enalus acoroides.* Annals of the R. Botanic Gardens Peradeniya 2, S. 267—297, 1904.

— On the different types of pollination in *Vallisneria spiralis* L. and *Vallisneria Americana* Michx. Svensk. Botanisk Tidskrift 26. S. 1—12, 1932.

Troll, W. Über Antherenbau, Pollen und Pollination von *Galanthus* L. Flora 123, S. 321—343, 1928.

— Botanische Mitteilungen aus den Tropen II. Zur Morphologie und Biologie von *Enhalus acoroides* (L. f.) Rich. Flora 125, S. 427—456, 1931.

— Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums I. Ueber das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. Planta 14, S. 1—18, 1931.

Wager, V. A. The structure and life-history of the south african *Lagarosiphons*. Transactions of the R. Society of South Africa, 16 S. (191)—(204), 1928.

Woodward, R. W. Further notes on *Philotria*. Rhodora 21, S. 218—219, 1919.

Wylie, R. The morphology of *Elodea canadensis*. Bot. Gaz. 37, S. 1—22, 1904.

— A long-stalked *Elodea* flower. Bull. Lab. Nat. Hist. State Univ. Iowa 6, S. 43—52, 1913.

— The pollination of *Vallisneria spiralis*. Bot. Gaz. 63, S. 135—145, 1917.