

Erich D a u m a n n :

## Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*

Ähnlich wie die Windblütigkeit (Anemogamie) wird heute auch die Wasserblütigkeit (Hydrogamie) bei den Angiospermen vorherrschend als eine bei den verschiedensten Familien mögliche Entwicklungsrichtung und als eine beliebig oft stattfindende Erscheinung gedeutet. Unsere heutigen Kenntnisse berechtigen uns zu der Annahme, dass die Anemogamie wohl bei allen Angiospermen eine sekundäre, phylogenetisch aus der Tierblütigkeit (Zoidiogamie) entstandene Erscheinung ist (näheres bei POHL 1929 a). Über den Ursprung der Hydrogamie sind wir weniger gut unterrichtet, was nicht zuletzt seinen Grund darin hat, dass die Bestäubungsverhältnisse derjenigen Blütenpflanzen, deren Pollen ausschliesslich oder zum Teil durch Vermittlung des Wassers auf die Narben gelangt, bis heute nur sehr lückenhaft untersucht sind, worauf schon PORSCH (1922) hinweist.

Der vorliegende Beitrag soll einerseits, ohne dabei auf Einzelheiten einzugehen, mögliche, bezw. wahrscheinliche Entwicklungsrichtungen der Hydrogamie bei den Angiospermen und die damit zusammenhängende Problemstellung programmatisch aufzeigen, andererseits an Hand konkreter blütenökologischer Ergebnisse bei drei Arten von *Potamogeton* die Möglichkeit beweisen, durch verfeinerte Untersuchungsmethoden Aufschlüsse über den Ursprung der Hydrogamie bei den Angiospermen zu gewinnen.

Die Zahl jener Pflanzen, deren Blüten durch Vermittlung des Wassers bestäubt werden, ist verhältnismässig gering; Hydrogamie wurde bisher bei Vertretern folgender Familien festgestellt, bezw. nur vermutet: *Ceratophyllaceae*, *Callitrichaceae*, *Haloragaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Zosteraceae*, *Aponogetonaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zanichelliaceae*, *Altheniaceae*, *Cymodoceaceae*, *Najadaceae*. Die Unterscheidung von ephydrogamen Arten (mit Bestäubung direkt auf der Wasseroberfläche, oft unter Mitwirkung bewegter Luft, z. B. bei *Ruppia*, *Zostera*, *Callitriche*, *Elodea*, oder knapp über dem Wasserspiegel, ebenfalls oft unter Mitwirkung bewegter Luft, z. B. bei *Vallisneria*, *Enhalus*, *Hydrilla*, *Elodea*) und hyphydrogamen Arten (mit Bestäubung unter Wasser, z. B. bei *Ceratophyllum*, *Najas*, *Zanichellia*, *Ruppia*, *Zostera*, *Callitriche*), die auch KUGLER (1955) als Einteilungsprinzip gelten lässt, kann, wie im weiteren gezeigt werden soll, einer phylogenetischen Betrachtung in keiner Weise gerecht werden. Hydrogamie kommt begrifflicher Weise nur bei Wasserpflanzen in Betracht. Es kann heute auf Grund zahlreicher Merkmale als erwiesen gelten, dass die rezenten phanerogamen Wasserpflanzen sekundär ins Wasser (Süss-, Brack- und Meerwasser) zurückgekehrt sind, d. h. von Landpflanzen abstammen. Wie schon KNOLL (1956) darauf hinweist, ist es kein Zufall, dass die mit Hilfe des Wassers bestäubten Blüten in ihrem Bau oft auffallend an die Blüten der angiospermen Windblütler erinnern. In beiden Fällen handelt es sich nämlich um Reduktionslinien, die in

den verschiedensten systematischen Gruppen der Zwei- und Einkeimblättrigen in Erscheinung treten können. Als einer der empfindlichsten Merkmalskomplexe bei der Unterscheidung von Tier- und Windblütlern hat sich auf Grund neuerer Untersuchungen (insbesondere von KNOLL 1930 und POHL 1929 a b; 1937 a b) die Beschaffenheit des Pollens (keinesfalls jedoch seine Menge oder die Grösse der Pollenkörner!) erwiesen. Es hat den Anschein, dass auch für das Verständnis des Zustandekommens der Wasserblütigkeit die Pollenbeschaffenheit der rezenten Wasserblütler und ihrer wind- bzw. tierblütigen Verwandten von grosser Bedeutung ist. KNOLL (1956) betont mit Recht, dass sich die aus zwei Schichten bestehende Haut der Pollenkörner aller Blüten, die im Luftraum bestäubt werden, bewährt (Schutz gegen ein allzu starkes Vertrocknen) und dass sich Pflanzen, deren Pollenkörner im Rahmen der Reduktionserscheinungen einschichtig wurden, nur dann erhalten konnten, wenn es phylogenetisch (ebenfalls im Rahmen der Reduktionserscheinungen) zur Bestäubung unter Wasser kam. Es ist bemerkenswert, dass sich die Reduktion des Gynäzeums der Windblütler, die in den meisten Fällen zur Ausbildung nur einer Samenanlage im Fruchtknoten führte, auch bei den meisten Wasserblütlern vorfindet (POHL 1929 a). Es gibt eine Reihe rezenter Gattungen (*Ruppia*, *Callitriche*, *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Elodea* u. a.), die sich, phylogenetisch gesehen, noch im Übergangsstadium von der Anemogamie zur Hydrogamie (auf oder über der Wasseroberfläche und unter Wasser), manchmal sogar noch mit Andeutungen ursprünglicher Entomogamie, befinden.

Die abgeleitete Bestäubungsart, die wir heute als Hydrogamie zusammenfassen und die, wie schon gesagt, als Folge von Reduktionserscheinungen in der Blütenregion und meist auch der gesamten Pflanzen in den verschiedensten systematischen Gruppen der Angiospermen auftreten kann, ist als solche vom phylogenetischen Standpunkt aus sicherlich nicht einheitlich, d. h. sie ist auf verschiedene Weise entstanden. Auf Grund unserer heutigen noch lückenhaften Kenntnisse zeichnen sich besonders die folgenden zwei Entwicklungsrichtungen ab: Entomogamie (bei Wasserpflanzen) → Anemogamie (mit immer stärkerer Annäherung der Blüten an den Wasserspiegel) → Hydrogamie auf der Wasseroberfläche → Hydrogamie unter Wasser; Entomogamie (bei Wasserpflanzen) → Hydrogamie knapp über dem Wasserspiegel vom Typus *Vallisneria*, *Hydrilla* und *Enhalus*. Von hier ausgehend ist eine weitere Reduktion im Laufe der Phylogenie ebenfalls denkbar, die in der Endphase so wie bei der ersten Entwicklungsrichtung zu untergetauchten Wasserpflanzen mit Bestäubung unter Wasser führen konnte; eine derartige Entwicklung vermutet z. B. MIKI (1937) für *Najas*. POHL (1929 a) weist darauf hin, dass wenigstens ein Teil der wasserblütigen Pflanzen von ehemals windblütigen Wasserpflanzen abzuleiten ist. Dies bezieht sich auf die erste der beiden angeführten Entwicklungsrichtungen, die nur unter dem Gesichtspunkt einer noch weitergehenden Reduktion als bei der Windblütigkeit verstanden werden kann. Bei dieser Entwicklungsrichtung ist allerdings in gewissem Grade eine Reversibilität möglich, und zwar von der Bestäubung unter Wasser zur Bestäubung auf der Wasseroberfläche, wobei neben anderen Faktoren vor allem eine Änderung des spezifischen Gewichtes der Pollenkörner den Ausschlag gibt (nach meinen noch unveröffentlichten

Beobachtungen z. B. bei *Zostera*). Für die direkte Ableitung der Wasserblütler — Typus *Vallisneria* von Tierblütlern (Entomogamie) spricht vor allem der Umstand, dass der Pollen dieser Pflanzen die typische Beschaffenheit des Insektenpollens [zweischichtige Pollenhaut\*) und reichlich Kittstoff auf der Kornoberfläche] beibehalten hat und dass ihr Fruchtknoten im Gegensatz zu den Vertretern der erstgenannten Entwicklungsrichtung noch zahlreiche Samenanlagen besitzt. Wir sehen demnach, dass besonders die Gruppe der ehydrogamen Typen Vertreter beider Entwicklungsrichtungen aufweist und daher in phylogenetischer Hinsicht inhomogen ist.

Der hier nur in grossen Zügen angedeuteten Problematik des Ursprungs der Hydrogamie kann lediglich durch umfassende und exakte Untersuchungen eine feste Grundlage geschaffen werden. Hinsichtlich der wichtigen Hauptfragen, auf die dabei Rücksicht zu nehmen ist, verweise ich auf PORSCH (1922). Seine programmatischen Erläuterungen möchte ich auf Grund eigener Erfahrungen in zweifacher Hinsicht ergänzen: Der Untersuchung des Pollens (insbesondere Beschaffenheit der Pollenhaut, Sinkgeschwindigkeit, Keimfähigkeit) ist erhöhte Aufmerksamkeit zu widmen. — Da bisher bei Wasserblütlern vorherrschend nur blütenökologisch „sensationelle“ Einzelfälle (Arten — z. B. *Vallisneria spiralis*, *Enhalus acoroides*, *Hydrilla verticillata*) einigermaßen genauer untersucht wurden, ist es erforderlich, grössere systematische Einheiten (zumindest Gattungen) in ihrer gesamten Variationsbreite blütenökologisch zu erfassen, um besonders auf Grund der weniger „sensationellen“ Übergänge verlässliche phylogenetische Schlüsse ziehen zu können. Ganz besondere Bedeutung kommt dieser methodischen Einstellung bei den bereits erwähnten Gattungen zu, die sich anscheinend noch in rezenter Zeit im Übergangsstadium von der Anemogamie zur Hydrogamie befinden. Es ist wahrscheinlich, dass sich bei genaueren blütenökologischen Studien (besonders in den Tropen) auch Übergangsformen von der Tier- zur Wasserblütigkeit finden werden\*\*).

Im Rahmen blütenökologischer Studien der tschechoslowakischen *Potamogeton*-Arten sei im folgenden auf einige Ergebnisse bei *P. fluitans* ROTH, *P. natans* L. und *P. lucens* L. hingewiesen\*\*\*).

#### *Potamogeton fluitans* ROTH

Blühvorgang. Der Blütenstand dieser weniger häufigen Art weist einen bis über 1 dm langen, keulenförmig verdickten Stiel auf, der zahlreiche Luftkammern besitzt; sein oberster Teil ist hakenförmig aufwärts gebogen und hält so die Ähre mehr oder weniger senkrecht in

\*) Beide Schichten sind allerdings verhältnismässig sehr dünn, worauf auch WODEHOUSE (1935) hinweist.

\*\*) Es sei auch hier darauf verwiesen, dass nicht nur bei Wasserblütlern sondern ganz allgemein eine konsequente und gründliche Berücksichtigung blütenökologischer Verhältnisse (vor allem innerhalb grösserer systematischer Einheiten), deren Bedeutung bisher von vielen Systematikern mehr oder weniger unterschätzt wird, beim Aufbau des natürlichen Pflanzensystems nicht unwesentlich helfen könnte, was in letzter Zeit VENT (1962) richtig erkannt hat, der in seinen „Merkmalskomplex eines Taxons zur Erfassung der Sippenstruktur“ auch blütenökologische Merkmale einbaut.

\*\*\*) Die Untersuchungen erfolgten an lebenden Pflanzen im Freiland und im botanischen Garten der Karls-Universität. Für die Hilfe beim Einsammeln lebenden Materials bin ich Dr. J. RŮŽIČKA, C. Sc. (Třebon) und M. REJMÁNEK (Hradec Králové) zu Dank verpflichtet.

die Höhe und über den Wasserspiegel (GRAEBNER 1908). Im Gegensatz zu anderen Arten von *Potamogeton* fand ich bei dieser Art niemals blühende Ähren zum Teil oder ganz auf dem Wasserspiegel liegend, bzw. teilweise untergetaucht. Die Zahl der auf einer Ähre dicht gedrängt stehenden Blüten beträgt 12—61 (Grenzwerte bei Auszählung von 30 Blütenständen). Die Aufblühfolge ist akropetal. Die Blüten von 4—5 mm Durchmesser sind ausgeprägt proterogyn, d. h. die Narbenpapillen sind fast immer bereits gebräunt (abgestorben), wenn sich die Antheren öffnen. Die Blütedauer der Einzelblüte beträgt 5—9 Tage, wobei auf das weibliche Stadium 2—4 Tage und auf das nachfolgende männliche Stadium 3—5 Tage kommen (Grenzwerte bei Beobachtung von 50 Blüten); demzufolge sind in der Regel die Blüten im unteren Teil einer blühenden Ähre bereits im männlichen Zustand, wenn sich die höher stehenden Blüten derselben Ähre noch im weiblichen Stadium befinden.

**Pollen** weisslich, kugelig-ellipsoidisch, mit merklichen Grössenunterschieden, 21—31  $\mu$  im Durchmesser (Grenzwerte bei Messung von 50 Pollenkörnern in Luft aus eben sich öffnenden Antheren), zart netzig-warzig, zweischichtig mit dünner Exine und Intine, Intine einseitig in Form eines Längsstreifens etwas verdickt, falten- und porenlos. Beim Verlassen der Antheren sind die Pollenkörner prall und rundlich, schon nach wenigen Minuten beginnen sie in einigermaßen trockener Luft (so auch bei sonnigem Wetter in der Nähe der Wasseroberfläche) zu schrumpfen und bekommen zunächst meist eine Längsfalte, die der Intineverdickung entspricht; später weisen sie oft verschiedene weitere Eindellungen auf und zeigen so Formen typischen Windpollens. Die Angabe GRAEBNERS (1908), dass die „vollständig kugelige Gestalt“ der *Potamogeton*-Pollenkörner „ihr Ausfliegen erleichtert“, ist demnach unrichtig. Bei Prüfung mittels der von POHL (1929 b) angegebenen Methoden liess sich nachweisen, dass der Pollen von *P. fluitans* ähnlich wie der von *Plantago* und mancher anderer Winblütler *Kittstoffreste* auf der Kornoberfläche besitzt. (Bei entsprechenden Versuchen ergab sich regelmässig ein Bild der Klebstoffmenge, wie es POHL für *Plantago lanceolata* wiedergibt.) Die Prüfung des Pollens von *P. fluitans* mittels der Streuvorrichtung nach KNOLL (1936) bestätigte diesen Befund: Es ergaben sich ähnliche Pollenstreubilder, wie sie KNOLL bei *Plantago media* feststellte. Wenn der Pollen von *P. fluitans* aus den Antheren oder öfters von den muschelartig ausgebauchten Konnektivanhängseln vom Winde verweht wird, fallen die Pollenkörner oft in grosser Menge auf die nahe Wasseroberfläche, wo sie längere Zeit schwimmend verbleiben. Soweit sie geschrumpft waren, nehmen sie sofort Wasser auf und werden so wiederum prall und rundlich. Ich versuchte, die Dauer der Keimfähigkeit des Pollens in Luft und im Zusammenhang mit der Frage nach seiner Empfindlichkeit gegen Wasser zu prüfen. Dabei bediente ich mich der Methode von LIDFORSS, wie sie HALLERMEIER (1922) anwandte, in Verbindung mit der Methodik von PRUZSINSZKY (1960), die in vereinfachter Form zur Anwendung kam. In Vorversuchen ergab sich als optimale Rohrzuckerkonzentration für den Pollen aller drei behandelten *Potamogeton*-Arten eine vierprozentige Lösung mit Kontrolle der Keimung (Pollen-schlauchbildung) am geeignetsten nach drei Stunden. Im folgenden gebe ich bei dieser und den beiden anderen Arten Annäherungswerte von je 10 Messungen wieder. Frischer Pollen aus eben sich öffnenden Antheren weist eine Keimfähigkeit von 95% auf, Pollen in Luft (z. B. auf den Konnektivanhängseln abgelagert) zeigt folgendes Absinken der Keimfähigkeit: nach 3 Tagen 50%, nach 5 Tagen 10%, nach 8 Tagen 0%. In Wasser (destilliertes Wasser, Teichwasser) keimt der Pollen, soweit ich beobachten konnte, nicht, platzt auch nicht, zeigt aber verhältnismässig bald Schädigungen: nach etwa einer Stunde ist seine Keimfähigkeit auf 40%, nach etwa 2 Stunden auf 15% und nach 4 Stunden auf 0% gesunken.

**Narbe** gedungen, büstenförmig, mit verhältnismässig langen Papillen, die im ersten (weiblichen) Blütenstadium funktionsfähig sind und später sich bräunen (absterben). Die von ZEISLER (1938) ausgebaute Wasserstoffsuperoxyd-Reaktion von LOPRIORE gestattet nicht nur, die Narbenfläche als solche abzugrenzen, sondern auch ihre Funktionsfähigkeit und -dauer in genügend empfindlicher Weise festzustellen. Mit Hilfe dieser Methode prüfte ich die Empfindlichkeit funktionsfähiger Narben gegen Wasser (destilliertes Wasser, Teichwasser), und zwar in der einfachen Weise, dass die Blüten eine gewisse Zeit untergetaucht und durch Bewegung der Ähre unter Wasser die zwischen den Narbenpapillen haftenden Luftbläschen entfernt wurden; schon nach etwa 3 Stunden zeigte sich eine merkbare Schädigung der Narben und nach etwa fünfständiger Einwirkung von Wasser waren die Narben der *P. fluitans*-Blüten anscheinend funktionsunfähig geworden.

### *Potamogeton natans* L.

Blühvorgang ähnlich wie bei *P. fluitans*. Die Ähren sind in der Regel länger als bei *P. fluitans*, was auch durch die durchschnittlich grössere Zahl von Blüten im Blütenstand zum Ausdruck kommt (18—78 bei Auszählung von 30 Blütenständen). Aufblühfolge, Proterogynie und Blütedauer der Einzelblüte sind im wesentlichen so wie bei *P. fluitans*.

**Pollen.** Auch der Pollen dieser Art stimmt mit dem von *P. fluitans* in den für unsere Problemstellung wesentlichen Eigenschaften überein. Bei Messung von 50 Pollenkörnern in Luft aus eben sich öffnenden Antheren fand ich Durchmesser 20—32  $\mu$ , was gut mit der Angabe von WODEHOUSE (1935) übereinstimmt, der 21—31  $\mu$  anführt (WODEHOUSE gibt eine treffende Beschreibung des Pollens und eine gute Abbildung eines Pollenkorns von *P. natans*; weniger gut gelungen ist die Abbildung eines Pollenkorns dieser Art bei MEINKE 1927). Nach ERDTMAN (1952) ist der Durchmesser ungefähr 24  $\mu$ . Auch in Bezug auf Kittstoffreste auf der Kornoberfläche, die Dauer der Keimfähigkeit des Pollens in Luft und die Empfindlichkeit gegen Wasser herrscht zwischen *P. fluitans* und *P. natans* weitgehende Übereinstimmung (Keimfähigkeit frischen Pollens 80%, in Luft nach 3 Tagen 60%, nach 5 Tagen 15%, nach 8 Tagen 5%; in Wasser nach etwa 1 Stunde 65%, nach etwa 2 Stunden 20%, nach 4 Stunden 10%).

**Narbe.** Bau, Funktionsdauer und Empfindlichkeit gegen Wasser im wesentlichen wie bei *P. fluitans*.

#### *Potamogeton lucens* L.

**Blühvorgang** (Aufblühfolge, Proterogynie, Blütendauer der Einzelblüte) ähnlich wie bei den beiden vorher behandelten Arten. Die Ähren sind durchschnittlich etwas kürzer als bei *P. natans*, was sich auch in der Zahl der Blüten im Blütenstand zeigt: 15—72 bei Auszählung von 30 Blütenständen. Im Gegensatz zu den beiden vorher behandelten Arten fand ich bei *P. lucens* nicht selten blühende Ähren, die nicht in ihrer Gänze über den Wasserspiegel herausragten, sondern zum Teil unter Wasser waren, wobei die Ähre mit der Wasseroberfläche oft einen spitzen Winkel bildete, bezw. mehr oder weniger direkt auf dem Wasserspiegel lag, so dass sich geöffnete Blüten in Wasserspiegellöhe, bezw. auch unter Wasser befanden.

**Pollen** weisslich, kugelig-ellipsoidisch, mit deutlichen Grössenunterschieden, 23—34  $\mu$  im Durchmesser (Grenzwerte bei Messung von 50 Pollenkörnern in Luft aus eben sich öffnenden Antheren); die bei KNUTH (1899) und GRAEBNER (1908) zitierte Angabe von WARNSTORF, dass die Pollenkörner von *P. lucens* unregelmässig tetraëdrisch seien und einen Durchmesser von 25—28  $\mu$  besäßen, dürfte auf Messung geschrumpfter Pollenkörner beruhen. MEINKE (1927) gibt eine nicht besonders gut gelungene Abbildung eines Pollenkorns unserer Art wieder. Mit Ausnahme des Vorhandenseins von Kittstoffresten auf der Kornoberfläche und der Empfindlichkeit gegen Wasser stimmt *P. lucens* in Bezug auf die übrigen beobachteten Eigenschaften des Pollens mit *P. natans* und *P. fluitans* im wesentlichen überein. Kittstoffreste liessen sich auf der Pollenkornoberfläche von *P. lucens* mit den von POHL (1929 b) angegebenen Methoden nicht nachweisen. Mit diesem Befund ist das mittels der KNOLLSchen Streuvorrichtung gewonnene Pollenstreubild im Einklang, das anders aussieht als bei *P. fluitans* und *P. natans* und dem bei KNOLL (1936) wiedergegebenen Streubild von *Pinus silvestris*-Pollen ähnelt. In Bezug auf die Keimfähigkeit des Pollens in Luft ergaben sich keine merklichen Unterschiede zwischen *P. lucens* und den beiden vorher behandelten Arten (Keimfähigkeit frischen Pollens 85%, in Luft nach 3 Tagen 55%, nach 5 Tagen 10%, nach 8 Tagen 5%). Dagegen zeigte sich bei *P. lucens* eine bemerkenswert geringere Empfindlichkeit gegen Wasser (destilliertes Wasser, Teichwasser), in dem der Pollen, soweit ich beobachten konnte, weder keimt noch platzt; nach 4 Stunden ist noch keinerlei Schädigung des Pollens durch das Wasser nachweisbar (Keimfähigkeit 80%), erst nach 1 Tag ist seine Keimfähigkeit auf 45% und nach 2 Tagen auf 5% gesunken\*).

**Narbe.** Im Bau und in der Funktionsdauer der Narbe stimmt *P. lucens* mit den beiden vorher behandelten Arten im wesentlichen überein. Ihre Empfindlichkeit gegen Wasser (destilliertes Wasser, Teichwasser) ist jedoch deutlich geringer als bei *P. fluitans* und *P. natans*. In der bei *P. fluitans* beschriebenen Weise liess sich zeigen, dass eine merkbare Schädigung der Narben erst nach etwa zwölfstündiger Einwirkung von Wasser erfolgte; nach etwa 18 Stunden unter Wasser waren die Narben der *P. lucens*-Blüten anscheinend funktionsunfähig geworden.

**Bestäubungsversuche.** RAUNKIÄR (zit. bei GRAEBNER 1908) vermutet bei *P. densus* Hydrogamie auf der Wasseroberfläche, da er den Pollen in Menge um die Ähren herum auf dem Wasser schwimmen und auf diese Weise mit den Narben in Berührung kommen sah. Besonders bei *P. lucens* konnte ich öfters eine ähnliche Erscheinung beobachten. Aus diesem Anlass und auf Grund der bei *P. lucens* nicht selten beobachteten und im vorher-

\*) Bei *Ceratophyllum demersum* mit typischer Hydrogamie unter Wasser scheint die Keimfähigkeit des Pollens auch nicht allzulange anzudauern. Nach SCHRÖTER (1917) reagiert acht Tage alter Pollen nicht mehr.

gehenden beschriebenen Lage blühender Ähren, die Hydrogamie auf der Wasseroberfläche begünstigt, und mit Rücksicht auf die erhöhte Resistenz des Pollens und der Narbe dieser Art gegen Wasser versuchte ich, bei ihr eine Bestäubung mit Hilfe des Wassers nachzuweisen. Da im Freiland eine Bestäubung aus der Luft auch bei den in Wasserspiegelhöhe befindlichen Blüten schwerlich ausgeschlossen werden kann, brachte ich in Aquariumversuchen unter Ausschluss anemogamer Bestäubung frischen Pollen von *P. lucens* auf die Wasseroberfläche in die Nähe blühender Ähren dieser Art, die sich in einer entsprechenden Lage befanden. Es liess sich zeigen, dass Pollen durch Bewegung der Wasserteilchen im Oberflächenhäutchen sowie auch durch gröbere Strömungen im Wasser, möglicherweise unter Mitwirkung bewegter Luft, auf die Narben angeschwemmt wurde, dort haften blieb und schon nach etwa 40—50 Minuten Schläuche in die Narbe trieb.

## Diskussion der Ergebnisse

Wie aus der Bearbeitung von *Potamogeton* durch ASCHERSON und GRAEBNER (1907) ersichtlich ist, umfasst diese umfangreiche und weltverbreitete Gattung (nach NOVÁK 1961 weist sie 90 Arten auf) auch in Bezug auf die Blütenregion verschieden stark abgeleitete Typen. Schon SCHENCK (1886) charakterisiert diese Verhältnisse in folgender treffender Weise: „Wie im Habitus und in der anatomischen Structur bilden die Potamogetonen auch in der Blütengestaltung eine lange Reihe, welche mit den reichblüthigen langen Aehren des *P. natans*, dem Hauptvertreter der schwimmenden Arten beginnt und zu immer armblüthigeren und kürzeren nur wenig auftauchenden Aehren derjenigen Arten führt, welche am meisten der submersen Lebensweise angepasst sind, gar keine Schwimmblätter mehr bilden, einfache axile Stränge im Stengel besitzen und schmal lineale, zarte Blätter tragen. *P. pusillus* erzeugt nur noch kleine, gewöhnlich vierblüthige Aehren und *P. trichoides* hat sogar in jeder Blüthe nur noch einen einzigen Fruchtknoten, während die typische Zahl der Carpiden vier beträgt.“ Für die Gattung *Potamogeton* wird bisher allgemein Windblütigkeit angegeben, die bei ihr anscheinend vorherrscht; wie schon angeführt, wurde auch Wasserblütigkeit vermutet\*). Die Bedeutung von Kittstoffen auf der Pollenkornoberfläche in Zusammenhang mit der Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie ist meines Wissens nach bisher noch nicht erörtert worden. Kittstoffreste auf der Pollenkornoberfläche mancher winblütiger Angiospermen werden heute allgemein als Reminiszenz an tierblütige Vergangenheit angesehen. Gattungen, welche heute noch den Übergang von Tier- zu Windblütigkeit zeigen (z. B. *Sanquisorba*, *Artemisia*,

\*) Auf die ökologische Wertung der bei *Potamogeton* nicht seltenen kleistogamen Blüten sowie auf die Frage, inwiefern bei dieser Gattung Autogamie, bzw. Geitonogamie von Erfolg begleitet sind (Selbstfertilität), soll in einem anderen Zusammenhang eingegangen werden. Die vermutete Bestäubung durch Schnecken (RAUNKJÄR zit. bei GRAEBNER 1908; HEGI 1935) kann auf Grund der Ergebnisse von EHRMANN (zit. bei POHL 1929 a) nicht nur für *Potamogeton*, sondern allgemein ausgeschlossen werden. Obwohl die aus den Anfängen der Blütenbiologie stammende Vermutung, nach welcher Schnecken als Bestäuber in Betracht kommen, in neuerer Zeit von KUGLER (1955) kritisch gewertet wurde, erhält sie sich leider hartnäckig zumindest als angeblich gelegentlicher Bestäubungsmodus auch in den neuesten Handbüchern (z. B. bei ZIMMERMANN 1959). Das Ergebnis meiner Untersuchungen über die Bestäubungsmöglichkeit durch Schnecken bei *Potamogeton*, *Chrysosplenium* u. a. stimmt mit den völlig negativen Ergebnissen von EHRMANN überein und soll zusammenfassend an anderer Stelle Berücksichtigung finden.

*Plantago* u. a.), lassen dabei eine Abnahme der Klebstoffmenge des Pollens deutlich erkennen. Die Gattung *Potamogeton* ist in Bezug auf die Bestäubungsart phylogenetisch anscheinend verschieden weit fortgeschritten, sie enthält (als Andenken an die ursprüngliche Tierblütigkeit) Arten mit Kittstoffresten auf der Pollenkornoberfläche (*P. fluitans*, *P. natans*), die einen merklichen Zusammenhalt der Pollenkörner bewirken, allerdings nicht in dem Masse, dass bei ihnen Windblütigkeit gefährdet wäre. *P. lucens* ist in Bezug auf die Pollenbeschaffenheit noch weiter abgeleitet, diese Art hat keine Kittstoffreste mehr, ihr Pollen ist in jeder Hinsicht typischer Windpollen. Es ist bemerkenswert, dass sich bei dieser in Bezug auf die Pollenbeschaffenheit stärker abgeleiteten Art gewisse Merkmalskomplexe zeigen (Lage der blühenden Ähre, grössere Resistenz des Pollens und der Narbe gegen Wasser), die bereits eine fakultative Hydrogamie auf der Wasseroberfläche ermöglichen. Die blütenökologische Untersuchung von nur drei *Potamogeton*-Arten, die drei verschiedenen Subsektionen der Sektion *Heterophylli* KOCH angehören (ASCHERSON und GRAEBNER 1907), lässt die Vermutung zu, dass sich die Gattung wenigstens teilweise im Übergang von der Anemogamie zur Hydrogamie befindet. Man kann erwarten, dass besonders bei manchen stark abgeleiteten (submersen) Arten von *Potamogeton* im Zusammenhang mit weitgehender Reduktion in der Blütenregion vorherrschende bis ausschliessliche Hydrogamie (auf der Wasseroberfläche, möglicherweise sogar unter Wasser) vorkommt. Die eingehende blütenökologische Untersuchung möglichst der ganzen Gattung dürfte wertvolle Aufschlüsse über den Ursprung dieser abgeleiteten Bestäubungsart bringen; die Gattung *Potamogeton* dokumentiert anscheinend in ihrer rezenten blütenökologischen Struktur einen gewissen Abschnitt der im allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit angedeuteten ersten Entwicklungsrichtung, die zur Hydrogamie führt: Reminiscenz an ursprüngliche Tierblütigkeit, vorherrschende Windblütigkeit mit Anklängen an Wasserblütigkeit auf der Oberfläche.

## Z u s a m m e n f a s s u n g

Es wird die Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie diskutiert, wobei sich besonders zwei mögliche, bezw. wahrscheinliche Entwicklungsrichtungen zeigen.

Die blütenökologischen Verhältnisse bei drei *Potamogeton*-Arten (*P. fluitans* ROTH, *P. natans* L., *P. lucens* L.) weisen darauf hin, dass die Gattung von tierblütigen Vorfahren abstammt, in der Windblütigkeit verschieden weit fortgeschritten ist und Übergänge zur Wasserblütigkeit aufweist, was sich insbesondere im Vorhandensein oder Fehlen von Kittstoffresten auf der Pollenkornoberfläche und in der grösseren oder geringeren Empfindlichkeit des Pollens und der Narbe gegen Wasser andeutet. *P. fluitans* und *P. natans* besitzen als Überbleibsel einstiger Tierblütigkeit deutliche Kittstoffreste auf der Pollenkornoberfläche, die bei *P. lucens* bereits fehlen. Diese Art weist eine geringere Empfindlichkeit des Pollens und der Narbe gegen die schädigende Wirkung des Wassers als die beiden anderen untersuchten Arten auf; bei ihr wurde durch Versuche Hydrogamie nachgewiesen, die, nach Beobachtungen an natürlichen Standorten zu schliessen, fakultativ von ökologischer Bedeutung ist.

## Literatur:

- ASCHERSON P. et GRAEBNER P. (1907): *Potamogetonaceae*. — in: ENGLER A., Pflanzenreich 4/11 : 184 p.
- ERDTMAN G. (1952): Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. — Stockholm, 539 p.
- GRAEBNER P. (1908): *Potamogeton* L. — in: KIRCHNER O., LOEW E. et SCHRÖTER C., Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas 1/1 : 400—503.
- HALLERMEIER M. (1922): Ist das Hangen der Blüten eine Schutzvorrichtung? — Flora 115 (= 15 ser. n.) : 75—101.
- HEGI G. (1935): Illustrierte Flora von Mittel-Europa I. Ed. 2. — 528 p., München.
- KNOLL F. (1930): Über Pollenkitt und Bestäubungsart. — Z. Bot., Jena, 23 : 609—675.
- (1936): Eine Streuvorrichtung zur Untersuchung der Pollenvermittlung. — Oest. bot. Z. 85 : 161—182.
- (1956): Die Biologie der Blüte. — Verständliche Wissenschaft 57 : 164 p.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie II, 2. — 705 p., Leipzig.
- KUGLER H. (1955): Einführung in die Blütenökologie. — 278 p., Stuttgart.
- MEINKE H. (1927): Atlas und Bestimmungsschlüssel zur Pollenanalyse. — Bot. Arch., Königsberg, 19 : 380—449.
- MIKI S. (1937): The Origin of *Najas* and *Potamogeton*. — Bot. Mag., Tokyo, 51 : 472—480.
- NOVÁK F. A. (1961): Vyšší rostliny (Tracheophyta). — 941 p., Praha.
- POHL F. (1929 a): Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 46 : 247—285.
- (1929 b): Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. — Ibid. 46 : 286—305.
- (1937 a): Die Pollenerzeugung der Windblütler. — Ibid., sect. A, 56 : 365—470.
- (1937 b): Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung. — Ibid. 57 : 112—172.
- PORSCH O. (1922): Methodik der Blütenbiologie. — in: ABDERHALDEN, Handbuch biol. Arbeitsmethoden 11/1 : 395—514.
- PRUZSINSZKY S. (1960): Über Trocken- und Feuchtluftresistenz des Pollens. — S.-B. oest. Akad. Wiss., Wien, cl. math.-natur., sect. 1, 169 : 43—100.
- SCHENCK H. (1886): Die Biologie der Wassergewächse. — 162 p., Bonn.
- SCHRÖTER C. (1917): *Ceratophyllaceae*. — in: KIRCHNER O., LOEW E. et SCHRÖTER C., Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas 2/3 : 51—73.
- VENT W. (1962): Merkmalskomplex — Sippenstruktur — Natürliches Pflanzensystem. — Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, ser. math.-natur., 11/3 : 1—5.
- WODEHOUSE R. P. (1935): Pollen Grains. — 574 p., New York—London.
- ZEISLER M. (1938): Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. — Beih. bot. Cbl., sect. A, 58 : 308—318.
- ZIMMERMANN W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. Ed. 2. — 777 p., Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. D a u m a n n, Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2.