

8. Beitrag zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes: Zur Lebensgeschichte von *Salvinia natans*

Heinrich DÖRFELT und Alexander R. SCHMIDT

76 Abbildungen auf 10 Tafeln

ABSTRACT

DÖRFELT, H., SCHMIDT, A. R.: 8. Contributions to the growth form and biology of Hercynian vascular plants: On the life history of *Salvinia natans*. – *Hercynia N.F.* 39 (2006): 195–221.

Hydrophobic floating-layers, largely consisting of sporangia of *Salvinia natans*, were observed from December 2005 to March 2006 in stagnant waters of the River Elbe floodplain in central Germany. A phenomenon like this is not previously mentioned in the extensive literature on *Salvinia natans*. Upwelling and emergence of sporangia from the ground to the water surface, usually expected in spring, happened already in late autumn and was probably caused by the relatively high temperature in autumn 2005 due to global climatic change.

The sporangia-floating-layer largely consisted of microsporangia, but also megasporangia, *Chara*-zygotes, statoblasts of freshwater bryozoans and plant remnants of Lemnaceae were found among them. Since both types of *Salvinia*-sporangia contained germinable spores, the whole development of sporangia, prothallia and young sporophytes could be observed in detail. Doing this we could clarify some previous controversial and unclear illustrations on the life history of *Salvinia natans*. Newly observed details are, for example, that the secondary prothallium may develop three (usually two) leaflets, and that the hairs of the sporophyte may have rounded (usually cone-shaped) tips at the apical cells. Also the arrangement of the 64 microspores in immature microsporangia was undescribed to date. The microspores are initially arranged in eight groups of eight spores each. New insights could also be derived regarding the reorganisation of the tapetum from a primary cellular structure into the foamy matrix.

Apart from intact megasporangia with germinable spores, the floating-layer also yielded remnants of destroyed megasporangia. Megaspores with a surrounding ring-shaped matrix produced by the tapetum were developed by these sporangia and are hereby of particular interest. This is because these megaspores probably show a genetically determined ancestral structure. Observing these free megaspores we were probably allowed to comprehend the structure of megaspores of floating fern ancestors. In Earth history, these ancestors might have had free megaspores with floating bodies developed by the tapetum as found in modern *Azolla*-megaspores. We interpret this structure to be homologous to the floating bodies of the Azollaceae, the floating fern's sister group, developing prothallia outside the spores.

Thus, global warming modified the life cycle of the European annual floating fern and gave new insights into ontogeny and history of floating ferns.

Key words: *Salvinia natans*, growth form, life history, climate indicator, microsporangium, megasporangium, tapetum

1 EINLEITUNG

Dass Schwimmpflanze der Gattung *Salvinia* [MICHELI] SÉGUIER dichte Wasserdecken bilden können, die sogar den Schiffsverkehr behindern, wird vor allem von *Salvinia molesta* MITCHEL berichtet (vgl. u.a. BURROWS 1990, KRAMER et al. 1995 und MORAN 2004). In Afrika ist dieser Wasserfarn als „Kariba

weed“ bekannt, da eine Massenvermehrung auf dem Lake Kariba in Zimbabwe im Jahr 1959 verheerende Auswirkungen hatte. Auf der dichten Schwimmdecke konnten sich sogar terrestrische Pflanzen ansiedeln. Aber auch *Salvinia natans* (L.) ALL. kann in sommerwarmen Regionen Europas, z.B. im Donaodelta, geschlossene Schwimmblattdecken bilden, die zumindest kleine Wasserwege für Boote zeitweise nahezu unpassierbar machen (Abb. 1). Derartige Ereignisse werden durch die rasche vegetative Fortpflanzung bei günstigen Wachstumsbedingungen verursacht.

Dass auch die Sporangien von *Salvinia natans* markante Schwimmdecken auf der Wasseroberfläche verursachen können, ist jedoch noch nie beschrieben worden. Ein derartiges Ereignis war Anlass für unsere Studie.

Die *Salvinia*-Sporophyten sterben im Herbst bei absinkenden Temperaturen allmählich ab. Die Sorocarprien (auch „Sporocarprien“ genannt), die aus Sporangien und Indusienhüllen bestehen, sinken im Laufe des Herbstes samt den Resten absterbender Wasserblätter auf den Grund der Gewässer, wo sie frostfrei überwintern. Nach Verwitterung der Hüllen der Sorocarprien steigen die Sporangien normalerweise im Frühjahr an die Wasseroberfläche auf, wo die weitere Entwicklung vonstatten geht. Das Ausreifen der Sorocarprien, die Verwitterung ihrer Hüllen und das Aufsteigen der Sporangien sind vom Klima, insbesondere von der Temperatur abhängig. Werden die abgefallenen Sorocarprien bei Zimmertemperatur aufbewahrt, steigen die Sporangien bereits im Winter auf (vgl. PRINGSHEIM 1863, HERZOG 1934).

Auf zwei Gewässern im Auengebiet der mittleren Elbe (vgl. Abb. 2) wurden Mitte Dezember 2005 braune Oberflächenbeläge gefunden, die Anlass für die Entnahme von Wasserproben durch die Wasserschutzpolizei, Revier Dessau, waren. Es handelte sich um bis zu 5 cm hohe hydrophobe Auflagen einer braunen „kaffeeseitzähnlichen“ Substanz, die durch den Wind zusammengetrieben über 100 m² der Wasseroberflächen bedeckte und als eine Verunreinigung angesehen wurden. Die Proben wurden daher dem Landesbetrieb für Hochwasserschutz und Wasserwirtschaft (LHW) und dem Landeskriminalamt zugestellt und schließlich im Landesamt für Umweltschutz analysiert. Im Jahr 1998 war nach Mitteilung der Wasserschutzpolizei ein ähnlicher Belag Anlass für detaillierte Untersuchungen und Analysen. Der Belag aus kleinen kugelförmigen Gebilden von ca. 200 µm Durchmesser wurde letztlich, da keine bedeutenden Schadstoffmengen gefunden wurden, im LHW als „Ionenaustauscher“ definiert. Im März 1998 wurden schließlich über 80 Fässer zu je 60 Liter des Wassers samt Belag abgepumpt.

Im März 2006 gingen uns Proben der Schwimmdecke, die seit Dezember 2005 beobachtet worden war, zur mikroskopischen Untersuchung zu. Die Schicht erwies sich als eine hydrophobe Schwimmdecke, die hauptsächlich aus Mikrosporangien von *Salvinia natans* bestand (Abb. 3). Die Sporangien hatten den gesamten Januar und Februar 2006 bei Temperaturen von bis zu -16 °C oberflächlich überdauert. Der braune Belag war nach Mitteilung der Wasserschutzpolizei auch auf dem Eis deutlich sichtbar. Zwischen den Mikrosporangien wurden schließlich auch einige Megasporangien und Reste von Schwimm- und Wasserblättern von *Salvinia* gefunden. Es kamen auch *Chara*-Zygoten und Reste von *Lemna-minor*- und *Spirodela-polyrhiza*-Sprosskörpern vor. Besonders markante Bestandteile der Schwimmdecke waren Statoblasten limnischer Bryozoen (siehe Abschnitt 3.9.).

Die letzte Probe, der unsere Befunde zur Entwicklung der Prothallien und Sporophyten zugrunde liegen, wurde am 21. März 2006 entnommen. Spätere Probenahmen waren aufgrund des Elbehochwassers von Ende März bis Mitte April 2006 nicht mehr möglich. Erst Ende April konnten an einem der Gewässer erneut Proben mit Sporangien entnommen werden. Zu dieser Zeit war jedoch nach der Überschwemmung der Aue keine flächendeckende Schicht mehr vorhanden. Lediglich in einer vom Wind zusammengeweheten Oberflächenhaut aus Pollen, Pflanzenresten und Algen fanden wir noch *Salvinia*-Sporangien.

Da bei der mikroskopischen Untersuchung der Proben vom März auch vereinzelt Megasporangien gefunden wurden, konnten wir sämtliche Entwicklungsstadien von den Sporangien bis zu jungen *Salvinia*-Sporophyten beobachten und unsere Ergebnisse mit den Literaturangaben vergleichen. Die meisten der sehr zahlreichen Untersuchungen zur Entwicklung von *Salvinia natans* entstanden im 19. Jahrhundert, z.T. mit hohem experimentellem Aufwand. Sie führten zu einer vollkommenen Aufklärung der Entwicklungsgeschichte dieser Art, die keiner wesentlichen Ergänzung bedarf. Einige Angaben in der Literatur sind jedoch

widersprüchlich, z.B. zur Farbe der Sporangien, zur Ansicht der Mikrosporen in den Sporangien oder zur Struktur des Tapetums. Wir wollen mit unserer Studie klären, worauf diese Widersprüche beruhen und wollen vor allem die Vielfalt und Variabilität einzelner Stadien und ihr Erscheinungsbild im natürlichen Umfeld darstellen und fotografisch dokumentieren. Einige Stadien, z.B. dreiflügelige Megaprothallien, die Gruppierung der Mikrosporen in den Mikrosporangien oder freie Megasporen mit Resten des Tapetums aus zerstörten Megasporangien wurden noch nie beschrieben und ergänzen die bekannten Fakten zur Lebensgeschichte von *Salvinia natans*.

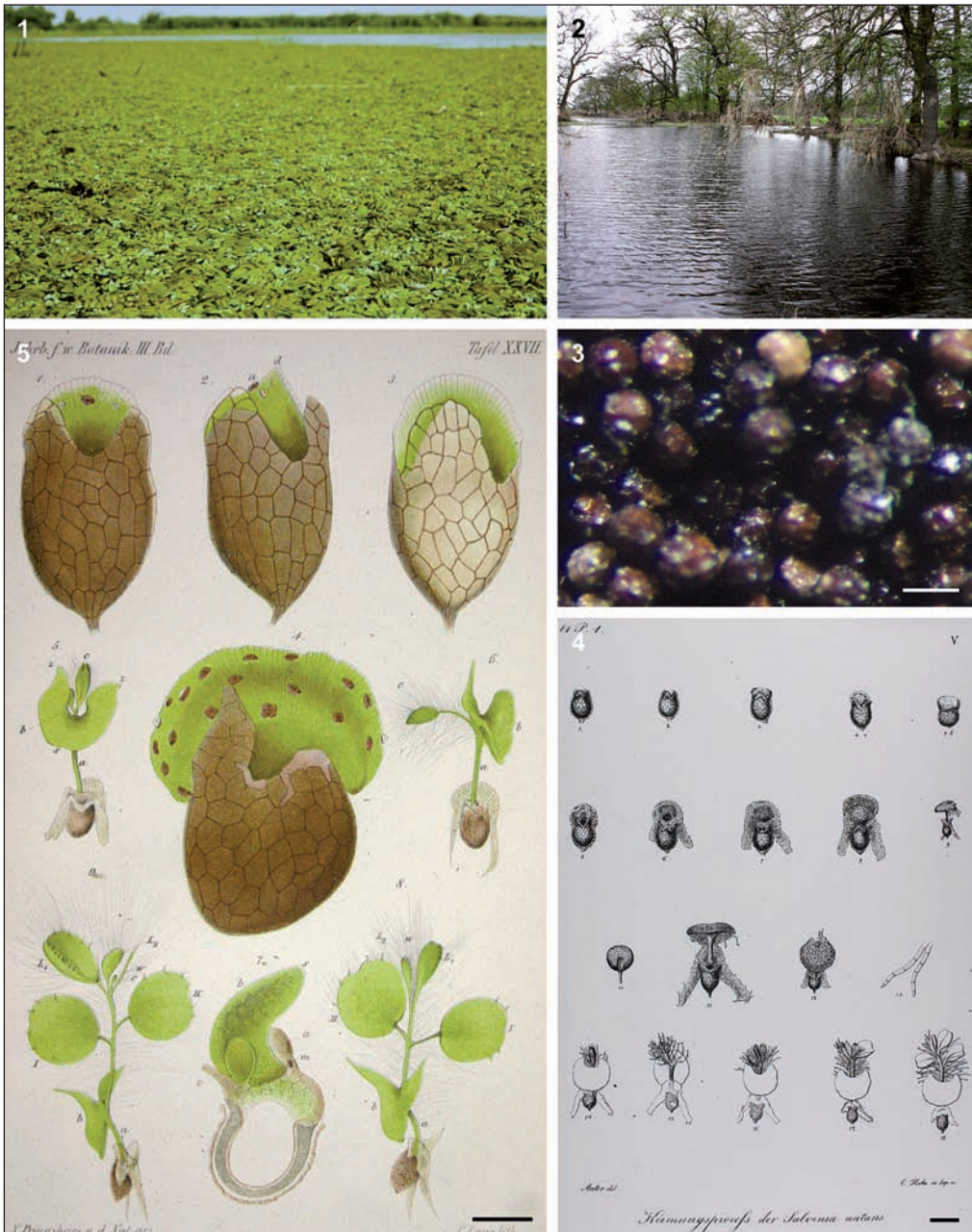
Die Gattung *Salvinia* ist mit 10 Arten überwiegend im tropischen, subtropischen und im warmtemperierten Zonobiom der Erde verbreitet (vgl. MABBERLEY 1997). Mehrere Arten wurden von ihren Ursprungsregionen verschleppt, dies belegen u.a. PROCTOR (1989), BURROWS (1990) und ROUX (2001). In Europa ist nur *Salvinia natans*, die Typus-Art der Gattung, heimisch. Sie ist eurasisch verbreitet und dringt lediglich in Ostasien in die subtropische Zone vor (vgl. MEUSEL et al. 1964). Es ist die einzige *Salvinia*-Art, die mit längeren Frostperioden konfrontiert ist. Die Sporangien der sommerannuellen Art fungieren als Ruhestadien während des Winters.

Die ontogenetische Entwicklung von *Salvinia natans* ist seit nahezu 300 Jahren Gegenstand detaillierter Studien. Bereits MICHELI (1729), der den Gattungsnamen *Salvinia* zu Ehren des Florentiner Professors der griechischen Literatur Antonius Maria Salvini (1653-1729) prägte, studierte fertile Pflanzen. Er deutete die Haare auf den Blättern als Blüten ohne Hülle („floribus ... apetalis“), die Sorocarprien als Früchte und die Sporangien als Samen. BISCHOFF (1828 b) gibt eine fundierte Zusammenstellung der historischen Literatur über *Salvinia* bis zu seinen eigenen Arbeiten (BISCHOFF 1828 a, b). Ihm gelang die erste umfassende Darstellung der Entwicklung vom keimenden Megasporangium bis zum jungen Sporophyten, wobei ihm die Rolle der Mikrosporangien unklar blieb (Abb. 4). Er lehnte die bis dahin bereits mehrfach geäußerten Vermutungen einer sexuellen Differenzierung zwischen Mikrosporangien („Körnchen“) und Megasporangien („Sporen“) aufgrund seiner streng induktiven Betrachtungsweise ab. Die aus den Mikrosporangien hervorsprossenden Mikroprothallien hatte er nicht beobachtet.

Die Erkenntnisse über die Ontogenese heterosporer Farne waren in den folgenden Arbeiten des 19. Jahrhunderts eine wichtige Grundlage für das Verständnis der Entwicklung und des Kernphasenwechsels (des „Generationswechsels“) der Blütenpflanzen. SCHLEIDEN (1843) definierte z.B. die Mikrosporangien als Pollen, die Mikroprothallien als „Pollenschlauch“ und die Megasporangien als „Eisäckchen“. In weiteren Auflagen seines Werkes (1846, 1850) werden die heterosporen Farne („Rhizocarpeen“) zu den „Geschlechtspflanzen“ gestellt, während die Moose, Bärlappe, Schachtelhalme und die homosporen Farne als „geschlechtslose Pflanzen“ angesehen werden. Bei EISENGREIN (1848) findet sich die Bezeichnung Antheriden und Eisäckchen für die Sporangien und die Bezeichnung „Gonopteriden“ für die heterosporen Farne. MILDE (1852) konnte schließlich als Erster die Bildung der Spermatozoide („Spermatozoen“, „Spiralfäden“) und der Archegonien nachweisen. Die Pionierarbeiten zur Aufklärung der Sexualität und Embryonalentwicklung von *Salvinia natans* im Vergleich zu homosporen Farnen stammen vor allem von MILDE (1852), HOFMEISTER (1851, 1857) und PRINGSHEIM (1863, vgl. Abb. 5). PRINGSHEIM erkannte zudem die Natur der wurzelähnlich verzweigten Wasserblätter, die früher allgemein als Wurzeln betrachtet wurden, worauf die Bezeichnung „Rhizocarpeen“ beruht. Noch von HOFMEISTER (1857) wurden diese Blätter in Anlehnung an frühere Autoren als Teile der Sprossachse definiert.

2 MATERIAL UND METHODEN

Mehrere Proben hydrophober Sporangien-Schwimmdecken (Abb. 3) wurden aus Gewässern im Auengebiet der mittleren Elbe bei Wörlitz und bei Dessau entnommen. Der Aufstieg und das Zusammenwehen der Sporangien erfolgte wahrscheinlich Anfang bis Mitte Dezember 2005 und wurde in der zweiten Dezemberhälfte von der Wasserschutzpolizei auf zwei Gewässern bemerkt: Gewässer 1 ist ein stehender Teich am nördlichen Ortsausgang von Wörlitz, der aus einem Altwasser der Elbe hervorgegangen ist. Es ist ein Gewässer des DAV (Deutscher Angler Verband), dessen Fischbesatz nur gelegentlich genutzt wird (Abb. 2). Gewässer 2 ist ein stehender Graben („Faulgraben“) bei Dessau-Waldersee.



Tafel 1

Abb. 1 Den Bootsverkehr behindernde Schwimmblattdecke mit *Salvinia natans* (dazwischen *Azolla filiculoides*) in einem kleinen Wasserarm des Donaudeltas (August 1985). **Abb. 2** Altwasser der Elbe bei Wörlitz, in dem im Dezember 2005 die Sporangien-Schwimmdecke ausgebildet war (Ende April 2006). **Abb. 3** Aufsicht auf die hydrophobe Schicht einer Wasserprobe, die überwiegend aus hell- bis dunkelbraunen Mikrosporangien von *Salvinia natans* besteht. Die Hydrophobie ist so stark, dass die oberen Sporangien von den darunterliegenden

Weitere Proben vom Gewässer 1 wurden erst Ende April 2006 entnommen, da das Gebiet zwischenzeitlich wegen Hochwassers nicht zu erreichen war.

Bei den Proben vom März 2005 wurden durch Filtrieren nahezu reine trockene Mikrosporangien gewonnen und im Amt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt chemisch analysiert, da man Schadstoffe vermutete. Es wurde u.a. ein Gehalt von 4069 mg Fe, 1521 mg Mn, 2864 mg Si und 43 mg Zn pro kg ermittelt. Das sind gewöhnliche Werte für Bodenanalysen. Weiterhin ergab die Analyse, dass es bei Erhitzen auf 650 °C zu einem Größenverlust, aber nicht zur Zerstörung der Sporangien kommt. Diese Stabilität war eine der wesentlichen Ursachen, die Bestandteile der Schwimmdecke als nichtorganische Strukturen anzusehen.

Die unbehandelten Sporangien vom 21. März 2006, die uns zur Bestimmung zugestellt wurden, sind zunächst in Petrischalen auf dem Wasser der Originalprobe bei Zimmertemperatur aufbewahrt worden. Die lichtmikroskopische Untersuchung erfolgte im Abstand von mehreren Tagen von Ende März bis Mitte Juni mit einem Jenaval-Forschungsmikroskop, wobei mit Planachromat-Objektiven (3,5x, 12,5x, 25x und 40x) in einer Kombination von Auflicht und Durchlicht gearbeitet wurde. Die Fotos wurden mit einer Canon 300 D digital aufgenommen und sind ohne Bildbearbeitung reproduziert. Die jungen Sporophyten wurden mehrfach auf frisches Regenwasser umgesetzt, da sich auf dem Wasser der Originalproben Neustonhäutchen von Bakterien und Protozoen bildeten, die zur Schädigung der Pflänzchen führten.

Zum Vergleich wurde Herbarmaterial mit unreifen Sporangien von *Salvinia-natans*-Kulturen untersucht (Gewächshauskulturen, herbarisiert Ende August 1990, Herb. A. SCHMIDT). Die getrockneten Sporangien wurden mit Xylol behandelt, in Kanadabalsam eingebettet und mit den erwähnten Geräten mikroskopiert und fotografiert.

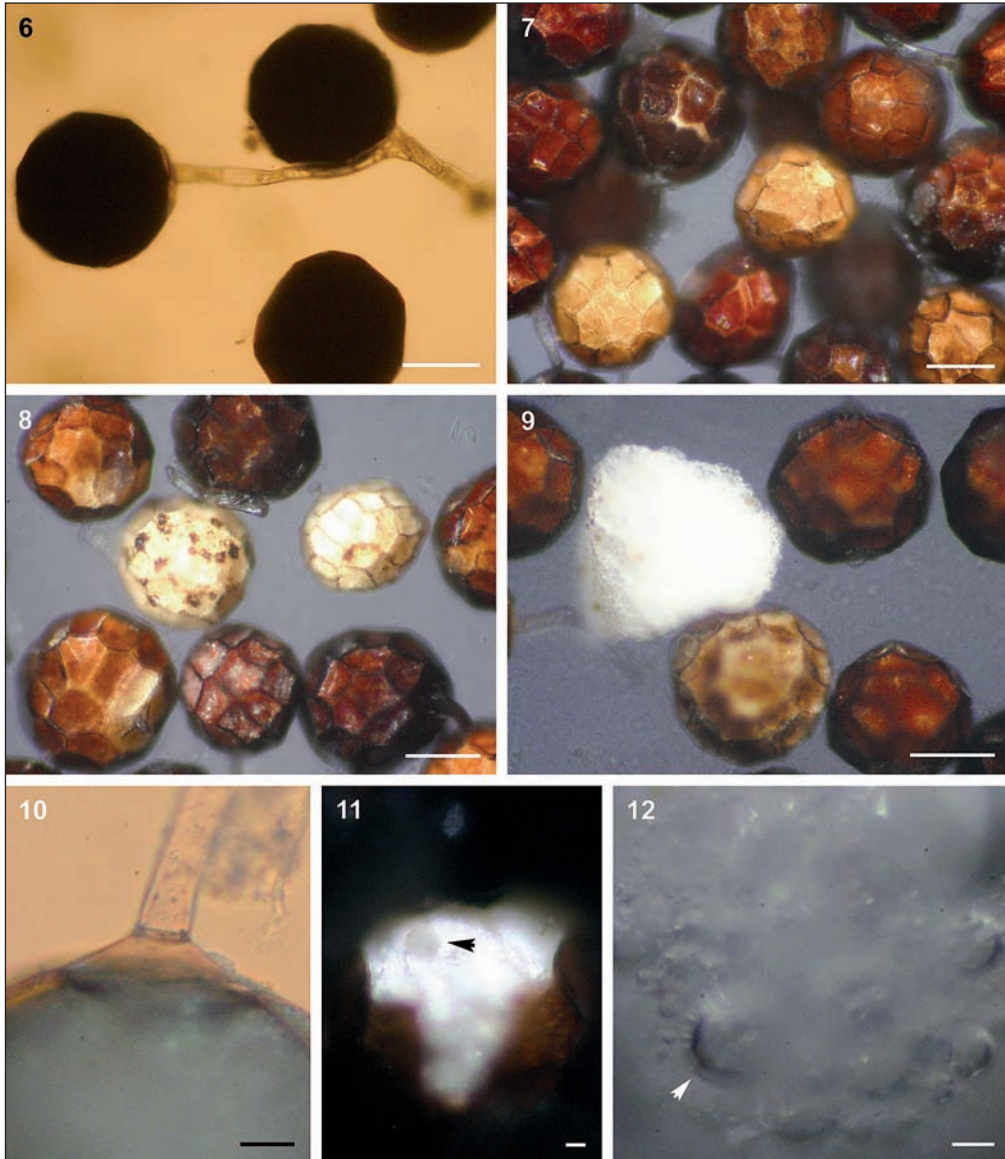
3 ERGEBNISSE

3.1 Struktur der Mikrosporangien und die Lage der Mikrosporen

Die Mikrosporangien der Gewässerproben sind leicht kantig, jedoch nahezu kugelig und haben einen Durchmesser von ca. 150–220 µm, meist um 200 µm. Sie sitzen apikal an einfachen, wenig verzweigten Zellfäden von ca. 18–25 µm Durchmesser (Abb. 6). Die Wände der Stielzellen können bis zu 5 µm dick sein. Die Sporangienwand ist aus unregelmäßig geformten, oft polyedrischen, mitunter etwa isodiametrischen Zellen aufgebaut (Abb. 7–9), die meist um 60–90 µm Durchmesser aufweisen. Die Wandzellen ausgereifter Mikrosporangien sind nur flach gewölbt, mitunter nahezu flach, so dass die Sporangien etwas kantig erscheinen. Basal befindet sich stets eine nahezu isodiametrische Zelle, die zentral abgeflacht-konisch in den Sporangienstiel ausgezogen ist (Abb. 10, 26 unten rechts). Diese Basalzelle ist meist weniger intensiv pigmentiert als die übrigen, im Reifezustand dunkelbraunen Zellen der Sporangienwand. An den Zellgrenzen ist die Pigmentierung in der Regel intensiver. Es kommen aber auch hell pigmentierte und pigmentlose Sporangienwände vor (Abb. 7, 8), wobei es sich um nicht vollkommen ausgereifte Sporangien handelt. Die weitere Entwicklung dieser Sporangien wird durch die fehlende Pigmentierung nicht beeinträchtigt.

Im Inneren der Mikrosporangien befindet sich das Tapetum, das zu einer weißen, blasig-schaumigen Masse umgebildet ist. Sie wird in diesem Zustand in der Literatur als „Zwischensubstanz“, „Grundmasse“,

emporgehoben werden und bis zu 5 cm über dem Wasserspiegel liegen; Maßstab 200 µm. **Abb. 4** Erste vollständige Darstellung der Entwicklung von *Salvinia natans* von der Megaspore bis zu den jungen Sporophyten aus BISCHOFF (1928 b); Maßstab entspricht 1 cm der Originaltafel. **Abb. 5** Darstellung von Megasporangien mit Prothallien und von jungen Sporophyten bei PRINGSHEIM (1863, Tafel XXVII); oben primäre Megaprothallien: 1 von der Rückenseite („vom Rücken“), 2 in Seitenlage („von der Seite“) und 3 von der Bauchseite („von vorn“); zentral ein abnormes Megaprothallium mit mehreren Archegonien (4); junge Sporophyten (5, 6, 8, 9) und ein Schnittpräparat durch ein Megasporangium, Prothallium und dem auswachsendem Scutellum (7); Maßstab entspricht 1 cm der Originaltafel



Tafel 2 Struktur der Mikrosporangien und Lage der Mikrosporen

Abb. 6 Mikrosporangien mit verzweigten Stielen, Maßstab 100 μm . **Abb. 7, 8** Mikrosporangien mit dunkelbraunen bis nahezu pigmentlosen Wandzellen, in letzteren ist die weiße Matrix erkennbar; Maßstab je 100 μm . **Abb. 9** Mikrosporangien und die weiße körnig-blasige Matrix eines zerstörten Mikrosporangiums; Maßstab 100 μm . **Abb. 10** Ansatz des Stieles an der Basalzelle eines Mikrosporangiums; Maßstab 20 μm . **Abb. 11** Mikrosporangium mit einer abgelösten Wandzelle und hervortretenden Mikrosporen im peripheren Bereich der Matrix; im unteren Teil des Spaltes mehrere Mikrosporen außerhalb der Schärfenebene, oben eine Mikrospore im Schärfbereich (Pfeil); Maßstab 10 μm . **Abb. 12** Aus der Matrix hervortretende Mikrosporen, an denen z. T. die schwarzen, leistenartigen Keimspalten sichtbar sind, eine davon in der Schärfenebene (Pfeil); Maßstab 10 μm

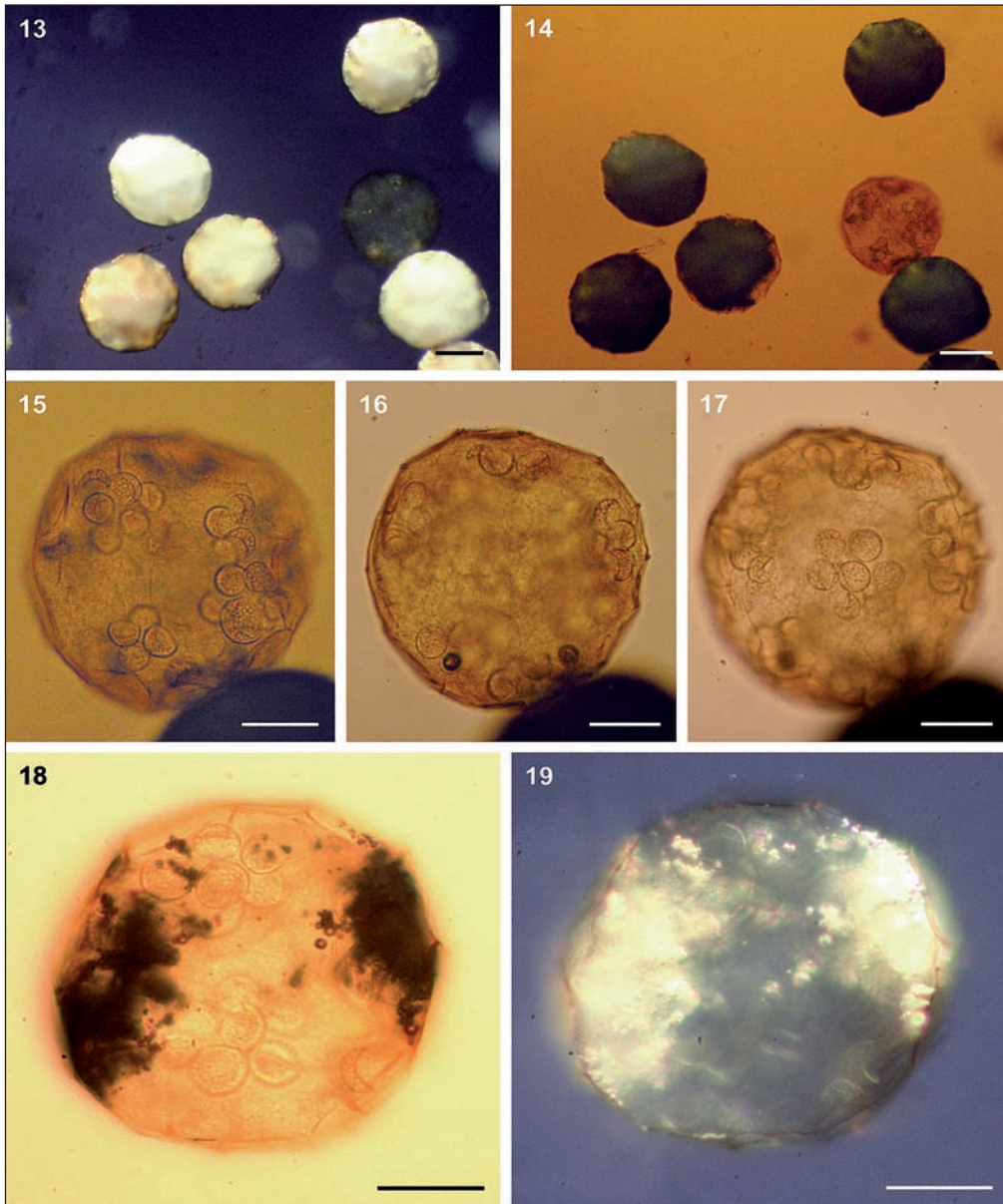
„Matrix“, „Tapetenplasma“ oder „vacuolate tapetal formation“ bezeichnet. In den Megasporangien wird diese Masse auch „Epispor“ oder „Perispor“ der Megaspore genannt. Wir bezeichnen sie in den kommenden Abschnitten unabhängig von der Originalliteratur sowohl in den Mikro- als auch in den Megasporangien als Matrix.

Die weiße Farbe der Mikrosporangien mit pigmentarmen oder pigmentlosen Wänden ist durch diese Matrix unter den Wandzellen bedingt. Die Pigmentierung der Wandzellen setzt zuerst an den Rändern, also an den Nahtstellen zu den Nachbarzellen ein (vgl. Abb. 8, Bildmitte). Die Sporangien mit unpigmentierten oder nur randlich pigmentierten Wandzellen sind weniger kantig gestaltet als ausgereifte Sporangien. Es kommen vereinzelt wandlose Sporangien vor, möglicherweise durch Zerstörung der Wand unausgereifter Sporangien. Bei ihnen ist der gesamte Inhalt der Sporangien kugelig oder nimmt eine etwas unregelmäßige Form an (Abb. 9). Die hyalinen Mikrosporen sind peripher in die Matrix eingebettet und waren in unseren Proben nur mit Mühe darstellbar (Abb. 11, 12). Ohne aufwendige gewaltsame Zerstörung der Mikrosporangienwand lassen sie sich nicht aus den Mikrosporangien herauslösen. Ihr Durchmesser liegt bei wenig über 20 µm. Dies entspricht auch den Angaben in der Literatur und den Maßen der Mikrosporen anderer *Salvinia*-Arten, z.B. denen von *Salvinia auriculata* AUBL. (TRYON et TRYON 1982, Abb. 121.8).

Die vielfach beschriebenen und zeichnerisch dargestellten „leistenartigen Linien“ auf den Mikrosporen sind besonders kurz vor der Keimung als dunkle Linien nachweisbar (Abb. 12, Pfeil). Die instruktive Darstellung der Mikrosporen von *Salvinia auriculata* bei TRYON et TRYON (1982, Abb. 121.8) zeigt keine Keimspalten. CAMPBELL (1878) stellt bei *S. natans* eine „lebende Spore“ ohne und eine „reife Spore“ mit diesen präformierten Keimspalten vor.

Der Vergleich mit unreifen Mikrosporangien von Herbarmaterial ergab, dass die Sporangien bis zur vollständigen Ausbildung der Mikrosporen von einem kleinzelligen Tapetum ausgefüllt sind (Abb. 13–19). Vor dessen Umwandlung zur schaumig-blasigen Matrix sind die Mikrosporen gut nachzuweisen (Abb. 14–18). Sie liegen zunächst als 8 Gruppen von je 8 Sporen beieinander (Abb. 15–17) und verteilen sich während der Umbildung des Tapetums etwa gleichmäßig im äußeren Bereich des Sporangiums (Abb. 18, 19). Diese Umbildung des Tapetums geschieht irregulär. Sie beginnt oft außen und schreitet zum Zentrum des Sporangiums fort (Abb. 18, 19), mitunter werden aber auch äußere Bereiche des Sporangiums zuletzt von diesem Prozess erfasst.

Die Darstellungen über Mikrosporangien und Mikrosporen in der Literatur enthalten einige Unklarheiten. Bei BRAUNE et al. (1990) sind Fotos von Mikrosporangien enthalten, die in unreifem Zustand ohne Pigmentierung der Sporangienwände angefertigt wurden. Die Formulierung „Austritt der schaumigen Grundmasse“ des „künstlich geöffneten“ Mikrosporangiums ist irritierend, da die Matrix relativ kompakt ist und normalerweise bei Zerstörung der Sporangienwand die Form des Sporangiums beibehält. Viele Abbildungen in der Literatur zeigen vollkommen kugelige Mikrosporangien (FUKAREK 1992, STRASBURGER 2002), was wahrscheinlich ebenfalls auf unreifes Material zurückzuführen ist. HEGI (1906) beschreibt die Mega- und Mikrosporangien als „gelblichweiß“. Die farbige Darstellung zeigt Mikrosporangien mit hellen, an den Nahtstellen dunkelbraunen Wandzellen (HEGI 1906, Fig. 5 e, f). Die Mikrosporangien sind nach diesen Figuren durch hervortretende Nahtstellen gratig-netzig gerippt. Dies wird nach unseren Beobachtungen durch den hyalinen Inhalt unpigmentierter Wandzellen vorgetäuscht. Eine korrekte Darstellung ausgereifter Mikrosporangien mit dunkelbraunen, abgeplatteten Wandzellen gibt u.a. PRINGSHEIM (1863, Tafel XXVI, Fig. 10). Korrekt beschrieben sind ausgereifte Mikrosporangien auch bei HERZOG (1934, p. 510). Er bezeichnet die Farbe als „fast schwarz“. Die Darstellung von Sporangien voller gut erkennbarer Mikrosporen bei MILDE (1852) und HEGI (1906, Fig. 5e) beruhen auf unreifen Sporangien vor der Ausbildung der Matrix. TRYON et TRYON (1982) stellen in ihrer Abb. 121.11 Mikrosporangien von *Salvinia auriculata* mit einem zentralen Hohlraum dar. Wir konnten bei *S. natans* einen solchen Hohlraum nicht nachweisen. Er wird auch in der Literatur nicht erwähnt. Bei MÖBIUS (1916) sind Mikrosporangien von *Salvinia auriculata* ebenfalls ohne Hohlraum abgebildet. Möglicherweise beruht die innere Höhle auf der Vorbehandlung des Präparates, von dem die Aufnahme stammt.



Tafel 3 Unreife Mikrosporangien von Herbarmaterial

Abb. 13, 14 Mehrere Sporangien mit ausgebildeter Matrix, ein Sporangium mit noch zellulärem Tapetum (Mitte rechts), im Auflicht (13) und mit zugeschalteter Durchleuchtung (14); nach der Umbildung des Tapetums in die Matrix sind die Sporangien nicht mehr zu durchleuchten, im durchleuchteten Sporangium sind die Mikrosporen (z.T. kollabiert) erkennbar; Maßstab je 100 μm . **Abb. 15-17** Das durchleuchtete Sporangium der Abb. 14 in drei Ebenen (oben, Mitte, unten), die Anordnung der Mikrosporen in 8 Gruppen zu je 8 Sporen ist erkennbar; Maßstab je 50 μm . **Abb. 18, 19** Ein Mikrosporangium, das bei Beginn des Umbaus des Tapetums herbarisiert wurde, bei Durchleuchtung (18), und im Auflicht (19); bei Durchleuchtung sind die teilweise kollabierten Mikrosporen noch zu erkennen; Maßstab je 50 μm .

3.2 Struktur der Megasporangien und der Megasporen

Die ovalen bis eiförmigen Megasporangien waren in unseren Gewässerproben nur sehr selten vorhanden. Zwischen etwa 1000 Mikrosporangien der Proben vom März 2006 fanden sich nur 2–6 Megasporangien. Diese sind meist um 550–700 µm lang und um 500 µm breit. Sie besitzen im Normalfall wie die Mikrosporangien dunkelbraun pigmentierte Wände (Abb. 20). Die Zellen der Sporangienwände sind im mittleren Bereich oft in Richtung der Längsachse des Sporangiums gestreckt und um 80–120 µm lang und 60–80 µm breit. Auch bei ihnen kommen, wie bei den Mikrosporangien, pigmentarme bis pigmentlose Sporangienwände vor, bei denen der Durchblick auf die schaumig-blasige Matrix möglich ist (Abb. 23). Manchmal ist die Sporangienwand grau bis fast schwarz pigmentiert, wobei braune Farbtöne völlig fehlen. In diesen Fällen lösen sich die Sporangienwände oft vor der Keimung der Megaspore schollig von ihrem Inhalt ab (Abb. 21, 22). Ob dies einen Einfluss auf die Keimfähigkeit der eingebetteten Megaspore hat, ist unsicher. Es ist aber anzunehmen, dass die Megasporen derartiger Megasporangien nur selten normal auskeimen, denn bei den meisten gekeimten Megasporangien ist die Sporangienwand braun und intakt. (s. Abschnitt 3.4.). Nur in einem einzigen Fall fanden wir an einem wandlosen Megasporangium ein Prothallium.

HERZOG (1934, p. 510) beschreibt ausschließlich helle Megasporangien, die er von den Mikrosporangien aufgrund des Farbunterschiedes trennen konnte. Es ist anzunehmen, dass die Wände der Megasporangien seiner Kulturen weniger ausgereift waren als die Mikrosporangien. Möglicherweise lagen ihm aber auch Sporangien mit bereits gelösten Wänden vor.

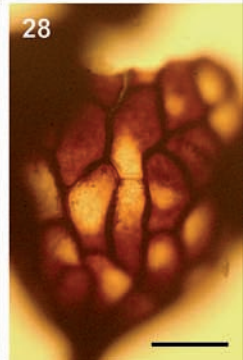
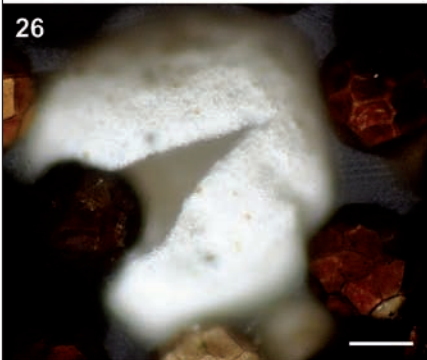
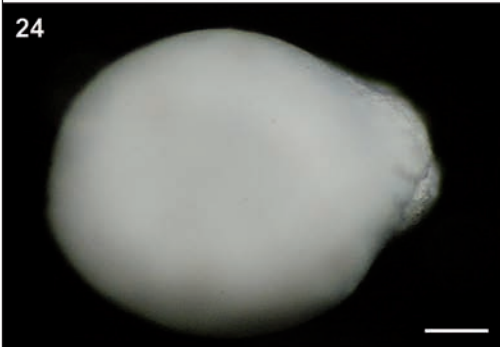
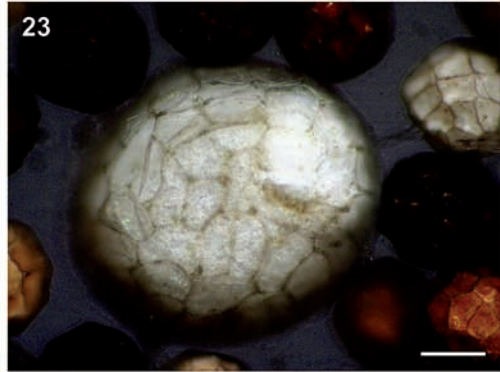
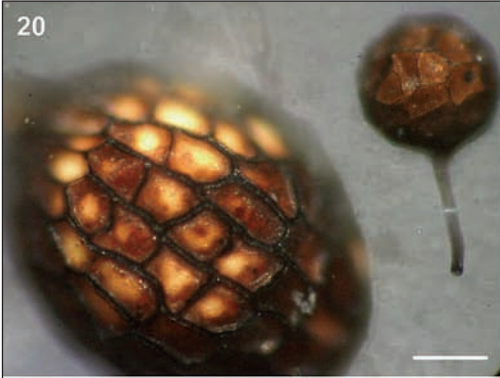
Die aus dem Tapetum hervorgegangene Matrix liegt unmittelbar unter der Sporangienwand. Sie gleicht lichtmikroskopisch völlig der Matrix der Mikrosporangien. Bei abgelöster Sporangienwand bleibt die Form des Sporangiums stets erhalten. Bei solchen wandlosen Sporangien lassen sich die häufig dargestellten apikalen Klappen gut erkennen (vgl. z.B. ARNOLDI 1910, Fig 23) Sie liegen dem Stiel des Sporangiums gegenüber und markieren die Stelle, an der die Matrix beim Auswachsen des Prothalliums aufzureißen beginnt (Abb. 24). Die Megasporen sind in den Sporangien ohne Präparation nicht darstellbar. Bei Quetschpräparaten bleibt die Form der Matrix weitgehend erhalten. Die Spore platzt und ihr Inhalt quillt durch die präformierte Öffnung nach außen (Abb. 25).

In den Gewässerproben kommen neben den wandlosen Megasporangien und neben zahlreichen Resten von Megasporenwänden aufgerissene Hohlkörper von der Größe und Form der Megasporangien und der Konsistenz der Matrix vor (Abb. 26). Es handelt sich um die Matrix von Megasporangien ohne Sporangienwand und ohne Inhalt. Auch eierschalenartige Hälften derartiger Gebilde befinden sich in den Proben häufiger als intakte Megasporangien. Selten sind freie Megasporen zu finden, die nur teilweise von der Matrix umgeben sind, wobei der apikalen Teil und ein medianer Ring um die Megaspore gebildet wurde (Abb. 27). Freie Reste von Megasporenwänden kommen reichlich vor (Abb. 28).

Diese Strukturen zeigen, dass in den Proben vom März 2006 Megasporangien unterschiedlicher Entwicklungsstadien zerstört wurden.

Um zu verstehen, wie diese Entwicklungsstadien im Reifungsprozess der Megasporangien eingemischt sind, wurde mit Hilfe von Herbarmaterial dieser Prozess, insbesondere die Bildung der Matrix untersucht. Das zunächst zelluläre Tapetum ist hyalin (Abb. 30, 32) und erscheint im Auflicht nebelgrau (Abb 29, 31). Die Megasporen (Abb. 29–32) und die präformierten apikalen Klappen des Tapetums (Abb. 31) sind in diesem Zustand gut zu erkennen. Die auffallend dicke Sporenwand erscheint glasig hell, der Inhalt der Megaspore unregelmäßig granulös (Abb. 31, 32). Die aus dem zellulären Tapetum hervorgehende Matrix ist hingegen nicht zu durchleuchten (Abb. 36) und erscheint im Auflicht schneeweiß (Abb. 33, 35).

Der Umbau des Tapetums beginnt bereits am lebenden Sporophyten noch vor dem Absinken der Sporocarprien. Das untersuchte Herbarmaterial, das Ende August präpariert worden war, enthält sowohl Megasporangien mit zellulärem Tapetum, als auch solche mit gut entwickelter Matrix und alle Übergangsstadien (Abb. 29–36).



Die Matrix entsteht meist zuerst im apikalen Teil des Sporangiums oder nahe der Megasporenwand und schreitet dann in Richtung des Sporangienstieles fort, wobei in vielen Fällen zunächst ein medianer Ring gebildet wird (Abb. 33–36). Wenn das Sporangium in diesem Zustand abstirbt und die Wand zerstört wird, kommt es zu den freien Megasporen mit anhaftendem apikalen und ringförmigen medianen Teilen der Matrix, so wie sie in den Gewässerproben gefunden wurden (vgl. Abb. 27 - aus der Gewässerprobe - mit Abb. 35 - aus Herbarmaterial -; die Pfeile zeigen auf die Apikalstruktur der Matrix).

Die Abbildungen von Megasporangien mit durchscheinender Megaspore in der Literatur (z.B. BISCHOFF 1828 b, Fig. 13; HEGI 1906, Fig. 5) stammen von unreifem Material, das dem Zustand unserer Abb. 29–32 entspricht oder sie stammen aus Schnittpräparaten. Bei den SEM-Aufnahmen von TRYON et TRYON (1982, 121.7, 121.8) ist das Tapetum sowohl der Mikro- als auch der Megasporangien sehr unregulär kantig-zellig strukturiert. Es wurde wahrscheinlich in bereits umgebildeten Zustand präpariert, wobei sich die Struktur durch die Präparation verändert haben dürfte.

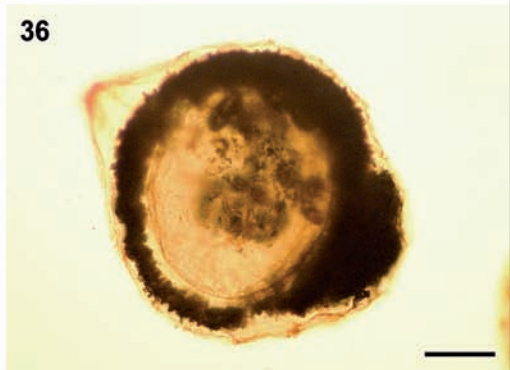
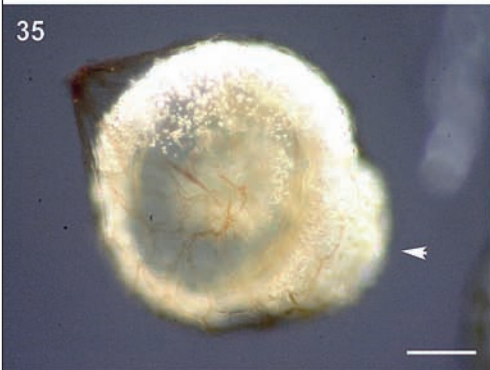
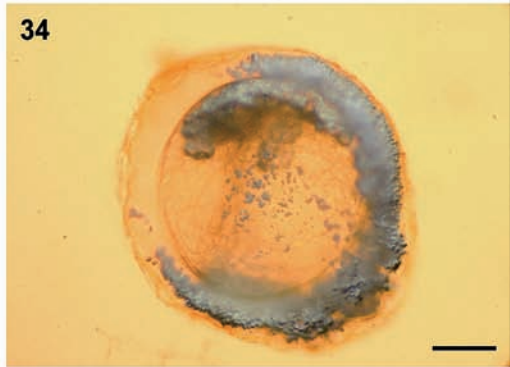
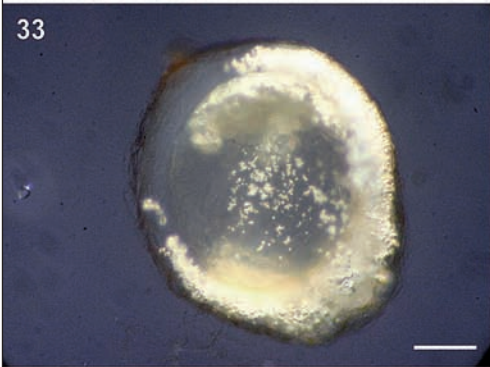
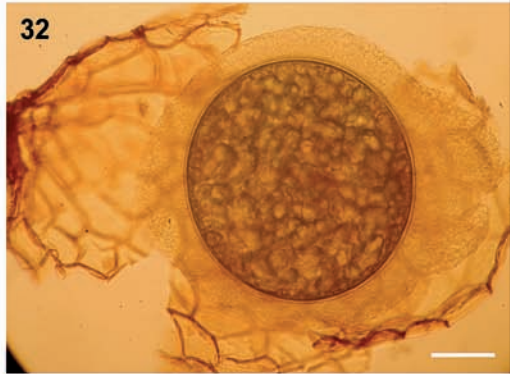
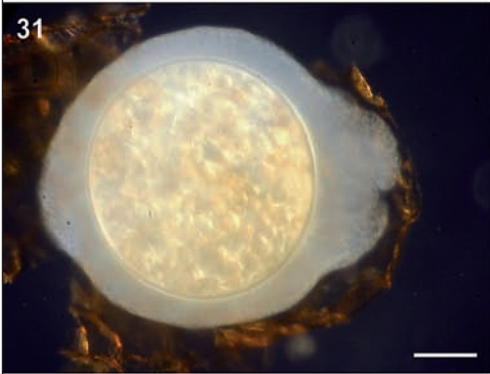
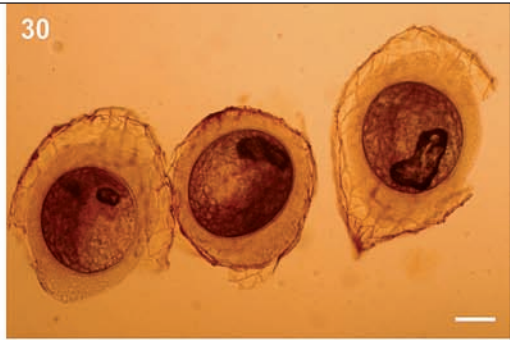
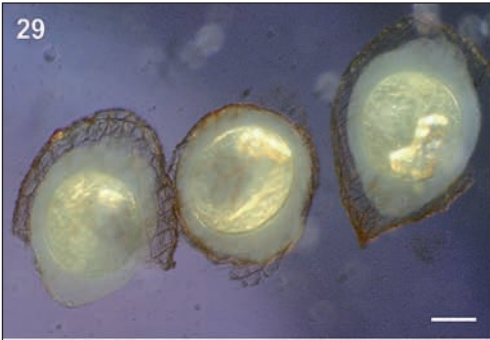
3.3 Die Keimung der Mikrosporangien und die Entwicklung der Mikroprothallien

Die Bildung der Mikroprothallien aus den Mikrosporen beginnt grundsätzlich im geschlossenen Mikrosporangium, so dass die in der Literatur oft formulierte „Keimung der Mikrosporangien“ oder „Pollen“ nachvollziehbar ist. Das Auswachsen der schlauchartigen Mikroprothallien aus den Sporangien wurde bereits von MILDE (1852) beschrieben, später auch von HOFMEISTER (1857) und von PRINGSHEIM (1863). Danach klärten PRANTL (1879), CAMPBELL (1887) und BALAJEFF (1898) die Zellteilungen bis hin zur Entwicklung der Spermatozoide restlos auf. ARNOLDI (1910) gelang schließlich auch die perfekte Darstellung der Spermatozoide mit „zahlreichen Cilien“. Die vielgeißeligen spiralig gewundenen Spermatozoide sind zunächst, wie auch bei anderen Pteridophyten, mit einem Bläschen behaftet. Sie sind kleiner und das Bläschen ist größer als bei den meisten Pteridophyten.

Die fädigen Mikroprothallien durchdringen die Sporangienwand, indem die plattenartigen Wandzellen an den Nahtstellen aufbrechen und aufgewölbt werden (Abb. 37–39). Zwei Zellen im apikalen Bereich des Prothalliums bilden das reduzierte spermatogene Gewebe zweier stark reduzierter Antheridien. Nach zwei Zellteilungen entstehen aus jeder dieser Zellen vier Spermatozoide. Diese werden an einer Seite („Vorderseite“) des fädigen Prothalliums freigesetzt, wobei sich der Komplex der spermatogenen Zellen an dieser Seite aufwölbt und später aufreißt, während die gegenüberliegende Seite („Rückseite“) starr bleibt. Dadurch kommt es zu einer Krümmung des apikalen Teiles des schlauchartigen Mikroprothalliums. An der konvexen Seite entsteht in jedem der beiden spermatogenen Komplexe ein Querriss, der sich beiderseits fast bis zur konkaven Seite erstreckt. Meist brechen die verbleibenden funktionslosen dünnwandigen Zellen nach der Entlassung der Spermatozoide ab und der Prothallienrest ist apikal etwas trichterig erweitert (Abb. 38, oben rechts apikal erweiterter Prothalliumrest mit zwei anhaftenden ausgetretenen Zellen, Abb. 40 zurückgebogenes Prothallium nach Freisetzung der Spermatozoide). Mit der Keimung

Tafel 4 Struktur der Megasporangien

Abb. 20 Vergleichende Aufsicht auf ein Mikro- und ein Megasporangium; Maßstab 100 µm. **Abb. 21, 22** Megasporangien mit unregelmäßig aufreißender, schwarzgrau pigmentierter Sporangienwand und hervortretendem Inhalt, der äußerlich von der weißen Matrix geprägt ist; Maßstab je 100 µm. **Abb. 23** Ein Megasporangium (Mitte) und ein Mikrosporangium (oben rechts) mit noch unvollkommen pigmentierten Wandzellen; Maßstab 100 µm. **Abb. 24** Megasporangien ohne Sporangienwand; die weiße Matrix mit den apikal präformierten Klappen bildet die Oberfläche; Maßstab 100 µm. **Abb. 25** Ein aufgequetschtes Megasporangium (Zustand wie in Abb. 24); die Matrix bleibt in ihrer Form erhalten, der Inhalt der Megaspore tritt als körnig-schleimige Masse aus; Maßstab 100 µm. **Abb. 26** Frei in den Proben schwimmende Matrix eines Megasporangiums mit abgelöster Wand und entwichenem Inhalt; Maßstab 100 µm. **Abb. 27** Megaspore mit einem Teil der Matrix aus einem zerstörten Megasporangium; der Pfeil bezeichnet den apikalen Teil; Maßstab 100 µm. **Abb. 28** Frei in den Proben schwimmende Reste von Megasporangienwänden; Maßstab 100 µm.



verlieren die Mikrosporangien ihre markante Hydrophobie und schweben meist untergetaucht an der Wasseroberfläche, wo sie allmählich abgebaut werden.

3.4 Die Keimung der Megasporangien und die Entwicklung der primären Megaprothallien

Die Entwicklung von Megaprothallien war an zahlreichen Megasporangien unserer Proben gut zu beobachten. Die Sporangienwände reißen apikal an den Nähten der Wandzellen auf (Abb. 42–46). An einigen Sporangien war das erste Aufreißen mit dem Austritt einer Substanz verbunden, die ein kugelförmiges Bläschen bildete (Abb. 42), das nicht die blasig-schaumige Struktur der Matrix aufwies. Dies ist in der Literatur nicht beschrieben und nur kurzzeitig zu beobachten. Wenn die Sporangienwand völlig abgelöst ist (vgl. Abschnitt 3.2.) behält die Matrix die Form des Sporangiums (Abb. 41) und die praeformierten Klappen sind zu erkennen. Wir fanden nur in einem einzigen Fall ein intaktes, grünes Megaprothallium an einem derartigen wandlosen Megasporangium. In der Regel bleiben die Sporangienwände bis zur Entfaltung der Sporophyten erhalten (Abb. 47, 51, 55–59). Das Megaprothallium entwickelt sich apikal am aufgerissenen Sporangium. Es ist durch reichlich vorkommende Chloroplasten grün gefärbt (Abb. 44–46) und dorsiventral gebaut. Rücken-, Seiten- und Bauchansicht wurden bereits von PRINGSHEIM (1863, Tafel VXVII, vgl. Abb. 5) klar definiert und abgebildet. Das Prothallium wächst zunächst nur wenig aus dem aufgerissenen Sporangium heraus und besitzt eine fest gefügte frontale Zone (Abb. 44), die BAUKE (1879) treffend als Scheitellkante bezeichnete. Am Prothallium befindet sich subapikal auf der Rückenseite ein Archegonium, das bereits vor dem Aufreißen des Sporangiums angelegt worden ist und durch die Bräunung der Halszellen („Schlusszellen“, vgl. Abb. 63) auffällt. PRINGSHEIM (1863), BAUKE (1879), ARNOLDI (1910) und andere Autoren haben nachgewiesen, in welcher Folge am Prothallium weitere Archegonien gebildet werden, wenn die Eizelle des ersten Archegoniums unbefruchtet bleibt. Mitunter werden flügelartige „Wucherungen“ mit zahlreichen Archegonien gebildet (vgl. Abb. 5 aus PRINGSHEIM 1863, Tafel XXVII, Fig. 1–3, BAUKE 1879, Tafel VIII), die aber nicht mit den flügelartigen Blättchen des sekundären Prothalliums (vgl. folgenden Abschnitt) identisch sind. Derartige Stadien mit mehreren Archegonien kamen in unseren Proben nicht vor. Es kam stets sofort zur Weiterentwicklung der intakten Prothallien, was aufgrund des reichlichen Vorkommens gekeimter Mikroprothallien zu erwarten war. Auch die Megasporangien verlieren, wie die Mikrosporangien, nach der Entwicklung der Prothallien ihre extreme Hydrophobie und liegen abgetaucht nahe der Wasseroberfläche zwischen den Mikrosporangien.

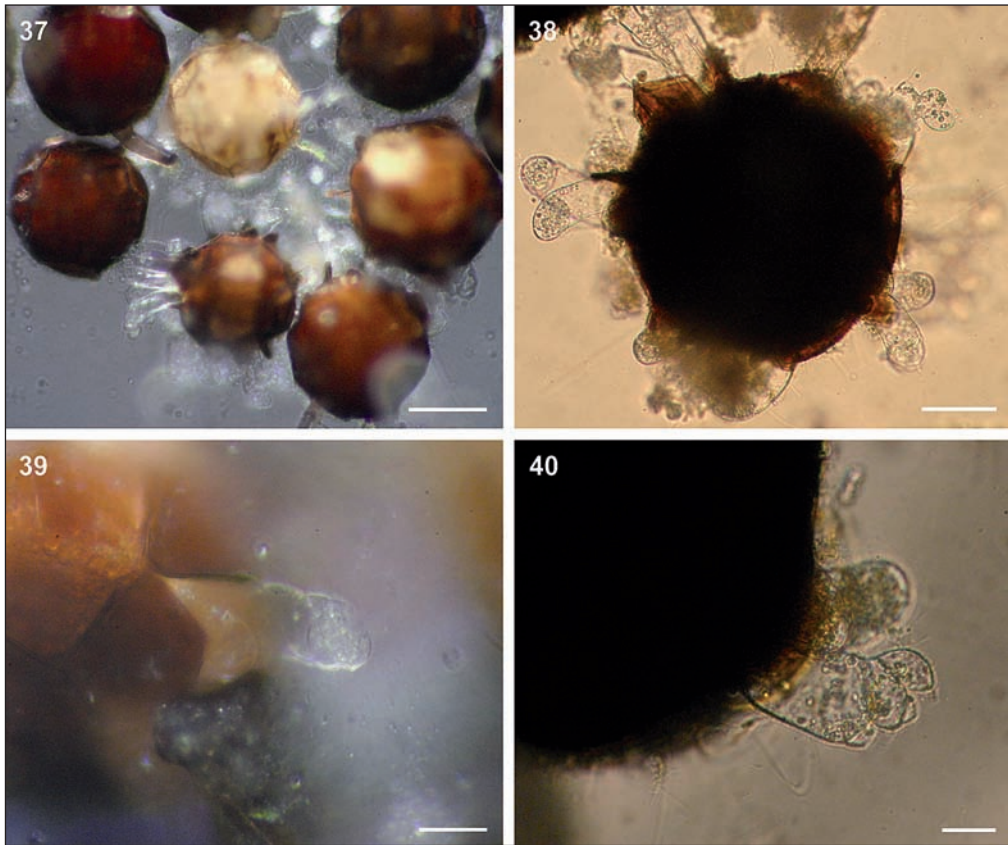
Wir bezeichnen dieses erste Stadium als primäres Megaprothallium, da das weitere weitaus intensivere Wachstum des Prothalliums erst nach der Befruchtung erfolgt.

3.5 Die Entwicklung des sekundären Megaprothalliums und des Embryos

Unsere Beobachtung zur Entwicklung des Megaprothalliums nach der Befruchtung stimmt mit den Literaturangaben in den meisten Details überein. Die Front des Prothalliums erweitert sich nach der

Tafel 5 Unreife Megasporangien von Herbarmaterial

Abb. 29, 30 Drei unreife Megasporangien mit noch zellulärer Struktur des Tapetums im Auflicht und mit zugeschalteter Durchleuchtung; besonders das linke Sporangium lässt erkennen, dass der Austritt des Inhaltes aus der Sporangienwand möglich ist. Die weißen Flecken an den Megasporen auf Abb. 29 erscheinen auf Abb. 30 schwarz; es sind Teile, die in Umbildung zur Matrix begriffen sind; Maßstab je 100 µm. **Abb. 31, 32** Megasporangium, jeweils im Auflicht und mit zugeschalteter Durchleuchtung vor dem Umbau des Tapetums; die apikalen Klappen des Tapetums und die Megaspore treten deutlich hervor; Maßstab je 100 µm. **Abb. 33–36** Zwei Megasporangien, die während der Umbildung des zellulären Tapetums zur Matrix herbarisiert wurden. Abb. 33 und 35 wurden im Auflicht, Abb. 34 und 36 mit zugeschalteter Durchleuchtung aufgenommen. Die Matrix erscheint im Auflicht weiß und ist nicht zu durchleuchten. Die Umbildung des Tapetums beginnt meist apikal (Pfeil in Abb. 35); in beiden Fällen ist um die Megasporen ein Ring des Tapetums umgebildet; Maßstab je 100 µm



Tafel 6 Die Keimung der Mikrosporangien und die Struktur der Mikroprothallien

Abb. 37 Die Sporangienwand durchbrechende Mikroprothallien mit apikalen Antheridienzellen; Maßstab 100 μm . **Abb. 38** Mikrosporangien mit Mikroprothallien; rechts oben ein entleertes, apikal etwas trichterartig erweiterter Prothalliumrest mit zwei ausgetretenen Zellen, Maßstab 50 μm . **Abb. 39** Junges Mikroprothallium mit den apikalen Antheridienzellen und den beiden spermogenen Komplexen; Maßstab 30 μm . **Abb. 40** Ein typisch zurückgebogenes Mikroprothallium mit bereits aufgerissenen spermatogenen Komplexen; Maßstab 20 μm .

Befruchtung, so dass der rasch heranwachsende Embryo noch einige Tage vom Prothallium umschlossen bleibt. Das Prothallium bildet nach der Befruchtung einer Eizelle zwei nach hinten, in Richtung des Megasporangienrestes gerichtete flügelartige Blättchen (Abb. 47, 48), manchmal ist der Ansatz eines dritten Blättchens an der Rückenseite des Prothalliums zu beobachten (Abb. 49, Pfeil). Letzteres wurde bisher noch nie beschrieben. Dass die Bildung dieser Blättchen („Flügel“) mit der Entwicklung des Embryos zusammenhängt, beweisen u.a. die Beobachtung von **ARNOLDI** (1910) und von **HERZOG** (1934). Beide Autoren hatten Megasporangien von den Mikrosporangien isoliert. Sie bildeten ohne Befruchtung weitere Archegonien (vgl. Abschnitt 3.4.) am primären Prothallium, aber nicht die charakteristischen Flügel. **ARNOLDI** (1910) konnte zudem experimentell nachweisen, dass die Verbindung des Megaprothalliums mit dem Rest des Megasporangiums für die Embryonalentwicklung unabdingbar ist. **LASSER** (1924) postulierte entgegen früheren Autoren die Möglichkeit einer apomiktischen Entwicklung von Sporophyten aus isolierten Megasporangien. Dies wurde von **HERZOG** (1934) klar widerlegt.

Den Entwicklungszustand des Megaprothalliums mit Flügeln, erweiterter Front und dem jungen Embryo bezeichnen wir als sekundäres (geschwängertes) Megaprothallium. Es lag in unseren Proben in der Regel an der Wasseroberfläche, wobei die abgerundete Front der Rückenseite oft etwas nach oben und die Flügel, zwischen denen die Reste des Sporangiums liegen, schräg nach unten gerichtet waren (Abb. 47–49). Der Embryo ist zunächst als kreisförmiges, kleinzelliges intensiv grünes, rundes Gebilde unter den chlorophyllärmeren großen Zellen des Prothalliums zu erkennen. Er wächst rasch heran und füllt bald den gesamten frontalen Teil des Prothalliums aus.

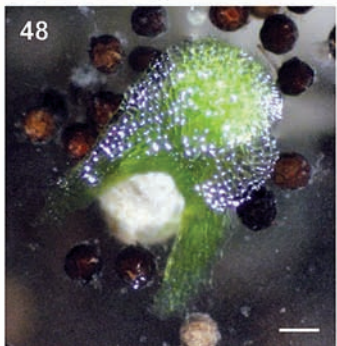
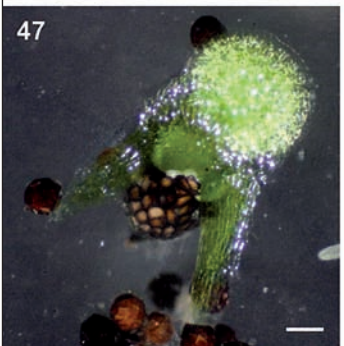
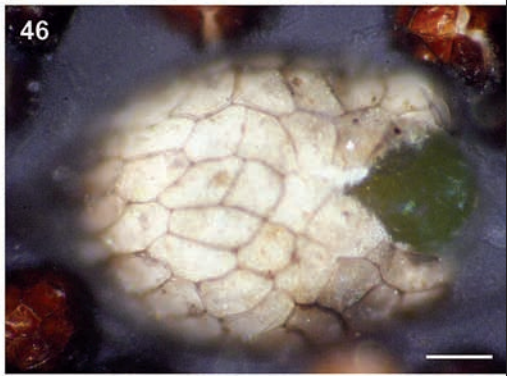
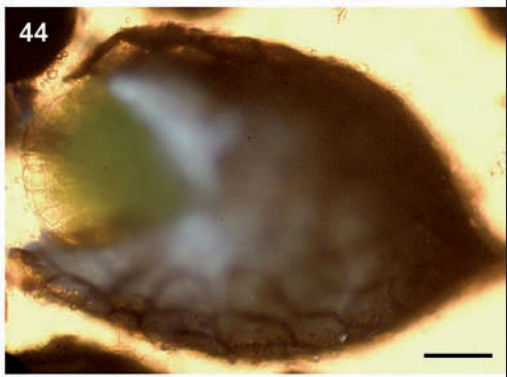
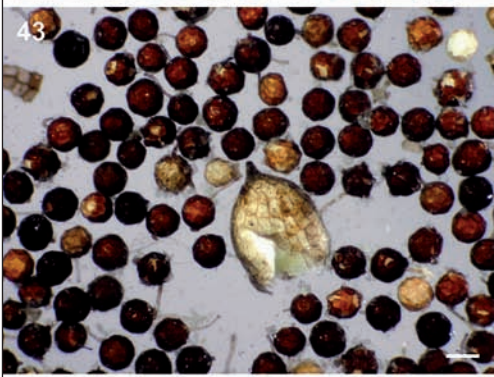
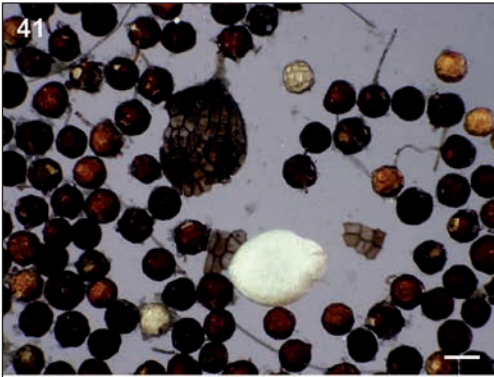
3.6 Die Bildung des Scutellums und der ersten Nodien des Sporophyten

Der noch vom sekundären Prothallium umschlossene Embryo differenziert sich in ein Stielchen, das mit dem Prothallium verwachsen ist und an dessen oberem Ende der Vegetationskegel des Diplonten (des Sporophyten) sitzt, und in ein erstes Blättchen, das als Schildchen oder Scutellum bezeichnet wird. Dieses erste Blättchen des Diplonten, das als Keimblatt aufzufassen ist, kann aufgrund der intensiven Grünfärbung bereits im Inneren des Megaprothalliums makroskopisch beobachtet werden (Abb. 47–49). Es ist zunächst nahezu kreisförmig, besitzt aber einen tiefen Einschnitt, der bis etwa zur Blattmitte reicht, wo auch das Stielchen ansitzt. Die Entwicklung ist auf zellulärer Ebene von PRINGSHEIM (1863) exakt dargestellt worden. Schließlich durchwächst das Scutellum die Front des sekundären Prothalliums, wobei dessen Frontzellen an einem präformierten Spalt durchbrochen werden. Der Rest des Archegoniums liegt seitlich an der durchbrochenen Front und ist durch die gebräunten Halszellen zu erkennen (Abb. 63). Wenn mehrere Archegonienreste vorhanden sind, ist dies ein Hinweis darauf, dass die Eizelle des ersten Archegonium unbefruchtet blieb (vgl. PRINGSHEIM 1863, HERZOG 1934). Das Scutellum liegt wie die später entstehenden Folgeblättchen aufgrund seiner Struktur mit luftgefüllten Interzellularräumen des Mesophylls auf der Wasseroberfläche. Der Spalt zwischen Blattrand und Ansatzstelle des Stielchens erweitert sich meist etwas. Das Scutellum wird daher mitunter als dreilappig bezeichnet, z.B. bei CRISTENSEN (1938) als „three lobed leaf“. Die extreme Hydrophobie des Megasporangiums geht – wie bei den Mikrosporangien – mit der Keimung verloren. Meist sinken die Reste des Sporangiums samt den Resten des Prothalliums etwas unter die Wasseroberfläche ab. Das Stielchen des Scutellums kann sich rasch strecken (Abb. 51, 57). Wenn das Megasporangium in etwas tieferes Oberflächenwasser gerät, bleibt durch das verlängerte Stielchen die Verbindung zwischen dem Prothallium samt den Megasporangienresten und dem jungen Sporophyten an der Wasseroberfläche noch lange erhalten. Meist ist das Stielchen jedoch kurz und die Megasporangienreste hängen samt Prothallium dicht am Scutellum oder liegen unter diesem (Abb. 50, 52–56, 58, 59). Das Stielchen stirbt später bis auf den oberen, unmittelbar am Scutellum sitzenden Teil, der den Vegetationskegel trägt, ab. Der junge Sporophyt löst sich an dieser Stelle (Abb. 60).

Aus dem Vegetationskegel entwickelt sich die Achse mit den Anlagen der ersten beblätterten Nodien (Abb. 55, 56, 58–61). Gleichzeitig wachsen die für den Sporophyten typischen haarförmigen Zellfäden, die als Borstenhaare bezeichnet werden, aus der Achse und der Unterseite der Blattanlagen der Folgeblättchen aus (Abb. 65, 66). Sie umgeben den jungen Sporophyten als einen lockeren Filz (Abb 55, 59, 60). HERZOG (1934) wies experimentell nach, dass diese Borstenhaare der osmotrophen Nährstoffaufnahme dienen. Das Scutellum ist hingegen stets unbehaart.

In unseren Proben trugen die ersten beiden oder die ersten drei Nodien, die sich an der Achse bildeten, je ein Schwimmblättchen (Abb. 58–61). Erst ab dem dritten oder vierten Nodium entstanden die für *Salvinia natans* typischen Wirtel aus zwei Schwimmblättchen und dem wurzelähnlichen Wasserblatt. Die Variabilität der Ausbildung der ersten Nodien ist von PRINGSHEIM (1863) untersucht und detailliert dargestellt worden.

Über die weitere Entwicklung des Sporophyten, die vegetative Fortpflanzung, die Anatomie, die Bildung der Sporangien und die differenzierenden Merkmale zu den anderen *Salvinia*-Arten gibt es umfassende Literatur (u.a. ZAWIDZKI 1912, MÖBIUS 1916, HERZOG 1934, 1935), die keiner Ergänzung bedarf.



3.7 Mikroskopische Details

Die Morphologie und Anatomie der Gametophyten und Sporophyten von *Salvinia natans* sind mehrfach ausführlich beschrieben worden, u.a. durch HOFMEISTER (1857), PRINGSHEIM (1863), HERZOG (1934) und OGURA (1938). Einige Details der mikroskopischen Strukturen, die aus der Literatur nicht klar oder nicht vollständig hervorgehen, seien ergänzend zu den Literaturangaben mitgeteilt.

Die Blättchen des sekundären Prothalliums, die als Flügel bezeichnet werden, sind randlich einschichtig, zentral aber mehrschichtig wie die Front des sekundären Prothalliums. Die Zellen sind in der Mitte prosenchymatisch, um 80–140 µm lang und 20–60 µm breit (Abb. 62). Die Zellen der Prothallienfront und die der Flügelränder sind hingegen etwa isodiametrisch und haben einen Durchmesser von ca. 40–90 µm.

Am Prothallium sind die Archegonien stets durch die gebräunten Halszellen („Schlusszellen“) zu erkennen (Abb. 63). Deren Entstehung und Entwicklung sowie ihre Stellung zum Embryo haben PRINGSHEIM (1863) und ARNOLDI (1910) prägnant dargestellt.

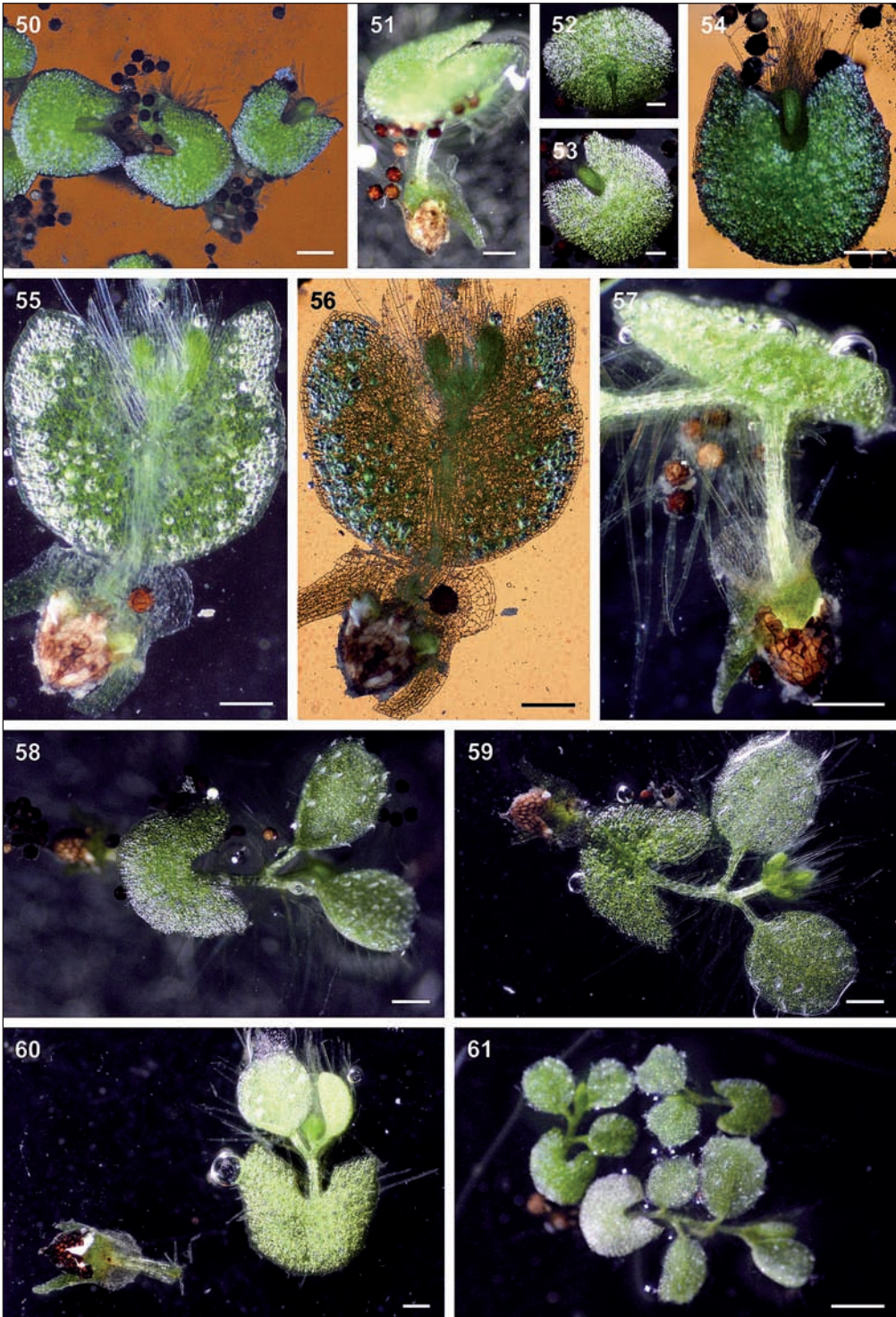
Die Epidermis des Scutellums ist weder unterseits noch oberseits behaart. Die Epidermiszellen grenzen undulierend aneinander. Ihr Durchmesser liegt bei ca. 50 µm. Die Spaltöffnungen liegen mit den Epidermiszellen auf gleicher Ebene. Die normal bohnenförmigen Schließzellen sind um 20 µm lang und um 10 µm breit (Abb. 64).

Die hyalinen Borstenhaare der Achse und der Unterseite der Folgeblättchen können bis 2 mm lang werden. Es sind einreihige Zellfäden, die den Epidermiszellen entspringen (Abb. 65, 66). Ihre Zellen sind meist um 200–250 µm lang, um 30–40 µm breit und spärlich mit Plastiden im randständigen Plasma besetzt. Die Haare enden apikal mit einem bräunlichen Kegel, dessen Durchmesser beträgt basal 17–24 µm, seine Länge 37–52 µm (Abb. 67, 68). Selten enden die Haare ohne diesen Kegel mit einer abgerundeten Zelle (Abb. 68 oben), letzteres ist untypisch und ist in der Literatur nie beschrieben worden.

Die Zellen der oberen Epidermis der Folgeblättchen sind nicht undulierend begrenzt wie am Scutellum. Sie haben eine etwa polyedrische Form und sind zur Mitte hin nach oben kissenartig aufgebläht. Ihre Spaltöffnungen sind daher in der Aufsicht auf das Blatt zwischen Epidermiszellen eingesenkt. Die Schließzellen sind teilweise durch die Aufwölbungen überdeckt (Abb. 69). BISCHOFF (1828b) übersah sie vollkommen und betont ihr Fehlen, SCHLEIDEN (1850, p. 198) hielt sie für Interzellulargänge, die zu den darunterliegenden Hohlräumen des Mesophylls führen. Die Schließzellen sind um 20 µm lang und 8 µm breit und damit schmaler als die des Scutellums. HERZOG (1934, p. 497) betont, dass sie „zu den kleinsten Spaltöffnungen überhaupt“ gehören.

Tafel 7 Keimung der Megasporangien und die Bildung der primären und sekundären Megaprothallien

Abb. 41 Megasporangium (zwischen Mikrosporangien) mit abgelöster Wand und apikalen Klappen der Matrix bei beginnender Keimung; Maßstab 200 µm. **Abb. 42** Aufreißendes Megasporangium und Austritt eines Bläschens; in den Rissen der Sporangienwand ist bereits ein grüner Schimmer von den ersten Zellen des primären Prothalliums zu erkennen; Maßstab 30 µm. **Abb. 43** Aufgerissenes Megasporangium (zwischen Mikrosporangien) mit dem bereits deutlich hervortretenden, primären Prothallium mit einem subapikalen Archegonium (gebräunte Zellen); Maßstab 200 µm. **Abb. 44** Megasporangium mit primärem Megaprothallium; in der Schärfeebene die Frontzellen mit subapikalem Archegonium (gebräunte Zellen); Maßstab 100 µm. **Abb. 45** wie Abb. 44, im Auflicht; Maßstab 100 µm. **Abb. 46** Megasporangium mit nahezu unpigmentierten Wandzellen, primärem Prothallium und apikalem Archegonium (bräunlicher Schimmer); Maßstab 100 µm. **Abb. 47–49** Die Entwicklung des sekundären Prothalliums und des Embryos. **Abb. 47** Aus den Resten des Megasporangiums ausgewachsenes sekundäres Megaprothallium mit zwei nach hinten gerichteten Blättchen („Flügeln“) und der an der Oberfläche des Wassers liegenden Front, die den Embryo umschließt. Das Scutellum des Embryos ist bereits deutlich zu erkennen; Maßstab 200 µm. **Abb. 48** Stadium wie in Abb. 47; Prothallium hervorgegangen aus einem Megasporangium mit unpigmentierten Wänden; Maßstab 200 µm. **Abb. 49** Stadium wie in Abb. 47 und 48, jedoch ist zentral zwischen den beiden „Flügeln“ ein drittes Blättchen am sekundären Prothallium ausgebildet (Pfeil); am Scutellum des Embryos im Inneren des frontalen Teiles des Prothalliums ist bereits der Einschnitt, an dem das Stielchen ansitzt, deutlich wahrnehmbar; Maßstab 200 µm.



Die oberseitigen Haare der Folgeblättchen stehen in kleinen Gruppen meist zu 3 oder 4 auf etwas vorgewölbten Papillen der Epidermis. Sie bestehen aus bauchig aufgewölbten ineinander verschränkten Zellen, die bei Reife luftgefüllt sind und dadurch silberweiß erscheinen (Abb. 70). Ihre Apikalzellen sind stumpf abgerundet und enden frei, sie sind nicht miteinander verbunden wie bei anderen *Salvinia*-Arten.

3.8 Absterbeerscheinungen

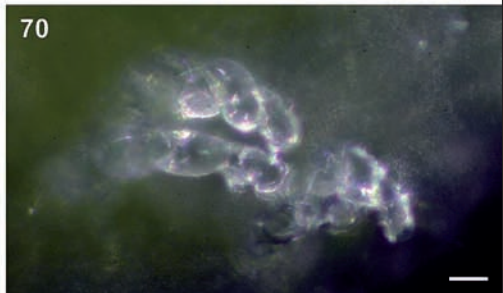
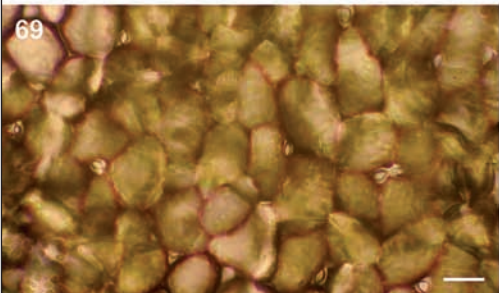
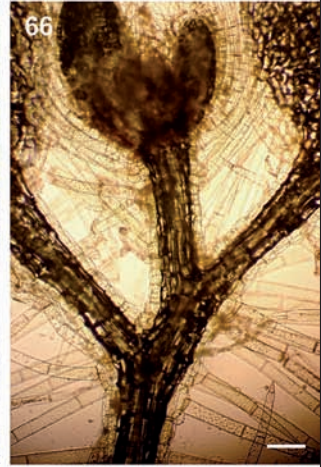
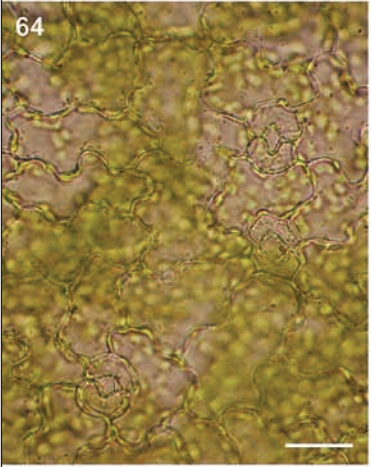
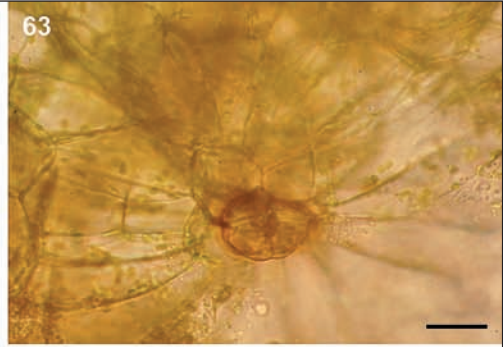
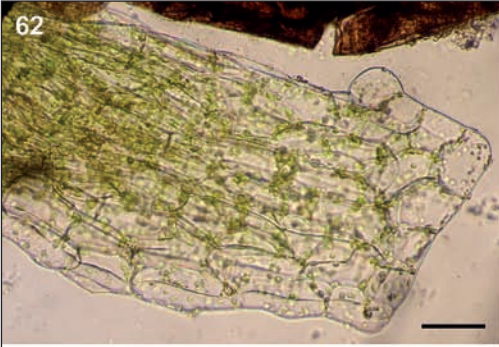
Mehrfach konnte beobachtet werden, dass die Matrix der Mikroprothallien autolyseartig zerfließt, wobei die bereits in der intakten Substanz sichtbaren hyalinen Kügelchen von ca. 2–10 µm Durchmesser frei werden. Der Abbau wandumschlossener Mikrosporangien geht jedoch überraschend langsam vonstatten. Mitte Juni 2006 waren in den am 21. März 2006 entnommenen Proben noch viele Mikrosporangien mit Prothallienresten unmittelbar unter der Wasseroberfläche vorhanden. Die Reste der Megasporangien bleiben ebenfalls erstaunlich lange erhalten. In den meisten Fällen verdirbt das verbindende Stielchen zwischen Prothallium und Sporophyten erst nach der Ausbildung der ersten regulären Blattwirtel des Sporophyten. Selten geschieht dies bereits nach Ausbildung des zweiten Nodiums (Abb. 60). Das Scutellum stirbt ebenfalls meist nach Bildung der ersten regulären Blattwirtel ab (Abb. 61, unteres Pflänzchen). Hierbei sterben zunächst die Plastiden ab, wodurch das Blättchen erbleicht.

3.9 Die weiteren Bestandteile der Schwimmdecke

Neben den *Salvinia*-Sporangien wurden in der Schwimmdecke relativ häufig Reste von Statoblasten limnischer Bryozoa gefunden. Die Statoblasten dienen der Überdauerung am Wuchsort (Sessoblasten) oder der Verbreitung (Floatoblasten). In unseren Proben befanden sich etwa kugelige helle Floatoblasten,

Tafel 8 Die Bildung des Scutellums und der ersten Nodien des Sporophyten

Abb. 50 Drei Scutella auf der Wasseroberfläche, die Stielchen und anhaftenden Megasporangiereste sind teilweise verdeckt, an den auswachsenden Vegetationskegeln werden die ersten Haare gebildet; Maßstab 400 µm. **Abb. 51** Aus dem sekundärem Megaprothallium herausgewachsenes Scutellum, mit seinem Stielchen im Prothallium verankert; Maßstab 400 µm. **Abb. 52–54** Scutella auf der Wasseroberfläche; Stielchen, Megasporangien und Prothallien sind verdeckt; erkennbar ist der Vegetationskegel im Einschnitt jedes Scutellums; in Abb. 54 (mit zugeschalteter Durchleuchtung) ist die Haarbildung erkennbar, die parallel zum Wachstum des Vegetationskegels einsetzt; Maßstab in Abb. 52 und 53 je 200 µm, in Abb. 54 400 µm. **Abb. 55** Megasporangienreste mit sekundärem Prothallium und dem erwachsenen Embryo, dessen Scutellum mittels Stielchen noch im Prothallium verankert ist; am sekundären Prothallium haftet ein Mikrosporangium; der Vegetationskegel des Sporophyten zeigt die ersten Nodien mit je einem Blättchen; die Spitze mit dem Ansatz des ersten Blattwirtels ist bei der Präparation abgerissen (ganz oben); erkennbar ist, dass die Haarbildung erst mit dem Wachstum des Vegetationskegels einsetzt und nicht vom Scutellum ausgeht; Maßstab 400 µm. **Abb. 56** wie Abb. 55 mit zugeschalteter Durchleuchtung; Maßstab 400 µm. **Abb. 57** Scutellum mit Stielchen, Prothallium und den Resten des Megasporangiums, davon nach links auszweigend die Sprossachse des Sporophyten mit den typischen Borstenhaaren; Maßstab 500 µm. **Abb. 58** Schwimmender, junger Sporophyt mit anhaftendem Megasporangium und Megaprothallium; das Scutellum ist kahl, während die Blättchen der ersten Nodien oberseits die typische Behaarung tragen; Maßstab 500 µm. **Abb. 59** Dasselbe Pflänzchen wie in Abb. 58 unter ein Deckglas gebracht; Maßstab 500 µm. **Abb. 60** Schwimmender junger Sporophyt mit Scutellum und den ersten Nodien mit je einem Blättchen und dem Vegetationskegel, der den Ansatz des ersten dreigliedrigen Blattwirtels zeigt; Megaprothallium und die Reste des Sporangiums haben sich an der Ansatzstelle des Stielchens am Scutellum abgelöst; Maßstab 400 µm. **Abb. 61** Drei schwimmende junge Sporophyten mit Scutella, den ersten Nodien mit nur je einem Blättchen und dem Vegetationskegel; das untere Exemplar hat drei Nodien mit je einem Blättchen, am vierten Nodium entsteht der erste reguläre dreigliedrige Wirtel, das Scutellum zeigt Absterbeerscheinungen; das linke Exemplar ist ebenso gebaut, aber das Scutellum ist noch intakt; das obere Exemplar besitzt nur zwei Nodien mit je einem Blättchen, bereits am 3. Nodium entsteht der erste Wirtel; alle drei Pflänzchen haben noch über ihre Stielchen Verbindung zu den Resten des Megasporangiums; Maßstab 1000 µm



die von zwei braunen zellulären Ringen umgeben sind (Abb. 71, 72). Wenn die zentrale Struktur der Floatoblasten nach deren Keimung zerfällt, bleiben zwei diskusartige Scheiben mit zellulärem Rand und häutigem, gewölbtem Zentrum zurück, die auseinander driften (Abb. 73). Besonders häufige sind in den Proben diese diskusartigen Reste der Floatoblasten zu finden (Abb. 74, 75) Sie sind entweder rund oder ellipsoid. Ihr Durchmesser liegt meist bei 300–400 µm. Die Floatoblasten unserer Proben gehören wahrscheinlich zu verschiedenen Arten der Gattung *Plumatella*. (vgl. PENNAK 1991, KARLSON 1992).

Außerdem enthält die Schwimmdecke relativ viele *Chara*-Zygoten von ca. 80 µm Länge und 50 µm Durchmesser. Sie sind an ihren schraubigen Umwindungen zu erkennen (Abb. 76).

4 DISKUSSION

4.1 Freie Megasporen mit Resten der Matrix – ein Hinweis auf ursprüngliche Strukturen

In der Literatur gibt es keine Angaben zur vorzeitigen Zerstörung von Megasporangien und freien Megasporen in der Gattung *Salvinia*.

Die Untersuchungen an unreifen Sporangien des Herbarmaterials zeigen, dass die Zerstörung der Sporangienwand zum Austritt des Sporangieninhaltes vor dessen Reife führen kann (Abb. 29–32).

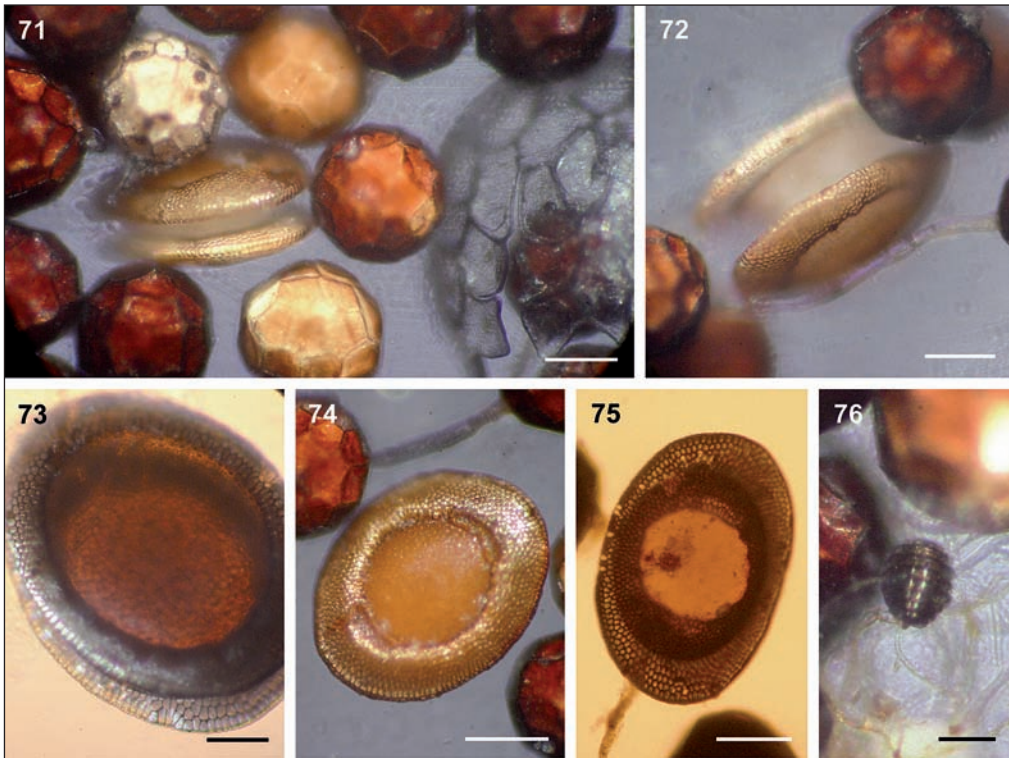
Die beschriebene Ringbildung eines Teiles der Matrix aus zerstörten Megasporangien der Schwimmdecke (Abb. 27) stimmt mit manchen Stadien aus unreifen Sporangien überein (Abb. 34–35). Wir fassen dies als ein genetisch fixiertes Charakteristikum auf, das mit der Umbildung des zellulären Tapetums zur Matrix im Zusammenhang steht. Die meisten Untersuchungen über die Entwicklung von Megasporangien beruhen auf Schnittpräparaten, an denen diese Entwicklung nicht feststellbar ist. In Quetschpräparaten (Abb. 25) wird die Megaspore stets zerstört. Die Möglichkeit der Freisetzung von Megasporen mit Teilen der Matrix ist nach der regulären Ausbildung der Matrix nicht mehr nachvollziehbar.

Das Tapetum wird in den Arbeiten, die sich mit der Entwicklung von *Salvinia natans* beschäftigen, z.B. in den detaillierten Ausführungen zur zellulären Entwicklung des Embryos von PRINGSHEIM (1863), ARNOLDI (1910) u.a. wenig beachtet, da es für das Verständnis der wesentlichen Phasen des Entwicklungszyklus ohne Bedeutung ist.

Wir sehen in der Struktur der Matrix um ausgetretene Megasporen das Relikt einer Schwimmeinrichtung der erdgeschichtlichen Vorfahren rezenter *Salvinia*-Arten, bei denen die Megasporen mit Teilen des Tapetums aus dem Sporangium entlassen wurden. Diese Ringstruktur ist weniger kompliziert als die kunstvolle Ausbildung des Tapetums in der Gattung *Azolla* (vgl. STRASBURGER 1873), kann aber durchaus als deren Homologon angesehen werden. Die Gattungen *Azolla* und *Salvinia* haben sich molekularbiologisch als Schwestergruppen erwiesen (ROTHWELL et STOCKEY 1994). Seit der Kreidezeit sind sie fossil als Taxa belegt (MARTIN-CLOSAS 2003).

Tafel 9 Anatomische Details

Abb. 62 Blättchen („Flügel“) des sekundären Megaprothalliums mit isodiametrischen Randzellen und prosenchymatischen Zentralzellen; Maßstab 30 µm. **Abb. 63** Megaprothallienfront mit den gebräunten Zellen des Restes des Archegoniums, aus dem sich der Embryo entwickelt hat; Maßstab 30 µm. **Abb. 64** Aufsicht auf die Epidermis des Scutellums mit Spaltöffnungen; Maßstab 30 µm. **Abb. 65** Die ersten beiden Nodien mit je einem Blättchen und am Vegetationskegel der Ansatz des ersten dreigliedrigen Blattwirtels; Maßstab 30 µm. **Abb. 66** wie **Abb. 65**; die gleiche Lage bei Durchleuchtung; Maßstab 30 µm. **Abb. 67, 68** In das Wasser ragende Borstenhaare des Sporophyten; sie enden meist mit einem Kegel, selten abgerundet (Abb. 68, oben); Maßstab je 30 µm. **Abb. 69** Epidermis des dem Scutellum folgenden ersten Blättchen mit Spaltöffnungen und kissenartig aufgeblähten Zellen der Obeseite; Maßstab 50 µm. **Abb. 70** Hyaline Haare der Oberseite der Blättchen der ersten Nodien; Maßstab 50 µm



Tafel 10 Statoblasten limnischer Bryozoa und Chara-Zygoten

Abb. 71, 72 Von doppelter Ringstruktur umgebene Statoblasten, zwischen intakten *Salvinia*-Mikrosporangien; Maßstab je 100 μm . **Abb. 73** Auseinanderweichende Teile von Statoblasten; Maßstab 100 μm . **Abb. 74, 75** Diskusartige Teile von Statoblasten im Aufsicht (74) und durchleuchtet (75); Maßstab 100 μm . **Abb. 76** *Chara*-Zygote; Maßstab 50 μm .

4.2 Hinweise auf ursprüngliche Merkmale am Sporophyten

Die zelluläre Struktur der Epidermis des Scutellums und die der Folgeblättchen sind grundlegend verschieden. Am Scutellum kommen undulierende Zellgrenzen und „normale“ Spaltöffnungen an der unbehaarten, glatten Oberseite vor (Abb. 64). Hingegen grenzen bei den oberseits behaarten Folgeblättchen die Epidermiszellen nicht undulierend aneinander. Ihre Spaltöffnungen sind eingesenkt (Abb. 69). Damit ist die Epidermis des Scutellums dem vieler Landpflanzen weitaus ähnlicher, als die Epidermis der Folgeblättchen. Wir sehen darin einen Hinweis auf die Abstammung der heterosporen Wasserfarne von (ausgestorbenen) landbewohnenden heterosporen Vorfahren, von denen auch die Spermatophyten abstammen.

4.3 Frostbeständigkeit

Die Mikrosporangien unserer Proben vom März 2006 entwickelten zu über 99% Prothallien und haben die Frostperiode an der Wasseroberfläche unbeschadet überstanden. Auch die intakten Megasporangien mit fest gefügten dunkelbraunen Wänden entwickelten zu über 90% primäre Prothallien. Da die Sporangien

bereits im Dezember aufgestiegen waren und von Januar bis Anfang März Frösten von bis zu $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$ ausgesetzt waren, kann die Frostbeständigkeit der ausgereiften Sporangien als erwiesen gelten.

Es muss jedoch angenommen werden, dass mehr als 50% der Megasporangien zerstört wurden. Dies ergibt sich nicht nur aus den reichlich vorhandenen Resten, sondern auch aus dem Verhältnis der Mikrosporangien zu den intakten Megasporangien, die in Beziehung zu ihrer Entstehung in viel zu geringer Anzahl in den Proben zu finden waren. Die hohe Rate der Zerstörung von Megasporangien könnte auf die Frosteinwirkung zurückzuführen sein.

4.4 Das Phänomen der Sporangien-Schwimmdecke und die klimatischen Ursachen

Salvinia natans ist im Gebiet der mittleren Elbe schon sehr lange bekannt. Bereits HEGI (1906) nennt Fundorte des Mitteldeutschen Gebietes: „...in Mittel-Sachsen (Pöplitzer Teich bei Dessau) ...“ und „... längs der Elbe (von Wörlitz bis Magdeburg und von Lauenburg bis Stade) ...“. Auch andere Autoren, z.B. HERZOG (1935), beziehen sich auf Fundorte im Gebiet der mittleren Elbe. Die Bildung einer Wasserdecke durch Sporangien ist jedoch ein Novum, das in der umfangreichen Literatur nicht belegt ist.

Die Schwimmfähigkeit der *Salvinia*-Sporangien hängt einmal mit der wasserabweisenden Sporangienwand, vor allem aber mit der Matrix zusammen, die durch ihre blasige Struktur den Auftrieb verursacht. Da die Zwischensubstanz, wie das untersuchte Herbariummaterial beweist, bereits im August vor dem Absinken der Sorocarprien gebildet wird, hängt der Aufstieg der Sporangien vom Verwitterungsprozess der abgesunkenen Wasserblätter und vor allem der Hüllen der Sorocarprien ab. Das Aufsteigen der Sporangien erfolgt normalerweise kontinuierlich im Frühjahr ab April (vgl. Einleitung). Das seit Ende der neunziger Jahre des 20. Jahrhunderts mehrfach massenhafte vorzeitige Aufsteigen von Sporangien kann als Hinweis auf die allgemeine Erwärmung („Treibhauseffekt“) gedeutet werden. Der Herbst 2005 zeichnete sich im Gebiet durch bis in den Dezember anhaltende milde Temperaturen aus. Das Phänomen könnte als Bioindikation der Klimaveränderung Bedeutung erlangen.

4.5 Verbreitungsbiologie

Das Verhältnis von Mikro- zu Megasporangien in den Proben vom Dezember 2005 ist im Verhältnis zur Entstehung der beiden Typen ungleich stark zugunsten der Mikrosporangien verschoben. Auf ein Megasporangium kamen mehrere Tausend Mikrosporangien. In diesen Proben erwiesen sich letztere als sehr stark hydrophob. Bei raschem Schütteln im Wasser lagen sie binnen weniger Sekunden wieder als dichte Schicht auf und über der Wasseroberfläche (Abb. 3). Bei den Proben vom März 2006 fanden wir zwischen ca. 1000 Mikrosporangien nur 2–6 Megasporangien. Die Mikrosporangien erwiesen sich zu dieser Zeit als weniger stark hydrophob, ein Teil ordnete sich nach dem Schütteln auf der Wasseroberfläche an, aber weitaus mehr als bei den Dezember-Proben blieben untergetaucht nahe der Wasseroberfläche liegen. Bei den Proben von Ende April kam es zu keinem Auftauchen der Sporangien über die Wasseroberfläche, beide Sporangientypen blieben untergetaucht an der Wasseroberfläche liegen. Mega- und Mikrosporangien waren im Verhältnis von ca. 1:10 in den Proben enthalten.

Die Eigenschaft der zunächst sehr starken, dann aber nachlassenden Hydrophobie ist in zweierlei Hinsicht von Interesse. Zum einen ist die Verdriftung der Sporangien eine Eigenheit der Ausbreitungsbiologie von *Salvinia natans*, die nicht allgemein bekannt ist und unmittelbar nach dem Aufsteigen am effektivsten funktioniert. Zum anderen sind die Mikrosporangien offensichtlich in stärkerem Maße von dieser Form der Ausbreitung betroffen als die Megasporangien, wodurch sich ihre Reichweite gegenüber den Megasporangien vergrößert, was sich auf den Erfolg der Fortpflanzung infolge des Genaustausches zwischen den Populationen positiv auswirken dürfte.

Es ist anzunehmen, dass für die Ausbreitung von *Salvinia natans* die Verdriftung von Sporangien eine ebenso große Bedeutung hat wie die allgemein bekannte Verdriftung der Sporophytenmitglieder.

4.6. Befruchtungsbiologie

Der Austritt einer Substanz aus dem aufreißenden Megasporangium (Abb. 42) gehört möglicherweise zur Befruchtungsbiologie und dient evtl. der Anlockung der Spermatozoide. ARNOLDI (1910) stellt Stadien von Archegonien mit anhaftenden Spermatozoiden dar. Da das erste Archegonium bereits vor der Sprengung der Megasporangienwand angelegt wird, ist es denkbar, dass Lockstoffe nicht nur vom Archegonium, sondern bereits bei der Öffnung des Sporangiums vom apikalen Kanal der Matrix ausgesandt werden.

Dies bleibt jedoch eine Vermutung. Da wir es als wenig wahrscheinlich ansehen, dass ein so auffälliger Vorgang bisher bei den zahlreichen Untersuchungen übersehen wurde, könnten diese Bläschen-Bildungen auch ein Artefakt unserer Proben sein.

4.7 Wasserwirtschaftliche Aspekte und Naturschutz

Unsere Mitteilung dient auch dem Ziel, die Möglichkeit des Auftretens von Schwimmdecken aus hydrophoben *Salvinia*-Sporangien im Verbreitungsgebiet publik zu machen. Es ist schließlich eine Kuriosität, dass eine streng geschützte Pflanze durch Abpumpen von Wasser polizeilich bekämpft wurde, weil die Sporangien nicht identifiziert werden konnten, und das Phänomen einer derartigen Schwimmdecke weder in der praxisnahen noch in der wissenschaftlichen Literatur erwähnt ist.

Salvinia natans gilt im Gebiet als seltene Art. Sie ist bei FRANK et al. (2004) als eine rückläufige Art in die Rote Liste von Sachsen-Anhalt mit der Gefährdungskategorie 3 („gefährdet“) aufgenommen worden und durch die Bundesartenschutzverordnung in Deutschland gesetzlich geschützt. Sie steht auch nach der Berner Konvention europaweit unter strengem Schutz.

Bei HEGI (1936) wird erwähnt, dass die Art „in Anhalt seit 1920 geschützt“ ist. Das Auftreten der Sporangiendecke von Dezember bis Ende März lässt den Schluss zu, dass *Salvinia natans* während der Vegetationsperiode 2005 in großen Mengen vorhanden war. In Verbindung mit der Standorttreue seit vielen Jahrzehnten kann die Bestandesentwicklung im Gebiet als konstant angesehen werden. Wahrscheinlich wird die Art sogar derzeit häufiger. Die Maßnahmen zur Erhaltung der Gewässerstandorte, u.a. die Begründung des Biosphärenreservates „Mittlere Elbe“ im Jahr 1990 (vgl. MÜLLER et al 1997), können als erfolgreich eingeschätzt werden.

4.8 Fehlerquellen in der Sekundärliteratur

Bei der Beschreibung der Mikrosporangien (Abschnitt 3.1.) und der Megasporangien (Abschnitt 3.2.) haben wir nachgewiesen, dass einige widersprüchliche Angaben in der Literatur zur Farbe der Sporangien, zur Erkennbarkeit der Sporen in den Sporangien und zur Ausbildung des Tapetums auf der Untersuchung von Material unterschiedlichen Reifungsgrades beruhen. Darüber hinaus fanden wir auch widersprüchliche, fehlerhafte oder unverständliche Darstellungen in der Sekundärliteratur, z.B. bei SCHNELLER (1976), DOSTÁL (1984) und STRASBURGER (2002). Diese beruhen u.a. auf Abstraktionen und Vereinfachungen, die ohne Kenntnis der Originalarbeit unverständlich sind, oder auf fehlerhaften Interpretationen der Originalliteratur. Zum Beispiel ist der Querschnitt durch das Megasporangium („Macrospore“) bei PRINGSHEIM (1863) eine völlig klare, zellulär detaillierte und treffend kolorierte Zeichnung zur Embryonalentwicklung zum Zeitpunkt des Durchbruches des Scutellums durch das Prothallium („Proembryo“). Für das Verständnis der Darstellung ist es aber Voraussetzung, dass die von PRINGSHEIM ermittelten Grundlagen der Entwicklung des Scutellums und der Folgestadien bekannt sind. In der veränderten Abbildung bei STRASBURGER (2002) fehlen Hinweise auf Scutellum und Stielchen. Die Lage der Archegonienmündung („Archegoniumrest“) ist ohne Kenntnis der Beschreibung bei PRINGSHEIM unverständlich. Die Figur ist zudem verdreht wiedergegeben, so dass der nach oben gerichtete Durchbruch des Scutellums nicht nachvollzogen werden kann.

Während in solchen Fällen die Studierenden lediglich mit isolierten Details ohne eine hinreichende Erklärung allein gelassen werden, grenzen andere Darstellungen, z.B. die von DOSTÁL (1984) in der Neuauflage der HEGI-Flora an Irreführung. Nach diesem Autor sinken die „...Megasporen ... nach Befruchtung zu Boden, und im nächsten Frühjahr steigen neue Jungpflanzen zum Wasserspiegel empor ...“. Die bildliche Darstellung der Prothallienentwicklung (Abb. 272 a, b) dieses Autors ist unverständlich. Die beiden Figuren beruhen auf zwei Abbildungen von SCHNELLER (1976), der sie von LASSER (1924, Abb. 10 und 13) übernommen hatte. Es liegen bereits in der Originalliteratur ungenügend erklärte, irritierende Zeichnungen zum dorsiventralen Bau der Prothallien vor. Die klare Terminologie zu den dorsiventralen Ansichten der Prothallien bei PRINGSHEIM (1863, vgl. Abb. 5) wird von diesen Autoren ignoriert.

Die Figur „d“ bei DOSTÁL (aus SCHNELLER 1976, Fig. e, nach LASSER 1924, Fig 22) zeigt die Borstenhaare unter dem Scutellum, während die dargestellte aber nicht erläuterte Achse fälschlicherweise unbehaart ist. Diese Zeichnung ist bereits bei LASSER fehlerhaft. Die Figur „e“ hat schließlich unter dem Scutellum Haare von 20–30 mm und am unkenntlich dargestellten und nicht erläuterten Vegetationskegel Haare von ca. 1 mm. In Wirklichkeit handelt es sich um ein und denselben Haartyp. Größenangaben fehlen an allen Figuren. Als „wichtige Literatur“ ist bei DOSTÁL keine einzige der grundlegenden Arbeiten des 19. Jh. zitiert.

Bei DOSTÁL (1984), STRASBURGER (2002) und FUKAREK (1992) fehlen Hinweise auf die deutlich zweiphasige Entwicklung des Megaprothalliums.

Von der bewundernswerten Detailtreue der Autoren der Originalliteratur, wie HOFMEISTER, PRINGSHEIM, BALAJEFF und ARNOLDI (l.c.) werden dem Benutzer dieser „modernen“ Literatur teilweise unverständliche, zusammenhangslose Fragmente oder sogar irritierende Darstellungen geboten.

5 ZUSAMMENFASSUNG

DÖRFELT, H., SCHMIDT, A. R.: 8. Beitrag zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes: Zur Lebensgeschichte von *Salvinia natans*. – *Hercynia*. N. F. 39 (2006): 195–221.

Von Dezember 2005 bis März 2006 wurden auf mehreren Gewässern des Auengebietes der mittleren Elbe Schwimmdecken beobachtet, die überwiegend aus Sporangien von *Salvinia natans* bestanden. Eine derartige Erscheinung ist in der umfassenden Literatur über *Salvinia natans* noch nie beschrieben worden. Das Aufsteigen der Sporangien, das normalerweise im Frühjahr erfolgt, geschah ungewöhnlicherweise bereits im Spätherbst, was als ein Effekt des relativ warmen Herbstes 2005 und letztlich der allgemeinen Klimaveränderung gedeutet werden kann.

Die Sporangien-Schwimmdecke setzte sich hauptsächlich aus Mikrosporangien zusammen, aber es kamen auch vereinzelt Megasporangien, *Chara*-Zygoten, Statoblasten von Bryozoen und Pflanzenreste, insbesondere von Lemnaceae vor. Beide *Salvinia*-Sporangientypen enthielten keimfähige Sporen, so dass die gesamte Entwicklung von den Sporangien bis zu den Prothallien und den jungen Sporophyten nachvollzogen werden konnte. Hierbei konnten einige Widersprüche und unklare Darstellungen zur Entwicklungsgeschichte von *Salvinia natans* in der Fachliteratur geklärt werden. Zudem wurden mehrere Details ermittelt, die bisher unbekannt waren. Dies betrifft u.a. sekundäre Prothallien mit drei statt normalerweise zwei Flügelblättchen und Borstenhaare des Sporophyten mit abgerundeten statt normalerweise zugespitzten Apikalzellen. Bisher unbeschrieben ist auch die Anordnung der 64 Mikrosporen in unreifen Mikrosporangien. Sie liegen zunächst in 8 Gruppen zu je 8 Sporen beieinander. Neue Einblicke konnten auch bei Umwandlung des Tapetums von der zunächst zellulären Struktur in die schaumige Matrix (Zwischensubstanz) gewonnen werden.

Die Schwimmdecke enthielt neben intakten *Salvinia*-Sporangien mit keimfähigen Sporen auch einen relativ hohen Anteil an Resten zerstörter Megasporangien. Von besonderem Interesse sind hierbei ausgetretene Megasporen, denen ein ringförmiger Teil der aus dem Tapetum hervorgegangenen Matrix anhaftet.

Diese Struktur wird als ein genetisch fixiertes Merkmal gedeutet, das einen Rückblick in den Bau der Megasporen der erdgeschichtlichen Vorfahren mit freien Sporen gewährt. Sie ist als Homologon zum Schwimmapparat der *Azolla*-Megasporen zu bewerten.

6 DANKSAGUNG

Besonderer Dank gebührt Frau E. Neubert vom Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, die sich wegen der Determinierung der Proben an uns wandte und die Beschaffung des Frischmaterials vom 21. März 2006 durch die Wasserschutzpolizei veranlasste. Den Beamtinnen der Wasserschutzpolizei, Bereich Dessau, insbesondere Fr. K. Jedwabski gebührt Dank für die Mitteilungen zu den Details der Erscheinung der Sporangienendecke, zur Maßnahme des Abpumpens im Jahr 1998 und zur Lage der Fundorte. Herr Dr. J. Müller vom Deutschen Wetterdienst stellte uns die Daten über die Dezembertemperaturen zur Verfügung.

7 LITERATUR

- ARNOLDI, W. (1910): Beiträge zur Morphologie der Keimung von *Salvinia natans*. – Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung **100**: 121-139.
- BALAJEFF, W. (1898): Ueber die männlichen Prothallien der Wasserfarne (Hydropteriden). – Botanische Zeitung **56**: 141-194.
- BAUKE, H. (1879): Einige Bemerkungen über das Prothallium von *Salvinia natans*. – Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung **62**: 209-219.
- BISCHOFF, G. W. (1828 a): Die kryptogamischen Gewächse mit besonderer Berücksichtigung der Flora Deutschlands und der Schweiz. – Johann Leonfard Verlag, Nürnberg.
- BISCHOFF, G. W. (1928 b): Zur Naturgeschichte der Salvinie (*Salvinia natans* Schreb.). – Novorum Actorum physico-medico Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae naturae curiosorum **14** (1), 45-69.
- BRAUNE, W., LEMAN, A., TAUBERT, H. (1990): Pflanzenanatomisches Praktikum II / Zur Einführung in den Bau, die Fortpflanzung und Ontogenie der niederen Pflanzen (auch der Bakterien und Pilze) und die Embryologie der Spermatophyta. – Jena.
- BURROWS, J. E. (1990): Southern African ferns and fern allies. – Frandsen Publishers, Sandton.
- CAMPBELL, D. H. (1878): Zur Entwicklung der Spermatozoiden. – Ber. Dt. Botan. Gesell. **5**, 120-127.
- CRISTENSEN, C. (1938): Filicinae. – In: VERDOON, F. (ed.), Manual of Pteridology. – The Hague (Netherlands).
- DOSTÁL, J. (1984): *Salvinia natans*. – In: HEGI, G. [Begr.], Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, Pteridophyta, Teil 1, ed. 3. – Berlin, Hamburg.
- EISENGREIN, G. A. v. (1848): Die Pflanzenordnung der Gonopteriden oder Hydropteriden (Gliederfarne, Wasserfarne). – Heinrich Ludwig Brönnner Verlag, Frankfurt a. M.
- FRANK, D., HERDAM, H., JAGE, H., JOHN, H., KISON, H.-U., KORSCH, H., STOLLE, J. (2004): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) des Landes Sachsen-Anhalt. – Ber. Landesamt Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Heft **39**: 91-110.
- FUKAREK, F. (1992): Abteilung Farnpflanzen, Gefäß-Sporenpflanzen, Pteridophyta – In: Die große farbige Enzyklopädie Urania Pflanzenreich in vier Bänden / Moose, Farne, Nacktsamer. – Leipzig, Jena, Berlin.
- HEGI, G. (1906): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Mit besonderer Berücksichtigung von Oesterreich, Deutschland und der Schweiz. Zum Gebrauch in den Schulen und zum Selbstunterricht. – München.
- HEGI, G. (1935): Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1 ed. 2. – München. [unveränderter Nachdruck 1963, Carl Hanser Verlag, München].
- HERZOG, R. (1934): Anatomische und experimentell-morphologische Untersuchungen über die Gattung *Salvinia*. – Planta, Arch. Wiss. Botanik **22** (4): 490-514.
- HERZOG, R. (1935): Ein Beitrag zur Systematik der Gattung *Salvinia*. – Hedwigia **74**: 257-284.
- HOFMEISTER, W. (1851): Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farn, Equisetaceae, Rhizocarpeen und Lycopodiaceae) und der Samenbildung der Coniferen. – Friedrich Hofmeister Verlag, Leipzig.
- HOFMEISTER, W. (1857): Ueber die Keimung der *Salvinia natans*, Mich. – In: HOFMEISTER, W., Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen. II; Abhandl. Der Königl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften **5**, 665-667, Tafel 13.
- KARLSON, R. H. (1991): Divergent dispersal strategies in the freshwater bryozoan *Plumatella repens*: ramet size effects on strobilifer numbers. – Oecologia **89**: 407-411.

- KRAMER, K. U., SCHNELLER, J. J., WOLLENWEBER, E. (1995): Farne und Farnverwandte / Bau, Systematik, Biologie. – Stuttgart, New York.
- LASSER, H. (1924): Zur Entwicklung des Prothalliums und des Embryos bei *Salvinia natans*. – Flora **117**, 173-219.
- MABBERLEY, D. J. (1997): The plant-book / A portable dictionary of the vascular plants. – Cambridge.
- MARTIN-CLOSAS, C. (2003): The fossil record and evolution of freshwater plants: A review. – Geologica Acta **1**: 315-338
- MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. (1964): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1. – Jena.
- MICHELLI, P. A. (1729): Nova plantarum genera iuxta Tournefortii methodum disposita. – Typis Bernardi Paperinii, Florentiae.
- MILDE, J. (1852): Zur Entwicklungsgeschichte der Equiseten und Rhizocaren. – Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae naturae curiosorum **23** (2): 613-646.
- MÖBIUS, M. (1916): Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Salvinia*. – Ber. Dt. Botan. Gesell. **34**: 250-256.
- MORAN, R. C. (2004): The natural history of Ferns. – Cambridge.
- MÜLLER, J., REICHHOFF, L., RÖBER, C., SCHÖNBRODT, R. (1997): Die Naturschutzgebiete Sachsen-Anhalts. – Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- OGURA, Y. (1938): Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyta. – In: LINSBAUER, K., TISCHLER, G., PASCHER, A. (Eds) Handbuch der Pflanzenanatomie II. Abteilung, Band VII 2. Teil: Archegoniaten B. – Berlin.
- PENNAK, R. W. (1989): Fresh-water invertebrates of the United States / Protozoa to Mollusca. – ed. 3, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- PRANTL, K. (1879): Zur Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Salvinia natans*. – Botanische Zeitung **37** (27): 425-431.
- PRINGSHEIM, N. (1863): Zur Morphologie der *Salvinia natans*. – Jb. Wiss. Botanik **3**: 484-541, Taf. XXIV-XXIX.
- PROCTOR, G. R. (1989): Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. – Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 53, New York.
- ROTHWELL, G. W., STOCKEY, R. A. (1994): The role of *Hydropteris pinnata* gen. et sp. nov. in reconstructing the cladistics of heterosporous ferns. – American Journal of Botany **81**: 479-492.
- ROUX, J. P. (2001): Conspectus of Southern African Pteridophyta. – Southern African Botanical Diversity Network Report No 13, Cape Town.
- SCHLEIDEN, M. J. (1843, 1846, 1850): Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanzen. Teil 2, Morphologie, Organologie – 1843, ed. 2 1846, ed. 3 1850, Leipzig.
- SCHNELLER, J. J. (1976): The position of the megaprothallus of *Salvinia natans*. – Fern Gaz. **11** (4): 217-219.
- STRASBURGER, E. (1873): Über *Azolla*. – Verlag Hermann Dabiz (Otto Deistung's Buchhandlung), Jena.
- STRASBURGER, E. [Begr.] (2002): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, begr. von STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H., SCHIMPER, A. F. W., ed. 35, bearbeitet von SITTE, P., WEILER, E. W., KADEREIT, J. W., BRESINSKY A., KÖRNER, C. – Heidelberg, Berlin.
- TRYON, R. M., TRYON, A. F. (1982): Ferns and allied plants with special reference of tropical America. – New York, Heidelberg, Berlin.
- ZAWIDZKI, S. (1912): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Salvinia natans*. – Beihefte zum Botanischen Centralblatt I. Abt. **28**: 17-65.

Manuskript angenommen: 6. September 2006

Anschriften der Autoren:

PD Dr. habil. Heinrich Dörfelt

Institut für Geobotanik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Neuerk 21

D – 06108 Halle / S.

e-mail: Heinrich.Doerfelt@t-online.de

Dr. Alexander R. Schmidt

Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin

Invalidenstr. 43

D – 10115 Berlin

e-mail: alexander.schmidt@museum.hu-berlin.de

STÜTZEL, T., unter Mitarbeit von **JENNY, M.:** **Botanische Bestimmungsübungen. Praktische Einführung in die Pflanzenbestimmung.** – 2., korrigierte Auflage, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 2006. 112 S., 28 Farbbildungen, 61 Schwarzweißabbildungen, 6 Tabellen. – ISBN 3-8252-8220-1. Preis: 15,90 Euro.

Nach der 2002 erschienenen Erstauflage dieses Buches ist es überraschend, dass in so kurzer Zeit eine Neuauflage erfolgt. Dies zeugt davon, dass der Wunsch nach einer komprimierten Zusammenstellung der diagnostisch wichtigen Merkmale wichtiger Pflanzenfamilien besteht, um somit eine bessere Artenkenntnis zu erlangen. Dies ist gerade heute wichtig, da die klassischen Lehrinhalte in der biologischen Ausbildung zugunsten der molekular-genetischen stark reduziert worden sind. Die Vermittlung von Artenkenntnis gehört nicht mehr zu den Ausbildungsschwerpunkten. Vielmehr sollte diese vom Studierenden am besten gleich mitgebracht (aber woher?) bzw. im Selbststudium erarbeitet werden, eine Auffassung, die sich mit Sicherheit in der Zukunft rächen wird. Wie soll z.B. moderne Biodiversitätsforschung betrieben werden, wenn kaum jemand noch die Arten kennt oder zumindest zweifelsfrei bestimmen kann? Wahrscheinlich hat aber gerade dies zum Erfolg des Buches beigetragen.

An den Gliederungspunkten hat sich in der Neuauflage nichts geändert: Nach den einleitenden Bemerkungen wird im ersten Kapitel auf die Morphologie der Kormophyten, die für die Bestimmung wichtigen Kenntnisse zum Bau des Blattes, des Sprosses, der Wurzel, der Blüten(-stände) und Früchte sowie auf Lebensdauer und Lebensformen eingegangen. Das folgende Kapitel widmet sich dem Generationswechsel der Angiospermen mit den dafür notwendigen Voraussetzungen wie Bestäubung und Befruchtung sowie der Samenentwicklung, der Ausbreitung von Diasporen und der Keimung (epi- und hypogäisch). Nachfolgend werden kurz wichtige Angaben zur stammesgeschichtlichen Verwandtschaft (Morphologie, Anatomie, Homologie, Synapomorphie, Konvergenz) sowie zum hierarchischen Aufbau des taxonomischen Systems und seiner Nomenklatur gemacht. Der Hauptteil des Buches ist der Beschreibung von 12 wichtigen und in Mitteleuropa weitverbreiteten Pflanzenfamilien (Ranunculaceae, Rosaceae, Fabaceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Liliaceae, Cyperaceae, Poaceae) vorbehalten. Zusätzlich wird auf Pflanzenfamilien eingegangen, die zum einen unsere wichtigsten einheimischen Baumarten zum anderen unsere Nutz- und Gemüsepflanzen sowie Obstbäume und –sträucher enthalten. Nach der Erklärung des Aufbaus von Blütenformeln und Blütendiagrammen werden diese neben der Beschreibung von wichtigen Merkmalen für jede Pflanzenfamilie dargestellt. In einer vergleichenden farbigen Übersicht finden sich die Blütendiagramme und –formeln von den 12 wichtigsten und weiteren 14 Familien in den Einbandinnenseiten des Buches wieder. Generell fallen die sehr übersichtlichen Zeichnungen in diesem Buch positiv auf.

Der Untertitel des Buches bezieht sich vorwiegend auf den abschließenden Teil zur praktischen Anleitung. Hier werden an zwei Beispielen das Arbeiten mit dichotomen Bestimmungsschlüsseln (ROTHMALER und OBERDORFER) nachvollzogen sowie Hinweise zum Anlegen eines Herbariums gegeben. In einem kurzen Sachregister sind leider die häufig im Text aufgeführten wissenschaftlichen und deutschen Pflanzennamen nicht berücksichtigt. Das Literaturverzeichnis konzentriert sich auf Lehrbücher, Florenwerke, Wörterbücher und Anleitungen zur Herbartechnik.

In der Neuauflage ist eine Reihe von fachlichen Unkorrektheiten korrigiert wurden. Außerdem folgt die systematische Zuordnung der Pflanzenfamilien zu den Ordnungen an einigen Stellen aktuellen Systemauffassungen. Die Neuordnung erfolgt jedoch mit Vorsicht, da viele dieser neuen Erkenntnisse noch all zu sehr der kritischen Überprüfung bedürfen. So wird die Familie der Primulaceae in der Ordnung Ericales, die Rubiaceae in die Gentianales und die Astereaceae in die Campanulales gestellt. Bei den Monocotyledonae werden Iridaceae, Amaryllidaceae und Orchidaceae in die Ordnung Asparagales aufgenommen.

Wie bereits für die Erstauflage erwähnt, stellt dieses Buch keinen Ersatz für Bestimmungsfloren wie ROTHMALER, OBERDORFER usw. dar, erleichtert jedoch im hohen Maße den Einstieg in die Pflanzenbestimmung (vor allem das schnelle Erkennen von Pflanzenfamilien) und die damit verbundene Auseinandersetzung mit der organismischen Biologie. Sowohl für Studierende als auch für interessierte Naturfreunde ist dieses Buch zu empfehlen. Auch die Neuauflage wird sicher einen reißenden Absatz finden.

Monika PARTZSCH, Halle (Saale)