

SYSTEMATISCHE BEOBACHTUNGEN DER NORDWEST-EUROPAEISCHEN SEEGRASFORMEN.

von

G. W. HARMSSEN.

Das epidemische Sterben, dem seit 1931 das Seegras (*Zostera marina* L.) im grössten Teile des Atlantischen Ozeans und der angrenzenden Meere unterliegt, hat die allgemeine Aufmerksamkeit auf diese interessante marine Blütenpflanze gelenkt, so dass mehrere Biologen sich in letzter Zeit wiederum seinem Studium gewidmet haben. Das war auch die Ursache, woher ich, als meine Arbeit mich zwang im Laufe mehrerer Jahre die Schlick- und Sandbänke des s.g. „Balgzand“¹⁾ regelmässig zu besuchen, dem dort gedeihenden Seegrass mehr Aufmerksamkeit schenkte, als ich es sonst vermutlich getan hätte.

Gar bald geriet ich bei meinen Beobachtungen aber in Konflikt mit einigen in der Literatur vertretenen Ansichten, und bemerkte auch zu meinem Erstaunen, dass unsere Kenntnisse von dem Seegrass noch sehr lückenhaft sind. Sehr deutlich tritt diese Unvollständigkeit zum Vorschein bei der systematischen Unterteilung der beiden an den europaeischen Küsten vorkommenden Arten: des gemeinen Seegrasses — *Zostera marina* L. und des Zwergseegrasses — *Zostera nana* Roth., als auch bei der Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen. Die Literaturangaben hierüber sind nämlich meistens undeutlich und unvollständig und stehen oft im Widerspruch zu einander. Und doch ist eine Klärung dieser Frage von Bedeutung speziell im Hinblick auf das Studium der epidemischen Erkrankung, da es sich erwiesen hat, dass gewisse schmalblättrige Formen eine viel grössere Resistenz der Seuche gegenüber aufweisen als das typische Seegrass. Nach wiederholten Bemühungen mich im Gewirr der Widersprüche zurechtzufinden und mich einer der vertretenen Ansichten anschliessen zu können, sah ich mich schliesslich doch gezwungen eine neue Einteilung der verschiedenen

¹⁾ Mit dem Namen „Balgzand“ wird ein Sandbänke-Komplex im westlichen Teile des holländischen Wattenmeeres, zwischen der Provinz Nordholland und der tiefen Rinne, welche die ehemalige Insel Wieringen vom Festlande schied, angedeutet.

Zostera-Formen aufzustellen. Über diese im Laufe der Jahre gereiften Ansichten soll nun in vorliegender Mitteilung berichtet werden.

Dass es neben den allgemein anerkannten und unstrittig selbständigen Arten *Zostera marina* L. und *Zostera nana* Roth noch mehrere, von den Typen dieser beiden Arten abweichende und meistens eine Zwischenposition einnehmende, Formen gibt, ist schon längst bekannt. Allerdings ist die *Zostera marina* typica selber schon recht variabel und entwickelt sich abhängig von der Art des Bodens und der anderen oekologischen Factoren bald sehr kräftig mit breiten und langen Blättern, dann wiederum viel zarter mit weit schmäleren Blättern, in denen auch die Zahl der Parallelnerven reduciert ist, (siehe hierüber Ostenfeld, 15), aber die schon seit dem Anfang des vorigen Jahrhunderts bekannten kleineren schmalblättrigen Formen können doch nicht immer als extreme Fälle solcher Standortsmodifikationen aufgefasst werden, und man hat es dabei ohne Zweifel mit konstanten kleinen schmalblättrigen Formen zu tun, mit Formen also, die sich gewissermaßen dem Zwergseegras, *Z. nana* Roth, nähern.

Die ersten Angaben über solche schmalblättrige Formen des gemeinen Seegrases stammen von Hornemann, der 1820 in der „Flora Danica“ neben den typischen *Z. marina* und *Z. nana* (welche letztere er noch als *Z. Noltii* angab) eine Varietät *Z. marina* var. *angustifolia* beschrieb (1). Seine Beschreibung ist aber sehr ungenau und oberflächlich. Im Jahre 1845 erwähnt Reichenbach in „Icones Florae Germanicae“ Bd. 7 wiederum eine schmalblättrige Form des gemeinen Seegrases und nennt sie *Z. angustifolia* (2). Auch seine Beschreibung ist recht fragmentarisch, sodasz man beim Lesen dieser beiden ältesten Angaben nur ein undeutliches Bild von der Pflanze erhält. Später haben Ascherson u. Graebner (9) zwei schmalblättrige kleine Formen von *Z. marina* aufgestellt, nämlich *Z. m. angustifolia* Horn. mit sehr schmalen Blättern und überhaupt sehr stark der *Z. nana* gleichend und eine etwas grössere sich mehr der typischen *Z. marina* L. nähernde Form *Z. m. stenophylla* A. u. Gr. die mit der von Reichenbach beschriebenen *Z. angustifolia* übereinstimmen sollte. Die von Reichenbach vorgeschlagene Benennung wollten sie jedoch nicht beibehalten, da Hornemann sie schon eher für die andere Form verwendet hatte.

Dieser Auffassung von Ascherson u. Graebner haben sich weiterhin, meistens ohne jegliche Kritik, alle anderen Forscher angeschlossen, sodasz seither an den europaeischen Küsten allgemein 4 verschiedene Formen von Seegras unterschieden werden:

1. *Z. marina* L. (typica).
2. *Z. marina* L. v. *stenophylla* A. u. Gr. (syn. *Z. angustifolia* Reichenbach).
3. *Z. marina* L. v. *angustifolia* Horn. (syn. *Z. angustifolia* Horn.).
4. *Z. nana* Roth (syn. *Z. Noltii* und *Z. minor*).

Persönlich bin ich durch das Nachlesen der authentischen Beschreibungen von Hornemann und Reichenbach durchaus nicht zur Ueberzeugung gekommen, dass sie wirklich zwei verschiedene Formen vor sich hatten, sodasz es meines Erachtens noch gar nicht sicher ist, dass die von Hornemann beschriebene Form *Z. m. var. angustifolia* eine andere ist als was man jetzt *Z. m. var. stenophylla* nennt. Derselbe Zweifel ist wohl auch bei mehreren anderen Forschern aufgekommen; jedenfalls ist es vielen schwierig gefallen zwei wirklich verschiedene schmalblättrige Formen von *Z. marina* zu unterscheiden. Die meisten Forscher erwähnen denn auch nicht zwei Varietäten von *Z. m.* sondern bloss eine, die dann meistens *Z. m. var. angustifolia* oder einfach *Z. angustifolia* genannt wird, auch in den Fällen, wo man aus der Beschreibung deutlich ersehen kann, dass die Varietät *Z. m. var. stenophylla* A. u. Gr. gemeint ist. Die Varietät *Z. m. var. angustifolia* Horn. haben die meisten überhaupt nicht gefunden. Es herrscht auf diesem Gebiet also eine grosse Verwirrung. Dass diese Verwirrung nicht nur bei oberflächlichen Untersuchungen zu Tage tritt, sieht man daraus, dass sogar solch ein ernsthafter und aufmerksamer Botaniker wie W. Nienburg die beiden von A. u. Gr. aufgestellten Varietäten verwechselt (43). Die Hauptursache dieser allgemeinen Verwirrung ist wohl der Umstand, dass die Erkennungsmerkmale der beiden schmalblättrigen Varietäten noch von niemand vollständig und genau angegeben worden sind, weder von Ascherson u. Gr. noch von den vielen Forschern die sich später mit dem See gras befasst haben (12; 14; 15; 19; 20; 23; 25; 43). Ein jeder nennt bloss einige Merkmale und lässt viele andere — oft gerade sehr charakteristische unberücksichtigt.

So ziemlich allgemein anerkannt sind nur folgende Merkmale:

Zostera marina L. *typica*.

Blätter. 3—9 m.m. breit, 3—7 (9) Parallelnerven. Die äussersten Nerven sind deutlich vom Blattrande entfernt. Zwischen je 2 Hauptnerven noch 4—7 zarte Nervchen. Die Länge der Blätter erreicht zuweilen $1\frac{1}{2}$ m. Die Blattscheiden sind bis oben geschlossen (Ränder verwachsen).

Generative Stengel. Die blütenträgenden Stengel sind mehrmals verzweigt und tragen zahlreiche Blumen (Scheinähren). Ihre Länge erreicht zuweilen 2 m.

Scheinähren. Die Blütenstengel sind gleich unter der Scheinähre beinahe eben so breit wie diese, verjüngen sich nach unten zu aber bedeutend. Die Spreite des Blattes, in dessen Scheide sich die Scheinähre befindet, ist ungefähr eben so breit wie die Scheide selber.

Samen. In der Längsrichtung gerillt.

Zostera marina L. var. stenophylla A. u. Gr.

Gleicht durchaus der vorigen Form, nur sind die Blätter kürzer — höchstens 65 cm. lang und schmaler — 2—5 mm breit. Die Zahl der Parallelnerven ist 3—5 und auch die Anzahl der zarten Zwischennerven ist geringer. Auch die generativen Stengel sind viel kürzer — höchstens 75 cm. — und dünner. Ueberhaupt ist die ganze Pflanze kleiner und zarter in allen Teilen.

Zostera marina L. var. angustifolia Horn.

Blätter. Schmal, $1\frac{1}{2}$ bis 2 mm. breit, 3-nervig, wobei die äusseren Nerven ganz nahe am Blattrande verlaufen, mit diesem aber nicht zusammenfallen. Die Länge der Blätter überschreitet nie 50 cm. Die Blattscheiden sind im oberen Teile offen.

Generative Stengel. Sehr dünn und kurz, höchstens 20 cm. lang; nicht oder nur wenig verzweigt.

Scheinähren. Der Blütenstengel überall gleich dick, und viel dünner als die darüberstehende Scheinähre. Die Spreite des Blattes über der Scheinähre deutlich schmaler als die Scheide.

Samen. Glatt.

Zostera nana Roth.

Gleicht durchaus der vorigen Form, ist aber in allen Teilen noch zarter, kürzer und schmaler. Die Blätter sind höchstens 40 cm. lang und $1\frac{1}{2}$ mm. breit. Die Aussennerven fallen gänzlich mit dem Blattrande zusammen. Die generativen Stengel sind selten länger als 10 cm. und tragen höchstens 3 Scheinähren.

Neben diesen allgemeingültigen Merkmalen sind von mehreren Forschern noch ein paar Besonderheiten angegeben, die von anderer Seite aber abgelehnt werden, daher also noch einer Klärung bedürfen. Am wichtigsten ist hierbei die viel umstrittene Frage der Retinacula — der kleinen, der trogförmig-hohlen Blütenachse aufsitzenden und sich um die Antheren krümmenden,

Scheibchen. Bei *Z. nana* sind sie von allen Forschern regelmässig in der ganzen Scheinähre beobachtet worden, bei den 3 übrigen Formen aber bald wohl, und bald nicht. A. u. Gr. (9) sagen dass die Retinacula bei *Z. m. typica* nur bei den untersten Blumen in der Scheinähre *immer* vorhanden sind, höher in der Ähre aber zuweilen fehlen. Dieser Ansicht schlieszen sich auch Flahault (14) und mehrere andere Forscher an. In schroffem Gegensatz hierzu aber hat W. A. Setchell (20) die Retinacula bei *Z. m. typ.* nur vereinzelt und auch dann nur bei den untersten Blüten in der Ähre gefunden. Mehrere Forscher wollen die Retinacula ausser bei *Z. n.* nur bei den schmalblättrigen Formen, also *Z. m. sten.* und *Z. m. angustif.*, gefunden haben, nicht aber bei der typischen *Z. m.*, andere wieder behaupten gerade das Gegenteil (29; 32). Van Goor (23; 25) wiederum sagt ausdrücklich, dass die Retinacula nur bei *Z. nana* und bei *Z. m. angustifolia* vorkommen, der typischen *Z. m.* und der Varietät *stenophylla* aber gänzlich fehlen. Er benutzt die Anwesenheit der Retinacula als ein Unterscheidungsmerkmal zwischen *Z. n.* und *Z. m. angustifolia*, da in seinem Material die *Z. nana* stets bei *allen* vollentwickelten Blüten Retinacula hatte, während die *Z. m. angust.* sie nur bei den unteren Blüten immer aufwies, bei den höher liegenden Blüten sie aber meistens nicht besasz.

Wie solche scharfe Widersprüche entstehen können, ist nicht recht deutlich. Mir ist es im Laufe von mehreren Jahren kein einziges Mal gelungen bei *Z. m. typica* oder bei der Var. *stenophylla* Retinacula zu finden, wie lange ich danach auch gesucht habe. Wohl traf ich sie regelmässig an in allen Ähren und bei allen Blüten von *Z. nana* und auch bei den untersten Blüten in den Ähren von *Z. m. angustifolia*. Meine Erfahrungen decken sich also vollständig mit denen von van Goor. Erst dachte ich an die übrigens recht unwahrscheinliche Möglichkeit, dass diese auffallende Übereinstimmung meiner Befunde mit denen van Goors lokal bedingt seien und die *Z. m.* und *Z. m. sten.* zufällig gerade hier im holländischen Wattenmeere Retinacula-los sind, während sie sie in anderen Gegenden wohl besitzen. Nachdem ich aber im Jahre 1933 das Seegras auch an den Küsten des östlichen Teiles des holländischen Wattenmeeres bei den Provinzen Friesland und Groningen und auch bei Oldenburg und Butjadingen in Nordwestdeutschland untersucht habe und auch da kein einziges Retinaculum gefunden haben, musste ich auch diese Möglichkeit endgültig fallen lassen.

Ein anderes strittiges Merkmal ist die Einschneidung der Blattspitze. In der älteren Literatur wird nämlich allgemein ange-

geben, dass die Blätter von *Z. nana* an der Spitze eingeschnitten sind, während es bei *Z. m.* nicht der Fall ist ¹⁾. Van Goor (23) konnte diese Ansicht aber durchaus nicht bestätigen, er fand vielmehr bei allen 4 Formen von Seegras bei den jungen Blättern keine Einschnidung, wohl aber bei den älteren. Meine eigenen Erfahrungen stimmen auch hierin wiederum genau mit denen von van Goor überein. (Siehe Fig. 1).

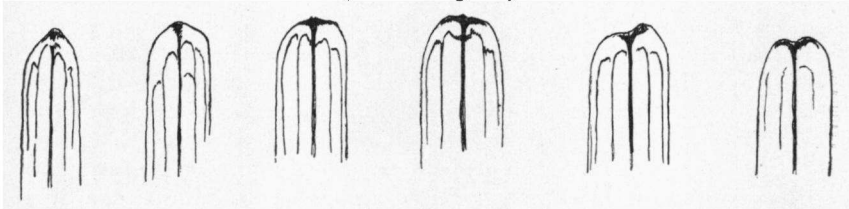


Fig. 1. Blattspitzer von *Z. mar. var. stenophylla* A. u. Gr., mit und ohne abgestorbene Gipfelzellen.

Die Einschlitzung der Blattspitze ist also als Bestimmungsmerkmal gänzlich zu verwerfen, während die Anwesenheit der Retinacula als ein recht zuverlässiges Merkmal von *Z. nana* und *Z. m. var. angustifolia* anzusehen ist, ein Merkmal also wodurch man diese beiden Formen von der *Z. mar. typ.* und der *Var. sten.* unterscheiden kann. Als solches kann man es denn auch den oben aufgezählten allgemein anerkannten Merkmalen zufügen.

Übersieht man nun alle diese Merkmale, dann fällt dabei sogleich auf, dass der Unterschied zwischen *Z. mar. typ.* und *Z. m. var. sten.*, bloß gering ist. Die Varietät *stenoph.* gleicht eigentlich in allem der typischen Form, sie ist nur in allen Elementen kleiner und zarter ausgebildet. Es ist daher auch erklärlich, dass viele Forscher behaupten, dass die *Var. stenoph.* bloß eine Standortsmodifikation ist und durch alle Übergänge mit der typischen Form verbunden ist. Ebenso stehen *Z. m. var. angustif.* und *Z. nana* einander sehr nahe — sie unterscheiden sich auch bloß dadurch, dass *Z. m. var. angustif.* etwas kräftiger entwickelt ist und dass bei ihr die Retinacula der höheren Blüten meistens fehlen und die Randnerven der Blätter sich etwas vom Blattrande entfernen. Ein sehr demonstrativer Beweis

¹⁾ Nach Sauvageau (30) wird diese Einschlitzung hervorgerufen durch das Absterben der Gipfelzellen, wodurch das Innere der Gefäßbündel in Verbindung tritt mit der Außenwelt. Der Zweck dieser Erscheinung soll sein, der submersen Pflanze, die das durch die Wurzeln aufgenommene Wasser nicht durch Verdunstung ausscheiden kann, die Möglichkeit zu geben das überflüssige Wasser durch Guttation abzugeben.

für die grosse Übereinstimmung dieser beiden Formen ist die Mitteilung von van Goor (25), dass er die verhältnismässig seltene Varietät *angustif.*, erst lange Zeit nicht finden konnte und schliesslich nur dadurch zum Ziele kam, dass er alle besonders üppigen Exemplare von *Z. nana* sammelte und im Laboratorium untersuchte, ob bei ihnen die Randnerven sich nicht vom Blatt-rande etwas entfernten und vielleicht auch einige *Retinacula* fehlten. Nur auf diese Weise ist es ihm schliesslich gelungen sich einiger Exemplare zu bemächtigen, wo diese beiden Merkmale tatsächlich vorlagen. Man sieht hieraus also deutlich, dass im allgemeinen Habitus auch für ein geübtes Auge keine Unterschiede erkennbar sind. Dagegen ist der Unterschied zwischen *Z. mar. typ.* und *Z. mar. var. sten.* einerseits und *Z. m. var. angust.* und *Z. nana* andererseits sehr gross und in mehreren Hinsichten durchaus prinzipiell. Die wahre Grösze dieses Unterschiedes kommt in den oben aufgezählten besonderen Eigenschaften eigentlich noch nicht recht zum Ausdruck. Die Beschreibungen des Seegrases in der Literatur sind nämlich immer sehr unvollständig, so dass mehrere sehr charakteristische Merkmale absolut unberücksichtigt geblieben sind. Bei aufmerksamer Betrachtung von frischem Material in seiner ungestörten natürlichen Umgebung entdeckt man leicht noch mehrere deutlich hervortretende konstante Merkmale, die den Unterschied zwischen *Z. m. typ.* + *Z. m. var. sten.* und *Z. m. var. ang.* + *Z. n.* noch viel schärfer hervortreten lassen. Erstens ist es die Farbe, die bei den beiden erstgenannten Formen heller, leuchtender ist als bei *Z. m. var. ang.* und *Z. nana*, die eine fahlere graugrüne Farbe aufweisen und dunkler sind. Zweitens ist es nicht genügend anzugeben, dass die generativen Triebe bei den beiden letztgenannten Formen viel kürzer sind, da solches ja ohne weiteres eine Folge Ihrer geringeren Dimensionen sein könnte; viel wichtiger ist es, dass bei ihnen die Stengel auch relativ viel kürzer und weniger verzweigt sind und bloss eine, (zuweilen zwei bis drei) Ähren tragen, so dass sie meistens ganz unter den viel längeren Blättern der nicht blühenden Kurztriebe verborgen sind, während *Z. m. typ.* und eigentlich noch deutlicher die Varietät *stenoph.* sehr lange und vielfach verzweigte generative Stengel besitzt, die meistens über die Blätter hinausragen und wovon ein jeder viele (oft mehr als 25) Ähren trägt (Fig. 2 und Fig. 3). Und schliesslich ist zu beachten, dass die Scheiden, in denen sich die Blütenkolben befinden, zur Zeit der Samenreife bei *Z. m. var. ang.* und *Z. nana* spindelförmig aufgetrieben sind und dann auch eine helle gelblichgrüne Färbung annehmen, während sie bei den beiden anderen Formen

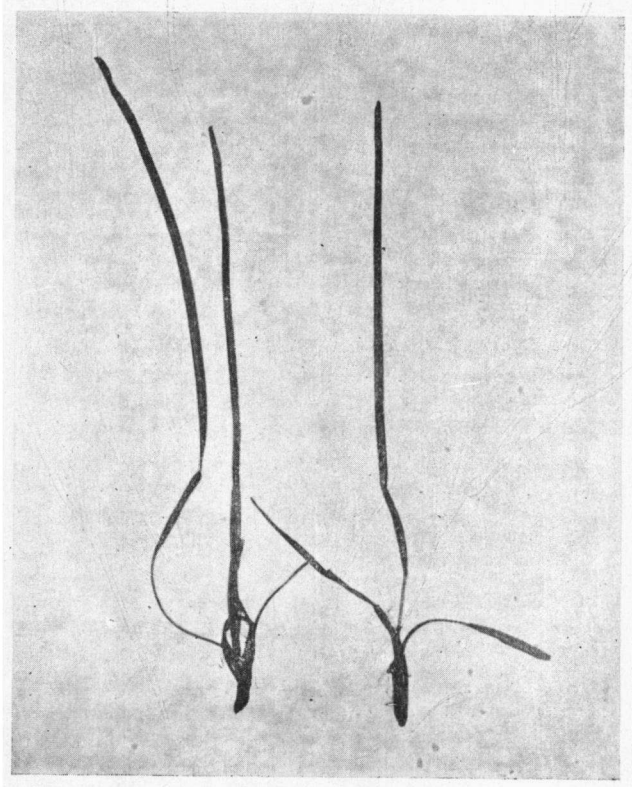


Fig. 2. Generative Triebe von *Z. nana* Roth. mit je 2 Aehren.

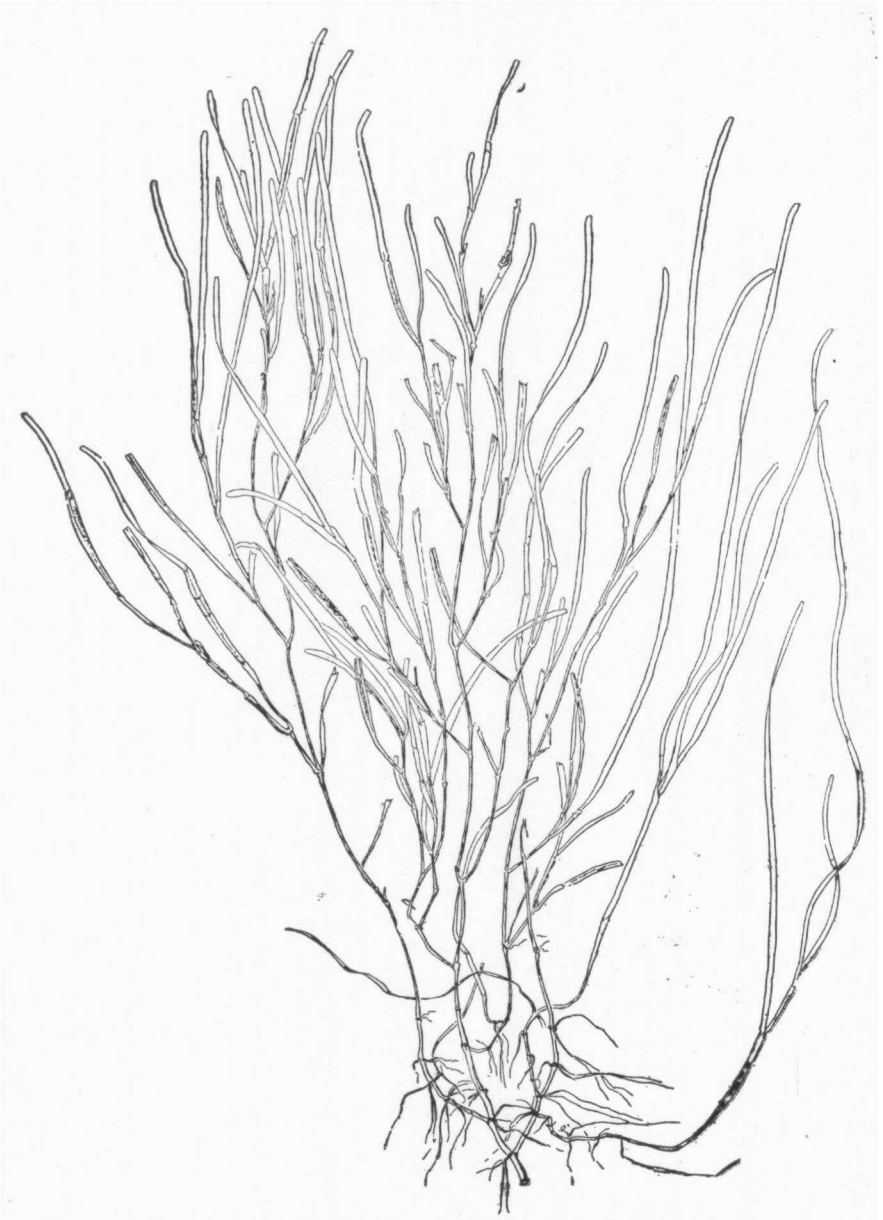


Fig. 3. Teil einer voll ausgewachsenen Pflanze von *Z. m. var. stenophylla*
A. u. Gr. mit langen vielfach verzweigten generativen Trieben.

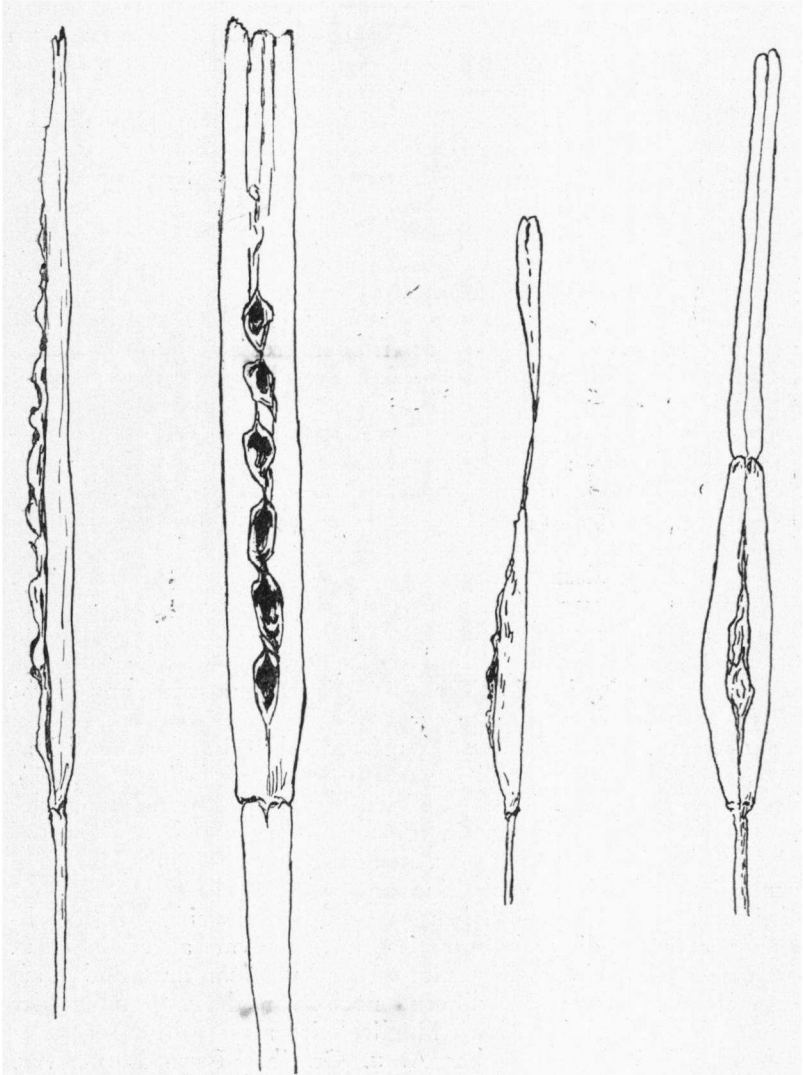


Fig. 4. Reife Aehren von *Z. mar. var. stenophylla* A. u. Gr. links und *Z. nana* Roth rechts.

bis zuletzt viel schlanker bleiben und sich schliesslich von dunkelgrün über grau und braun bis beinahe schwarz verfärben, jedenfalls immer dunkelgefärbt bleiben. (Fig. 4). Sehr charakteristisch sind im Spätsommer und Herbst die kleinen hellen spindelförmigen und meistens einzeln stehenden reifen Ärchen von *Z. m. var. ang.* und *Z. nana*, die dann unmittelbar über dem Schlickboden zwischen den teilweise absterben den Blättern sichtbar werden. Bei *Z. m. typ.* und *Z. m. var. sten.* dagegen fallen die Ärchen am meisten auf zur Zeit des Blühens, im Herbst werden sie dunkler und schwieriger zu erkennen zwischen den dann auch vielfach von Braunalgen überzogenen und ebenfalls braun und schwarz sich verfärbenden Blättern und Trieben.

Für einen jeden, der die verschiedenen Formen des Seegrases auf den Schlickten beobachtet hat, ist der grosse und sofort schon von weithin auffallende Unterschied zwischen *Z. m. typ.* samt der Varietät *stenoph.* und den beiden kleinen Formen *Z. nana* und *Z. m. var. ang.* etwas selbstverständliches. Bereits der allgemeine Habitus schliesst jedes Versehen aus. Die möglichst vollständige Aufzählung aller Unterscheidungsmerkmale auf den vorigen Seiten hat denn auch lediglich den Zweck die augenfälligen Besonderheiten zu fixieren.

In Anbetracht dessen, dass der Unterschied zwischen *Z. mar. typ.* und *Z. m. var. sten.* einerseits und *Z. m. var. ang.* und *Z. nana* andererseits sehr gross ist, während *Z. mar. var. ang.* und *Z. n.* kaum von einander zu unterscheiden sind, ergibt sich die Frage ob es nicht viel richtiger wäre die *Z. mar. var. ang.* nicht als eine Abart von *Z. marina* L. anzusehen, sondern sie bei *Z. nana* Roth einzureihen als Varietät oder Standortsmodifikation (unter dem Namen *Z. nana* Roth var. *latifolia* z. B.). Diese Frage folgt dermassen zwingend aus der Betrachtung der angeführten Merkmale, dass in mir einen Augenblick der Zweifel aufkam, ob die von A. u. Gr. gemeinte Form *Z. m. var. ang. Horn.* nicht vielleicht noch eine andere sei, als was van Goor und ich dafür angesehen haben. Aber auch die eifrigsten Nachforschungen nach dieser hypothetischen *Z. m. var. ang.* von A. u. Gr. führten zu keinem Resultat, weder auf dem Balgzand noch vor Oldenburg und Butjadingen, noch vor der Mündung der Themse in England. Diese Möglichkeit muss also abgelehnt werden und die Frage, woher A. u. Gr. ihre Form *Z. m. var. ang. Horn.* der *Z. marina* L. und nicht *Z. nana* Roth angefügt haben, bleibt demnach offen. Ebenso unbeantwortet muss vorläufig die Frage bleiben, ob die Vermutung van A. u. Gr. zutrifft, dass *Z. m. var. ang.* ein Bastard von *Z. m. L.* und *Z. n. Roth*

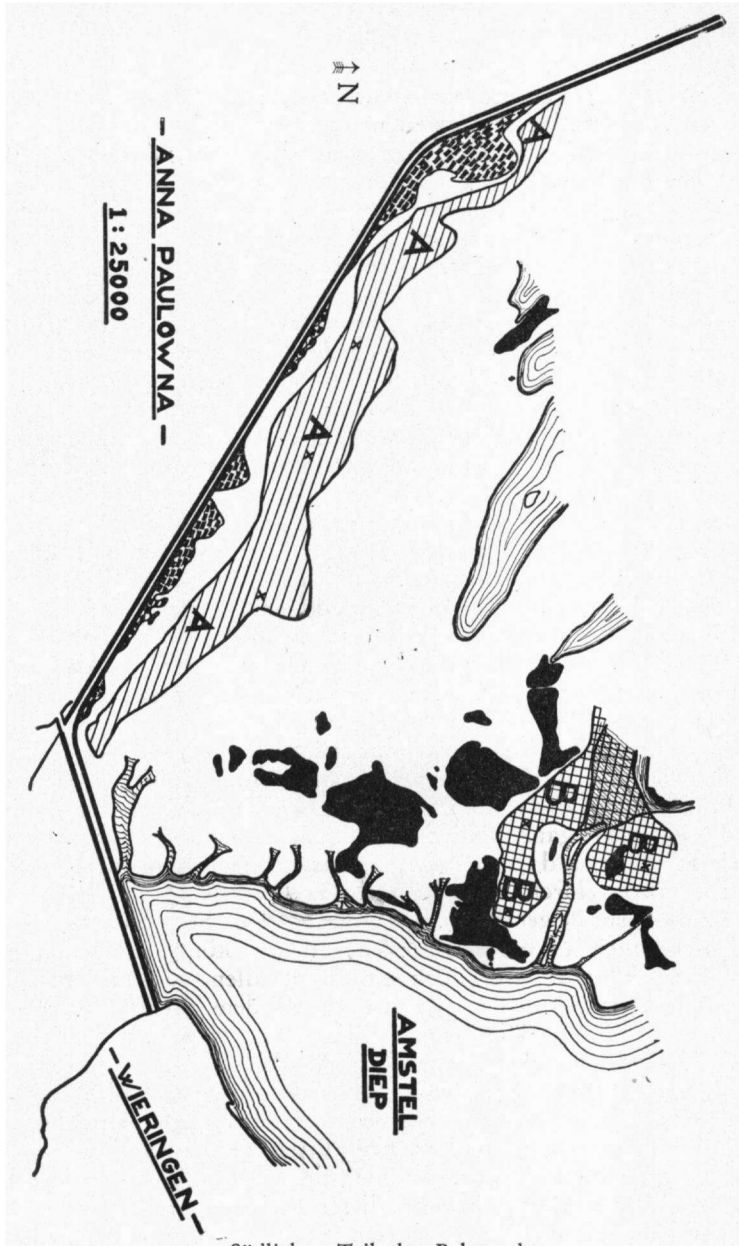
ist. Die verhältnismässige Seltenheit dieser Form, die nirgends in geschlossenen Beständen vorkommt, spricht tatsächlich für diese Annahme. Morphologisch und oekologisch aber gleicht sie dermassen dem Zwergseegrass, dass ich persönlich geneigt bin sie diesem anzureihen als erblich konstante Varietät oder noch lieber als bloss extreme Standortmodifikation. Vorläufig ist das bloss eine Vermutung, und kann ich mich hierüber nicht positiver aussprechen, da ich die *Z. m. var. ang.* wegen ihrer Seltenheit noch zu wenig beobachtet habe. Ich konnte sie nur einige Male finden und einen unzweifelhaften Vertreter — bei dem sowohl die Randnerven deutlich vom Blattrande entfernt waren als auch die Retinacula bei den höchsten Blüten in allen Ährchen fehlten — habe ich nur einmal in Händen gehabt. Auch van Goor ist es nur einige Male gelungen diese Form anzutreffen. Vielleicht wäre diese Frage auf cytologischem Wege zu lösen.

Eine andere analoge Frage dringt sich nun von selbst auf, nämlich, ob die Varietät *stenophylla* van A. u. Gr. mit Recht als eine aparte konstante Form der typischen *Z. marina* L. angesehen wird. Auch hierbei sind nämlich die Unterschiede, soweit sie aus den oben angegebenen charakteristischen Merkmalen folgen, so gut wie gar nicht vorhanden. Das ist aber eine Folge davon, dass hierbei ausschliesslich morphologische Merkmale berücksichtigt worden sind, die also auch an früher schon gesammeltem und konserviertem Material studiert werden können. Achtet man aber auch auf die allgemeine Wuchsform und auf den Lebenszyklus im natürlichen Milieu als auch auf die Reaktion der beiden Formen auf die Umweltfaktoren, dann bemerkt man erst, wie verschieden sie sind. Im Gegensatz zu *Z. m. var. ang.* und *Z. nana* die gerade im allgemeinen Habitus und in ihrer Verbreitung einander ganz gleich sind und auch die gleichen Standorte aufsuchen, sodass man die feinen morphologischen Besonderheiten zu Hilfe nehmen muss um sie zu unterscheiden, besitzen *Z. mar. typ.* und die Varietät *stenoph.* A. u. Gr. eigentlich keine morphologischen Unterscheidungsmerkmale, sind aber in ihrem Auftreten und im allgemeinen Habitus radikal verschieden.

Erstens schon das weit getrennte Vorkommen in ganz verschiedenen Gebieten der Schlicke. Von mehreren Autoren (7; 9; 15; 23; 33; 35; 43) wurde allerdings schon mitgeteilt, dass die schmalblättrige Varietät in seichterem Wasser gedeiht als die typische *Z. m. L.*, dass aber der Unterschied hierbei so gross ist, dass die beiden Formen hierdurch auf zuweilen weit getrennte aparte Gebiete gedrängt werden, ist aus keiner einzigen Literatur-Angabe ersichtlich. Man erhält beim Durchmustern der einschlä-

gigen Literatur viel mehr den Eindruck, als ob die *Z. m. typ.* und die Varietät *sten.* neben- und durcheinander wachsen und dass nur die *stenoph.* dabei die seichteren Stellen aufsucht, während die typische *Z. m.* sich mehr auf den tieferen Partien konzentriert. Sogleich von den ersten Tagen an, die ich auf dem Balgzand zubrachte, wurde mir aber deutlich, dass diese Vorstellung hier nicht zutrifft, und dass die Varietät *sten.* hier räumlich sehr weit von dem Standort des typischen Seegrases entfernt ist. Sie ist hier nämlich beschränkt auf einen nur wenige 100 m. breiten Streifen, der ganz nahe vor dem Fusze des Deiches oder dem Rande der hier schmalen Groden verläuft, also auf eine Zone, die bloss wenig unter dem mittleren *Hochwasserniveau* liegt. Hier tritt sie oft in einander greifend mit dem noch höher liegenden Gebiete der *Z. nana* auf. Das typische Seegras dagegen gedeiht am besten auf un tiefen Bänken, die aber stets, auch bei Niedrigwasser, noch überflutet sind und nirgends kommt es höher als ± 10 cm über dem mittleren *Niedrigwasserniveau* vor. Das ganze — mehrere km breite — dazwischen liegende Gebiet aber ist frei von Seegras. Doch ist letzteres nicht die Folge der Epidemie, die den grössten Teil des typischen Seegrases vernichtet hat, denn auch vor dem Ausbruch dieser Epidemie war der ganze mittlere Teil des Balgzand kahl. Man sehe die beigegebene Karte des südlichen Teiles des Balgzand. Später konnte ich mich davon überzeugen, dass diese Verteilung der Seegras-Formen über die Schlicke und Sandbänke ganz allgemein gültig und nicht nur auf den Balgzand beschränkt ist. Genau dasselbe Bild findet man an der ganzen nordniederländischen Küste und auch bei Karolinensiel vor Oldenburg, bei Langwarden vor Butjadingen und bei Queensborough an der Themsemündung.

Als Mittelwerte von mehreren, übrigens sehr wenig auseinanderlaufenden, Messungen der Tiefe des Wassers ergab sich, dass das typische grobe Seegras nirgends das mittlere *Niedrigwasserniveau* um mehr als 20 cm überschreitet, während die Varietät *stenoph.* stets beschränkt ist auf die Zone, gelegen zwischen ± 25 und ± 70 cm unter dem mittleren *Hochwasser*. Je grösser die Gezeitenschwankung des betreffenden Gebietes ist, des to tiefer unter das mittlere Hochwasser geht die *Z. m. var. sten.* herab, aber doch niemals viel tiefer, als bis zum Niveau des Mittelwassers. Die günstigste Tiefe scheint im allgemeinen zu sein 45—50 cm. unter Hochwasser, denn stets war hier die Entwicklung am üppigsten. Die *Z. nana* dringt, bei übrigens günstigen Lebensbedingungen, aufwärts bis zu 10 cm. unter Mittelhochwasser vor, also bis zu einem Gebiete, das meistens nur ganz kurze



Südlicher Teil des Balgzand.

Schwarz — Mytilus-Bänke.

Geblockt — Groden.

Bei A — Das Areal von *Z. mar. var. stenophylla* A. u. Gr.

„ B — Das Areal des echten Seegrases.

x — Transplantations-Stellen.

Zeit überflutet ist und grösstenteils trocken liegt, und wo das Wasser bei Landwind zuweilen tagelang nicht hinkommt. Von diesem, für eine submerse Pflanze beinahe unbegreiflichen Niveau an kommt es regelmässig vor bis zu einer Tiefe von ± 45 cm unter dem mittleren Hochwasser, wo es dann meistens zerstreut zwischen der *Z. m. var. sten.* vorkommt. Am üppigsten gedeiht es 20—40 cm unter Hochwasserniveau.

Z. m. var. sten. und *Z. nana* sind in ihrer Verbreitung also durchaus gebunden an das Hochwasserniveau, an die mittlere Fluthöhe. Das typische Seegras aber folgt dem mittleren Ebbe-Stande und gedeiht eigentlich nur an Orten die nicht, oder höchstens ganz kurze Zeit, trocken liegen. Betrachtet man das echte Seegras bei der oberen Grenze seines Verbreitungsgebietes, also an Stellen, die bei tief ablaufender Ebbe einige Zeit trocken liegen, dann sieht man, dass hier die meisten Blätter von der Spitze aus abgestorben sind und dabei kurz bleiben. Wegen ihres gröberen Baues ist *Z. m. typ.* nämlich auch steifer und legt sich bei ablaufendem Wasser nicht so völlig flach auf den Boden als die schlaffen und dünnen Sprosse der Varietät *stenoph.* und der *Z. nana*. Und das freie Emporragen in die Luft verträgt keine der Seegrassarten. *Z. nana* und *Z. m. var. sten.* überdauern die langen Unterbrechungen der Überflutung ausschliesslich dadurch, dass all ihre Blätter und Stengel sich dabei immer ganz flach dem wassergesättigten Boden andrücken.

Die Ursache, woher das echte Seegras in seiner Verbreitung nach oben hin durch das mittlere Niedrigwasserniveau limitiert wird, ist also ganz logisch und begreiflich; warum aber die Varietät *sten.* und das Zwergseegras so gehorsam der Fluthöhe folgen, also, durch die starken Temperatur- und Salzgehalt-Schwankungen, eigentlich, sehr ungünstige Standorte aufsuchen und nicht auch an tieferen Stellen gedeihen können, leuchtet nicht ohne weiteres ein. Und doch ist es an allen von mir besuchten Orten der Fall. Auf dem Balgzand und dem östlich davon gelegenen, der Insel Wieringen anliegenden, Breehorn-Schlick hat sich diese Abhängigkeit nach dem Abschluss der Zuiderzee sogar besonders deutlich manifestiert. Hierdurch ist nämlich die Gezeitenschwankung in dem Wattenmeere vor dem Abschlussdeich stark erhöht worden, so dass das mittlere Hochwasserniveau hier von ± 37 cm auf ± 57 cm über de Meeresniveau gestiegen ist. Der *stenophylla*-Gürtel ist nun dieser Steigung von 20 cm gefolgt und hat sich landwärts verschoben, bis seine obere Grenze wieder ca 25 cm und die untere ca 70 cm unter dem neuen mittleren Hochwasserniveau lagen. Leider ist der Gürtel hierdurch be-

trächtlich schmaler geworden, da das Gelände hier, näher zum Grodenrande, schärfer ansteigt.

Vielleicht kann eine Erklärung dieser Erscheinung aus dem Unterschiede in der Entwicklung des stenophylla-Seegrases am Innen- und Aussenrande seines Verbreitungsgebietes abgeleitet werden: Nähert man sich nämlich vom zentralen am dichtesten bewachsenen Streifen dem landwärtsgelegenen Rande des stenoph.-Gebietes, dann werden die Pflänzchen stets kleiner, kümmerlicher und rückständiger in ihrer Entwicklung, sodasz die am höchsten wachsenden Exemplare auch im Herbst noch keine generativen Stengel entwickelt haben und in einer zwergartigen Foliosa-Form herharren. Man sieht also deutlich, dass hier die äusserste Grenze ihrer Existenzmöglichkeit erreicht ist. Dem gegenüberliegenden Rande zu behalten die einzelnen Pflanzen dagegen ihre volle normale Entwicklung, bloss stehen sie immer weiter auseinander, bis schliesslich auf dem kahlen Sande nur noch hier und da eine einzelne Pflanze zu sehen ist, die aber selber ausgezeichnet entwickelt ist. Man erhält hierdurch also den Eindruck, als ob die Varietät stenophylla an und für sich auch an tiefer gelegenen Stellen wachsen könnte, dass da aber keine Samen hinkommen, weil die Seegrassamen meistens erst spät ausfallen, während die Ährentragenden Stengel schon vorher absterben und von dem Flutstrom fortgetrieben werden nach den untiefen Gebieten nahe dem Grodenrande. Und hier, wo also der Flutstrom bereits viel schwächer ist, bleiben die losgerissenen Stengel hängen und fällt der Same aus. Demnach wäre also die Begrenzung der Verbreitung von *Z.m.var.sten.* nach aussen hin, rein mechanisch bedingt und nicht eine spezifische Eigentümlichkeit dieser Form. Im Einklang mit dieser Ansicht findet man im März die kleinen Keimlinge der stenoph. Varietät in der äussersten Zone ihres Verbreitungsgebietes auch nur ganz vereinzelt, während sie näher zur Küste stets dichter stehen und hoch hinauf bis zu den ersten *Salicornia*-Pflänzchen noch massenhaft aufkommen. Auch gelang es mir in Aquarien bei ständiger Überflutung stenophylla-Keimlinge zu gesunden blühenden Pflanzen heranwachsen zu lassen.

Eine mögliche Schlussfolgerung aus diesen Erwägungen ist aber, dass der grosse Unterschied in den Überflutungsanforderungen, und die daraus sich ergebenden weit getrennten Standorte, doch nicht genügen um die Varietät stenophylla als eine erblich konstante Form abzusondern, sodasz sie also doch nur eine Standorts-Modifikation destypischen Seegrases sein könnte, welches letzteres dann in zwei verschiedenen Gestalten zur Entwicklung kommen kann: im tieferen Wasser als eine gröbere steifere Pflanze, die

eine ständige Überflutung verlangt, und auf den täglich zweimal trockenliegenden Schlickten als eine viel schlaffere zartere Form, die sich so vollständig dem Boden anschmiegt, dass sie die langen wasserlosen Perioden überlebt. Der gänzlich andere Habitus und Lebenszyklus der *Z.m.var.stenoph.* widerspricht aber dieser Annahme. Sie ist nicht nur schlaffer und zarter ausgebildet sondern durchläuft auch ihre Entwicklung vom Keimling bis zur fruktifizierenden Pflanze viel schneller als das typische Seegras. Auch blüht sie viel üppiger. Während bei dem echten Seegras die generativen Stengel meistens zerstreut zwischen den, sie an Masse weit übertreffenden, vegetativen Kurztrieben zur Entwicklung kommen, und oft nur sehr sparsam vertreten sind (14; 15), verlängern sich beim üppig wachsenden *stenophylla*-Seegras im Nachsommer beinahe alle Vegetationspunkte und liefern generative Stengel, die dann im Herbst alle in kurzer Zeit absterben, so dass die *stenophylla*-Felder dann im Laufe weniger Wochen ein sehr dünnes und elendes Aussehen annehmen. Der ganze Lebenszyklus der *stenophylla* Varietät ist also viel mehr annuell als der der typischen *Z. marina*. Hiermit soll allerdings nicht gesagt sein, dass *Z.m. var. sten.* eine wirklich einjährige Pflanze ist, denn prinzipiell ist sie auch perennierend, wie alle Seegrasformen, nur kann sie sich, wenn nötig, auch rein annuell fortpflanzen. Bei anhaltend kalter Witterung mit östlichen Winden; wie es beinahe jeden Winter ein oder mehrere Male vorkommt, gefriert die obere Schicht des Schlickbodens in der von *Z.m. var. sten.* bewachsenen Region, wobei dann nicht nur die oberirdischen Organe, sondern auch das Rhizom vernichtet wird. Daher überleben meistens nur einzelne Exemplare der *stenoph.* Varietät den Winter. Würde sie sich also nicht alljährlich aus den Samen entwickeln oder nicht im Laufe eines Sommers den vollen Lebenszyklus durchlaufen können, dann könnte sie auch niemals so hoch liegende Teile des Schlickes besiedeln.

Bei dem typischen Seegras spielt die Vermehrung durch Samen eine sehr untergeordnete Rolle. Blosz bei der Besiedlung neuer Gebiete kann sie von Bedeutung sein, während in den jahraus, jahrein dicht mit Sprossen bestandenen Seegras-Wiesen das Aufkommen von Keimlingen überhaupt kaum möglich ist. Bei der Varietät *stenophylla* dagegen ist — wenigstens auf dem Balgzand — die Vermehrung durch Samen die Regel, und das Überwintern der Rhizome eine Ausnahme. In milderem Klima und auch bei uns in besonders milden Wintern kann solches Perennieren eine wichtigere Rolle spielen.

Im Einklang mit dieser mehr annuellen Entwicklung der *ste-*

noph.-Varietät ist auch die unproportionell schwächere Bewurzelung und geringere Verzweigung der Rhizome, wodurch aus einem Keimling im Laufe der Vegetationsperiode kein grösserer Büschel entsteht als von 2 bis 3 dm², während das typische Seegrass in viel grösseren Komplexen wächst. Hierin gleicht es eigentlich mehr dem Zwergseegrass, welches das Gefrieren scheinbar viel besser verträgt, da es auch auf den höchsten Teilen der Schlicke sich rein perennierend entwickelt, in der Form von grossen Arealen von zuweilen mehreren m².

Man sieht also, dass die Varietät *stenophylla* in vielen Hinsichten von dem typischen Seegrass abweicht, und doch sind alle diese Unterschiede nicht prinzipiell, sondern können sowohl die Folge von erblich verschiedener Anlage sein, als auch auf die Verschiedenheiten der Standorte zurückgeführt werden. Man kann sie jedenfalls nicht ohne weiteres als Beweise für eine konstante Selbständigkeit der Varietät *sten.* anführen. Ein solcher Beweis wäre nur durch Transplantationsversuche zu erbringen. Daher entschloss ich mich im Frühjahr 1935 endlich solche Transplantationen durchzuführen. Um eine starke Akklimatisation an den eignen Standort möglichst zu vermeiden, beabsichtigte ich nur ganz junge Keimlinge zu diesem Versuche zu verwenden. Leider konnte ich aber keinen einzigen Keimling des typischen Seegrasses finden, und war daher genötigt bei dieser Form Rhizomstücke mit frischen Trieben zu benutzen. Von der Varietät *stenoph.* standen mir dagegen Ende März unzählige Keimlinge zur Verfügung. Die beiden reziproken Transplantationen, also von *stenophylla*-Keimlingen aus dem Küstenstreifen ins Gebiet des echten Seegrasses als auch von Rhizomen der typischen *Z.m.* in die Zone der *sten.* Varietät, konnten an mehreren Stellen durchgeführt werden. (Siehe Karte auf Seite 865). Überall ohne Ausnahme war das Resultat hierbei dasselbe — das verpflanzte Seegrass ging nach einiger Zeit zu Grunde. Und doch konnte man das nicht auf Rechnung der Schwächung der Pflänzchen durch das Verpflanzen als solches stellen, da Kontrolletransplantationen innerhalb eines Gebietes in beiden Fällen ausgezeichnet ertragen wurden. Hierdurch ist also mit Sicherheit festgestellt worden, dass *Z.m. var. sten.* in tieferem Wasser aus noch rätselhaften Gründen nicht leben kann, was allerdings im stillstehenden Wasser eines Aquariums nicht der Fall ist. Die äussere Grenze der *stenophylla*-Zone ist vielleicht wohl rein mechanisch landwärts verschoben, bis an die tieferen Stellen, die fortwährend von Wasser überdeckt sind, würde sie sich aber doch nicht erstrecken, auch wenn über alles dazwischenliegende Gebiet reichlich Samen ausgestreut wären.

Hiermit glaube ich also die erbliche Spezifität der Varietät stenoph. für bewiesen ansehen zu können. Allerdings wären die Transplantationsversuche noch beweiskräftiger, wenn hierzu nicht Keimlinge und Rhizome sondern noch ungekeimte Samen Verwendung gefunden hätten, aber auch jetzt kann man wegen des sehr geringen Alters der stenophylla-Keimlinge und der grossen Anzahl Wiederholungen das Experiment als recht zuverlässig betrachten.

Eine weitere Stütze für die Spezifität der stenophylla-Varietät bildet auch ihre grössere Resistenz der epidemischen Erkrankung der letzten Jahre gegenüber. Während Z.m. typ. nach dem Ausbruch der Epidemie sich noch stets nicht erholt hat und die meisten neugebildeten Triebe und Rhizomzweige jährlich noch immer wieder absterben, hat die Z.m. var. sten. die Depression schon längst überwunden. Anfänglich starb auch sie so gut wie gänzlich ab (auf dem Balgzand im Sommer 1932) aber schon im nächsten Jahre (1933) entwickelte sie sich wieder in grosser Anzahl. Und jetzt entwickelt die Z.m. var. sten. sich jährlich wieder durchaus normal und üppig, obgleich noch immer viele Blätter und Stengel die typischen Merkmale der Erkrankung aufweisen, hauptsächlich im Spätsommer und Herbst.

Kurz rückblickend auf das Vorhergesagte würde ich also folgende systematische Einteilung der an unseren Küsten vorkommenden *Zostera*-Formen vorschlagen:

1. *Zostera marina* L. (*typica*) mit den bekannten Charakteren der Art, auf untiefen Bänken wachsend. Verlangt ständige Überflutung. Vermehrt sich meistens vegetativ und produziert wenig Samen. Hat bloss eine geringe Widerstandsfähigkeit gegenüber der sie in den letzten Jahren heimsuchenden Seuche.

2. *Z. marina* L. var. *stenophylla* A.u.Gr. (syn. = *Z. angustifolia* Rchb.) Der Art sehr ähnlich, aber kleiner, zarter und schlaffer ausgebildet, mit einer sehr reichlichen Samenproduktion. Besiedelt hochliegende Teile der bei Ebbe trockenfallenden Schlicke. Die Vermehrung geschieht hauptsächlich durch Samen, Überwinterung der Rhizome ist in rauhem Klima Ausnahme.

3. *Zostera nana* Roth (syn. *Z. minor*, *Z. Noltii*, *Zosterella*) mit den bekannten Charakteren der Art. Gedeiht auf den höchsten Teilen der Schlicke, wo grössere Komplexe gebildet werden. Vermehrung findet hauptsächlich vegetativ statt. Samen spielen dabei eine untergeordnete Rolle.

4. *Z. nana* Roth var. *latifolia* n. var. (syn. = *Z. mar.* L. var. *angustif.* Horn.) Morphologisch kaum von der Art zu unterscheiden (das Fehlen einiger Retinacula und nicht völliges Verschmelzen der Randnerven mit dem Blattrande) und in Lebensart und Vorkommen der Art völlig gleichend. Das Aufrechterhalten dieser Form als einer selbstständigen Varietät ist sehr anfechtbar.

Diese in vorliegender Mitteilung ausführlich auseinandergesetzte Neueinteilung der Seegrasformen und die genauere Beschreibung einiger Besonderheiten ihres Vorkommens und ihrer Lebensweise ermöglicht es nun ein paar bloß indirekt hiermit im Zusammenhang stehende Bemerkungen zu machen.

Erstens muss die pflanzensoziologische Zonierung der Schlicke hierdurch etwas modifiziert werden. Vom Rande der Groden, deren Fusz meistens ca. 10 cm. über dem mittleren Hochwasserniveau liegt, ausgehend, durchquert man bei einem typisch aufgebauten Watt nämlich folgende Zonen: (die Tiefenverhältnisse sind vom mittleren Hochwasser aus gemessen)

1. Das *Salicornietum herbaceae*. Von ± 10 cm + bis ± 10 cm.—

2. Eine Zone, die meistens frei von höheren Pflanzen ist und hauptsächlich mit Grünalgen (*Enteromorpha*) bedeckt ist. Von ± 0 cm bis ± 20 cm.— Oft ist dieser Streifen stark eingeschränkt so dass die höher wachsende *Salicornia* und die tiefer stehende *Zostera nana* direkt in einander übergehen.

3. *Zosteretum nanae*. Von ± 15 cm — bis ± 40 cm.—

4. *Zosteretum marinae stenophyllae*. Von ± 30 cm — bis ± 70 cm.—

5. Eine ausgedehnte kahle Zone, kahl in der Bedeutung, dass keine höheren Pflanzen hier vorkommen. Übrigens ist sie charakterisiert durch die massenhaft auftretenden Seewürmer (*Arenicola*) und, auf allen festen Gegenständen, *Fucus*-Arten. Dieses Gebiet erstreckt sich bisweilen, z.B. auf dem Balgzand, kilometerweit, bis nahe an die Tiefwasserrinnen oder an die größeren Priele. Erst da entwickeln sich grozse

6. *Mytilus*-Bänke, die oft hoch über die Umgebung hervorragen, und zwischen ihnen die echten Seegraswiesen von *Zostera marina* typ.

7. Diese Seegraswiesen erstrecken sich von kaum über dem mittleren Niedrigwasserniveau an bis zu 2 bis 3 Meter da-

runter. Man kann sie als eine eigentümliche Assoziation — das *Zosteretum marinae typicum* — auffassen.

Nun muss zu dieser schematischen Einteilung gleich hinzugefügt werden, dass es bloß als eine grobe, generalisierte Reihenfolge aufzufassen ist und auch nur Gültigkeit hat für Watten, die von voll- oder beinahe voll-salzhaltigem Wasser umspült werden, und offen liegen. In Brackwassergebieten und in von Land umschlossenen Buchten begegnet man einer ganz anderen Vegetation. Daher kann man dieses Schema auch nicht vergleichen mit der Reihenfolge, die von Nienburg und Kolumbe (43) für den Königshafen auf Sylt beschrieben worden ist. Doch kommt es mir sonderbar vor, dass diese Autoren eine beinahe ununterbrochene *Zostera*-Vegetation angetroffen haben von ca 40 cm unter dem mittleren Hochwasser bis zum Niveau des mittleren Niedrigwassers, während sie für die Gezeitenschwankung im Königshafen ungefähr denselben Wert angeben wie man ihn auf dem Balgzand antrifft, nämlich ± 150 cm. Ihre Angaben über das Seegrass sind allerdings nicht deutlich, so dass man sich schwierig ein klares Bild von der *Zostera*-Vegetation im Königshafen machen kann, auch abgesehen von der Verwechslung der beiden schmalblättrigen Formen.

Ein Vergleich mit den Angaben von Johnson und York (38) für den Cold Spring Harbour — also auch eine tiefe geschützte Bucht — an der atlantischen Küste Nordamerikas erwies sich als absolut unmöglich, da man es dort mit einer prinzipiell anderen Vegetation zu tun hat.

Eine weitere Bemerkung ist die, dass in Brackwassergebieten und in gezeitenlosen Binnenmeeren, wie in der Ostsee, ganz andere Verhältnisse vorliegen, sodass man auf Grund der auf den Nordsee-Watten gesammelten Erfahrungen sich nicht ohne weiteres darüber aussprechen kann, welche Formen dort auftreten werden. A. u. Gr. (9) nehmen an, dass in der Ostsee die Varietät *sten.* überherrscht. Da aber *Z. m. var. sten.* an den Nordseeküsten nur auf den höheren Partien der Schlicke vorkommt, wäre es allerdings sonderbar, wenn sie in der Ostsee — gezeitenloses Binnenmeer — bei ständiger Überflutung gut gedeihen würde, und neige ich eher zur Ansicht, dass die typische *Z. mar.* im Brackwasser kleiner und schmalblättriger und daher der *stenophylla* ähnlicher wird. Ausgeschlossen ist es aber doch nicht, denn im Aquarium gedieh mir die *Z. m. var. sten.* auch bei fortwährender Ueberdeckung mit Wasser vorzüglich. Dann bleibt es aber noch unbegreiflich, warum diese Varietät an unseren Küsten nur hoch auf dem Watt vorkommt und nicht auch in tieferem Wasser, also im Gebiet des echten Seegrases,

wo seine Wurzelstöcke doch auch nicht erfrieren können. Nähere Untersuchungen im Aquarium und in der Ostsee und am liebsten auch wieder Transplantationen (mit Samen) müssen noch durchgeführt werden, um diese Fragen beantworten zu können.

Und schliesslich müssen noch einige Worte gesagt werden von der epidemischen Krankheit der letzten Jahre. Diese Krankheit, deren Erreger noch stets nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden ist, trat zuerst an den atlantischen Küsten Nordamerikas auf in den Jahren 1930—1931, und vernichtete da den grössten Teil aller Seegrasbestände. Im Winter 1931—1932 griff sie nach Europa über wo sie erst in südlichen Regionen (Portugal, Frankreich) auftrat und sich allmählich im Laufe von 1932—1934 nordwärts ausbreitete. Das holländische Wattenmeer erreichte die Seuche gegen April oder Mai 1932, also zufällig genau zur Zeit als die letzte Öffnung im Abschlussdeich der Zuiderzee geschlossen wurde. Kein Wunder also, dass sich unter den Fischern, die dem Abschluss der Zuiderzee doch schon schlecht gesinnt waren, die Meinung verbreitete, dass der Abschlussdeich die Ursache des Seegrassterbens sei, darin noch besonders gestärkt durch die Erfahrung, dass auch im Jahre 1922, als das erste Stück des Deiches zwischen dem Festlande und der Insel Wieringen vollendet wurde, in dem Gebiete unmittelbar vor diesem Deiche das Seegras in seiner Entwicklung rückgängig wurde. (61).

Anfänglich wurde diese Behauptung natürlich von niemand, dem die Entwicklung und Wanderung der Epidemie bekannt waren, ernst genommen. (51). Jetzt aber, nachdem in den Jahren 1934 und 1935 die ersten Anzeichen eines Virulenzrückganges der Krankheit sich bemerkbar gemacht haben, neige ich stets mehr zur Überzeugung, dass in den Worten der Fischer doch ein Kern von Wahrheit steckt. Bedenkt man nämlich, dass das Seegras (Z. m. typ.) sehr eng gebunden ist an das mittlere Niveau des Niedrigwassers, besonders im Wattenmeere, wo in allen tieferen Rinnen zu starke Strömungen herrschen, sodass das Seegras eigentlich ausschliesslich auf den sehr untiefen Bänken zur Entwicklung kommen kann, dann begreift man auch, dass ein tieferes Abflauen des Wassers bei Ebbe das Areal der Seegraswiesen einschränken muss. Durch die Abschliessung des Zuiderzee nun ist das Niedrigwasserniveau im Wattenmeere vor dem Deiche um gute 20 cm gesunken. Man kann also die Vermutung äussern, dass auch ohne die Epidemie das Seegras im westlichen Teile des holländischen Wattenmeeres, wo die Wasserbewegung durch die Abdämmung des Zuiderzee stark verändert ist, in seiner Ausbreitung zurückgegangen wäre. Wohl nicht so plötzlich und auch lange nicht in

dem Masze, wie es jetzt der Fall ist, aber doch durchaus fühlbar. Und jetzt, nach der katastrophalen Seuche, kann man den Abschlussdeich als einen der Faktoren ansehen, der einer völligen Erholung der Seegraswiesen bis zum vor der Epidemie herrschenden Zustande im Wege stehen wird. Erst nach vielen Jahren, nachdem das Relief der Bänke und die Profile der Priele und Rinnen sich geändert und wieder stabile, mit dem neuen hydrographischen Zustande harmonisierende, Formen angenommen haben werden, wird man wieder eine maximale Entwicklung des Seegrases erwarten können. Ob die Seegraswiesen dann aber dieselben Ausmasse erreichen werden, als vor der Epidemie und vor dem Abschluss der Zuiderzee, ist noch fraglich. Es ist nicht ausgeschlossen, dass das westliche holländische Wattenmeer nie mehr den ehemaligen Seegrasreichtum wiedererlangen wird.

Augenblicklich haben diese Betrachtungen allerdings nur akademischen Wert, da die Krankheit unter dem typischen Seegrass noch dermaszen herrscht, dass von einer merkbaren Erholung noch nicht die Rede sein kann, auch ausserhalb des Gebietes, worin die Abschluszung der Zuiderzee fühlbar ist. Ein ganz geringes Wiederaufleben der *Zostera* scheint seit 1934 allerdings wohl eingetreten zu sein. Die von der Seuche gesparten Komplexe weisen jetzt nämlich eine etwas bessere Entwicklung auf als in den ersten Jahren der Epidemie (1932 und 1933). Nur verläuft diese Erholung sehr träge und langsam, unendlich viel langsamer als beim *stenophylla*-Seegrass, da die typische *Z. m.* an und für sich schon wenig Samen produzierte und jetzt in dem stark durch die Krankheit geschwächten Zustande, so gut wie gar keine Samen zur Reife bringt. Die Ausbreitung der Areale muss also ausschliesslich vegetativ durch die kriechenden Rhizome stattfinden.

LITERATUUR.

1. Hornemann; „Flora Danica“. 1820.
2. Reichenbach, L.; „Icones Florae Germanicae et Helveticae, etc.“ Isoetaceae, Zosteraceae, etc. p. 2—3, Fig. II, III et IV; 1845.
3. Oudemans, C. A. J. A.; „De Flora van Nederland“; 1874.
4. „Prodromus Florae Batavae“ Vol. I; Pars IV, 1916.
5. Engler, A. u. Prantl, K.; „Die natürlichen Pflanzenfamilien, etc.“ Teil II, Abt. I; 1889.
6. Knuth, P.; „Flora der Nord-Friesischen Inseln“. 1895.
7. Buchenau, F.; „Flora der Ostfriesischen Inseln“. 1896.
8. derselbe; „Flora der Nord-West-deutschen Tiefebene“. 1894.
9. Ascherson, P. u. Graebner, P.; „Synopsis der Mitteleuropäischen Flora“. Bd. I; 1896—'98.

10. Raunkiaer, C.; „De Danske Blomsterplanters Naturhistorie“. Vol I, 1895—1899.
11. Warming, E.; „Dansk Plantevaekst“. I Strandvegetation, 1906.
12. Engler, A.; „Das Pflanzenreich“. IV, II, Potamogetonaceae, Heft 31; 1907.
13. derselbe; „Notiz über die Befruchtung von *Zostera marina* und das Wachstum derselben“. Botan. Zeit.; Jahrg. 37, 1879.
14. Flahault, C. H.; In: Kirchner, O.; Loew, E. u. Schröter, C.; „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“; 1908.
15. Ostenfeld, C. H.; „On the ecology and distribution of the Grass-Wrack (*Zostera marina*) in Danish waters“. From the Danish Biological Station, XVI, 1908.
16. derselbe; „Sea-Grasses.“ Rep. on the Dan. Oceanogr. Exped. 1908—1910 to the Mediterranean and adjacent seas. Vol. II, K 2, 1918.
17. derselbe; „Meeresgräser II“ in: Diels, Samuelson, Hannig, Winkler; „Die Pflanzenareale“; 1e Reihe, Heft 4; 1927.
18. Setchell, W. A.; „Geographical distribution of the marine Spermatophytes.“ *Bullet. of the Torrey Botan. Club*, Vol. 47, 1920.
19. derselbe; „Morphological and Phenological notes on *Zostera marina* L.“ *Univ. of Calif. Public. in Bot.*, Vol 14, 1929.
20. derselbe; „A preliminary survey of the species of *Zostera*.“ *Proc. of the nation. Acad. of Sci. of the U.S.A.*; Vol. 19, No. 1, 1933.
21. derselbe; „*Zostera marina latifolia* ecad or ecotype?“ *Bullet. of the Torrey Botan. Club*; Vol. 54, 1927.
22. derselbe; „*Zostera marina* in its relation to temperature.“ *Science*, N. Ser., Vol. 56, 1922.
23. Goor, A. C. J. van; „Het zeegras (*Zostr marina* L.) en zijn betekenis voor het leven der visschen.“ *Rapporten en verh. uitgeg. door het Rijksinst. voor Visscherijond.*; Deel I, Afl. 4, 1919.
24. derselbe; „Das Wachstum der *Zostera marina* L.“ *Ber. der deutsch. Botan. Ges.*; Jahrg. 1920, Bd. XXXVIII, Heft 5.
25. derselbe; „Die *Zostera*-Association des holländischen Wattenmeeres.“ *Rec. des trav. botan. néerl.*; Vol. XVIII, Livr. 1, 1921.
26. Jensen, H. J.; „*Zostera*'s Spiring.“ *Botan. Tidsskr.*, Vol. 17, 1889.
27. Grönland, Joh.; „Beitrag zur Kenntniss der *Zostera marina* L.“ *Botan. Zeit.*; 9-er Jahrg., 10-es St.; 1851.
28. Hofmeister, W.; „Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera*.“ *Botan. Zeit.*; 10-er Jahrg., 7-es St.; 1852.
29. Duval-Jouve, J.; „Particularités des *Zostera marina* L. et *Z. nana* Roth.“ *Bullet. de la Soc. Botan. de Fr.*; T. 20, 1873.
30. Sauvageau, C.; „Sur une particularité de la structure des plantes aquatiques.“ *Compt. ren. d. séanc. de l'Acad. des Sci.*; T. III; 1890.
31. derselbe; „Sur la tige des *Zostera*.“ *Journal de Botan.*; T. V, 1891.
32. derselbe; „Sur les feuilles de quelques Monocotyledones aquatiques.“ *Ann. des Sci. Natur.*; 7-ième serie, Botanique, T. 13, 1891.
33. Magnus, P.; „Die botanischen Ergebnisse der Nordseefahrt“ III-es Kap. in: „Die Exped. zur physik.-chem. u. biol. Unters. der Nordsee im Sommer 1872“; *Jahresb. d. Comm. z. wissensch. Unters. der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1872 u. 1873*; Berlin, 1875.
34. Reinke, J.; „Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils.“ 6-er Bericht der *Comm. z. wiss. Unters. der deutschen Meere in Kiel*; XVII—XIX, Jahrg. 1887—1889.

35. Techet, K.; „Ueber die marine Vegetation des Triester Golfes." Abh. d. K. K. Zöol.-Botan. Ges. in Wien; Bd. III, 1906.
36. Redeke, H. C.; „Over het wier en de wiertvisscherij." Meded. over Visscherij, 22e jaarg., 1915.
37. Davis, B. M.; „Biological survey of the waters of Woods Hole and vicinity." Part I, Sect. II, Botanical; Bull. Bur. Fisheries, Vol. 31, 1913.
38. Johnson, D. S. and York, H. H.; „The relation of plants to tide-levels." Carn. Inst. Publ. No. 206, Washington, 1915.
39. Carey, A. E. and Oliver, F. W.; „Tidal lands." A study of shore problems. London, 1918.
40. Petersen, C. G. Joh.; „The Sea-bottom and its production of fish-food." Rep. of the danish biol. stat. to the Board of Agr., 1918.
41. Oliver, F. W.; „Spartina problems." The Ann. of appl. biol., Vol. VII, 1920—21.
42. Kolumbe, E.; „Spartina Townsendii-Anpflanzungen im Schlesw.-Holst. Wattenmeer." Kommiss. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel u. biol. Anst. auf Helgoland, Neue Folge, Bd. 21, Heft 1, 1931.
43. Nienburg, W.; „Zur Oekologie der Flora des Wattenmeeres." I Teil „Der Königshafen bei List auf Sylt." Kommiss. z. wiss. Unt. d. deutsch. Meere in Kiel u. Biol. Anst. auf Helgoland, Neue Folge, Bd. 20, 1927.
44. Lewis, H. F.; „The Eel-Grass situation on the Atlantic coast." Rep. of the Chief Federal Migratory Bird Officer, Ontario and Quebec, National Parks of Canada, Department of Inter., 1932.
45. derselbe; „Eel-Grass shortage grows Worse." Ebenda, 1933.
46. Huntsman, A. G.; „Disease in Eel-Grass." Progr. Rep. of Atl. biol. Stat. St. Andrews, N. B. and the Fish. Exp. Stat. (Atl.) Halifax, N. S., No. 5, 1932.
47. Fischer-Piette, E.; Heim, R. et Lami, R.; „Note préliminaire sur une maladie bactérienne des Zostères." Compt. rend. hebdomad. d. l'Acad. d. Sci.; T. 195, 1932.
48. Lami, R.; „Fréquence de quelques algues marines dans la région Malacine en 1932." Bull. du Labor. marit. à Saint-Serveau; T. X, 1932.
49. Heim, R. et Lami, R.; „La maladie bactérienne des Zostères. Extension et causes favorisantes." Acad. d'Agric. de Fr., 1933.
50. Molander, A. R.; „Anteckningar till Zosteravegetationens förekomst vid västkusten." Ny svensk Fiskeritidsskrift, No. 18, 1933.
51. Spierenburg, D.; „Een ziekte in het zee gras (Zostera marina L.)." Tijdschrift over plantenziekten, 39e jaarg., 1933.
52. Stevens, N. E.; „Disappearance of Zostera marina along the Atlantic coast of North-America." Intern. Bull. of Plant Prot., Rome, VII-th Ann., No. 9, 1933.
53. Cottam, C.; „Disappearance of Eel-Grass along the Atlantic coast." Rep. of the Plant Disease Rep. of the U.S. Dep. of Agr., XVII, No. 6, 1933.
54. Petersen, H. E.; „Wasting disease of Eel-Grass (Zostera marina)." Nature, Vol. CXXXII, 1933.
55. derselbe; „Wasting disease of Eel-Grass (Zostera marina)." Nature, Vol. CXXXIV, 1934.
56. derselbe; „Studies on a parasitic fungus in the Eel-Grass (Zostera marina L.)." Botanisk Tidsskrift, Bd. 43, H. 1, 1934.

57. Cotton, A. D.; „Disappearance of *Zostera marina*.” *Nature*, Vol. CXXXII, 1933.
58. Lönnberg, E. och Gustafson, G.; „Från Kristinebergs Zoölogiska station sommaren 1933.” *Fauna och Flora*, 1933.
59. Blegvad, H.; „An epidemic disease of the Eel-Grass (*Zostera marina* L.)” Separat, unbekannt woher; 1934.
60. Butcher, R. W.; „*Zostera*.” Report on the present condition of Eel-Grass on the coasts of England, based on a survey during Aug. to Oct. 1933. *Journ. du Cons. Perm. Intern. pour l'Expl. de la Mer*; Vol. IX, No. 1, 1934.
61. „Mysterieuse dood van zeegras bij Wieringen. Een epidemie of de afsluitdijk?” *Tageszeitung „De Telegraaf”*, 10 Oct. 1934, Abendausgabe.
62. Renn, Ch. E.; „The wasting disease of *Zostera marina*.” *The biol. Bull.*, publish. by the Marine Biolog. Laborat., Vol. LXX, No. 1, 1936.