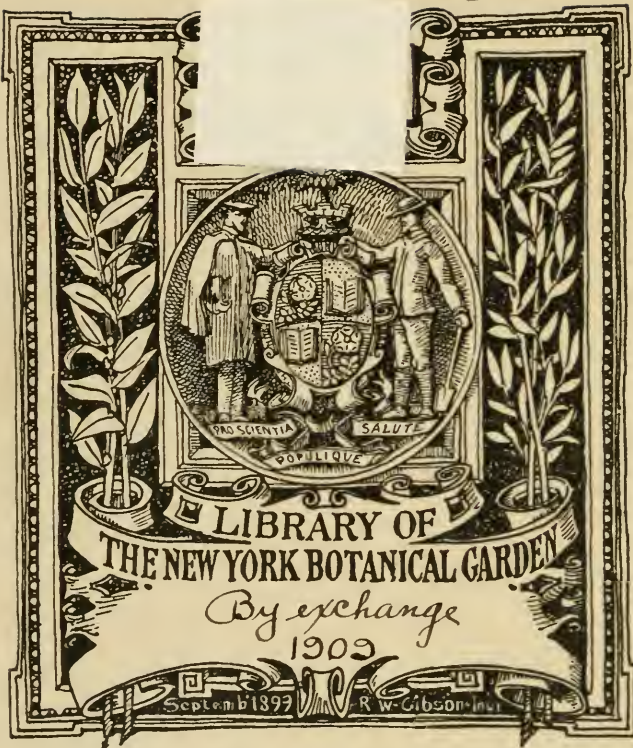


x R
.E26



LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

By exchange
1909

September 1899

R. W. Gibson - Invt.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume V.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

1872
1873
1874

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume V.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1909.

XR

.E26

5-6

1909

SOMMAIRE.

Articles:

- F. A. F. C. WENT. The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. With Plate I. 1
- K. ZIJLSTRA. Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze. Mit drei Tafeln und eine Textfigur. 17
- TINE TAMMES. Dipsacan und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der Dipsaceae. 51
- J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarekiana*. 93
- A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes 209
-

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume V. Livraison 1.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume V. Livraison 1.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

SOMMAIRE.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Articles :

- F. A. F. C. WENT. The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. With Plate I. 1
- K. ZIJLSTRA. Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze. Mit drei Tafeln und eine Textfigur. 17
- TINE TAMMES. Dipsacan und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der Dipsaceae. 51

The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae.

BY

F. A. F. C. WENT.

With Plate I.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

During my voyage to the West-Indies I had an opportunity of visiting in Surinam some of the rapids where *Podostemaceae* grow, namely the Armina falls of the Marowynne river. There I collected material of these remarkable plants, and at a later date I received an abundant supply obtained by the various expeditions, which of late years have investigated the interior of the colony. This material, preserved in alcohol, has suggested to me an investigation of the above order. I hope soon to publish the results *in extenso*, but wish in this place to deal briefly with one point, namely the development of the ovule, the embryo-sac and the egg.

As was mentioned above, the material was fixed in alcohol, but the fixation nevertheless proved to be good enough to allow of many cytological details being made out with a sufficient degree of certainty in stained preparations. In this preliminary communication I do not propose to discuss the method of treatment of the preparations, but merely record, that Messrs. A. H. Blaauw and J. Kuyper have assisted me. A complete developmental series could only be obtained in the case of a few

species, namely of *Oenone Imthurni* Goebel and *Mou-
rera fluvialtilis* Aubl. Of eight other species only a few
stages of the development were examined, and of *Tristicha*
hypnoides Spr. I only had the ripe seeds.

It soon became evident that the whole development of
the ovule in this order departs very widely from the
ordinary type of *Angiosperms*, but that within the limits
of the order there is an extraordinary degree of unifor-
mity, so that the differences between the species, which
have been investigated, are so slight, that they may be
passed over in silence in this preliminary notice. The
description which follows, therefore applies to all the
species.

The ovules are anatropous; in the youngest stage ex-
amined (fig. 1) the curvature had already taken place. In this
stage the nucellus was still alone present and consisted
of a central row of four cells surrounded by a single
layer of peripheral cells. Of the central row the upper-
most cell, which is therefore still surrounded by a cap of
epidermal cells, becomes the spore mother-cell. Accordingly
this cell is not only soon distinguished from all the other
cells of the nucellus by its size, but also by its dense
protoplasmic contents and by its large nucleus. The subse-
quent behaviour of this spore mother-cell will be further
discussed below.

We may now consider how the integuments are formed.
The outer one arises *first* and here we find the first devia-
tion from the normal course of development in *Angiosperms*.
This integument simply arises as an annular fold on the
nucellus with which it remains connected by the chalaza,
while for the rest it grows round pretty loosely (fig. 2).
Finally there remains at the point, where its borders meet,
a very narrow micropyle, which can only be seen properly
in truly medial sections (fig. 3, 11).

After the outer integument has already surrounded half the ovule, the inner one begins to develop. Cell divisions are seen to occur in a few epidermal cells of the nucellus, immediately above the point of attachment of the outer integument (fig. 2). These divisions take place in such a manner, that a wall arises in one of the basal cells of each longitudinal row of the epidermis; this wall forms an angle of 45° with the longitudinal direction of the ovule, so that each of the cells is divided into two. The upper half remains an epidermal cell of the nucellus, while the lower half develops to form the inner integument (fig. 3). In a transverse section the number of epidermal cells, counted on the periphery, is seen to be 5, occasionally 6 or 7 (fig. 13). At first the inner integument will therefore show in transverse section an equal number of cells. Dividing walls soon arise, however, which make this inner integument two cells thick (fig. 3, 6, 11, 12, 14). More than two layers do not develop, as no further tangential walls are formed, but other walls, both radial and transverse to the long axis of the ovule are developed. Especially the number of radial walls is very different in the two cell layers; it is large in the outer layer, but on the other hand small in the inner layer. As a result, the number of cells of the inner layer of the inner integument is generally little more than five, when counted in transverse section (fig. 12). When afterwards the cells of the inner integument increase in size and often acquire dimensions, which make them very noticeable, it is the inner cells which are especially large. This growth is often accompanied by strong thickening of the walls (fig. 11).

The transverse walls, which arise in the cells of the inner integument, enable the latter to grow longitudinally. In this process the top of the nucellus remains free how-

ever, and is only surrounded by the outer integument, so that it lies in the endostomium (fig. 3, 6, 14); the strong longitudinal growth of the inner integument is chiefly directed downwards. At its base, near the chalaza, it of course remains connected with the nucellar tissue.

Now it is very remarkable, that the nucellar tissue does not participate by cell division in this strong longitudinal growth of the ovule. The portion of the nucellus, which projects beyond the inner integument, remains unaltered, except for certain changes, which the spore mother-cell undergoes, and which will be discussed below. We may however at once point out, that in the formation of embryo-sac and egg-cell, the whole apparatus remains in the same place, and is therefore never surrounded by the inner integument.

The portion of the nucellus lying below this, is now elongated by the extreme stretching of a single cell (or in some cases perhaps two cells) in the central and in each of the 5, 6 or 7 peripheral rows of cells, of which it consists (fig. 6). The nuclei often also assume an extended shape, so that one gets the impression that a passive stretching has taken place. At the same time a digestion of the longitudinal walls occurs, and finally the protoplasts also coalesce more or less. In this way a great cavity arises, containing protoplasm, often in a peripheral layer and with 6, 7 or 8 nuclei (fig. 12, 14), perhaps sometimes even more in consequence of nuclear fragmentation, which seems to occur.

If an ovule is examined in this stage, without the history of its development having been traced, this cavity is inevitably regarded as the embryo-sac, and the real embryo-sac, which lies above it, is then taken for the egg-apparatus. It is in this way that Warming, who, for want of the necessary material could only trace part of the deve-

lopment of the ovule, has regarded things. 1) This pseudo-embryo-sac remains in existence during the further development of the ovule to the seed, and is only compressed more or less in some cases by the large increase in size of the cells of the inner integument, which has already been dealt with above. When the embryo begins to develop it grows out into this pseudo embryo-sac, in the same way as would happen with a true embryo-sac (fig. 11).

We may now pass on to consider the fate of the spore mother-cell. At a certain period its nucleus shows a clear synapsis stage. In the division, which follows this, the reduction of the number of chromosomes therefore probably takes place. The fixation was not sufficient to allow one to conclude with certainty that a hetero-typic division of the nucleus occurs (the nuclei are moreover extremely minute); such observations as were made, leave very little doubt, however, when considered in connection with the preceding synapsis, that the haploid generation begins here. This nuclear division is followed by a cell division and the formation of a dividing wall (fig. 3, 4). The upper of the two cells, which are thus formed, gradually degenerates and becomes more and more flattened by compression; remnants of it may nevertheless still be observed for a long time (fig. 5, 7, 8, 14). In some cases the nucleus of this cell divides once more, in a plane perpendicular to that of the previous division, so that the equatorial plane of the second division is in the longitudinal direction, with respect to the ovule (fig. 5, 8). Perhaps this division also takes place in other cases, in which the two nuclei cannot be seen on account of the unfavourable direction of the section and

1) Eug. Warming. Familien Podostemaceae. II. Afhandling Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6te Række, naturv. og math. Afd. 2det Bd. III. Kjöbenhavn, 1882. Compare e.g. p. 65 (107).

in consequence of the rapid degeneration of the cell. Only in a single instance I have thought that I observed a cell division following the division of the nucleus in the upper cell.

The lower of the above-mentioned two cells is the megaspore. Having regard to the size of the pseudo-embryo-sac, it is remarkable, that the real embryo-sac increases but little in size, and always remains situated in that upper part of the nucellus, which projects beyond the inner integument; it remains of course surrounded by the layer of epidermal cells, which later are only compressed and flattened more and more, so that they become difficultly visible (fig. 10, 11).

The nucleus of the megaspore soon divides again. Only a single division was observed, and then the fixation did not allow many details to be made out; it can hardly be doubted, however, that this must be a homiootypic division of the nucleus. The axis of this spindle is longitudinal with respect to the ovule and therefore also with respect to the embryo-sac. The lower of the two nuclei which are formed, is seen to degenerate in the anaphases of the division, by a strong clumping of the chromatin masses, so that the latter come to lie at the base of the embryo-sac as a structureless chromatin-like clump, which stains deeply (fig. 5). This is evidently all, that can here be seen of the antipodal apparatus and of the lower polar nucleus. I shall call this nucleus the antipodal nucleus of the embryo-sac.

In contra-distinction to the last-named, the other nucleus assumes a normal shape and is prominent on account of its size. Soon afterwards there follows another division, of which I have been able to see the various stages. The axis of the spindle is this time also longitudinal to the embryo-sac and ovule. This division is not at first

followed by a cell division (fig. 7), but afterwards each of the two daughter nuclei divides again. The actual process of division I have not observed, but have only found four nuclei; the second division evidently takes place very rapidly, for I have looked through hundreds of preparations of about this age, without getting the actual stage of division with the exception of the case represented in fig. 7 where the upper nucleus shows a prophase stage. This second division takes place in such a manner, that the axes of division are perpendicular to each other; for the upper pair of nuclei the axis is at right angles to the length of the embryo-sac, and for the lower pair it is parallel to it.

Before this last division has taken place, the embryo-sac is still seen to be a single cell, as was already stated above; after this division four cells, each with its nucleus, may be observed. It is of course possible, since I have not seen the actual nuclear division, that the latter is preceded by a cell-division, in such a way, that each cell contains a nucleus, and that afterwards each of these two cells divides again, after its nucleus has divided. Only the case mentioned above (fig. 7) makes this very improbable. However this may be, there are finally four cells, which, it should further be noticed, are not separated by cell-walls — four naked protoplasts therefore (fig. 8, 14). Of these four two, the synergids, lie at the top, next to each other; then follow the other two, one under the other, the upper one of the pair being the egg and the lower one all that remains of the embryo-sac with the upper polar nucleus.

Considering this lower cell first, we observe, that it remains small and that pretty soon its nucleus clumps to a little ball of chromatin, in which structure can no longer be discerned (fig. 9); often the antipodal nucleus may be seen at the same time. In other cases no remnants

of it can be observed; I imagine that in such cases it has so far degenerated, that it can no longer be rendered visible. Yet another hypothesis might be suggested, namely, that these nuclei fuse like two polar nuclei. I regard this, however, as extremely improbable, for the very reason that the two nuclei are so clearly in a state of degeneration. Indeed, all the rest of the embryo-sac does not come to much; endosperm is not formed; the cell is still seen for some time, until it disappears with the developing embryo.

For some time the egg and the synergids undergo no further changes, and are ready for fertilisation. This process I have only been able to follow accurately in *Mourea fluviatilis* Aubl.; in a few other cases I found a young embryo, or sometimes pollen-grains, which had germinated on the stigma and had developed pollen-tubes. In a new species of *Apinagia*, still to be described, there occur, in addition to the normal hermaphrodite flowers, others, which have abortive stamens, and which remain inside the closed spathella, at least as far as I have been able to observe in the material at my disposal. Whether the latter flowers can also furnish ripe seeds, without fertilisation, I cannot say, as they had not developed beyond the stage, here described. In the numerous preparations of various *Podostemaceae* which I have examined, I found moreover many ovules, which were degenerating at the above-mentioned stage, evidently because no fertilisation had taken place. It seems to me, that the chance of regular pollination among these plants is probably not so very large, and that in consequence of this so many ovules ultimately abort.

I now pass on to describe what I have seen of the fertilisation itself, and must remark, that I have but rarely observed anything of the penetration of the pollen-

tubes; to some extent this is probably a result of the process of fixation, during which such tender, thin structures readily shrivel up; at the same time the staining does not succeed well. In any case I can however state, that the pollen-tube penetrates through the micropyle, and then reaches the egg-apparatus by passing between two epidermal cells of the nucellus (fig. 9). In one case I observed two nuclei in the top of the pollen-tube, one of which appeared to be a generative and the other a tube-nucleus. In another case I saw a nucleus, which had a much elongated appearance, and was constricted in the middle, so that there might have equally well been two generative nuclei. Taking all the cases, which I have seen, into account, I am led to the view, that the conditions in the top of the pollen-tube are normal, so that there are two generative nuclei and one tube-nucleus. In the actual process of fertilisation, the top of the pollen-tube unites with one of the synergids; the synergid and especially also the egg undergo at the same time peculiar changes in shape, somewhat resembling amoeboid movements. What further happens in the synergid cannot readily be made out, because its contents stain very strongly and become highly refractive. I nevertheless also succeeded in this case in observing the main features of the process. At least one nucleus of the pollen-tube penetrates into the synergid and assumes, in so doing, a more or less vermiform shape. Thereupon a fusion of the synergid with the egg takes place (fig. 9), so that the protoplasts communicate with each other at least at one spot. This communication does not last long, but during it one of the generative nuclei evidently penetrates into the egg-cell; anyhow stages are found later, in which two nuclei lie close to each other in the egg. Still a little later these are found in contact, and afterwards they are found

fused in such a manner, that the origin from two nuclei, can still be seen (fig. 10).

The fertilized ovum now rapidly enlarges, while all other cells in its neighbourhood are crowded out (fig. 10). As the epidermal cells of the nucellus have generally aborted, this large cell lies more or less by itself in the endostomium, almost filling it up. By the first division wall there is formed a bladder-like basal cell, which remains in the cavity, and a smaller one, which is gradually pushed forward into the pseudo-embryosac. This cell now undergoes some divisions, in which the walls are formed perpendicular to the long axis of the young seed (fig. 11). When a row of four cells has thus arisen, the three which are turned towards the micropyle become a suspensor, while the fourth divides by a wall at right angles to the previous ones and becomes the embryo proper.

I have not traced the further development of the embryo, partly for want of sufficient material, but especially because Warming has already furnished an excellent treatise dealing with this subject, and illustrated with figures. Considering the many new facts, which Willis has discovered about the germination of the *Podostemaceae* of Ceylon, an investigation of the American forms in this direction would certainly repay, since through Goebel we have only learned in detail of a single case. For this an investigation on the spot is necessary, and as will appear from the full paper, I have not been able to find much that is new in this direction.

What was hitherto known about the ovules of *Podostemaceae* we owe almost exclusively to Warming. As was said above, this author described in detail the first development of the ovules of *Mniopsis Weddelliana* Tul., and it was only owing to the want of the exact stages, that the meaning of certain organs did not become clear to

him. The development proper of the embryo-sac was completely left out of account, but the development of the embryo of this plant, beginning with the two-celled stage, was treated very thoroughly. It is quite clear from his letter-press and from his figures, that the whole development takes place in the same way as in the species examined by myself. The same can be said of the other cases, in which he has stated or figured something regarding the ovules of *Podostemaceae* namely *Castelnavia princeps* Tul et Wedd.¹⁾ *Hydrobryum olivaceum* Gardn.²⁾ and *Tristicha hypnoides* Spreng³⁾. On the last named Cario⁴⁾ had already made observations which seemed to indicate an agreement with the other *Podostemaceae* as regards the development of the ovule. This is of some little importance, because this plant deviates in the structure of its flowers from the majority of the species of the order. If the development of the ovule here corresponds to what I found in the species examined by me this agreement constitutes an additional reason for supposing, that the order is extremely uniform in its embryogeny, in which it differs so widely from the other Angiosperms. I have already remarked, that much to my regret, I have only ripe seeds of *Tristicha*, but no younger stages. In the 78th Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in 1906 at Stuttgart R. von Wettstein made a communication: „Ueber Entwicklung der Samenanlagen und Befruchtung der Podostemonaceen”. So far he has not published anything

1) Warming, l.c. Plate XIV. Fig. 9—21.

2) Waaming, Ibid. 6 Raekke, Nat. og math. Afd. VII. 4. 1891, p. 37, fig. 34.

3) Warming, Ibid. 6 Raekke, Nat. og math. Afd. IX. 2. 1899. p. 113, fig. 6.

4) R. Cario. Anatomische Untersuchung von *Tristicha hypnoides* Spreng Botan. Zeitung. 1881 S. 73, Taf. I. Fig. 20—24.

about this, however. I have indeed found an abstract of the communication in „Naturwissenschaftliche Rundschau“ of 1906, Bd. XXI, p. 615, and in it several statements occur which agree completely with what I have observed, but in other respects there are such differences, that I must assume, that the reporter did not completely understand the meaning of the reader of the paper; I dare not therefore rely on this abstract.

The *Podostemaceae* differ on the following points from the ordinary arrangement in *Angiosperms*, as regards the development of the ovule: 1. The inner integument begins to develop after the outer; this is perhaps connected with the fact, that the top of the nucellus remains free in the endostomium, a phenomenon, which has been observed in other plants. 2. The peculiar development of a pseudo-embryosac by the stretching and dissolution of the cell-walls of a layer of the nucellus. I am not acquainted with anything in the vegetable kingdom corresponding to this. One could only point out, in explanation, that in many cases the developing embryo-sac exercises a solvent action on the surrounding tissue of the nucellus, and that in the present case a similar action is exerted on those cells of the nucellus which are turned towards the chalaza; these cells only disappear completely, when the embryo proceeds to develop there.

The phenomenon also suggests, that, to a certain extent, it is comparable to that of nucellar embryos. By this I mean, that these nucellar embryos prove the existence of causes, acting in the embryo-sac, which determine a developing cell to become an embryo. What these causes are, we do not know, but it is by no means inconceivable, that some day we may know them completely and even be able to imitate them, so that we may be able to produce an embryo at will. Similarly this phenome-

non in *Podostemaceae* seems to me to prove, that there are causes acting in the ovule, which favour the development of such a large cavity as the embryo-sac, so that in those cases, in which the embryo-sac itself does not develop greatly, because it is enclosed and separated off in the upper part of the ovule, the cavity is formed by other cells, lying underneath the embryo-sac.

3. The development of the embryo-sac departs widely from the normal, in that no antipodal cells and no antipodal polar nucleus are formed, on account of the early degeneration of the nucleus, which, by its divisions should have given rise to these nuclei. Further more, after the egg-apparatus has been formed, the remaining portion of the embryo-sac is only very slightly developed, so that there is no question of the formation of endosperm (what happens to the second generative nucleus, if indeed present, I have not been able to make out). It is much clearer here than in most cases, that this portion of the embryo-sac and the egg-cell are sister-cells. This agrees with the view of Porsch¹⁾, according to whom the egg-apparatus of the higher plants is a reduced archegonium, the synergids being the neck canal-cells and the upper part of the embryo-sac with the upper polar nucleus being the ventral canal-cell. The latter hypothesis is however specially difficult in this case, for here the positions of egg-cell and of ventral canal-cell would be exactly reversed. A reduction in the antipodal apparatus, similar to that which occurs here, is found in *Helosis guyanensis*, according to the investigations of Chodat and Bernard²⁾, and

1) O. Porsch. Versuch einer phylogenetischen Erklärung Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.

2) R. Chodat et C. Bernard. Sur le sac embryonnaire de l'*Helosis guyanensis*. Journal de Botanique. T. XIV. 1900, p. 72.

a still further reduction exists in *Cypripedium*, where according to the researches of Miss Pace 1) the lower portion of the embryo-sac has not even been laid down at all. It need scarcely be argued, that we are here concerned with a progressive differentiation, and not with the recurrence of ancestral peculiarities. Perhaps it may not be amiss to point out, in conclusion that we cannot here fall back for „explanation” on a parasitic or saprophytic mode of life of *Podostemaceae*.

1) L u l a P a c e, Fertilization in *Cypripedium*. Botanical Gazette. XLIV. 1907. p. 353.

EXPLANATION OF THE FIGURES ON PLATE 1.

All the figures represent longitudinal sections of ovules or parts of ovules of the *Podostemaceae*, with the exception of fig. 12 and 13.

i. e. outer integument. — i. i. inner integument. — sp. m. spore mothercell. — m. s. megaspore. — a. n. antipodal nucleus. — s. synergid. — e. egg. — e. s. embryosac. — ps. e. s. pseudo-embryosac. — p. t. pollen-tube. — m. n. male nucleus. — f. n. female nucleus.

Fig. 1. *Oenone Imthurni*. Young ovule, where the curvature has just taken place. Nucellus with central row of four cells and epidermal layer. No integuments. Mag. $\times 580$.

Fig. 2. *Oenone Imthurni*. Young ovule, where the spore mothercell is already differentiated. Half of the

- outer integument is formed, whereas the inner one is just beginning to become visible. Mag. $\times 580$.
- Fig. 3. *Oenone Imthurni*. Young ovule quite surrounded by the outer integument. The stretching of the inner integument and of the nucellus has not yet taken place. The spore mothercell has divided into two cells of which the lower one is the megaspore. Mag. $\times 580$.
- Fig. 4. *Oenone Imthurni*. Nucellus in almost the same stage as the former figure. Megaspore entirely formed. Mag. $\times 1000$.
- Fig. 5. *Oenone Imthurni*. A little older stage of the nucellus. Both cells, which have developed from the spore mother-cell are binucleated, in the megaspore the lower one of the nuclei is aborting. Mag. $\times 1000$.
- Fig. 6. *Mourera fluviatilis*. Nucellus with inner integument of a young ovule where the stretching of the lower part of the nucellus and the formation of a pseudo-embryo-sac has just begun. The spore mothercell as yet undivided. Mag. $\times 580$.
- Fig. 7. *Mourera fluviatilis*. Megaspore in a later stage than that of fig. 5. Two nuclei and a degenerating antipodal nucleus. Mag. $\times 1000$.
- Fig. 8. *Mourera fluviatilis*. Egg-apparatus with embryo-sac. The upper cell, which has been formed by division of the spore mothercell with its two nuclei is yet visible; below it we meet first the two synergids, then the egg and at last the embryo-sac with its nucleus and the degenerated antipodal nucleus. Mag. $\times 1000$.
- Fig. 9. *Mourera fluviatilis*. Top of the nucellus with a pollen-tube passing between two cells of the epidermis and fusing with one of the synergids. This synergid is again fusing with the egg, the

vermiform male nucleus in the act of entering the egg. Mag. $\times 1000$.

Fig. 10. *Mourera fluviatilis*. Top of the nucellus with degenerating epidermiscells and fertilized egg. The nucleus of the egg shows its origin from two nuclei. Mag. $\times 1000$.

Fig. 11. *Mourera fluviatilis*. Fertilised ovule with fourcelled pro-embryo, which is pushed forward into the pseudo-embryo-sac. The walls of the inner row of cells of the inner integument somewhat thickened. Mag. $\times 225$.

Fig. 12 and 13. *Oenone Richardiana*. Two transverse sections of the same ovule. In the lower one (fig. 12) the pseudo-embryo-sac is visible in the middle with 6 nuclei and is surrounded by the two cell-layers of the inner integument. In the upper one (fig. 13) the part of the nucellus in the endostomium has been cut; here the megaspore is surrounded by one layer of epidermiscells. Mag. $\times 1000$.

Fig. 14. *Apinagia species*. Nucellus and inner integument of an ovule where the pseudo-embryo-sac has formed (three of its nuclei are visible). The two syner-gids with the egg and embryo-sac are to be seen in the top of the nucellus. Mag. $\times 580$.

Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze

von

K. ZIJLSTRA.

Assistent am botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

(Hierzu drei Tafeln und eine Textfigur.)

EINLEITUNG.

Wenn wir in den Lehrbüchern der Botanik nachschlagen, was über die Markstrahlen angegeben wird, sehen wir, dass zwar manches gesagt wird über die Höhe und Breite, dass auch über die sehr allgemein in Tangentialschnitten sichtbare Spindelform gesprochen wird, aber über die Frage, wie ein Markstrahl aussehen würde, wenn wir ihn in seiner ganzen radialen Ausdehnung zu Tage gebracht hätten, bekommen wir keine Auskunft. Es werden zwar oft perspektivische Figuren von Stämmen gegeben ¹⁾, in

-
- 1) Frank. Lehrbuch der Botanik I, 1892, p. 199, Fig. 141.
Luerssen. Grundzüge der Botanik, 5. Aufl. 1893, p. 62, Fig. 38.
Vines. A students' textbook of Botany, 1895, p. 201, Fig. 152.
Belzung. Anatomie et physiologie végétales, 1900, p. 346, Fig. 488.
Warming. Den Almindelige Botanik, 1900, p. 299, Fig. 341.
Bonnier et Sablon. Cours de Botanique, 1905, p. 209, Fig. 283.
Chodat. Principes de Botanique, 1907, p. 247, Fig. 242.
Strasburger, Noll, Schenck, Karsten. Lehrbuch der Botanik, 9. Aufl. 1908, p. 411, Fig. 139.

denen eine Radialfläche mit Markstrahlen sichtbar ist, aber es sind immer nur ganz jungen Stämmen entlehnte Beispiele. Sie sind zudem nicht nach der Natur angefertigt, sondern schematisch und mutmasslich wohl nicht sehr genau mit der Wirklichkeit übereinstimmend. Sie zeigen ausser dem Mark viele Markstrahlen, von denen einige erst ziemlich spät im sekundären Holze entstanden sind, andere aber mit dem Mark zusammenhängen. Die Höhe jedes Markstrahls ist in solchen Figuren konstant und der Augenschein lehrt auch, dass ein Markstrahl in wenigen Jahren in dieser Hinsicht nur wenig variiert. Auf die Frage, wie es aber mit der Höhe der Markstrahlen im sekundären Holze alter Stämme steht, ob sie vielleicht nach dem Kambium zu höher oder niedriger werden, finden wir in den Lehrbüchern keine Antwort. Es ist dies auch leicht zu erklären, denn in der Literatur finden sich nur sehr unvollständige Höhenangaben, welche sich nur auf eine oder sehr wenige Messungen desselben Markstrahls beziehen.

Der einzige, der über eine Höhenzunahme der Markstrahlen berichtet, ist Nördlinger¹⁾, der in seiner Arbeit die Höhe für viele Fälle in Millimetern angibt. Diese Zahlen betrachtet er aber nur als mittlere Werte, denn er sagt: „Ganz scharfe Angaben lassen sich übrigens nirgends machen, weil Höhe und Breite der Spiegel in deren Verlauf zur Rinde zunehmen.“ Aber in seinem Buche wird nicht angegeben, wie er zu diesem Ergebnis gekommen ist.

Uebrigens fehlen in der Literatur Angaben über das Verhalten der Höhe der Markstrahlen während ihres Verlaufs durch viele Jahresringe vollkommen. Nur findet man bei verschiedenen Autoren Angaben über die Höhe von

1) Nördlinger. Die technischen Eigenschaften der Hölzer, Stuttgart, 1860, p. 9.

Markstrahlen, je an einer einzigen Stelle derselben gemessen.

Th. Hartig ¹⁾ zum Beispiel gibt die Höhe vieler Markstrahlen an in der Anzahl der Stöcke, das heisst der Zellenlagen, ausgedrückt. Auch Blits ²⁾ hat in einer einzigen Tangentialfläche gemessen bei tropischen Hölzern, von deren er viele Höhen angibt. Essner ³⁾ hat die Höhe von Coniferenmarkstrahlen in der Anzahl der Zellen bestimmt, aber wenn er auch die Werte für viele Markstrahlen in verschiedenen Jahresringen gibt, so hat er doch nie die Höhen desselben Markstrahls in allen diesen Jahresringen gemessen. Ausführlicher als in den meisten Lehrbüchern der Fall ist, spricht Strasburger ⁴⁾ in seinem Lehrbuche der Botanik über die Markstrahlen, aber nur beiläufig über ihre Höhe; bestimmte Messungen werden nicht angegeben, ebensowenig wie in seinen „Leitungsbahnen“⁵⁾, wo die Rede ist von *Aristolochia* und *Vitis*, die in 3,5 cm dicken Stämmen „vielfach nicht 0,5 cm“ erreichende Markstrahlen haben.

Wenn wir diese spärlichen Angaben sehen, wird es also nicht Wunder nehmen, dass man in den Lehrbüchern keine eingehende Darstellung der Markstrahlgestalt auf Radialflächen dicker Stämme findet.

1) Th. Hartig. Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands, 1855.

2) Blits. De anatomische Bouw der Oost-Indische IJzerhoutsoorten en van het Djatihout. Bulletin v. h. Koloniaal Museum te Haarlem, No. 19, 1898.

3) Essner. Ueber den diagnostischen Werth der Anzahl und Höhe der Markstrahlen bei den Coniferen. Abh. der Naturf. Ges. zu Halle, Bd. XVI, 1883.

4) Strasburger, Noll, Schenck, Karsten. l. c. p. 120.

5) Strasburger. Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen, 1891, p. 258.

Nicht nur über die Höhenverhältnisse der Markstrahlen in ihrem Verlaufe, sondern auch über das gegenseitige Verhalten der sogenannten grossen und kleinen Markstrahlen und der Markverbindungen findet man in der Literatur nur unsichere Angaben. Bevor ich aber darauf näher eingehe, werde ich mir erlauben, einige Worte über die Terminologie, welche man hier benutzt, zu sagen.

Es werden die Markstrahlen von den meisten Autoren unterschieden in primäre und secundäre. Diese Nomenklatur ist jedoch wenig zutreffend, weil im sekundären Holze doch alle Markstrahlen gänzlich aus sekundären Elementen bestehen. Im Folgenden werde ich deshalb die viel rationellere Nomenklatur De Bary's ¹⁾ anwenden, indem ich die mit dem Mark zusammenhängenden Markstrahlen **grosse** nenne, im Gegensatz zu den **kleinen**, die erst im Laufe des Dickenwachstums des Stammes entstehen.

In den Lehrbüchern sucht man nun auch vergebens nach einer klaren Darstellung des Verhältnisses zwischen den kleinen und den grossen Markstrahlen, und der Beziehungen, die zwischen den grossen Markstrahlen und den Markverbindungen bestehen. Dennoch findet man in der Literatur verschiedene Angaben über diesen Gegenstand, aus denen bei einiger Ueberlegung der wahre Sachverhalt sich feststellen lässt, wenn man auch zugeben muss, dass diese Angaben nur auf gelegentliche und nicht zur Klarlegung des hier besprochenen Sachverhaltes angestellte Beobachtungen sich stützen.

Eine bekannte Tatsache ist es, dass die primären Markverbindungen in ganz jungen Stämmen, im Gegensatz zu den im späteren Holze sich vorfindenden, mindestens

1) De Bary. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877, p. 475.

so hoch sind wie die Internodien. Es ist dies leicht abzuleiten aus dem Abschnitt über den Gefässbündelverlauf der Dikotyledonen in De Bary's vergleichende Anatomie ¹⁾. Auch weiter bei der Besprechung der *Casuarinen* sagt dieser Autor, dass der innere, älteste Teil der breiten Markstrahlen, das heisst die Markverbindung, ohne Unterbrechung durch das ganze Internodium geht ²⁾. Wie ich auch selbst wahrnehmen konnte, ist dies leicht zu sehen an 1-jährigen *Buchen-* und *Aristolochiazweigen*.

Man könnte nun aber nach De Bary, § 134, zu der Meinung kommen, dass dieser Zustand bei mehreren Pflanzen auch in den später gebildeten Teilen des Holzes bleibend ist, z. B. bei *Berberis*, *Casuarinen*, *Aristolochia*, *Atragene*, *Clematis*; oder nach Strasburger ³⁾ bei vielen *Lianen*. Es erscheint mir aber, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, sehr fraglich, ob das zutreffend ist, und auch De Bary selbst spricht sich schon an anderer Stelle in diesem Sinne aus, indem er angibt, dass bei *Casuarinen* die breiten Markstrahlen (die in ihrem innersten Teil mit den Markverbindungen identisch sein müssen) nach aussen zu durch ein „spitzmaschiges unregelmässiges Netz kleiner Stränge“ geteilt werden ⁴⁾. Auch Blits ⁵⁾ hat über *Casuarinen*markstrahlen geschrieben, und aus seinen Angaben und Zeichnungen können wir sehen, dass wir hier im späteren Holze keineswegs mit einheitlichen grossen Markstrahlen von gleicher Höhe wie die primären Markverbindungen zu tun haben, sondern nur mit Komplexen hart neben und über einander verlaufender, nicht sehr hoher Markstrahlen.

1) De Bary. l. c. § 61.

2) De Bary. l. c. p. 475.

3) Strasburger, Noll, Schenck, Karsten. l. c. p. 120.

4) De Bary. l. c. p. 475.

5) Blits. l. c. p. 22, 25.

Dieselben Beobachtungen finden wir auch schon in der älteren Literatur bei Göppert¹⁾, der von „Holzzellen“ spricht, die die „grossen Markstrahlen“ der *Casuarinen* unduliert in tangentialer Richtung durchsetzen; wie weit dies in radialer Richtung der Fall ist, wurde aber nicht von ihm beschrieben, wahrscheinlich weil er nur eine einzige Tangentialfläche beobachtet hatte. Mit den „grossen“ Markstrahlen werden hier offenbar die in tangentialen Schnitten sichtbaren Markstrahlkomplexe gemeint, welche man im *Casuarinenholze* oft findet. Göppert gibt eine Zeichnung eines solchen Markstrahlkomplexes in Tangentialansicht, die übereinstimmt mit meinen Zeichnungen von der Zersplitterung eines grossen Markstrahls bei *Aristolochia ornithocephala*.

Aus dergleichen Angaben kann man folgern, dass das Verschwinden der Markverbindungen im späteren Holze darauf beruht, dass dieselben durch die Bildung schief verlaufender Faserbündel in zahlreiche relativ niedrige grosse Markstrahlen aufgelöst werden. Was *Aristolochia* betrifft, so habe ich durch eigene eingehende Untersuchung feststellen können, dass die hohen Markverbindungen nach aussen indertat dergleiche bedeutende Veränderungen erleiden.

Analoge Tatsachen, wie die eben bei *Casuarinen* und *Aristolochia* besprochenen, findet man öfters in der Literatur. Die Autoren teilen dann mit, dass in den primären Markverbindungen sogenannte „Zwischenbündel“ auftreten, die meist mit einander anastomosieren und also jede einzelne Markverbindung in viele, weniger hohe, oft auch viel dünnere Markstrahlen verteilen.

Bei Th. Hartig finden wir z. B. einige solche Angaben über eine „Zersplitterung der grossen Markstrahlen durch

1) Göppert. Bemerkungen über den anatomischen Bau der *Casuarinen*. *Linnaea* XV, 1841—42.

zwischen tretenden Holzfasern" 1) bei *Carpinus*, *Corylus* und *Alnus*. Gewiss haben wir auch hier zu tun mit einer Auflösung im oben erörterten Sinne.

Aehnliches wie Göppert von den *Cusuarinen* sagt, beschreibt Sanio 2) auch von *Clematis Vitalba*, nämlich das „in schräger Richtung auftreten von Gefässbündeln in den grossen, mehrreihigen Markstrahlen“. Die Auflösung der „scheinbar breiten Markstrahlen“ von *Carpinus betulus* „in sehr genäherte feine Strahlen“ wird auch von Moeller 3), sei es nur beiläufig, angedeutet; ebenso von Stam 4), der auch noch *Alnus glutinosa* als Beispiel anführt.

Strasburger 5) hat bei *Vitis*, *Aristolochia*, *Akebia* und *Clematis* in den „fortlaufenden“ (d. h. sehr hohen) Markstrahlen schräge Stränge, aus Tracheiden, Holzparenchym und auch weiten Gefässen bestehend, gefunden, die nach ihm schräge Brücken darstellen, die die einzelne Holzstränge innerhalb des Internodiums in Verbindung bringen.

Schliesslich ist noch bei zwei Autoren, Büsgen 6) und Marshall Ward 7), die Rede von aus zahlreichen kleineren zusammengesetzten grösseren Markstrahlen im *Carpinusholz*; es sind dies aber auch nur kurze Erwähnungen, denen keine eingehende Untersuchung zu Grunde liegt.

Man kann also sagen, dass zwar in der Literatur die Frage nach dem späteren Verhalten der ursprünglichen Markverbindungen öfters gestreift wurde, und die obigen

1) Th. Hartig. l. c. p. 257, 366.

2) Sanio. Botan. Zeitung, 1863, p. 127.

3) Moeller. Beitr. zur vergl. Anatomie d. Holzes. Denkschr. d. kaiserl. Akad. d. Wissenschaften. Wien, Bd. 36, 1876, p. 321,

4) Stam. Het hout, 1888, p. 341, 374.

5) Strasburger. Leitungsbahnen, p. 258, 602.

6) Büsgen. Bau und Leben unserer Waldbäume, 1897, p. 74.

7) Marshall Ward. Timber and some of its diseases, 1897, p. 44.

Literaturangaben machen es auch sehr wahrscheinlich, dass die ursprüngliche Markverbindung aufgelöst wird in mehrere niedrigere, bisweilen auch weniger breite Markstrahlen, die jedoch alle mit dem Mark zusammenhängen bleiben, aber die dieser Auffassung zu Grunde liegenden Tatsachen sind meist nur gelegentlich in einzelnen Tangentialflächen gemachte Beobachtungen. Die einzige Methode, welche hier zum Ziele führen könnte, nämlich die Beobachtung einer Markverbindung oder eines Markstrahls in seiner ganzen radialen Ausdehnung, hat man bisher nie angewendet und so kann es nicht wundern, dass bestimmte Vorstellungen über diesen Gegenstand bis jetzt in den Lehrbüchern fehlen.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung ist nun, mit Hilfe dieser Methode sicher festgestellte Tatsachen über das Verhalten der Markverbindungen und Markstrahlen zu gewinnen.

An erster Stelle wird die Lösung der Frage versucht werden, wie sich die Markstrahlen verhalten, wenn wir sie in ihrer ganzen radialen Ausdehnung untersuchen; nämlich ob ein Markstrahl überall gleich hoch ist, oder ob die Höhe in den verschiedenen Jahresringen wechselt.

Weil es nicht möglich ist, aus einem alten Stamme einen ganzen Markstrahl unverletzt auszupräparieren, habe ich von einigen Markstrahlen in einem alten *Buchen-* und *Eichenstamm* die Höhe in vielen einander naheliegenden Jahresringen bestimmt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung stimmen mit der Angabe *Nördlingers* ¹⁾, was die Höhenzunahme der Markstrahlen nach aussen betrifft, überein; übrigens ergab es sich, dass dieselben sich nicht so ganz einfach verhalten.

An zweiter Stelle wird untersucht werden, ob die grossen

1) *Nördlinger*, l. c. p. 9.

und kleinen Markstrahlen noch andere Unterschiede darbieten als den, dass nur die grossen mit dem Mark zusammenhängen und die kleinen erst später entstehen. Schliesslich werden wir die Beziehung zwischen den grossen Markstrahlen und den primären Markverbindungen klarlegen können. Wir werden dabei untersuchen, woher es kommt, dass in Tangentialschnitten des älteren sekundären Holzes keine Spur von den sehr hohen Markverbindungen zurückgefunden wird, die doch so leicht in einem einjährigen abgeschälten Buchenzweig zu sehen sind.

Die Untersuchung der grossen Markstrahlen fand in erster Linie statt bei der Buche, wo auch das Verhältnis zwischen diesen und den Markverbindungen studiert wurde.

Auch die grossen Markstrahlen von *Aristolochia Siphon* wurden untersucht. Obgleich das Holz dieser Liane in seinem Bau sehr verschieden ist von dem der Buche, zeigte sich hier doch eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten der grossen Buchenmarkstrahlen. Welche Unterschiede bestehen, wird nachher, bei der Beschreibung der einzelnen Beobachtungen, besprochen werden.

M E T H O D E.

Wie ich oben schon andeutete, ist es unmöglich in einem alten Stamm einen Markstrahl in seiner ganzen Ausdehnung zur Anschauung zu bringen. In einem sehr günstigen Fall, wo schon ein grosser Teil eines Markstrahls durch Spaltung beim Eintrocknen einer Buchenquerscheibe zu Tage gekommen war, habe ich es versucht, ihn weiter zum Vorschein zu bringen, dieses aber sehr bald aufgeben müssen. Auch bei grösster Sorgfalt beim Entfernen der den Markstrahl noch verdeckenden Holzfasern war ich nie sicher, dass keine Teile des Markstrahls selbst weggeschnitten wurden.

Ein anderes Verfahren kann aber sehr gut zu einer klaren Einsicht in die Gestalt des Markstrahls führen. Dieses besteht hierin, dass durch das Holz eines Baumstammes von aussen nach innen gehend, mit gleichen Zwischenräumen stets neue Tangentialflächen blossgelegt werden. Auf der an der Periferie des Stammes liegenden Tangentialfläche wird ein Markstrahl bezeichnet und seine Höhe gemessen. Dieser selbe Markstrahl wird nun auf allen weiter nach innen angefertigten Tangentialflächen wieder aufgesucht und gemessen.

Ich habe diese Methode in der folgenden Weise bei Eiche und Buche angewendet. Aus Querscheiben alter Baumstämme habe ich in radialer Richtung rechteckig prismatische Stücke ausgesägt, so dass die kleinen Endflächen nach der Rinde, beziehungsweise nach dem Marke zugekehrt waren.

Nachdem die Anzahl der Jahresringe in dem Prisma bestimmt war, wurde mit der Säge das ganze Prisma durch den Endflächen parallele, gleich weit voneinander entfernte Schnitte in Scheibchen zerlegt. Diese Scheibchen wurden von aussen nach innen gehend numeriert um Verwechslungen vorzubeugen. Jede nach der Rinde zugekehrte Fläche wurde geglättet durch Abhobeln und nachheriges Abreiben mit Sandpapier ¹⁾. Hierdurch werden die Markstrahlen besonders gut sichtbar; sie heben sich wie dunkle Linien auf dem helleren Hintergrund der Holzfasern hervor.

In der äusseren, dem Kambium zugekehrten Endfläche wählte ich mehrere Markstrahlen aus und jede wurde mit einem in Tusche beigeschriebenen Buchstabe angedeutet.

1) Diese Methode um Holz zu glätten findet man in: Moll und Janssonius. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten, Bd. I, 1906. p. 23.

Es wurden die so ausgewählten Markstrahlen in allen folgenden polierten Flächen aufgesucht und jeder mit seinem Buchstaben bezeichnet.

Nicht immer ist es leicht, in einer folgenden Tangentialfläche denselben Markstrahl wiederzufinden, denn es können bisweilen viele fast gleiche hart nebeneinander liegen. In solchen Fällen bringt uns die regelmässige Form und die gleiche Grösse der Scheibchen Aushilfe, denn es ist dadurch möglich, die Koordinaten des Ober- und Unterendes des Markstrahls in mehreren vorhergehenden Flächen zu bestimmen, wobei dann eine Ecke der Fläche als Nullpunkt und die hiervon ausgehenden Kanten als Koordinatenachsen fungieren. Auf diese Weise wurde der bezügliche Markstrahl immer mit Sicherheit zwischen anderen aufgefunden.

In jeder Tangentialfläche habe ich die Höhe des Markstrahls mit einem Zirkel gemessen, und sogleich auf Millimeterpapier eingezeichnet, mit Zwischenräumen, die denen der Tangentialflächen gleich waren. Auf dem Millimeterpapier entstanden so zwei Reihen von Punkten, eine obere und eine untere Reihe; die Verbindungslinien der Punkte jeder Reihe stellen also die obere und untere Grenze des Markstrahls dar.

Weil die Figuren der Markstrahlen hier durch Interpolation zustande kommen, ist die Genauheit dieser Methode natürlich abhängig von der Dicke der Scheibchen, die nun so gewählt ist, dass Fehler sehr unwahrscheinlich sind. Dies geht schon hieraus hervor, dass die aufeinander folgenden Messungen meist sehr regelmässig variieren. Auch habe ich in dem oben genannten Fall, wo ein Markstrahl über eine grosse Strecke auf seiner Radialfläche zu sehen war, eine Kontrolle, die es unwahrscheinlich macht, dass die Markstrahlen irgendwo grosse Sprünge machen. Weiter unten bei der Behandlung der kleinen Buchen-

markstrahlen werde ich hierauf noch zurückkommen.

Bei der Untersuchung der grossen Markstrahlen von *Aristolochia* galt der Hauptsache nach dasselbe Prinzip, insofern auch hier die Höhenbestimmungen in Tangentialflächen stattfanden. Nur wurden hier keine Holzprismen ausgeschnitten um sie in tangentielle Stücke zu zerlegen, sondern es wurden die lebenden Stammstücke einfach zuerst entrindet; nach Untersuchung eines bestimmten Markstrahls wurde nun ein überall gleich dickes tangenciales Streifchen Holz entfernt, um in dem so blossgelegten neuen Niveau den Markstrahl weiter zu studieren. Bei dieser letzten Methode war es natürlich leicht, den betreffenden Markstrahl weiter nach innen zu verfolgen, ohne Verwechselungen befürchten zu müssen.

U N T E R S U C H U N G E N .

Die Beschreibung der Höhenbestimmungen zerfällt in zwei Hauptteile: 1. werde ich handeln von den *kleinen* Markstrahlen von *Fagus sylvatica* L. und *Quercus Robur* L.; 2. von den *grossen* Markstrahlen von *Fagus sylvatica* L.; daran wird sich die Besprechung einiger Beobachtungen über die Zersplitterung der primären Markverbindungen bei *Aristolochia Siphon* L'Hérit. und *Aristolochia ornithocephala* Hook. anschliessen.

ABTEILUNG I.

Die kleinen Markstrahlen.

Fagus sylvatica L.

Es stand mir für diese Untersuchung eine Querscheibe eines Buchenstammes mit 56 Jahresringen zur Verfügung. Der Durchmesser war ungefähr 36 cm; Kambium und Bast

waren nicht mehr vorhanden, das Mark war deutlich und es strahlten viele grosse Markstrahlen davon aus; weiter nach aussen fanden sich sehr viele kleine Markstrahlen. Die meisten liefen nicht gerade vom Zentrum nach der Rinde zu, sondern waren mehr oder weniger bogig auf dem Querschnitt. An einer Stelle, wo möglichst viele in ihrer ganzen Ausdehnung ziemlich gerade verliefen, wurde in radialer Richtung ein rechteckiges Prisma ausgesägt, derartig dass sich in der einen Endfläche das Mark, in der anderen aber die Aussenseite des Stammes befand. Die Endflächen waren Quadrate mit 6.5 cm langen Seiten.

Das ganze Prisma wurde nun durch den Endflächen parallele Sägeschnitte in 25 Scheibchen zerlegt; alle Schnitte waren 1 cm voneinander entfernt.

In der Aussenseite des ersten (äussersten) Scheibchens wurden nun 5 Markstrahlen ausgewählt, welche, wie eine oberflächliche vorläufige Untersuchung lehrte, sehr weit ins Innere des Stammes zu verfolgen waren und diese wurden in allen Scheibchen, so weit sie zu finden waren, mit den Buchstaben *a* bis *e* bezeichnet. Auf welche Weise ich die Messungen ausführte, wurde oben schon besprochen.

Die Resultate der Messungen dieser 5 Markstrahlen finden sich zusammengestellt in den Zeichnungen *a* bis *e* Tafel II, in natürlicher Grösse.

Die gestrichelte Vertikallinie an der rechten Seite der Tafel entspricht dem Mark; die linken Enden der Figuren stimmen mit der Aussenseite des äussersten Scheibchens überein. Die Zahlen unter den Figuren geben die Nummern der Tangentialflächen der Scheibchen an, in welchen die Messungen stattfanden.

Wir sehen also, dass der Markstrahl *a* erst in Scheibchen No. 22 auftritt, denn in der Tangentialfläche No. 23 ist er noch nicht zu finden; er gehört also zu den kleinen Markstrahlen. Die Höhe beträgt anfangs nur etwa 1 mm

wächst aber langsam im späteren Holze. In der Fläche No. 20 erscheint gerade unter a in geringer Entfernung von diesem ein neuer, ungefähr $\frac{3}{4}$ mm hoher Markstrahl, der schon in Fläche No. 18 a soweit genähert ist, dass beider Grenzen sich gerade einander vorbeischieben, indem sie nur noch durch einzelne schief verlaufende Fasern getrennt bleiben. Das Ganze macht nun im Tangentialschnitt den Eindruck eines einzigen Markstrahls der durch wenige Fasern unterbrochen ist, wie solches in der „Mikrographie des Holzes“ von Moll und Janssonius¹⁾ sehr oft beschrieben ist, bisjetzt für Hölzer aus den Familien der *Dilleniaceae*, *Anonaceae*, *Capparideae*, *Violariaceae*, *Bixineae*, *Pittosporaceae*, *Guttiferae*, *Ternstroemiaceae*, und *Dipterocarpeae*.

Diese Erscheinung habe ich in den Figuren angegeben durch eine einzige Linie, die also der Stelle entspricht, wo schief laufende Fasern den scheinbar einheitlichen Markstrahl durchsetzen.

Im Scheibchen No. 13 hört die Unterbrechung auf. In der Fläche No. 13 ist aber eine neue Unterbrechung an einer höheren Stelle sichtbar, die sich bis zum Kambium fortsetzt. Eine zweite Unterbrechung finden wir von der Fläche No. 11 bis zu No. 4; zwischen diese beiden Flächen ist Markstrahl a also in 3 Stücke zerlegt.

Wie oben schon gesagt, fingen die 2 niedrigen, frei voneinander entstehenden Markstrahlen an mit einer Höhe von 1 bzw. $\frac{3}{4}$ mm. Die definitive Höhe des Markstrahls a im 56. Jahresring, wo er aus 2 Teilen zusammengesetzt erscheint, also in der unmittelbaren Nähe des Kambiums, beträgt aber 4,5 mm; das Markstrahlgewebe hat sich also merklich vergrößert.

Die Markstrahlen b und c zeigen ein ganz anderes Ver-

1) Moll und Janssonius. l. c. Bd. I, 1906.

halten; *b* entsteht im selben Scheibchen wie *a*; *c* aber tritt schon viel früher auf, nämlich sehr nahe am Mark, im Scheibchen No. 24. Die Höhe von *b* und *c* ist beim Anfang 0,5 mm bzw. 1 mm, und nimmt auch hier stetig nach aussen zu, um in der äussersten Tangentialfläche gut 2,5 bzw. 3 mm zu erreichen. In diesen beiden Markstrahlen werden keine Unterbrechungen gefunden.

Mehr mit *a* übereinstimmend zeigen sich die Markstrahlen *d* und *e*. Beide fangen sie an im Scheibchen No. 23; wie die obigen mit sehr geringer Höhe, die für *d* in der Tangentialfläche No. 23 nur gut 1 mm, für *e* gut 0,5 mm beträgt. Wenn wir *d* nach aussen verfolgen, sehen wir wieder eine stetige Höhezunahme; in der Fläche No. 14 ist er schon 3,5 mm hoch, aber hier tritt senkrecht unter *d*, und nur in sehr geringer Entfernung, ein neuer sehr niedriger Markstrahl auf, nur 0,5 mm hoch und im Tangentialschnitt ganz dünn. Dieser wird bald etwas höher, so dass in der Fläche No. 12 sein Oberrand mit dem Unterrande von *d* in gleicher Höhe und unmittelbar neben diesem gekommen ist. Hier haben wir also wieder den selben Fall wie bei *a*. In der Fläche No. 12 sehen wir nun einen scheinbar einheitlichen Markstrahl, durch wenige schief laufende Fasern unterbrochen. Diese Unterbrechung tritt zuletzt noch auf in der Fläche No. 10. Im Scheibchen No. 9 vereinigt sich also der neue kleine Markstrahl mit dem höheren, über denselben gestellten. Inzwischen hat sich auch im Scheibchen No. 11 noch ein sehr niedriger Markstrahl hinzugefügt, der bereits im Scheibchen No. 8 mit dem grösseren verschmilzt.

Von der Fläche 9 an nach aussen zu sehen wir nun einen einheitlichen Markstrahl, der durch Zusammenfügung von drei niedrigen, aber der Höhe nach wachsenden Markstrahlen, entstanden ist, und beim Kambium eine Höhe von gut 5 mm erreicht.

Markstrahl *e* wächst anfänglich auch langsam, bis in der Fläche No. 16 sich ein neuer, etwa $\frac{3}{4}$ mm hoher Markstrahl zeigt, von *e* nur durch einige schief laufende Fasern getrennt. Im Scheibchen No. 14 findet schon die Verschmelzung mit *e* statt. Wir haben hier mit derselben Erscheinung zu tun, wie bei den Markstrahlen *a* und *d*. In derselben Weise, wie es in der Fläche No. 11 bei *d* der Fall ist, grenzt auch hier der neu auftretende Markstrahl unmittelbar an *e*. Vom Scheibchen No. 14 an setzt sich der Markstrahl weiter nach aussen ungeteilt fort, mit Ausnahme einer kleinen Strecke. Nur von Fläche No. 11 bis No. 9 ist nämlich eine Unterbrechung durch schiefe Fasern zu beobachten. Dieser Markstrahl ist in seinem äussersten Teil gut 4 mm hoch geworden, so dass auch hier ein merklicher Höhenzuwachs zu konstatieren ist.

Wir haben nun in allen den 5 untersuchten Markstrahlen eine deutliche Höhenzunahme gesehen nach dem Kambium zu. Sie beträgt während ungefähr 45 Jahre etwa das 4- bis 5-fache der Höhe des eben gebildeten Markstrahls. Wir wissen nun aber auch, dass die definitive Höhe auf zwei Weisen zustande kommen kann, nämlich entweder dadurch, dass ein einziger Markstrahl einfach der Höhe nach wächst, oder durch Zusammenfügung und Verschmelzung von zwei oder mehr niedrigen Markstrahlen. Im letzteren Fall ist sowohl in den noch nicht zusammengeschmolzenen Teilen, wie in dem durch Verschmelzung entstandenen Teil auch eine Höhenzunahme nach dem Kambium zu beobachten. Die Markstrahlen verlaufen ziemlich genau horizontal im Stamm. Wie aus meinen Figuren ersichtlich ist, sind sie aber alle in derselben Weise in vertikaler Richtung etwas gebogen. Ob sie nach unten oder nach oben gebogen sind, war nicht mehr zu bestimmen, denn an der Querscheibe war es nicht zu sehen, welche Seite nach oben zugekehrt gewesen war.

In zwei der untersuchten Markstrahlen, in *a* und *e* sahen wir bestimmte Strecken horizontal unterbrochen durch eine im Tangentialschnitt schief laufende, dünne Faserschicht.

Es wäre nun denkbar, dass wir hier entweder zu tun hätten mit einer sich in radiale Richtung einheitlich fortsetzender Faserschicht, wie ich in den Figuren gezeichnet habe, oder mit stellenweise auftretenden, den Markstrahl schief durchsetzenden Faserbündeln. Die erste Auffassung aber ist gewiss richtig, denn ich habe Beispiele radial sich gleichmässig weit fortsetzender Unterbrechungen wahrnehmen können in einem sehr weit radial blossgelegtem Markstrahl. Die Buchenquerscheibe nämlich, aus welcher das Holzprisma ausgesägt worden war, fing beim Eintrocknen nach einiger Zeit an, sich radial zu spalten, wodurch grosse Strecken von Markstrahlen in den Radialflächen zu Tage kamen. Man konnte hier sehr deutlich die Unterbrechungen sehen und hier ergab sich, dass sie verursacht werden durch radial sich weit fortsetzende Faserbänder.

In der Figur 3, Tafel IV, einer Photographie eines Markstrahls, der durch Eintrocknen des Holzes an den Tag gekommen war, sehen wir einen solchen Fall vorgeführt. Die linke Seite der Figur ist nach dem Kambium zugekehrt. Bei C finden wir das jüngste Holz, das an das Kambium grenzte; der breite dunkle Streif ist der Markstrahl in Radialansicht. Ueber eine Strecke von gut 10 cm vom Kambium abgerechnet ist er blossgelegt, in der Figur von C bis M; weiter nach rechts, also nach dem Marke zu, wird er noch durch Holzfasern bedeckt. Von F bis M sehen wir nun deutlich eine horizontal verlaufende Unterbrechung, die zustande kommt durch Fasern, die hier den Markstrahl durchsetzen. Diese Fasern bedecken zwischen F und M noch teilweise den oberen Teil des Markstrahls und verlaufen hinter dem unteren Teil nach unten; unmittelbar

rechts von F, wo die Fasern abgebrochen sind, ist dieses Verhalten deutlich zu sehen; so auch bei M, wo ich die den oberen Teil des Markstrahls bedeckenden Fasern weggekratzt habe.

In dieser Photographie ist weiter sichtbar, dass die Höhe des Markstrahls etwas wächst nach dem Kambium zu; zudem ergibt es sich hier, dass der Verlauf ein sehr regelmässiger ist: die Höhe zeigt keine plötzliche Aenderungen, ebensowenig wie in den übrigen durch Spaltung der Querscheibe zu Tage gekommenen Markstrahlen. Die Methode der Messung in Tangentialflächen, die 1 cm voneinander entfernt sind, ist also ohne Zweifel zuverlässig.

Quercus Robur L.

Hier wurde dasselbe Verfahren angewendet wie oben bei *Fagus sylvatica*. Eine Querscheibe einer ungefähr 360-jährigen *Eiche* mit einem Durchmesser von 77 cm war im Botanischen Laboratorium in Groningen vorhanden. Diese Scheibe stammte von einer *Eiche* aus Fontainebleau und war vom Herrn Prof. Dr. J. C. Kapteyn dem Laboratorium geschenkt worden. Aus dieser Scheibe wurde ein radiales rechteckiges Prisma ausgesägt, dessen Endflächen 3,6 cm breit und 5,5 cm hoch waren, das aber nicht bis zum Mark und auch nicht ganz bis zum Kambium reichte. Die Länge des Prismas, also die Ausdehnung in radiale Richtung betrug nur 11 cm, trotzdem enthielt es nicht weniger als 140 Jahresringe, nämlich Jahresring No. 195 bis No. 335.

Das Prisma wurde mit der Säge in 18 tangentiale Scheibchen geteilt von nahezu gleicher Dicke. Die nach der Rinde gekehrten Tangentialflächen zeigten sehr deutliche, hohe, Markstrahlen; fünf derselben, mit den Buchstaben *a* bis *e* bezeichnet, wurden gemessen.

In Tafel III finden wir die Resultate dieser Höhenmes-

sungen in natürlicher Grösse zusammengestellt in den Figuren *a* bis *e*.

Die rechte Seite der Figuren ist dem Mark zugekehrt. Die Zahlen unter den Figuren entsprechen den Nummern der Tangentialflächen in welchen die betreffenden Messungen statt fanden.

Was die Markstrahlen *d* und *e* betrifft, sehen wir nichts besonderes; in der innersten Tangentialfläche haben sie eine Höhe von 6,5 mm. Nach aussen zu wachsen sie nur äusserst langsam, bis sie in Tangentialfläche No.1 eine Höhe von 9 bzw. 13,5 mm erreichen; diese Zunahme ist also in nahezu 140 Jahren zustande gekommen.

Markstrahl *b* ist etwas abweichend gestaltet insofern in seinem äusseren Teil die Höhe etwas schneller steigt. Anfänglich, in der Fläche No. 18, ist *b* 15,5 mm hoch; in der Fläche No. 1 beträgt die Höhe 26 mm.

Markstrahl *c* ist viel später entstanden als die oben genannten. Es muss sein Anfang im zehnten Scheibchen liegen, denn erst in der zehnten Tangentialfläche tritt er auf mit einer Höhe von 8 mm. In der Fläche No. 9 finden wir die Höhe abgenommen bis 5,5 mm, aber nun wächst sie fortwährend und misst in der Fläche No. 1 12 mm. Den Markstrahlen *b*, *d* und *e* gegenüber ist die letztere Höhenzunahme beträchtlich zu nennen.

Der Markstrahl *a* ist ein sehr hoher; in der Tangentialfläche No. 18 ist er bereits 21,5 mm hoch und nimmt auch noch ziemlich an Höhe zu. In der Fläche No. 6 aber ist eine Unterbrechung aufgetreten in der Form von einigen schief laufenden Fasern. Im weiter nach aussen folgenden Teil dieses Markstrahls setzt sich diese Unterbrechung fort, während die 2 Teilstücke sich etwas aus der ursprünglichen radialen Markstrahlfläche ausbiegen. Beide Teilstücke werden nach aussen höher, so dass die Ränder, die durch die schiefen Fasern getrennt sind,

schliesslich ein wenig aneinander vorbeischieben, wie zu sehen ist in der Figur, wo die gestrichelte Linie andeutet, dass der untere Rand des oberen Markstrahlteils hinter der Zeichenfläche liegt. Auch in der äussersten Fläche No. 1 ist im oberen Teil noch eine neue Unterbrechung sichtbar, so dass nun der Markstrahl in 3 Stücke zerlegt ist, die aber in den Tangentialflächen noch deutlich wie zusammengehörend erscheinen. Die Höhe dieses Komplexes hat 40,5 mm erreicht; in 140 Jahren hat sie sich nahezu verdoppelt.

Das Resultat der Messungen ist also auch hier wieder der Beweis der Höhenzunahme der Markstrahlen beim Wachsen des Baumes, gleichwie bei *Fagus sylvatica*. Die Unterbrechungen zeigen sich hier auf dieselbe Weise wie bei *Fagus*.

Wie aus den Figuren hervorgeht, zeigen die Markstrahlen in den Scheibchen No. 1, 2 und 3 eine fast konstante Höhe. Es liegt dieser äusserste Teil der Markstrahlen zwischen dem 320. und 335. Jahresring. Weil die Jahresringe 336 bis 360 in der Scheibe eine nur 1,5 cm dicke Holzschicht bildeten, ist es wohl wahrscheinlich, dass wir in den Figuren die maximale Höhe der Markstrahlen erreicht sehen. Die Frage liegt nun nahe, ob auch andere Elemente des Holzes an derselben Stelle eine maximale Dimension zeigen.

Als leicht isolierbare Elemente habe ich die Librifasern gewählt, um durch eine statistische Untersuchung deren Länge zu bestimmen. Aus jedem der Scheibchen No. 1, 4, 7, 10, 14 und 16 wurden 300 Librifasern gemessen. Die Präparate wurden in der folgenden Weise angefertigt. Holzsplitter aus den eben genannten Scheibchen wurden im Wasser liegend luftleer gepumpt und dann 2 Tage im Wasser gelassen um die Elemente etwas aufzuweichen. Dann wurden sie in siedender konzentrierter Sal-

petersäure mazeriert, und sobald sie gänzlich in ihre Bestandteile auseinander gefallen waren, wurden sie in viel kaltes Wasser ausgegossen. Die Libriformfasern sinken im Wasser.

Von diesen Libriformfasern wurden mikroskopische Präparate in Glycerin angefertigt. Das Messen der Länge geschah mit Objektiv a a und Mikrometerocular 2 von Zeiss, Stativ VIa mit aufsetzbarem beweglichem Objektisch.

Nach der von T. Tammes¹⁾ beschriebenen Methode wurden die Messungen aufgezeichnet und die Mediane M und der Variabilitätskoeffizient $\frac{Q}{M}$ bestimmt.

Das Ergebnis dieser Messungen war, dass die längsten Libriformfasern im Scheibchen No. 10, das heisst ungefähr im 250. Jahresringe liegen, jedenfalls zwischen den 220. und 270. Nach dem Kambium zu findet eine starke Abnahme der Fasernlänge statt, während nach dem Marke zu die Länge zuerst abnimmt, später aber wieder grösser wird. Es ist also kein Zusammenhang zu konstatieren zwischen der Veränderung in der Höhe der Markstrahlen und der Libriformfasernlänge.

Leicht übersichtlich werde ich die gefundenen Zahlen anführen in einer Tabelle, wo M und $\frac{Q}{M}$ die Mediane bzw. der Variabilitätskoeffizient, aus 300 Messungen bestimmt, bedeuten.

Scheibchen:	No. 1	No. 4	No. 7	No. 10	No. 14	No. 16
M in μ :	893,3	1073,5	1096,3	1237,3	1053,4	1113,8
$\frac{Q}{M}$:	0,16719	0,15845	0,15744	0,16193	0,16266	0,16291

1) T. Tammes. Der Flachsstengel. Eine statistisch-anatomische Monographie. Naturkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen, Derde Verzameling, Deel VI, Vierde stuk, 1907, p. 39—41.

Eine Tatsache, die vielleicht nicht zufällig ist, sei hier noch mitgeteilt, nämlich dass die Jahresringe 250 bis 260 die breitesten sind in dem untersuchten Prisma; die grösste Länge der Libriformfasern fällt hier also wohl zusammen mit der grössten Breite der Jahresringe. ¹⁾

Das Resultat meiner Untersuchungen ist sowohl bei *Fagus* wie bei *Quercus* ein fortwährend höher werden der kleinen Markstrahlen nach aussen. Dass bei steigendem Alter für eine Vermehrung des Markstrahlgewebes gesorgt wird, nämlich durch eine erhebliche Vergrösserung der *Anzahl* der kleinen Markstrahlen in den späteren Jahresringen, war schon längst bekannt. Nun sehen wir aber, dass auch die Vergrösserung der Markstrahlen selbst bei der Vermehrung dieser Gewebeart eine Rolle spielt. Es stehen diese Erscheinungen sehr wahrscheinlich in Beziehung mit der Tatsache, dass Assimilation und Transpiration ausgiebiger werden wenn die Baumkrone an Ausdehnung zunimmt. Die Pflanze bedarf eines immer grösseren Speicherraums für ihre Reservestoffe und vielleicht auch ist die Vermehrung des lebenden Gewebes unentbehrlich bei den höheren Ansprüchen, die der Baum der Saftsteigung stellt, wenn das Laub sich stets mehr entwickelt.

1) Von derselben Querscheibe, welcher mein Holzprisma entnommen war, ist auch vom Herrn Dr. J. J. Prins die Länge der Libriformfasern in einigen, zwar ausserhalb meines Primas fallenden Jahresringen bestimmt. Die Angaben findet man bei: Prins. De fluctueerende variabiliteit van microscopische structuren bij planten. Diss. Groningen, 1904, p. 38, 39. — Das Maximum der Libriformfasernlänge, von Prins gefunden, liegt auch in einer Zone von breiteren Jahresringen.

ABTEILUNG II.

Die grossen Markstrahlen.*Fagus sylvatica* L.

Zur vorläufigen Orientierung wurde zuerst ein junger, entrindeter Zweig betrachtet. Das Alter des Zweiges war 13 Jahre, wie sich leicht durch Zählung der Jahresringe feststellen liess. Es wurde von der einen Seite des Zweiges das Holz weggeschnitten bis auf den ersten Jahresring, wodurch also die grossen Markstrahlen des ersten Jahres zu Tage kamen. In dem lebenden Holze aber zeigten die Markstrahlen sich nicht sehr deutlich; deshalb wurde die neu hergestellte Oberfläche mit Jodjodkalium benetzt; die stärkereichen Markstrahlen wurden nun blauschwarz und zeichneten sich recht schön gegen das hellgefärbte Holz ab. Viele Markstrahlen zeigten eine beträchtliche Höhe; z. B. 6,7 cm, 9,8 cm und 10 cm.

Die andere Seite des Zweiges, die nur von der Rinde beraubt war, zeigte keine so hohe Markstrahlen. Der höchste hier gemessene war nur 2,5 cm. Mehrere sah ich hier gerade übereinander gestellt und nur sehr wenig durch einige schief laufende Fasern voneinander getrennt; sie gehörten offenbar zusammen und wären sodann nur Teile solcher hohen Markstrahlen, wie wir im Holze des ersten Jahres gesehen haben. Die Höhe einer Reihe solcher offenbar zusammengehörenden Stücke betrug in einem Fall 12,2 cm.

Die Annahme einer Zersplitterung der grossen Markstrahlen liegt also nahe. Sie wurde richtig befunden durch eingehendere Messungen an den Scheibchen des Buchenholzprismas, wovon in Abteilung I die Rede war. Das letzte Tangentialscheibchen, No. 25, enthielt das Mark; die ge-

glättete Tangentialfläche dieses Scheibchens zeigte das Holz des 3. Jahres und darin sehr deutlich etliche grosse Markstrahlen wie hohe, dunkle Linien. Ein dieser Markstrahlen konnte noch in vier der weiter nach aussen liegenden Tangentialflächen verfolgt werden. Figur 1, Tafel IV gibt in zweimaliger Vergrösserung diesen Markstrahl, wie er in den 5 verschiedenen Flächen, deren Nummern unter der Figur angegeben sind, aussah. In der Fläche No. 25, in der Figur am meisten nach rechts, sehen wir nur einen Teil des Markstrahls; aber so weit er zu sehen ist, zeigt er sich ununterbrochen. Schon in der Fläche No. 24, im 7. Jahresringe, sind viele Unterbrechungen aufgetreten in der Gestalt von schief laufenden Holzfasern, die ganz wie oben bei den kleinen Markstrahlen, auch diesen Markstrahl durchsetzen, und ihn in 12 Stücke zerlegen, wobei alle diese Stücke noch sehr deutlich eine zusammenhängende Reihe bilden. In der nächsten Fläche No. 23, im 10. Jahresringe, finden wir die Zahl der Stücke bereits zu 25 gewachsen und zugleich diese seitwärts, das heisst in tangentielle Richtung, etwas auseinander gerückt. Die Flächen No. 22 und 21 zeigen den Markstrahl im 13. bzw. 15. Jahresringe in 27 Stücke verteilt. Das Auseinanderücken der Teile ist zudem noch weiter fortgeschritten, ohne dass jedoch der Zusammenhang ganz verloren gegangen ist. Weiter nach der Rinde zu war dieser Markstrahl nicht mehr zu verfolgen, weil er hier seitwärts aus dem Holzprisma tritt.

In Figur 2 derselben Tafel sehen wir eine Photographie der Tangentialfläche No. 23 und darin den durch gM ange deuteten in 25 Stücke zersplitterten Markstrahl.

Solcher Reihen von Markstrahlen sind auch in weiter nach aussen liegenden Scheibchen mehrere zu beobachten und wenn man diese Reihen weiter nach der Rinde zu verfolgt, findet man, dass die zuerst noch deutliche Zusam-

mengehörigkeit der Markstrahlstücke immer undeutlicher wird, bis zuletzt diese Stücke ganz regellos zerstreut liegen und sich von den kleinen Markstrahlen nicht unterscheiden lassen.

Die Höhe einiger dieser Stücke, die durch Zersplitterung aus den ursprünglich so hohen Markverbindungen hervorgegangen und als *grosse Markstrahlen* zu bezeichnen sind, wurde weiter untersucht in derselben Weise wie bei den kleinen Markstrahlen.

In meinen Scheibchen gab es zwei grosse Markstrahlen, die ziemlich weit nach aussen, nämlich bis in die 15. bzw. 11. Tangentialfläche verfolgt werden konnten, bevor sie seitwärts aus dem Holzprisma traten. In den Figuren *f* und *g*, Tafel II, sehen wir diese Markstrahlen rekonstruiert. Schon in der Fläche No. 24 treten sie isoliert auf, *f* mit einer Höhe von etwa 4,5 mm, *g* gut 5 mm hoch. Die gestrichelte Vertikallinie in der Fläche No. 24 soll angeben, dass diese Markstrahlen sich bis an das Mark fortsetzen. Markstrahl *f* wird in der nächstfolgenden Fläche, No. 23, durch schief laufende Fasern in 3 Teile geteilt und diese Fasern setzen sich fort so weit der Markstrahl untersucht werden konnte. Die drei Teile bleiben unmittelbar übereinander verlaufen und bilden ein Komplex, das nach aussen zu nur sehr wenig an Höhe zunimmt, denn in der Fläche No. 15 hat es nur gut 6,5 mm erreicht.

Der Markstrahl *g* wird zuerst etwas niedriger, um von der Fläche No. 23 ab, wenn auch sehr wenig, höher zu werden. In der Fläche No. 22 tritt eine Unterbrechung auf durch schiefe Fasern. Die beiden Teile des Markstrahls werden etwas höher und biegen sich um ein wenig von einander ab in tangentialer Richtung, so dass schon in Fläche No. 20 die aneinander grenzenden Ränder nicht mehr übereinander liegen, sondern aneinander vorbeigeschoben erscheinen. Dieser Zustand bleibt so weit der

Markstrahl untersucht worden ist. Das Komplex der beiden Teile ist in der Fläche No. 11 nur 4,5 mm hoch, also etwas niedriger als im Anfang. In der Figur ist angegeben, dass die Ränder übereinander greifen, indem der untere Rand des oberen Markstrahlteiles mit gestrichelter Linie gezeichnet ist; es deutet dies weiter an, dass dieser Rand hinter der Zeichenfläche gedacht werden soll.

Obwohl wir nun sehen, dass die Markstrahl*komplexe*, hervorgegangen aus der Zersplitterung eines grossen Markstrahls, der Höhe nach wenig variieren, ist es dennoch deutlich, dass auch hier das Markstrahlgewebe sich vermehrt beim Wachsen des Baumes. Die Ränder der Markstrahlen schieben bald aneinander vorbei, so dass die Höhe sämtlicher Stücke, die aus einer Markverbindung hervorgehen, schliesslich grösser werden muss als die ursprüngliche Höhe dieser Markverbindung. Dieses konnte ich auch bestätigen durch Messung der grossen Markstrahlen in den Tangentialflächen No. 21 bis 25 (Figur 1 Tafel IV), wovon bereits oben die Rede war. In der Fläche No. 25 war der grosse Markstrahl nur zum Teil zu verfolgen; wir dürfen jedoch annehmen, dass er ununterbrochen und sodann in dieser Fläche 6,4 cm hoch war. Die Höhe der sämtlichen aus ihm hervorgegangenen Stücke ist nun in der Fläche No. 24 noch 6,4 cm, wächst von hier ab aber sehr regelmässig und erreicht in der Fläche No. 21 7,9 cm. Die Höhenzunahme der sämtlichen Stücke beträgt also 1,5 cm. Die mittlere Höhenzunahme für die 27 grossen Markstrahlen der Fläche No. 21, verglichen mit ihrer Gesamthöhe in der Fläche No. 25, das heisst die Zunahme vom 3. bis zum 15. Lebensjahre des *Buchenstammes*, beträgt also etwa 0,6 cm. Dieser Betrag ist nahezu derselbe wie die Höhenzunahme der *kleinen Buchenmarkstrahlen* in derselben Zeit.

Aristolochia Siphon L'HERIT.

Zur Untersuchung lag ein ziemlich reiches Material vor, nämlich bis 36 Jahre alte Stämme. Diese Stämme unterscheiden sich durch ihren Bau sehr stark vom *Buchenholz*. Auffallend ist es vor allem, dass *Aristolochia*stämme von nicht weniger als 5 cm Dicke noch leicht aus freier Hand tordiert werden können; *Buchen*stämme von derselben Dicke aber sind sehr fest und lassen sich nicht tordieren. Im Folgenden wird deutlich gemacht werden, dass die Ursache dieses Unterschiedes wohl wenigstens zum Teil in den grossen Markstrahlen zu suchen ist.

Bei *Aristolochia* ist indessen die Untersuchung bei weitem nicht so leicht, wie bei den alten Stämmen der *Eiche* und *Buche*, denn die grossen Markstrahlen ersterer Pflanze sind bisweilen sehr hoch und der starken Tordierung des Stammes dieser Liane wegen, meist schwer zu verfolgen.

Die *Aristolochia*stämme, die mir zur Verfügung standen, wurden zuerst entrindet und die Oberfläche dann mit Phloroglucinlösung und konzentrierter Salzsäure benetzt. Auf diese Weise kommen die Markstrahlen recht deutlich, wie weisse Bänder im rotgefärbten Holz zum Vorschein, und jede Unterbrechung zeichnet sich so scharf ab, dass sie nicht übersehen werden kann. Durch Querschnitte habe ich mich jedesmal davon überzeugt, dass ich mit einem grossen Markstrahl zu tun hatte.

Ich werde im folgenden nun einige, an verschiedenen *Aristolochia*zweigen gemachten Beobachtungen über die Höhe und die Unterbrechungen der grossen Markstrahlen mitteilen.

1. Ein 8-jähriges Stammstück, dessen Holzschicht vom Mark bis zum Kambium 6 mm dick war.

In einem 26,5 cm langem Internodium befand sich im äussersten Holz ein grosser Markstrahl von 23 cm Höhe, ohne Unterbrechungen.

2. An das eine Ende des eben genannten Markstrahls und von diesem nur durch etliche schief laufende Fasern getrennt, grenzte ein neuer grosser Markstrahl, der nur 3,3 cm hoch war.

3. An einer anderen Stelle desselben Stammes ein 3,4 cm hoher Markstrahl, mit einer Unterbrechung, die sich, wie ein Querschnitt an dieser Stelle lehrte, nicht weit nach innen fortsetzte.

4. Ein Stammstück mit 8 mm dicker Holzschicht.

In diesem Stück fand ich eine Reihe von 7 unmittelbar senkrecht übereinander stehenden grossen Markstrahlen im äussersten Holz. Diese Reihe war 27 cm hoch und gab den Eindruck eines einheitlichen Markstrahls, in dem einige Unterbrechungen durch schief laufende Fasern aufgetreten waren, gleich wie wir es schon bei der *Buche* gesehen haben. Um das Verhalten dieser Unterbrechungen weiter zu untersuchen, wurde nun eine tangential Holzschicht von 2 mm Dicke entfernt. Nach Rotfärbung der neu entstandenen Oberfläche des Holzes mittels Phloroglucin und Salzsäure zeigte es sich, dass 3 der 6 vorher beobachteten Unterbrechungen verschwunden waren. Auch die 3 übrigen reichten nicht bis zum Mark, wie ich sehen konnte in Querschnitten, die an den Stellen dieser Unterbrechungen durch den Stamm geführt wurden.

5. Ein 28-jähriges Stammstück.

In einem 24 cm langem Internodium fand ich senkrecht übereinander und nur an einer Stelle durch wenige schiefe Fasern getrennt, 2 sehr hohe grosse Markstrahlen. Sie waren zusammen 19 cm hoch und stellten offenbar nur 2 Teile einer einzigen Markverbindung dar. Durch weitere Untersuchung wurde dieses bestätigt, denn es ergab sich, dass die Unterbrechung in dem 19 cm hohen Markstrahl bereits 2 mm vom Mark ab entstanden war.

6. Ein 36-jähriger Stamm mit einer Holzschicht von 27

mm Dicke wurde benutzt zur Untersuchung mehrerer Unterbrechungen in 3 grossen Markstrahlen. Im äussersten Holz wurden die Unterbrechungen jedes Markstrahls gezählt. Nachdem nun eine dünne Holzschicht mit einem Rasierrmesser entfernt worden war, wurde diese Zählung wiederholt, u. s. w. Auf diese Weise musste es natürlich zu Tage kommen, in welcher Tiefe die Unterbrechungen entstanden waren.

Die Resultate dieser Zählung finden sich in der untenstehenden Tabelle, wo die Markstrahlen mit I, II und III angegeben sind. Deren Höhe war bezw. 7,7, 3,2, und 8,4 cm. In der linken Spalte der Tabelle ist angegeben, in welcher Tiefe, von dem Kambium ab gerechnet, die Zählung vorgenommen wurde.

ANZAHL DER UNTERBRECHUNGEN.

	I. Höhe = 7,7 cm.	II. Höhe = 3,2 cm.	III. Höhe = 8,4 cm.
Im äussersten Jahresringe	6	4	5
4 mm	4	0	2
8 mm	1	0	0
12 mm	1	0	0
16½ mm	2	0	0
19 mm	2	0	0
25 mm	0	0	0

Es ergibt sich also, dass die meisten Unterbrechungen, mit denen der *Buche* verglichen, ziemlich spät entstanden sind. Je weiter vom Mark ab man untersucht, desto mehr Unterbrechungen findet man. Dies ist beim ersten Anblick auch leicht zu sehen, wenn man alte Stämme mit jüngeren vergleicht. In diesen sieht man bedeutend höhere Markstrahlen, als in jenen.

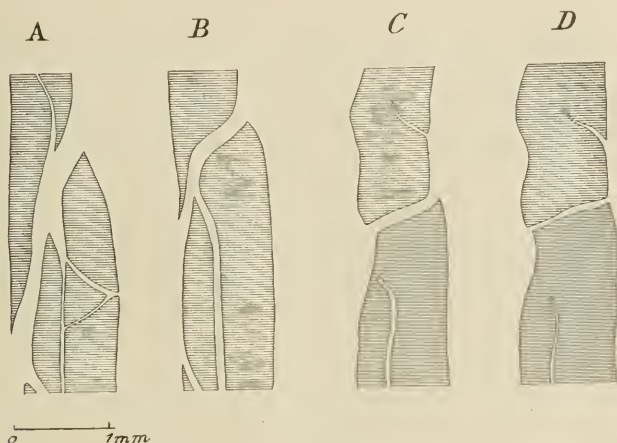
Die grossen Markstrahlen von *Aristolochia Siphon* verhalten sich somit, der Hauptsache nach, wie jene der *Buche*; nur treten bei der ersten die Unterbrechungen verhältnismässig spärlicher auf. In beiden Fällen aber können wir die grossen Markstrahlen vergleichen mit den Zähnen einer Kamme. Die Zähne sind an der Markverbindung befestigt und nach der Periferie des Stammes gerichtet. Bei *Aristolochia* bleiben sie, wie wir schon gesehen haben, gerade übereinander stehen. Es hat dies zur Folge, dass der ganze *Aristolochia*-stamm von grossen, zarten, Gewebepplatten durchsetzt bleibt, wodurch er eine bedeutende Tordierungsfähigkeit behält. Bei der *Buche* jedoch werden die grossen Markstrahlen fächerartig in tangentialer Richtung ausgebreitet; ohne Zweifel wird dies zur Festigkeit des Stammes beitragen.

In welchem Grade ein grosser Markstrahl durch mehrere Unterbrechungen zersplittert werden kann zeigt uns eine Untersuchung bei

Aristolochia ornithocephala Hook.

Auf der Oberfläche eines entrindeten Zweigstückes mit 5 mm dicker Holzschicht wurde eine Unterbrechung in einem grossen Markstrahl gefunden. Durch diese Stelle wurden nun von aussen nach innen gehend 4 mikrosko-

pische Tangentialschnitte geführt. Der 4. Schnitt lag 2 mm weiter nach den Marke zu als der erste. Die vier Tangentialschnitte wurden mit Jodchloralhydrat behandelt, wodurch sich die stärkereichen Markstrahlzellen blau-schwarz färbten, und dann mit Hilfe des Zeichenprismas bei schwacher Vergrösserung gezeichnet.



Aristolochia ornithocephala Hook.

A—D: Vier Tangentialschnitte durch einen grossen Markstrahl in verschiedener Tiefe.

In A der obenstehenden Textfigur sehen wir die Unterbrechung im äussersten, in D dieselbe im innersten Tangentialschnitt. Es ist hier also zu sehen, wie der zuerst fast quergestellte Unterbrechung nach aussen zu immer schräger und weiter wird. Zudem treten hier nach aussen neue Unterbrechungen auf. A zeigt eine so grosse Uebereinstimmung mit den Figuren von *Casuarinen*markstrahlen bei Göppert¹⁾ und Blits²⁾, dass wir hier ohne

1) Göppert. l. c.

2) Blits. l. c.

Zweifel mit derselben Erscheinung zu tun haben. Ist dies wirklich der Fall, so würde der Beweis geliefert sein, dass G ö p p e r t und S a n i o Recht haben, wenn sie auch bei *Casuarinen* von einem einzigen *zersplitterten* Markstrahl reden.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen lassen sich kurz wie folgt zusammenfassen.

1. Die *kleinen* Markstrahlen zeigen in allen untersuchten Fällen eine Höhenzunahme nach dem Kambium zu.

2. Es treten in den *kleinen* Markstrahlen oft Unterbrechungen durch schief laufende Faserschichten auf, die sich bisweilen weit in radiale Richtung fortsetzen.

3. Anfänglich nur durch wenige Fasern getrennte *kleine* Markstrahlen, die gerade übereinander stehen, können weiter nach dem Kambium zu ganz verschmelzen und sodann einen einzigen Markstrahl darstellen.

4. Es konnte kein Zusammenhang konstatiert werden zwischen den Veränderungen in der Höhe der *kleinen* Markstrahlen und in der Länge der Librifasern von *Quercus Robur* L.

5. Die Markverbindungen lösen sich auf in *grosse* Markstrahlen, die wie bei *Fagus sylvatica* L. in tangentialer Richtung immer weiter auseinander biegen, oder wie bei *Aristolochia Siphon* L'Hérit, selbst in älteren Stämmen noch gerade übereinander stehen.

6. Die Höhenzunahme der *kleinen* Markstrahlen der *Buche* ist nahezu gleich der der *grossen* in derselben Zeit.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel II. Fagus sylvatica L. Ein 56-jähriger Stamm.

Fig. a—e. Kleine Markstrahlen; *a* und *e* mit Unterbrechungen. Die rechte gestrichelte Vertikallinie entspricht dem Mark. Die Zahlen geben die Nummern der Tangentialflächen an. Natürliche Grösse.

Fig. f und *g.* Grosse Markstrahlen mit Unterbrechungen. Sie setzen sich weiter nach dem Marke zu fort, womit sie zusammenhängen. Natürliche Grösse.

Tafel III. Quercus Robur L. Jahresringe no. 195—335 aus einem 360-jährigen Stamm.

Fig. a—e. Kleine Markstrahlen; *a* mit Unterbrechungen. Die rechte Seite der Figuren dem Mark zugekehrt. Die Zahlen geben die Nummern der Tangentialflächen an. Natürliche Grösse.

Tafel IV. Fagus sylvatica L.

Fig. 1. Zersplitterung eines grossen Markstrahls, in 5 aufeinanderfolgenden Tangentialflächen (durch die Nummern angedeutet). No. 25 in der Nähe des Marks. Vergrösserung 2-mal.

Fig. 2. Photographie der Tangentialfläche No. 23, mit dem zersplitterten grossen Markstrahl gM der *Fig. 1.* Etwas verkleinert.

Fig. 3. Photographie eines kleinen Markstrahls, in einer radialen Spaltungsfläche des Stammes. Die linke Seite der Figur stimmt mit der Aussenseite des Holzes überein. Unterbrechung von F bis M durch Fasern, die den oberen Teil des Markstrahls teilweise bedecken. Bei M der obere Teil blossgelegt durch Wegkratzen der Fasern. Rechts von M der Markstrahl nicht sichtbar. Etwas verkleinert.

Dipsacan und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der Dipsaceae

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der
Universität Groningen.

EINLEITUNG.

Die zahlreichen pflanzlichen Farbstoffe können nach ihrem Verhalten der Pflanze gegenüber in zwei Gruppen getrennt werden. Einerseits hat man diejenigen, welche als solche in der lebenden Pflanze vorkommen, und welche man meistens äusserlich an der Pflanze beobachten kann. Diese Farbstoffe sind oft der Färbung wegen wichtig für die Pflanze. Dieselben haben entweder, wie das Chlorophyll, durch die Fähigkeit bestimmte Lichtstrahlen zu absorbieren eine physiologische Bedeutung, oder sie können, wie die Farbstoffe der Blumen, durch die Anlockung der Insekten in biologischer Hinsicht der Pflanze dienen. Dieser Gruppe von Farbstoffen, welche den Farbenreichtum der Pflanzenwelt verursachen, gegenüber, stehen andere pflanzliche Farbstoffe, welche nicht in der lebenden Pflanze vorkommen. Dieselben geben der Pflanze keine bestimmte Farbe und sind also als Farbstoffe ohne Bedeutung für das Pflanzenleben. Sie entstehen erst beim Sterben oder nach dem Tode durch chemische Umsetzungen von in der

lebenden Pflanze vorhandenen Stoffen, von sogenannten Chromogenen. Es sind gerade diese Farbstoffe, welche in der Industrie in so grosser Menge Verwendung finden, wie z. B. das gelbe Alizarin aus der Wurzel von *Rubia tinctoria*, das gelbe Quercitin aus der Rinde und dem Splint von *Quercus tinctoria* und der blaue Indigo hauptsächlich aus den Blättern verschiedener *Indigofera*-Arten, *Isatis tinctoria* und *Polygonum tinctorium*.

Die Weise, wie der Farbstoff aus dem in der lebenden Pflanze vorhandenen Chromogen während oder nach dem Absterben des Pflanzenteils gebildet wird, ist meistens unbekannt. Nur in einzelnen Fällen kennt man die chemischen Prozesse, welche dabei stattfinden und hat man gefunden, dass die Farbstoffe als Spaltungsprodukte unter andern von Glukosiden entstehen, oder dass Oxydationserscheinungen, bisweilen nach vorhergehenden chemischen Umsetzungen auftreten. Von den Chromogenen und daraus hervorgehenden Farbstoffen, welche eingehend studiert sind, will ich nur die der Indigopflanzen besprechen, weil diese im Hinblick auf vorliegende Untersuchung die wichtigsten sind.

Es liegt ausser dem Rahmen dieser Arbeit eine Übersicht der zahlreichen Untersuchungen über den Indigo und die indigoliefernden Pflanzen zu geben. Dafür verweise ich auf die Abhandlung Tullekens¹⁾, in welcher ein sehr ausführliches Verzeichnis der Indigoliteratur, seit dem Jahre 1574, vorkommt. Ich will hier nur im kurzen Einiges über das Entstehen des Indigos aus dem Chromogen mitteilen.

Erst in der letzten Zeit hat man durch die Untersuchun-

1) J. E. Tulleken, Indigo en zijn onderzoek. Inaug. Diss. Leiden, 1900.

gen von Molisch¹⁾, van Lookeren Campagne²⁾, Hazewinkel³⁾ und besonders durch die von Beijerinck⁴⁾ eine richtige Einsicht in die Erscheinungen gewonnen, welche bei der Bildung des Indigos in den *Indigofera*-Arten, *Isatis tinctoria* und *Polygonum tinctorium* und anderen Indigopflanzen auftreten. Während des Lebens kommt in diesen Pflanzen ein Chromogen vor, in den *Indigofera*-Arten und in *Polygonum tinctorium* das Indican, ein Glukosid, in *Isatis tinctoria* das Isatan, welches wahrscheinlich kein Glukosid ist. Das Indican ist schon länger bekannt, das Isatan ist aber erst von Beijerinck im Jahre 1900 gefunden worden. Ausser dem Chromogen befindet sich in allen diesen Pflanzen ein Enzym, das die

1) H. Molisch, Das Vorkommen und der Nachweis des Indicans in der Pflanze nebst Beobachtungen über ein neues Chromogen. Sitzungsber. d. k. Akad. der Wiss. Wien, Bd. 102, 1893, S. 269; ferner: Über die sogenannte Indigogährung und neue Indigopflanzen. Ebenda, Bd. 107, 1898, S. 747; und: Über das Vorkommen von Indican im Chlorophyllkorn der Indicanpflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17, 1899, S. 228.

2) C. J. van Lookeren Campagne, Bericht über Indigo Untersuchungen. Landw. Versuchsstat. Bd. 43, 1894, S. 401; ferner: Über die Zuckerart des Indicans. Ebenda, Bd. 45, 1895, S. 495; und: Über Indigobildung aus Pflanzen der Gattung „*Indigofera*“. Ebenda, Bd. 46, 1896, S. 249.

3) J. J. Hazewinkel, Het indican, zijne splitsing en het daarbij werkzame enzym. Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Dl. 8, 1900, S. 590; und: Theorie der indigofabricatie. Maand. Bull. v. h. Proefstat. voor Indigo, Klaten, Java, 1900, Afl. 1.

4) M. W. Beijerinck, Over de Indigovorming uit de Weede (*Isatis tinctoria*). Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Dl. 8, 1900, S. 91; ferner: Over de indigofermentatie. Ebenda, Dl. 8, 1900, S. 572; und: Verdere onderzoekingen over de indigovorming uit Weede (*Isatis tinctoria*). Ebenda, Dl. 9, 1901, S. 74.

Fähigkeit besitzt das Chromogen zu spalten. In der lebenden Pflanze sind die Spaltungsprodukte nicht wahrnehmbar; bei langsamem Absterben dagegen entstehen die Umsetzungsprodukte. Sowohl aus Indican wie aus Isatan wird Indoxyl gebildet, daneben aus Indican Glukose, aus Isatan ein noch unbekannter Stoff, welcher nach Beyerinck ¹⁾ vielleicht kein Zucker ist. Das Indoxyl wird darauf an der Luft durch Oxydation in Indigblau übergeführt. Die Indigopflanzen sind also charakterisiert durch das Vorhandensein eines Chromogens, das beim Absterben der Pflanze durch ein zugleich anwesendes Ferment zersetzt wird, während von den gebildeten Spaltungsprodukten eins nach Oxydation den Farbstoff liefert.

Eine Erscheinung, welche grosse Übereinstimmung mit der Bildung des Indigos in den genannten Pflanzen zeigt, findet sich bei den Pflanzen aus der Familie der *Dipsocaceae*. Zufälligerweise erregte es meine Aufmerksamkeit, dass Blätter von *Dipsacus sylvestris*, welche nach der im hiesigen Laboratorium zum Trocknen für das Herbar angewandten Methode ²⁾ getrocknet und dabei bis zu einer Temperatur von 60° C. erwärmt waren, eine schöne, dunkelblaue Farbe zeigten. Auch die Indigopflanzen, insbesondere *Polygonum tinctorium* zeigten diese Erscheinung und es ist mir sogar gelungen nach dieser Methode in den Gattungen *Cymbidium* und *Limodorum*, welche, so viel ich weiss, bis jetzt nicht als indigoliefernd bekannt waren, die Bildung von Indigo nachzuweisen. Es war dies der Fall bei *Cymbidium ensifolium* Sw. und bei *Limodorum Incarrillei* Blume.

Anfangs meinte ich also auch in *Dipsacus sylvestris*

1) M. W. Beyerinck, l. c. S. 82.

2) J. W. Moll, Een toestel om planten voor het herbarium te drogen. Bot. Jaarb. Jaarg. VI, 1894, S. 1.

eine neue indigoliefernde Pflanze gefunden zu haben. Als ich aber die Sache sorgfältiger untersuchte, erwies sich dies als unrichtig und es ergab sich, dass das in den *Dipsacus*blättern gebildete Blau ein anderer, noch nicht bekannter blauer Farbstoff war. Die einzige Andeutung über das Vorkommen eines derartigen Farbstoffes bei den *Dipsaceae*, welche ich in der Literatur finden konnte, war eine Mitteilung de Laste yries. ¹⁾ In seiner alten Arbeit über den Waid, *Isatis tinctoria*, und *Indigofera* zählt er eine grosse Anzahl von Pflanzen auf, welche einen blauen Farbstoff liefern können. Zu diesen gehört auch *Scabiosa Succisa* L. und de Laste yrie sagt über diese Pflanze das Folgende: „plusieurs auteurs ont éerit que cette plante donnoit une couleur bleue ou verte, en préparant ses feuilles comme celles du pastel, et que même elle étoit employée à cet usage en Suède. Nous ne connaissons rien de certain à cet égard.”

Leider nennt de Laste yrie seine Quellen nicht und es war mir dadurch nicht möglich die Sache weiter nachzuforschen.

Ferner teilt de Vries ²⁾ in einer Abhandlung über eine Methode zur Herstellung farbloser Alkoholpräparate mit, dass der ausgepresste Saft von *Dipsacus fullonum* beim freien Zutritt der Luft nach einigen Tagen schwarz wird.

Mehr Angaben habe ich nicht finden können, sodass ich den blauen Farbstoff der *Dipsaceae*, wenn nicht als vollkommen unbekannt, dennoch als noch nicht weiter studiert betrachten muss. Ich werde deshalb im folgen-

1) C. P. de Laste yrie, Du Pastel, de l'Indigotier, et des autres végétaux, dont on peut extraire une couleur bleue. Paris, 1811.

2) Hugo de Vries, Een middel tegen het bruin worden van plantendeelen bij het vervaardigen van praeparaten op spiritus. Maandbl. voor Natuurwet. 1886, No. 1.

den mitteilen, was meine Untersuchungen über die Bildung und die Eigenschaften dieses Farbstoffes gelehrt haben.

Den blauen Farbstoff habe ich **Dipsacotin** genannt, das Chromogen, aus welchem derselbe hervorgeht, **Dipsacan**, während ich das in der Pflanze vorhandene Enzym, das imstande ist das Chromogen zu zersetzen, den Namen **Dipsacase** gegeben habe. Bei meinen Untersuchungen habe ich an erster Stelle die Bedingungen, unter welchen das Dipsacusblau aus dem Dipsacan gebildet wird, studiert, und weiter diejenigen Eigenschaften des Farbstoffes und des Chromogens, welche durch einfache Mittel sich feststellen liessen. Weiter untersuchte ich das Vorkommen des Dipsacans unter verschiedenen Wachstumsbedingungen, die Lokalisation desselben in der Pflanze; und die Dipsacase, das Dipsacan zersetzende Enzym. Schliesslich habe ich die Verbreitung des Dipsacans bei einer grossen Anzahl von Pflanzen aus verschiedenen Familien, insbesondere aus der Familie der *Dipsaceae* untersucht.

Auf ein eingehendes, chemisches Studium sowohl des Dipsacans wie des Dipsacotins habe ich verzichtet, die Bestimmung der chemischen Natur, der Formel dieser Stoffe habe ich nicht als meine Aufgabe betrachtet. Das bleibe den Chemikern überlassen.

K A P. I.

Das Dipsacotin.§ 1. DIE BEDINGUNGEN, UNTER WELCHEN DAS DIPSACOTIN
AUS DEM DIPSACAN GEBILDET WIRD.

Um die Bedingungen unter welchen der blaue Farbstoff aus dem Chromogen hervorgeht, kennen zu lernen und die Erscheinungen, welche dabei auftreten, zu studieren, habe ich einige Versuche angestellt. Als Material für diese Untersuchungen benutzte ich hauptsächlich die Wurzelblätter von *Dipsacus sylvestris* und *Dipsacus fullonum*, sehr geeignete Objekte, weil dieselben leicht auch im Winter zu erhalten waren. Um das etwaige Vorhandensein selbst einer geringen Menge des Farbstoffes festzustellen, wurden die Blätter nach jedem Versuch immer so lange mit kaltem Alkohol extrahiert bis das Chlorophyll vollständig verschwunden war. Enthielten die Blätter Dipsacotin, so schwankte ihre Farbe, je nach der Menge des Farbstoffes, zwischen sehr hellblau und dunkelblau bis schwarz. Sogar sehr geringe Spuren von Dipsacusblau waren in dieser Weise aufzufinden.

An erster Stelle ist nun untersucht worden ob der Farbstoff unter normalen Verhältnissen schon in der lebenden Pflanze vorkommt. Hierzu wurden Blätter abgeschnitten und sogleich in Alkohol gebracht. Nach einiger Zeit waren dieselben vollkommen farblos, und auch mikroskopisch konnte in denselben kein Dipsacotin nachgewiesen werden. Es geht hieraus hervor, dass in der lebenden Pflanze kein Farbstoff vorhanden ist, oder nur in so äusserst geringer Menge, dass man denselben nicht

wahrnehmen kann. Erst während des Absterbens oder nach dem Tode des Pflanzenteils wird das Dipsacotin aus dem Chromogen gebildet.

Im Zusammenhang mit der in der Einleitung genannten Beobachtung lag es nun auf der Hand, zu untersuchen inwieweit die Temperatur Einfluss auf die Bildung des Dipsacusblaus ausübt. Für Versuche in dieser Richtung benutzte ich Thermostate, welche konstante Temperaturen bis 150° C. gaben. Die Blätter wurden sogleich, nachdem sie von der Pflanze geschnitten waren, in den Thermostat gebracht, und zwar in einen feuchten Raum oder zwischen dicken Schichten von Filtrierpapier, welche mittels Brettchen fest zusammengepresst wurden. Die Blätter konnten also nie schnell austrocknen. Weshalb diese Vorsichtsmaßregel genommen wurde, werde ich später besprechen.

Diese Versuche bei sehr verschiedenen Temperaturen haben das Folgende gelehrt.

Bei gewöhnlicher Temperatur entwickeln sich auf abgeschnittenen feuchten Blättern immer Schimmelpilze und Bakterien, welche die Blätter töten und Veränderungen darin hervorrufen. Dieses kann verhindert werden wenn ein Blatt einen Augenblick in Alkohol gelegt wird, damit daran haftende Sporen oder Bakterien getötet oder entfernt werden, und darauf in eine sterilisierte Glasdose über destilliertes Wasser gestellt wird. Nach einigen Wochen ist das Blatt abgestorben und kann dann untersucht werden. Diese Untersuchung hat ergeben, dass bei gewöhnlicher Temperatur, $\pm 15^{\circ}$ C., kein Blau gebildet wird, denn nach Extraktion mit Alkohol sind die Blätter vollkommen farblos. Erst bei 35° C. entstehen geringe Spuren von Dipsacotin; die Menge ist aber so gering, dass das Blau im grünen Blatt nicht merkbar ist. Nur nach dem Entfernen des Chlorophylls zeigt sich das Vorhandensein des Farbstoffes durch

die hellblaue Farbe des Blattes. Dagegen wird schon bei 40° C. so viel Farbstoff gebildet, dass das Blatt, der Anwesenheit des Chlorophylls ungeachtet, deutlich blau gefärbt erscheint. Bei steigender Temperatur nimmt, unter übrigens gleichen Verhältnissen, die Bildung von Dipsacusblau zu, bei 60° C. werden die Blätter dunkelblau, fast schwarz. Das nämliche findet bei noch höherer Temperatur statt und auch bei 100° C. werden die Blätter dunkelblau bis schwarz gefärbt.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass für die Bildung des Dipsacotins aus dem Dipsacan eine Erwärmung wenigstens bis auf 35° C. notwendig ist.

Ausser mit abgeschnittenen Blättern habe ich auch Versuche mit lebenden Pflanzen angestellt um zu untersuchen, ob es möglich sei durch Temperaturerhöhung Dipsacusblau in der noch lebenden Pflanze zu bilden. Hierzu wurden in Töpfen wachsende, kräftige Pflanzen von *Dipsacus sylvestris* in ein Zimmer mit konstanter Temperatur gestellt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind folgende. Bei Temperaturen niedriger als 35° C., bei welchen in abgeschnittenen Blättern kein Blau gebildet wird, entsteht der Farbstoff auch nicht in den Blättern der lebenden Pflanze. Auch bei 35° C. ist sogar nach 8 Tagen in den Blättern der noch kräftig vegetierenden Pflanze gar kein Dipsacotin gebildet, während es in abgeschnittenen, im nämlichen Raum sich befindenden Blättern in geringer Menge vorkommt. Auch bei 40° C. und noch höherer Temperatur entsteht in den Blättern der Pflanze niemals Farbstoff so lange dieselben noch leben, während abgeschnittene Blätter bei der nämlichen Temperatur deutlich blau werden. Erst nachdem die Pflanze abzusterben anfängt, wird das Blau in den bereits gestorbenen Blättern merkbar, während zu gleicher Zeit die noch lebenden Blätter keine Spur davon zeigen. In der lebenden Pflanze bildet das Chromogen

also kein Dipsacotin, selbst wenn die Temperatur hoch genug ist um die Bildung zu veranlassen, erst nach dem Tode des Pflanzenteils tritt der Farbstoff auf. Weil nun die Lebensgrenze der von mir untersuchten Pflanzen etwa 40° C. ist, entsteht in der lebenden Pflanze bis auf diese Temperatur kein Farbstoff, während das Dipsacotin in abgeschnittenen Blättern, weil dieselben ziemlich rasch absterben, schon bei etwas geringerem Wärmegrad auftritt.

Ogleich in den Blättern der lebenden Pflanze, sogar bei 40° C. kein blauer Farbstoff gebildet wird, findet dennoch in denselben unter dem Einfluss der hohen Temperatur eine gewisse Umsetzung statt. Während die Blätter einer bei gewöhnlicher Temperatur kultivierten Pflanze nach Extraktion in Alkohol vollkommen farblos sind, zeigen die Blätter einer Pflanze, welche einem Wärmegrad von 30° — 40° C. ausgesetzt worden ist, nach Entfernung des Chlorophylls, eine mehr oder weniger gelbe bis bräunlich gelbe Farbe und diese ist um so dunkler je länger die Pflanze im geheizten Raum verweilt hat. Ob diese gefärbten Produkte von dem nämlichen Chromogen herrühren, welches den blauen Farbstoff liefert, weiss ich nicht. Es ist bekannt, dass in toten Pflanzenteilen, besonders nach Trocknen und Temperaturerhöhung, oft braune Stoffe vorkommen. Bei *Dipsacus* werden die braunen Produkte aber schon in der lebenden Pflanze gebildet, während in den abgestorbenen Blättern der blaue Farbstoff auftritt.

Die Zeit, welche für die Bildung des Dipsacotins aus dem Dipsacan nötig ist, hängt von der Temperatur ab. Je höher die Temperatur ist, um so rascher geht das Blau aus dem Chromogen hervor. Bei 40° C. dauert es einen Tag, bisweilen noch länger, bis der Farbstoff im Blatte bemerkbar wird, bei 100° C. ist das Blatt schon innerhalb einer halben Stunde blau gefärbt.

Eine zweite Bedingung für das Entstehen des Dipsacotins ist die Anwesenheit von Wasser. Werden Blätter frei in den Thermostat gelegt, so entsteht gar kein blauer Farbstoff oder nur in sehr geringer Menge. Die Blätter trocknen dann zu schnell. Dass dieses indertat die Ursache des Ausbleibens der blauen Färbung ist, beweist der folgende Versuch. Wird von einem Blatte die eine Hälfte in einem feuchten Raum, die andere Hälfte frei in dem Thermostat, dessen Temperatur 60° — 80° C. beträgt, aufgestellt, so ist nach einiger Zeit die letztere ganz trocken und enthält kein Dipsacusblau, während der feucht gehaltene Teil dunkelblau erscheint. Aus diesem Versuch geht aber noch nicht hervor, dass das Wasser an und für sich zur Bildung des Dipsacotins notwendig ist.

Infolge des schnellen Austrocknens erfolgt das Absterben der Blätter sehr rasch. Nun wäre es möglich, dass bei *Dipsacus*, ebenso wie bei den Indigopflanzen, gerade ein langdauernder Absterbungsprozess die Bildung des Farbstoffes begünstigt und dass also in feucht gehaltenen Blättern, eben weil diese langsam absterben, Dipsacotin gebildet wird.

Um dies zu entscheiden tötete ich *Dipsacus*blätter sehr schnell und zwar in Dampf von kochendem Wasser. In wenigen Minuten waren die Blätter tot und braungelb gefärbt. Wurden dieselben darauf in das Zimmer bei $\pm 15^{\circ}$ C. gestellt, so trat keine Veränderung auf. Wenn nun die toten Blätter nach kurzer oder langer Zeit wieder einer Temperatur höher als 40° C. ausgesetzt wurden, so bildete sich Blau darin, aber nur wenn die Blätter feucht gehalten wurden. Hieraus ergibt sich, dass auch nach raschem Abtöten das Dipsacotin entstehen kann und dass bei der Bildung dieses Farbstoffes notwendig Wasser vorhanden sein muss, entweder weil die chemischen Prozesse, welche dabei auftreten, nur bei gelöstem Zustande der

Produkte stattfinden, oder weil das Wasser selbst an den chemischen Umsetzungen beteiligt ist. Ausserdem beweist dieser Versuch, dass das Dipsacusblau nicht während des Absterbens des Pflanzenteils entsteht, sondern erst nachher. Obgleich, wie wir oben sahen, das Dipsacotin nur in der toten Pflanze vorkommt, so ist die Bildung dieses Farbstoffes dennoch nicht vom Absterbungsprozess abhängig. Selbst Monate oder Jahre nach dem Tode kann das Dipsacusblau noch gebildet werden.

Ausser Erwärmung bis wenigstens auf 35° C. und Anwesenheit von Wasser gibt es noch eine dritte Bedingung für die Bildung des Farbstoffes aus dem Dipsacan. Das ist die Anwesenheit von Sauerstoff. Der Beweis dafür wird geliefert sein, wenn in Blättern, welche in einem feuchten, luftfreien Raum erwärmt werden, kein blauer Farbstoff entsteht. In dieser Richtung angestellte Versuche bieten aber Schwierigkeiten, weil die Blätter selbst zu viel Luft enthalten. Es genügt nicht Blätter mittels Quecksilber, Paraffin oder Öl von der Luft abzuschliessen, selbst nicht nachdem zuvor die Luft mittels der Luftpumpe möglichst aus den Blättern entfernt ist. Auch wenn die Blätter nach Entfernung der Luft mit Wasser injiziert und darauf in heissen Wasserdampf gebracht werden, färben dieselben sich dennoch nach einer Stunde mehr oder weniger blau. Freilich ist die Farbe viel weniger intensiv, als wenn die Luft freien Zutritt hat, aber dennoch kann dieser Versuch keinen völligen Aufschluss geben über die Frage, ob der Sauerstoff für die Blaufärbung notwendig ist. Ich habe darum versucht diese Frage in anderer Weise zu lösen. Wie später ausführlicher behandelt wird, ist das Dipsacan in heissem Wasser löslich und dieser Eigenschaft habe ich mich bedient. Um die Lösung des Chromogens zu erhalten wurden lebende Blätter in kleine Stücke geschnitten und die Luft aus den-

selben, mittels der Luftpumpe unter Wasser möglichst gut entfernt. Darauf wurden die Blattstücke mit dem Wasser in einer vollständig gefüllten, mit einem Bunsenschen Ventil verschlossenen Flasche durch 24 Stunden bis zu etwa 60° C. erwärmt. Das in dieser Weise erhaltene Extrakt war hellgelb. Dauerte die Erwärmung aber länger, so färbte die Flüssigkeit sich nach und nach blau. Weil es aber nicht sicher war, dass die Luft vollkommen ausgeschlossen war, musste für eine endgültige Entscheidung der Frage der Versuch anders gemacht werden. Dazu wurde das durch Erwärmung während eines Tages erhaltene, hellgelb gefärbte Extrakt bis auf $\pm 80^\circ$ C. erwärmt, teils in einem offenen Schälchen, teils in einem vollkommen luftfreien Raum. Das gewöhnliche Verfahren die Luft mittels Öl oder geschmolzenem Paraffin auszuschliessen zeigte sich hier als ungenügend. Das von diesen Stoffen bedeckte Extrakt wird bei Erwärmung blau und es schien mir nicht unmöglich, dass der Zutritt des Sauerstoffes in diesen Versuchen also noch nicht genügend gehemmt war. Dem Zutritt der Luft musste also in anderer Weise vorgebeugt werden. Dazu brachte ich die Flüssigkeit in eine unten verschlossene Glasröhre, welche oben in einer Kapillare endigte und seitlich eine dünnere U-förmig gebogene Röhre besass. Der freie vertikale Schenkel dieser Röhre war offen. Nachdem der Apparat mit dem Extrakt gefüllt war, wurde die Kapillare mit Ziegellack verschlossen und in die U-röhre so viel Quecksilber gegossen bis die Luft vollkommen abgeschlossen war. Es ergab sich nun, dass während das Extrakt in der offenen Schale nach einigen Stunden blau gefärbt war, dagegen die Flüssigkeit im verschlossenen Apparat unverändert blieb, sogar nach mehreren Tagen. Wurde diese Lösung dann aber bei freiem

Zutritt der Luft erhitzt, so färbte sie sich ebenfalls nach einigen Stunden blau.

Dieser Versuch beweist, dass für die Bildung des Dipsacotins Sauerstoff, wenn auch in geringer Menge, notwendig ist; es findet dabei eine Oxydation statt. Wie wir oben sahen, muss aber für die Bildung des blauen Farbstoffes auch noch Wasser vorhanden und die Temperatur höher als 35° C. sein. Muss man sich nun vorstellen, dass die Erwärmung nötig ist für die Oxydation des Dipsacans und entsteht also das Dipsacusblau durch blosse Oxydation des Chromogens, oder findet bei der höheren Temperatur erst eine Umsetzung des Dipsacans statt, während aus einem dabei gebildeten Produkt durch Oxydation das Dipsacotin hervorgeht? Die folgenden Beobachtungen geben die Antwort auf diese Frage. Wenn das durch Erwärmen auf 60° C. im luftfreien Raum erhaltene Extrakt in einem offenen Gefäss bei gewöhnlicher Temperatur sich selbst überlassen wird, so verändert dasselbe sogar nach mehreren Tagen nicht, während es beim Erwärmen im offenen Gefäss nach einiger Zeit blau wird. Wird aber das Extrakt in einem Glaskolben mit enger Mündung gekocht, so dass die Luft abgeschlossen ist, so wird Oxydation verhindert und die blaue Färbung bleibt aus. Durch das Kochen wird aber das Extrakt abgeändert. Die ursprünglich hellgelbe Farbe wird dunkler und ist nach etwa einer Stunde in dunkel gelbrot verwandelt. Wird nun diese Flüssigkeit in einem offenen Gefäss erwärmt, so findet die Bildung des Dipsacotins merklich rascher statt als vor dem Kochen des Extraktes. Zudem aber hat die Flüssigkeit die Eigenschaft bekommen sich schon bei gewöhnlicher Temperatur oxydieren zu können. Die Oxydation dauert zwar länger als beim Erhitzen, aber innerhalb 24 Stunden hat sich dennoch das Dipsacusblau gebildet.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass bei der Bil-

dung des Dipsacusblaus durch die Erwärmung eine chemische Umsetzung des Dipsacans stattfindet, während die darauffolgende Oxydation des gebildeten Produktes bei gewöhnlicher Temperatur geschehen kann, aber durch Erwärmung gefördert wird. Um das Dipsacotin zu erhalten ist also zwar jedenfalls eine Temperatur von wenigstens 35° nötig, aber nur für die Zersetzung; die Oxydation kann entweder sogleich bei der Erwärmung stattfinden oder auch erst nachher bei gewöhnlicher Temperatur.

Nun fragt es sich, ob es auch Mittel gibt das Dipsacusblau auch bei gewöhnlicher Temperatur aus dem Dipsacan zu erhalten. Es wäre denkbar, dass durch die Einwirkung irgend eines Reagens auf das Dipsacan die nämlichen chemischen Prozesse bei gewöhnlicher Temperatur stattfinden könnten wie sonst bei höherer Temperatur. Um dies zu untersuchen wurden abgeschnittene Blätter in verschiedene Flüssigkeiten gebracht und darin durch mehrere Tage oder Wochen bei etwa 15° C. belassen. Darauf wurde das Chlorophyll mit Alkohol extrahiert um auch geringe Mengen des blauen Farbstoffes sichtbar zu machen. Von den Reagentien wurden mit negativem Erfolge die folgenden angewendet: Schwefelsäure, Salzsäure, Salpetersäure, Chromsäure, Essigsäure, Weinsäure, Ammoniak als Dampf und in Lösung, Natron- und Kalilauge, Eau de Javelle, kohlensaures Natron, Kaliumpermanganat, Eisenchlorid, Wasserstoffsuperoxyd, Bromwasser, Alkohol, Äther, Chloroform, Benzol, Chloralhydrat und Terpentin. Die Blätter zeigten sogar nach mehreren Wochen keine Spur des blauen Farbstoffes. Nur in Benzin und Phenol (Karbolsäure) wurden die Blätter nach einiger Zeit merklich blau gefärbt, aber in viel geringerem Grade als bei Erwärmung in feuchter Luft. Selbst im günstigsten Falle waren die Blätter nur sehr hellblau gefärbt. Dennoch zeigte sich ohne Zweifel, dass diese Flüssigkeiten imstande wa-

ren Dipsacotin aus dem Chromogen zu bilden. Am besten eignete Benzin sich dazu; die Blaufärbung trat aber nur bei feuchten Blättern auf und, wie wir später sehen werden, sowohl in Phenol wie in Benzin nur bei Anwesenheit von Sauerstoff. Solange die chemische Zusammensetzung des Dipsacans noch nicht bekannt ist, lässt sich die Ursache des abweichenden Verhaltens dieser beiden Stoffe allen anderen genannten Reagentien gegenüber, nicht erklären. Vielleicht aber werden diese Versuche einen Fingerzeig geben die chemische Natur des Dipsacans festzustellen.

§ 2. DIE EIGENSCHAFTEN DES DIPSACOTINS.

Wie ich oben schon mitteilte, wechselt die Farbe der Blätter, aus denen das Chlorophyll entfernt ist, zwischen hellblau und dunkelblau bis schwarz. Ist das Chlorophyll nicht extrahiert, so gibt dieses, weil es infolge der Erwärmung mehr oder weniger gelbbraun gefärbt ist, mit dem Blau zusammen dem Blatte einen etwas grünlichen Ton.

Was nun die Löslichkeit des Dipsacotins in verschiedenen Flüssigkeiten und das Verhalten verschiedenen Reagentien gegenüber betrifft, haben die Beobachtungen folgendes gelehrt.

Das Dipsacusblau ist in kaltem Wasser löslich, aber leichter in heissem. Es entsteht je nach dem Grade der Konzentration eine sehr schön hellblaue bis dunkelblaue gefärbte Lösung. Diese wässrige Lösung reagiert sauer und schmeckt bitter; beide Eigenschaften können aber auch anderen, zugleich mit dem Dipsacotin extrahierten Stoffen zugeschrieben werden müssen. Obgleich das Blau sich leicht in heissem Wasser löst, gelingt es dennoch nicht durch Kochen unter wiederholtem erneutem Zusatz von Wasser den blauen Farbstoff vollständig aus den

Blättern zu extrahieren. Auch nach wiederholtem Wechsel des Wassers bleibt dasselbe sogar nach stundenlangem Kochen vollkommen farblos, obgleich die Blätter bei auffallendem Lichte dann noch fast schwarz sind. Nur bei durchfallendem Lichte ist merkbar, dass die grösste Menge des Farbstoffes verschwunden ist und zeigt das Blatt nur noch eine hell bläulich graue Farbe. Ein, sei es auch geringer Teil des Dipsacusblaus wird also durch das Gewebe und zwar, wie Beobachtung unter dem Mikroskop lehrt, durch das Protoplasma der Zellen zurückgehalten.

In kaltem Alkohol ist das Dipsacotin schwer löslich und auch in kochendem nur in geringem Grade. Werden blau gefärbte Blätter in kochenden Alkohol gebracht, so färbt sich dieser grün mit einem Stich ins Blaue, weil zu gleicher Zeit Chlorophyll und Dipsacusblau extrahiert sind. Nach Ersatz durch neuen Alkohol tritt in denselben das Blau mehr in den Vordergrund und wenn nach zwei- oder dreimaligem Wechsel das Chlorophyll vollkommen entfernt ist, erhält man eine hellblaue, alkoholische Lösung. Durch wiederholten Wechsel der Flüssigkeit gelingt es aber auch hier nicht den Farbstoff vollständig auszuziehen; im Gegenteil die Blätter sind sogar wenn der Alkohol nach länger andauerndem Kochen farblos bleibt, bei durchfallendem Lichte noch schön blau gefärbt, und aus diesen Blättern erhält man mit Wasser noch eine dunkelblaue Lösung des Dipsacotins.

In Chloralhydrat ist der blaue Farbstoff ziemlich leicht löslich. Ob dabei unter Einfluss dieses Reagenz chemische Umsetzungen des Dipsacusblaus stattfinden, weiss ich nicht. Viel weniger und nur bei Erwärmung wird es durch Phenol aus den Blättern extrahiert.

Das Dipsacotin ist weiter unlöslich in Äther, Chloroform, Benzin, Benzol, Xylol und Terpentin.

Um das Verhalten des Dipsacotins verschiedenen Rea-

gentien gegenüber zu untersuchen, wurden Versuche sowohl mit blau gefärbten Blättern, aus denen das Chlorophyll entfernt worden war, wie mit wässriger Lösung gemacht. Es ergab sich, dass die anorganischen Säuren: Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure und Chromsäure das Dipsacusblau zersetzen. Mit Schwefelsäure wird die Farbe gelbbraun bis rötlich, mit Salpetersäure gelbbraun, mit Salzsäure anfangs grünblau, später sich in hellgelb ändernd und mit Chromsäure gelb. Durch die organischen Säuren: Essigsäure, Oxalsäure und Weinsäure wird die blaue Farbe der Blätter oder der wässrigen Lösung nicht verändert, sogar nicht beim Kochen. Aus den Blättern wird bei Erwärmung ein geringer Teil des Farbstoffes durch diese Säuren extrahiert und die Flüssigkeit färbt sich blau, am wenigsten bei Anwendung von Oxalsäure.

Ammoniak, Kali- und Natronlauge zersetzen das Dipsacotin, zunächst wird die Flüssigkeit grün, welche Farbe sich aber bei Überschuss der Base später in missfärbig braun verändert. Die durch Alkalien grün gefärbte Lösung wird bei Zusatz von Salzsäure, unter Vermeidung eines Überschusses, wieder blau. Weiter wird das Dipsacusblau zersetzt durch Eau de Javelle, Bromwasser, kohlenstoffsaures Natron, Eisenchlorid und Wasserstoffsperoxyd unter Bildung anders gefärbter oder farbloser Produkte.

Erwärmung auf Temperaturen unter 100° C. erträgt das Dipsacotin auch im trocknen Zustande, über 100° C. dagegen wird dasselbe zersetzt. Werden blaue Blätter oder der durch Verdunstung aus der wässrigen Lösung erhaltene Rückstand bis auf etwa 150° C. erwärmt, so entsteht ein rotbraunes, in Wasser leicht lösliches, in Alkohol, Äther und Chloroform unlösliches Produkt. Die schön rotbraun gefärbte wässrige Lösung reagiert sauer, Salzsäure und Salpetersäure rufen in derselben einen roten Niederschlag hervor, durch Schwefelsäure entsteht keine

Fällung und verändert die Farbe nicht, ebensowenig durch Essigsäure und Oxalsäure. Bei Zusatz von Ammoniak oder Kali- oder Natronlauge wird die Farbe der Flüssigkeit etwas dunkler, am meisten durch beide letztere Reagentien; Chloralhydrat verändert die Lösung nicht merkbar, Eau de Javelle dagegen entfärbt dieselbe rasch.

Das Licht übt ebenfalls einen zersetzenden Einfluss auf das Dipsacotin aus. Die wässerige und die alkoholische Lösung entfärben sich in diffusem Tageslicht innerhalb weniger Tage und die Flüssigkeiten werden hellgelb. Viel langsamer ist die Einwirkung des Lichtes auf die trocknen, blauen Blätter, aber dennoch ist nach einigen Wochen der Unterschied zwischen im Licht und im Dunklen aufbewahrten Blättern sehr deutlich.

K A P. II.

Das Dipsacan, das in der Pflanze vorhandene Chromogen.

§ 1. DIE EIGENSCHAFTEN DES DIPSACANS.

Im I. Kapitel habe ich schon ausführlich die Eigenschaft des Dipsacans, unter bestimmten Bedingungen das Dipsacotin zu bilden, besprochen. Ich werde hier jetzt noch hinzufügen was die Untersuchungen mich ferner über die Eigenschaften dieses Chromogens gelehrt haben.

Wie ich früher bereits erwähnte, ist das Dipsacan in heissem Wasser löslich, mit kaltem aber lässt es sich nur äusserst schwer aus den Blättern extrahieren und

es gelingt nicht alles Chromogen auszuziehen, sogar nicht nach mehreren Wochen unter fortwährend erneutem Zusatz von Wasser. Dass die Menge des in den Blättern vorhandenen Dipsacans nach langem Verweilen in kaltem Wasser dennoch vermindert, muss vielleicht chemischen Umsetzungen des Chromogens, infolge des langsamen Absterbens zugeschrieben werden, denn es ist nicht durch das Wasser extrahiert worden. Es gelingt nämlich nicht durch Erwärmung Dipsacotin im Wasser zu bilden, die Flüssigkeit wird nach langem Kochen schmutzig braun.

Bei einer Temperatur von 60° C. und höher löst das Dipsacan sich aber leicht, in einigen Stunden ist das Chromogen fast vollständig extrahiert, beim Kochen sogar innerhalb einer Stunde. Sorgt man dafür, dass die Extraktion ohne Zutritt von Luft stattfindet, so wird die Umsetzung des Dipsacans in Dipsacotin, welche sonst bei Anwesenheit von Sauerstoff bei der hohen Temperatur stattfindet, verhindert. Zur Erhaltung der wässrigen Lösung empfiehlt es sich bei etwa 60° C. zu extrahieren, denn bei der Extraktion durch Kochen findet, wie oben bei der Besprechung der Bildung des Dipsacusblaus mitgeteilt wurde, schon eine teilweise Umsetzung des Chromogens statt.

In Alkohol ist das Dipsacan auch bei der gewöhnlichen Temperatur löslich. Nach einigen Tagen ist das Chromogen vollständig aus den Blättern extrahiert und dieselben bleiben, im feuchten Raum erwärmt, farblos. Dass das Dipsacan indertat gelöst und nicht zersetzt wird, zeigt sich bei Erwärmung des wässrigen Alkohols. Zwar wird zugleich mit dem Chromogen auch das Chlorophyll extrahiert und erscheint die kalte Flüssigkeit demzufolge schon grün gefärbt, aber die grüne Farbe des Chlorophylls verändert sich bei länger andauernder Erwärmung in gelbbraun. Bei der Vergleichung des alkoholischen Extraktes aus *Dipsacus*blättern mit demjenigen aus Blättern einer

anderen Pflanze ist es deutlich, dass sich in ersterem durch die Erwärmung ein blauer Farbstoff gebildet hat.

In Äther ist das Dipsacan bei gewöhnlicher Temperatur ein wenig löslich. Wird die Flüssigkeit, in welcher während mehrerer Tage zerschnittene *Dipsacus*blätter verweilt haben, bei gewöhnlicher Temperatur verdunstet und der Rückstand darauf mit Wasser gekocht, so färbt sich diese Flüssigkeit nach einigen Stunden blau. Die Blätter selbst enthalten auch noch ein wenig Dipsacan, denn sie werden beim Erwärmen im feuchten Raum blau, aber weniger als ohne Extraktion mit Äther.

Benzol und Chloroform lösen das Dipsacan nicht. Nachdem Blätter tagelang darin verweilt haben, können dieselben noch ebenso intensiv blau gefärbt werden wie ohne vorhergehende Behandlung mit diesen Flüssigkeiten und der durch Verdunstung des Benzols oder des Chloroforms erhaltene Rückstand wird selbst nach stundenlangem Kochen mit Wasser nicht blau.

Für weitere Untersuchungen über die Eigenschaften des Dipsacans habe ich die wässrige Lösung, das heisst das ohne Zutritt von Luft erhaltene Extrakt benutzt, weil bei diesem Studium der Gebrauch der Lösung dem der Blätter vorzuziehen ist; stets wurden aber zur Vergleichung auch lebende Blätter angewendet.

Das Extrakt ist eine hellgelbe, sauer reagierende Flüssigkeit von bitterm Geschmack. Diese Eigenschaften können aber auch anderen, zugleich mit dem Dipsacan extrahierten Stoffen zugeschrieben werden müssen. Bei gewöhnlicher Temperatur bleibt die Flüssigkeit, auch beim freien Zutritt der Luft, unverändert; bei Erwärmung bis auf 60°—100° C. in einem offenen Gefäss färbt die Lösung sich zunächst braun, darauf braungrün und schliesslich schön blau infolge der Bildung des Dipsacotins. Beim Kochen findet die Bildung des Blaus schon innerhalb einer

Stunde statt, bei niedrigerer Temperatur dauert es länger. Wird die Lösung des Dipsacans im luftfreien Raum gekocht, so wird dasselbe, wie bereits mitgeteilt wurde, umgesetzt unter Bildung eines gelbroten Produktes.

Bei Zusatz von Ammoniak, Kali- oder Natronlauge bis die Lösung schwach alkalisch reagiert, wird dieselbe anfangs goldgelb und nach einiger Zeit schön grün, letzteres aber nur bei freiem Zutritt der Luft. Erwärmung fördert die Bildung des grünen Farbstoffes. Bei Zusatz sowohl einer anorganischen wie einer organischen Säure wird diese grüne Flüssigkeit gelb bis farblos; durch Hinzufügung eines Alkalis kehrt das Grün aber wieder zurück. Mit Alkali in Überschuss versetzt, bleibt die grüne Färbung des Extraktes aus und die goldgelbe Farbe der Flüssigkeit verwandelt sich allmählich in eine missfärbig dunkelbraune.

Säuren, sowohl anorganische wie organische, zersetzen das Dipsacan. Wird die wässrige Lösung mit Salzsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure, Chromsäure, Essigsäure, Weinsäure oder Oxalsäure versetzt, so wird bei Erwärmung kein Dipsacusblau mehr gebildet. Ebenfalls haben Blätter, welche während einiger Zeit in einer dieser Säuren verweilt haben, die Fähigkeit sich bei Erwärmung im feuchten Raum blau zu färben, verloren. Das nämliche gilt für Eau de Javelle, kohlen-saures Natron, Kaliumper-manganat, Eisenchlorid, Wasserstoffsuperoxyd, Bromwasser, Chloralhydrat und Terpentin. Auch durch diese Reagentien wird das Dipsacan, sowohl in lebenden Blättern wie in der wässrigen Lösung derart zersetzt, dass die Bildung von Dipsacotin verhindert wird.

Die Einwirkung von Phenol und Benzin auf das Dipsacan ist bereits im I. Kapitel besprochen. Diese Stoffe zersetzen ebenfalls das Chromogen, und zwar verursachen sie gerade diejenige Umsetzung durch welche Dipsacus-

blau entsteht. Sowohl bei Phenol wie bei Benzin beschränkt die Wirkung des Reagens sich auf die Bildung des Produktes, das durch Oxydation den blauen Farbstoff liefert. Wird die wässerige Lösung des Dipsacans mit Benzin oder Phenol durch mehrere Tage in einem vollkommen von der Luft abgeschlossenen Gefäss belassen, so entsteht kein Dipsacusblau, wohl aber wenn die Luft Zutreten kann.

Wie ich in der Einleitung betonte, habe ich kein eingehendes Studium der chemischen Natur des Dipsacans gemacht. Weil aber mehrere Chromogene zur Reihe der Gerbstoffe gehören oder nahe mit denselben verwandt sind, habe ich dennoch die Gerbstoffreagentien angewandt. Mikrochemisch hat sich mit der Moll'schen Reaction, mit Kupferacetat und darauffolgender Behandlung mit Eisenacetat, ergeben, dass in den *Dipsacus*blättern Gerbstoff vorkommt. In der Mittelrippe hauptsächlich an der Basis finden sich ausserhalb des Phloënteils des Gefässbündels einige Gerbstoffzellen. Bisweilen kommt auch in einigen Zellen der Epidermis Gerbstoff vor.

Das Extrakt der Blätter wird bei Zusatz von Eisenchlorid grünlich, bei Anwendung eines Überschusses verändert die grüne Farbe sich in eine braune. Eisenacetat bewirkt in dem Extrakt eine dunkelgrüne Fällung. Kaliumbichromat dagegen ruft keinen Niederschlag hervor und ebenso wenig verdünnte Chromsäure. Der in den Blättern vorhandene Gerbstoff wird also extrahiert, und dieser Gerbstoff gehört zu denjenigen, welche keine Fällung mit Kaliumbichromat und Chromsäure geben.

Obgleich in den Blättern und im Extrakt Gerbstoff vorhanden ist, steht derselbe dennoch nicht im Zusammenhang mit dem Dipsacan. Schon die geringe Anzahl, der

1) J. W. Moll, Eene nieuwe microchemische looizurreactie. Maandbl. v. Natuurwet. Jaarg. 11, 1884, S. 97.

nur an einzelnen Stellen sich vorfindenden Gerbstoffzellen deutet darauf hin. Die Tatsache aber, dass in isolierten Blattstücken, welche vollkommen gerbstofffrei sind, Dipsacarin nachgewiesen werden kann, beweist, dass das Dipsacarin nicht zur Reihe der Gerbstoffe gehört.

Der Einfluss der Temperatur auf das Dipsacarin ist, wie wir schon oben sahen, ein sehr verschiedener je nachdem Wasser und Sauerstoff vorhanden sind oder nicht. Im feuchten Raum wird, bei freiem Zutritt der Luft, bei der Erwärmung Dipsacotin aus dem Chromogen gebildet, und wenn die Luft ausgeschlossen wird, entsteht ein Produkt, das auch bei Zimmertemperatur durch Oxydation in Dipsacarinblau übergeht. Im trocknen Zustande dagegen bleibt das Dipsacarin bei höherem Wärmegrad, sogar bei 100° C. unverändert, sowohl im luftfreien Raum wie bei der Anwesenheit von Luft. Blätter, welche bei der Erwärmung so schnell getrocknet werden, dass der Bildung von Dipsacarinblau vorgebeugt wird, färben sich blau, wenn sie nachher in den feuchten erwärmten Raum gestellt werden. Das Dipsacarin ist dann, trotz dem Austrocknen und der hohen Temperatur nicht zerstört. In trockenem Zustande kann das Dipsacarin sich sehr lange in den Blättern halten. Getrocknete Blätter haben nach Jahren noch die Fähigkeit sich blau zu färben, freilich nicht so intensiv blau wie lebende. Es gelang mir aber Blätter, welche vor mehr als 40 Jahren getrocknet wurden, nach Aufweichen in Wasser durch Erwärmung noch deutlich blau zu färben.

§ 2. DIE ABHÄNGIGKEIT DER IN DEN BLÄTTERN
VORKOMMENDEN DIPSACANMENGE VON INNEREN
UND ÄUSSEREN FAKTOREN.

Bei den Beobachtungen über die Bildung des Dipsacotins aus dem Dipsacan fiel es mir auf, dass die Intensität der blauen Farbe der verschiedenen Blätter sogar beim nämlichen Versuch, variieren konnte. Die Menge des vorhandenen Chromogens kann also eine verschiedene sein und ich habe deshalb untersucht von welchen Faktoren diese Menge abhängt. Sobald die chemische Natur des Dipsacans bekannt ist und man eine Methode gefunden hat dasselbe quantitativ zu bestimmen, wird der Einfluss von äusseren und inneren Bedingungen auf das Vorkommen dieses Chromogens genauer studiert werden können. Vorläufig aber reicht die Vergleichung der Intensität der blauen Farbe, welche die Pflanzenteile bei Erwärmung im feuchten Raum erhalten, vollkommen hin um einige Versuche in dieser Richtung zu machen.

Bei Anwendung dieser Methode hat sich gezeigt, dass die jüngsten Blätter die verhältnismässig grösste Menge von Dipsacan enthalten. In der Wurzelrosette nimmt der Gehalt von den jüngsten, eben gebildeten Blättern an bis zu den ältesten, äussersten fortwährend ab. Während in den jüngeren Blättern so viel Dipsacusblau entsteht, dass dieselben fast schwarz erscheinen, werden sehr alte Blätter nur hellblau. In denjenigen Teilen, wo das Wachstum am kräftigsten ist, befindet sich also relativ die grösste Menge von Dipsacan. Beim Älterwerden der Blätter nimmt der Dipsacangehalt also allmählich ab, aber in einem erwachsenen, kräftig vegetierenden Blatte ist die Menge des Chromogens stets noch so gross, dass das Blatt bei Umsetzung des Dipsacans in Dipsacotin dunkelblau gefärbt wird. Erst wenn das Blatt abzusterben

anfängt, verschwindet das Chromogen nach und nach. Ist das Blatt ganz oder teilweise abgestorben, so ist kein Dipsacan mehr vorhanden. Ob das Dipsacan nach anderen Teilen der Pflanze fortgeführt oder vernichtet wird, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls wird es nicht infolge des Absterbungsprozesses vernichtet, denn die Menge nimmt nicht erst ab, nachdem dieser Prozess angefangen hat, sondern schon lange Zeit vorher. Zudem haben wir oben gesehen, dass mit dem Absterben durchaus nicht notwendigerweise das Verschwinden des Dipsacans Hand in Hand zu gehen braucht, denn in jungen Blättern ist das Chromogen auch nach dem Tode durch Trocknen bei Zimmertemperatur noch vorhanden. Es ist möglich, dass das Dipsacan in den Lebensprozessen eine derartige Rolle spielt, dass es fortwährend dem Aufbau und der Zersetzung unterworfen ist und dass es in älteren Pflanzenteilen nicht in so grosser Menge wieder gebildet wird wie in den jüngeren, noch wachsenden, wo es beim Stoffwechsel in grösserer Menge nötig ist.

Die relative Menge des in einem Blatte vorhandenen Dipsacans hängt nicht nur vom Alter des Blattes ab, sondern auch von äusseren Bedingungen, welchen die Pflanze ausgesetzt ist. An erster Stelle übt die Temperatur Einfluss darauf aus. Wurzelrosetten von *Dipsacus sylvestris* und *fullonum* überwintern leicht im Freien, zwar sterben die äusseren, älteren Blätter ab, aber die jüngeren halten meistens den Winter aus. Untersucht man die jüngeren Blätter, nachdem es einige Zeit Frostwetter gewesen ist, so ergibt sich, dass dieselben weniger Dipsacan enthalten als wenn die Temperatur höher ist und die Lebensprozesse kräftiger stattfinden. Auch bei sehr hoher Temperatur, wie 30°—40° C. ist die Menge des vorhandenen Chromogens geringer als bei normaler Temperatur, obgleich die Pflanzen bei diesem hohen Wärmegrad ein sehr kräftiges

Wachstum zeigen. Sowohl bei sehr hohen wie bei sehr niedrigen Temperaturen, welche sich der Lebensgrenze nähern, das heisst unter für die Pflanze ungünstigen Bedingungen, nimmt also die Menge des Dipsacans in den Blättern ab. Bei welcher Temperatur die Chromogenmenge ihr Maximum zeigt, ist mir nicht bekannt. Die Methode zur Bestimmung der Menge des Dipsacans durch die Intensität der blauen Farbe ist nicht genau genug um dies zu untersuchen. Dazu wird es nötig sein das Dipsacan quantitativ bestimmen zu können.

Das Licht übt keinen unmittelbaren Einfluss auf die Menge des in den Blättern vorkommenden Dipsacans aus. Werden einige Blätter einer im Lichte stehenden Pflanze ganz oder teilweise mittels schwarzem Papier verdunkelt, so ist darin sogar nach einigen Wochen keine Verminderung des Chromogens merkbar. Auch enthalten die jüngsten, im Dunklen gebildeten Blätter einer ganz verdunkelten Pflanze eben so viel Dipsacan wie die jüngsten Blätter der im Lichte wachsenden Pflanzen, obgleich erstere vollkommen etioliert sind. Die im Dunklen neu gebildeten Blätter erhalten ihr Dipsacan nicht aus den älteren, grünen, denn auch wenn vor der Verdunkelung alle Blätter entfernt werden, enthalten die zuerst im Dunklen gebildeten dennoch Dipsacan. Die später im Dunklen auftretenden Blätter dagegen enthalten merklich weniger Chromogen und zudem verschwindet es nach einiger Zeit allmählich aus den vor der Verdunkelung schon vorhandenen, grünen Blättern. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass das Dipsacan unabhängig vom Lichte in älteren Blättern bestehen, in neu gebildeten auftreten kann und zudem, dass das Vorkommen desselben unabhängig von der An- oder Abwesenheit von Chlorophyll ist. Wenn aber infolge länger andauernden Etiollements die Lebensbedingungen der Pflanze ungünstig werden,

wird demzufolge kein neues Chromogen gebildet und das schon Vorhandene verschwindet wieder. Das Licht ist also nicht direkt für die Bildung und das Fortbestehen des Dipsacans notwendig, sondern übt nur indirekt Einfluss darauf aus wie auf viele andere Lebensprozesse.

§ 3. DIE LOKALISATION DES DIPSACANS.

Die oben beschriebenen Untersuchungen beziehen sich alle auf die Wurzelblätter von *Dipsacus sylvestris* und *fullonum*. Das Dipsacan ist aber nicht auf diese Organe beschränkt, sondern kommt auch in anderen Teilen dieser Pflanzen vor. Es findet sich ebenfalls in den Stengelblättern und weiter in den Knospen, im Stengel und in der Wurzel, sowohl in der Hauptwurzel wie in den Nebenwurzeln. Auch enthalten die Hüll- und Spreublätter der Köpfehen Dipsacan, ebenso wie die Blumenkrone. Der Samen enthält ebenfalls Dipsacan. Das nach Entfernung des Aussenkelches und der Samenhaut isolierte Endosperm mit dem Embryo färbt sich bei Erwärmung im feuchten Raum deutlich blau, und bei anfangender Keimung des Samens, wenn die Wurzel eben sichtbar ist, lässt sich in derselben schon das Dipsacan nachweisen. Bei der Keimplanze findet das Chromogen sich ebenfalls im Hypokotyl und in den Kotyledonen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass alle Organe der Pflanze Dipsacan enthalten. Der Chromogengehalt ist aber in den verschiedenen Teilen ein verschiedener. Knospen, Blätter und Stengel besitzen den grössten Gehalt an Dipsacan, und die bei den Wurzelblättern gefundene Regel, dass mit dem Alter die Dipsacanmenge abnimmt, trifft auch bei den anderen Organen zu; die jungen Stengel und Wurzeln enthalten viel mehr Dipsacan als die älteren.

Ausser in den verschiedenen Organen habe ich auch die Verbreitung des Dipsacans in den verschiedenen Geweben

derselben studiert. Hierzu habe ich die einzelnen Gewebe oder Gewebekomplexe aus dem Blatte, dem Stengel und aus der Wurzel isoliert und diese Gewebestücke im feuchten Raum jedes für sich erwärmt um zu verhüten, dass das in dem einen Gewebe gebildete Dipsacotin in andere des nämlichen Organs übergang. Diese Untersuchung hat ergeben, dass das Dipsacan in allen Teilen des Blattes vorkommt, sowohl in der Epidermis, wie im Mesophyll und in den Blattrippen. Nach der Intensität der Blaufärbung zu urteilen, findet sich die grösste Menge im Gefässbündel, besonders im Kambium und Phloëm und weiter in der Epidermis und in der darunter liegenden kollenchymatischen Schicht.

Im Stengel enthalten alle Gewebe, das Mark ausgenommen, Dipsacan. Sowohl der noch lebende äussere, wie der abgestorbene innere Teil desselben ist dipsacanfrei. Die Stengel besitzen ein relativ grosses Mark, das sich leicht isolieren lässt. Dasselbe bleibt bei der Erwärmung vollkommen farblos, während die übrigen Gewebe, Epidermis, Rinde, Phloëm und Xylem sich dunkelblau färben. In älteren, dicken Stengeln sind Phloëm und Rinde am dipsacanreichsten und weiter enthalten das primäre und das jüngere sekundäre Xylem eine grössere Menge als das ältere sekundäre Holz.

In der Wurzel ist das Mark zu klein um isoliert zu werden. In dicken Querdurchschnitten färben die vorhandenen Markzellen sich gleich wie die anderen Gewebe blau. Ich kann aber nicht sagen ob dieses vom Dipsacan der Markzellen selbst herrührt, oder ob der Farbstoff vielleicht aus benachbarten Geweben stammt. In jungen Wurzeln enthalten Epidermis, Rinde, Phloëm und Xylem alle Dipsacan, in älteren ist es auf die äussersten Zellschichten und das Kambium beschränkt. Phloëm und Xylem derselben sind dipsacanfrei.

Was die Lokalisation des Chromogens in der Zelle betrifft, so geht aus der Tatsache, dass das Dipsacusblau nicht in der Zellwand vorkommt hervor, dass auch das Dipsacan sich wahrscheinlich nicht in der Wand befindet. Auch fehlt den Wänden die Fähigkeit das Dipsacotin zu absorbieren, denn sogar in dunkelblau gefärbten Blättern sind die Zellmembranen vollkommen farblos. Dagegen findet man das bei der Bildung des Dipsacusblaus durch die Erwärmung getötete und kontrahierte Protoplasma und der darin liegende Kern und etwaige Chlorophyllkörner blau gefärbt. Ob das Dipsacan in der lebenden Zelle im Protoplasma oder im Zellsaft vorkommt, bleibt durch diese Beobachtungen unentschieden. Es ist möglich, dass nachdem aus dem im Zellsaft vorkommenden Dipsacan Dipsacusblau gebildet und die Zelle zugleich getötet ist, dieser Farbstoff in das Protoplasma und den Kern eindringt. Aber es ist ebensogut möglich, dass das Dipsacan im Protoplasma und Kern selbst vorhanden ist. Sicher ist nur, dass das Dipsacan nicht immer am Chloroplast gebunden ist, denn es kommt auch in chlorophyllfreien Zellen vor.

K A P. III.

Die Dipsacase, das Dipsacan umsetzende Enzym.

In den *Dipsacus*blättern kommt ausser dem Dipsacan ein Enzym vor, das die Fähigkeit besitzt das Chromogen umzusetzen und zwar derart, dass dasjenige Produkt gebildet wird, welches durch Oxydation das Dipsacotin liefert. Die Dipsacase ist also imstande die nämliche Umsetzung des Dipsacans zu verursachen wie Erwärmung.

Das Enzym kann aus den Blättern erhalten werden nach der von Beyerinck ¹⁾ vorgeschlagenen Methode zur Darstellung des Enzyms der indigoliefernden Pflanzen. Dazu werden die in kleine Teile zerhackten lebenden Blätter mit Alkohol so lange gerieben, bis das Chlorophyll vollkommen entfernt ist und ein weisses Pulver zurückbleibt. Bei dieser Behandlung wird das Dipsacan ebenfalls extrahiert und im Rückstand befindet sich das Enzym. Wird ein wenig dieses Rohenzym in das durch Erwärmen im luftfreien Raum erhaltene Extrakt gebracht, so verändert sich die hellgelbe Farbe der Flüssigkeit nach einigen Stunden in dunkler rotgelb, gleich wie beim Kochen ohne Zutritt der Luft. Wird aber das Enzym zuvor auf 100° C. erwärmt, dann bleibt das Extrakt unverändert. Dieses beweist, dass es sich hier indertat um eine Enzymwirkung handelt. Durch die hohe Temperatur hat das Enzym seine Wirksamkeit verloren.

Welche die Temperaturgrenzen der Wirksamkeit der Dipsacase sind und bei welchem Wärmegrad dieses Enzym das Maximum seiner Umsetzungsfähigkeit zeigt, habe ich nicht untersucht. Ich will hier nur das Vorhandensein des Enzyms hervorheben; weitere Untersuchungen müssen Näheres darüber lehren.

Wenn die durch das Enzym im Extrakt verursachte Umsetzung in einem offenen Gefäss stattfindet, folgt auf diese Umsetzung die Oxydation des gebildeten Produktes und entsteht Dipsacotin. Wie ich aber oben bereits mitteilte, erfolgt die Oxydation bei Zimmertemperatur sehr langsam.

Vielleicht ist die in der Einleitung genannte, von de Vries ²⁾ beobachtete Erscheinung, dass der ausgepresste

1) M. W. Beyerinck, l. c. S. 94.

2) Hugo de Vries, l. c.

Saft von *Dipsacus fullonum* an der Luft nach einigen Tagen schwarz wird, so zu erklären, dass sich im Saft ausser dem Dipsacan auch Dipsacase befindet, welche das Chromogen umsetzt, worauf die Oxydation stattfindet. Dass der Saft schwarz und nicht blau wird, muss vielleicht anderen beigemischten Stoffen oder zugleich auftretenden chemischen Umsetzungen zugeschrieben werden.

KAP. IV.

Die Verbreitung des Dipsacans und Dipsacotins im Pflanzenreiche.

Ausser *Dipsacus sylvestris* und *Dipsacus fullonum*, welche zur vorliegenden Untersuchung dienten, habe ich das Dipsacan noch in vielen anderen Pflanzen nachweisen können. Dieses geschah durch die Bildung von Dipsacotin im Pflanzenteil mittels Erwärmung im feuchten Raum. In mehreren Fällen habe ich nur die Keimpflanzen untersucht, man findet das hinter dem Pflanzennamen durch K angedeutet.

Von den im Index Kewensis angegebenen 19 *Dipsacus*-Arten standen mir 12 zur Verfügung. Alle diese verhalten sich vollkommen in der nämlichen Weise wie *Dipsacus sylvestris* Mill. und *D. fullonum* Linn. Es sind ausser diesen zwei Spezies: *D. asper* Wall., *D. azureus* Schrenk, *D. ferox* Loisel., *D. appendiculatus* Steud., *D. atratus* Hook., *D. incrmis* Wall., *D. strigosus* Willd., *D. pilosus* Linn., *D. laciniatus* Linn. und eine nicht näher angedeutete *Dipsacus*-Art aus der Himalaya.

Das Dipsacan ist nicht auf die *Dipsacus*-Arten beschränkt, sondern kommt auch in anderen Genera vor. Ich habe es in den folgenden Pflanzen nachweisen können:

Succisa inflexa Schur., *S. pratensis* Moench. K und erwachsene Pflanze, *S. australis* Reichb. K und erwachsene Pflanze;

Scabiosa Ptercephala Linn. K, *Sc. Fischeri* DC. K, *Sc. graminifolia* Linn. K, *Sc. triniaefolia* Frivald. K, *Sc. ucranica* Linn. K, *Sc. sicula* Linn. K, *Sc. suarcolens* Desf. K, *Sc. maritima* Linn., *Sc. caucasica* Bieb., *Sc. plumosa* Sibth. K und erwachsene Pflanze, *Sc. ochroleuca* Linn. K und erwachsene Pflanze;

Knautia arvensis Coult. K, *Kn. arenaria* Forsk. K, *Kn. Drymeja* Heuff. K, *Kn. cuspidata* Jord. K, *Kn. hybrida* Coult. K, *Kn. magnifica* Boiss. K und erwachsene Pflanze;

Asterocephalus paluëstinus Spreng. K, *As. stellatus* Spreng. K, *As. acutiflorus* Reichb. K und erwachsene Pflanze, *As. brachiatus* Reichb. K und erwachsene Pflanze;

Ptercephalus plumosus Coult. K;

Trichera sylvatica Schrad. K;

Cephalaria leucantha Schrad. K, *C. attenuata* Roem. et Schult. K, *C. transylvanica* Schrad. K, *C. procera* Fisch. K, *C. Joppensis* Coult. K, *C. corniculata* Roem. et Schult. K, *C. graeca* Roem. et Schult. K, *C. radiata* Griseb. et Schenk. K, *C. uralensis* Roem. K, *C. cretacea* Roem. K, *C. centaurioides* Coult., *C. tatarica* Schrad. K und erwachsene Pflanze, *C. alpina* Schrad. K und erwachsene Pflanze, *C. Vaillantii* Schott. K und erwachsene Pflanze.

Aus dieser Aufzählung ergibt sich, dass das Dipsacan in mehreren Genera der Familie der *Dipsaceae* vorkommt. In keiner einzigen der von mir untersuchten Pflanzen aus dieser Familie fehlt es und hieraus schliesse ich, dass der Besitz von Dipsacan ein die Familie der *Dipsaceae* charakterisierendes Merkmal ist.

Im allgemeinen sind die *Dipsacus*-Arten am dipsacaneichsten. Während bei diesen auch erwachsene Blätter und Stengel so viel Chromogen enthalten, dass dieselben sich dunkelblau färben können, kommt es, bei einigen Arten der anderen Gattungen nur in den jüngsten Teilen wie in der Keimpflanze, in Knospen und in Wurzeln vor.

Um die Frage zu lösen, ob das Dipsacan noch weiter im Pflanzenreich verbreitet ist, habe ich etwa 80 Spezies aus mehreren Familien untersucht, aber alle, mit Ausnahme einer einzigen Spezies, mit negativem Erfolge. Nur bei *Scaerola Koenigii* Vahl., zur Familie der *Goodeniaceae* gehörend, fand ich sowohl in der Keimpflanze wie in der erwachsenen Pflanze nach Erwärmung in feuchter Luft einen blauen Farbstoff, welcher in seinen Eigenschaften mit Dipsacotin übereinstimmt. Das Chromogen der genannten Pflanze ist also ohne Zweifel Dipsacan. Andere Spezies derselben Gattung oder Familie standen mir leider nicht zur Verfügung. Das Vorkommen des Dipsacans bei der Familie der *Goodeniaceae* ist deshalb wichtig, weil die Stellung dieser Familie im Pflanzensystem nicht weit entfernt von der der Familie der *Dipsuceae* ist; die *Goodeniaceae* gehören nämlich zur Ordnung der *Campanulinae*.

Während die indigoliefernden Pflanzen sehr verschiedenen Familien angehören, ist das Vorkommen des Dipsacans auf zwei einander nahe stehende Familien beschränkt und der Besitz dieses Chromogens hat also einigen systematischen Wert.

K A P. V.

Schlussbemerkungen.

In der Einleitung habe ich schon erwähnt, dass die *Dipsaceae* eine gewisse Übereinstimmung mit den Indigopflanzen zeigen, weil sie wie letztere ein Chromogen enthalten, aus welchem nach dem Absterben der Pflanze ein blauer Farbstoff gebildet werden kann. Ausserdem ist, wie die oben beschriebenen Untersuchungen gelehrt haben, die Weise, wie der Farbstoff aus dem Chromogen hervorgeht, bei beiden Pflanzengruppen im grossen und ganzen die nämliche. Sowie bei den indigoliefernden Pflanzen entsteht der Farbstoff bei den *Dipsaceae* erst nach Umsetzung des Chromogens durch darauffolgende Oxydation des gebildeten Produktes. Auch enthalten die Pflanzen beider Gruppen ein Enzym, das die Fähigkeit besitzt das Chromogen zu spalten, und ebenso wie in der lebenden Indigopflanze keine wahrnehmbare Menge von Indigo vorkommt, ist auch bei den *Dipsaceae* das Dipsacotin während des Lebens nicht nachweisbar. Die grösste Übereinstimmung zeigt das Dipsacan mit dem von Beyerinck ¹⁾ beschriebenen Isatan, weil es wie letzteres in schwach sauren Lösungen haltbar ist, aber nicht in alkalischen; im Gegensatz zum Indican, dem Chromogen anderer Indigopflanzen, welches in alkalischen Lösungen unverändert bleibt, in sauren dagegen umgesetzt wird. In seinen übrigen Eigenschaften unterscheidet das Dipsacan sich sowohl vom Indican als auch vom Isatan, zumal dadurch, dass aus diesem Chromogen ein anderer Farbstoff hervorgeht. Während Indican und Isatan Indigo

1) M. W. Beyerinck, l. c. S. 78.

liefern, entsteht aus Dipsacan Dipsacotin, welches sich schon durch seine Löslichkeit in Wasser und sein Verhalten Schwefelsäure gegenüber von Indigo unterscheidet. Auch ist das Dipsacan nicht identisch mit dem von Molisch¹⁾ bei einigen *Acanthaceae* gefundenen Pseudoindican, das ebenfalls einen blauen Farbstoff liefert. Dieser Farbstoff entsteht bei sehr niedriger Temperatur und bei Verletzung der Pflanze, ferner durch Kochen mit verdünnter Salzsäure und wird u. a. auch entfärbt durch Essigsäure und Oxalsäure und durch Erwärmung bis zur Siedehitze, während der Farbstoff in so hohem Grade labil ist, dass derselbe sich schon nach sehr kurzer Zeit verfärbt. In allen diesen Punkten unterscheidet das Dipsacoblau sich von dem aus Pseudoindican gebildeten Farbstoff und diese zwei Stoffe sind somit verschiedener Art.

Wie oben mitgeteilt wurde, kommt das Dipsacan in grosser Menge allgemein verbreitet in den verschiedensten Organen und Geweben, am meisten aber in den wachsenden Teilen vor. Dies deutet darauf hin, dass das Dipsacan ein für die Pflanze wichtiger Stoff ist, welcher eine physiologische Bedeutung hat. Das Vorhandensein des Dipsacans in etiolierten Blättern und in Wurzeln zeigt, dass dasselbe von der Kohlensäureassimilation nicht unmittelbar abhängig ist. Die in der Pflanze vorkommende Quantität hängt aber von den allgemeinen Wachstumsbedingungen ab. In welcher Weise nun das Dipsacan an Stoffwechselprozess beteiligt ist, lässt sich, solange das Chromogen und die Umsetzungsprodukte nicht chemisch bekannt sind, nur vermuten. Es ist wahrscheinlich, dass sich in der Pflanze ein fortwährender Auf- und Abbau-

1) H. Molisch, Über Pseudoindican, ein neues Chromogen in den Cystolithenzellen von *Acanthaceen*. Sitzungsber. d. k. Akad. der Wiss. Wien, Bd. 108, 1899, S. 479.

prozess des Dipsacans vollzieht. Man wird sich vorstellen müssen, dass Umsetzungsprodukte des Dipsacans und zwar ohne Zweifel das durch Oxydation Dipsacusblau liefernde, bei bestimmten, wichtigen Lebensprozessen verwendet werden. Denn wäre das nicht der Fall, so würde diese Substanz sich bei der fortgehenden Spaltung des Dipsacans in der Pflanze anhäufen müssen, was nach meinen Befunden nicht der Fall ist. An denjenigen Stellen, wo dieses Produkt nötig ist, wird es durch das Enzym aus dem vorhandenen Dipsacan gebildet und aus der Tatsache, dass es nicht in der lebenden Pflanze zu Dipsacusblau oxydiert wird, muss man folgern, dass dasselbe sogleich auf andere Weise weiter verarbeitet wird. Ich halte es für wahrscheinlich, dass das Dipsacan die Form ist, in welcher das beim Stoffwechsel benutzte Produkt, solange es nicht gebraucht wird, in der Pflanze aufbewahrt wird. Durch diese Hypothese ist sowohl die Anwesenheit des Enzyms wie die Tatsache, dass die lebende Pflanze kein Dipsacotin enthält, erklärt. Freilich bleibt bei dieser Vorstellung noch mancher Punkt unentschieden. Man könnte sich fragen, ob das Dipsacan an der nämlichen Stelle entsteht, wo es verbraucht wird, oder ob dies an verschiedenen Stellen stattfindet. Nähere Untersuchungen mit Hilfe genauerer Methoden zur qualitativen und quantitativen Bestimmung des Dipsacans und zudem Studien über die Lokalisation des Enzyms müssen die Antwort geben.

In der nämlichen Weise wie oben beschrieben, werden wahrscheinlich die Prozesse in den Indigopflanzen sich abspielen. Unsere Kenntniss der in diesen auftretenden chemischen Umsetzungen ist aber genauer. In den indican-führenden Pflanzen wird das Glukosid Indican durch das Enzym in Indoxyl und Glukose gespalten und das Indoxyl wird, bevor es oxydiert ist, weiter verarbeitet. Die Entscheidung darüber, ob das oxydierbare Spaltungsprodukt im

Dipsacan, entweder wie im Indican an Glukose gebunden ist und Dipsacan also zu den Glukosiden gehört, oder ob Dipsacan kein Zucker enthält, wie nach Beyerinck wahrscheinlich bei Isatan der Fall ist, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

- 1) Die Familie der *Dipsacaceae*, in sämtlichen darauf untersuchten Genera und Arten, ist charakterisiert durch den Besitz eines Chromogens, das Dipsacan.
- 2) Aus dem Dipsacan wird durch Erwärmung auf wenigstens 35° C., bei Anwesenheit von Wasser und Sauerstoff, ein blauer Farbstoff, das Dipsacotin, gebildet.
- 3) Die Bildung des Dipsacotins aus dem Dipsacan findet unter 100° C. desto rascher statt je höher die Temperatur ist.
- 4) Bei der Bildung der Dipsacotins aus dem Dipsacan wird dieses Chromogen infolge der Erwärmung umgesetzt und es bildet sich, unabhängig von der Anwesenheit von Sauerstoff, ein gelbrotes Produkt. Dieses Umsetzungsprodukt liefert bei Oxydation das Dipsacotin. Die Oxydation des Umsetzungsproduktes kann bei gewöhnlicher Temperatur stattfinden, wird aber durch Erwärmung beschleunigt.
- 5) Durch Einwirkung von Benzin oder Phenol auf das Dipsacan findet bei gewöhnlicher Temperatur die nämliche Umsetzung desselben statt wie durch Erwärmung, sodass aus dem gebildeten Produkte nach Oxydation ebenfalls Dipsacotin entsteht.
- 6) In der lebenden Pflanze wird entweder kein Dipsacotin

gebildet, oder vorübergehend und in so geringer Menge, dass dasselbe nicht wahrnehmbar ist.

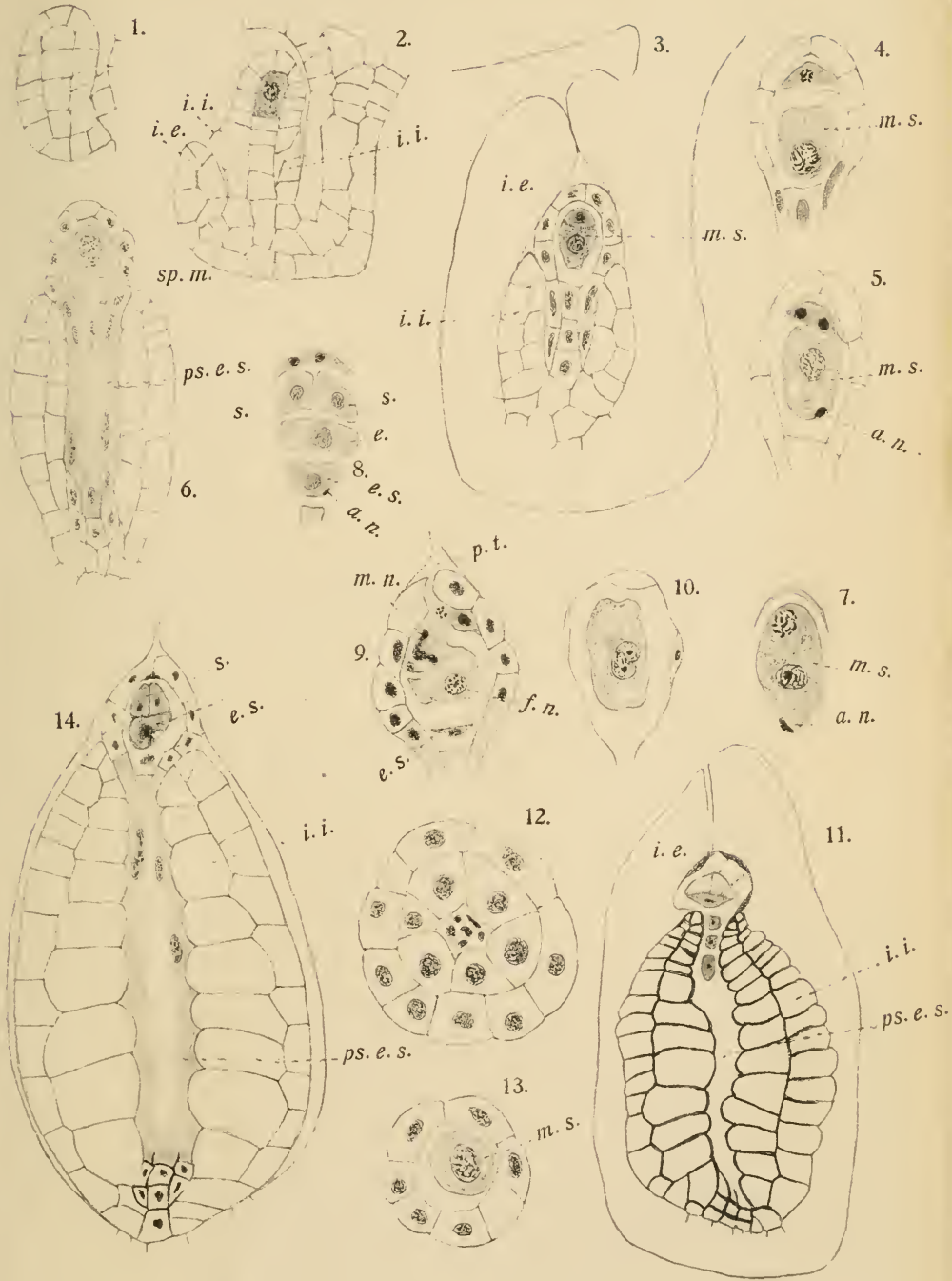
- 7) Das Dipsacotin entsteht nach dem Tode, nicht während des Absterbungsprozesses.
- 8) Das Dipsacotin ist leicht löslich in Wasser, weniger leicht in Alkohol, Phenol, Essig-, Wein- und Oxalsäure, unlöslich in Äther, Chloroform, Benzin, Benzol, Xylol und Terpentin. Durch anorganische Säuren, Alkalien, kohlensaures Natron, Eisenchlorid, Eau de Javelle, Bromwasser und Wasserstoffsperoxyd wird es zersetzt.
- 9) Durch Erwärmung über 100° C. wird das Dipsacotin umgesetzt unter Bildung eines rotbraunen Produktes, das in Wasser löslich, in Alkohol, Äther und Chloroform unlöslich ist.
- 10) Im Lichte entfärbt sich das Dipsacotin, und zwar am schnellsten in der wässrigen Lösung.
- 11) Das Chromogen Dipsacan ist sehr schwer löslich in kaltem, viel leichter in heissem Wasser, ist auch bei gewöhnlicher Temperatur löslich in Alkohol und ein wenig in Äther, ist unlöslich in Benzol und Chloroform und wird sowohl durch anorganische wie durch organische Säuren zersetzt.
- 12) In schwach saurer Lösung, wie im Extrakt oder Dekokt hält sich das Dipsacan, in neutraler oder alkalischer Lösung wird es rasch zersetzt.
- 13) Durch Hinzufügung einer geringen Menge eines Alkalis entsteht aus dem Dipsacan ein gelbroter Stoff, der durch Oxydation in einen grünen verwandelt wird.
- 14) Das Dipsacan kommt in allen Organen vor, der grösste Gehalt findet sich in den wachsenden Teilen.
- 15) Alle Gewebe enthalten Dipsacan, ausgenommen das Mark des Stengels.
- 16) Das Dipsacan kommt innerhalb der Zelle, nicht in der Zellwand vor.

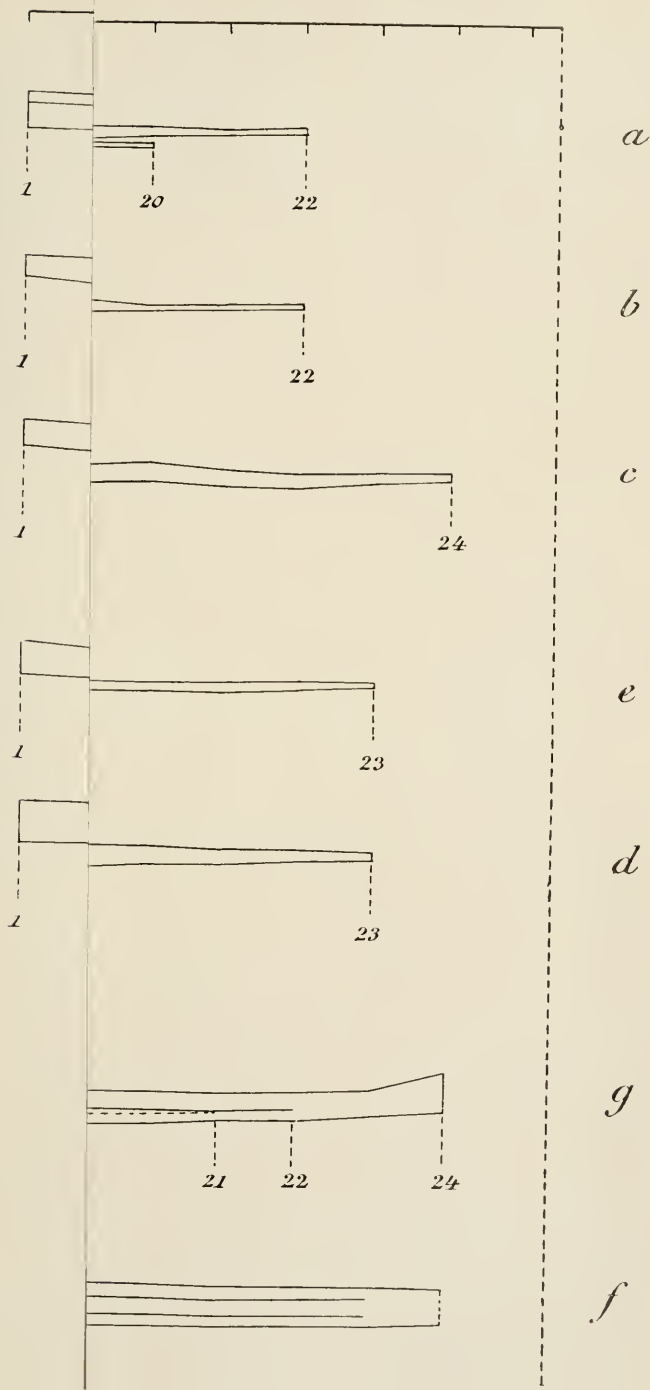
- 17) Das Vorkommen des Dipsacans ist unabhängig vom Licht; unterirdische Organe und etiolierte Stengel und Blätter enthalten es.
- 18) Die Menge des vorhandenen Dipsacans hängt von den Wachstumsbedingungen ab, unter ungünstigen Umständen besitzt die Pflanze einen geringeren Dipsacangehalt.
- 19) Ausser dem Chromogen Dipsacan kommt in den *Dipsaceae* ein Enzym, die Dipsacase, vor, das die Fähigkeit besitzt das Dipsacan bei gewöhnlicher Temperatur umzusetzen unter Bildung eines Stoffes, der nach Oxydation Dipsacotin liefert. Die Dipsacase kann also die nämliche Umsetzung verursachen wie Erwärmung.
- 20) Unter den verschiedenen Genera der *Dipsaceae* sind die *Dipsacus*-Arten am dipsacanreichsten.

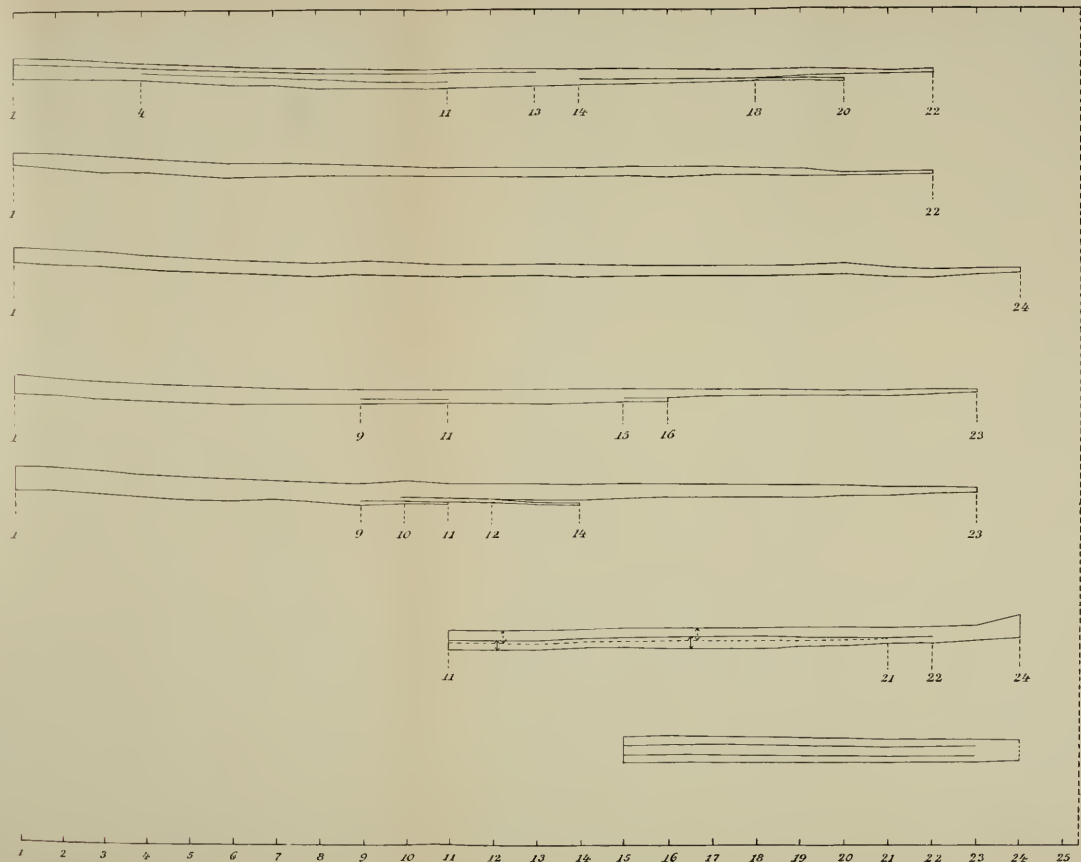
GRONINGEN, Aug. 1908.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
Einleitung	51
KAP. I. DAS DIPSACOTIN	57
§ 1. Die Bedingungen, unter welchen das Dipsacotin aus dem Dipsacan gebildet wird . .	57
§ 2. Die Eigenschaften des Dipsacotins	66
KAP. II. DAS DIPSACAN, DAS IN DER PFLANZE VORHANDENE CHROMOGEN	69
§ 1. Die Eigenschaften des Dipsacans	69
§ 2. Die Abhängigkeit der in den Blättern vorkommenden Dipsacanmenge von inneren und äusseren Faktoren	75
§ 3. Die Lokalisation des Dipsacans	78
KAP. III. DIE DIPSACASE, DAS DIPSACAN UMSETZENDE ENZYM	80
KAP. IV. DIE VERBREITUNG DES DIPSACANS UND DIPSACOTINS IM PFLANZENREICHE	82
KAP. V. SCHLUSSBEMERKUNGEN	85
Zusammenfassung der Resultate	88







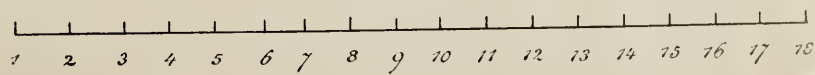
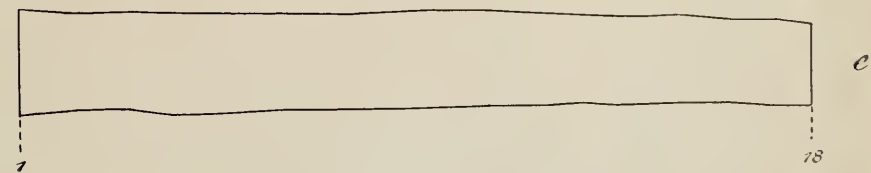
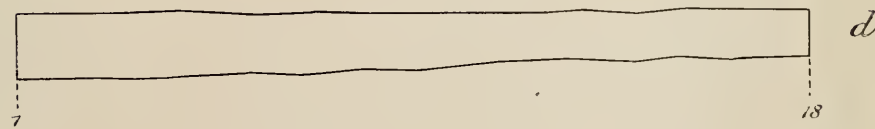
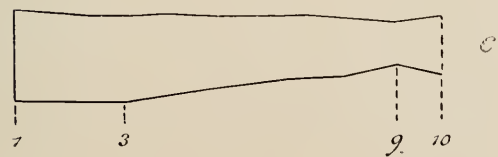
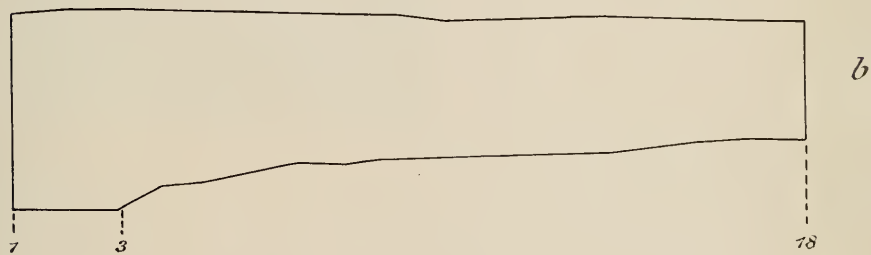
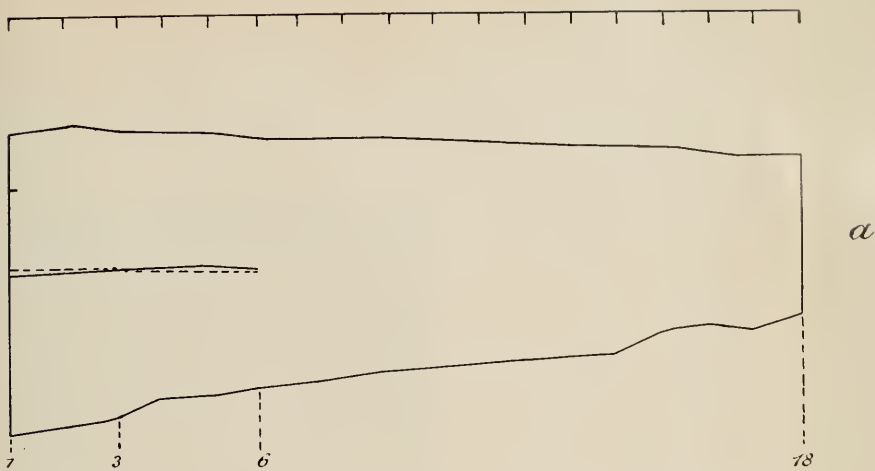
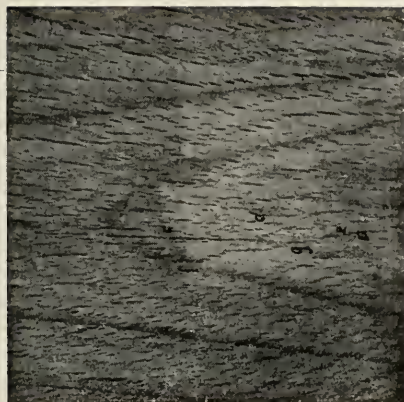


Fig. 2.



0 7

Fig. 1.

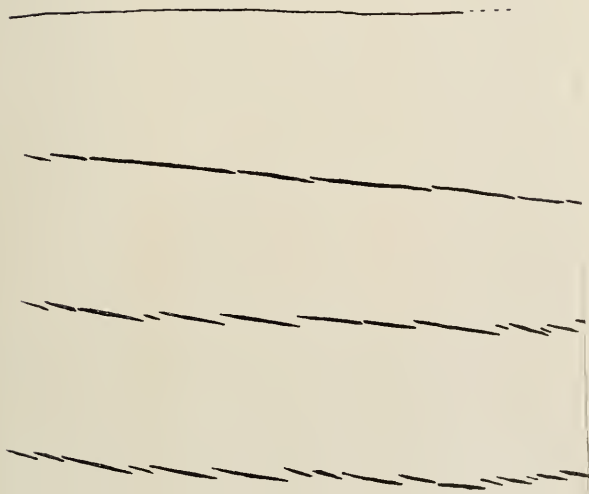




Fig. 1.

N° 21 15^{tes} Jahr
N° 22 13^{tes} Jahr
N° 23 10^{tes} Jahr
N° 24 7^{tes} Jahr
N° 25 3^{tes} Jahr

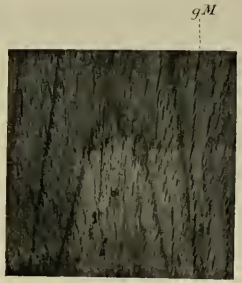


Fig. 2.

0 1 3 cm



Fig. 3.

0 5 10 cm

SOMMAIRE.

Articles :

- F. A. F. C. WENT. The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. With Plate I. 1
- K. ZIJLSTRA. Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze. Mit drei Tafeln und eine Textfigur. 17
- TINE TAMMES. Dipsacan und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der Dipsaceae. 51
-

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume V. Livraisons 2—4.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1909.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume V. Livraisons 2 — 4.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1909.

S O M M A I R E.

Articles :

- J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der
partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. 93
- A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes 209

Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarekiana*

von

J. M. GEERTS.

EINLEITUNG.

Zu den wichtigsten botanischen Untersuchungen haben immer Abhandlungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen gehört. In manchen Fällen haben erst diese ein klares Verständnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der betreffenden Pflanzengruppe angebahnt und gelang es dadurch ein natürliches System auf zu stellen. Besonders in den letzten Jahrzehnten, nachdem auch die Cytologie in den Bereich dieser Studien aufgenommen wurde, sind die Fortschritte in dieser Richtung von Bedeutung geworden. So stützt sich z. B. die heutige Einteilung der Gymnospermen hauptsächlich auf die Ergebnisse cytologischer Untersuchungen.

Durch den Nachweis der Reduktionsteilung bei verschiedenen Pflanzen wurde ein klares Bild über das, was eigentlich Generationswechsel ist, erhalten und wurde die Beziehung zwischen Cryptogamen und Phanerogamen wesentlich aufgeklärt.

Selbstverständlich sollen diese cytologischen Studien so vollständig wie möglich sein. Als mustergültige Beispiele seien hier die Arbeiten von Miss Ferguson über *Pinus* ¹⁾

1) M. C. Ferguson: Life history of *Pinus*. Proc. of the Washington Acc. of Sc. Vol VI 1904.

und von Yamanouchi über *Polysiphonia* ¹⁾ hervorgehoben. Andererseits hat man noch neuerdings gesehen, wie eine unvollständige Untersuchung leicht zu falschen Schlussfolgerungen führen kann. Coulter ²⁾ fand doch durch ein erneutes Studium von *Gnetum Gneumon*, dass jene Zellen, welche man bis jetzt als zum Prothallium gehörend betrachtet hatte, nicht im Embryosack liegen, sondern nur Nucelluszellen sind.

Eine solche monografische Behandlung, in die also auch die cytologische Untersuchung aufgenommen wird, erhält häufig noch grösseren Wert durch ihre Bedeutung für wichtige physiologische Fragen, denn oft ist dazu eine vollständige Kenntnis aller Einzelheiten der betreffenden Pflanze, nicht nur ihres morphologischen und anatomischen Baues, sondern auch ihrer Cytologie erforderlich.

Solche Untersuchungen sind vor Allem wichtig für die Pflanzen, welche das Material für physiologische Experimente über entwicklungsgeschichtliche Fragen bilden. Im Besondern trifft dieses für *Oenothera Lamarckiana* zu, welche durch die Untersuchungen des letzten Jahrzehntes in dieser Richtung in den Vordergrund getreten ist.

Aus diesem Grunde habe ich die Cytologie der *Oenothera Lamarckiana* zum Gegenstand meiner Untersuchung gewählt. Ich bin dabei von den folgenden Erwägungen ausgegangen:

Um z. B. bei Experimenten über die Abhängigkeit des Mutirens von äusseren Bedingungen bestimmte Resultate zu erhalten, ist es erforderlich zu wissen, welche Blüten die Einwirkung trifft, d. h. man muss äusserlich beurteilen können, auf welcher Entwicklungsstufe sie sich im Momente

1) Shigeo Yamanouchi. The life history of *Polysiphonia violacea*, Contributions from the Hull Botanical Laboratory LXXXVII Bot. Gaz. XLII 1906.

2) John. M. Coulter. The embryosac and embryo of *Gnetum Gneumon*. Bot. Gaz. Vol XLVI No. 1 July 1908.

der Einwirkung befinden: vor der Synapsis, vor oder nach der Reduktionsteilung, u. s. w.; denn nur dann lässt sich entscheiden, wie eine etwaige Veränderung in der Production von Mutanten zu stande gekommen sein mag. *)

Dieselbe Kenntnis scheint auch für eine Untersuchung zur Beantwortung verschiedener Fragen über die Bastarde von *Oenothera Lamarckiana* und ihren Mutanten erforderlich. Woher rührt es z. B., dass in der Untergattung *Onagra* die meisten Bastarde constant sind, z. B. *Oenothera muricata* \times *Oenothera biennis*, andere dagegen, z. B. *Oenothera Lamarckiana* \times *Oenothera brevistylis* sich nach dem Mendelgesetz spalten? Weshalb sind die reciproken Bastarde in der *Onagra*-Reihe einander oft nicht gleich, z. B. *Oenothera muricata* \times *Oenothera biennis* und *Oenothera biennis* \times *Oenothera muricata*, andere dagegen wohl, z. B. *Oenothera Lamarckiana* \times *Oenothera gigas* und *Oenothera gigas* \times *Oenothera Lamarckiana*? Weshalb geben *Oenothera biennis* und *Oenothera muricata* mit *Oenothera Lamarckiana* oder einem Mutant gekreuzt, zwei Formen, die s. g. Zwillingbastarde, *Oenothera biennis* \times *Oenothera gigas* dagegen nicht?

Eine vergleichende cytologische Untersuchung dieser Bastarde wird nebst weiteren experimentellen Untersuchungen hoffentlich eine Beantwortung dieser Fragen ermöglichen. Ausserdem werden wir dann den Wert der Auffassung Bateson's beurteilen können, der *Oenothera Lamarckiana* als eine Bastardpflanze betrachtet, das Entstehen der Mutanten zurückführt auf Bastardspaltung und dennoch meint, dass alle Bastarde mendeln. †)

*) Derartige Versuche sind u. a. von Mac Dougal in Angriff genommen worden. (Siehe: Discontinuous variation in Pedigree cultures by D. T. Mac Dougal, The Popular Science Monthly Sept. 1906. pag. 46.) Er gibt an u. a. bei *Oenothera biennis* durch eine Injektion von 0,2% $ZnSO_4$ Mutanten hervorgerufen zu haben.

†) Bateson, Report to the Evolution Committee. London 1902, pag. 153.

Auch um den Vorgang des Mutirens selbst erklären zu können, scheint mir ein eingehendes cytologisches Studium durchaus erwünscht, denn durch eine solche Untersuchung wird es, nachdem durch eine Beantwortung der obengenannten Bastardierungsfragen ein besserer Einblick in den Bau der Chromosomen und in die Bedeutung cytologischer Erscheinungen erhalten ist, vielleicht allmählich möglich werden, derartige Differenzen zwischen den Mutanten und *Oenothera Lamarckiana* selbst auf zu finden, dass dadurch das Mutiren zu erklären sein wird.

Eine andere Seite meiner Untersuchung betrifft die partielle Sterilität des Pollens und der Samenknospen. Viele Pflanzen, besonders Bastarde, sind ganz oder zum Teil steril, und bei verschiedenen Problemen spielt diese Sterilität eine Rolle. Dabei müssen die folgenden Fragen beantwortet werden: Wie und wann tritt die Sterilität auf; wie und in welchem Masse äussert sie sich; in wie weit ist sie von äusseren Bedingungen abhängig und was ist ihre cytologische Ursache?

Vor Allem ist die Sterilität wichtig bei Bastardierungsfragen. Wird z. B. bei Kreuzungen die Sterilität von einem oder von beiden Eltern auf den Bastard übertragen und in welchem Masse? Wird die Sterilität vielleicht durch die Bastardierung verstärkt und sind viele Bastarde eben dadurch steril? Kann auch bei einem Bastard zwischen vollkommen fertilen Eltern Sterilität auftreten, in welchem Falle die Sterilität eine Folge der Bastardierung sein würde? Beeinflusst die Sterilität auch die Spaltung nach den Mendel'schen Gesetzen?

Wie bekannt, hat *Oenothera Lamarckiana* zum Teil sterilen Pollen und eine gewisse Anzahl steriler Samenknospen; diese Erscheinung ist übrigens in der Familie der *Onagraceae* ziemlich allgemein verbreitet. Diese Pflanzen

und ihre Bastarde liefern also geeignetes Material für eine Untersuchung zur Beantwortung der oben aufgestellten Fragen, aber ausserdem knüpfen sich an *Oenothera Lamarckiana* in Beziehung zur Sterilität noch weitere Fragen zur Beantwortung an, z. B.:

In welchem Masze wird die Sterilität auf die Mutanten vererbt? Besteht ein Zusammenhang zwischen Sterilität und Mutabilität, oder wird die partielle Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* durch eine Bastardnatur veranlasst, wie Bateson behauptet?

Indem ausserdem die Kenntnis der Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* auch für die Beantwortung der im ersten Teil dieser Einleitung gestellten Fragen wichtig sein kann, entschloss ich mich, nebst der eigentlichen Cytologie, auch diese Erscheinung zu studieren.

Der Zweck der vorliegenden Untersuchung ist also:

1°. einen Beitrag zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana* zu liefern.

2°. Eine cytologische Grundlage für experimentelle Untersuchungen mit dieser Pflanze zu gewinnen.

Dazu war es geboten auch die Blütenentwicklung zu studieren, um die wichtigsten cytologischen Zustände auf äusserlich sichtbare Phasen beziehen zu können. Ich werde also nacheinander folgende Abschnitte behandeln:

- I. Material und Methode.
- II. Die Blütenentwicklung.
- III. Die cytologische Entwicklung.
- IV. Die partielle Sterilität.
- V. Schluss.

Hinsichtlich der Literatur werde ich nur diejenigen Abhandlungen nennen, welche ich bei dieser Arbeit benutzt habe. In fast allen diesen Publikationen findet man ausführliche Literaturangaben und es scheint mir ohne Bedeutung diese Listen hier zu wiederholen.

I. KAPITEL.

Material und Methode.

§ 1. Das Anfertigen der Präparate.

Das Material für diese Untersuchung wurde zum Teil auf dem Fundorte der *Oenothera Lamarckiana* zwischen *Hilversum* und 's *Graveland*¹⁾ gesammelt, und zwar am 27 Juni und 22 August 1905, zum Teil im Versuchsgarten von Professor Hugo de Vries eingelegt am 15, 16, 19, 20 und 22 September 1905. Im Frühling 1907 wurden einige Rosetten von *Oenothera* dem Standorte bei *Hilversum* entnommen und in einem Garten in *Utrecht* gepflanzt. Am 9 Juni, 4, 11 und 26 Juli, 5 und 19 August und am 30 September wurden von diesen Pflanzen Blütenknospen fixirt.

Dabei wurden verschiedene Fixir- und Farbmethode angewendet.

Die benutzten Fixirungsflüssigkeiten sind:

1°. schwache Flemming'sche Lösung, welche aus 25 ccm. 1°/o Chromsäure, 10 ccm. 1°/o Essigsäure, 55 ccm. Aqua destillata, 10 cmm. 1°/o Osmiumsäure zusammengesetzt war.

2°. starke „Flemming“, bestehend aus: 1 gr. Chromsäure, 3 ccm. Eisessig, 20 ccm. 1°/o Osmiumsäure, 100 ccm. Aq. dest.

3°. „Juel“, bestehend aus: 100 ccm. Alcohol von 50°/o, 2 gr. $ZnCl_2$, 2 ccm. Eisessig.

4°. Sublimatlösung nach Kaiser von der Zusammensetzung: 10 gr. $HgCl_2$, 3 ccm. Eisessig, 300 ccm. Aq. dest.

1) de Vries, Die Mutationstheorie. Bd. I, S. 187.

Von dieser Lösung bringt man 9 Teile auf 1 Teil Formalin von 40^o/_o. In dieser Flüssigkeit verweilten die Objecte etwa 24 Stunden und wurden dann mit Jodjodkaliumlösung ausgespült bis die Farbe schwach gelb blieb.

Die Objecte wurden so schnell wie möglich in die Fixirungsflüssigkeit gebracht. Gewöhnlich kamen die Objecte einzeln oder einige von derselben Grösse zusammen in ein kleines Glasrohr, versehen mit einer mit Tusche auf Pergamentpapier geschriebenen Nummer. In diesem Röhrchen blieben die Objecte bis sie in Paraffin eingebettet wurden.

Während jüngere Fruchtknoten und Staubfäden gut fixirt werden konnten, war dies mit den älteren nicht der Fall, wie sich bald ergab. Später wurde darum von den Fruchtknoten die Wand so viel wie möglich entfernt. Darauf wurden sie vorsichtig unter der Luftpumpe ausgepumpt, damit die Luft, welche sich zwischen den Samenknospen und in der Mikropyle befand, vertrieben würde. Da die Fixirungsflüssigkeit in ältere Staubfäden nicht genügend eindrang, so dass das Protoplasma sich ganz zusammenzog, wurde die Wand mit einer feinen Nadel angesteckt und darauf wurden diese Staubblätter ausgepumpt. Diese Methode gab sehr gute Resultate. Ausserdem wurden in einigen Fällen die Körner aus den Pollensäcken herausgespült und so fixirt.

Öfters war es fast ganz unmöglich gute Schnitte anzufertigen, indem die Raphidenbündel, welche in allen Blüthentheilen sehr viel vorkommen, in den meisten Fixirungsflüssigkeiten nicht genügend löslich sind. Solche Objecte liessen sich nach 24 stündiger Behandlung mit 1^o/_o HCl sehr gut schneiden. Nur in der starken Flemming'schen Flüssigkeit verschwanden die Raphidenbündel ohne Anwendung von Salzsäure. Aus diesem Grunde, vor Allem aber in Bezug auf die Fixirung selbst, gab die starke

Flemming'sche Lösung die besten Resultate. Die jüngeren Stadien konnten auch mit den anderen Lösungen ziemlich gut fixirt werden, die erwachsenen Embryosäcke aber nicht. Mit Kaiser-sublimat wurden die älteren Samenknospen noch wohl genügend fixirt, aber durch die Nachbehandlung mit Jodjodkaliumlösung und später noch mit 1 % HCl, nimmt dieser Prozess viel Zeit in Anspruch. In den Präparaten sind dann zwar die Nucleolen gut gefärbt, das Chromatin aber nicht. Im Allgemeinen wurden in den mit starker Flemming'scher Lösung fixirten Objecten die meisten Teilungszustände gefunden und war das Chromatin am besten sichtbar. Deshalb wurde nachher immer starke Flemming'sche Flüssigkeit benutzt. Für ältere Fruchtknoten und Staubfäden wurde noch 2 ccm. Eisessig zugesetzt. Die Quantität der Osmiumsäure wurde oft kleiner gewählt.

Die Objecte wurden in einem Fläschchen mit capillarem Abfuhrrohr ausgespült und dann allmählich in absoluten Alcohol übertragen, also durch Alcohol von 50, 70, 90 und 95 % in absoluten Alcohol und schliesslich durch Chloroform, Xylol, oder Benzol in Paraffin gebracht. Da die Benzolmethode rasch und sicher wirkt, wurde sie am meisten benutzt. Im Sommer gab Paraffin von 60° C. Schmelzpunkt, im Winter von 55° C. die besten Resultate.

So bald die Objecte in dem Benzol aufgehellt und vollkommen durchsichtig geworden waren, was gewöhnlich nach einigen Stunden der Fall war, wurde der Inhalt des Röhrchens in ein Porzellannäpfchen ausgegossen und Paraffin hinzugesetzt. Gewöhnlich findet man angegeben, dass man erst Paraffin von niedrigem Schmelzpunkt gebrauchen und dieses allmählich durch Paraffin von höherem Schmelzpunkt ersetzen muss. Obgleich ich dies niemals gethan habe, hat dieses meinen Präparaten nie geschadet. Das ganze Überbringen der fixirten Objecte in

Paraffin kann vielleicht sehr abgekürzt werden. Die Hauptsache ist immer, dass die Fixirung selbst so gut wie möglich sei; ist diese einmal gut gelungen, dann können solche Objecte recht viel vertragen und beim Färben wird doch immer rasch aus stärkeren in schwächere Flüssigkeiten übergebracht. Dabei findet keine Contraction statt, sondern, wo man sie später findet, kann sie bei der Fixirung selbst schon eingetreten sein.

Das Näpfchen mit der Lösung von Paraffin in Benzol wurde dann auf einem Wasserbad eingedampft bis der Benzol ganz verschwunden war. Darauf wurde das Paraffin durch neues ersetzt und wurden die Blöcke gegossen. Zu diesem Zweck benutzte ich immer Uhrgläser. In ein mit Glycerin befeuchtetes Uhrglas wurde etwas von dem Paraffin mit einem oder mehreren Objecten und ihrer Nummer ausgegossen, ein zweites Uhrglas wurde aufgelegt und das Ganze unmittelbar in kaltes Wasser untergetaucht. So wird das Paraffin sehr schnell hart und also gut zum Schneiden.

Von den kleineren Objecten wurden mehrere zusammen in eine Paraffinscheibe gegossen. Diese lassen sich später leicht trennen und gesondert auf das Mikrotom stellen.

Zum Schneiden wurde ein Giltay-Mikrotom benutzt. ¹⁾ Anfangs wurden Schnitte von 10 μ angefertigt, um eine Übersicht der verschiedenen Stadien zu erhalten. Darauf wurden von den gewünschten Stadien auch Schnitte von 4, 5 und 6 μ gemacht.

Das Mikrotommesser wurde scharf gehalten auf zwei Rubinitsteinen, einem weichen und einem harten. (Diese Steine sind zu beziehen von Blass und Groenewegen, de Bildt bei Utrecht.)

1) P. Kipp en Zn., J. W. Giltay, opvolger, *Delft, Holland.*

Um die Objecte herum wurde das Paraffin so viel wie möglich entfernt, damit die Bänder sehr schmal und auf einem Objectträger also viele Bänder befestigt werden konnten. Zum Aufkleben verwendete ich immer Eiweiss-Glycerin. Die Objectträger wurden im Voraus markirt mit einer Glastinte, welche nach den Angaben von Miss Ferguson¹⁾ angefertigt war. Guter Zinnober wurde mit Wasserglas angerührt und mit Wasser solange verdünnt, bis die Mischung sich als Tinte benutzen liess. Diese Tinte kann nach dem Eintrocknen, ohne Schaden in alle Flüssigkeiten gebracht werden und hat ausserdem den Vorteil, dass sie durch Kochen mit Na_2CO_3 wieder von den gebrauchten Gläsern entfernt werden kann.

Von den Färbungen, welche ausprobiert wurden, gab die Flemming'sche Dreifachfärbung keine schönen Resultate; im allgemeinen färbte das Safranin nicht scharf, das Gentianviolet wohl. Besser bewährte sich Heidenhain'sches Haematoxylin. Die mit diesem Farbstoff gefärbten Schnitte waren, besonders bei der Nachbehandlung mit Orange G. sehr deutlich. Diese Färbung wurde dann auch am meisten verwendet. Gewöhnlich wurden die Schnitte am Morgen um neun Uhr in Eisenalaun eingelegt, am Mittag um vier Uhr ausgespült, während der Nacht in der Haematoxylin-Lösung gelassen und am folgenden Morgen differenzirt und weiter behandelt.

Vorzugsweise benutzte ich grosse Deckgläser (70 bei 35 mm.); der Canadabalsam wurde auf das Deckglas gebracht und darauf wurde dieses auf den Objectträger gelegt.

So viel wie möglich wurden von jedem Objecte, von der Fixirung bis zu der Fertigstellung, alle Behandlungen,

1) Miss M. C. Ferguson. Life history of Pinus. Proc. of the Wash. Ac. of Sc. Vol. VI, 1904.

denen es unterworfen wurde, genau notiert, um später entscheiden zu können, in wie weit etwaige Abweichungen der Behandlung zuzuschreiben wären.

Schliesslich wurden die Präparate im Wärmeschrank getrocknet und dann durchmustert.

§ 2. Die Untersuchung der Präparate.

Die wichtigsten Schnitte wurden sofort notiert, um so schnell wie möglich eine Übersicht derjenigen Stadien zu erhalten, welche sich in genügender Zahl darboten. Dadurch gelang es nachher leicht, bestimmte Objecte zu wählen, in denen sich vermutlich die noch fehlenden Stadien befinden würden. Von diesen wurden dann zu erst nur einige Schnitte gemacht, welche sofort aufgeklebt wurden.

Das Paraffin wurde nur geschmolzen und so wurden sie studiert, um zu sehen, ob das gewünschte Stadium getroffen war; war dies nicht der Fall, so brauchten sie nicht weiter geschnitten zu werden. Besonders, da ich auch die Blüten selbst genau studiert hatte, wie ich später mitteilen werde, konnte ich nach einiger Zeit ziemlich leicht die noch fehlenden Stadien ausfindig machen.

Von jedem Stadium habe ich gewöhnlich mehrere Präparate angefertigt und diese so viel wie möglich auf verschiedene Weise behandelt. Oft wurden auch alle Gläser desselben Objectes nicht gleich gefärbt. Dadurch konnte ich bei Vergleichung der verschieden behandelten Präparate auch entscheiden, in wie weit bestimmte Strukturen und Färbungen Artefacte seien oder nicht.

Nachdem die Schnitte, welche vermutlich wichtige Stadien darboten, auf dem Objectträger mittelst Tusche ausgezeichnet waren, wurden sie genau studiert. Grösstentheils brauchte ich dazu die stärksten Vergrösserungen:

apochromatische homogene Immersion 0,2 mm. von Zeiss, mit den Compensationsocularen 8, 12 oder 18 von Zeiss. Zur Benutzung der stärkeren Oculare war das Tageslicht, ausgenommen im Sommer, zu schwach; deshalb wurde hauptsächlich mit Gasglühlicht gearbeitet, während eine ammoniakalische Kupfersulfatlösung als Lichtfilter benutzt wurde.

Beim Lesen cytologischer Abhandlungen bemerkte ich oft, dass viele Untersucher nicht mitteilen, wie oft bestimmte Stadien wahrgenommen wurden. Dieses macht es schwer zu beurteilen, ob die beobachteten Thatsachen richtig interpretiert wurden oder ob vielleicht bisweilen Abweichungen als normale Stadien beschrieben worden sind. Hierdurch ist meines Erachtens auch zu erklären, was in den letzten Jahren so oft zu Tage tritt, dass bei genauen Untersuchungen von Pflanzen, deren Cytologie bis dahin für bekannt gehalten wurde, viele neue Einzelheiten beobachtet werden. Nur zu oft werden die Ergebnisse einer vorläufigen Untersuchung als vollkommen feststehende Thatsachen betrachtet. Deshalb glaubte ich bei dieser Untersuchung jedesmal eine grosse Anzahl Schnitte studieren und so viel wie möglich angeben zu müssen, wie oft ich jedes Stadium beobachtet habe. Wichtig war es ferner von diesen eine gute Übersicht zu erhalten; dazu wurde sofort von jedem Schnitt alles, was daran zu beobachten war, aufgeschrieben und zwar in der Form von Tabellen. Für jedes Stadium wurde dazu eine Tabelle entworfen.

In einer solchen Tabelle wurde so viel wie möglich für jede Phase dieses Stadiums eine Spalte bestimmt. Ausserdem wurde in einigen Spalten die Nummer des Präparates, der Reihe und des Schnittes, die gebrauchten Fixierungs- und Färbungsmittel etc. notiert. Dadurch war es leicht beim Studieren der Schnitte jede Einzelheit mit einem Striche in der dafür bestimmten Spalte zu registrieren.

Aus einer solchen Tabelle z. B. von der Synapsis ist zu ersehen: 1°. wie oft die Synapsis studiert wurde, 2°. wie oft jede einzelne Phase der Synapsis auftrat und somit einigermaßen, ob eine bestimmte Phase langsam oder rasch verläuft, 3°. was als allgemein und was als Abweichung zu betrachten ist.

Weiter wurden aus diesen Tabellen die schönsten Schnitte gewählt, um von jedem Stadium eine oder mehrere Zeichnungen machen zu können. Diese wurden mittelst eines Zeichenprisma's von Reichert gezeichnet, während das Papier auf der Höhe des Objecttisches lag und das Rohr bis 160 mm. ausgezogen war. Die Zeichnung war dann durch das Prisma 1.4 mal vergrößert. Um naturgetreue Zeichnungen zu bekommen, habe ich sie so viel wie möglich mittelst dieses Prisma's gemacht.

II. KAPITEL.

Die Blütenentwicklung.

§ 3. Besprechung der Literatur.

Die Blütenentwicklung der *Onagraceae* wurde schon öfters untersucht u. a. für *Oenothera suaveolens* von Duchartre in 1842, ¹⁾ für *Epilobium angustifolium* von Payer in 1857, ²⁾ für viele Gattungen dieser Familie von Barcianu in 1873, ³⁾ u. a. für *Oenothera biennis*, ²⁾ und für *Oenothera Lamarckiana* von Pohl in 1895. ⁴⁾

Die Darstellung des zuletzt genannten Untersuchers enthält die abweichendsten Resultate. Während nach den drei ersten Autoren die Blütenentwicklung acropetal ist, sollen nach Pohl bei *Oenothera Lamarckiana* zuerst die „Carpelprimordien“ sich entwickeln, welche dann durch stärkeres Wachsthum der Deckblätter gegen einander gedrängt werden, bis sie sich schliesslich in der Mitte berühren und auf dieser Weise die Fruchtknotenöhle zum Abschluss bringen.

Erst wenn die Griffel kräftig gewachsen sind, sollen sich die Antherenhöcker und nach diesen die Anlagen der Blumenblätter entwickeln. Wie und wann die Kelch-

1) Duchartre: Observations sur la fleur et plus particulièrement sur l'ovaire de l'*Oenothera suaveolens*. H. P. in Ann. d. Sc. nat. Serie II, Bd. 18, 1842.

2) J. B. Payer. Organogénie de la Fleur.

3) Untersuchungen über die Blütenentwicklung der *Onagraceae*. Inaug. Dissertation von D. P. Barcianu, Naumburg 1874. Im 31 Jahrg. 1873. p. 792 der Bot. Zeitung referirt von Prof. Hanstein.

4) Ueber Variationsweite der *Oenothera Lamarckiana* von J. Pohl. Oesterr. botan. Zeitschrift, Jahrg. 1895 Nr. 5 und 6.

blätter entstehen, wird von Pohl nicht beschrieben. Die Placentae sind nach ihm die verwachsenen Ränder der nach innen wachsenden Carpelle.

Auch nach *Duchartre* entsteht der Fruchtknoten aus vier gesonderten Carpellen, welche mit ihren Rändern verwachsen, aber ausserdem soll sich im Centrum des Fruchtknotens aus dem Grunde das Gewebe des Vegetationspunktes erheben und eine Columella bilden, welche die vier Scheidewände vereinigt. Payer gibt an, dass im Boden des Fruchtknotens vier Grübchen entstehen. Dadurch wird der Fruchtknoten in seinem unteren Teile vierfächerig. Im oberen Teile wachsen vier parietale Leisten nach innen, treffen in der Mitte aufeinander und verschmelzen. So wird auch hier der Fruchtknoten vierfächerig, aber auf anderer Weise als im unteren Teile.

Nach *Barcianu* ist der Fruchtknoten die hohlgewordene Blütenachse, indem der Vegetationspunkt sein Wachsthum bald einstellt, während die Peripherie der Achse in die Höhe wächst. Nur die Narbenlappen entwickeln sich am Rande des so entstandenen Fruchtkessels als gesonderte Phyllome. Die Placentae entstehen nach ihm auch als vier gesonderte Blasteme, die sich aus dem Boden des Fruchtkessels hervorwölben. Deshalb soll man die Placentae auffassen als den übrigen Phyllomkreisen ebenbürtige Organe, somit als den innersten Kreis des Blütendiagramms. Der Vegetationspunkt der Blütenachse nimmt zwischen den vier Placentarhöckern die niedrigste Stelle ein. Sowohl die Placentae, als das sie im Centrum verbindende Gewebe des Vegetationspunktes wachsen gegen den oberen Teil des Fruchtknotens empor, indem der Vegetationspunkt im Wachsthum ein wenig hinter den Placenten zurückbleibt und die sogenannte Columella im Fruchtknoten bildet. Diese Columella hört etwa in halber Höhe des Fruchtknotens zu wachsen auf und die Placenten wachsen nun frei weiter

bis an den Grund des Griffelkanales. Barcianu betont nachdrücklich, dass sich in keinem Entwicklungsstadium bemerken lässt, dass die Scheidewände im oberen Teil parietalen Ursprungs, und also von dem unteren Teile verschieden seien. Im Übrigen stimmen die drei letztgenannten Autoren hierin überein, dass die Blütenentwicklung acropetal ist. Da ich selbst auch für die *Oenothera Lamarckiana* eine acropetale Entwicklung gefunden habe, brauche ich hier darauf nicht weiter einzugehen.

§ 4. Ontogenie der Blüte.

Die Blütenentwicklung wurde in erster Linie an Mikrotompräparaten untersucht, wozu nicht nur Längs- sondern auch Querschnitte von jungen Blütentrauben der *Oenothera* gemacht wurden. Nachdem mit Hülfe dieser Schnittserien die Entwicklung in den Hauptsachen festgestellt worden war, wurden auch junge Blütenknospen aus Alcoholmaterial unter dem Microscop präparirt. Diese Knospen wurden dazu stufenweise übergebracht in Benzol in welchem sie nach einem Aufenthalt von mindestens einigen Stunden ganz durchscheinend wurden. Ausserdem wurden sie in dieser Flüssigkeit so hart, dass Knospen von 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm Länge, sich noch ganz gut aus freier Hand zwischen den Fingerspitzen in zwei oder drei Längsschnitte zerlegen liessen. So war ich im Stande den inneren Bau der Knospen genau zu ermitteln. Die hierher gehörenden Abbildungen wurden, wo nicht anders berichtet wird, mit einem *Reichert'* schen Zeichenprisma bei etwa ± 75 facher Vergrößerung gezeichnet.

Der Vegetationspunkt des Blütenstandes ist ziemlich breit. (Taf. V Fig. 1 und 2). Angeordnet in einer enggewundenen Spirale erheben sich aus ihm Gewebehöcker, welche die Anlagen der Bracteen darstellen. Der Spitze

des Vegetationspunktes am nächsten sind diese Höcker einfach; weiter abwärts hat sich in den Achseln jeder Bractee ein neues Höckerchen angelegt als erster Anfang einer Blüte. In noch weiterer Entfernung von der Spitze treffen wir Blüten an, in welchen sich schon die Anlagen der Kelchblätter erheben und deren Bractee bereits blattförmig wird. (Taf. V, Fig. 2). Wie Querschnitte eines Vegetationspunktes zeigen, stehen die Blüten in einer $\frac{3}{8}$ Spirale und ist also der Blütenstand nicht $\frac{1}{2}$, wie Barcianu für andere *Onagraceae* angiebt.

Folgen wir nun die Entwicklung einer Blüte. Aus der noch nicht gesonderten Anlage in der Achsel des Hochblattes (Taf. V, Fig. 6) erheben sich an vier Stellen die Anlagen der Kelchblätter (Taf. V, Fig. 7). Thatsächlich entstehen die vier Kelchblätter nicht gleichzeitig; zuerst erscheinen die zwei lateralen (Taf. V, Fig. 3) und diese sind auch später noch etwas grösser als die beiden medianen (Taf. V, Fig. 4). Allmählich schwindet dieser Unterschied. Die Sepala wachsen bald kräftig in die Höhe. Ihr oberer Teil ist cylindrisch, ihr unterer Teil ist blattförmig, (Taf. V, Fig. 11). Die vier Cylinder schliessen in der Mitte mit Hilfe papillärer Auswachsungen ihrer Epidermiszellen eng zusammen. Sie erhalten eine Länge von ± 6 mm., welche sie sehr bald erreichen, schon wenn die ganze Knospe nur erst 10 mm. lang ist. Später fängt der untere Teil der Kelchblätter an in die Länge zu wachsen und wird schliesslich ungefähr 45 mm. lang, indem zuletzt die 6 mm. langen cylinderförmigen Stücke nur kleine Endzipfel der grossen Kelchblätter darstellen. Der Übergang vom cylinderförmigen Teile in den abgeplatteten Teil der Kelchblätter ist in den jungen Blüten sehr scharf. So bilden die vier unteren Ende dieser Zipfel gleichsam eine Kappe über den Raum in welchem sich die anderen Blütenteile entwickeln.

Während die Kelchblätter in die Höhe wachsen, stellt die Spitze des Vegetationspunktes ihr Wachstum ein, und es entsteht in der Achse eine Höhlung. Am Rande dieses Bechers erheben sich die Kelchblätter. Jetzt entstehen im überkappten Raum am Rande des Bechers zuerst die vier Kronenhöcker, alternierend mit den Kelchblättern, (Taf. V, Fig. 8, 9 und 10). Bald darauf erscheinen, abwechselnd mit den Kronenblattanlagen, also den Kelchblättern gegenüber, abermals vier Gewebehöcker, die Kelchantheren, (Taf. V, Fig. 12). Dann entwickeln sich aus der Innenseite der Blumenblattanlagen die Anlagen der Kron-Staubblätter (Taf. V, Fig. 13 und 15). Kronblatt und Kronanthere differenzieren sich also zusammen aus einem Primordium, wie sich solches u. a. auch bei den *Primulaceae* und *Ampelidaceae* ¹⁾ findet, jedoch wird bei diesen Familien der zuerst erscheinende Hügel zur Anthere und entspringen später an seinem Grunde an der Aussenseite die Kronhöcker. Auch Barcianu gibt an, dass bei den von ihm untersuchten *Onagraceae* die Kronantheren aus den Kronblattanlagen entspringen. Goebel ²⁾ versucht den Figuren von Pfeffer und Barcianu eine andere Deutung zu geben. Nach ihm entstehen bei diesen Familien Anthere und Petalum nur scheinbar aus einem gemeinschaftlichen Primordium, in Wirklichkeit aber getrennt aus dem Gewebe der Achse. Später komme ich noch einmal auf diese Frage zurück; meine Figur 22 auf Taf. V spricht aber sehr für die oben vertretene Auffassung.

Abermals erheben sich nun am Rande des Bechers vier Höcker, die Anlagen der Narbenlappen, jedoch

1) Pfeffer. Ueber die Blütenentwicklung der *Primulaceae* und *Ampelidaceae*. Pringsheim's Jahrb. 1872.

2) Goebel. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Seite 293—294.

nicht, wie man erwarten würde, den Kelchblättern gegenüber, sodass eine regelmässige Alternation erhalten bliebe, sondern den Kronblättern superponirt (Taf. V, Fig. 16 und Taf. XVIII, Fig. 1). Nennt man eine Blüte, in der die Fruchtblätter den Kronblättern gegenüber stehen, obdiplostemon, welche Auffassung von Schumann¹⁾ vertreten wird, so gehört *Oenothera* zu den obdiplostemonen Pflanzen.

Die Anordnung der Staubblätter ist jedoch normal, die Kelchantheren sind die äusseren, die Kronantheren die inneren.

Die vier zuletzt erschienenen Höcker werden, wie wir sahen, zu den Narbenlappen (Taf. V, Fig. 16 und 22). Der Griffel entsteht wie ein Schlauch durch das Emporwachsen des Becherrandes (Taf. V, Fig. 22). Später gibt es oft mehr als vier Narbenlappen, indem sich die vier primären spalten.

Anfangs reicht der Kreis, welcher von der Spitze des Vegetationspunktes am weitesten entfernt inserirt ist, also (die Kelchblätter nicht mitgerechnet) die Kronblätter, noch am höchsten (Taf. V, Fig. 16). Sehr bald aber entwickeln der Griffel und die Staubblätter sich rascher als die Krone und wachsen über die Kronblätter hinaus (Taf. V, Fig. 22). Der Griffel erreicht die grösste Länge, wodurch die Narben sich über die Antheren erheben. Während der weiteren Entwicklung bleibt dieses unverändert, aber das Verhältnis zwischen Kron- und Staubblätter ändert sich. Zuerst sind die Petala viel kürzer als die Antheren, gegen das Ende der Blütenentwicklung aber holen die ersten das Androecium mehr und mehr ein und übertreffen es schliesslich um 10 mm. Wenn die Knospen eine Länge von etwa 3 mm. besitzen, fängt in den Staubblättern die Differenzierung in Staubbeutel und Staubfaden an.

1) Schumann. Pringsheim's Jahrb. XX, 349.

Jetzt habe ich noch die Entwicklung des Fruchtknotens zu erörtern. Der Fruchtknoten einer erwachsenen Blüte zeigt deutlich eine Trennung in vier Teile, indem er vier Längsgruben besitzt. Früchte zeigen es noch deutlicher, und dennoch ist dieses nur eine secundäre Erscheinung. Denn meine Präparate erweisen klar, dass der Fruchtknoten die hohl gewordene Blütenachse ist; von einem Aufbau aus gesonderten Carpellen, wie Pohl gesehen haben will, kann, meiner Ansicht nach, nicht die Rede sein.

Längs- sowie Querschnitte zeigen, dass der Fruchtknoten in den jüngsten Knospen einen kleinen ungeteilten Becher mit einem flachen Boden darstellt (Taf. V, Fig. 11), der ausserdem, weder an seiner Aussenwand, noch an seiner Innenwand eine Vierteilung aufweist. Die Scheidewände der Frucht (die ja später vierfächerig ist) sind also ontogenetisch nicht als verwachsene Carpelränder zu deuten, sie entstehen in Blüten von $1\frac{1}{2}$ bis 2 mm. Länge über die ganze Höhe des Fruchtknotens als parietale *Leisten*, welche aus der Wand des Bechers sich hervorwölben, alternierend mit den vier Höckern, welche zu den Narbenlappen werden, also den Kelchblättern gegenüber (Taf. V, Fig. 19). Ihrer Stellung im Fruchtknoten gemäss, könnte man diese Leisten wohl als die verwachsenen Carpelränder deuten, da die vier Höcker, welche die Narben bilden, mit den Kelchblättern alternieren. Die Leisten haben anfangs im Querschnitt einen dreieckigen Umriss (Taf. V, Fig. 21). Sie wachsen in radialer Richtung hervor und nähern sich einander immer mehr im Centrum des Fruchtknotens. Im unteren Teile des Ovars stossen sie zuerst aufeinander und verschmelzen vollkommen, während sie im oberen Teile noch lange Zeit von einander entfernt bleiben. Diese Erscheinung kann uns auch die Auffassung Payer's erklären, dass der Fruchtknoten in

seinem unteren Teil vierfächerig wird, indem sich in seinem Boden vier Grübchen entwickeln. Offenbar hat Payer als jüngste Stadien Knospen untersucht, in deren Fruchtknoten unten die Verschmelzung der parietalen Septen schon stattgefunden hatte. Scheinbar befinden sich dann in seinem Boden vier Grübchen (Taf. XVIII, Fig. 2). Von einem Entstehen der Scheidewände als vier neue Blasteme aus dem Boden des Fruchtblatters, wie Barcianu behauptet, habe ich nichts gesehen. Solche Bilder, wie Barcianu sie gibt, erhält man, wenn man einigermaßen schiefe Längsschnitte hat, in welchen die parietalen Septen nur in ihrem unteren Teil getroffen sind. Auch gibt es, meiner Ansicht nach, keine centrale Auswachsung der Achse, eine s. g. Columella. Das centrale Gewebe wird von den vier in der Mitte zusammentreffenden Leisten gebildet. Wir haben oben gesehen, dass die Septen anfangs im Querschnitt dreieckig sind, bald aber werden sie an ihrem freien Rande breiter und haben dann einen pilzhutförmigen Querschnitt (Taf. XVIII, Fig. 3). Mit diesen breiten Rändern stoßen sie in der Mitte aufeinander und verbinden sich dort. Ganz unten im Fruchtknoten findet die Verschmelzung schon statt, bevor die Leisten breiter geworden sind, während im oberen Teile nie eine vollkommene Verbindung hergestellt wird, sondern in der Mitte zwischen den vier Septen eine Öffnung erhalten bleibt. Diese Erscheinung kann, wenn man sie nicht genau studiert, leicht zu der Auffassung führen, dass das durch die Verwachsung der Septen entstandene Gewebe eine Columella, also eine Auswachsung der Achse, bis zur halben Höhe des Fruchtknotens darstelle.

In jedem Stadium sind die Leisten leicht voneinander zu trennen, die Verwachsung ist somit nicht sehr innig. Bei dieser Trennung bleibt im Centrum des Fruchtknotens

kein Gewebestrang zurück, der auf das Dasein einer Columella hindeuten könnte. Nicht nur die genaue Beobachtung der Entstehung dieses centralen Gewebes, sondern auch die scharfe Abgrenzung, welche man unten im Fruchtknoten zwischen ihm und dem Gewebe der Fruchtknotenwand wahrnimmt, zeigt, dass dieses centrale Gewebe keine Auswachsung der Achse darstellt. Kein einziges Element aus dem Blütenstiele setzt sich in ihm fort. Alle Gefässbündel des Blütenstieles begeben sich in die Wand des Fruchtknotens, während das centrale Gewebe kein in der Richtung der Achse laufendes Gefässbündel besitzt.

Aus den breiten Rändern der Leisten differenzieren sich in Knospen von etwa 8 mm. die *Placenten*. Es entstehen an jeder Leiste zwei Placenten und jedes Fach besitzt somit deren zwei, welche zu den das Fach begrenzenden Leisten gehören (Taf. XVIII, Fig. 4).

Nur durch ihren grösseren Protoplasmagehalt unterscheiden sich in diesem Stadium die Placentarzellen von den übrigen Zellen der Leiste. Dass die Placenten als vier neue Blasteme an der Spitze des Vegetationspunktes, also aus dem Boden des Fruchtknotens, sich erheben sollen, wie Barcianu gesehen haben will, davon ist meiner Ansicht nach, nichts zu beobachten.

Die ersten Anlagen der *Samenknospen* zeigen sich an den Placenten als kleine Höcker, wodurch bei schwacher Vergrösserung, der Rand gekerbt zu seinscheint (Taf. XVIII, Fig. 5). Die Entwicklung der Samenknospen fängt in Knospen von etwa 12 mm. Länge an, zuerst in der Mitte des Fruchtknotens und setzt sich von dort nach oben und unten fort. In der Mitte des Ovars findet man also später die grössten und am weitesten entwickelten Samenknospen. An jeder Placenta entstehen die Ovula in zwei Reihen, es giebt also in jedem Fruchtknoten 16 solcher Reihen. Die Placenten eines Faches biegen sich auseinander, indem die einander

zugewendeten Seiten kräftiger wachsen als die beiden anderen. Auch die Samenknospen eines Faches biegen sich von einander ab. Die der Mitte des Faches zugewendete Seite der Samenknospe wächst kräftiger als die der Leiste zugewendete. Die Samenknospen sind somit vom Anfang an anatrop. Auf der am kräftigsten wachsenden Seite der Samenknospe entwickeln sich auch die Integumente ein wenig früher als auf der kürzeren Seite. Das innere Integument entwickelt sich zuerst (Taf. XVIII, Fig. 6), darauf das äussere (Taf. XVIII, Fig. 7). Mehr und mehr werden durch stärkeres Wachstum an der der Mitte des Faches zugewendeten Seite die Samenknospen anatrop (Taf. XVIII, Fig. 8). Schliesslich liegen also alle Samenknospen mit der Chalaza auswärts und mit der Mikropyle dem Centrum des Fruchtknotens zugewendet.

In Blüten von 12 mm Länge sind nun alle Teile angelegt. Die äusserliche Erscheinung der Knospe ist dann aber noch nicht die einer älteren Knospe, weil das Verhältnis zwischen den Längen des Fruchtknotens, der Kelchröhre und der eigentlichen Knospe noch ein ganz anderes ist. Während bei einer erwachsenen Blüte der Fruchtknoten 10 mm, die Kelchröhre 35 mm. und der Kelch 45 mm. misst, sind in einer Knospe von 12 mm. der Fruchtknoten und die Kelchröhre etwa gleich lang und beide weniger als 1 mm. Die Kelchröhre erreicht ihre bedeutende Länge erst spät in der Entwicklung und dann sehr rasch. Dieses geschieht durch interkalares Wachstum der Zone zwischen der Insertionsstelle der Carpelle (der Griffelbasis) und derjenigen der Kronantheren.

§ 5. Der Gefässbündelverlauf.

Den Gefässbündelverlauf (Taf. XVIII, Fig. 9) der Blüte studierte ich an Quer- und Längsschnitten und an in Benzol

aufgehellten Blüten. Im grossen und ganzen stimmt er bei der *Oenothera Lamarckiana* mit den Angaben Barcianu's für andere *Onagraceae* überein.

In den Blütenstiel tritt aus dem Stengel ein Gefässcylinder, der sich bald in acht kräftige Gefässbündel auflöst, vier in den Ecken des Querschnittes, vier in der Mitte einer jeden Seite (Taf. XVIII, Fig. 11a). Die ersten vier sind die stärkeren. Sie spalten sich noch vor dem Eintritt in die Fruchtknotenwand in je zwei Bündel, ein äusseres und ein inneres. Das Äussere läuft ohne sich zu verästeln durch die Wand des Fruchtknotens und durch die Kelchröhre zu einem Kelchblatte. Hier bildet es den Mittelnerv. Der innere Ast ist das Gefässbündel des Kelchstaubblattes, und dieses schiebt ausserdem in horizontaler und radialer Richtung laufende Äste in die Scheidewand des Fruchtknotens (Taf. XVIII, Fig. 11a). Die Zahl der horizontalen Gefässbündel einer Scheidewand ist nicht gross, aber sie verästeln sich stark und versorgen jede Samenknospe mit einem Ast. Im oberen Teile des Fruchtknotens sendet das Gefässbündel der Kelchanthere keine Äste mehr in die Scheidewand, sondern setzt sich unverästelt von hier aus durch die Kelchröhre fort bis in das Staubblatt.

Einen ganz anderen Lauf haben die vier kleineren primären Gefässbündel, welche in der Mitte der Seiten des viereckigen Querschnittes laufen. Erst im oberen Teile der Fruchtknotenwand teilen sie sich jedes in einen äusseren und einen inneren Ast (Taf. XVIII, Fig. 11b). Der letzte geht in den Griffel hinein. Dieser hat also vier Gefässbündel, welche den Narbenlappen entsprechen und somit auch den Kronblättern gegenüber stehen (Taf. XVIII, Fig. 11c). Der äussere Ast setzt sich weiter unverzweigt durch die Kelchröhre fort bis in das Kronstaubblatt. Nach Barcianu soll dieses Bündel sich oben in der Kelchröhre abermals in zwei Äste spalten, von denen der innere in das Kron-

staubblatt, der äussere in das Kronblatt selbst sich fortsetzen soll. In meinen Präparaten war diese Spaltung nicht zu finden. Das Gefässbündel verzweigt sich nämlich nicht, sondern geht ganz in das Kronstaubblattbündel über. Das Kronblatt hat sein eigenes Gefässbündel, das sich an seinem Grunde in den horizontalen Gefässring auflöst, der an der Basis der Kelchblätter durch Äste der Kelchgefässbündel gebildet wird (Taf. XVIII, Fig. 11*d*). Die Gefässbündel der Antheren verbinden sich nicht mit diesem Gefässring (Taf. XVIII, Fig. 11*d* und *e*). Obwohl nach den oben erwähnten Beobachtungen das Kronblatt und die Kronanthere zusammen aus einem Zellhöcker entspringen, besitzen sie dennoch kein gemeinschaftliches Gefässbündel. Diese Thatsache ist ein Argument gegen die Auffassung, dass die Kronblätter und Kronantheren zusammen nur einen Phyllomkreis bilden, wie Barcianu behauptet. Doch hat dieser Gegenstand für die hier zu behandelnden Fragen keine weitere Bedeutung. Der Umstand, dass keines der acht primären Gefässbündel, welche die Wand des Fruchtknotens durchlaufen, in dieser Wand horizontale Äste absendet, spricht auch, wie schon Barcianu erwähnt, gegen eine Blattnatur des Fruchtknotens, da man die primären Gefässbündel nicht als Median- und Lateralnerven der Carpelle deuten kann.

§ 6. Anatomie.

Der erwachsene Fruchtknoten und die Frucht zeigen, wie oben erwähnt wurde, vier Längsfurchen, welche ein Entstehen aus vier gesonderten Carpellern vortäuschen. Teils um diese Erscheinung zu erklären, teils auch wegen der Schwierigkeiten, welche beim Fixiren und Schneiden von Fruchtknoten auftreten, wurde auch der anatomische Bau der Fruchtknotenwand studiert, und ebenso die Ana-

tomie des Staubblattes und der Samenknospe. Die Resultate sollen in diesem Paragraphen dargestellt werden, und zwar in drei Abschnitten, welche die Anatomie des Staubblattes, des Fruchtknotens und der Frucht, sowie der Samenknospe behandeln.

a. Die Anatomie des Staubblattes.

Anfangs besteht der Zellohcker, welcher sich zum Staubblatt entwickeln wird, aus unter sich gleichen Meristemzellen (Taf. XIX, Fig. 6). Im Querschnitt ist das junge Staubblatt zuerst kreisf6rmig, aber bald zeigt sich die erste Anlage des Connectivs und der beiden Thecae, welche jede f6r sich schon deutlich eine Sonderung in die zwei Pollens6cke aufweisen. In diesem Stadium f6ngt auch die Zelldifferenzierung an (Taf. XIX, Fig. 7). Diejenigen Zellen, welche sich zu Mutter- und Tapetenzellen entwickeln werden, zeichnen sich deutlich gegen das Parenchym ab, w6hrend in diesem viele Zellen, vor Allem im Connectiv und im Filament sich durch einen gelbf6rbten Inhalt unterscheiden (Taf. XIX, Fig. 8). Die Substanz, welche sie enthalten, ist nach den Untersuchungen von Beer bei *Oen. biennis*¹⁾ wahrscheinlich Tannin. Im Filament beginnt jetzt die Entwicklung des Gef6ssb6ndels. Die Epidermiszellen enthalten, wie Beer auch f6r *Oen. biennis* fand, 6berall eine sich dunkelf6rbende Substanz (wahrscheinlich auch Tannin), mit Ausnahme von zwei Stellen, zwischen den beiden Loculis einer Theca. Schon fr6h in der Entwicklung sind dadurch die Stellen angedeutet, wo sp6ter der Staubbeutel sich 6ffnen wird. Unter den Tanninfreien Epidermiszellen entsteht sp6ter eine H6hlung, indem die Epidermis sich von dem 6brigen Gewebe l6st (Taf. XIX, Fig. 9). Zwischen der Epidermis

1) Rudolf Beer. On the development of the pollengrain and anther of some *Onagraceae*. Beihefte zum Bot. Centr.bl. 19¹ 1905.

und den Tapetenzellen, liegen etwa 4 Schichten parenchymatischer Zellen, von denen die äusseren, welche unmittelbar unter der Epidermis liegen, spiralförmige Wandverdickungen erhalten (Taf. XIX, Fig. 10).

Durch das ganze Staubblatt verbreitet, doch vor Allem im Filament, findet man zwischen den Zellen mit Tannin viele Raphidenschläuche, grosse Zellen mit einem Raphidenbündel, welches in einer mit einem sich stark färbenden Stoffe gefüllten Vacuole liegt.

b. Die Anatomie des Fruchtknotens und der Frucht.
(Siehe hierzu Taf. XVIII, Fig. 11 *a—f*).

Der Fruchtknoten ist im Querschnitt viereckig.

Die Wand eines jungen Fruchtknotens ist überall etwa gleich dick, aber bald fangen die vier Ecken, welche im Diagramm den Kelchblättern gegenüber stehen, an, sich stärker zu entwickeln, während die mittleren Teile der Seiten viel weniger stark an Dicke zunehmen. So entstehen auf dem Fruchtknoten allmählich die vier schon früher genannten schmalen Längsfurchen. Diese stehen somit den Kronblättern gegenüber und sind also nicht als Grenzen von Fruchtblättern zu betrachten. Denn aus der Stellung der Scheidewände, welche, wie wir im vorigen § gesehen haben, den Kelchblättern superponirt sind, würde hervorgehen, dass die Carpelle den Kronblättern entsprechen, was ja thatsächlich auch durch die Stellung der Narbenlappen bewiesen wird. Wir haben bereits in § 4 gesehen, dass jedoch ontogenetisch keine Sonderung, ausgenommen für die Bildung der Narbenlappen, von Carpel- und Achsengewebe sich beobachten lässt. Der Fruchtknoten geht einfach aus der hohl gewordenen Blütenachse hervor. Erst später werden durch die Differenzierung des Gewebes die vier Furchen und mit diesen der vierteilige Bau hervorgerufen.

Die Wand besteht aus Parenchymgewebe mit vielen

Raphidenschläuchen zwischen den Zellen. Die Aussenepidermis der Fruchtknotenwand hat eine ziemlich dicke Cuticula. Allmählich verdicken sich die Zellwände der äusseren Zellschichten, und zwar etwa 4 bis 5 Schichten unterhalb der Epidermis. Die Scheidewände bestehen auch aus Parenchymzellen. Durch die Scheidewände laufen nur wenige Gefässbündel in radialer Richtung, und nur um diese herum befinden sich Raphidenschläuche. Somit trifft man auf vielen Querschnitten die Scheidewände ganz ohne Raphidenbündel, während die vier centralen Anschwellungen der Scheidewände mit Raphiden dicht gefüllt sind. Die Epidermis dieser Wände und die Innenepidermis der Fruchtknotenwandung haben eine dünne Cuticula. Die vier centralen Anschwellungen der Scheidewände bestehen an ihrer Basis aus einem grosszelligen unregelmässigen Parenchymgewebe mit vielen Raphidenbündeln. Im Centrum sind die vier Anschwellungen nicht verschmolzen und bestehen sie aus locker verbundenen grossen Parenchymzellen, welche sich durch ihre Färbung und ihre Form deutlich vom übrigen Gewebe unterscheiden. Zwischen diesen locker zusammenhängenden Zellen und dem Raphidenparenchym findet sich ein kleinzelliges Gewebe, welches sich ausserdem auf den Seiten der Anschwellungen fortsetzt. Dieses kleinzellige Gewebe ist das Verwachsungsgewebe der Anschwellungen.

Diese kleinen Zellen sind aber so dünnwandig, dass man auf jeder Entwicklungsstufe des Fruchtknotens, die Scheidewände leicht von einander abtrennen kann. Man kann dadurch unschwer eine Scheidewand mit- samt ihren Placentarwülsten und allen ihren Samenkno- spen isolieren.

Unten im Fruchtknoten besteht das Centrum ganz aus dem Raphidenparenchym, die grossen, locker verbundenen

Zellen fehlen und das kleinzellige Gewebe ist auf vier Stellen zwischen den Anschwellungen eingeschränkt.

Nicht nur das centrale Gewebe, sondern auch die Fruchtwand selbst, durchlaufen beim Reifen der Frucht einige anatomische Veränderungen.

Die Cuticula wird sehr dick und einige Zellschichten unter der Epidermis erhalten sehr stark verdickte Wände. Nach innen folgen nun einige Schichten gewöhnlicher Parenchymzellen mit ziemlich dicken Wänden, dann einige Schichten plattgedrückter Parenchymzellen, während um die Fächer herum, nicht nur in der Fruchtwandung, sondern auch in den Scheidewänden, die Zellen zu Sclerenchymfasern werden, welche hauptsächlich in horizontaler Richtung sich ausstrecken. Das Xylem des Kelchgefässbündels verwandelt sich in ein grosses Sclerenchymbündel und auch um das Gefässbündel des Kelchstaubblattes entwickelt sich ein solches. Das Gefässbündel der Kronanthere schwindet ganz. An seiner Stelle bildet sich später ein breiter Streifen Sclerenchymgewebe, dass der Furche auf der Aussenseite der Frucht gerade gegenüber, auch auf der Innenwand eine Längsfurche zeigt.

Die Fruchtwand ist also überall sehr dick und holzig, mit Ausnahme dieser vier Stellen. Diese Furchen entlang lösen sich später die Klappen der Frucht; diese ist also fachspaltend oder loculicid.

Das centrale Gewebe wird ganz zu einem harten Sclerenchymstrang, welcher beim Aufspringen der Frucht als ein hartes Säulchen in der Mitte stehen bleibt, indem die Scheidewände mit den Klappen verbunden bleiben. An dieser Säule sitzen dann die reifen Samen.

c. Die Anatomie der Samenknospe.

Schon oben wurde darauf hingewiesen, dass die Ränder der Placentarwülste sich als Placenten differenzieren und gezeigt, wie sich an diesen die Samenknospen in zwei

Reihen entwickeln. Im Querschnitt unterscheidet sich die Placenta deutlich von der Leiste, weil ihre Epidermiszellen sich nicht wie diejenigen der Leiste mit den verschiedenen Farbstoffen dunkel färben (Taf. XIX, Fig. 1). Wenn in Blütenknospen von etwa 12 mm. der Fruchtknoten geöffnet wird, sieht man die Placenten als fein ausgeschweifte Ränder (Taf. XVIII, Fig. 5). Die kleinen Anschwellungen sind die ersten Anlagen der Samenknospen. Anfangs bestehen diese aus einigen Zellschichten, in welchen schon sofort eine bestimmte Anordnung zu beobachten ist (Taf. XIX, Fig. 2).

Die Basis dieses Bildes stellt die Placenta, die Spitze die junge Samenanlage dar, wie aus der Vergleichung dieser Figur mit der Figur 1 auf Taf. VI hervorgeht. In dieser letzteren sehen wir eine Samenanlage im Längsschnitt, deren Integumente (welche hier aber nicht gezeichnet sind) noch nicht geschlossen sind. An der Basis, etwas oberhalb der Insertionsstelle des inneren Integumentes ist der Nucellus noch sehr schmal, während er sich an seinem oberen Ende schon etwas verbreitert hat. Unterhalb der Mutterzelle, welche hier schon deutlich hervortritt, sehen wir zwei etwas in die Länge gestreckte Zellen und neben ihnen jederseits zwei Zellreihen. Dieselbe Anordnung der Zellen finden wir nun auch in der Fig. 2 auf Taf. XIX auf der Höhe, wo zur rechten Seite in der hypodermalen Zellschicht eine Teilung stattfindet. Hier sehen wir im Centrum des Schnittes ebenso zwei etwas in die Länge gestreckte Zellen, und zu jeder Seite davon zwei Zellreihen. Auf dieser Höhe entwickelt sich in der peripherischen Zellschicht das innere Integument. Hieraus dürfen wir schliessen, dass der Zellkörper oberhalb dieser zwei Zellen die Anlage des Nucellus darstellt und dass das Gewebe unter ihnen zur Placenta gehört. Der ganze Längsschnitt besteht aus zwei bis drei centralen

Zellreihen, welche ihrer weiteren Entwicklung nach, Pleromzellen darstellen, umgeben durch zwei Zellschichten, das Periblem und das Dermatogen. Die zwei obengenannten längsgestreckten Zellen sind die zwei oberen Pleromzellen. Sie schliessen an der Basis der Nucellusanlage an die mittlere Periblemzelle an, welche etwas grösser ist, als die anderen.

Zuerst entwickelt sich nun das innere Integument, indem ringsum auf gleicher Höhe in den Dermatogenzellen perikline Teilungen stattfinden. So entsteht eine anfangs im Längsschnitt nur aus 4 Zellen zusammengesetzte Falte im Dermatogen (Taf. XIX, Fig. 3 und 4). Durch antikline Teilungen in diesen Zellen entwickelt sich nun das innere Integument weiter; es besteht somit nur aus zwei Zellschichten. An die Bildung des äusseren Integuments, das sich bald nachher entwickelt, beteiligt sich auch das Periblem und dieses besteht also aus mehreren Zellschichten (Taf. XIX, Fig. 3, 4 und 5). Oben haben wir schon gesehen, wie durch stärkeres Wachstum auf einer Seite die Samenknospen anatrop werden. Die Integumente vergrössern sich allmählich und umwachsen den Nucellus. Dieser selbst ist auch nur ein Periblem- und Dermatogengebilde, denn er entwickelt sich aus den Zellen oberhalb der beiden oberen Pleromzellen. Die Dermatogenzellen oberhalb der Insertionsstelle des inneren Integumentes (im Längsschnitt der Samenknospe etwa 4 bis 5 Zellen) bilden durch antikline Teilungen die Epidermis des Nucellus. Die centrale Periblemzelle schliesst sich, wie wir sahen, an die oberen Pleromzellen an (Taf. XIX, Fig. 2). Einige wenige Periblemzellen um diese centrale Zelle herum, bilden durch Teilungen den grössten Teil des Nucellusgewebes. Für die Bildung des Samenkerns am wichtigsten ist jedoch diese centrale Periblemzelle. Denn aus ihr entwickelt sich durch fortgesetzte perikline Teilungen eine centrale Reihe von Zellen.

Samenknospen, deren inneres Integument noch nicht geschlossen ist, bestehen aus einer centralen Reihe von drei Zellen mit, zu jeder Seite im Längsschnitt, zwei Schichten von Periblemzellen, während das Ganze durch die Epidermis umgeben wird. Die untere Zelle der centralen Reihe, welche noch immer an die beiden Pleromzellen anschliesst, wird zur Mutterzelle des Embryosackes. In Blütenknospen von etwa 3 cm. unterscheidet sie sich schon durch ihre Grösse und ihre Form von den übrigen Zellen des Nucellus. Die centralen Zellen haben in der Querrichtung der Samenknospe den grössten Durchmesser und sind ebenso breit wie die Mutterzelle. Die Zellen der peripherischen Schichten sind etwas mehr in die Länge gestreckt. Das Gewebe der Chalaza bildet sich hauptsächlich aus Pleromzellen.

Endlich schliessen sich die Integumente über den Nucellus und lassen nur einen engen Kanal, die Mikropyle, offen (Taf. XX, Fig. 2). Um diese herum besteht das innere Integument aus mehr als zwei Zellschichten, während auch das äussere hier an Dicke zunimmt, wodurch die Mikropyle ziemlich lang wird. Die Samenknospe ist dann schon ganz anatrop geworden und die Mutterzelle befindet sich im Synapsisstadium. Sie erhält durch wiederholte Teilungen der über ihr liegenden centralen Zellen eine sehr tiefe Lage und macht jetzt die Tetradenteilung durch. Auch in den Zellen der peripheren Schicht finden Teilungen statt, wodurch der Nucellus länger und breiter wird und schliesslich aus mehreren Zellschichten aufgebaut ist (Taf. XX, Fig. 1, 2 und 3). Die Nucelluszellen über der Mutterzelle strahlen von der Spitze der Tetrade nach dem Mikropylarende fächerförmig aus (Taf. XX, Fig. 1).

Die innerste Schicht des inneren Integumentes fängt an durch stärkere Färbung sich deutlicher zu unterscheiden, wenn in Blütenknospen von 6 bis 6½ cm. der Embryosack auszuwachsen beginnt (Taf. XX, Fig. 2).

Besonders in älteren Samenknospen tritt diese Schicht deutlich hervor; mit Eisenhämatoxylin färbt sie sich ganz schwarz, die Kerne sind spindelförmig geworden und degenerieren offenbar (Taf. XX, Fig. 3 und 4). In der Nähe der Mikropyle zeigen diese Integumentzellen solche Veränderungen nicht. (Wenn die Fixirung nicht gut gelungen war, hatte eben diese Schicht die Fixirungsflüssigkeit zurückgehalten.) Auch das Chalazagewebe, das sich aus Pleromzellen aufbaut, wie oben erörtert wurde, unterliegt solchen Veränderungen; die Zellen unterscheiden sich durch stärkere Färbung, umgeformte Kerne, u. s. w.

In ungefärbten Schnitten führen diese Zellen einen gelben Inhalt. Während nun in Samenknospen, aus Blütenknospen, welche 6 bis 6½ cm. messen, eine der Tetradenzellen auszuwachsen beginnt, ist der definitive Embryosack in Knospen von 9 cm. Länge erwachsen.

Beim Auswachsen des Embryosackes werden viele Nucelluszellen verdrungen (Taf. XX, Fig. 3).

Die degenerierenden Tetradenzellen sind oft noch lange als ein schwarzer Streifen sichtbar. In dem eigentümlichen Kegel von Zellen, zwischen dem Embryosack und der Mikropyle, sind die centralen Zellen nun etwas mehr in die Länge gestreckt und etwas anders gefärbt; sie zeigen nun schon den Weg, welchen der Pollenschlauch später folgen wird (Taf. XX, Fig. 3).

§ 7. Zusammenfassung.

Kurz zusammengefasst, sind die wichtigsten Züge der Blütenentwicklung also die folgenden:

1. Die Blütenentwicklung ist acropetal.
2. Die Kronanthere entsteht aus der inneren Seite des Kronhöckers.
3. Kronanthere und Kronblatt haben kein gemeinschaftliches Gefässbündel.

4. Der Fruchtknoten ist die hohlgewordene Blütenachse. Nur die Narben entwickeln sich als vier gesonderte Höcker, alternierend mit den Kelchantheren.
 5. Der Fruchtknoten wird vierfächerig, indem vier parietale Leisten, welche mit den Anlagen der Narben abwechseln, in die Höhlung hineinwachsen und in der Mitte aufeinander treffen und verschmelzen.
 6. Die Achse hört auf zu wachsen, es gibt somit keine Columella.
 7. Die Placenten differenzieren sich aus den Rändern der Scheidewände.
 8. Die Samenanlage ist eine Periblem- und Dermatogenbildung, mit Ausnahme des Gefässbündels in der Raphe.
-

III. KAPITEL.

Die cytologische Entwicklung.

§ 8. Eigene Untersuchungen.

Wie die cytologischen Präparate hergestellt wurden, ist in § 1 mitgeteilt worden.

Im allgemeinen sind die Präparate der Samenknospen deutlicher als diejenigen der Pollenkörner, da in den letzten bisweilen zahlreiche Körnchen im Plasma zerstreut liegen, wodurch die Bilder, besonders bei Beobachtung mit den stärksten Vergrößerungen, weniger scharf sind. Da aber diese Körnchen nicht in allen Gläsern desselben Objectes auftreten, dürfen wir annehmen, dass sie Artefacte sind. Die Samenknospen wurden deshalb zuerst und genauer studiert, und auch, weil ihre Zellen in den einander folgenden Schnitten leichter zu verfolgen sind.

In § 2 habe ich schon erwähnt, wie ich die cytologischen Beobachtungen der Samenknospen in Tabellen registrierte.

Aus diesen Tabellen geht u. m. hervor, wie ich hier gleich mitteilen möchte, dass zwischen Pflanzen, welche an verschiedenen Standorten, oder nicht gleichzeitig, eingesammelt und in verschiedenen Flüssigkeiten fixirt worden waren, keine Differenzen beobachtet wurden.

Während von den meisten Entwicklungszuständen schon beim Studieren der Präparate ihre Aufeinanderfolge deutlich ist, gilt dieses nicht für die Synapsis.

Die Deutung der Synapsisphasen war erst möglich, als alle diesbezüglichen Präparate, nicht nur aus den Samenknospen, sondern auch aus den Staubfäden studiert worden

waren. Die meisten beobachteten Entwicklungszustände kann ich also ohne weiteres in der Anordnung besprechen, in welcher sie in der Pflanze durchlaufen werden. Die Synapsisphasen aber werde ich nicht sofort in der Aufeinanderfolge behandeln, die sie meiner Ansicht nach, in der Pflanze haben, sondern so, wie sie sich mir in den Präparaten darboten, um die Thatsachen so objectiv wie möglich dar zu stellen. Dazu werde ich jedesmal diejenigen Phasen, welche zusammen in einem Präparate gefunden und somit auch so in der Synapsistabelle notiert wurden, zusammen besprechen. Diese Behandlungsweise hat zwar den Nachteil, dass dieselben Phasen mehr als einmal und ohne Zusammenhang erwähnt werden müssen, aber sie setzt den Leser in den Stand zu entscheiden, ob die Deutung der Beobachtungen, welche ich am Schluss dieses Paragraphen geben werde, richtig ist. Auf Grund der Tabellen wurden die schönsten Schnitte ausgewählt und gezeichnet, alle Figuren konnten aber nicht in die Tafeln aufgenommen werden.

a. Untersuchung der Samenanlage.

Archesporzelle. — Im zweiten Kapitel haben wir gesehen, wie der Nucellus aus Dermatogen und Periblem entsteht, und wie die mittlere Periblemzelle (Taf. XIX, Fig. 2) eine centrale Reihe von Zellen bildet, von denen die untere zur Embryosackmutterzelle wird (Taf. VI, Fig. 1). Die mittlere Periblemzelle der Fig. 2 auf Taf. XIX ist also die Archesporzelle. Bisweilen ist auch ihr Kern etwas grösser und färbt er sich etwas stärker.

Mutterzelle. — Diese Archesporzelle teilt sich nun und ihre untere Tochterzelle wird zur Embryosackmutterzelle, während von ihrer oberen Tochterzelle durch fortgesetzte Teilungen die übrigen Zellen der centralen Reihe, welche

später in der Zahl von etwa 16 über der Mutterzelle liegen, gebildet werden (Taf. XX, Fig. 3). Die Embryosackmutterzelle fängt an sehr schnell zu wachsen und hat schon bevor das innere Integument den Nucellus überragt, fast die vierfache Länge der anderen Zellen der centralen Reihe erreicht (Taf. VI, Fig. 1).

Die ganze Zelle ist mit Cytoplasma erfüllt und besitzt einen Kern, welcher nur wenig sich färbende Teilchen aufweist. An der Kernmembran findet man hier und da Chromatin und weiter führt der Kern ein oder mehrere grösseren Körperchen, welche ich Nucleoli nennen werde.

Synapsis. — In Samenknospen von fast derselben Grösse, deren zwei Integumente kräftig hervorwachsen, aber den Nucellus noch nicht ganz umhüllen, finden sich auch schon Kerne, welche eine Synapsisphase zeigen. Auch in Samenanlagen, in welchen das innere Integument schon den Nucellus überragt, findet man noch dieses Stadium. Dass die Synapsis lange Zeit in Anspruch nimmt, geht ebenso aus der ungemein grossen Zahl der Bilder hervor, die ich davon in meinen Präparaten fand; 120 sehr deutliche Synapsisstadien aus Präparaten von 10 Blütenknospen dreier verschiedener Pflanzen, studierte ich genau.

Ich möchte nun hier die wichtigsten Phasen der Synapsis, welche ich in sechs dieser Präparate beobachtete, mitteilen. Weil in einigen dieser Präparate nebst Synapsisphasen noch ruhende Mutterzellen vorkommen und in anderen die Synapsiszustände zusammen mit Teilungen der Mutterzelle auftreten, kann ich diese Präparate ihrer natürlichen Aufeinanderfolge gemäss, anordnen und sie mit den Ziffern 1, 2, 3 u.s.w. andeuten.

Im Präparat 1 wurden nebst 15 deutlichen Mutterzellen 7 Synapsisphasen wahrgenommen. Während gewöhnlich in den Kernen der Mutterzellen wenig Chromatin, ausschliesslich an der Kernwand, zu sehen ist, fand ich unter

den 15 Mutterzellen dieses Präparates eine, deren Kern als Gerüst einen dünnen Faden zeigte (Taf. VI, Fig. 2); auf diesem liegen stark sich färbende Körnchen, was den Gedanken an zwei Substanzen, einem Liningerüst mit darauf angeordneten Chromantinteilchen, hervorruft. Ausserdem führt der Kern drei Nucleoli. Ein anderer dieser 15 Kerne hat etwa denselben Bau, nur liegen die Chromatinteilchen dichter beisammen und ist das Ganze etwas unregelmässiger.

In fünf der 7 Synapsisbilder dieses Präparates zeigt der Kern einen dünnen Faden, auf welchem deutliche Chromatinkörnchen liegen. Während in drei dieser Kerne der Faden einen lockeren Knäuel bildet, ist er in den zwei anderen enger zusammengewunden, aber auch hier ist er an einigen Stellen deutlich zu beobachten. So ist z. B. in dem Kern von Fig. 6 auf Tafel VI das Chromatin ganz an einer Seite zusammengeballt, aber doch ist in dieser dunklen Masse ein dünner Faden sichtbar. In allen diesen Kernen ist ein Nucleolus zu sehen, welcher meistens ziemlich schwach gefärbt ist und am Umfange des Knäuels liegt. Die zwei noch zu nennenden Synapsisphasen dieses Präparates zeigen einen meiner Ansicht nach, unregelmässig gebauten Kern. In einem dieser Kerne (Taf. XVII, Fig. 5) liegt eine dichte, körnige Masse und darin sieht man unregelmässige Chromatinstücke, welche sich stärker färben. Der Nucleolus ist blass und linsenförmig abgeplattet. In dem anderen Kern (Taf. XVII, Fig. 4) ist hier und da eine Andeutung eines Fadens zu sehen, aber weiter gibt es nichts als unregelmässige Chromatinklumpen, während hier der Nucleolus vollkommen rund erscheint.

Im zweiten Präparat wurden 23 Kerne studiert; hierbei wurde einmal eine Teilung der Mutterzelle angetroffen nebst 22 Synapsisstadien, und zwar achtmal ein dichter Haufen und vierzehnmal ein mehr oder weniger lockerer

Knäuel. Gewöhnlich besteht, ebenso wie im ersten Präparat, auch hier der Knäuel aus einem dünnen Faden mit Chromatinteilchen (Taf. VI, Fig. 3) oder aus einem dünnen Faden, ohne gesonderte Chromatinkörnchen (Taf. VI, Fig. 4 und 5), der sich aber etwas stärker färbt als der Faden in Fig. 2 und 3 zwischen den Chromatinteilchen. Der dünne Faden ist in der Mitte zu einer dichten Masse zusammengeknäuel, an welche der blasse Nucleolus anliegt, während es scheint, dass hier und da Schlingen des Fadens sich an die Kernwand anheften. In einem anderen Schnitt (Taf. VI, Fig. 7) ist eine dichte Masse sichtbar, aus welcher einige Schlingen eines Fadens, welcher aber deutlich dicker ist als derjenige in den oben erwähnten Schnitten, zum Vorschein treten.

Im dritten Präparat zeigt sich die erste Teilung dreimal und die Synapsis 26 mal, indem 11 mal eine dichte Masse gefunden wurde und 15 mal der Knäuel eines Fadens, welcher bald locker, bald mehr eng zusammengewunden war. Einen Kern fand ich hierbei, dessen Knäuel deutlich aus einem dicken Faden bestand. In diesem Schnitt (Taf. VI, Fig. 8) liegt der Nucleolus unmittelbar an einer sich dunkelfärbenden Masse, aus welcher in einer Anzahl von Schlingen ein Faden hervortritt, welcher dicker ist als in den meisten Knäueln.

In einem der Schnitte, in welchem alles zusammengewunden ist (Taf. VI, Fig. 10), ist der Nucleolus, der sich blass färbt, mehr oder weniger gegen die Wand gedrückt und abgeplattet. In der dunklen dichten Masse sind bei verschiedener Einstellung gesonderte Teile sichtbar.

Im vierten Präparat, in welchem 15 mal die Synapsis gefunden wurde und fast immer als eine dicht zusammengewundene Masse, in welcher bisweilen eine Andeutung eines dünnen Fadens zu sehen war, wurden auch 4

Schnitte angetroffen, in welchen, wie es mir scheint, die Chromosomen zum Vorschein treten.

In einem dieser Schnitte (Taf. VII, Fig. 1) sieht man in dem Kern, dessen Wand ziemlich undeutlich ist, einen runden, nicht stark sich färbenden Nucleolus und um diesen herum, grösstenteils in einiger Entfernung von der Kernwand, eine Anzahl sich dunkelfärbender Chromatinstücke, welche auf einem schwach gefärbten Faden liegen; bei sehr verschiedener Einstellung sind 13 solche Stücke und noch zwei kleinere zu zählen.

Im Präparat 5 wurde die Synapsis in 13 Samenknospen wahrgenommen, während in 30 anderen Samenknospen die erste Teilung in der Mutterzelle statt fand, und zwar 4 mal die Telophase dieser Teilung. Bei den 13 Synapsisphasen gab es 4 mal die vollkommene Zusammenziehung der Chromatinmasse, 2 mal einen dickeren Faden und 7 mal das Hervortreten der Chromosomen.

In einem dieser Schnitte (Taf. VI, Fig. 9) liegt der Nucleolus linsenförmig abgeplattet an der Kernmembran; die dichte Masse zeigt einige Schlingen eines dicken Fadens. Eine solche Schlinge war auch deutlich sichtbar in einem anderen Kern, welcher durchgeschnitten war.

Taf. VI, Fig. 12 zeigt ferner einen Kern, dessen Chromatin zum grössten Teil an der Kernwand liegt; in dieser Masse sind runde Stücke zu sehen, vielleicht Chromosomen; ein kleines Chromatinstückchen liegt ausserhalb der an dieser Stelle nicht deutlichen Wand, aber dieses ist wahrscheinlich durch das Schneiden veranlasst. In der Mitte des Kernes liegen zwei Stücke, durch einen schmalen Faden verbunden. Im folgenden Schnitt sind ausserdem noch 3 Chromatinstücke sichtbar. In zwei der Schnitte dieses Präparates war eine Mutterzelle schief getroffen; hier ist die Kernwand verschwunden, das Plasma dringt hinein, aber in der Mitte ist noch eine lichtere Stelle zu

sehen, in der die Chromosomen liegen. Es sind deren etwa 14 zu zählen, aber weil sie über zwei Schnitte verteilt sind, liess sich die Zahl nicht genau bestimmen.

Im sechsten Präparat fand ich 23 mal die erste, und 4 mal die zweite Teilung in der Mutterzelle, daneben wurde noch 5 mal die Synapsis angetroffen und zwar immer ein dicker Faden oder das Entstehen der Chromosomen. Von einem dieser Kerne liegen in einem Schnitt (Taf. VI, Fig. 11) etwa 9 Chromosomen und im folgenden Schnitt noch einige zu einer dichten Masse verbunden (Fig. 11'). Im ersten Schnitt liegt auch der schwach sich färbende Nucleolus an der Kernwand; die Chromosomen sind dicht zusammengedrängt und zwei sind deutlich mit einander verbunden.

In einer anderen Mutterzelle aus Präparat 6, welche mehr oder weniger schief getroffen wurde (Taf. VII, Fig. 2), sind die Chromosomen durch ziemlich dichtes Plasma umgeben. Es sind hier 12 Chromosomen zu zählen, 4 hoch, 2 etwas weniger hoch, 4 etwas tiefer, 2 noch etwas tiefer und 2 Stückchen, welche sich nicht so dunkel färben. Im folgenden Schnitt liegt noch ein Chromosom und im dann folgenden anscheinend noch eins.

Reduktionsteilung. — Ebenso wie die Synapsis wurde auch die Reduktionsteilung mehrmals wahrgenommen und zwar in Präparaten von zehn Blütenknospen zweier verschiedenen Pflanzen. Ich sah hier 78 mal die erste Teilung, und in 32 Schnitten lagen die Chromosomen in der Kernplatte. Die zweite Teilung wurde in 10 Schnitten angetroffen.

Die Aufeinanderfolge der Teilungsphasen ist ohne Weiteres deutlich; ich kann also dasjenige, was an den verschiedenen ausgewählten Schnitten zu sehen ist, sofort in der Anordnung, in welcher es in der Pflanze stattfindet, mitteilen. Im Präparat 6 der Synapsis liegen auch viele

Teilungen der Mutterzelle. Auf Taf. VII, Fig. 3 sieht man einen Kern, dessen Chromosomen in der Kernplatte liegen und anfangen auseinander zu weichen. 14 Chromosomen sind sichtbar, von denen 6 deutlich je zwei zu zwei liegen; drei Paare bilden je zwei zu zwei eine V, ein Paar bildet eine O. Einige werden von Zugfasern erfasst und daher rührt es meiner Ansicht nach, dass sie eine V oder eine O bilden, und zwar entsteht eine V, wenn die zwei, anfangs senkrecht zur Spindelachse liegenden Chromosomen an ihrem Ende angegriffen werden, während eine O gebildet wird, wenn die Zugfasern jedes Chromosom eines Paares in der Mitte erfassen. Eins der Chromosomen zeigt schon eine Längsspaltung, was aber in der Zeichnung nicht zu sehen ist.

In einem anderen Kern (Taf. VII, Fig. 4) ist ebenfalls zu sehen, dass die Chromosomen in der Aequatorialplatte paarweise angeordnet liegen; es scheint, dass beim Schneiden durch das Messer eine Anzahl Chromosomen zur Seite geschoben sind, wodurch sie nicht mehr so dicht zusammengedrängt liegen und ihre gegenseitige Lage deutlicher hervortritt. In der Mitte der Spindel liegen 5 Chromosomen, 3 dem oberen und 2 dem unteren Pol zugewendet. Die letzten zwei befinden sich den zwei zur rechten Seite der oberen Reihe gegenüber. Zugfasern ziehen die drei oberen Chromosomen dem Pole zu, wo die Fasern angreifen, wird das Chromosom etwas zu einer Spitze ausgezogen; die zwei Chromosomen der unteren Reihe werden in derselben Weise nach unten gezogen. Unterhalb der Aequatorialplatte liegen 5 Chromosomen, zwei Paare und neben diesen noch ein ungepaartes Chromosom; diese sind offenbar durch das Messer aus der Kernplatte heraus geschoben und haben wahrscheinlich zur linken Seite der 5 anderen gelegen, und zwar das Chromosom, welches allein liegt unter dem freiliegenden der oberen Reihe. Wir müssen

sie also in Gedanken, um die drei oberen durch 180° herumdrehen lassen, um ihre ursprüngliche Lage zu finden. Noch etwas weiter von der Aequatorialplatte entfernt, liegen noch 3 Chromosomen, zwei nebeneinander, eins darunter. Diese haben wahrscheinlich an der Hinterseite in der Kernplatte gelegen, denn dort ist bei tieferer Einstellung noch ein Chromosom zwischen den zwei am meisten nach rechts liegenden der oberen Reihe zu sehen. Es gibt also 7 Chromosompaare in der Aequatorialplatte, und die Zugfasern ziehen ganze Chromosomen nach dem Pole. Stadien dieses Auseinanderweichens habe ich oft beobachtet. Bisweilen kleben zwei sich trennende Chromosomen noch einige Zeit zusammen. Auch das Angreifen der Zugfasern, bei welchem die Chromosomen zu einer Spitze ausgezogen werden, wurde mehrmals deutlich wahrgenommen (Taf. VII, Fig. 6 und 7). Die Spindel ist immer bipolar und ziemlich schmal; nur einmal sah ich eine anscheinend multipolare (Taf. VII, Fig. 5), aber dieser Fall war undeutlich, weil die Spindel sehr schief vom Schnitt getroffen war. In einigen Spindeln liegen die 7 Chromosomen, welche zu je einem Pol gehen, dicht beisammen (Taf. VII, Fig. 7), in anderen aber weiter auseinander (Taf. VII, Fig. 8). Dann ist zu sehen, dass die Chromosomen, welche dem Pole etwas mehr genähert sind, schon eine Längsspaltung für die zweite Teilung aufweisen, welche sich gewöhnlich als eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung kennbar macht.

Wenn die Chromosomen die Pole erreicht haben, zeigen sie alle diese Längsspaltung, und demzufolge liegen nun wieder an jedem Pole 7 Doppelbildungen. Es sind nun aber nicht je zwei paarweise angeordnete, sondern einzelne, der Länge nach in zwei Hälften gespaltene Chromosomen (Taf. VII, Fig. 9a, b, c). Das Protoplasma liegt hauptsächlich an den Polen, während die Spindel von Vacuolen

umgeben ist. In einer etwas älteren Mutterzelle (Taf. VII, Fig. 10*a* und 10*b*) haben die 7 gespaltenen Chromosomen die Pole erreicht; es entstehen nun zwei Kerne, welche nur eine undeutliche Wand bilden. Diese Kerne machen nur ein kurzes unvollständiges Ruhestadium durch, indem die Chromosomen an der Kernwand sichtbar bleiben, und auch ihre Längsspaltung, durch welche sie die Form einer X erhalten, ist während der Interkinese fast immer deutlich (Taf. VIII, Fig. 1*a* und 1*b*). Bisweilen sind sie nur an den Enden etwas gespalten und wenn ein Chromosom in Seitenansicht gesehen wird, scheint es sogar ungespalten. In denselben Mutterzellen, in welchen wir diese ruhenden Kerne antreffen (Taf. VII, Fig. 10*a*), hat sich die Spindel in der Mitte bis gegen die Wand ausgedehnt. Oft entsteht aber nach dieser Teilung keine eigentliche Zellwand, sondern es bildet sich in der Mitte der Spindel ein breites sich mit Orange G. gelbfärbendes Band, welches wahrscheinlich aus den für die Bildung der Zellwand bestimmten Substanzen entsteht.

Im demselben Präparat wurden mehrfach die erste Teilung, der darauf folgende Ruhezustand und die zweite Teilung nebeneinander angetroffen. So sehe ich in der betreffenden Tabelle notiert, dass in einem Präparat 22 mal die erste Teilung, 3 mal der Ruhezustand und 3 mal die zweite Teilung auftreten. Ausserdem kam in manchen Präparaten noch der Ruhezustand nach der zweiten Teilung dazu.

Von einem anderen Präparat habe ich z. B. notiert, dass es 7 mal die erste Teilung, 2 mal den ersten Ruhezustand, 2 mal die zweite Teilung und 15 mal die 4 Tochterzellen zeigt.

Hieraus geht hervor, dass der erste Ruhezustand und die zweite Teilung rasch verlaufen.

Die beiden Tochterkerne der ersten Teilung machen sich also bald für die zweite Teilung auf. Es entstehen nun zwei in derselben Richtung laufende Spindeln. In beiden

Kernen werden die sieben Chromosomen gleichzeitig in die Kernplatte eingereiht (Taf. VIII, Fig. 2). Eins der Chromosomen liegt hier ausserhalb der Spindel, was vielleicht durch das Messer veranlasst worden ist. Das Auseinanderweichen ist in diesem Schnitt, wo die Chromosomen dicht beisammen in der Kernplatte liegen, nicht zu beobachten.

Besser ist dieses den Figuren 3a und 3b auf Taf. VIII zu entnehmen. Man sieht hier, dass in jeder Zelle die Chromosomen sich mit ihrer Längsspalte senkrecht zur Spindelachse anordnen und zwar so, dass die beiden Hälften eines Chromosoms den entgegengesetzten Polen zugewendet sind. Die Zugfasern erfassen jetzt die Chromosomen, wie bei der ersten Teilung, die Hälften lösen sich voneinander und in jeder Spindel wandern also nach jedem Pole 7 Chromosomen. In Fig. 4 auf Taf. VIII sehen wir eine Tetradenteilung in deren unterer Zelle die Teilung unregelmässig stattfindet. Nach dem oberen Pole gehen 8, nach dem unteren 5 Chromosomen, während ein Chromosom ausserhalb der Spindel liegt.

Nachdem die Chromosomen die Pole erreicht haben, bildet sich um jeden Kern eine Wand aus, und die vier Kerne gehen in den Ruhezustand über. Auch bei dieser Teilung liegt das Protoplasma hauptsächlich an den Polen, während um die Spindeln herum, sich Vakuolen befinden. Wenn die neuen Kerne eine Wand erhalten, haben sich die Spindeln in der Mitte bis gegen die Mutterzellwand ausgedehnt (Taf. VIII, Fig. 5). Die neue Zellwand wird nun gebildet und ist gewöhnlich als eine scharfe Linie zu sehen; bisweilen tritt auch hier, wie nach der ersten Teilung, statt einer deutlichen Wand eine dicke Schicht auf.

Tetrade. — Anfangs sind in den vier Kernen die sieben Chromosomen noch deutlich sichtbar; auch kommt nun wieder ein Nucleolus, welcher sich aber nur schwach färbt, zum Vorschein. Die ganze Tetrade färbt sich über-

haupt nur wenig; die Chromosomen liegen der Kernwand an und werden allmählig weniger deutlich (Taf. IX, Fig. 1). In einigen Tetradenzellen sieht man ziemlich viel Plasma, in anderen weniger.

Selbstverständlich nehmen die vier Zellen nun denselben Raum ein, wie zuvor die Mutterzelle allein. Sie sind somit auch nur wenig grösser als die Nucelluszellen und färben sich, weil durch die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen der Chromatingehalt stark verkleinert, und auch der eben wieder hervortretende Nucleolus noch undeutlich ist, nur wenig. Dementsprechend bot das Durchmustern der Tetradenpräparate ziemlich viele Schwierigkeiten dar.

Nur wenn die Wände zwischen den Tetradenzellen nicht gut ausgebildet sind, sondern an ihrer Stelle sich im Schnitt ein breites Band zeigt, fällt nach Färbung mit Orange G die Tetrade zwischen den Nucelluszellen etwas leichter ins Auge.

In den beiden mittleren Tetradenzellen sieht man gewöhnlich nur sehr wenig Protoplasma, welches sich ausserdem von der Wand zurückzieht. Die untere und die obere Zelle sind anfangs nur wenig verschieden; in beiden gibt es ziemlich viel Plasma und einen deutlichen Kern. Einige Tetraden sind ziemlich breit (Taf. IX, Fig. 1), andere dagegen scheinen sehr schmal zu sein (Taf. IX, Fig. 3). Diese Erscheinung wird wahrscheinlich veranlasst durch die Richtung, in welcher die Tetrade beim Schneiden getroffen ist.

Während die Tetrade in die Länge wächst, fängt die Degeneration der beiden mittleren Zellen an: ihre Kerne sind nicht mehr scharf umgrenzt, das Chromatin bildet unregelmässige Körner und verbreitet sich durch das Plasma. In solchen Tetraden sind oft die obere und die untere Zelle noch normal, und kann man noch nicht entscheiden, welche dieser zwei Zellen zum definitiven Embryosack auswachsen wird. Oft fangen diese beiden

Zellen zu wachsen an, aber schliesslich entwickelt sich immer nur die obere Tetradenzelle, während die drei unteren degenerieren (Taf. XX, Fig. 2). Auf Taf. IX, Fig. 2 ist eine Tetrade dargestellt, deren drei unteren Zellen degenerieren. Die untere dieser drei Zellen führt noch den deutlichsten Kern. Die obere Tetradenzelle wird offenbar sich zum Embryosack entwickeln.

Auch in Fig. 3 auf Taf. IX ist zu sehen, dass die obere Zelle auswachsen wird, aber die untere Zelle ist hier noch normal, während die zwei mittleren schon ganz degeneriert sind. Einmal fand ich eine Samenknospe, in welcher die obere Zelle sich schon zum erwachsenen Embryosack ausgebildet hatte, während die untere Zelle noch ganz normal war und einen deutlichen Kern führte.

Während längerer Zeit sind die drei degenerierten Zellen noch als ein langer, dunkler Streifen unter dem wachsenden Embryosack sichtbar, während das Chromatin ihrer Kerne sich im Plasma zerstreut, und dieses sich nun mit Haematoxylin sehr dunkel färbt. Die obere Zelle wächst rasch aus, in ihrem Cytoplasma vermehren sich die Vakuolen (Taf. IX, Fig. 3), und sie verdrängt die umliegenden Nucelluszellen (Taf. XX, Fig. 3).

Embryosack. — Die nun folgenden Kernteilungen scheinen sehr rasch zu verlaufen, denn in denselben Präparaten findet man einkernige und auch erwachsene Embryosäcke. Weil in den Embryosäcken aber niemals mehr als 4 Kerne gefunden wurden, welche immer am mikropylaren Ende liegen, studierte ich eine grosse Zahl Embryosäcke in diesem Stadium. In 292 Embryosäcken, welche genau beobachtet wurden, waren gar keine Antipoden zu finden. Höchstens gab es 4 Kerne, von denen drei oben im Embryosack und einer mehr in der Mitte lagen. Um aber mit vollkommener Sicherheit schliessen zu können, dass keine Antipoden entstehen, mussten die Teilungen im

Embryosack selbst aufgefunden werden. Anfangs gelang dieses nicht, als ich aber Fruchtknoten von 9 bis 10 mm. Länge aus Knospen von 7 bis 8 cm. Länge (siehe Kapitel V, § 15 a) schnitt, erhielt ich Präparate, in denen nebst Embryosäcken mit einem, auch solche mit zwei Kernen auftraten, aber eine Teilung war auch hier nur einmal zu finden (Taf. IX, Fig. 4). Es ist eine ziemlich lange Spindel mit aus einander weichenden Chromosomen und zwar 7 nach jedem Pole. Die Spindelachse liegt parallel der Achse des Embryosackes. Gewöhnlich sieht man, dass in den zweikernigen Embryosäcken der eine Kern oberhalb des anderen liegt (Taf. IX, Fig. 5), seltener fand ich sie oben im Embryosack neben einander (Taf. IX, Fig. 6). Es fragt sich nun: hat der untere Kern seinen ursprünglichen Platz verlassen und sich neben dem anderen gelegt oder ist er schon verschwunden, während der obere sich wieder geteilt hat? Im letzten Fall müssten unten im Embryosack wenigstens Reste des unteren Kernes zu finden sein. Deshalb wurden alle Schnitte mit zwei Kernen nebeneinander, nochmals genau studiert; niemals wurden aber Reste eines dritten Kernes gefunden. Es scheint also, dass in den Fällen, in welchen zwei Kerne neben einander auftreten, der untere Kern mit den Protoplasmaströmungen nach oben mitgeführt und so neben den anderen geschoben worden ist. Es ist wenigstens nicht an zu nehmen, dass in dem gewöhnlich schmalen Embryosack die erste Teilung bisweilen in der Querrichtung stattfinden würde. In einem anderen dergleichen Präparat lagen viele Embryosäcke mit zwei Kernen und viele mit vier Kernen. Die zweite Teilung wurde aber auch nur einmal gefunden und zwar über zwei Schnitten verteilt (Taf. IX, Fig. 7 und 8). Deutlich ist zu sehen, dass die beiden Spindeln senkrecht auf einander stehen; von der oberen ist die Äquatorialplatte getroffen, in welcher die Chromosomen

liegen, die andere Spindel ist über den zwei Schnitten verteilt (Fig 8a und 8b). In dieser gibt es etwa vierzehn ziemlich lange auseinander wandernde Chromosomen von denen vielleicht sieben nach jedem Pole gehen. Durch die Teilung des oberen Kerns entstehen die beiden Synergiden, der untere Kern teilt sich in Eikern und Polkern. Im Embryosack der *Oenothera Lamarckiana* entwickeln sich also nur vier Kerne, es fehlen die Antipoden vollständig.

Zweimal fand ich jedoch einen Embryosack, welcher ausser der Eizelle und den Synergiden noch mehr als einen Kern besass. Der auf Taf. IX, Fig. 10 dargestellte Embryosack zeigt ausser der Eizelle und den Synergiden, von denen in diesem Schnitt nur eine zu sehen ist, noch zwei Kerne, deren oberer der Polkern ist. Der untere dieser zwei ist viel kleiner, und quer durch das Protoplasma läuft zwischen diesen beiden Kernen eine scharfe Grenzlinie, alsob der untere Teil des Embryosackes nicht beim oberen Teil gehöre. Vielleicht ist es möglich, dass hier samt der oberen auch die dritte Tetradenzelle ausgewachsen ist. In dem anderen dieser zwei Fälle führte der Embryosack etwa 8 Kerne, doch auch hier war in der Mitte eine scharfe Trennungslinie im Plasma, und hatte somit hier wahrscheinlich auch die dritte Tetradenzelle sich zu einem erwachsenen Embryosack entwickelt.

Wenn durch die zwei senkrecht aufeinander stehenden Teilungen vier Kerne entstanden sind, kommen deren drei oben im Embryosack, der vierte etwas mehr in der Mitte zu liegen. Der Embryosack ist nun ziemlich stark ausgewachsen und hat die umringenden Nucelluszellen zum Teil verdrängt (Taf. XX, Fig. 3). Die zwei Synergiden liegen am Mikropylarende, und haben eine ziemlich scharf vom Plasma des Embryosackes abgegrenzte Plasmaschicht erhalten. Ihre Kerne liegen in diesem Cytoplasma, der

Mikropyle zugewendet, während an der anderen Seite eine grosse Vakuole gebildet wird. Oft haben die Synergiden im Längsschnitt etwa die Form eines rechtwinkligen Dreiecks. Mit einer der Rechtwinkelseiten grenzen sie aneinander und zeigen oft eine lange der Mikropyle zugewendete Spitze (Taf. XX, Fig. 3). Die Eizelle, ebenfalls ziemlich scharf abgegrenzt, liegt neben den Synergiden. In der Eizelle ist dagegen die Vakuole, von einem dünnen Plasmahäutchen umgeben, der Mikropyle zugewendet, während der Kern sich an der unteren Seite befindet. Bald unmittelbar beim Eikern, bald mehr in der Mitte des Embryosackes in einem Plasmastrang sehen wir den Polkern. Alle Kerne besitzen nur wenig Chromatin, welches immer an der Wand liegt. Sie fallen aber durch ihren deutlichen Nucleolus, welcher meistens in der Mitte des Kernes gelagert ist, leicht auf. Besonders der Nucleolus des Polkernes ist sehr gross. In Fig. 10a auf Taf. IX ist ein erwachsener Embryosack mit drei Kernen, einer Synergide, der Eizelle und dem Polkern dargestellt. Im folgenden Schnitt sind noch ein Kern und die andere Synergide sichtbar (Fig. 10b), während in Fig. 10c die Eizelle stärker vergrössert abgebildet ist. Ihr Kern zeigt deutliche Chromatinstücke, aber die Lage der Vakuolen ist in diesen Zellen nicht typisch.

Befruchtung. — Der Embryosack ist jetzt zur Befruchtung fähig. Die über ihm liegenden Nucelluszellen zeigen schon, wie wir früher sahen, durch andere Färbung den Weg, welchen später der Pollenschlauch folgen wird.

Am Chalaza-ende der Samenknospe liegen viele sich dunkel färbenden Zellen. In einigen von ihnen sah ich im Kern feine, sich dunkel färbende Fäden, welche den Gedanken an einem Chromidialapparat, wie er auch oft in Tapetenzellen verschiedener Pflanzen auftritt, hervorriefen.

Der Pollenschlauch nimmt seinen Weg den Funiculus und

das äussere Integument entlang, und dringt dann in die Mikropyle vor. Die Nucelluszellen zwischen dem Embryosack und der Mikropyle werden zum Teil resorbiert. In befruchteten Samenknospen sieht man zwischen Embryosack und Mikropyle einen Kanal, durch welchen der Pollenschlauch seinen Weg genommen hat. Die Kerne der resorbierten Zellen sind noch lange als sich dunkelfärbende Chromatinmassen zu sehen, zwischen denen die Kerne des Pollenschlauches selbst schwer zu finden sind (Taf. X, Fig. 1). Während des Vordringens des Pollenschlauches sind die Synergiden meistens schon ganz desorganisiert (Taf. X, Fig. 1). Ihr Plasma färbt sich sehr dunkel, und es liegt somit, wenn der Schlauch den Embryosack erreicht, an ihrer Stelle in den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten eine sehr dunkelgefärbte Masse. Auch dieses macht es schwer den Inhalt des Pollenschlauches zu beobachten. Die Befruchtung wurde jedoch einige Male gefunden. Die beiden generativen Kerne gehen im Embryosack, der eine zur Eizelle, der andere nach dem Polkern. Der letztere generative Kern wandert schneller als der erstere und erreicht eher den Polkern als dieser die Eizelle. Auf Taf. X, Fig. 1 ist ein Embryosack dargestellt, dessen Polkern schon befruchtet ist, wie aus dem grossen doppelten Nucleolus hervorgeht (auf Taf. X, Fig. 2 ist dieser Kern stärker vergrössert abgebildet), während in der Eizelle der andere generative Kern so eben eingedrungen ist und sich an den Eikern angelegt hat (Taf. X, Fig. 3). Der männliche Kern ist dann rund und kleiner als der Eikern. Er besitzt einen Nucleolus und kleinere Chromatinstücke, ebenso wie der Eikern. Der generative Kern vergrössert sich und beide Kerne verschmelzen (Taf. X, Fig. 5). In beiden sind dann ein Nucleolus und ein, obgleich undeutliches, Chromatingerüst zu sehen. Die befruchtete Eizelle bildet darauf eine deutliche Wand (Taf. X, Fig. 4).

das Plasma lagert sich hauptsächlich um den Kern herum und in diesem Zustand macht sie ein kurzes Ruhestadium durch. Der befruchtete Polkern dagegen fängt sofort an sich zu teilen. Bisweilen sind der Eikern und der männliche Kern noch nicht vollständig verschmolzen, wenn der Endospermkern sich schon geteilt hat (Taf. X, Fig. 6 und 7). Der eine Tochterkern dieser Teilung liegt oben, der andere unten im Embryosack. Beide Kerne führen einen grossen Nucleolus und zeigen lange Chromatinschleifen, in der Zahl von etwa vierzehn, sie sind also in der Prophase einer neuen Teilung (Taf. X, Fig. 6c und 6d und Fig. 7b und 7c). In Fig. 4 auf Taf. X hat sich, wie wir sahen, die Eizelle mit einer Membran umgeben, während der Endospermkern sich schon geteilt hat. Die Endospermkerne, welche nun weiter durch Teilungen gebildet werden, lagern sich in das wandständige Protoplasma (Taf. XXI, Fig. 4). In der Mitten des Embryosackes liegt eine grosse Vakuole. Die befruchtete Eizelle teilt sich dann auch und es bildet sich ein Embryo mit kurzem Embryoträger (Taf. XXI, Fig. 4, 5, 6 und 7). In älteren Samenknospen ist das Endosperm wieder verschwunden.

Unregelmässigkeiten. — Ausser den schon genannten Unregelmässigkeiten, namentlich das nicht vollständig Degenerieren oder sogar teilweise Auswachsen einer anderen Tetradenzelle nebst der oberen, gab es noch einige Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang und zwar fand ich einmal eine Samenknospe mit zwei Mutterzellen nebeneinander und einmal die erste Teilung in der Embryosackmutterzelle, bei der statt sieben Doppelchromosomen etwa 28 Chromosomen sichtbar waren. Die Grössenverhältnisse dieser Zelle und ihrer Spindel waren wie in einer normalen Mutterzelle während der heterotypischen Teilung. Dieser Schnitt lag in einem Präparat, in welchem

ausserdem eine Synapsis und acht ausgebildete Tetraden gefunden wurden.

b. Die Untersuchung der Staubfäden.

Der anatomische Bau der Staubfäden wurde schon im II Kapitel erörtert.

Die Cytologie der Anthere wurde hauptsächlich studiert, um über die Richtigkeit der Resultate, welche bei der Untersuchung der Samenknospe erhalten worden waren, entscheiden zu können. Im Besondern wurden die Synapsis und die Reduktionsteilung einer genauen Beobachtung unterworfen. Selbstverständlich war es dabei jedoch nicht möglich, die Beobachtungen in der Weise, wie das bei den Samenknospen geschah, in Tabellen zu registrieren, denn bei der grossen Zahl von Körnern, welche in einem Schnitt liegen, ist es sehr schwierig sie in den aufeinanderfolgenden Schnitten zurück zu finden. Ausserdem studierte ich auch dasjenige, was eben in meinen Präparaten zu finden war, ohne aber die noch etwa fehlenden Stadien auf zu suchen.

Archespor. — In § 6a haben wir gesehen, dass in Staubblättern, deren Thecae und Pollensäcke sich eben gesondert haben (Taf. XIX, Fig. 7), einige Zellen unter der Epidermis sich durch ihre dunklere Färbung von den übrigen meristematischen Zellen unterscheiden (Taf. XI, Fig. 1). Ich konnte nicht entscheiden, ob diese alle aus einer Zelle hervorgegangen sind. Einmal sah ich zwar eine einzige sich dunkelfärbende hypodermale Zelle, doch da alle Zellen etwa gleich gross sind, und auch an anderen Stellen wohl einmal eine sich dunkler färbende Zelle liegt, kann man jene hypodermale Zelle nicht ohne weiteres als Archesporzelle auffassen.

Urmutterzelle. — In der dunkelgefärbten hypodermalen Zellgruppe finden nun Teilungen statt, und in etwas ältere

ren Staubfäden sieht man auf einem Querschnitt des Staubbeutels in jedem Loculus eine Zelle, welche deutlich grösser ist, als die anderen und eine Urmutterzelle darstellt, von einem Kreis regelmässig angeordneter Zellen, den Tapetenzellen umgeben (Taf. XI, Fig. 2). Die letzteren unterscheiden sich deutlich vom übrigen Gewebe, da sie in radialer Richtung gestreckt sind, während die anderen Zellen in tangentialer Richtung ihre grösste Ausdehnung aufweisen. In ihrer Färbung stimmen sie auf diesem Stadium noch fast mit dem übrigen Gewebe überein (Taf. XI, Fig. 3). In dieser Figur sieht man auch, dass die Epidermis jetzt deutlich hervortritt, da ihre Wände sich dunkel färben; sie sind vielleicht schon cutinisiert. Innerhalb der Tapetenzellen liegt die Mutterzelle, welche sich jetzt durch ihr dichtes Plasma, ihre Grösse und ihren grossen Kern deutlich unterscheidet; das Chromatin liegt gewöhnlich hauptsächlich an der Kernwand (Taf. XI, Fig. 2), der Nucleolus ist gross und zeigt oft in der Mitte eine stark lichtbrechende Stelle. Die Tapetenkerne sind ähnlich gebaut, nur sind sie etwas kleiner und haben einen kleineren Nucleolus. Ihre mitotischen Teilungen finden in allen Richtungen statt. So ist z. B. in den Figuren 2 und 5 auf Taf. XI je ein Tapetenkern in der Prophase einer Teilung abgebildet, in welchem die Aequatorialplatte derart getroffen ist, dass deutlich 14 Chromosomen zu zählen sind. Fig. 4 auf Taf. XI zeigt einen Tapetenkern, welcher sich in radialer Richtung geteilt hat. An jedem Pole sind 14 Chromosomen angelangt, von denen in der Zeichnung beziehungsweise 12 und 13 zu zählen sind.

Mutterzelle. — Die Urmutterzelle teilt sich nun auch einige Male. Die Teilungen selbst treten in meinen Präparaten nicht oft auf. Mehrmals sah ich jedoch den Kern einer Urmutterzelle in der Prophase, wie aus dem Auftreten einer bestimmten Zahl von Chromatinschleifen

hervorging, während der Nucleolus sich nur noch schwach färbte (Taf. XI, Fig. 3).

In etwas älteren Staubfäden findet man in einem Querschnitt in jedem Loculus zwei, drei oder bisweilen vier Zellen, die Urmutterzelle teilt sich also in zwei bis vier Mutterzellen. Fig. 1 auf Taf. XXI ist ein Längsschnitt eines Loculus mit zwei Reihen von Mutterzellen, in Fig. 7a auf Taf. XV sehen wir vier und in Fig. 8 auf Taf. XIX zwei Mutterzellen nebeneinander. In Fig. 5 auf Taf. XII hat sich die Urmutterzelle schon in zwei Zellen geteilt, von denen eine sich nochmals teilt. Hier ist die Äquatorialplatte der Spindel, in welcher deutlich vierzehn Chromosomen, paarweise angeordnet, zu zählen sind, getroffen.

Die Zellen zwischen der Epidermis und der Tapete teilen sich auch, wodurch schliesslich drei oder mehr Schichten um die Tapete herumliegen (Taf. XIX, Fig. 8 und 9).

Synopsis. — In den Pollenmutterzellen fand ich dieselben Synapsisphasen, wie in den Embryosackmutterzellen. Aus einem Längsschnitt eines Pollensackes ist zu ersehen, dass alle Mutterzellen fast gleichzeitig in der Synapsis begriffen sind (Taf. XXI, Fig. 1). Ein ganzer Loculus zeigt also etwa überall dasselbe Stadium, selbstverständlich gibt es jedoch zwischen den Zellen kleine Unterschiede. So kann man z. B. in den verschiedenen Mutterzellen eines Loculus gleichzeitig den Anfang der Synapsis und die vollständige synaptische Zusammenziehung antreffen, auch kommen nebeneinander der Beginn und das Ende der heterotypischen Teilung vor (Taf. XXI, Fig. 2). Grosse Differenzen zwischen den verschiedenen Loculis oder zwischen den Antheren einer Knospe, wie sie Gates für *Oenothera lutea* angibt, ¹⁾ beobachtete ich nicht. In dieser Species machten

1) Pollen development in Hybrids of *Oenothera lutea* × *O. Lamarckiana*, and its relation to mutation. R. R. Gates; Bot. Gaz. 43 Febr. 1907.

in einigen Pollensäcken die Mutterzellen die Synapsis durch während in anderen schon die Metaphase der heterotypischen Teilung eingetreten war.

Die Synapsisbilder der Pollenmutterzellen der *Oenothera Lamarckiana* sind nun die folgenden. Oft wurde ein Mutterkern wahrgenommen, in welchem ein Knäuel eines dünnen Fadens zu sehen war. Der sich etwas blass färbende Nucleolus lag meistens unmittelbar an dem Knäuel (Taf. XI, Fig. 7). In einigen Schlingen zeigt der Faden bisweilen deutlich kleine Chromatinscheibchen (Taf. XI, Fig. 9), welche noch besser in dünnen Schnitten eines Fadens zu beobachten sind (Taf. XI, Fig. 8, weil bei verschiedener Einstellung der Faden bald mehr, bald weniger dick erscheint, wurde er nicht überall in gleicher Dicke gezeichnet). Verschiedene Übergangsphasen von derartigen Knäueln in ganz zusammengezogenen Massen sind auch hier zu finden (Taf. XI, Fig. 9—11). Man sieht Knäuel, aus welchen viele Schlingen hervortreten (Fig. 9) nebst anderen, in denen am Rande nur die Biegungsstellen eines Fadens als Verdickungen sichtbar sind (Fig. 10) und noch andere, welche ganz zusammengeballt sind, während nur der Nucleolus noch ausserhalb der dichten Masse liegt (Fig. 11). Ausser der vollständigen synaptischen Zusammenziehung fand ich auch hier, aber nur einige Male, eine dichte Masse, aus welcher Schlingen eines dickeren Fadens zum Vorschein kommen, ebenso wie in den Embryosackmutterzellen der Fig. 7 und 8 auf Taf. VI. Mehr als 500 Synapsisbilder hatte ich studiert, bevor ich in den Pollenmutterzellen die Beispiele eines solchen dicken Fadens fand. Samt diesen sah ich nun auch in einem Präparat derselben Knospe, der die anderen Synapsisbilder entnommen wurden, eine Anzahl von Beispielen eines noch dickeren Fadens. So ist in Fig. 12 auf Taf. XII eine Synapsisphase dargestellt, bei der auf einer dichten Masse einige Schlingen eines schr

dicken Fadens liegen. In Fig. 14 auf Taf. XI sieht man einen lockeren Knäuel eines dicken Fadens nebst einer isolirt liegenden Schlinge. Hier und da hat dieser Faden ein perlenschnurartiges Vorkommen. Fig. 13a und 13b (Taf. XI und XII) zeigen einen in Stücke zerteilten dicken Faden.

In einem Präparat, dessen Mutterzellen meistens in der heterotypischen Teilung begriffen waren, lagen auch viele Kerne mit soeben hervorgetretenen Chromosomen. So fand ich z. B. einen Kern (Taf. XII, Fig. 15), der innerhalb einer noch deutlichen Wand 14 Chromosomen aufweist. Einige von ihnen hatten sich schon paarweise angeordnet. In einer anderen Mutterzelle ist die Kernwand schon verschwunden und das Plasma in die Kernhöhle eingedrungen (Taf. XIII, Fig. 1). Die Chromosomen sind hier alle gepaart. (Sie sind etwas zu gross gezeichnet, weil durch die starke Färbung die Umrisse der Chromosomen nicht scharf waren. Die am meisten rechts liegende Chromatinmasse stellt nur ein Chromosom dar.) Es sind also sieben Doppelchromosomen entstanden. Die Wand der Mutterzelle stellt im Schnitt jetzt immer ein breites, sich mit Orange G. gelbfärbendes Band dar, welches nach R. Beer ¹⁾ wahrscheinlich aus Callose besteht.

Reduktionsteilung. — Wenn die ganze Spindel in einem Schnitt liegt, sieht man sofort, dass sie bipolar ist (Taf. XIII, Fig. 2); die Doppelchromosomen ordnen sich senkrecht zur Spindelachse an, und werden von Zugfasern erfasst. Im Cytoplasma sieht man in diesen Zellen oft viele lichtbrechende Körnchen, welche sich einigermassen färben, aber doch deutlich von Chromatin zu unterscheiden sind. Wie schon früher erwähnt wurde, sind es wahrscheinlich Artefacte; sie können die Beobachtung mit starken Ver-

1) R. Beer, Beihefte zum Bot. Centralbl. 19¹, 1905.

grösserungen bedeutend stören. Die Chromosomen weichen jetzt auseinander (Taf. XIV, Fig. 3) und werden auch hier durch die Zugfasern etwas in eine Spitze ausgezogen. Während der Wanderung zu den Polen zeigen einige schon eine Längsspaltung und wenn sie bereits etwas weiter voneinander entfernt sind, weisen sie alle diese für die heterotypische Teilung charakteristische Spaltung auf. In Fig. 4 auf Taf. XIII ist diese Spaltung an einigen Chromosomen als eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung zu beobachten. Oft bleibt während des Auseinanderweichens zwischen zwei Chromosomen noch lange ein Zusammenhang bestehen. An jedem Pole sind nun wieder sieben Chromosomen da (Taf. XIII, Fig. 5 und 7. Die letztere Figur zeigt die Chromosomen in Polansicht). Im Cytoplasma der Mutterzelle werden in diesem Stadium viele kleine Vakuolen sichtbar (Taf. XIII und XIV, Fig. 3 und 4). Oft auch hat sich das Plasma etwas von der Wand zurückgezogen (Taf. XIII, Fig. 2). Am Pol angelangt, bilden die Chromosomen wieder einen Kern, welcher sich mit einer Membran umgibt. Oft sind in diesen Kernen die sieben längsgespaltene Chromosomen noch nachzuweisen, der Kern tritt somit nicht in ein vollständiges Ruhestadium ein (Taf. XIV, Fig. 8). Bisweilen sieht man aber während der Interkinese eine grosse Zahl kleinerer Chromatinstücke, alsob die Chromosomen sich geteilt hätten (Taf. XIII, Fig. 6). Bei der homöotypischen Teilung (Taf. XIV, Fig. 9 und 10) ordnen sich die deutlich längsgespaltene Chromosomen jedes Kernes senkrecht zur Spindelachse. Die beiden Spindeln sind bipolar. Sie liegen bald in derselben Ebene (Fig. 10), bald senkrecht aufeinander (Fig. 9). Im letzten Fall sieht man die eine Spindel ganz, aber von der anderen nur die Äquatorialplatte.

Die beiden Monaster der zweiten Teilung traten in mei-

nen Präparaten ziemlich häufig auf. Ich habe sie etwa 30 mal studiert. Die weiteren Stadien der homöotypischen Teilung wurden jedoch nicht oft angetroffen. Bei dieser sind die Chromosomenhälften auseinander gegangen und es haben sich vier Kerne ausgebildet, welche in den Ruhezustand übergetreten sind (Taf. XV, Fig. 1).

Tetrale. — Es bilden sich nun weiter vier Zellen aus, welche durch Wände getrennt werden. Diese Wände zeigen sich in Schnitten so, wie die Mutterzellwand, d. h. als breite Bänder (Taf. XV, Fig. 2). Die vier Pollenkörner sind nun gebildet, obgleich sie noch nicht voneinander gesondert sind. Sie nehmen rasch an Grösse zu.

Das Auswachsen der Körner. — Wenn die Körner durch Aufquellung der Zellwände sich voneinander lösen, sind sie etwa 23 μ im Durchmesser. Sie wachsen nun noch bis sie einen Durchmesser von etwa 100 μ erreicht haben. Während des Auswachsens treten vor Allem bedeutende Veränderungen in dem Bau ihrer Wand auf. Dieses wurde schon öfters untersucht, zuletzt von R. Beer¹⁾ für *Oenothera longiflora*. Dieser Autor bespricht auch die früheren Untersuchungen. Da ich grösstenteils dasselbe sah, was Beer für *Oenothera longiflora* abbildet, kann ich hier für die Beschreibung der Zellwandentwicklung (Taf. XV, Fig. 4, 5 und 6) auf seine Angaben hinweisen, zumal auch, weil ich sie nicht einer weiteren Controle unterworfen habe.

Die jungen Pollenkörner selbst sind ganz von Plasma erfüllt. Während ihres Wachstums wird dieses mehr und mehr vakuolisiert, bis in Körnern von 55 bis 60 μ eine grosse centrale Vakuole entstanden ist, und das Plasma nur noch einen dünnen Wandbeleg bildet (Taf. XV, Fig. 4). In Körnern von 85 bis 95 μ füllt der Protoplast die Zelle wieder ganz aus, und zeigt nur noch kleinere Vakuolen

1) R. Beer. Beihefte zum Bot. Centralbl. 19¹ 1905.

(Taf. XV, Fig. 5). Im wandständigen Plasma liegt der Kern, der einen deutlichen Nucleolus führt.

Generative und vegetative Kerne. — In den fast reifen Pollenkörnern teilt der Kern sich in einen grösseren vegetativen und einen kleineren generativen Kern, welche beide im Plasma eingehüllt sind. Der generative Kern liegt meistens an der Wand, der vegetative in der Mitte der Zelle (Taf. XV, Fig. 6). Die Teilung des generativen Kerns wurde in den Pollenkörnern selbst nicht angetroffen, diese findet also wahrscheinlich erst in dem Pollenschlauch statt. Schon früher (Seite 143) wurde erwähnt, dass es wegen der stark sich färbenden Reste der resorbierten Nucelluszellen sehr schwierig ist den Inhalt des Pollenschlauches zu beobachten, und so wurde diese Teilung leider nicht gefunden.

Tapete. — Auch in den Tapetenzellen finden noch verschiedene Veränderungen statt. Wir haben sie auf dem Stadium von Fig. 5, auf Tafel XII, als sie sich nur noch wenig vom übrigen Gewebe unterschieden, verlassen. Während der Synapsis und der Reduktionsteilung teilen sich die Tapetenkerne wiederholt mitotisch, und weisen die Zellen nachher mehrere Kerne auf (Taf. V, Fig. 2 und Taf. XV, Fig. 7a). Auf Taf. XV, Fig. 8 ist eine solche Tapetenzelle mit drei Kernen stärker vergrössert dargestellt. Die Kerne liegen sehr dicht beisammen. Bisweilen sieht man einen grossen Kern einigermaßen eingeschnürt, mehr oder weniger die Form einer 8 annehmend, alsob eine amitotische Teilung oder eine Kernverschmelzung stattfindet.

Auch wenn die Tetraden gebildet sind, haben die Tapetenzellen noch das oben beschriebene Vorkommen (Taf. XXI, Fig. 3). Vom übrigen Gewebe der Anthere unterscheiden sie sich jetzt dadurch, dass ihr Plasma sich sehr dunkel färbt. Später trennen sie sich von einander, indem ihre Zellwände verschwinden (Taf. XVI, Fig. 1). In ihrem

Plasma bilden sich dann viele kleinen Vakuolen aus, während die Kerne sich vergrössern, und nur noch wenig Chromatin führen. Dieses ist in das Plasma hinausgetreten und bildet unregelmässige Chromatinkörner und Fäden, den sogenannten Chromidialapparat, wie auch von Beer beschrieben ist. Wahrscheinlich gibt die Tapete ihren Inhalt für die Entwicklung des Pollens ab. In noch älteren Stadien des Staubfadens sind sie ganz und gar verschwunden (Taf. XVII, Fig. 2 und 3).

Unregelmässigkeiten. — Es gab in den Präparaten des Pollens keine nennenswerten Unregelmässigkeiten. Die Figuren 4 auf Taf. XI, 6 auf Taf. XIII, 3 und 7 (*a, b, c*) auf Taf. XV, werden später im Kapitel über Sterilität besprochen werden.

c. Die Deutung der Synapsisbilder.

Aus den in den Tabellen registrierten Beobachtungen, welche den Präparaten der Samenknospen entnommen waren, lässt sich leicht auf den Gang der Synapsis schliessen. Wenn wir die unter *a* dieses Paragraphen genannten Synapsisphasen, welche über 6 Präparate zerstreut waren, zusammenfassen, so können wir ihre Verteilung über die Präparate folgenderweise in einer Tabelle angeben:

STADIEN UND PHASEN.	NUMMERN DER PRÄPARATE.						
	1	2	3	4	5	6	TOTAL.
Mutterzelle.	15	0	0	0	0	0	15
Lockerer Knäuel eines dünnen Fadens.	3	13	1	14	0	0	31
Synaptische Zusammenziehung .	2	8	14	11	4	0	39
Dicker Faden	0	1	0	1	2	4	8
Hervortretende Chromosomen. .	0	0	4	0	7	1	12
Heterotypische Teilung	0	1	0	3	26	23	53
Interkinese.	0	0	0	0	4	0	4
Homöotypische Teilung	0	0	0	0	0	4	4
	20	23	19	29	43	32	166

In dieser Tabelle deuten die oberhalb der Spalten stehenden Zahlen die Nummern der auf Seite 122 bis 133 besprochenen Präparate an, die Zahlen in jeder Spalte lehren wie oft die in der ersten Spalte angegebene Phase in diesem Präparat auftritt. In der letzten Spalte ist durch Aufzählung der in jeder horizontalen Reihe stehenden Zahlen angegeben, wie oft jede Phase studiert wurde.

Die Synapsis dauert vom Mutterzellstadium bis zur ersten Teilung. Es fragt sich nun hauptsächlich, ob das Stadium des dicken Fadens der synaptischen Zusammenziehung vorangeht oder ihr folgt, m. a. w. ob die Anordnung der Phasen in unserer Tabelle richtig ist, oder teilweise falsch.

Aus den Zahlen der ersten und fünften Spalten geht hervor, dass die Phase des dünnen Fadens der synaptischen Zusammenziehung vorangeht. Aus den Spalten 1 und 6, ergibt sich, dass auf der vollständigen Zusammenziehung die Phase des dicken Fadens folgt. Weil diese Phase in Präparat 2, in welchem der dünne Faden und die vollständige Zusammenziehung nebeneinander wiederholt auftreten, nicht vorkommt, wohl aber in den Präparaten 5 und 6, in denen besonders die Teilungen vielfach gefunden wurden, ist es klar, dass der dicke Faden nach der Zusammenziehung auftritt.

Aus den Spalten 2 und 4, ja eigentlich aus allen Spalten und somit auch aus der siebenten, durch Aufzählung erhaltenen, lässt sich schliessen, dass die Phase des dicken Fadens nur kurze Zeit dauert, da sie nur in geringer Häufigkeit auftritt. Dass die Chromosomen aus dem dicken Faden heraus kommen, geht zwar nicht unmittelbar aus der Tabelle hervor, aber dieses ist selbstverständlich und wir sahen es auch in den Präparaten. Hierauf komme ich ausserdem bald noch zurück.

Wir müssen die Synapsisphasen also thatsächlich so

anordnen, wie es in dieser Tabelle geschah, und wie sie auch in den Figuren 2 bis 8 auf Taf. VI und 7 bis 11 auf Taf. XII dargestellt sind. Das heisst, dass der Faden dünn und lang in die Synapsis eintritt, um später als kurze, dicke Schlingen wieder aus ihr hervor zu kommen.

Wie sind nun aber die Phasen, in den Figuren 9 bis 12 auf Taf. VI und 12 bis 14 auf Taf. XII abgebildet, zu deuten?

Die Phase der Fig. 10, Taf. VI trat auf in Präparat 4, in welchem weiter hauptsächlich Synapsisphasen gefunden wurden, die Figuren 9 und 12 auf Taf. VI sind dem fünften Präparate entnommen, welches zwar noch einige Male die synaptische Zusammenziehung aufweist, aber doch hauptsächlich ein Teilungspräparat ist, während die Phase der Fig. 11 auf Taf. VI und der Figur 2 auf Taf. VII dem sechsten Präparat, dass sonst ausschliesslich Teilungen zeigt, angehören. Letztere zwei Phasen sind somit zweifelsohne die letzten Synapsisphasen und die Phasen der Figuren 9, 10 und 12 auf Taf. VI gehen ihr voran. Sie rufen den Gedanken an eine zweite synaptische Zusammenziehung, aus welcher dann die Chromosomen entstehen würden, hervor, eine Auffassung, welche von einigen Autoren vertreten wird. Fig. 12 auf Taf. XII zeigt eine derartige zweite Zusammenziehung aus einer Pollenmutterzelle, während in Fig. 13 und 14 die Auflockerung dieser Masse und das Hervortreten der Chromosomen dargestellt ist.

Fig. 2 auf Taf. VII zeigt eine Phase, (wie wir oben sahen, dem sechsten Präparat entnommen), in welcher einige Chromosomen sich schon paarweise anordnen. Die Figuren 15 auf Taf. XII und 1 auf Taf. XIII bilden etwa dieselbe Phase für die Pollenmutterzelle ab. Dass die erstere Figur eine etwas jüngere Phase darstellt wie die

letztere ist klar, indem die erstere noch eine Kernmembran aufweist, die letztere nicht mehr.

Mit diesen Bemerkungen ist meiner Ansicht nach, genügend gezeigt, wie die Synapsisphasen zu deuten sind. Somit können wir jetzt die gesammten cytologischen Beobachtungen zusammen fassen.

§ 9. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die aus den Beobachtungen der Cytologischen Entwicklung hervorgehenden Resultate sind kurz zusammengefasst folgende:

Eine an der Spitze des kleinen Gewebehöckers der jungen Samenanlage befindliche hypodermale Zelle, die mittlere Periblemzelle, ist die Archesporzelle (Taf. XIX, Fig. 2). Sie teilt sich, und ihre obere Tochterzelle wird zur Initiale einer Reihe von Zellen zwischen Embryosack und Mikropyle, während die untere Tochterzelle, welche bedeutend grösser wird als die obere, sich zur Embryosackmutterzelle ausbildet (Taf. VI, Fig. 1). Ihr Kern hat noch denselben Bau, wie die vegetativen Kerne der übrigen Zellen. Das Chromatin findet man grösstenteils an der Kernmembran; oft sind mehrere Nucleoli sichtbar.

In den Staubblättern unterscheiden sich in den sich sondernden Loculis, einige Zellen unter der Epidermis durch ihre dunklere Färbung von dem übrigen meristematischen Gewebe (Taf. XI, Fig. 1); vielleicht sind sie aus einer hypodermalen Zelle, der Archesporzelle, hervorgegangen. In etwas älteren Staubfäden hat diese Zellengruppe sich weiter differenziert, und sieht man auf einem Querschnitt des Loculus eine Urnutterzelle, umgeben von einem Kreise regelmässig angeordneter Zellen. Diese letzteren sind die Tapetenzellen und stimmen auf diesem Stadium in ihrer Färbung noch fast ganz mit dem übrigen

Gewebe überein (Taf. XI, Fig. 3). Die Urmutterzelle unterscheidet sich durch ihr dichtes Plasma, ihre Grösse und ihren grossen Kern, der das Chromatin hauptsächlich an der Kernmembran führt, und einen grossen Nucleolus zeigt. Sie teilt sich nun einige Male, und man sieht im Querschnitt in jedem Loculus zwei bis vier Mutterzellen (Taf. XII, Fig. 5).

Beim Beginn der Synapsis zeigt sich ein zartes Kerngerüst; das Chromatin bildet sehr kleine Körnchen, welche durch feine Lininfäden verbunden sind (Taf. VI, Fig. 2). Der Kern führt zwei oder drei sich dunkelfärbende Nucleolen. Aus diesem Kerngerüst heraus differenziert sich ein feiner Kernfaden, dessen Schlingen zum grössten Teil nach einer Seite des Kernes zusammengedrängt sind (Taf. VI, Fig. 3, 4 und 5, Taf. XII, Fig. 7, 8 und 9). Das Chromatin kann sich häufig sehr regelmässig in den Faden einfügen, wodurch dieser in der Gestalt einer Perlenschnur erscheint (Taf. VI, Fig. 3, Taf. XII, Fig. 8 und 9). Dieser Faden wird nun zu einem starken Klumpen geballt, in den meisten Kernen neben dem Nucleolus (Taf. VI, Fig. 6, Taf. XII, Fig. 10 und 11), und nimmt rasch an Dicke zu, wie deutlich bei dem Wiederauflockern des Synapsisknäuels zu sehen ist (Taf. VI, Fig. 7, 8 und 9, Taf. XII, Fig. 12). Darauf folgt die Quersegmentierung des Fadens (Taf. VI, Fig. 10, 11 und 12, Taf. XII, Fig. 13 und 14), und die Chromosomen entstehen in der vegetativen Anzahl 14 (Taf. XII, Fig. 15). Nach Auflösung der Kernmembran nähern sich diese (Taf. VII, Fig. 2) und eine paarweise Anordnung wird klar erkennbar (Taf. XIII, Fig. 1). Das Protoplasma dringt in das Innere des Kernes ein und die Doppelbildungen werden von den Zugfasern erfasst und in die Kernplatte eingereiht (Taf. VII, Fig. 3, Taf. XIII, Fig. 2).

Bei der *Oenothera Lamarckiana* sieht man also während

der Synapsis kein Zusammentreten zweier Fäden und aus dem Synapsisknäuel treten die Chromosomen in der vegetativen Zahl hervor, und später nach der Auflösung der Kernmembran paaren sie sich; diese bivalenten Chromosomen gehen in die Bildung der Kernplatte ein.

Bei der ersten Teilung der Mutterzelle trennen sich ganze Chromosomen voneinander (Taf. VII, Fig. 3, 4, 6 und 7). Während des Auseinanderweichens der Chromosomen vollzieht jedes schon eine Längsspaltung, ohne dass diese zunächst zu einer Trennung der Längshälften führt, wodurch im Dyaster deutlich Doppelbildungen sichtbar sind (Taf. VII, Fig. 8 und 9, Taf. XIII, Fig. 3, 4 und 5). Nach dieser heterotypischen Teilung machen die Tochterkerne ein kurzes Ruhestadium durch; die Längsspaltung jedes Chromosoms ist immer deutlich während der Interkinese (Taf. VII, Fig. 10, Taf. VIII, Fig. 1, Taf. XIII, Fig. 7 und 8). Oft, zumal in der Samenknospe, wird in dieser die Kernmembran nicht ganz ausgebildet.

Im zweiten Teilungsvorgang, in der homöotypischen Teilung, werden die deutlich längsgespaltene Chromosomen senkrecht zur Spindelachse geordnet (Taf. VIII, Fig. 3, Taf. XIV, Fig. 9 und 10), und die zusammengehörigen Längshälften der Chromosomen getrennt und auf die Spindelpole verteilt (Taf. VIII, Fig. 4), wo sie in die Bildung der Enkelkerne eintreten (Taf. VIII, Fig. 5).

In der Pollenmutterzelle werden nun die vier tetraëdrisch angeordneten Zellen ausgebildet und durch Wände getrennt, wodurch die vier Pollenkörner entstehen (Taf. XV, Fig. 1, 2 und 3). Diese sind nun aber noch nicht von einander gesondert; sie nehmen rasch an Grösse zu, bis sie 20 μ in Durchmesser sind und durch Aufquellung der Zellwände sich von einander trennen (Taf. XVI, Fig. 1). Diese Körner wachsen nun regelmässig aus, bis sie einen Durchmesser von etwa 100 μ erreicht haben. Dabei treten

bedeutende Veränderungen im Bau ihrer Wände auf. Die Vorgänge dieses Membranwachstums stimmen, so weit untersucht, ausreichend mit den von R. Beer bei *Oen. longiflora* gefundenen überein (Taf. XV, Fig. 4, 5 und 6). In den fast reifen Pollenkörnern teilt sich der Kern in einen grösseren vegetativen und einen kleineren generativen Kern; beide sind im Plasma eingebettet, der erstere liegt in der Mitte des Kornes, der letztere an der Wand (Taf. XV, Fig. 6). Der generative Kern teilt sich wahrscheinlich erst, nachdem er in den Pollenschlauch eingewandert ist.

Wenn in den Samenknospen die vier Tetradenzellen entstanden sind (Taf. IX, Fig. 1), ist es immer die *obere* Zelle, welche zur Ausbildung kommt. Häufig stehen die untere und die obere dieser Zellen längere Zeit hindurch miteinander im Wettstreit (Taf. IX, Fig. 3), aber zuletzt ist immer die untere in Degeneration begriffen; das Chromatin der drei unteren Zellen tritt aus dem Kerne, dessen Membran verschwunden ist, heraus und färbt nun das ganze Protoplasma dunkel (Taf. IX, Fig. 2). Demzufolge sind diese drei Tetradenzellen während längerer Zeit noch als ein langer, dunkler Streifen unterhalb des Embryosackes sichtbar.

In der weiteren Entwicklung des Embryosackes ist die erste Teilung ausgefallen, und es findet *nur eine zweimal wiederholte Teilung* statt (Taf. IX). In dem zweiten Teilungsschritt sind im oberen Teile des Embryosackes zwei Spindeln senkrecht aufeinander zu sehen (Taf. IX, Fig. 7 und 1); durch diese letzte Teilung entstehen also vier Kerne, oben im Embryosack. Von diesen vier Kernen werden drei an dem Mikropylarende durch Plasma und eine Hautschicht von dem übrigen Teil des Embryosackes abgegrenzt. Von diesen nackten Zellen ist eine das Ei, die beiden anderen sind die Synergiden. Ein freier Kern, der Polkern, bleibt im Protoplasma des Embryosackes

(Taf. IX, Fig. 10). Im Embryosacke entstehen also gar *keine Antipoden und kein unterer Polkern*.

Der Embryosack ist nun befruchtungsfähig (Taf. XX, Fig. 3). Der Pollenschlauch nimmt seinen Weg durch die Mikropyle und durchbohrt die Nucellusschichten über dem Scheitel des Embryosackes und dringt in denselben vor. In der Mitte dieser Nucellusschichten findet schon zuvor eine Resorption der trennenden Wände statt. Während des Vordringens des Pollenschlauches sind die Synergiden schon ganz desorganisiert und färben sich sehr dunkel (Taf. X, Fig. 1); auch in dem engen Kanal, durch welchen der Pollenschlauch seinen Weg genommen hat, sind viele sich dunkel färbende Kernreste der umringenden Zellen sichtbar.

Die Befruchtung ist eine Doppelbefruchtung (Taf. X, Fig. 1, 2 und 3); der eine generative Kern dringt in die Eizelle ein, und legt sich dicht an den Eikern an (Fig. 3); der generative Kern ist dann rund, aber kleiner als der Eikern. Bevor er verschmilzt, wird er etwas grösser. Der andere generative Kern, der dieselbe Form zeigt, legt sich an den Polkern an. Die Vereinigung von Polkern und generativem Kern geht schneller vor sich als diejenige des anderen generativen Kernes mit dem Eikerne (Taf. X, Figuren 2 und 3, und Fig. 5). Der befruchtete Polkern beginnt nun bald sich zu teilen, und gibt es oft schon einige Endospermkerne, bevor der Eikern ganz mit dem generativen Kerne verschmolzen ist (Taf. X, Fig. 6 und 7). Die Eizelle umgibt sich nun mit einer Membran (Taf. X, Fig. 4) und erzeugt durch zahlreiche Teilungen, einen kurzen Suspensor und eine Kugel mit deutlichen Octanten (Taf. V, Fig. 4, 5, 6 und 7). In dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes sind dann schon eine grosse Anzahl freier Endospermkerne sichtbar (Taf. V, Fig. 4). Später jedoch verschwindet dieses Endosperm wieder.

Bei *Oenothera Lamarckiana* wird also das Endosperm aus einem einzigen befruchteten Polkerne gebildet, wie auch aus den Endospermkernen hervorgeht. In den Figuren 6 und 7 auf Tafel X zeigen diese etwa 14 Chromatinschleifen und nicht, wie man bei einer Vereinigung von zwei Polkernen und einem generativen Kerne erwarten würde, 21.

§ 10. Besprechung der Resultate.

Die cytologische Entwicklung der *Oenothera Lamarckiana* stimmt im allgemeinen mit derjenigen anderer Pflanzen überein. Nur die Synapsis, die Entstehung des Embryosackes und die Zahl der Kerne im Embryosack sind vom gewöhnlichen Schema verschieden. Diesen Stadien möchte ich hier also noch eine nähere Besprechung widmen.

Bis jetzt ist keine Übereinstimmung über die Deutung der Vorgänge, die zur Reduktion der Chromosomenzahl führen, der synaptischen Erscheinungen, erreicht. Die Unterschiede zwischen den beiden sich entgegenstehenden Ansichten sind folgende:

Strasburger und seine Schule, dann O. Rosenberg, ferner V. Grégoire und seine Schüler, wie auch andere Forscher, treten für eine frühzeitige seitliche Aneinanderfügung der Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung ein. Die in den späteren Prophasen immer schärfer hervortretende Doppelnatur der den Knäuel bildenden Fäden, gibt für sie nur den sichtbaren Ausdruck ab für eine zunehmende Sonderung dessen, was sich zuvor zusammengefügt hatte. Die Chromosomenpaare der Kernplatte repräsentieren die früheren Doppelgebilde, deren Komponenten sich verkürzt, verdickt und in dieser oder jener Weise aneinander befestigt haben. Die in diesen Komponenten auf einem bestimmten Entwicklungszustande

sich andeutende wirkliche Längsspaltung stellt die gewohnte Längsspaltung dar, die bei jeder typischen Kernteilung auftritt, die aber unter den im Reduktionskern herrschenden Bedingungen nicht vollendet wird. Erst durch den homöotypischen Teilungsschritt werden diese Längshälften getrennt.

Farmer und seine Anhänger sehen die in den früheren Prophasen der Reduktionsteilung zu beobachtenden Doppelfäden als Ergebnis einer Längsspaltung an, auf die eine mehr oder weniger vollkommene Wiedervereinigung der Spaltungsprodukte folgen soll. Die in den späteren Prophasen vorhandenen Doppelfäden sollen hingegen aus Schleifen des Knäuels hervorgehen, deren Schenkel sich zusammenfügen. Jede Schleife hätte zwei aufeinanderfolgenden Chromosomen entsprochen und auf solche Weise die Bildung eines Chromosomenpaares bewirkt. Damit wären auch hier jene Chromosomenpaare erlangt, die in die Bildung der Kernplatte eingehen. Die Zusammensetzung aus zwei Längshälften, welche bei den einzelnen Komponenten bald nach ihrer Trennung zu erkennen wäre, liesse sich auf die erneuerte Sonderung der einstigen Spaltungsprodukte zurückführen.

Während Miyake ¹⁾ nach einem eingehenden Studium der synaptischen Erscheinungen in den Kernen der Pollenmutterzellen einiger Monokotylen, u. a. *Lilium Martagon*, *Tradescantia virginica* und *Galtonia candicans*, zu der ersten Ansicht kommt, wendet Mottier ²⁾, auf Grund seiner Untersuchung derselben Objekte, sich gegen sie

1) Kiichi Miyake, Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. Jahrb. wiss. Bot., 1905. Bd. 42, Heft 1, S. 83.

2) Mottier, The development of the heterotypic chromosomes in pollenmother-cells. Ann. of Bot., 1907. Vol. 21, p. 309.

und verteidigt nachdrücklich die zweite von Farmer vertretene Ansicht.

Eine Lösung der Frage nach der Natur der Synapsisvorgänge ist also noch nicht erreicht worden. Das hebt auch Strasburger in seiner neuesten Arbeit über „Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung“ hervor. ¹⁾ Seite 561 sagt er: „Es scheint mir überhaupt, dass von einer nochmaligen Prüfung schon so oft untersuchter pflanzlicher Objekte eine endgültige Einigung über noch vorhandene Differenzen kaum zu erwarten ist. Was mit den jetzigen mikrotechnischen Methoden und optischen Hilfsmitteln an diesen Objekten sich erreichen lässt, liegt in unzähligen Beschreibungen und Abbildungen vor und wenn Kontroversen fortbestehen, so liefern sie eben den Beweis, dass wir an einzelnen Stellen uns an den Grenzen befinden, über die hinaus eine objective Sicherung der Ergebnisse nicht reicht. Es dürfte sich daher, meiner Ansicht nach, empfehlen, die Studien über Reduktionsteilung bei den Pflanzen jetzt vornehmlich innerhalb weniger erforschter Teile ihres Reichs fort zu setzen“.

Aus meiner Untersuchung geht hervor, dass die Synapsis der *Oenothera Lamarckiana* weder mit der Auffassung von Strasburger, noch mit derjenigen von Farmer vollständig übereinstimmt.

Von einem sich paarweise Anordnen während der Praesynapsis von Prochromosomen, welche sich zu einem doppelten Faden ausziehen würden, habe ich nichts gesehen. Beim ersten Anblick erinnert eine Zeichnung wie die Fig. I auf Taf. VII zwar einigermaßen an eine solche; sie ist nach einem Schnitt aus einem Präparat angefertigt, in welchem 15 mal die eigentliche Synapsis wahrgenommen

1) Jahrb. f. wiss. Bot., 1908. Bd. 45, Heft 4.

wurde und einige Male das Hervortreten der Chromosomen. Hieraus geht hervor, dass es wahrscheinlicher ist, dass wir hier ein post-synaptisches Stadium vor uns haben, als eins, welches der Synapsis voran geht. Ausserdem ist die Kernmembran, ebenso wie in späteren Synapsisphasen, grösstenteils verschwunden. Und wie wäre solch ein ziemlich breiter Faden, auf dem die Chromosomen liegen, als eine präsynaptische Erscheinung zu erklären? Dieser „Lininfaden“ nähert sich vielmehr dem dicken Faden, der sich in Chromosomen geteilt hat, welche sich noch mehr verkürzt haben, während die Verbindungssubstanz noch sichtbar ist. Oft ist doch beim Hervortreten der Chromosomen nach der Synapsis noch lange Zeit eine solche Verbindung zwischen einzelnen Chromosomen wahrnehmbar. Ein doppelter Faden wurde, obgleich ich später absichtlich danach suchte, in den 120 genau studierten Synapsisbildern niemals wahrgenommen. Indessen ist während der Präsynapsis der Knäuel (57 mal studiert) gar nicht dicht und der Faden so fein, dass eine Verdoppelung gleich auffallen müsste. Nur ein einziges Mal meinte ich zu sehen, dass zwei Schenkel einer Schlinge aneinander lagen, indem ein Teil des Fadens etwas dicker zu sein schien. So tritt z. B. in Fig. 5 auf Taf. VI aus der dichten Masse ein solcher etwas dickerer Faden in die Kernhöhlung hervor.

Wenn während der Synapsis dennoch ein Aneinanderfügen zweier Fäden stattfinden würde, so müsste aus der Synapsis ein dicker Faden heraustreten, welcher nach weiterer Verdickung sich in sieben Doppelchromosomen zerteilen müsste. Aus Bildern wie Fig. 2 und 12 auf Taf. VI und Fig. 13 und 14 auf Taf. XII ergibt sich, dass der dicke, verkürzte Faden sich in mehr als sieben Teile zerlegt; es entstehen 14 gesonderte Chromosomen (Fig. 2 auf Taf. VII und Fig. 15 auf Taf. XII), welche erst nachher

sich paarweise anordnen und Doppelchromosomen bilden. (Fig. 3. Taf. VII und Fig. 1 Taf. XIII). Bei der *Oenothera Lamarckiana* findet also keine Aneinanderfügung zweier Fäden während der Präsynapsis und demzufolge kein unmittelbares Hervortreten von Doppelchromosomen statt.

Die synaptischen Erscheinungen der *Oenothera* stimmen mehr mit den Auffassungen Farmers überein. Eine frühzeitige, wieder verschwindende Längsspaltung des Fadens, welche beim Auseinanderweichen der Chromosomen während der heterotypischen Kernteilung wieder hervortritt, habe ich aber nicht gesehen. Auch konnte ich nicht sicher entscheiden, ob die Doppelchromosomen entstehen, indem der Faden sich in Schlingen legt und die Schenkel einer Schlinge zusammen ein Doppelchromosom bilden. Bilder wie die Figuren 12 auf Taf. VI und 14 auf Taf. XII rufen zwar den Gedanken an einer solchen Erscheinung hervor, demgegenüber sehen wir in späteren Stadien die 14 Chromosomen noch wohl alle gesondert liegen. (Taf. VII, Fig. 2 und Taf. XII, Fig. 15). Fest steht also, dass die Doppelchromosomen nicht unmittelbar aus der Synapsis hervortreten. Auf diesen Gegenstand komme ich aber bald zurück.

Bei seiner Untersuchung der *Oenothera rubrinervis* gelangt Gates ¹⁾ zu einer ähnlichen Aufeinanderfolge der Synapsisphasen, wie ich sie für *Oenothera Lamarckiana* angegeben habe. Während Gates seine Arbeit im Julihefte 1908 der Botanical Gazette veröffentlichte, habe ich die Ergebnisse dieser Untersuchung in der Sitzung der Niederländischen Botanischen Gesellschaft am 30 Mai 1908 mitgeteilt. Es ist somit klar, dass wir unabhängig von einander zu derselben von derjenigen anderer Forscher abweichenden Auffassung der Synapsisphasen gekommen

1) R. R. Gates: A Study of Reduction in *Oenothera rubrinervis*. Botanical Gazette 46. July 1908.

sind. Ich führe diese Einzelheiten nur als ein Argument für die Richtigkeit unserer Ansicht an. Gates meint auch eine Längsspaltung im Sinne Farmers gesehen zu haben, aber aus der von ihm dazu angeführten Zeichnung (Taf. I. Fig. 17) geht dieses meiner Ansicht nach, nicht deutlich hervor.

Beim Studieren der Präparate fielen mir verschiedene Einzelheiten auf, welche ich hier einschalten möchte, weil sie sich gerade auf die wichtigsten der heutigen cytologischen Probleme beziehen. Ich meine das Fortbestehen der Chromosomen während des Ruhezustandes des Kernes und die sich daran anknüpfende Individualitätshypothese, Fragen, welche offenbar mit der Bedeutung der Synapsis eng zusammenhängen.¹⁾ So möchte ich in erster Linie hervorheben, dass in allen Zellen immer scharf gesonderte Chromatinstückchen an der Kernmembran zu sehen sind (Siehe z.B. Fig. 1 auf Taf. VI und Fig. 3 auf Taf. XI), und niemals ein Reticulum. Während man für gewöhnlich nur einen Teil des Kernes beobachten kann, war es bisweilen bei verschiedener Einstellung möglich alle Chromatinstückchen zu zählen. So sind z.B. in Fig. 1, Taf. VI in der rechten Pleromzelle, welche an die Mutterzelle grenzt, ausser dem Nucleolus 14 Chromatinstückchen zu zählen. In Zellen des Gametophyten sieht man oft 7 Chromatinstücke in den Kernen, z.B. in den Tetradenzellen (Taf. IX, Fig. 1, die zweite Zelle von oben). Obgleich eine solche Zählung sehr schwierig ist und die Zahl der Stücke bisweilen auch wohl grösser schien, erhält

1) Siehe: Strasburger: Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, Heft 1, 1905. S. 19.

Strasburger: Ueber die Individualität der Chromosomen und die Propfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLIV, 1907. S. 492.

Strasburger: Chromosomenzahlen etc. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLV, Heft 4, 1908. S. 500—503.

man beim Durchsehen der Präparate doch immer den Eindruck, dass die Chromatinstücke die Chromosomen darstellen, welche als solche in dem Kern fortbestehen. Fr. Laibach fand dasselbe für verschiedene Repräsentanten der Cruciferen. ¹⁾ Wenn ein Kern sich zur Teilung anschickt, kommen diese Chromatinstücke wieder deutlicher zum Vorschein und während der Prophase sieht man in der Aequatorialplatte 14 Chromosomen, welche in Polansicht gesehen, deutlich eine paarweise Anordnung aufweisen (Taf. XI, Fig. 2, 3, 5, 6). Sehr schön in dieser Hinsicht ist die Kernplatte der Fig. 6. Auch in einer früheren Mitteilung gab ich zwei derartige Abbildungen. ²⁾ In diesen Figuren sieht man jedesmal sechs Paare, mehr oder weniger in einem Kreis angeordnet und innerhalb dieser sechs Gruppen liegt noch ein Paar. Die Chromosomen dieses letzten Paares liegen oft gekreuzt.

Da in fast allen Kernplatten die Chromosomen *in dieser Weise* paarweise angeordnet liegen, dürfen wir in diesem Umstand ein Argument für das Fortbestehen der Chromosomen während des Ruhezustandes und für ihre Individualität sehen.

Im Sporophyten sind die Chromosomen während der Prophase also immer gepaart, bisweilen liegen die zwei zusammengehörigen Chromosomen noch hintereinander, vielleicht das mütterliche Chromosom in der Verlängerung des homologen väterlichen. Dieses ist z. B. zu sehen in der Tapetenzelle von Fig. 2, Taf. XI an den zwei rechts liegenden Chromosomen, und oft auch beim Entstehen der Chromosomen, z. B. im Endospermkern der Fig. 6d, Taf. X.

1) Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XXII. Erste Abt. 1907.

2) J. M. Geerts: Ueber die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XXV, Heft 4, 1907, Taf. VI, Fig. I und II.

Es scheint also dass die Chromosomen nacheinander aus dem Ruhezustand herauskommen und sich dann paarweise in der Aequatorialplatte anordnen. Nach der heterotypischen Teilung sieht man keine paarweise Anordnung der der Zahl nach reduzierten Chromosomen; weder in Fig. 9 und 10 auf Taf. VII, noch in Fig. 1 und 5 auf Taf. VIII ist eine solche Gruppierung der längsgespaltene Chromosomen sichtbar. Hieraus ergibt sich, dass bei der heterotypischen Teilung die homologen Chromosomen getrennt worden sind.

Die väterlichen und mütterlichen Chromosomen liegen also während des vegetativen Lebens zwar voneinander getrennt, aber wie aus den Prophasen hervorgeht, haben die Kerne einander bei der Befruchtung ganz durchdrungen, denn die Chromosomen liegen vor jeder Teilung paarweise. Wir dürfen also annehmen, dass auch während des Ruhezustandes die homologen Chromosomen in der Nähe voneinander liegen.

Im Gegensatz zu dem oben beschriebenen gewöhnlichen Bau der Kerne, zeigt der Kern am Beginn der Synapsis und vielleicht auch gleich nach der Befruchtung (Taf. X, Fig. 4 und 5) ein Kerngerüst. Die grösseren Chromatinstücke verteilen sich in sehr feine Teilchen, welche sich auf dünnen Fäden ausbreiten. Aus diesem Kerngerüst heraus entsteht der dünne Faden, welcher auch noch die kleinen Chromatinkörnchen aufweist. Während der synaptischen Zusammenziehung nähern sich die Teilchen mehr und mehr und es entsteht der dicke Faden, der sich in Chromosomen zerlegt. Eine Einwirkung der Chromosomen aufeinander wird nun vielleicht stattfinden, wenn die Chromosomen sich im fein verteilten Zustand befinden, denn, weil wir annehmen dürfen, es liegen die homologen Chromosomen immer nahe zusammen, so können wir schliessen, dass auch im Kerngerüst die Teilchen

der homologen Chromosomen dicht beisammen liegen.

Nach der Synapsis, wenn die Chromosomen wieder hervorgetreten sind, scheint die Affinität zwischen den homologen Chromosomen noch zu bestehen, wie aus dem sich paarweise Anordnen hervorgeht. Weil die homologen Chromosomen in dem Faden hintereinander liegen, ist es thatsächlich genau dasselbe, ob zwei Schenkel einer Schlinge, wie Farmer behauptet, oder zwei schon gesonderte Chromosomen ein Doppelchromosom bilden.

Auch die Entstehung des Embryosackes und die Teilungen in dieser Zelle bedürfen eine Besprechung.

In § 8a haben wir gesehen, dass bei der *Oenothera Lamarckiana* sich immer die obere Tetradenzelle zum Embryosack entwickelt, während die drei anderen degenerieren (Taf. IX, Fig. 2). Die untere Zelle bleibt etwas länger als die beiden mittleren normal (Taf. IX, Fig. 3) und in einigen Fällen war sie selbst teilweise ausgewachsen.

Ausserdem haben wir gesehen, dass nach den Teilungen zwischen den Kernen oft keine normale Zellwand entsteht sondern, im Querschnitt betrachtet, ein breites, sich gelb färbendes Band.

Wie Coulter und Chamberlain angeben ¹⁾, zeigt die Entwicklung der Tetradenzellen auch bei anderen Pflanzen, besonders bei *Monocotylen*, mannigfache Übergänge von der Ausbildung von vier scharf getrennten Zellen bis zur Entstehung einer einzigen Zelle, welche direct zum Embryosack wird. Dazwischen bestehen Fälle, in welchen keine eigentlichen oder gar keine Zellwände zwischen den Kernen gebildet werden. Vier freie Kerne in der Embryosackmutterzelle, deren unterer sich weiter entwickelt, findet man z. B. bei *Pontederiaceae*, u. a. bei *Eichhornea* (C. and Ch. Seite 78). ¹⁾

¹⁾ Coulter and Chamberlain: Morphology of Angiosperms 1903.

Bei fast allen Pflanzen entwickelt sich von den vier Tetradenzellen die untere zum Embryosack und, wo weniger als vier Zellen ausgebildet werden, ist es doch immer der untere Teil, der sich weiter entwickelt. Die oberen Zellen degenerieren und bilden später eine Kappe über dem Embryosack. Obgleich eine Anzahl Pflanzen bekannt sind, bei welchen statt der unteren wohl ein einziges Mal die obere Zelle sich entwickeln kann (C. and Ch. Seite 84 und 85), sind bis jetzt sehr wenige Beispiele entdeckt worden in denen sich immer eine andere als die untere entwickelt. (Vielleicht ist dieses der Fall bei *Salvia pratensis*). Die Erscheinung, dass bei fast allen Pflanzen die untere Zelle auswächst, glauben Coulter und Chamberlain erklären zu können (Seite 86) aus der Tatsache, dass gewöhnlich von den zwei bei der heterotypischen Teilung entstandenen Kernen, der untere, am chalazalen Ende liegende, zuerst die homöotypische Mitose durchmacht und dadurch etwas schneller heranwächst und ausserdem, weil dieser Kern am nächsten bei der Chalaza, also bei der Nahrungszufuhr liegt, wodurch vielleicht auch der raschere Verlauf der unteren Mitose veranlasst wird. Bei der *Oenothera Lamarckiana* kann von einem schnelleren Verlauf oder einer früheren Beendigung der unteren Teilung gar nicht die Rede sein. So ist z. B. in Fig. 4 auf Taf. VIII die obere Teilung sogar etwas weiter fortgeschritten als die untere, welche ausserdem einige Unregelmässigkeiten aufweist.

Und da wir gesehen haben, dass zwar ein einziges Mal die untere Zelle teilweise auswächst, aber doch immer die obere sich zum Embryosack entwickelt, ist diese Erklärung meiner Ansicht nach, nicht zulässig.

Hat das Auswachsen der oberen Tetradenzelle auch bestimmte Folgen? Wir haben gesehen, dass bei der heterotypischen Teilung die väterlichen und die mütterlichen

Chromosomen getrennt wurden, dass m. a. W. ein Kern entsteht, welcher hauptsächlich die väterlichen und ein Kern, der grösstenteils die mütterlichen Eigenschaften enthält. Ist nun die Orientierung dieser zwei Kerne während einer Teilung bei allen Pflanzen und immer dieselbe? Liegt z. B. in einer Samenknospe der Kern mit den von dem Vater herstammenden Eigenschaften immer der Mikropyle zugewendet, während der Kern mit den mütterlichen Charakteren chalazal gerichtet ist oder umgekehrt? Wenn dieses der Fall wäre, würde bei *Oenothera* gerade der Kern sich entwickeln, welcher bei anderen Pflanzen zu Grunde geht. Solches ist dennoch nicht wahrscheinlich, denn nur durch die Annahme, dass gleich viel Samenknospen mit väterlichen wie mit mütterlichen Kernen entstehen, lässt sich das Mendelgesetz erklären. Von den *Oenotheren* selbst mendelt *Oenothera Lamarckiana* \times *Oenothera brevistylis*. Wahrscheinlich tritt somit bei der *Oenothera Lamarckiana* keine bestimmte Orientierung bei der Teilung auf und hat diese Eigentümlichkeit, das Auswachsen der oberen Tetradenzelle, also keine derartigen Folgen.

Schliesslich müssen wir noch kurz die weitere Entwicklung des Embryosackes ins Auge fassen. Im Laufe der Entwicklung des Embryosackes findet in fast allen Pflanzen eine dreimal wiederholte Teilung statt, durch welche die acht Kerne entstehen. In der *Oenothera* fand ich, wie wir gesehen haben, immer nur vier Kerne, und zwar oben im Embryosack. Eine geringere Zahl der Kerne im Embryosack ist u. a. auch bekannt für *Helosis guyanensis* durch die Untersuchungen von Chodat und Bernard ¹⁾, und für Mourera durch eine Arbeit von

1) R. Chodat et C. Bernard. Sur le sac embryonnaire de *Helosis guyanensis*. Journal de Botanique T. XIV, 1900, p. 72.

Went¹⁾. In diesen Pflanzen geht wahrscheinlich der untere der bei dem ersten Teilungsschritt entstehenden Kerne zu Grunde und der obere gibt dann durch zwei Teilungen die drei Kerne des Eiapparates und den Polkern; es findet also doch dreimal eine Teilung statt.

In der *Oenothera Lamarckiana* ist die erste Teilung im Embryosack ausgefallen, es entstehen gar keine Antipoden und kein unterer Polkern; sogar keine Antipodeninitialzelle, welche gleich nach dem Entstehen verschwindet, wie bei *Helosis* und *Mourera*.

Bei der Embryosackbildung von *Cypripedium* ist die Zahl der Teilungen noch weiter reduziert: Miss L. Pace²⁾ fand, dass, nachdem der Kern eine heterotypische Teilung durchgemacht hat, eine Querteilung der Embryosackmutterzelle folgt. Die folgende homöotypische Teilung findet meistens nur in der unteren Zelle statt. Die obere, der Mikropyle am nächsten liegende Zelle, wird desorganisiert. Der zweiten Kernteilung folgt keine Zellteilung, sondern die betreffende Zelle wächst in die Länge und die Tochterkerne orientieren sich polar. Eine neue Kernteilung folgt, durch welche nun vier freie Kerne in der unteren Zelle gebildet werden. Eine weitere Kernteilung vor der Befruchtung war bei *Cypripedium* nicht nachzuweisen.

Während wir für *Oenothera Lamarckiana* gefunden haben, dass die Antipoden vollständig fehlen, rechnen Coulter und Chamberlain³⁾ (Seite 97) die *Onagraceae* zu den Pflanzen mit frühzeitig verschwindenden Antipoden. Seite 104 sagen

1) F. A. F. C. Went. The development of the ovule, embryo-sac and egg in *Podostemaceae*. Recueil des Trav. bot. Néerl. Vol. V Livr. I, 1908.

2) Lula Pace. Fertilization in *Cypripedium*. Botanical Gazette XLIV. 1907, p. 353.

3) Coulter and Chamberlain. Morphology of Angiosperms.

sie: „If the antipodals are ephemeral, the growth of the antipodal region (of the embryosac) is frequently checked after the first division of the megaspore nucleus and through the growth of the rest of the sac it becomes a very small pocket, as in *Typha*, *Potamogeton*, *Sagittaria*, certain *Gramineae*, *Pontederia*, *Lilium*, *Oenothera*, etc.“ Einige Male fand ich bei der *Oenothera Lamarckiana* einen Embryosack, der an seinem unteren Ende einen solchen schmalen Teil aufweist, aber dieser war meiner Ansicht nach in ganz anderer Weise entstanden. In diesem Sack liegen zwar einige dunklen Körner, welche Resten von Antipoden ähnlich sind, aber es sind die Ueberbleibsel der Kerne der drei unteren Tetradenzellen, welche in diesen Fällen nahezu ganz verschwunden sind. Nur die Wand, welche sie von dem Nucellus-gewebe trennt, bleibt erhalten, während die Wände zwischen den Tetradenzellen selbst entweder verschwunden sind, oder gar nicht ausgebildet worden waren. Es bilden nun die drei unteren Tetradenzellen eine Art Verlängerung des Embryosackes, welche aber selbstverständlich nicht in die Breite auswächst, wie der Embryosack selbst. Die Länge dieses schmalen Teils stimmt auch vollständig mit der Länge des sonst durch die degenerierten Zellen gebildeten dunklen Streifens überein.

In wie weit verschiedene *Onagraceen* sich in dieser Beziehung verschieden verhalten, muss einstweilen einer späteren Prüfung vorbehalten bleiben.

IV. KAPITEL.

Die partielle Sterilität.

§ 11. Eigene Untersuchungen.

Wie bekannt, tritt bei der *Oenothera Lamarckiana*, nicht nur bei den Pollenkörnern, sondern auch bei den Samenknospen, eine partielle Sterilität auf. ¹⁾

Wenn man eine Frucht öffnet, findet man immer zwischen den Samen eine grosse Anzahl feiner, nicht ausgewachsener Samenknospen. Es wäre nun denkbar, dass diese Erscheinung dadurch veranlasst wird, dass viele Samenknospen nicht befruchtet werden. Aus einer genauen Untersuchung geht aber hervor, dass die Entwicklungshemmung vieler Ovula wesentlich einer anderen Ursache zuzuschreiben ist.

Unter dem Mikroskop sieht man, dass in den meisten nicht ausgewachsenen Samenknospen ein Embryosack ganz und gar fehlt; ihr Nucellus ist ziemlich durchscheinend. In befruchtungsfähigen, aber unbefruchtet gebliebenen Samenknospen fehlt der Embryosack nicht, sondern zeigt sich als ein zusammengeschrumpfter Plasmastrang.

Nur die ersteren möchte ich mit dem Namen: sterile Samenknospen, bezeichnen. Ihre Zahl ist zwar von verschiedenen Bedingungen, z. B. Nahrung, Temperatur u. s. w. in gewissem Grade abhängig, aber gewöhnlich sind etwa die Hälfte der Samenanlagen steril.

Zwischen den normalen Pollenkörnern findet man gleichfalls viele taube Körner, deren Inhalt verschrumpft oder ganz verschwunden ist. Ausnahmsweise finden wir wohl einmal einen Teil einer Anthere oder einen ganzen Staubbeutel

1) de Vries. Die Mutationstheorie Bd. I, S. 299.

mit tauben Körnern gefüllt, aber für gewöhnlich äussert sich die Sterilität in der Weise, dass in jedem Loculus etwa gleichviel normale und sterile Körner regelmässig verteilt sind.

Ich werde auch hier zunächst die beobachteten Thatsachen mitteilen.

a: die Sterilität der Samenknospen.

In Präparaten von Samenknospen, in welchen die Mutterzellen die Synapsis aufweisen, fand ich bisweilen den Kern anscheinend in Degeneration begriffen (S. 130). Das erstere dieser Beispiele (Taf. XVIII, Fig. 5) führt ausser einem linsenförmig abgeplatteten Nucleolus einen Inhalt, welcher aus einer feinkörnigen Masse besteht, in der eine grosse Zahl unregelmässiger, dunkel sich färbender Chromatinstücke ordnungslos zerstreut liegen. Aus einer Vergleichung dieses Kerns mit normalen Mutterkernen in demselben Stadium geht hervor, dass wir diesen Kern als einen degenerierenden betrachten dürfen. In einem zweiten Beispiel hat der Kern (Taf. XVII, Fig. 4) einen rundlichen, normal aussehenden Nucleolus, aber auch zeigt er das Chromatin in grossen unregelmässigen Klumpen und Ballen angehäuft, aus welchen Fäden hervortreten.

Solche unregelmässigen Synapsiszustände wurden nicht zahlreich gefunden. Da zwischen älteren Samenknospen niemals solche gefunden wurden, die nur eine ganz degenerierte Mutterzelle aufweisen, dürfen wir schliessen, dass, obgleich die Synapsis anscheinend unregelmässig stattfindet, solche Mutterzellen doch die Tetradenteilung durchmachen.

Bisweilen gehen in einigen Mutterzellen bei den Reduktionsteilungen die Chromosomen nicht genau gleichzeitig nach den Polen (Taf. VII, Fig. 4 und Fig. 6., Taf. VII, Fig. 6). Es ist aber schwer zu entscheiden, ob hier bei der

Anfertigung der Präparate eine Verschiebung stattfand, oder ob es einer inneren Ursache zuzuschreiben ist. Eine bestimmte unregelmässige Verteilung des Chromatins, Extranuclei u. s. w. wurden niemals gefunden.

In vielen Samenknospen tritt die Sterilität erst beim Auswachsen der Tetrade definitiv zu Tage. Wie ich im vorigen Kapitel beschrieben habe (Seite 138), sind es gewöhnlich die drei unteren Tetradenzellen, welche degenerieren. In diesem Stadium zeigten nun viele Samenknospen auch ein zu Grunde Gehen der oberen Zelle. In Fig. 6 auf Taf. XVII sehen wir eine solche Tetrade abgebildet. Die zwei unteren Zellen sind schon vollständig degeneriert. Ihr Kern ist verschwunden, das Chromatin hat sich im Plasma zerstreut, welches sich nun sehr dunkel färbt. Die dritte Zelle zeigt zwar noch den Nucleolus des Kernes, aber geht doch zweifelsohne zu Grunde. Die obere Zelle führt noch einen deutlichen Kern, der aber mit Ausnahme eines ausserordentlich grossen Nucleolus kein Chromatin besitzt. Im Cytoplasma liegen zahlreiche kleine Vakuolen. Während bei einer normalen Tetrade die umgebenden Nucelluszellen schon zeigen, dass sie anfangen die drei unteren Zellen zu verdrängen, haben sich hier die unmittelbar an die Tetrade anschliessenden Nucelluszellen gerade ausgedehnt.

Solche Tetraden, deren vier Zellen degenerieren, sind in den mit Heidenhainschem Hämatoxylin gefärbten Präparaten leicht auf zu finden, indem sie einen schmalen, dunklen Streifen oberhalb der Chalaza bilden (Taf. XX, Fig. 4). Die dunkle Färbung entsteht dadurch, dass das Chromatin sich im Plasma zerstreut hat, bald wie eine homogene Masse, bald in unregelmässigen Körnchen (Taf. XVII, Fig. 7 und Fig. 8). Die vier Zellen werden durch das Auswachsen der umringenden Nucelluszellen allmählich zusammengedrückt, bis schliesslich nur ein

sehr schmaler Streifen übrig bleibt (Taf. XVII, Fig. 8). In Fig. 7 auf dieser Tafel scheint es, dass die Teilung der oberen Zelle nicht mehr ganz beendet ist, während in Fig. 8 gar keine Zellwände zwischen den Zellen gebildet zu sein scheinen.

In solchen Präparaten ist die Zahl der sterilen Samenknospen leicht zu ermitteln. Bei einer Untersuchung von 234 erwachsenen Samenknospen, zählte ich deren 111, welche einen normalen Embryosack aufwiesen und 123, welche nur einen schmalen dunklen Chromatinstreifen oberhalb der Chalaza führten. Also sind in diesen Fällen etwas mehr als 50 % der Samenanlagen steril.

Zu demselben Resultat gelangt man bei einer Zählung der Samen in reifenden Früchten. Ausserdem wurde untersucht, ob in diese sterilen Samenknospen noch Pollenschläuche eindringen. Es ergab sich, dass niemals in einer solchen Samenanlage ein Pollenschlauch gefunden wurde, während in fast allen fertilen Samenknospen desselben Präparates ein vordringender Schlauch gesehen werden konnte. Hieraus geht hervor, weil im übrigen gar kein Unterschied zwischen den sterilen und fertilen Samenknospen ersichtlich ist (Taf. XIX, Fig. 3 und 4), dass der normale, erwachsene Embryosack anziehend auf den Pollenschlauch wirkt. Vielleicht geschieht dieses durch Absonderung bestimmter Stoffe.

b. Die Sterilität der Pollenkörner.

Die Pollenkörner werden fast in derselben Weise steril, wie die Embryosäcke.

Wir haben schon gesehen, dass die Urmutterzelle sich in 2 bis 4 Mutterzellen teilt. Wenn diese letzteren auswachsen, geschieht es bisweilen, dass eine Mutterzelle zu

Grunde geht und verdrungen wird (Taf. XI, Fig. 4). Auch während der Synapsis degenerieren zuweilen einige Mutterzellen. Die obere Mutterzelle in Fig. 7a auf Taf. XV deute ich als eine degenerierende. Ihr Kern ist sehr klein und führt ausser einem Nucleolus, kein Chromatin (Fig. 7b). Neben dem Kern zeigt sich im Plasma eine etwas dunklere Stelle (Fig. 7c). Bisweilen sind in einem Loculus eine Anzahl von Mutterzellen abnormal gebaut; sie färben sich dunkler und sind umgeben durch eine Tapete, welche sich mit Heidenhainschem Hämatoxylin schwarz und mit Safranin hellroth färbt. Diese Erscheinung beschränkt sich auf bestimmte Stellen und wird wahrscheinlich durch besondere Umstände veranlasst. Es ist aber selbstverständlich, dass eine solche Degeneration von Mutterzellen auf den Procentsatz der sterilen Körner keinen Einfluss hat, denn diese Zellen entwickeln sich wahrscheinlich nicht weiter. Auch hier tritt erst nach der Reduktionsteilung die Sterilität deutlich hervor.

Bisweilen sieht man in einer Reduktionsspindel die Chromosomen sehr zerstreut liegen, aber doch kommen an jedem Pol immer sieben Chromosomen, während Gates für *Oenothera rubrinervis* angibt,¹⁾ dass zuweilen die Zahl der an den beiden Polen gelangten Chromosomen nicht dieselbe ist.

Wenn innerhalb der Mutterzellwand die Körner anfangen auszuwachsen, tritt bald hervor, dass sie sich nicht alle vier gleich gut entwickeln (Taf. XV, Fig. 2). Gewöhnlich sieht man, dass in zwei der vier Zellen das Plasma dichter und etwas dunkler gefärbt ist, während der Kern nicht scharf abgerundet, sondern etwas unregelmässig, mehr oder weniger eckig ist und nur sehr wenig Chromatin aufweist.

1) R. R. Gates. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. Bot. Gaz. 46. Juli 1908.

In anderen Mutterzellen färbt sich das Plasma einer oder zweier Zellen schon ganz dunkel, indem das Chromatin sich völlig zerstreut hat (Taf. XV, Fig. 3). In den anderen zwei Zellen ist der Kern genau rund und führt einen Nucleolus und kleine Chromatinstückchen. Durch ihre Lage sind von der Tetrade meistens nur drei Zellen sichtbar, von denen dann zwei normal sind und eine steril ist oder umgekehrt (Taf. XXI, Fig. 3).

Bei der weiteren Entwicklung tritt der Unterschied zwischen den fertilen und den sterilen Körnern noch mehr in den Vordergrund. Die Körner sind frei geworden und die Verdickung ihrer Ecken nimmt einen Anfang (Taf. XVI, Fig. 1). Die fertilen Körner führen einen deutlichen Kern, welcher den für die sexuellen Kerne der *Oenothera* gewöhnlichen Bau zeigt. Bisweilen liegen ausserhalb des Kernes an seiner Membran, kleine sich dunkelfärbende Körnchen. In den sterilen Körnern lässt sich in diesem Stadium kein Kern mehr nachweisen. Die Kernsubstanz ist im Plasma zerstreut. In noch älteren Stadien besitzen die sterilen Körner nur noch eine Wand, während ihr Inhalt allmählich verschwindet. Die Wand wird aber fast ganz normal ausgebildet und die Körner erhalten somit doch den für *Oenothera* typischen Bau. Sie sind nur etwas kleiner und, indem sie leer sind, viel durchsichtiger als die normalen Körner (Taf. XVI, Fig. 3). Bisweilen sind sie mehr oder weniger zusammengeschrumpft.

Aus einer Zählung der normalen und der tauben Körner geht hervor, dass es von beiden etwa gleich viele gibt. Dieses ist oft auch in einem Teil eines Loculus zu sehen, z. B. in den Figuren 1 und 2 auf Taf. XVI. In Fig. 3 ist ein Teil der Fig. 2 vergrössert dargestellt, in welchem drei normale, plasmaerfüllte und drei taube Körner getroffen sind.

Wir haben also gefunden, dass die *Oenothera Lamarckiana*

in Samenknospen und Pollenkörnern etwa zu 50 % steril ist, und dass diese Sterilität beim Auswachsen der Tetrade sichtbar wird.

c. Sterilität bei anderen *Onagraceae*.

Da auch in anderen Arten dieser Familie Sterilität auftritt, glaubte ich auch untersuchen zu müssen, wie weit die Erscheinung in dieser Familie verbreitet ist. Zu diesem Zwecke wurden in den Jahren 1906 und 1907 eine grosse Zahl von Arten dieser Familie kultiviert. Im Jahre 1906 wurden Samen aus verschiedenen botanischen Gärten erhalten, ausgesät, und etwa 150 der daraus entstandenen Pflanzen auf Sterilität untersucht. Da es sich bei diesem Studium leider zeigte, dass viele dieser Pflanzen unter falschen Namen erhalten worden waren und es vielleicht auch einige Formen hybrider Natur gab, benutzte ich im Jahre 1907 käufliche Samen von Haage und Schmidt in Erfurt und von Vilmorin-Andrieux et Cie in Paris. Von allen Arten wurden einige Antheren, so viel wie möglich mehreren Blüten verschiedener Exemplare entnommen, auf Sterilität untersucht. Die Körner lassen sich, da sie meistens durch Viscin-Fäden zusammenhängen, leicht aus den Thecae heraus nehmen. Indem man die Körner im unteren, im mittleren und im oberen Teil zählt, lässt sich der Procentsatz der sterilen Körner ziemlich genau bestimmen.

Ebenso wurden die Fruchtknoten dieser Pflanzen einige Tagen nach der Befruchtung untersucht. Es war aber sehr schwierig hierbei richtige Resultate zu erlangen, da bei der Beobachtung mit schwacher Vergrösserung sich nicht genau entscheiden lässt, ob eine Samenanlage steril oder nur unbefruchtet ist. Dieser Umstand macht es sogar oft unmöglich in den Fruchtknoten mit Bestimmtheit Sterilität nach zu weisen. Dazu wäre ein ausführ-

liches anatomisches Studium, wie ich es für die *Oenothera Lamarckiana* selbst unternahm, notwendig.

Obgleich diese Untersuchung also nicht so scharf durchgeführt werden konnte, wie ich es gerne wollte, glaube ich dennoch, dass wegen der grossen Zahl der untersuchten Arten, die Ergebnisse hinreichend genau sind. Sie lehren im allgemeinen die Sterilität in der Familie der Onagraceae kennen, zumal, da verschiedene Pflanzen, welche sowohl im Jahre 1906, wie im Jahre 1907 untersucht wurden, dabei gleiche Resultate lieferten und namentlich für die Arten derselben Gattung eine ziemlich grosse Übereinstimmung gefunden wurde.

Hier folgen nun die untersuchten Pflanzen. Die Gattungen sind so viel wie möglich nach dem Engler'schen System angeordnet. Die mit einem * bezeichneten Namen beruhen auf unsichere Bestimmung. Die Buchstaben H. S. oder V. A. hinter einem Namen, deuten an, dass die betreffenden Pflanzen beziehungsweise aus Samen von Haage und Schmidt oder von Vilmorin-Andrieux gezogen worden sind. St. P. = sterile Pollenkörner, st. S. = sterile Samenknospen. Mit dem + Zeichen wird angedeutet, dass eine Pflanze zwar Sterilität zeigt, dass sich der Prozentsatz aber nicht genau bestimmen liess.

Jussieueae.

Jussieuia: *repens*; *grandiflora*; *salicifolia*. Alle völlig fertil.

Epilobieae.

Zauschneria: *californica*. Ebenso völlig fertil.

Epilobium: *abyssinicum*; *adnatum*; *alpinum*; *alsinifolium*; *Billardierianum*; *boreale*; *chilense*; *collinum*; *coloratum*; *cupreum*; *Duricus*; *flacciolum*; *frigidum*; *haloragifolium*; *hypericifolium*; *grandiflorum*; *Lamii*; *lanceolatum*; *linnaeoides*; *lividum*; *longipes*; *molle*; *montanum*; *Novae Zeelandicae*; *obscurum*; *organifo-*

lium; *pedicillare*; *pedunculare*; *roseum*; *squamatum*.
Alle Arten sind ganz fertil, bisweilen aber sind einzelne ganze Pollentetraden steril.

Onagreae.

Boisduvalliinae.

Boisduvallia: *concinna*, *densiflora*. Keine Sterilität; bisweilen einige ganze Tetraden steril.

Clarkiinae.

Clarkia: *elegans*, st. P. 25%; *elegans v. fl. pl.*, st. P. wenige, st. S. 0; *elegans var. marginata*, st. P. einige, st. S. 0; *elegans v. fl. semipleno*, st. P. wenige, st. S. 0; *gaurioides*, st. P. einzelne, st. S. ?; *pulchella V. A.* und *H. S.*, st. P. 0, st. S. 0; *pulchella v. alba*, st. P. wenige, st. S. 0. Also wenige sterilen Pollenkörner und keine sterilen Samenknospen.

Eucharidium: *Breweri H. S.*, st. P. $\pm 30\%$, st. S. 0; *concinnum H. S.*, st. P. wenige, st. S. 0; *grandiflorum H. S.* und *V. A.*, st. P. wenige, st. S. 0. Wenige sterilen Pollenkörner und keine sterilen Samenknospen.

Godetia: *amoena*, st. P. sehr wenig, st. S. 0; *carminea aurea H. S.*, st. P. in einigen Antheren viel, in anderen wenig, st. S. 0; *Dunnettii*, st. P. $\pm 30\%$, st. S. 0; *gloriosa H. S.*, st. P. etwa 10%, st. S. 0; *grandiflora* st. P. wenige, st. S. 0; *grandiflora maculata H. S.*, st. P. wenige, st. S. wenige; *hybrida*, st. P. wenige, st. S. 0; *insignis*, st. P. wenige, st. S. 0; *lepida*, st. P. $\pm 40\%$, st. S. 0; *Lindleyana H. S.*, st. P. wenige, st. S. 0; *purpurea*, st. P. wenige, st. S. 0; *rubicunda H. S.*, st. P. sehr wenig, st. S. 0; *rubicunda splendens*, st. P. sehr wenig, st. S. 0; *Romanzowii*, st. P. wenige, st. S. 0; *rosamunde*, st. P. $\pm 10\%$, st. S. wenige; *tenuifolia*, st. P. 1 bis 2%, st. S. 0; *tenella*, st. P. $\pm 2\%$, st. S. 0; *viminea*, st. P. wenige, st. S. 0; *Whitneyi H. S.*, st. P. sehr wenig, st. S. 0; *Whitneyi*

atrosanguineum H. S., st. P. sehr wenig, st. S. 0;
Wildenowii, st. P. wenige, st. S. 0. Also wenige sterilen Pollenkörner und keine sterilen Samenknospen.

Oenotherinae.

Onagra: *Oenothera ammophila**, st. P. 50%, st. S. 50%; *biennis*, st. P. \pm 50%, st. S. +; *biennis grandiflora*, st. P. \pm 50%, st. S. \pm 30%; *biennis var. jap.*, st. P. 50%, st. S. ?; *caespitosa**, (*Pachylophis*?) st. P. \pm 50%, st. S. ?; *californica*, st. P. \pm 50%, st. S. ?; *crassipes*, st. P. \pm 60%, st. S. \pm 50%; *Dasycarpa*, st. P. ziemlich viel, st. S. ?; *decumbens v. fl. alba** (*Godetia*?), st. P. 0, st. S. 0; *elata*, st. P. viel, st. S. ?; *erythrosepala*, st. P. \pm 50%, st. S. ?; *jamesii*, st. P. \pm 60%, st. S. ?; *Johnsonii* H. S., st. P. \pm 55%, st. S. \pm 50%; *Nuttallii**, st. P. 50%, st. S. \pm 20%; *muricata*, st. P. \pm 55%, st. S. \pm 25%; *quadrivulnera** (*Godetia*?), st. P. 0, st. S. 0; *simsiana*, st. P. 50%, st. S. 50%; *spectabilis*, st. P. 40%, st. S. 30%; *triloba*, st. P. 50%, st. S. ?; *Whitneyi**, st. P. 50%, st. S. 50%; *viridescens**, st. P. wenige, st. S. viele.

Die meisten Arten haben also etwa 50% steriler Pollenkörner und 20% bis 50% steriler Samenknospen.

Euoenothera: *Oenothera alsinifolia*, st. P. \pm 50%, st. S. einzelne; *angulata*, st. P. 30%, st. S. 0 oder ?; *Berberiana*, H. S., st. P. 50%, st. S. 40% bis 50%; *bistorta** (*Sphaerostigma*?), st. P. \pm 10%, st. S. +; *campylocarpa* H. S., st. P. 50%, st. S. +; *cinnaberina*, st. P. 50%, st. S. +; *consolida*, st. P. 30%, st. S. viel; *dentata** (*Sphaerostigma*?), st. P. einzelne, st. S. ?; *Drummondii*, st. P. 50%, st. S. einzelne; *Drummondii nana* H. S., st. P. +, st. S. +; *Drummondii nana alba* H. S., st. P. +, st. S. ? oder 0; *linifolia*, st. P. wenig, st. S. ?; *micans*, st. P. 30%, st. S. 0; *mollis-*

sina, st. P. $\pm 40\%$, st. S. einzelne; *nervosa*, st. P. 50% , st. S. einzelne; *odorata* H. S., st. P. 50% , st. S. +; *propingua*, st. P. 30% , st. S. +; *prostrata* H. S., st. P., 30% , st. S. +; *rosea* H. S., st. P. 50% , st. S. 50% ; *rosea mexicana*, st. P. 50% , st. S. 50% ; *Selowii*, st. P. 50% , st. S. 30% ; *sinuata*, st. P. $\pm 55\%$, st. S. 50% ; *sinuata maxima* H. S., st. P. 50% , st. S. 50% ; *stricta*, st. P. 30% , st. S. ?; *suaevolens* V. A., st. P. 50% , st. S. 0; *villosa* H. S., st. P. $\pm 60\%$, st. S. +. Die meisten Arten zeigen etwa 40 bis 60% steriler Pollenkörner und 20 bis 50% steriler Samenknospen, einige Male keine sterilen Samenknospen.

Anogra: longiflora *, st. P. 50% , st. S. +; *serotina*, st. P. $\pm 60\%$, st. S. ?. Also etwa 50% steriler Pollenkörner und wahrscheinlich auch sterile Samenknospen.

Xylopleurinae.

Kneiffia epilobifolium, st. P. 30% , st. S. +; *fruticosa*, st. P. 50% , st. S. wenige; *ambigua*, st. P. 40% , st. S. wenige oder 0; *gracilis*, st. P. 50% , st. S. wenige; *imperialis*, st. P. 60% , st. S. +; *glauca* *, st. P. wenige, st. S. 0; *pumila*, st. P. $\pm 55\%$, st. S. 50% ; *pilgrimii*, st. P. 60% , st. S. 0. Die meisten Arten haben also bis 50% steriler Pollenkörner und wenige sterilen Samenknospen.

Xylopleurum: (Oenothera) speciosa, st. P. 40% , st. S. ?

Lavauxia: (Oenothera) rhizocarpa H. S., st. P. wenige, st. S. wenige; *triloba*, st. P. einzelne, st. S. sehr wenig; *tetraptera* V. A., H. S., st. P. $\pm 50\%$, st. S. 0; *tetraptera var. fl. rosea*, st. P. 0, st. S. 0; *taraxacifolia alba* H. S., st. P. $\pm 55\%$, st. S. $\pm 45\%$;

Gaureae.

Gaura: Lindheimeri, V. A., H. S., st. P. $\pm 40\%$, st. S. 0; *mollis*, st. P. $\pm 50\%$, st. S. ?; *mutabilis*, st. P. einige,

st. S. 0; *parviflora*, st. P. 0, st. S. 0; *tripetala*, st. P. wenige, st. S. 0. Einige Arten zeigen also sterile Pollenkörner, einige nicht; nie sterile Samenknospen.

Lopezieae.

Lopezia: *cordata*, *coronata*, *hirsuta*, *minima*, *racemosa*.

Alle fertil in ihren Pollenkörnern und Samenknospen.

Aus dieser Tabelle ergibt sich, dass die Gattungen *Jussieua*, *Zauschneria*, *Epilobium*, *Boisduvallia* und *Lopezia* völlig fertil sind. Nur sind von einigen Arten der Gattungen *Epilobium* und *Boisduvallia* bisweilen einzelne ganze Pollentetraden steril. Die Gattungen *Clarkia*, *Eucharidium*, *Godetia* und *Gaura* zeigen nur fertile Samenknospen und nur bis etwa 30% taube Pollenkörner, während in der Reihe der *Xylopleurinae* (*Kneiffia*, *Xylopleurum* und *Lavauxia*) einige sterile Samenknospen nebst 10—50% steriler Pollenkörner gefunden werden. In den Gattungen *Godetia* und *Eucharidium* sind die Kronantheren kleiner als die Kelchstaubgefäße und zeigen eine grössere Sterilität, (*Godetia*) oder sie sind ganz verschwunden (*Eucharidium*). In der Gattung *Oenothera* mit den drei Subgenera *Onagra*, *Euoenothera* und *Anogra* ist der Prozentsatz der Sterilität im Fruchtknoten und in den Antheren etwa fünfzig.

§ 12. Besprechung der Beobachtungen.

Das Studium der Litteratur, welche sich mit der Sterilität beschäftigt, lehrt, dass bis jetzt nur sehr wenige Pflanzen auf Sterilität geprüft worden sind und diese meistens nur beiläufig.

Indem diese Erscheinung am häufigsten bei Bastarden wahrgenommen wurde, beziehen sich die meisten Publikationen über diesen Gegenstand auf die Sterilität von Hybriden.

So wurde u. A. im Jahre 1900 der Pollen von *Syringa chinensis* (*Syringa vulgaris* × *Syringa persica*) von J u e l ¹⁾ untersucht, und im Jahre 1903 ausser dem Pollen auch die Samenknospen von Tischler ²⁾. Letzterer Autor untersuchte auch *Cytisus Adami* ³⁾, *Ribesbastarde* ⁴⁾, einen *Bryonia*- ⁵⁾, einen *Mirabilis*- und einen *Potentillabastard*. ²⁾

Über die Sterilität von reinen Arten liegen noch spärlichere Angaben vor. Nur für viele Culturpflanzen ist die Sterilität eine bekannte Erscheinung.

Wichura ⁶⁾ fand eine Weidenart, *Salix fragilis*, welche zwischen den fertilen auch sterile Pollenkörner aufwies. Auch sind Pflanzen bekannt geworden, bei denen weniger als die normalen vier Zellen aus einer Pollenmutterzelle hervorgehen und ebenso andere, die überzählige Pollenkörner besitzen (Siehe Wille ⁷⁾).

Noch weniger zahlreich sind cytologische Untersuchungen steriler Pflanzen.

Tischler hat bei seinen Untersuchungen auch die Eltern cytologisch untersucht. J u e l verdanken wir eine cytologische Arbeit über den männlichen Archespor von *Carex acuta*. Hier geht aus der Tetrade nur ein Pollenkorn hervor, während die drei anderen der Atrophie anheim fallen.

1) J u e l. Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 35, 1900.

2) Archiv für Zellforschung. 1. Band, 1. Heft 1908.

3) Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21. S. 82—89. 1903.

Strasburger. Hist. Beiträge zur Vererbungsfrage. Jahrb. f. w. Bot. Bd. XIII Heft 1. 1905.

4) Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. S. 545—578. 1906.

5) Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24. S. 83—96. 1906.

6) M a x W i c h u r a. Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich 1865.

7) W i l l e, N. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Christiania Vid. Selbst. Forhandl. No. 5. 1886.

Ausserdem tritt auch bei verschiedenen apogamen Pflanzen Sterilität auf, manchmal sowohl in den Samenknospen, wie in den Antheren. So fand Rosenberg ¹⁾, dass bei *Hieracium excellens* eine Zelle an der Basis des Nucellus allmählich die Embryosacktetrad verdrängt, während in den Antheren nach der Tetradenteilung eine Pollendegeneration auftritt. Demzufolge existieren hier im völlig entwickelten Zustande gar keine Pollenkörner mehr.

Aus dieser Übersicht geht somit hervor, dass Sterilität sowohl bei Bastarden wie bei normalen Pflanzen auftritt.

Doch lassen sich schwerlich bestimmte Schlussfolgerungen über das Auftreten der Sterilität aus dieser Literatur ableiten. Diese Erscheinung zeigt sich auf sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung. Bei *Cytisus Adami* wird schon die Embryosackmutterzelle vom Nucellusgewebe verdrängt. Nur ganz selten entwickelt sich hier ein Embryosack. Bei *Ribes Gordonianum* wird aber das Tetradenstadium erreicht, bevor die Sterilität eintritt.

Auch in Bezug auf den Procentsatz kann die Sterilität sehr verschieden sein. *Syringa persica* hat fast 100%, *Syringa vulgaris* 50% steriler Pollenkörner.

Oft zeigen auch die Pollenkörner und die Samenknospen einer Pflanze die Sterilität nicht in demselben Masse, weder bei Bastarden, noch bei reinen Arten. Während z. B. der Pollen von *Cytisus Adami* ganz normal ist, sind die Samenknospen ganz steril. Bei *Syringa persica* sind die Samenknospen und die Pollenkörner beide völlig steril, während bei *Syringa vulgaris* alle Samenknospen normal, aber von den Pollenkörnern bis 50% steril sind.

Verschieden sind auch die Erscheinungen durch welche die Sterilität sich offenbart, aber hier gehen die Auffassungen

1) Rosenberg. Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24. 1906.

der Untersucher nicht unwesentlich auseinander. Während z. B. Juel den Nachdruck auf die Unregelmässigkeiten in der Reduktionsteilung legt, betrachtet Tischler, der z. B. auch bei *Syringa* dergleichen Unregelmässigkeiten auffand, Plasmaarmut als das wichtigste Kennzeichen der Sterilität. Dass Schwierigkeiten bei der Reduktionsteilung existieren können, geht aus der Untersuchung des Bastards zwischen *Drosera rotundifolia* und *Drosera longifolia* von Rosenberg¹⁾ hervor.

Vergleichen wir nun die Art und Weise, in der sich die Sterilität bei *Oenothera Lamarckiana* äussert, mit ihrem Auftreten bei anderen Pflanzen.

Während bei vielen Pflanzen das Masz der Sterilität im Pollen und in den Samenknospen nicht gleich gross war, ist dieses bei unserer Pflanze wohl der Fall. Doch wird im Pollen und in den Samenknospen dieses Verhältniss in verschiedener Weise erreicht. Denn, während die Sterilität sich in der halben Zahl der Makrosporentetraden zeigt, äussert sie sich in jeder Mikrosporentetrade, und zwar so, dass von jeder, zwei Körner erhalten bleiben und zwei degenerieren. Die Degeneration der Pollenkörner von *Oenothera Lamarckiana* erinnert einigermassen an den Befund von Juel bei *Carex acuta*, bei der aber von jeder Tetrade drei Körner steril werden. Ob bei den von Tischler untersuchten Pflanzen ganze Tetraden steril werden oder auch von jeder Tetrade nur eins oder mehrere Körner, wird von ihm nicht angegeben. In seiner Publikation: „Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (1908)“ sind einige Tetraden gezeichnet, in denen ein oder mehrere Körner zu Grunde gehen, also nicht ganze Tetraden.

1) Rosenberg. Ueber die Tetradenteilung eines *Droserubastardes*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 22, 1904.

Im Bezug auf die Samenknospen sind noch weniger Anhaltspunkte zur Vergleichung da. Einige Übereinstimmung in der Weise, in welcher die Sterilität zu Stande kommt, besteht zwischen *Oenothera Lamarckiana* und dem von Tischler studierten völlig sterilen Bastard *Bryonia alba* \times *Bryonia dioica*, indem bei dieser Pflanze schliesslich auch die vierte Tetradenzelle, hier die untere, degeneriert.

Als Ursachen der Sterilität von Pflanzen, welche diese Eigenschaft zeigen, ohne dass in den Familiën, zu denen sie gehören, Sterilität als eine gewöhnliche Erscheinung constatiert worden ist, findet man gewöhnlich angegeben: eine Bastardnatur, Cultureinflüsse, Mangel an Nahrung und Raum.

Da wir aber in der Familie der *Onagraceae* die Sterilität als eine sehr allgemein verbreitete Eigenschaft kennen gelernt haben, müssen wir annehmen, dass sie bei der *Oenothera Lamarckiana* eine erbliche, in der Natur der Pflanze begründete Eigenschaft ist, welche, wie wir im folgenden näher begründen werden, nicht etwa einer der obengenannten Ursachen zugeschrieben werden kann.

Bateson glaubt wegen der Sterilität die *Oenothera Lamarckiana* als eine Hybride betrachten zu müssen.¹⁾ Offenbar sind aber die Thatsachen mit dieser Ansicht in Widerspruch.

Aus der Literatur, die sich mit der Cytologie der Hybriden beschäftigt, ergibt sich, dass die Sterilität sich oft nicht nur bei dem Bastarde, sondern auch bei einem der Eltern oder bei den beiden Eltern zeigt, wie bei *Syringa chinensis* und bei dem *Potentilla*-bastarde. Es findet also die Sterilität eines Bastardes nicht notwendig ihren Grund in der hybriden Natur, da sie bisweilen einfach von den

1) Siehe S. 95.

Eltern geerbt sein kann. Auch gibt es völlig fertile Bastarde, z. B. von *Petunia*, ja, so gar kommen Hybride vor, welche weniger steril sind als ihre Eltern, wie z. B. *Rubus acutus*, ein Bastard zwischen *Rubus acuminatus* ♀ × *Rubus caesius* ♂ ¹⁾. Dieser Bastard hat 100 %, *Rubus caesius* 90—100 % und die Mutter nur 50 % guter Pollenkörner.

Im allgemeinen lässt sich also schwerlich aus dem Auftreten von Sterilität in einer Pflanze ohne Weiteres auf ihre Bastardnatur schliessen.

Keinenfalls darf man *Oenothera Lamarckiana* ihrer Sterilität wegen eine Bastardnatur beimessen. Wir haben doch gesehen, dass unter den *Onagraceae* die partielle Sterilität sehr verbreitet ist, vor Allem in der Gattung *Oenothera*. Wäre *Oenothera Lamarckiana* ein Bastard, so müssten wohl alle die zahlreichen Arten dieser Gattung Bastarde sein und dieses würde auch Bateson wohl nicht behaupten wollen.

Deshalb sind Bateson's Einwände gegen die Mutationstheorie, — die *Oenothera Lamarckiana* sei eine Hybride und die Entstehung der Mutanten sei eine Hybridenspaltung, — so lange ohne Bedeutung, als es nicht gelingt, die von ihm vermuteten Eltern der *Oenothera Lamarckiana* nachzuweisen.

Sterilität wird auch oft den Einflüssen der Cultur zugeschrieben. Tischler sagt: „Es ist wohl kein Zweifel, dass bei sterilen Kulturpflanzen, die abnormen Lebensverhältnisse das Sexualsystem der Pflanzen zerrüttet haben.“ Dass in der Familie der *Onagraceae* die Sterilität nicht durch Cultureinflüsse bedingt wird, ist klar. Keine einzige Pflanze dieser Familie, auch nicht die *Oenothera Lamarckiana*, ist eine echte Kulturpflanze, d. h. eine Pflanze, die seit

1) Lidforss B., Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. Archiv f. Botanik. Bd. 4. No. 6. 1905.

längeren Zeiten cultiviert und durch die Cultur in merklichem Grade abgeändert worden ist.

Da die Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* schon eintritt, wenn von einem Mangel an Raum in den Fruchtknotenfächern und in den Pollensäcken noch gar nicht die Rede ist, so kann auch hierin nicht der Grund der Sterilität gefunden werden. Ausserdem würde sie sich, wenn dieses ihre Ursache wäre, wohl in anderer Weise äussern müssen. Es ist doch nicht denkbar, dass durch mangelnden Raum in den Samenknospen nur die Tetraden degenerieren, während die Samenanlagen selbst übrigens vollkommen normal auswachsen.

Ebenso wenig wahrscheinlich scheint es mir, dass die Sterilität der *Oenothera* durch eine mangelhafte Nahrung bedingt werde. Ich habe untersucht, ob vielleicht die sterilen Samenanlagen zahlreicher wären an denjenigen Stellen der Placenta, wo in den Scheidewänden der Frucht keine horizontalen Gefässbündel laufen (Siehe Seite 116). Offenbar müssen hier die Nahrungsstoffe, um die Ovula zu erreichen, einen wesentlich längeren Weg ablegen als sonst. Solches war aber nicht der Fall. Zwischen der Gefässbündelverästelung und der Verteilung der sterilen Samenknospen war keine Beziehung nachweisbar. Auch könnte man behaupten, dass die Nährstoffe nicht leicht den wachsenden Embryosack erreichen können, weil ja nur die obere Tetradenzelle sich entwickelt. Dieses würde aber für jede Samenanlage gelten und stellt somit keinen Unterschied zwischen den sterilen und den fertilen dar. Nahrungsmangel kann auch nicht die Sterilität der Pollenkörner bewirken, denn es ist nicht einzusehen, wie sich dann die Wände der sterilen Körner noch ganz gut ausbilden könnten. Anfangs sind auch die tauben Körner noch ganz dicht mit Plasma erfüllt.

Die partielle Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* ist

also offenbar keiner der obengenannten Ursachen zu zuschreiben.

Tischler bespricht in seiner schon mehrmals erwähnten Arbeit über die Sterilität, auf Anlass einer Publikation von Gates ¹⁾, die Sterilität der *Oenothera* in einem Abschnitt: „Über das Auftreten von Sterilität bei mutirenden Pflanzen.“ Er sagt unter mehr: „Nicht nur in dem Idioplasma der sterilen Bastarde müssen wir uns die innere Harmonie so gestört, die sterische Anordnung der Molecüle so von der normalen abweichend gelagert denken, dass der ganze Verlauf der Ontogenese, vor Allem die Bildung der Geschlechtsorgane, nicht mehr gelingen will, sondern in viel weitergehendem Masze kennen wir einer „„Revolutionierung““ der die Pflanze charakterisierenden Erbsubstanzen bei den Mutationen. So finden wir bei den *Oenothera*-Mutanten, dass durchgängig Störungen sich in der gleichen Richtung geltend machen, wie bei den sterilen Hybriden, ja dass z. B. *Oenothera lata* absolut steril geworden ist.“

Wie Tischler sich dieses Auftreten von Sterilität eigentlich denkt, geht aus seinen Angaben nicht hervor. In der Hauptsache führt er, um die Zulässigkeit seiner Hypothese zu beweisen, dass die Sterilität bei mutierenden Pflanzen als eine Folge der Mutabilität entstehe, Beispiele von sterilen Mutanten an, u. A. *Oenothera lata* und *Linaria vulgaris peloria*. Er fügt dann hinzu (Seite 137): „gerade bei Mutationen tritt leicht teilweise oder völlige Unfruchtbarkeit auf“ und (Seite 139): „Wir sehen wie sich bei manchen Pflanzen, sofort mit der Mutation, auch die Unfruchtbarkeit einstellt.“ Seite 67 nennt er aber als Beispiel von Sterilität eine mutierende Pflanze und zwar

1) R. R. Gates. Pollen development in hybrids of *Oenothera lata* \times *Oenothera lamarckiana* and its relation to mutation. Bot. Gaz. Vol. 43. 1907.

Potentilla Tabernaemontani, einen Typus, der wahrscheinlich aus einer grossen Zahl von distinkten Rassen aufgebaut ist. Nehmen wir auf Grund anderer analoger Fälle an, diese elementaren Arten hätten sich auf dem Wege der Mutation gebildet, so würden wir vor der Thatsache stehen, dass die stark mutierende *Potentilla Tabernaemontani* in ihren männlichen Geschlechtsprodukten häufig taub ist, die, so weit wir wissen, konstant bleibende *Potentilla rubens* dagegen fast nur gesunden Pollen hat.

Meiner Ansicht nach müssen aber, wie auch für das letztere Beispiel Tischler's gilt, die Störungen, welche die Mutabilität und, wie Tischler behauptet, auch die Sterilität veranlassen, schon in der mutierenden Pflanze existieren; sie treten nicht dann und wann vereinzelt in einigen Blüten auf, und rufen dort einen Mutanten hervor, sondern sie manifestieren sich, wie in der Mutations-theorie ¹⁾ hervorgehoben wird, in der ganzen Pflanze.

Seite 335 des ersten Bandes lesen wir: „Die latente Fähigkeit zu mutiren, und dabei ganz bestimmte, sich jedesmal wiederholende Mutationen hervorzubringen, ist somit bei der *Oenothera Lamarckiana* eine erbliche Eigenschaft.

. . . . Soweit die Beobachtung reicht, vererbt sich dieses Vermögen stets und auf alle Individuen Ebenso vererbt sich das Vermögen zu mutiren auf die neuen Arten.“

Und seite 336: „Die Merkmale der neuen Arten sind der Anlage nach in der Mutterart vorhanden, bleiben aber unsichtbar, bis sie durch bestimmte Ursachen zur activen Thätigkeit aufgerufen werden.“

Wir haben gesehen, dass auch bei anderen *Onagraceae* Sterilität auftritt. Wenn die Hypothese von Tischler richtig ist, so müssen in den Gattungen der *Onagraceae*,

1) de Vries. Die Mutationstheorie.

welche Sterilität aufweisen, die Pflanzen sich in einer Mutationsperiode (bezw. Prämutationsperiode) befinden.

Bis jetzt ist dieses aber bei keiner dieser Arten konstatiert worden.

Meiner Ansicht nach, muss man die Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* anders deuten.

Das Auftreten dieser Sterilität in den Pollenkörnern erinnert an die Sterilität von *Carex acuta*, bei der von jeder Pollentetrade drei Körner degenerieren. Aber auch denkt man dabei an das Entstehen des definitiven Embryosackes der *Phanerogamen*, wo ebenso immer von jeder Tetrade nur eine Zelle sich entwickelt.

Durch diese Überlegung rückt die Frage, was die Ursache der partiellen Sterilität bei der *Oenothera Lamarckiana* ist, ganz in den Hintergrund gegenüber dieser: Weshalb entwickelt sich bei den *Phanerogamen* nur eine der vier Makrosporen? Die Antwort auf diese letztere Frage kann bis jetzt nur sein: Bei der Entstehung der *Phanerogamen* haben von jeder Tetrade drei Zellen die Fähigkeit sich zu entwickeln, verloren. Bisweilen zeigen sie noch eine Neigung dazu und wachsen gleichzeitig mehrere Tetradenzellen aus, u. A. bei *Scilla*, *Dieffenbachia*, *Yucca gloriosa* u.s.w.¹⁾

Wir müssen annehmen, dass diese partielle Sterilität der *Phanerogamen*, da sie vollständig erblich ist, als eine Mutation entstanden ist. Müssen wir nun die partielle Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* auch nicht als eine Mutation betrachten? Selbstverständlich nehmen wir dabei an, dass diese Mutation schon bei sehr entfernten Vorfahren der *Oenothera Lamarckiana* stattgefunden hat und von diesen auf ihre Nachkommen vererbt wurde, da sie auch bei anderen *Onagraceae* auftritt. Dieses ist doch

1) Siehe Coulter and Chamberlain, *Morphology of Angiosperms* S. 84.

wahrscheinlicher, als dass in allen den zahlreichen Arten, welche Sterilität zeigen, diese Eigenschaft unabhängig von den anderen Arten aufgetreten wäre. Es fragt sich dann weiter, ob die Sterilität gleichzeitig in den Samenknospen und in den Pollenkörnern entstanden ist oder nicht, ob m. a. W. die Sterilität eine oder zwei Mutationen umfasst.

Im letzteren Fall können wir unter den *Onagraceae* Arten erwarten, welche nur Sterilität in ihren Pollenkörnern aufweisen, andere, bei denen sich die Sterilität bloss in den Samenknospen zeigt, und noch andere, welche sowohl taube Pollenkörner, wie sterile Samenanlagen besitzen. Wir haben nun gesehen, dass die Gattungen *Clarkia*, *Eucharidium*, *Godetia* und *Gaura* thatsächlich Beispiele des ersten Falles liefern, da sie nur in ihren Pollenkörnern Sterilität besitzen. Die *Xylopleurinae* und *Oenotherinae* zeigen die Sterilität in beiden Geschlechtern, während Beispiele von Arten, in welchen nur die Samenknospen Sterilität aufweisen, bis jetzt nicht gefunden wurden.

Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass die Sterilität der Pollenkörner und diejenige der Samenknospen durch zwei voneinander unabhängige Mutationen entstanden sind (wenn wir wenigstens annehmen dürfen, dass die Untersuchung der Samenknospen eine ausreichend genaue gewesen ist).

Der Umstand, dass die Sterilität in der *Oenothera Lamarckiana* beim Pollen und bei den Samenknospen in demselben Entwicklungsstadium der Mutterzelle sich offenbart, obgleich diese in der Entwicklung der Blütenknospe zu sehr verschiedenen Zeiten durchlaufen werden, ferner die Thatsache, dass der Procentsatz der sterilen Körner und derjenige der Samenanlagen derselbe, etwa 50 % ist, könnten als ein Argument für die Ansicht aufgefasst

werden, dass für die Entstehung dieser Sterilität nur eine Mutation erforderlich sei. Demgegenüber steht aber, dass, wie wir gesehen haben, die Sterilität des Pollens und diejenige der Samenanlagen nicht in gleicher Weise erreicht werden, denn diese Erscheinung äussert sich in jeder Pollentetrade, aber nur in der halben Zahl der Makrosporentetraden.

§ 13. Zusammenfassung.

a. Anatomische Untersuchung.

In den reifen Staubgefässen der *Oenothera Lamarckiana* findet man zwischen den normalen Pollenkörnern viele taube, und in reifen Früchten zwischen den gut entwickelten Samen eine grosse Anzahl vertrockneter untauglicher Samenanlagen. In beiden Fällen entsteht diese Sterilität nach der Reduktionsteilung und zerstört sie etwa die Hälfte der betreffenden Organe.

In der Embryosackmutterzelle findet die Reduktionsteilung, auch wenn sie später steril werden wird, in normaler Weise statt, aber in etwa 50 % der Samenanlagen degeneriert auch die obere Tetradenzelle. Dieses Degenerieren zeigt fast dieselben Erscheinungen, welche man gewöhnlich in den unteren Tetradenzellen beobachtet.

In den Pollenmutterzellen sind die Teilungen regelmässig, aber, nachdem die vier Tetradenzellen gebildet sind, wachsen deren gewöhnlich nur zwei völlig und die beiden anderen nur zum Teil aus. Aus den beiden letzteren entstehen Körner, deren Inhalt allmählich verschwindet, während die Wand fast normal ausgebildet ist.

Im unreifen Fruchtknoten sind die Samenknochen, welche zur Befruchtung untauglich sind, dadurch kenntlich, dass der Nucellus durchsichtiger ist und dass der Embryosack

fehlt. In solchen Samenknospen wurde niemals ein vordringender Pollenschlauch beobachtet, während solche in den normalen Samenknospen derselben Schnitte vielfach gefunden wurden. Wahrscheinlich sondert also nur der normale Embryosack Stoffe ab, welche auf die Pollenschläuche anziehend und ihre Richtung bestimmend wirken.

b. *Systematische Untersuchung.*

In der Familie der *Onagraceae* ist partielle Sterilität eine ziemlich allgemeine Erscheinung, welche hauptsächlich in der Unterfamilie der *Onagreae* auftritt, aber vielleicht auch im Pollen der *Gaureae* (Vergleiche die Tabelle auf S. 181).

Unter den *Onagreae* sind die *Boisduvallinae* wahrscheinlich ganz fertil, die *Clarkiinae* haben keine sterilen Samenknospen und nur wenige sterilen Pollenkörner.

Die *Xylopleurinae* haben nebst sterilen Pollenkörnern auch sterile Samenknospen.

Die *Oenotherinae* weisen in ihren Samenknospen und in ihren Pollenkörnern etwa 50% steriler Anlagen auf.

Die partielle Sterilität der *Oenothera Lamarckiana* ist also keineswegs eine vereinzelt darstehende Erscheinung, sondern muss mit derjenigen der anderen *Oenotherinae* in Zusammenhang betrachtet werden.

Offenbar hat unsere Pflanze sie von sehr entfernten Vorfahren, vielleicht von denen der ganzen Unterfamilie oder von noch früheren Representanten der Familie geerbt. Als eine Folge einer hypothetischen Bastardnatur oder von Einflüssen der Lebenslage oder der Cultur, kann sie keinesfalls aufgefasst werden. Zu der speciellen Mutationsperiode der *Oenothera Lamarckiana* steht sie in keiner nachweislichen Beziehung.

V. KAPITEL.

Die cytologische Entwicklung in Beziehung zur Blütenentwicklung.

§ 14. Ermittlung des Alterszustandes der Blütenknospen behufs weiterer experimentellen und cytologischen Untersuchungen.

Es erübrigt noch die Bedeutung anzugeben, welche meiner Ansicht nach, diese Arbeit hoffentlich für experimentelle und für weitere cytologische Forschungen haben kann.

Um eine cytologische Grundlage für experimentelle Untersuchungen mit *Oenothera Lamarckiana* zu gewinnen, habe ich auch die Blütenentwicklung studiert, damit ich die cytologischen Zustände auf äusserlich sichtbare Phasen beziehen könnte. Hier will ich deshalb angeben in welcher Weise und in wie weit dieses Ziel erreicht worden ist.

Um die verschiedenen cytologischen Zustände aufzufinden, habe ich sowohl Längs- wie Querschnitte von Blütenknospen verschiedenen Alters angefertigt. Für jedes cytologische Stadium, welches in diesen Präparaten auftrat, bestimmte ich die Masse der Blütenteile, so weit wie möglich. Indem ich dazu Präparate verschiedener Knospen benutzte, wurden mittlere Zahlen erhalten. Ebenso wurden beim Studium der Blütenentwicklung alle Blütenteile genau gemessen, dadurch wurde es durch Combinierung der Ergebnisse dieser beiden Messungen möglich, ziemlich genau anzugeben, wie sich eine Knospe während eines bestimmten cytologischen Stadiums äusserlich ausnimmt. So masz ich z. B. die Diagonale verschiedener Querschnitte von Frucht-

knoten in deren Samenknospen die Synapsis auftrat. Ausserdem wurden von diesen Querschnitten die Länge und die Breite (in den meisten Fällen sind diese gleich gross), sowie die Grösse der Fächer gemessen. Von verschiedenen Blütenknospen waren ferner ausser der Länge der ganzen Knospe und derjenigen des Fruchtknotens auch Dicke und Breite des Fruchtknotens gemessen.

Aus diesen Angaben liess sich dann die Grösse der Knospen berechnen, in welchen die Synapsis auftritt.

Nachdem in dieser Weise die verschiedenen mittleren Masze bestimmt waren, wurden von einer Blütenähre, welche alle Blütenentwicklungszustände bis zu solchen Blüten, welche sich bald öffnen werden, besasz, alle Knospen, die mit dem unbewaffneten Auge sichtbar waren (45 an der Zahl) gemessen.

Darauf wurden die Ergebnisse in einer Tabelle angeordnet, indem die kleinste Blütenknospe mit der Ziffer 1 angedeutet wurde, u. s. w. In dieser Tabelle konnte ich jetzt neben bestimmten Knospen die sich in diesen befindlichen cytologischen Zustände angeben. Ausserdem habe ich diese Ähre in den beiden Figuren von Taf. XXII abgebildet. In der oberen Figur sind die 29 kleinsten Knospen gezeichnet, und zwar in einer $\frac{3}{8}$ Spirale, wie sie in Oberansicht der Ähre erscheinen. In der unteren Figur sehen wir eine Abbildung der Ähre selbst. Die Knospen wurden aus ihren normalen Richtungen abgelenkt, in eine Ebene gebracht und in dieser Lage gezeichnet. Somit gibt die Tabelle mit Hülfe dieser Tafel eine ziemlich vollständige Übersicht über die ganze Entwicklung der Knospen mit den sich in ihnen befindlichen cytologischen Zuständen.

Bestimmt wurden, wie aus der Tabelle hervorgeht, die Gesamtlänge jeder Knospe, die Länge der Kelchröhre, diejenige des Fruchtknotens, die des ganzen Staubfadens (d. h. der Abstand zwischen der Basis des Filamentes

und der Spitze des Staubbeutels) und die Länge des Staubbeutels. In einigen Knospen masz ich auch die Länge der Kronenblätter und immer wurde die Grösse der Pollenkörner bestimmt. Die in der letzteren Spalte stehenden Buchstaben sind die in der Figur benutzten Abkürzungen für die Namen der in den betreffenden Knospen vorgefundenen Zustände.

Alle diese Messungen sind an Alcoholmaterial vorgenommen worden.

§ 15. Eingehende Betrachtung der verschiedenen Alterszustände.

(Siehe Tafel XXII und die Tabelle).

Fassen wir zuerst die Wachstumserscheinungen der Knospen selbst ins Auge. Die Gesamtlänge der Knospe nimmt allmählich zu. Die jüngsten gemessenen Knospen waren 1 mm lang, (N^o. 1.) während die erwachsene Blüte etwa 90 mm misst. (N^o. 45.) Erst, wenn die ganze Knospe 18 mm lang ist (N^o. 27.) sind die Kelchröhre und der Fruchtknoten deutlich voneinander zu unterscheiden. Die Kelchröhre ist dann 1, der Fruchtknoten 2 mm lang. Anfangs wächst die Kelchröhre nur langsam (N^o. 27 bis 35), später aber zeigt sie ein sehr rasches Wachstum. Die Länge des Fruchtknotens nimmt in den älteren Knospen allmählich von 1 mm bis 10 mm zu.

Zu Anfang sind die Kronenblätter kürzer als die Staubfäden (N^o. 31). Erst nachdem die Staubblätter fast völlig erwachsen sind, tritt ein sehr rasches Wachstum der Krone ein, bis diese schliesslich die Antheren um etwa 12 mm überragt.

Die Wachstumserscheinungen des Staubfadens nehmen viel früher einen Anfang als diejenigen des Fruchtknotens.

Wenn die ganze Knospe etwa 3 mm lang ist, misst der Antherenhöcker 0,5 mm (N^o. 7).

Dann fängt die Differenzierung des Höckers in Staubbeutel und Filament an. In den jüngsten Knospen (N^o. 20 bis 31) sehen wir nun immer, dass der erstere etwas länger ist als das ganze Staubgefäss, und etwas unterhalb der Insertionsstelle des Filamentes hinabreicht. Dann fängt das Filament an schneller zu wachsen als der Staubbeutel und sind erst in einigen Knospen die Längen etwa dieselben (N^o. 33-35), während später der Staubbeutel nur noch um 1 mm in die Länge wächst, und das Filament noch eine Verlängerung von 11 mm erhält.

Wenn die Pollenkörner sich voneinander lösen, ist ihre Grösse etwa 25 μ . Sie wachsen erst sehr schnell und dann immer langsamer bis sie etwa 100 μ gross sind.

Sehen wir nun erst zu, in welchen Blüten die cytologische Entwicklung des Pollens stattfindet.

In Knospen von 11 bis 12 mm Länge sind die Staubbeutel etwa 3 mm lang. Dann sind in den Pollensäcken die Reihen von Mutterzellen ausgebildet (Taf. XXII, N^o. 21, P. M.).

Die Synapsis findet statt, wenn der Staubbeutel etwa 4 mm lang ist, in Knospen von gut 12 mm (N^o. 22, P. S.).

Während der Reduktionsteilung sind diese Masze beziehungsweise 5 mm und 14 mm (N^o. 24, P. R.), und während der Tetrade 5 à 6 mm und 17 mm (N^o. 26, P. T.). Die Körner lösen sich in Knospen von 18 mm Länge, wenn der Staubbeutel eine Länge von 7 mm erreicht hat (N^o. 27, P.k.). Nun folgt in gleichem Schritt mit dem Wachstum des Staubbeutels die Vergrösserung der Pollenkörner, bis beide schon in Knospen von 59 mm ihr grösstes Masz erreicht haben (N^o. 39, P.e.). Das Vakuolenstadium findet man in Pollenkörnern von 55 μ (N^o. 29, P. V.), nachdem sie sehr rasch von 25 μ bis 50 μ

herangewachsen sind und ihre typische Form erhalten haben (N^o. 28, P. F.).

In Bezug auf die Samenknospen sehen wir in der Tabelle folgendes:

Die Placentae entstehen in Knospen von 8 mm Länge, während sich in Knospen von 12 mm die Samenanlagen zeigen (N^o. 21, Sa.). Die Mutterzellen finden wir aber erst in Ovula aus Knospen von 30 mm (N^o. 31, Em.). Die Synapsis der Embryosackmutterzellen findet statt, wenn die Knospe etwa 37 mm misst und die Länge des Staubbeutels gleich derjenigen des ganzen Staubblattes (beide 15 mm) ist (N^o. 34, E. S.). In Knospen von etwa 50 mm treffen wir die Reduktionsteilung an (N^o. 37, E. R.) und um ebengebildete Tetraden zu finden, müssen wir Knospen von etwa 55 mm nehmen (N^o. 38, E. T.). Ältere Tetraden, von denen die obere Zelle auswächst, und die drei unteren in Degeneration begriffen sind, befinden sich in Knospen von 60 à 70 mm, in denen die Staubbeutel schon erwachsen sind (N^o. 41, E.). Während die Teilung im Embryosack in Knospen von etwa 75 mm gefunden werden kann (N^o. 42, T. E.), führen längere Knospen schon erwachsene Embryosäcke (N^o. 44, Ee.).

Selbstverständlich sind die hier angegebenen Masze nur annähernd richtig, denn die Längen der Blütenteile verschiedener Individuen können etwas variieren. Wie schon hervorgehoben wurde, sind es mittlere Zahlen. Jeder cytologische Zustand dauert selbstverständlich während einiger aufeinanderfolgenden Knospengrößen. Dadurch gelingt es leicht mittlere Zahlen zu bestimmen.

Um einen Einblick in die Brauchbarkeit und Zuverlässigkeit dieser Tabelle zu geben, erwähne ich den folgenden Umstand. Wie bereits erwähnt, gelang es mir anfangs nicht, die Teilungen im Embryosack aufzufinden. Als aber durch obige Messungen bekannt worden war, dass

ältere Tetraden in Knospen von 60 bis 70 mm auftreten, während in Knospen von 80 bis 90 mm der Embryosack erwachsen ist, durfte ich folgern, dass diese Teilungen in Knospen von 70 bis 80 mm zu finden sein müssten. Wirklich gelang es mir in den Fruchtknoten solcher Knospen einige Male die Teilungen zu finden (siehe Seite 140).

Um diese Tabelle für experimentelle Zwecke benutzen zu können, ist es auch nicht notwendig, dass die Zahlen mehr als annähernd richtig sind. Wenn man, wie ich es in der Einleitung angab, untersuchen will, ob es möglich ist in der Weise auf eine Pflanze derart einzuwirken, dass die Zahl der Mutationen abgeändert wird, dann sind es hauptsächlich zwei Entwicklungszustände, welche für eine solche Einwirkung in Betracht kommen, z. w. die letzte Zeit vor der Synapsis der Pollenmutterzellen und die letzte Zeit vor derjenigen der Embryosackmutterzellen.

Ein grosser Vorteil ist es nun, dass diese zwei Zustände bei der *Oenothera Lamarckiana* sehr weit auseinander liegen. Wenn in den Pollenmutterzellen die Synapsis und die Reduktionsteilung stattfinden, werden die Samenknospen nur eben angelegt, während die Pollenkörner fast ganz erwachsen sind, wenn die Embryosackmutterzellen in die Synapsis und die Reduktionsteilung eintreten, (siehe die Tabelle und die Figuren auf Taf. XXII).

Beide Zustände sind äusserlich leicht kenntlich. Die Synapsis des Pollens findet statt, wenn die Knospen 12 bis 13 mm lang sind und der Staubbeutel, so wie der ganze Staubfaden 4 mm misst. (N^o. 22 und 23). Im Fruchtknoten hat dann die Differenzierung der Samenknospen angefangen. Mit einer starken Loupe sieht man dann die Placenta als einen fein ausgeschweiften Rand. Eine Einwirkung muss also vielleicht stattfinden in etwas jüngeren Knospen, z. B. von 11 bis 12 mm Länge (N^o. 19 bis 21), deren Staubfäden 3 mm lang sind. Äusserlich sind

diese Knospen auch daran kenntlich, dass hier die Kelchzipfel bereits erwachsen sind, d.h. eine Länge von 6 mm erreicht haben.

Um auf die Samenanlagen vor der Synapsis einzuwirken, wähle man Knospen von etwa 33 mm Länge, wie die der Nummern 32 und 33. Auch diese sind äusserlich leicht kenntlich, denn ihre Kelchröhre und ihr Fruchtknoten sind etwa gleich lang (beide 5,5 bis 6 mm.), und ihre Staubbeutel haben dieselbe Länge, wie die ganzen Staubfäden, etwa 15 mm.

Die *Oenothera Lamarckiana* eignet sich also für derartige Experimente sehr.

VI. KAPITEL.

Schluss.

§ 16. Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Zweck dieser Untersuchung war:

- 1°. einen Beitrag zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana* zu liefern.
- 2°. Eine cytologische Grundlage für experimentelle Untersuchungen mit dieser Pflanze zu gewinnen.

Diesen Zweck hoffe ich durch die Ergebnisse der im dritten, vierten und fünften Kapitel behandelten Thatsachen erreicht zu haben.

Am Schluss des dritten und vierten Kapitels habe ich eine Übersicht der erhaltenen Resultate gegeben (S. 156 und S. 196) und kann somit darauf hinweisen. Die Ergebnisse des fünften Kapitels sind in § 15 dargestellt und niedergelegt in der Tabelle und der Tafel XXII.

Nur möchte ich noch einmal die Punkte hervorheben, in welchen *Oenothera Lamarckiana* in cytologischer Hinsicht von anderen Pflanzen abweicht.

- 1°. Während der Synapsis beobachtet man kein Zusammen-treten zweier Fäden; aus dem Synapsisknäuel treten die Chromosomen in der vegetativen Zahl hervor, und später nach der Auflösung der Kernmembran paaren sie sich; diese bivalenten Chromosomen gehen in die Bildung der Kernplatte ein.
- 2°. In den meisten Pflanzen wird die untere Zelle der aus der Mutterzelle entstandenen Tetrade zum Em-

bryosack. Bei *Oenothera Lamarckiana* ist es immer die obere Enkelzelle, welche zur Ausbildung gelangt.

3°. Im Laufe der Entwicklung des Embryosackes findet bekanntlich in fast allen Pflanzen eine dreimal wiederholte Teilung statt, durch welche acht Kerne entstehen. In der *Oenothera Lamarckiana* aber ist die erste Teilung im Embryosack ausgefallen, und es entstehen somit gar keine Antipoden und kein unterer Polkern. Nicht einmal eine Antipodeninitialzelle, welche gleich nach dem Entstehen verschwindet, sieht man, wie solches bei *Helosis* und *Mourera* der Fall ist.

Nachdem der Kern sich geteilt hat, entstehen zwei Kerne am oberen Pole des Embryosackes. Diese zwei Kerne bilden dann zwei Spindeln senkrecht aufeinander, im oberen Teile des genannten Sackes, während am Chalaza-ende weder Kern noch Kernreste zu beobachten sind.

Bei jenem Teilungsschritt entstehen die zwei Synergiden aus dem einen Kerne, die Eizelle und der Polkern aus dem anderen.

4°. Bei der *Oenothera Lamarckiana* wird das Endosperm aus einem einzigen befruchteten Polkerne gebildet. Später jedoch verschwindet dieses Endosperm wieder.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
EINLEITUNG.	
93—97	
I. KAPITEL.	
Material und Methode.	
§ 1. Das Anfertigen der Präparate	98—103
§ 2. Die Untersuchung der Präparate	103—105
II. KAPITEL.	
Die Blütenentwicklung.	
§ 3. Besprechung der Literatur	106—108
§ 4. Ontogenie der Blüte	108—115
§ 5. Der Gefässbündelverlauf	115—117
§ 6. Anatomie	117—125
<i>a.</i> die Anatomie des Staubblattes	118—119
<i>b.</i> die Anatomie des Fruchtknotens und der Frucht	119—121
<i>c.</i> die Anatomie der Samenknospe	121—125
§ 7. Résumé	125—126
III. KAPITEL.	
Die cytologische Entwicklung.	
§ 8. Eigene Untersuchungen	127—156
<i>a.</i> Untersuchung der Samenanlage.	128—145
Archesporzelle	S. 128
Mutterzelle	" 128
Synapsis.	" 129
Reduktionsteilung	" 133
Tetrade	" 137
Embryosack	" 139
Befruchtung	" 142
Unregelmässigkeiten	" 144

	Seite
b. Untersuchung der Staubfäden	145—153
Archespor	S. 145
Urmutterzelle.	„ 145
Mutterzelle.	„ 146
Synapsis	„ 147
Reduktionsteilung	„ 149
Tetrade	„ 151
Das Auswachsen der Körner.	„ 151
Generative und vegetative Kerne	„ 152
Tapete	„ 152
Unregelmässigkeiten	„ 153
c. Die Deutung der Synapsisbilder	153—156
§ 9. Zusammenfassung der Ergebnisse	156—161
§ 10. Besprechung der Resultate	161—173

IV. KAPITEL.

Die Partielle Sterilität.

§ 11. Eigene Untersuchungen	174—185
a. die Sterilität der Samenknospen	175—177
b. die Sterilität der Pollenkörner	177—180
c. Sterilität bei anderen Onagraceae	180—185
§ 12. Besprechung der Beobachtungen	185—196
§ 13. Zusammenfassung	196—197
a. Anatomische Untersuchung	196—197
b. Systematische Untersuchung.	197

V. KAPITEL.

Die cytologische Entwicklung in Beziehung zur Blütenentwicklung.

§ 14. Ermittlung des Alterszustandes der Blütenknospen behufs weiterer experimentellen und cytologischen Untersuchungen	198—200
§ 15. Eingehende Betrachtung der verschiedenen Alterszustände.	200—204

VI. KAPITEL.

Schluss.

§ 16. Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	205—206
Erklärung der Figuren der Tafeln V bis XXII	209

ERKLÄRUNG DER FIGUREN DER TAFELN V BIS XXII.

Sämtliche Figuren, ausgenommen die der Tafel XXII, wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates von Reichert gezeichnet. Alle Zeichnungen sind photographisch reproduziert, denn die Tafeln V und XVIII bis XXII sind Zincographien, während die Tafeln VI bis XVII Heliotypien sind.

Die Figuren sind also naturgetreu geblieben und sind dieses um so mehr, weil auch die Einzelheiten (Chromosomen, Spindeln, Plasmaanhäufungen u. s. w.) mittelst des Prisma's gezeichnet worden waren. Es wurden verschiedene Linsencombinationen benutzt. Bei jeder Figur findet man die Vergrößerung angegeben.

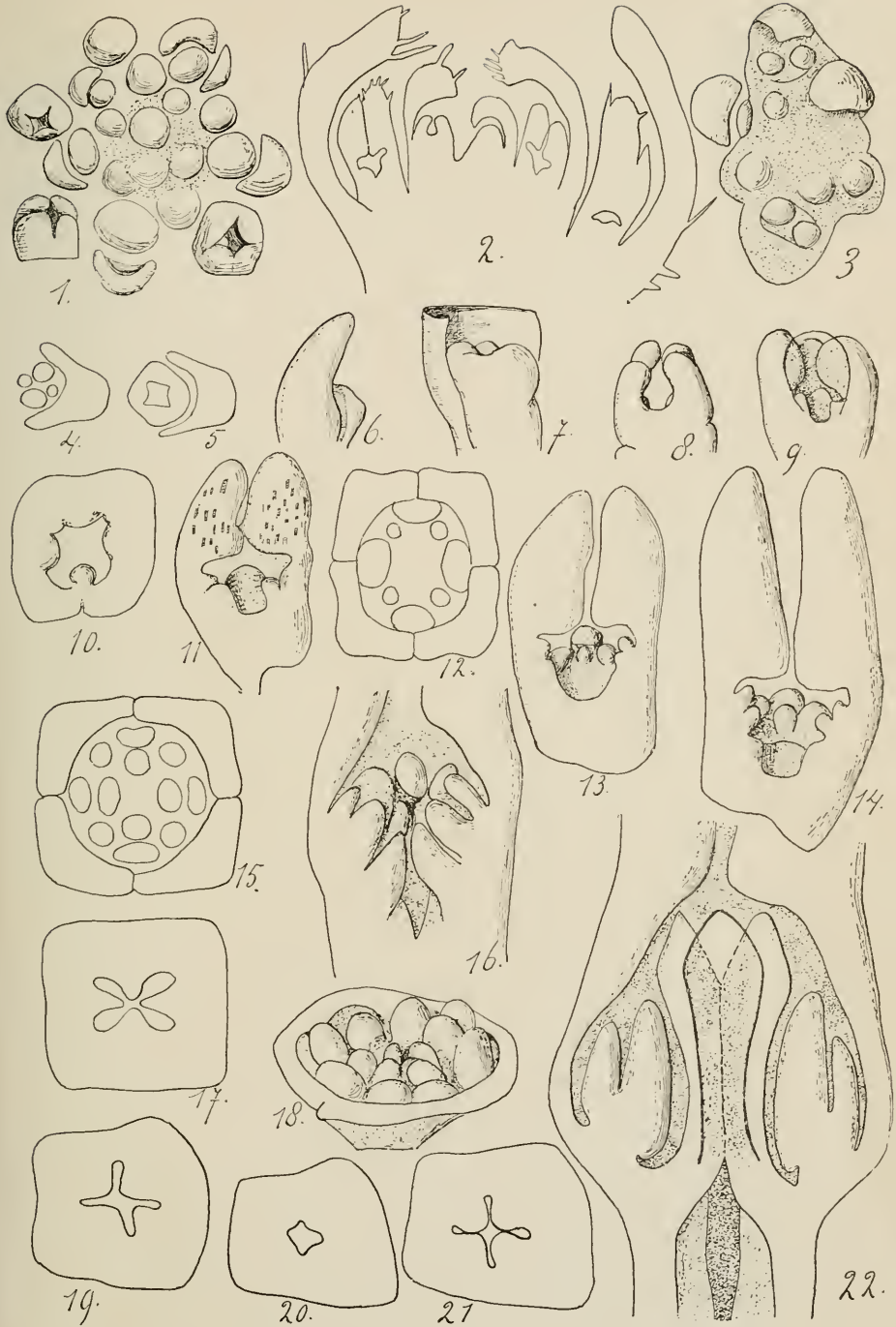
Von den cytologischen Zuständen wurden immer die Kerne im Ganzen gezeichnet, d. h. was bei verschiedener Einstellung zu sehen war, wurde in einer Zeichnung vereinigt, aber es wurde mit verschiedenem Farbenton angegeben. Dasjenige, was bei höherer Einstellung zu beobachten war, wurde dunkel gezeichnet, und das, was eine tiefe Lage hatte, erhielt einen helleren Ton.

TAFEL V.

Die Fig. 1—5 sind 35 mal, die Fig. 6—22 sind 50 mal vergrössert.

- Fig. 1. Die Spitze des Vegetationspunktes einer Blütenähre, von oben gesehen.
- „ 2. Längsschnitt des Vegetationspunktes, etwas zur Seite der Achse.
- „ 3. Die Spitze des Vegetationspunktes einer Seitenachse, von oben gesehen. In den Anlagen dieser Blüten sind die beiden lateralen Kelchblätter angelegt; die medianen entstehen erst später.
- „ 4. Querschnitt einer jungen Blütenknospe samt ihrer Bractee. Die beiden lateralen Kelchblätter sind grösser als die medianen.
- „ 5. Querschnitt derselben Knospe, aber etwas tiefer, auf der Höhe der Insertionsstelle der Blütenkreise getroffen.
- „ 6. Erste Anlage einer Blüte in der Achsel ihrer Bractee.
- „ 7. Eine etwas ältere Blütenknospe, in welcher die vier Kelchblätter sich erheben.
- „ 8. Die Kelchhöcker wachsen in die Höhe; die Anlagen der Kronblätter erscheinen.
- „ 9. Eine etwas ältere Knospe als Fig. 8. Die Kronhöcker werden schon grösser.
- „ 10. Querschnitt einer Blüte in demselben Alter wie in Fig. 9, welche etwas schief getroffen ist. Alternation des Kelches und der Krone.
- „ 11. Blütenknospe mit Anlagen der Kronblätter und der Kelchantheren. Die oberen cylinderförmigen Teile der Kelchblätter bilden ein Dach über den anderen Blüten teilen. Raphidenbündel in den Kelchblättern. Das Centrum des Vegetationspunktes hat sein Wachstum eingestellt, demzufolge hat sich in der Achse eine Höhlung entwickelt, welche den Anfang der Fruchtknotenhöhle darstellt.
- „ 12. Querschnitt einer Blütenknospe auf dem Stadium von Fig. 11.
- „ 13. Aus der Innenseite des Kronhöckers differenziert sich, wie im Hintergrund und an der rechten Seite zu sehen ist, die Kronanthere.

- Fig. 14. Der Rand des Fruchtblattes bildet einen Ringwulst, und die Höhle in der Achse fällt deutlicher auf. Auch sind die Anlagen der Narbenlappen vor den Kronblättern zu sehen (an der rechten und linken Seite).
- „ 15. Querschnitt einer Blütenknospe in demselben Alter wie Fig. 14.
- „ 16. Die Narbenlappen, welche den Kronblättern gegenüber stehen, wie zur linken und rechten Seite der Figur deutlich zu sehen ist, wachsen in die Höhe, während die parietalen Leisten in die Fruchtknotenöhle hinein wachsen.
- „ 17. Querschnitt einer Blütenknospe in der Höhe des Fruchtblattbogens. Die vier Hügel, welche die Narbenlappen bilden, sind an ihrer Basis getroffen. Sie stimmen in ihrer Stellung mit den Kronblättern überein.
- „ 18. Eine Blütenknospe, wie in Fig. 16 von oben gesehen, nach Entfernung der Kelchblätter; rechts hinten ist deutlich zu sehen, dass das Kronblatt, die Kronanthere und der Narbenlappen in einer Linie liegen. Sie sind somit einander superponirt.
- „ 19. Querschnitt eines jungen Fruchtknotens, in welchem die parietalen mit den Narbenlappen alternierenden Leisten, (vergl. Fig. 17) hinein wachsen. Die Leisten haben im Querschnitt einen etwa dreieckigen Umriss.
- „ 20. Querschnitt eines sehr jungen Fruchtknotens mit den ersten Anlagen der Leisten.
- „ 21. Querschnitt eines Fruchtknotens, in welchem sich die Leisten nähern und die vier Fächer bilden.
- „ 22. Längsschnitt einer Blütenknospe, in welcher alle Teile angelegt sind. Die Narbenlappen, welche im Anfang am stärksten wachsen, erheben sich über den Antheren. Diese sind bereits länger als die Kronblätter. Die Leisten im Fruchtknoten haben sich oben noch nicht im Centrum verbunden, etwas tiefer sind sie einander mehr genähert.



TAFEL VI.

(Ausser Fig. 1 sind sämtliche Figuren 3000 mal vergrössert.)

- Fig. 1. Nucellus einer jungen Samenanlage, deren Integumente noch nicht geschlossen sind, im Längsschnitt. Die Integumente sind nicht dargestellt. Die untere Zelle der centralen Reihe hat sich zur Mutterzelle ausgebildet. Ihr Kern zeigt zwei Nucleoli und wenig Chromatin. Vergr. 1500 mal.
- „ 2. Kern einer Embryosackmutterzelle mit Kerngerüst. Chromatinkörnchen auf einem dünnen Faden. Der Kern führt drei Nucleoli. Procsynapsis.
- „ 3—5. Frühe Synapsisstadien. Knäuel eines dünnen Fadens. In Fig. 3 und 4 Anheftungen des Fadens an die Kernmembran.
- „ 6. Vollständige Zusammenziehung der Chromatinmasse.
- „ 7 und 8. Auflockerung des Knäuels. Der Faden deutlich dicker als in den Fig. 3—5.
- „ 9. Aus einer dichten Masse treten einige Schlingen eines sehr dicken Fadens hervor.
- „ 10. In der dichten Masse sind bei verschiedener Einstellung gesonderte Teile sichtbar.
- „ 11. Der Faden hat sich in Chromatinstücke zerlegt. Etwa 9 Chromatinstücke sichtbar; zwei durch eine Substanzbrücke verbunden.
- Im folgenden Schnitt (Fig. 11') liegen noch einige Stücke als dichte Masse.
- „ 12. Ähnliches Stadium wie Fig. 11. Die meisten Chromatinstücke dicht bei einander, die zwei entfernteren durch eine Substanzbrücke zusammenhängend.



M. Geerts del.

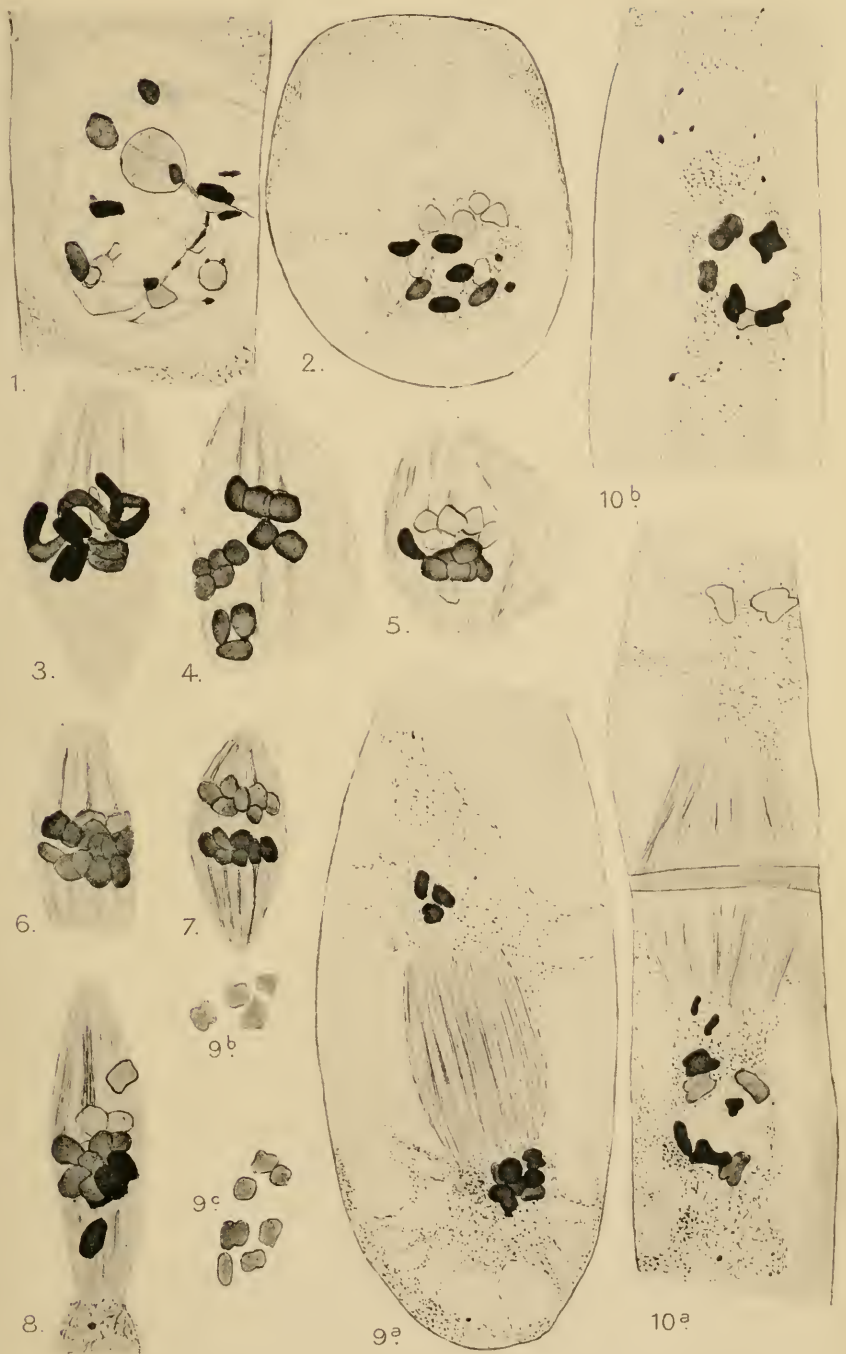
Helogr. VAN LEER, Amsterdam.

OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL VII.

Sämtliche Figuren sind 3000 mal vergrössert.

- Fig. 1. Postsynaptisches Stadium. Die vegetative Anzahl der Chromosomen ist hervorgetreten; (Seite 132).
- „ 2. Schief getroffene Mutterzelle; die Kernmembran ist verschwunden, das Plasma ist in die Kernhöhle vorgedrungen 12 Chromosomen sichtbar.
- „ 3. Spindel der heterotypischen Teilung. Die Chromosomen paarweise angeordnet in der Aequatorialplatte. Angreifen der Zugfasern.
- „ 4. Kernplatte, aus welcher durch das Messer einige Chromosomen herausgeschoben sind, wodurch ihre paarweise Anordnung besser hervortritt (Seite 134).
- „ 5 und 6. Beginn des Auseinanderweichens der Chromosomen. Fig. 5 zeigt eine undeutlich multipolare Spindelanlage.
- „ 7. Weiteres Stadium des Auseinanderweichens. Die 7 Chromosomen bilden jederseits eine geschlossene Gruppe.
- „ 8. Ähnliches Stadium wie Fig. 7, aber die Chromosomen mehr zerstreut. Einige zeigen bereits eine Längsspaltung, welche sich als eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung kennbar macht.
- „ 9. *a.* Mutterzelle. Die Chromosomen sind an den Polen angelangt. Das Protoplasma liegt hauptsächlich an den Polen. Um die Spindel herum Vakuolen.
- b.* Die vier dem oberen Pol angehörigen Chromosomen, welche im folgenden Schnitt liegen. Einige zeigen die Längsspaltung.
- c.* Die Chromosomen des unteren Poles bei verschiedener Einstellung dargestellt.
- „ 10*a* und 10*b*. Die Tochterkerne während der Interkinese. Bildung einer dicken Platte zwischen den Zellen. (Die Fig. *a* und *b* sind aufeinanderfolgenden Schnitten entnommen).



J. M. Geerts del.

Printed by VAN LFER, Amsterdam.

OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL VIII.

Sämtliche Figuren sind 3000 mal vergrößert.

- Fig. 1*a* und 1*b*. Die Tochterkerne der Embryosackmutterzelle während der Interkinese, in Polansicht. Die Chromosomen weisen eine deutliche Längsspaltung auf.
- „ 2. Die Spindeln des homöotypischen Teilungsschrittes, Chromosomen im Monasterstadium.
- „ 3*a* und 3*b*. Die Anordnung der längsgespaltene Chromosomen senkrecht zur Spindelachse. (3*a* und 3*b* sind nach den aufeinanderfolgenden Schnitten einer einzigen Embryosackmutterzelle gezeichnet).
- „ 4. In der oberen Zelle haben die Chromosomhälften die Pole erreicht, in der unteren Zelle geschieht das Auseinanderweichen etwas unregelmässig.
- „ 5. Die vier Enkelkerne sind fertig gebildet. Die untere Spindel breitet sich aus zur Bildung der Zellwand. In der oberen Zelle ist das Protoplasma etwas mehr zusammengezogen.



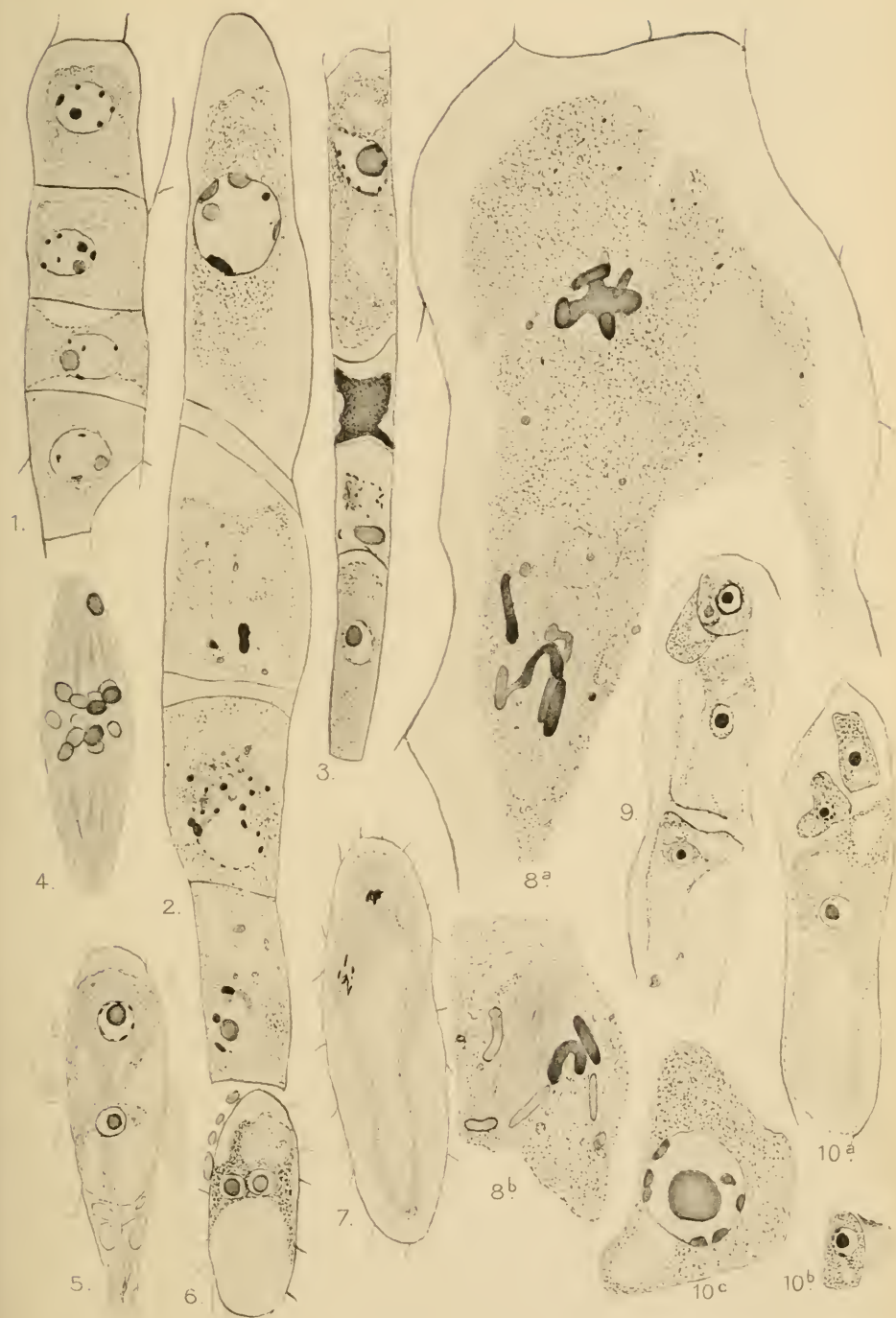
J. M. Geerts del.

Helotypic, VAN LEER, Amsterdam.

OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL IX.

- Fig. 1. Ausgebildete Tetrade einen jungen Samenknoepe. Vergr. 1500.
- „ 2. Die obere der Micropyle zugewandte Tetradenzelle fängt an auszuwachsen; die drei unteren sind in Degeneration begriffen. Vergr. 3000.
- „ 3. Vollständige Degeneration der mittleren Tetradenzellen, und Auswachsen der oberen Zelle, während die untere Zelle noch anscheinend normal ist. Vergr. 1500.
- „ 4. Spindel der ersten typischen Teilung, welche im Embryosack stattfindet. Vergr. 3000.
- „ 5. Zweikerniger Embryosack. Vergr. 660.
- „ 6. Zweikerniger Embryosack mit neben einander gelagerten Kernen. Vergr. 660.
- „ 7. Zweiter und letzter im Embryosack stattfindender Teilungsschritt. Vergr. 660.
- „ 8a. Oberer Teil desselben Embryosackes 3000 mal vergrößert. Von den beiden senkrecht aufeinander stehenden Spindeln ist die obere quer, die untere schief der Länge nach getroffen.
- „ 8b. Oberer Teil der unteren Spindel der Fig. 8a, im folgenden Schnitt liegend.
- „ 9. Fünfkerniger Embryosack (eine Synergide ist nicht sichtbar). Inmitten des Embryosackes eine scharfe Grenzlinie im Plasma. Im oberen Teil liegen die Synergiden, die Eizelle und der Polkern, im unteren Teil liegt noch ein Kern. Vergr. 660.
- „ 10. Erwachsener Embryosack mit der normalen Kernzahl. In Fig. 10a liegen die Eizelle, der Polkern und eine Synergide, in Fig. 10b (dem folgenden Schnitt entnommen) liegt die andere Synergide. Vergr. 660.
- „ 10c. Die Eizelle der Fig. 10a stärker vergrößert. Vergr. 3000.



M. Geerts del.

Herotypie. VAN LEEP, Amsterdam

OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL X.

- Fig. 1. Oberer Teil eines befruchteten Embryosackes. Chromatinreste im Kanal, durch welchen der Pollenschlauch seinen Weg genommen hat. Die Synergiden schon desorganisiert. Befruchteter Polkern. Vergr. 660.
- „ 2. Der befruchtete Polkern der Fig. 1 1500 mal vergrössert. Er führt einen doppelten Nucleolus.
- „ 3. Eizelle desselben Embryosackes, dem folgenden Schnitt entnommen. Der generative Kern ist in die Eizelle eingedrungen und hat sich an ihren Kern angelegt. Oberhalb der Kerne befindet sich eine grosse Vakuole. Am Scheitel der Eizelle sieht man ein sich dunkelfärbender Rest des Pollenschlauches. Vergr. 1500.
- „ 4. Oberer Teil eines Embryosackes. Die befruchtete Eizelle hat sich mit einer Membran umgeben, während der Endospermkern sich bereits geteilt hat. Vergr. 1500.
- „ 5. Oberer Teil eines Embryosackes. Verschmelzung des Eikerns und des generativen Kernes, welche nun gleich gross sind. Der Nucleolus des Spermakernes ist etwas kleiner. Vergr. 1500.
- „ 6 und 7. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte desselben Embryosackes. (Fig. 6a und 7a).
In Fig. 6a liegt die befruchtete Eizelle und ein Endospermkern, in Fig. 7a liegt ein zweiter Endospermkern. Vergr. 660.
- „ 6b. Kern der soeben befruchteten Eizelle, stärker vergrössert. (1500 mal).
- „ 6c und 6d. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte des oberen Endospermkernes bei 1500 facher Vergrösserung. In diesem Kern sind lange Chromatinschleifen sichtbar.
- „ 7b und 7c. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte des unteren Endospermkernes mit ähnlichen Chromatinschleifen. Vergr. 1500.



J. M. Geerts del.

AN LEEK Amsterdam

OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL XI und XII.

- Fig. 1. Teil eines Querschnittes einer sehr jungen Anthere. Die Epidermis besteht aus regelmässig angeordneten viereckigen Zellen. Unterhalb der Epidermis eine Gruppe von sich etwas dunkler färbenden Zellen, das Archesporium bildend. Vergr. 1500 \times .
- „ 2. Querschnitt eines jungen Loculus. Innerhalb der Tapete eine Urmutterzelle mit nur wenigen an der Kernmembran liegenden Chromatinstücken. In einer Tapetenzelle die Aequatorialplatte einer Teilung, in der 14 Chromosomen zu zählen sind, welche mehr oder weniger deutlich paarweise angeordnet sind. Verg. 1500 \times .
- „ 3 Teil eines Querschnittes einer etwas älteren Anthere, in welcher die Differenzierung des Gewebes bereits weiter fortgeschritten ist als in Fig. 1. Die Wände der Epidermiszellen färben sich dunkel. Die Tapetenzellen unterscheiden sich jetzt vom übrigen Gewebe durch ihre Streckung in radialer Richtung. Innerhalb der Tapete eine Urmutterzelle in der Prophase einer Teilung, paarweise angeordnete Chromatinschleifen aufweisend. Verg. 1500 \times .
- „ 4. Zwei Tochterzellen einer Urmutterzelle, von denen eine degeneriert. Zwischen diesen beiden Zellen, ist keine normale Wand, sondern eine dicke Platte gebildet. Der Kern der normalen Zelle zeigt die für diese Zellen typische Lage des Chromatins. Neben dieser Zelle eine sich teilende Tapetenzelle, An jedem Pole sind etwa 14 Chromosomen zu zählen. Vergr. 3000 \times .
- „ 5. Querschnitt eines etwas älteren Loculus als in Fig. 3. Die Urmutterzelle hat sich in zwei Toch-

terzellen geteilt, von denen die eine im Ruhestadium, die andere in der Prophase einer Teilung begriffen ist. Neben der letzteren eine ebenso in der Prophase befindliche Tapetenzelle. In beiden Kernplatten die Chromosomen paarweise angeordnet. Vergr. 3000 \times .

Fig. 6. Vegetative Zelle, in welcher die paarweise Anordnung der Chromosomen sehr deutlich zu beobachten ist. Vergr. 2000 \times .

„ 7. Pollenmutterkern während der Präsynapsis. Vergr. 3000 \times .

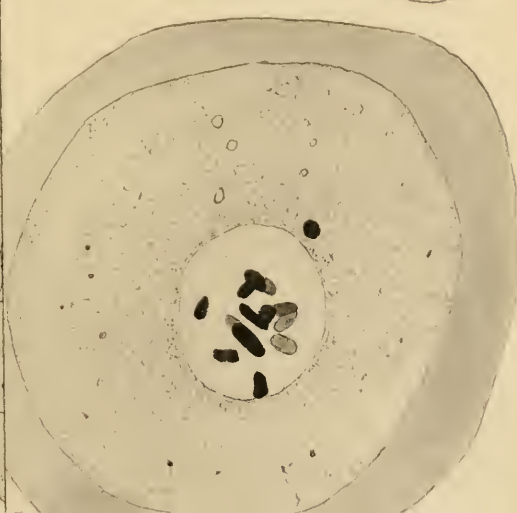
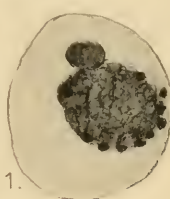
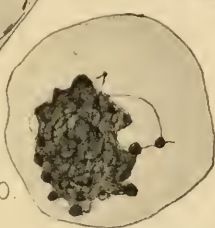
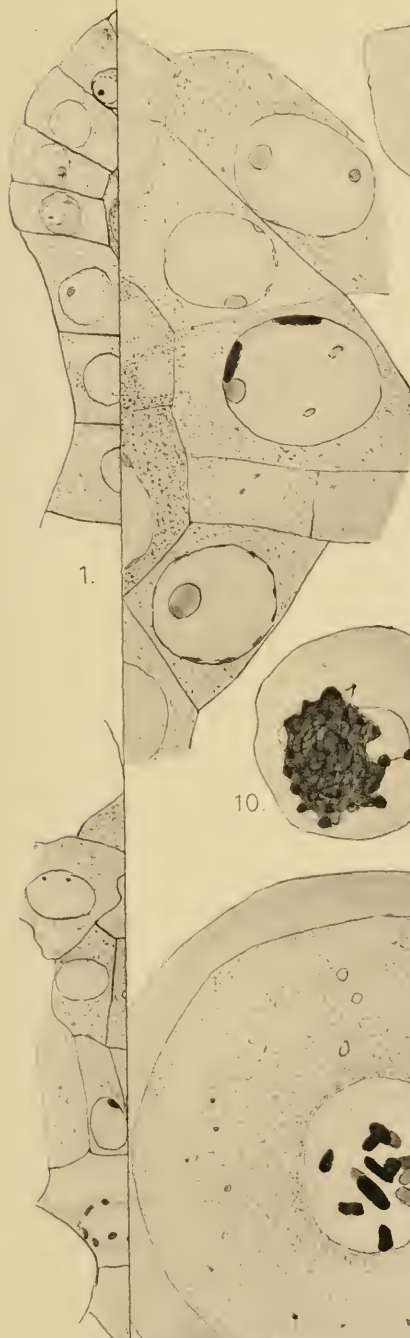
„ 8—11. Weitere Synapsisstadien des Pollenmutterkerns. Vergr. 3000 \times .

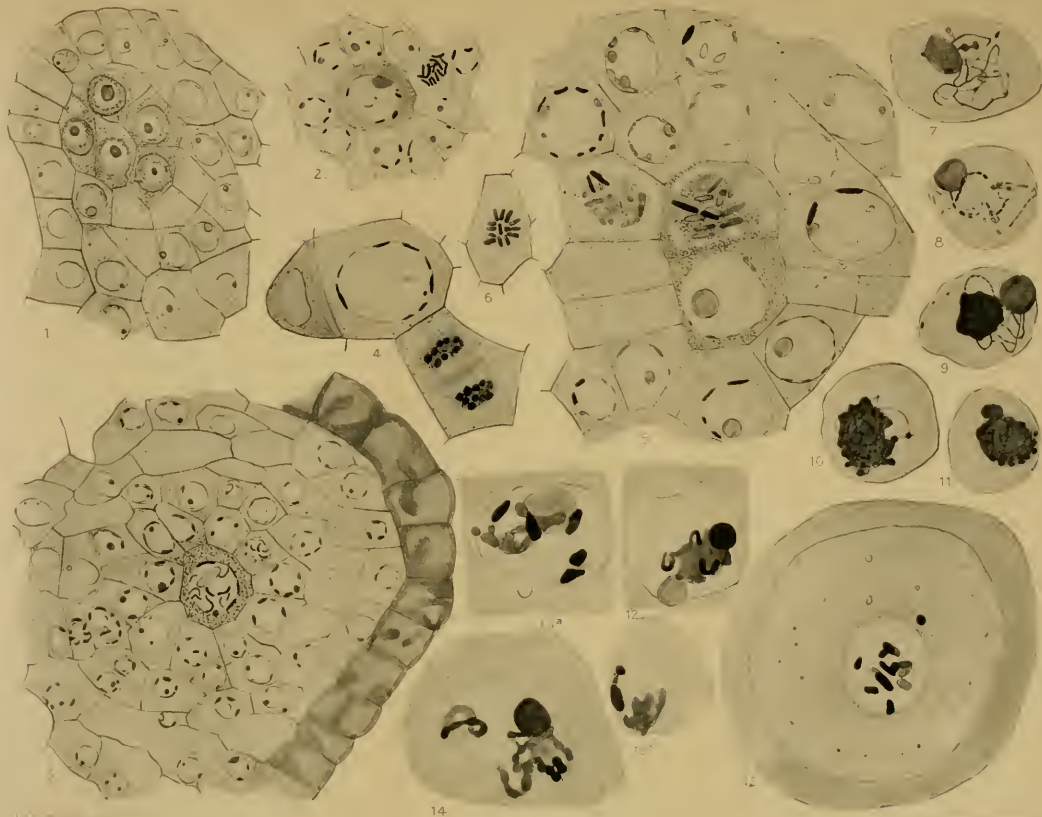
„ 12. Zusammengezogene Masse mit hervortretenden Schlingen eines dicken Fadens. Vergr. 3000 \times .

„ 13a und 13b. Hervortreten der Chromosomen. Vergr. 3000 \times .

„ 14. Anfang der Segmentierung des dicken Fadens. Vergr. 3000 \times .

„ 15. Pollenmutterzelle nach der Synapsis. 14 Chromosomen sind hervorgetreten, welche schon den Anfang der paarweisen Anordnung zeigen. Vergr. 3000 \times .





OENOTHERA LAMARCKIANA

TAFEL XIII UND XIV.

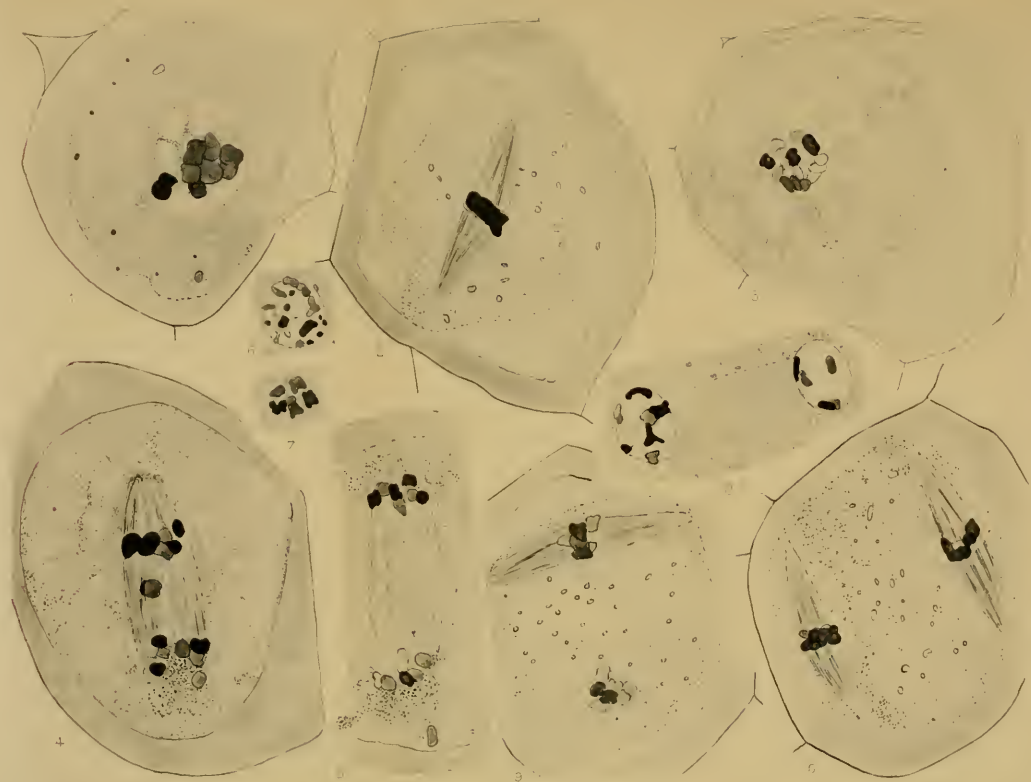
Sämtliche Figuren sind 3000-mal vergrössert.

- Fig. 1. Pollenmutterzelle in der Prophase der heterotypischen Teilung. Die Kernmembran ist verschwunden, das Plasma in die Kernhöhe eingedrungen. Sieben Doppelchromosomen haben sich gebildet. (Sie sind dem Ausfliessen des stark gefärbten Bildes zufolge zu gross gezeichnet).
- „ 2. Heterotypische Teilungsspindel. Die Chromosomen in der Kernplatte.
- „ 3. Anfang des Auseinanderweichens der Chromosomen. Angreifen der Zugfasern. Sieben Chromosomen gehen zu jedem Pole.
- „ 4. Die Chromosomen nähern sich den Polen; eine Längsspaltung macht sich hier und da als eine Einschnürung kennbar.
- „ 5. Pollenmutterzelle während der Interkinese. An jedem Pole sieben längsgespaltene Chromosomen.
- „ 6. Polansicht eines der beiden Kerne während der Interkinese, eine grössere Zahl Chromatinstücke und eine Kernmembran aufweisend.
- „ 7. Polansicht eines Kernes ohne Membran, während der Interkinese, mit sieben längsgespaltenen Chromosomen.
- „ 8. Mutterzelle, während der Interkinese. Beide Kerne führen sieben Chromosomen und zeigen eine Membran. (Im rechten Kern sind in der Zeichnung nur 5 Chromosomen sichtbar).
- „ 9. Mutterzelle während der homöotypischen Kernteilung. Die beiden Spindeln stehen senkrecht aufeinander.
- „ 10. Die beiden Spindeln der homöotypischen Kernteilung in derselben Ebene.



3.

5.

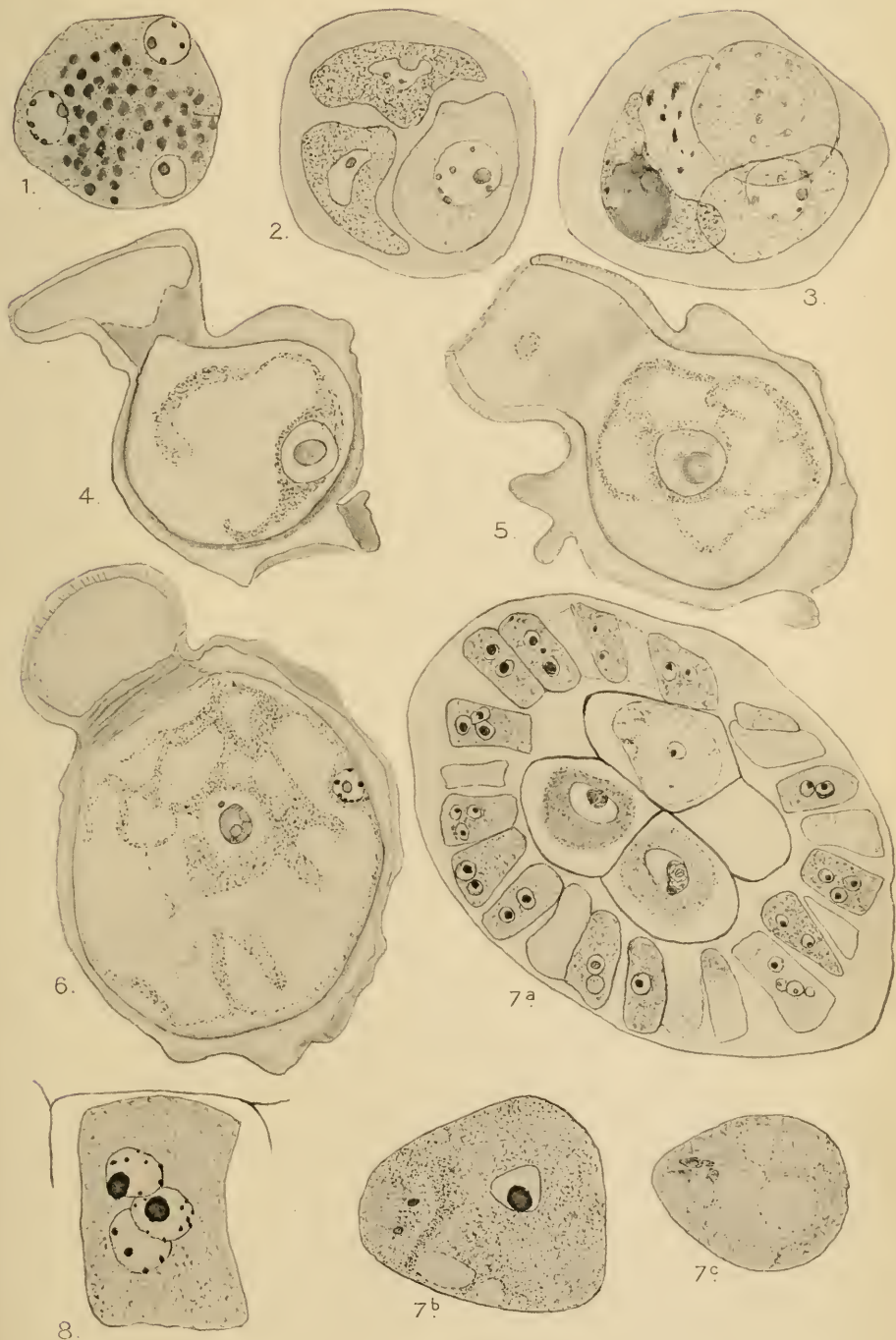


OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL XV.

Die Figuren 1, 2, 3, 7*b*, 7*c* und 8 sind 1500 mal vergrössert, 4, 5, 6 und 7*a* 660 mal.

- Fig. 1. Junge Pollentetrade. Die Wand der Mutterzelle ist nicht gezeichnet. Es zeigt sich der erste Anfang der Wände zwischen den Tetradenzellen. Im Plasma zahlreiche sich stark färbende Körnchen.
- „ 2. Etwas ältere Tetrade. Die Wände zwischen den Körnern schon ausgebildet. Zwei Tetradenzellen degenerieren.
- „ 3. Tetrade, deren vier Zellen sichtbar sind. Zwei sind normal, die zwei zur linken Seite degenerieren.
- „ 4. Junges Pollenkorn. Die Anschwellungen an den Ecken sind schon entstanden. Im Plasma eine grosse Vakuole; der Kern liegt an der Wand.
- „ 5. Etwas älteres Pollenkorn. Kern in der Mitte, umgeben von Vakuolen.
- „ 6. Pollenkorn, dessen Kern sich in den generativen Kern, welcher an der Wand liegt, und den vegetativen Kern geteilt hat. Der generative Kern ist klein und zeigt ausser dem Nucleolus sieben Chromatinstückchen. Der vegetative Kern führt innerhalb einer fast leeren Kernhöhle ein grossen Nucleolus.
- „ 7*a*. Querschnitt eines Loculus, in dem vier Mutterzellen sichtbar sind. Die zwei links unten liegenden Mutterzellen befinden sich im Synapsisstadium. Die obere Mutterzelle degeneriert.
- „ 7*b* und *c*. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte der degenerierenden Mutterzelle der Fig. 7*a* 1500 mal vergrössert.
- „ 8. Eine Tapetenzelle der Figur 7*a* mit drei Kernen, 1500 mal vergrössert.



J. M. Geerts del.

Heliotypie. VAN LEEER, Amsterdam

OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL XVI UND XVII.

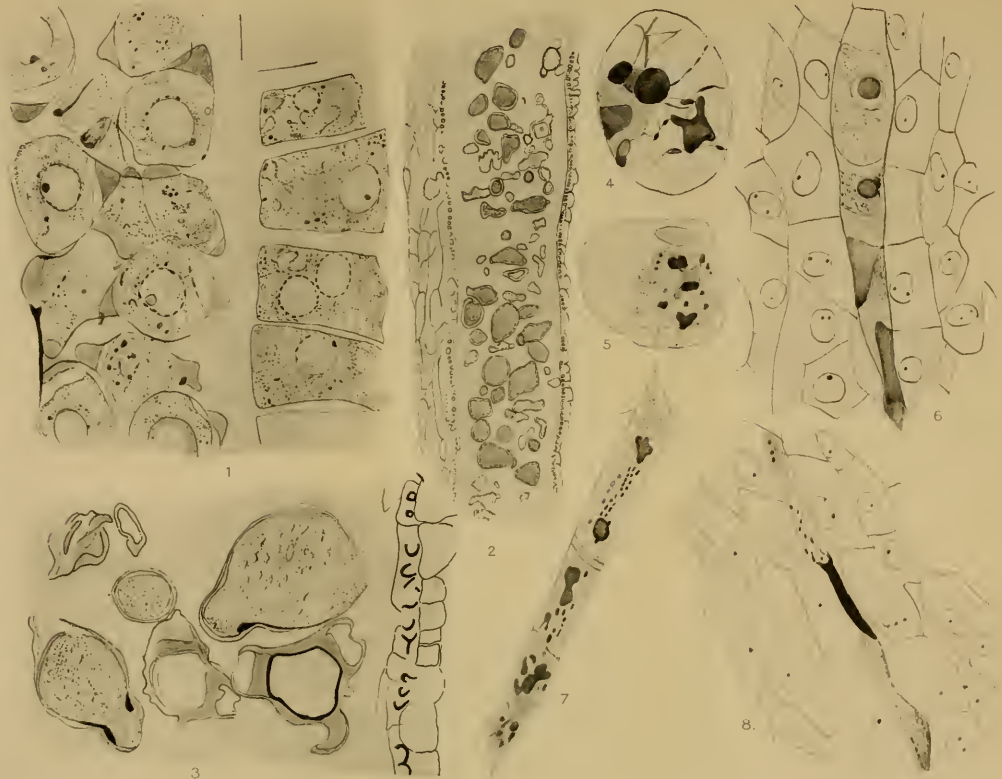
- Fig. 1. Längsschnitt eines Loculus einer älteren Anthere. Die Pollenkörner sind schon voneinander getrennt. Die Bildung der sogenannten „Zwischenkörper“ hat schon angefangen. In diesem Schnitt liegen sechs normale einen deutlichen Kern führende Pollenkörner. Die Tapetenzellen führen in diesem Stadium grosse Vakuolen und hier und da einen Chromidialapparat. Vergr. 1500 ×.
- „ 2. Längsschnitt eines Loculus einer fast erwachsenen Anthere. Die Tapetenzellen sind verschwunden; die hypodermale Zellschicht zeigt spiral- und ringförmige Verdickungen. Aus einer Zählung ergibt sich, dass der Schnitt gerade gleich viel normale wie degenerierte Pollenkörner getroffen hat. Vergr. 75 ×.
- „ 3. Ein Teil der Fig. 2 stärker vergrössert. Hier sind drei fertile und drei oder vier degenerierte Körner getroffen. Die Wand der degenerierten Körner ist normal ausgebildet. Vergr. 300 ×.
- „ 4. Ein Embryosackmutterkern während der Synapsis, eine unregelmässige Anordnung der Chromatinmasse zeigend. Vergr. 3000 ×.
- „ 5. Ein Embryosackmutterkern während der Synapsis. Grössere Chromatinstücke inmitten feinerer Körnchen. Vergr. 3000 ×.
- „ 6. Tetrade aus einer Samenknospe. Die zwei unteren der Chalaza zugekehrten Zellen sind schon degeneriert, die dritte ist in der Degeneration begriffen, während die obere sich zwar etwas vergrössert hat, aber, ebenso degeneriert wie aus der Vakuolisierung ihres Plasma's und dem Bau ihres Kernes,

welcher nur einen grossen Nucleolus in einer sonst leeren Kernhöhle führt, hervorgeht. Die Nucelluszellen um die Tetrade herum sind nicht zusammengedrückt. Vergr. 1500 \times .

Fig. 7. Tetrade, deren vier Zellen degeneriert sind. Vergr. 1500 \times .

„ 8. Ganz degenerierte Tetrade, welche nur noch einen schmalen dunklen Streifen, zwischen den Nucelluszellen, darstellt. Vergr. 1500 \times .

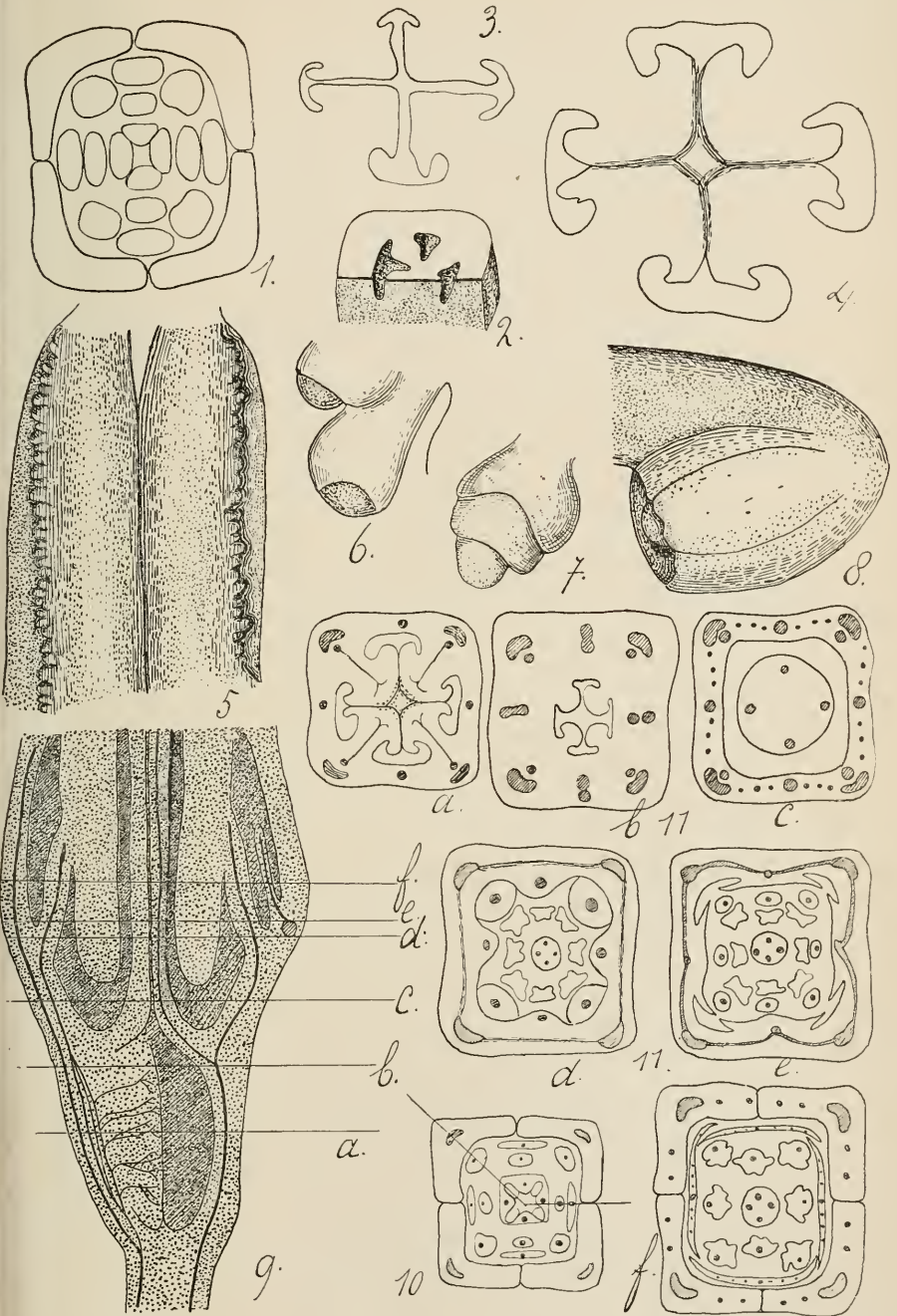




OENOTHERA LAMARCKIANA.

TAFEL XVIII.

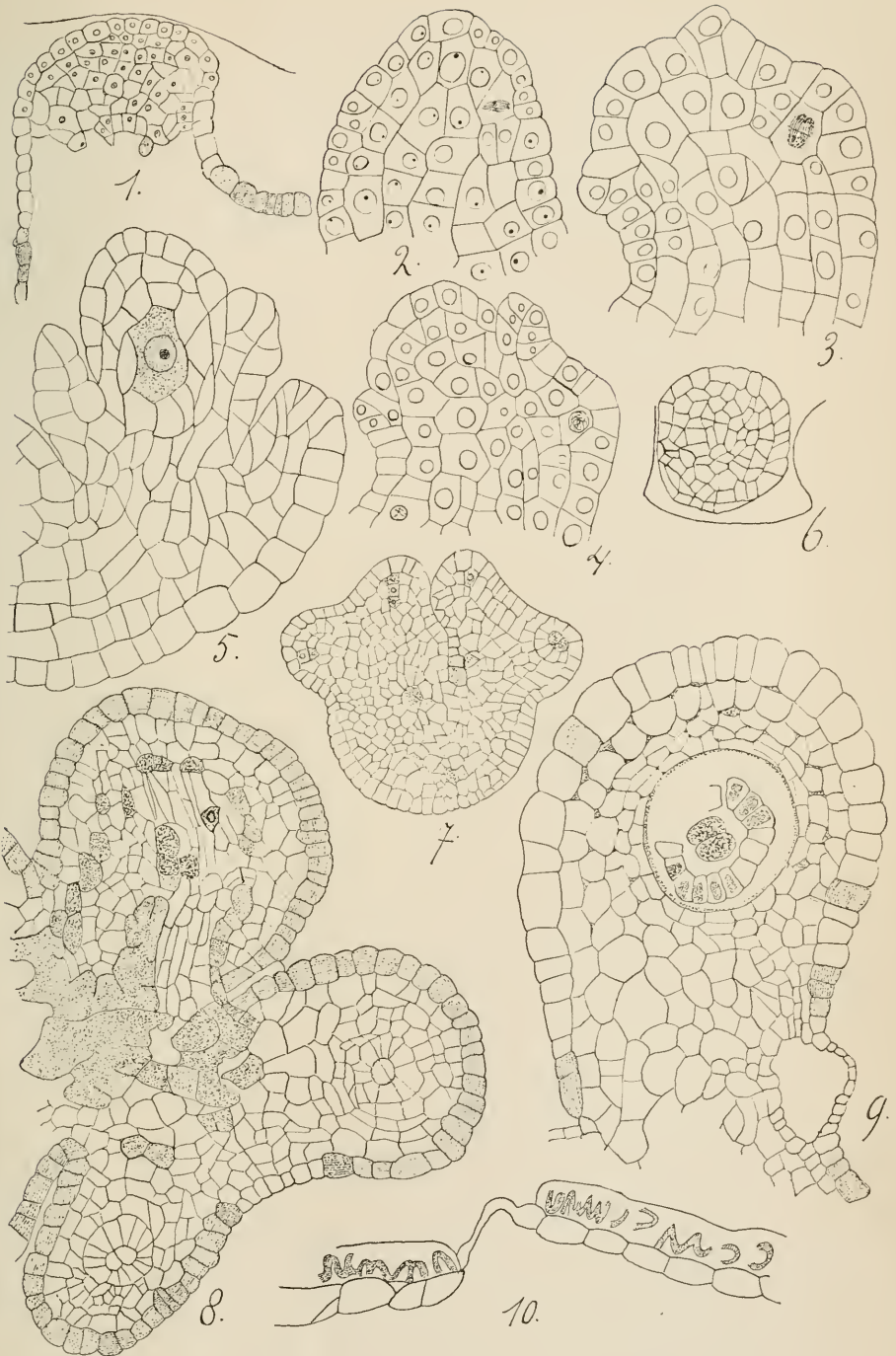
- Fig. 1. Querschnitt einer Blütenknospe, in welcher alle Phyllokreise angelegt sind, wie in den Knospen von Fig. 16 und 18 Taf. V. Die Narbenlappen alternieren nicht mit den Kronantheren, sondern stehen vor diesen. Vergr. 50.
- „ 2. Unterer Teil eines Fruchtknotens, in welchem die parietalen Leisten sich schon mit einander vereinigt haben; demzufolge sind im Fruchtknoten vier Fächer entstanden, welche von oben her gesehen, wie vier Grübchen erscheinen. Vergr. 20.
- „ 3. Querschnitt der Scheidewände eines Fruchtknotens in seinem oberen Teil; die Leisten werden breiter, im Querschnitt pilzhutförmig, ohne noch mit einander verbunden zu sein. Vergr. 50.
- „ 4. Querschnitt wie in Fig. 3, aber im unteren Teil. Die Scheidewände und ihre Anschwellungen sind grösser und stössen auf einander. Die Differenzierung der Placenten hat angefangen. Vergr. 50.
- „ 5. Zwei Leisten aus einem Fach, welche sich mit ihren Seiten berühren in der Mitte der Figur (vergl. Fig. 4) und an deren umgebogenen Rändern die Anlagen der Samenknospen eine Wellenlinie bilden. Vergr. 50.
- „ 6. Eine Samenknospe mit Anlage des inneren Integumentes. Vergr. 225.
- „ 7. Eine Samenknospe mit den beiden Integumenten; diese noch nicht geschlossen. Vergr. 225.
- „ 8. Eine Samenknospe, deren Integumente fast geschlossen sind. Vergr. 225.
- „ 9. und 10. Schema des Gefässbündelverlaufes einer Blüte. Fig. 9 ist ein Längsschnitt, angefertigt nach der Linie in Fig. 10. Links in Fig. 9 sind somit ein Kelchblatt, eine Kelchanthere und eine Scheidewand des Fruchtknotens in ihrer Mediane getroffen; zur rechten Seite der Figur trifft der Schnitt die Mediane eines Kronblattes, einer Kronanthere und den davor stehenden Gefässbündel des Griffels und der Narbe.
- „ 11. *a—f*. Schemata des Gefässbündelverlaufes in successiven Querschnitten einer Blütenknospen in der Höhe der Linien *a, b, c, d, e* und *f* der Fig 9.



TAFEL XIX.

- Fig. 1. Querschnitt des umgebogenen Randes einer Leiste in der jungen Fruchtknotenhöhle. (siehe Tafel XVIII, Fig. 4). Anlage der Placenta. Vergr. 300.
- „ 2. Längsschnitt der ersten Anlage einer Samenknospe an der Placenta. Die Spitze der Figur stellt die Samenanlage, die Basis die Placenta dar. Die mittlere Periblemzelle ist die Archesporzelle. Sie schliesst sich unten an die zwei oberen Pleromzellen an. Teilungen im Periblem. Auf der linken Seite der Samenknospe hat schon eine Teilung einer Dermatogenzelle statt gefunden, als erster Anfang der Bildung des inneren Integumentes. Vergr. 500.
- „ 3. Längsschnitt eines etwas älteren Stadiums als Fig. 2. Die Samenknospe (etwas ausserhalb der Achse getroffen) zeigt die Anlagen des inneren und des äusseren Integumentes. Das innere Integument entwickelt sich nur aus Dermatogenzellen, zur Bildung des äusseren Integumentes finden im Periblem Teilungen statt. Anfang der Krümmung der Samenknospe. Vergr. 500.
- „ 4. Längsschnitt einer noch etwas älteren Samenknospe (etwas ausserhalb der Achse). Das innere Integument stellt jetzt eine ringförmige Falte dar, welche im Längsschnitt an der Aussenseite schon aus sechs, an der Innenseite aber aus nur drei Zellen besteht. Im Periblem Teilungen zur Bildung des äusseren Integumentes, welches auch an der Aussenseite etwas weiter entwickelt ist als an der Innenseite. Die Zahl der Dermatogen und Periblemzellen des Nucellus hat zugenommen. Vergr. 500.
- „ 5. Samenknospe, deren Integumente noch nicht geschlossen sind und welche schon eine deutliche Mutterzelle zeigt, welche sich an das Plerom anschliesst, (etwas schief getroffen). Über der Mutterzelle zwei Periblemschichten. Vergr. 500.
- „ 6. Querschnitt eines jungen Staubblattes (etwas schief getroffen). Das Gewebe ist, mit Ausnahme eines deutlichen Dermatogens, noch nicht differenziert. Vergr. 200.

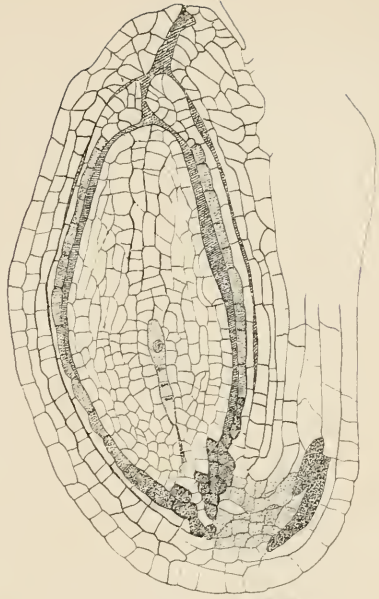
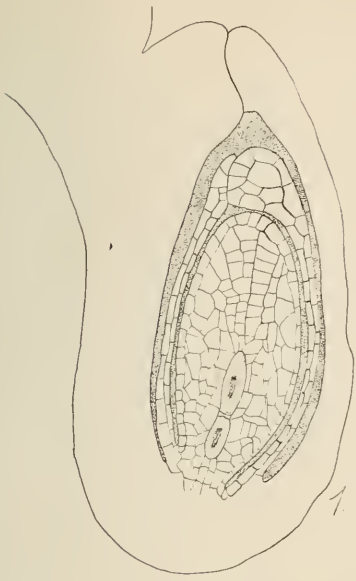
- Fig. 7. Querschnitt eines etwas älteren Staubblattes mit den Anlagen der vier Loculi. In jedem Loculus eine oder mehrere sich dunkelfärbende hypodermale Zellen, wahrscheinlich die Archesporzellen und der Anfang des Tapetums. Im Gewebe des Filamentes und des Connectivs liegen einige Zellen mit einem sich dunkelfärbenden Inhalt, wahrscheinlich Tannin enthaltend. Vergr. 200.
- „ 8. Querschnitt eines älteren Staubgefäßes an der Stelle, wo das Filament in das Connectiv übergeht (nur zur Hälfte gezeichnet). Die Thecae und das Filament haben sich schon deutlich von einander gesondert. Die Epidermis färbt sich überall dunkel mit Ausnahme der Stelle, wo sich später die Theca öffnen wird. In jedem Loculus sieht man zwei Mutterzellen umgeben durch die Tapetenzellen. Im Connectiv und Filament viele sich dunkelfärbende Zellen, welche im Filament die Anlage des Gefäßbündels umgeben. Vergr. 200.
- „ 9. Ein Loculus einer älteren Anthere im Querschnitt mit zwei Mutterzellen. Die Tapetenzellen sind von den übrigen Zellen getrennt. Unter der Epidermis ist an der Stelle, wo sich später die Theca öffnen wird ein Spalt im Gewebe entstanden, während die Epidermiszellen selbst an dieser Stelle nicht weiter gewachsen und also sehr klein geblieben sind. Zwischen der Epidermis und den Tapetenzellen gibt es vier Zellschichten mit Interzellulären. Vergr. etwa 300.
- „ 10. Querschnitt der Epidermis und der hypodermalen Zellschicht einer erwachsenen Anthere an der Stelle, wo sich das Staubfach öffnen wird. Die Epidermis ist hier sehr dünn und unter ihr gibt es keine Ring- und Spiralzellen. Vergr. etwa 500.



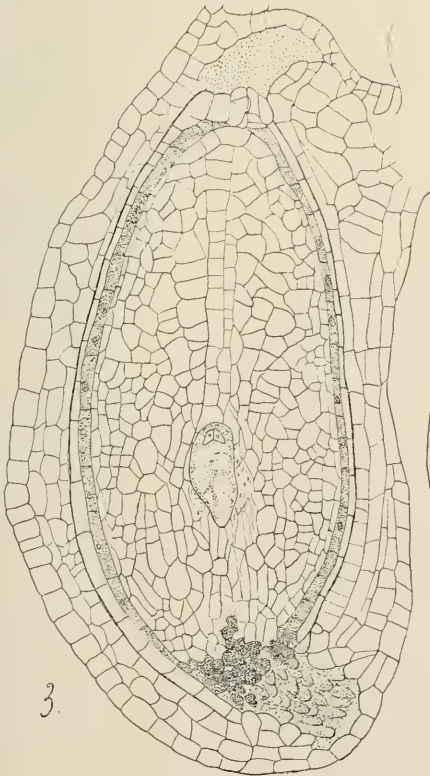
TAFEL XX.

Sämtliche Figuren sind 225 mal vergrößert.

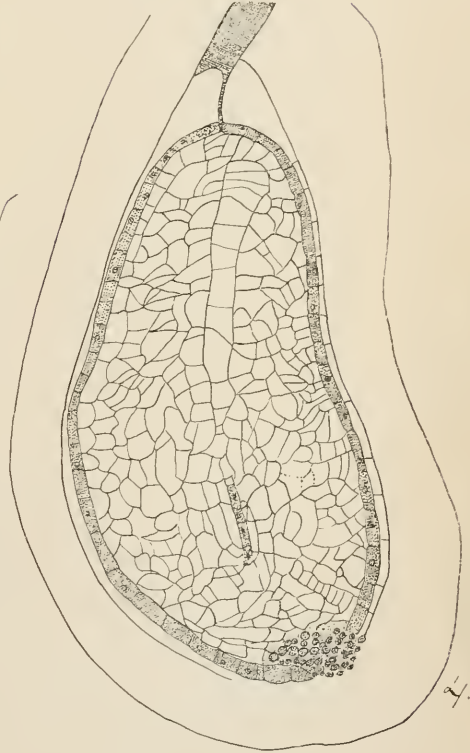
- Fig. 1. Längsschnitt einer Samenknospe. In der Embryosackmutterzelle die homöotypen Teilungen. Das innere Integument besteht aus zwei Zellschichten und ist nur an seiner Spitze keulenartig verdickt. Die Nucelluszellen strahlen von der Spitze der Embryosackmutterzelle fächerförmig aus.
- „ 2. Längsschnitt einer etwas älteren Samenknospe mit einer Tetrade, deren obere Zelle auswächst, die drei unteren Zellen degenerieren. Die innere Schicht des inneren Integumentes färbt sich dunkel, mit Ausnahme der Zellen um die Mikropyle. Viele Zellen am chalazalen Ende der Samenknospe führen gleichfalls einen sich dunkel färbenden Inhalt.
- „ 3. Erwachsene Samenknospe mit einem normalen Embryosack, in welchem zwei Synergiden sichtbar sind. Der Embryosack hat die angrenzenden Nucelluszellen zerdrückt. Von den Zellreihen über dem Embryosack scheinen die Wände dünner zu werden.
- „ 4. Erwachsene sterile Samenknospe (etwas schief getroffen). Die Tetrade ist völlig degeneriert.



2.



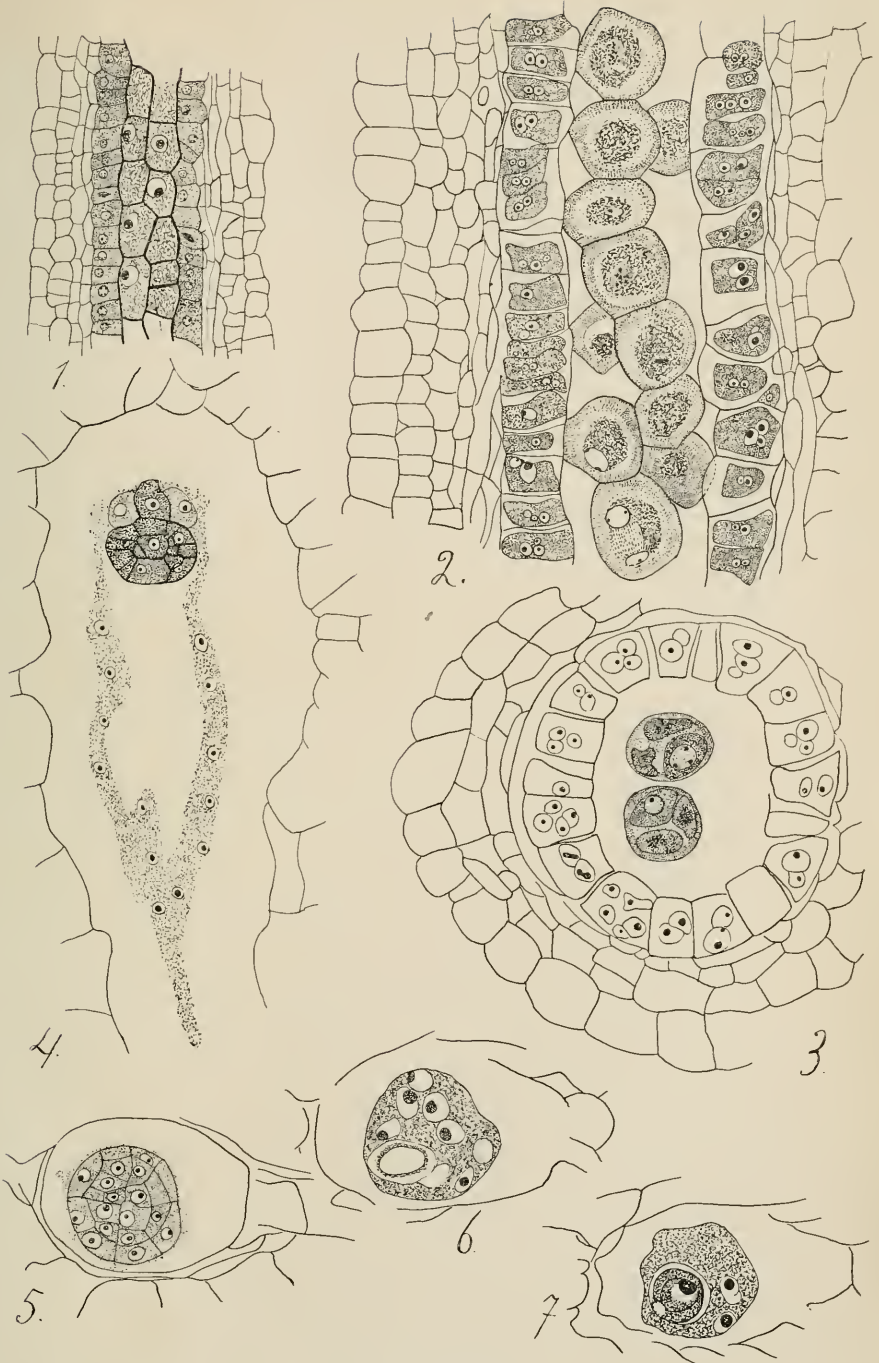
3.



4.

TAFEL XXI.

- Fig. 1. Längsschnitt eines Loculus, welcher innerhalb der Tapetenzellen zwei Reihen von Mutterzellen enthält. Die Mutterzellen befinden sich im Synapsisstadium. Sie schliessen ohne Intercellularräume aneinander. Vergr. etwa 180.
- „ 2. Längsschnitt eines Loculus einer etwas älteren Anthere. Die Mutterzellen haben eine rundliche Form erhalten und machen die Reduktionsteilung durch. Die Tapetenzellen sind bereits mehrkernig geworden. Vergr. 375.
- „ 3. Querschnitt eines Loculus einer noch etwas älteren Anthere. Die Tetraden sind ausgebildet. Mehrkernige Tapete. Vergr. 440.
- „ 4. Längsschnitt eines befruchteten Embryosackes. Am Mikropylarende der Embryo, welcher schon aus einem kurzen Embryoträger und einer Keimkugel besteht. Im wandständigen Plasma zahlreiche Endospermkerne. Vergr. 180.
- „ 5. Querschnitt einer Keimkugel von deren acht Oktanten deutlich vier zu sehen sind. Das Endosperm umgibt den Embryo nur als eine dünne Schicht. Vergr. 240.
- „ 6. Querschnitt des Embryosackträgers in der Mitte des Endosperms. Viele Endospermkerne. Vergr. 370.
- „ 7. Wie Fig. 7. Der Träger zeigt in diesem Schnitt einen deutlichen Kern. Vergr. 370.



STADIUM DER SAMENKNOSPEN.	Auf Tafel XXII benutzte Abkür- zungen.
Placentae gebildet.	
Anlage der Samenkospen.	P.M.; Sa. P. S. P. R. P. T. Pk. P. F. P. V.
Mutterzelle.	Em.
Synapsis.	E. S.
Reduktionsteilung. Tetrade.	E. R. E. T. P. e.
Auswachsen einer Zelle. Teilung im Embryosack.	E. T. E.
Erwachsener Embryosack.	E. e.
ise gezeichnet wurden.	

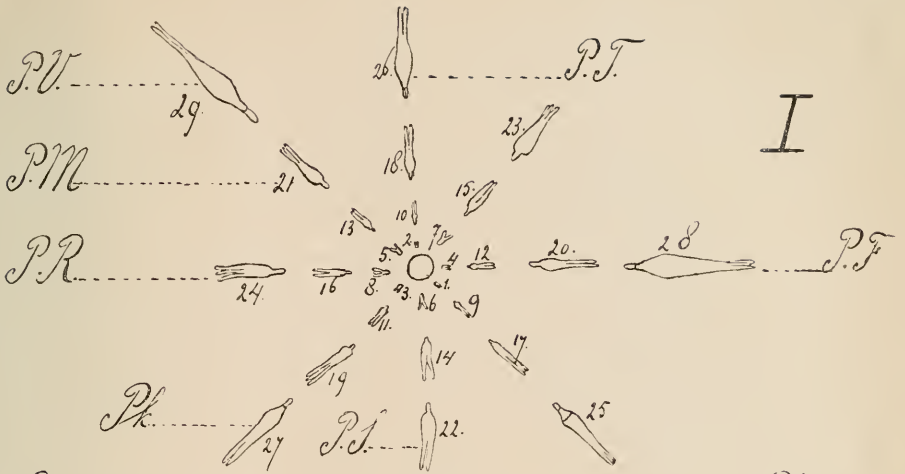
TABELLE.

Nummern der Knospen.	Gesamt- Knospen- länge.	Länge des Keim- röhre.	Länge des Frucht- knotens.	Länge des Kronen- blattes.	Länge des Staub- beutel.	Totale Länge des Staub- blattes.	Grösse der Pollen- körner.	STADIUM DER POLLENKÖRNER.	STADIUM DER SAMENKOSPEN.	Auf Tafel XXII benutzte Abkür- zungen.
1-6	1-2.5					0.5				
7	3-									
8-12	3-5									
13	6	0.5	0.5	0.5	1.5					
14	7									
15	8								Placentae gebildet.	
16	8									
17	9							Urmutterzellen.		
18	10									
19	11						3-			
20	11						3			
21	12						4-			
22	12.5						4-		Anlage der Samenkospen.	P. M.; Sa.
23	13						5-			P. S.
24	14						5-			P. R.
25	15						5.5			
26	17						6			P. T.
27	18	1	2				7	0		Fk.
28	23						10	9		P. F.
29	26						11	10		
30	26	2.5	4				11	10.5		
31	30	3	4	5			14	12.5		
32	32	4.5	4.5							Em.
33	32	4.5	4.5							
34	35	6	5	9			15	15		
35	37	6	5				15	15		
36	40	7	5.5				16-	16-		
37	46	10	6.5	14			16	18		
38	50	11	7.5							
39	55	13	8				17	19.5		
40	59	17	8	27			17	23		
41	59	17	8				17	21		
42	71	23	9				17	22		
43	76	25	10				17	28		
44	82	27	10				17	24		
45	87	32	10	38			17	26.5		
46	90	35	10				17	27		

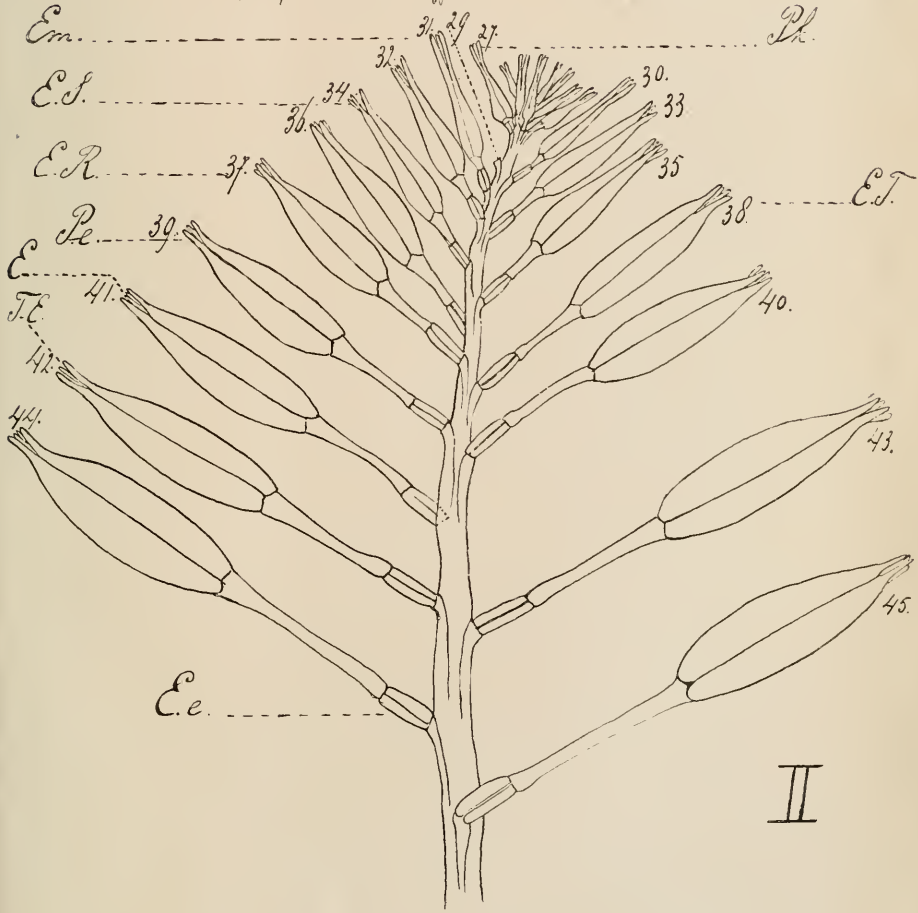
TAFEL XXII.

Fig. 1. Die 29 kleinsten Knospen einer Blütenähre, angeordnet in einer $\frac{2}{3}$ Spirale.

2. Die Ähre mit allen Knospen, welche in einer Ebene befestigt und in der Weise gezeichnet wurden. Beide Figuren sind auf $\frac{1}{3}$ der natürlichen Grösse dargestellt.



I



II

Die Perzeption des Lichtes

von

A. H. BLAAUW.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Utrecht.

EINLEITUNG.

Die botanische Literatur ist reich an Abhandlungen auf dem Gebiete des Phototropismus. Untersuchungen über diesen Gegenstand sind an der Tagesordnung und es besteht die Möglichkeit, dass man hier überflüssige Arbeit tut, da bei einer ruhigen und einigermaßen länger währenden Untersuchung die Wahrscheinlichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass man in kürzern oder längern Abhandlungen oder in vorläufigen Mitteilungen seinen Gegenstand schon zum Teil behandelt oder berührt findet. Die Folge hiervon ist, dass man so leicht die Untersuchungen früher als wünschenswert abbricht, sie zusammenfasst und sie mit einer Anzahl von theoretischen Betrachtungen, als zweifelhafte Erläuterung, ergänzt. Es wird dadurch immer schwieriger tiefer in einen Gegenstand zu dringen und sich von den Hauptzügen des zu behandelnden physiologischen Prozesses einigermaßen eine Vorstellung zu machen, um so mehr, da in der Literatur oft ein langer Streit anlässlich persönlicher Auffassungen gestritten wird, die von beiden Seiten oft nur durch einige wenige Versuche gestützt werden.

Trotz dieser Gefahren und trotz der ziemlich zahlreichen schon angestellten Untersuchungen, hat doch andererseits

das Studium des Phototropismus einen grossen Reiz, da viel Wichtiges noch unaufgeklärt ist, und sogar einige Hauptpunkte nie untersucht worden sind. Am besten erhellt dies aus den Worten, womit Jost (1904) seine Vorlesung über „Heliotropismus“ schliessen musste:

„Somit sind unsere Kenntnisse über die wichtigsten Fragen des Heliotropismus zur Zeit noch recht dürftige; manche von ihnen werden aber einer experimentellen Lösung zugänglich sein und könnten dann auch auf die anderen ein unerwartetes Licht werfen.“

Wenn man den Vorsatz hat über eine Reizwirkung, in diesem Falle über den Phototropismus, etwas Näheres zu erfahren, so ist es geradezu notwendig, den Gegenstand soviel wie möglich systematisch zu behandeln, am liebsten in der Reihenfolge, welche die Natur selbst angibt.

Tut man dies nicht und beschäftigt man sich also schon mit den verwickeltern Teilen des Prozesses, bevor man den Anfang gründlich erforscht hat, so wird man notwendig auf grössere Schwierigkeiten stossen als nötig ist, und es wird um so schwieriger sein, zu einer klaren Erkenntnis zu geraten.

Das Ziel dieser Untersuchungen wird deshalb sein, Hauptregeln aufzuspüren die den phototropischen Prozess beherrschen, und zwar besonders die Regeln, nach welchen die Pflanze den von aussen kommenden Lichtreiz aufnimmt.

Dieses Aufnehmen, oder mit dem üblichem Wort, diese Perzeption des Reizes ist der Anfang des phototropischen Prozesses. Sie ist das Glied, das den äussern physikalischen Teil der Reizwirkung mit der innern physiologischen Wirkung im Organismus verbindet: sie ist die Schwelle, welche die von aussen kommende anorganische Kraft überschreiten muss, um auf das organische Leben einwirken zu können.

Die erste Frage, welche sich hierbei an uns aufdrängt

ist diese: Wie gross muss der Reiz sein, um diese Schwelle zu überschreiten? Dieser Schwellenwert hängt von der *Stärke des Reizes* und von der *Zeit der Einwirkung* ab. Also muss man die zwischen diesen zwei variablen Grössen bestehende Beziehung aufspüren. Die Untersuchungen hierüber werden im ersten Kapitel behandelt werden.

Bevor man sich mit weiteren phototropischen Fragen beschäftigt, ist es nötig die Empfindlichkeit der Pflanze für die verschiedenen Wellenlängen zu kennen.

Wenn man Lichtversuche anstellen will, so ist es erwünscht, dass die Energieverteilung der Lichtquelle bekannt ist, aber zugleich muss man untersuchen, welche die Empfindlichkeitsverteilung des gebrauchten Versuchsobjektes in dem Normalspektrum ist. Nur unter diesen Bedingungen hat die Angabe der Lichtstärke in Hefnerkerzen einigen Wert und nur dann ist es später für Andere möglich, die Zahlen verschiedener Forscher zu vergleichen, oder diese Zahlen für vorkommende andere Zwecke wieder umzurechnen. Das Bestimmen dieser Empfindlichkeitsverteilung wird im zweiten Kapitel vorgenommen werden.

Nachdem die Schwellenwerte untersucht worden sind, drängt sich weiter eine Frage anlässlich Oltmanns' Untersuchungen an uns auf. Nach diesen bestände eine Intensität, worin die Pflanze *positiv* reagierte, eine höhere Intensität, wogegen sie *indifferent* wäre und eine noch höhere, wobei *negative* Krümmungen aufträten. Im dritten Kapitel wird die Beziehung, die zwischen diesem positiven und negativen Phototropismus besteht, untersucht werden. Beim Durchlesen der Literatur über den Phototropismus drängen sich immer wieder die hier gestellten Fragen an uns auf und scheinen wohl an

erster Stelle auf eine Beantwortung zu warten. Ein jeder wird zustimmen, dass solange dieselben unbeantwortet sind, unsere Kenntnisse der phototropischen Lichtperzeption sehr dürftig sind. Kompliziertere Versuche über intermittierendes Licht und über Unterschieds-Empfindlichkeit sind angestellt worden, bevor man sich einigermaßen bemüht hatte, die Wirkung des einfachen, einseitigen Lichtreizes zu erforschen. Die erhaltenen Ergebnisse haben daher nur zum Teil oder gar keine Berechtigung und indem man sich theoretisch in diese Ergebnisse versenkt, gerät man zu noch viel komplizierteren Auffassungen, als die Tatsachen in Wirklichkeit fordern. Dies ist sowohl bei den phototropischen als bei den so nahverwandten geotropischen Untersuchungen der Fall.

Nach der Beschreibung der Versuche wird jedesmal in jedem Kapitel kurz das Resultat gemeldet, und sodann die Literatur besprochen, auch im Hinblick auf ähnliche Resultate auf anderem Gebiet. Zum Schluss werden dann im letzten Kapitel die Ergebnisse zusammengefasst werden, und daran einige Betrachtungen geknüpft über weitere Schlussfolgerungen, welche hier vor der Hand liegen.

ERSTES KAPITEL.

DIE BEZIEHUNG ZWISCHEN LICHTSTÄRKE UND BELICHTUNGSZEIT.

ÜBER DIE REIZSCHWELLE UND DIE PRÄSENTATIONSZEIT.

§ 1. Einleitung.

In der Literatur findet man zwei Begriffe, die sich gegenseitig durchaus bedingen, die *Schwelle für die Lichtstärke* und die *Schwelle für die Belichtungszeit*. Dieselben sind kaum untersucht worden, aber dennoch sind die den beiden Begriffen verliehenen Namen „Reizschwelle“ und „Präsentationszeit“ in der phototropischen Literatur bekannte Klänge.

Das in dem Geotropismus übliche Wort *Präsentationszeit*, wo es sich um eine konstante Kraft handelt, wurde auf den Phototropismus übertragen und da selbst auf gleiche Weise als bei dem Geotropismus, bestimmt, ohne aber die Intensität zu berücksichtigen. In Wirklichkeit bestehen aber ebenso viel Präsentationszeiten als es Lichtintensitäten gibt. Das Wort „Reizschwelle“ wurde nur für Intensitätsschwelle gebraucht, hat aber in Wirklichkeit eine weitere Bedeutung.

Es empfiehlt sich also von Intensitätsschwelle und Zeitschwelle zu sprechen, welche zwei Begriffe man in den weiteren Begriff Reizschwelle zusammenfassen kann.

Auf diese Unterscheidung hat Jost (Vorlesungen ü. Pflanzenphysiologie S. 585) schon hingewiesen, und bei der menschlichen Physiologie findet man diese beiden Schwellen behandelt, während sich daselbst für das menschliche Auge noch die räumliche Schwelle hinzugesellt. Im folgenden werden wir uns also bestreben etwas Näheres über diese Reizschwellen zu erfahren, und beim Aufspüren dieser Schwellenwerte die Beziehung, die dabei zwischen Belichtungszeit und Lichtstärke bestehen muss, zu finden.

Versuche mit *Avena sativa*.

§ 2. Methoden, Aufstellung, Material, u. s. w.

Die Lichtquelle.

Zunächst war es nötig Licht von sehr verschiedener und zwar von sehr schwacher bis zu sehr starker Intensität, zur Verfügung zu haben. Diese Lichtquelle musste so viel wie möglich konstant, und die Stärke genau bestimmbar sein. Als wichtigste Lichtquelle wurde nach einigem Suchen das Auerlicht gewählt, und zwar eine Lampe mit *hängendem* ± 4 cM. langem Glühkörper. Dieselben leuchten sehr gleichmässig über die ganze Oberfläche, was stehende Glühkörper an der Spitze nicht tun; sie senden ihr Licht von einer mehr kugelförmigen Oberfläche aus, was bei eventuellen Berechnungen einfacher ist; sie geben ein sehr starkes Licht, das bei einem neuen Strumpf, ungefähr 90 Hefnerkerzen beträgt, nach längerem Gebrauch sehr langsam abnimmt und geraume Zeit dieselbe Stärke beibehält, wenn man nur Stösse oder Schwingungen zu verhüten sucht. Schwankungen im Gasdruck wurden anfangs durch einen *Gasdruckregulator* ausgeglichen;

allein diese Schwankungen sind auch ohne Regulator am Lichte kaum merkbar.

Für die Bestimmung der Schwellen war es erwünscht, dass im Dunkelzimmer, wo die Pflanzen aufgestellt wurden, das hereingeworfene Licht ein ziemlich starkes Gefälle hatte, damit die Grenzen um so schärfer wurden, und die Aufstellung einfacher war, als bei Intensitätsverringerung durch Entfernung, wofür überdies das zur Verfügung stehende Dunkelzimmer zu klein gewesen wäre.

Für *die geringsten Intensitäten* wurde deshalb als Lichtquelle ein Stückchen dickes *Milchglas* benutzt, das an der einen Seite durch das Gasglühlicht beleuchtet wurde, mit der andern Seite an die Öffnung in einer Metallplatte befestigt wurde, welche Öffnung durch eine Irisblende von 1 mM. bis 27 mM. zu variieren war. Die Metallplatte mit Irisdiaphragma und Milchglas, wurde an eine Öffnung in der Wand des Dunkelzimmers geschraubt, die Lampe ebenso wie in allen Versuchen ausserhalb des Dunkelzimmers vor das Milchglas in einer Entfernung von 8 cM. gestellt. Bei einem Irisstande von 27 mM. war das Licht welches vom Milchglas ausstrahlte dann ungefähr $\frac{1}{200}$ von dem direkten Lampenlicht; bei einem Irisstande von 1 mM. also $\frac{1}{27} \times \frac{1}{27} \times \frac{1}{200}$. Der Quotient des direkten Lampenlichtes und des durch das Milchglas bei einem 27 mM. Irisstande ausgestrahlten Lichtes wurde genau bestimmt, und in den folgenden Versuchen wurde dann immer nur das direkte Lampenlicht ausserhalb des Dunkelzimmers während des Versuchs bestimmt, sodass die Lichtstärke innerhalb des Dunkelzimmers hieraus zu berechnen war. Das Milchglas liess noch einen Teil ($\pm 2\frac{1}{2} \%$) von dem Lampenlicht direkt durch, dieses Licht rührte also nicht von dem Milchglas, sondern kann ohne Schwächung von der 8 cM.

weiter entfernten Lampe her, was bei der Intensitätsberechnung im Dunkelzimmer einen kleinen Fehler ergab, jedoch zu gering als dass er hätte in Betracht gezogen werden müssen, da dieser Fehler in einer 1 M. grossen Entfernung vom Milchglas $\pm 1\%$ betrug. Beiläufig sei hier aber gewarnt vor dem Gebrauch von zu dünnem Milchglas oder von mattgeschliffenen Glas, wobei man entweder Fehler oder kompliziertere Berechnungen erhält und wobei es also bei weitem nicht gleichgültig ist, an welcher Stelle man dieses Glas anbringt.

Für *höhere Intensitäten* wurde die Glühlampe ohne Milchglas gebraucht, erst durch zwei, dann durch ein Rauchglas gedämpft, sodann ohne Rauchglas. Diese *Rauchgläser* wovon die Absorption genau bestimmt wurde, gehörten zu dem später näher zu erwähnenden Photometer und absorbierten die stark- und die schwachbrechbaren Strahlen in gleichem Verhältnis.

Mit dem direkten Lampenlicht konnte man, sich 80—90 c.M. von der Lichtquelle haltend, bis zu 100 Kerzen steigen. Für *noch höhere Lichtstärken* wurden die Versuche in dem vollständig verdunkelten Gehörsaal aufgestellt, wo eine *Projektionslampe*, ein Bogenlicht mit Linsenapparat, die Lichtquelle abgab. Indem wieder zwei, ein und kein Rauchglas gebraucht wurde, konnten nacheinander in einer Entfernung von 2 bis 3 Meter, Intensitäten von 100 bis 48.000 Meterkerzen erzielt werden, wenn man sich in einer Entfernung von ± 30 c.M. vom Brennpunkt hielt. Die Belichtungszeiten waren hier, wie sich nachher zeigen wird, zu kurz, als dass auch nur einige Temperaturerhöhung in der Nähe der Versuchspflanzen hätte auftreten können. Die Lichtstärke der Projektionslampe wurde in einer Entfernung von 7 M. gemessen, woraus sich die Lichtstärke an der Stelle der Versuchspflanzen berechnen liess. Der Versuch wurde vorgenommen, sobald die Lampe

nach dem Anzünden ganz ruhig brannte. Die Lampe war an die städtische Zentrale angeschlossen, war aber mit einem regulierenden Widerstand versehen, wodurch ein ruhiges und lange konstant bleibendes Licht erzielt wurde.

Zum Schluss sei hier darauf hingewiesen, dass bei allen diesen auf verschiedene Weise erhaltenen Lichtquellen, die Lichtfarbe ungefähr dieselbe blieb. Das mit dem Photometer durch das rote und durch das grüne Glas gemessene Verhältnis der Intensitäten, war im Grossen und Ganzen dasselbe.

Vorläufig wird in der folgenden Untersuchung die Zusammensetzung des Lichtes ausser Betracht gelassen werden; nur sei noch bemerkt, dass es von sehr grosser Wichtigkeit ist, für eine Zusammensetzung zu sorgen, die in allen Versuchen nahezu dieselbe ist. Nur dann kann man mit einiger Sicherheit die Ergebnisse gegenseitig vergleichen.

Das Photometer.

Mit einem von „het Nederlandsch Gasthuis voor Ooglijders“ zur Verfügung gestellten *Weberschen Photometer* wurde die Lichtstärke bestimmt. Mit diesem Instrument war es möglich so genau zu arbeiten als für diese Versuche angezeigt ist. Es ist bei derartigen Versuchen nötig beim Lichtmessen mindestens mit einem solchen System zu arbeiten als dasjenige, worauf obengenanntes Photometer beruht; bei den oft gebrauchten primitiven Photometern wird man entschieden mit grösserer Anstrengung und demnach grössern Fehlern arbeiten. Es ist ausserdem ein grosser Vorteil, dass bei diesem Photometer von Weber der Farbenunterschied zwischen Versuchs- und Vergleichungslampe nahezu ganz aufgehoben wird durch die Kombination einer doppelten Wahrnehmung, je durch ein rotes und durch ein grünes Glas. Nicht nur das direkte Lampenlicht, sondern auch die Lichtstärke an irgend einer

Stelle im Raume ist mit diesem Photometer zu bestimmen. (Für die Einzelheiten und Beschreibung, siehe die zu dem Instrument gehörige Gebrauchsanweisung, bei Schmidt und Haensch, *Berlin*).

Kurze Belichtungen.

Um kurze Zeit Licht zutreten zu lassen, wurde z. B. vor die Öffnung des Dunkelzimmers ein Fallschirm angebracht, das schnell aufgezogen und wieder heruntergelassen wurde, während die Zeit, während welcher Licht eingelassen wurde, in Sekunden auf einen Sekunden-Chronometer mit Arretiereinrichtung abgelesen wurde.

Für die *sehr* kurzen Belichtungen wurde aber ein *Thornton-Momentschliesser* und schliesslich ein grosser *Thornton-schliesser* mit verstellbarer Spalte gebraucht, welcher mit enger Spalte den Pflänzchen möglichst nahe gestellt wurde.

Nachdem ich hier den physikalischen Teil der Versuchsaufstellung angegeben habe, möchte ich nun etwas über das als Versuchsobjekt gebrauchte Material, über die Aufstellung, u. s. w. folgen lassen.

Das Versuchsobject.

Nach einigem Suchen wurden etiolirte Keimlinge von *Avena sativa* als das bei weitem geeignetste Versuchsobject gewählt. Die Keimlinge von *Avena* eignen sich, wie sich schon aus vielen frühern Untersuchungen ergab, sehr gut für phototropische Versuche. Zumal hier, wo es sich um möglichst genaue, quantitative Untersuchungen handelte, empfahl es sich ein Object zu gebrauchen, das sich durch seinen regelmässigen Wuchs und seine sehr regelmässige, für eine Pflanze mathematisch-einfache Form auszeichnete. Es ist bekannt, dass in dieser Hinsicht die Koleoptilen der *Avena*-keimlinge vor andern vorzuziehen sind. Überdies kann die Aufstellung durch die äussere

radiär-symmetrische Form leicht und schnell geschehen und ist die Keimung und das Wachstum ziemlich regelmässig.

Für den Bau, die Keimung, das Längenwachstum, die Circumnutation und die Empfindlichkeitsverteilung kann hier auf die Untersuchung von Rother (1894) verwiesen werden, wo dieses alles in überaus genauen Einzelheiten erwähnt wird. Auch aus diesen Gründen empfahl es sich ein Objekt zu wählen, das in dieser Hinsicht schon so gut bekannt war.

Erst wurden noch drei verschiedene Rassen versucht, und davon schliesslich eine Hafersorte gewählt, die in der Provinz Groningen angebaut wurde. Es sind schwere, gut keimende Samen, die starke Keimlinge liefern. Die von den Spelzen befreite Frucht blieb 2—4 Tage in Wasser auf Porzellantellern. Die Körner wobei sich die Keimung zu zeigen anfang, wurden darauf sorgfältig ausgelesen und in gesiebte Gartenerde eingepflanzt.

Anfangs wurden dafür kleine für diesen Zweck verfertigte, irdene, 4 cm. hohe Blumentöpfe gebraucht, die für viele physiologischen Versuche zu empfehlen sind, und in welchen die Körner je zwei oder drei pro Topf gepflanzt wurden. Bald aber wurde zu dem Gebrauch von *Zinkgefässen von $20 \times 3 \times 3$ cm.* beschlossen, in welche die Körner 15 bis 20 an der Zahl, in einer möglichst geraden Reihe untergebracht wurden. Eine Abbildung von solch einem Gefäss findet sich auf der Tafel am Schluss dieser Abhandlung. Der Gebrauch dieser Zinkgefässe ermöglichte immer die schnelle Aufstellung einer langen Reihe von Pflanzen nahezu in der Richtung (im Hinblick auf den Schatten natürlich etwas schräg auf die Richtung) des Lichtes. Die Kultur geschah ganz *im Dunkeln*, die Versuche wurden also mit *etiolierten* Pflanzen angestellt. Dann und wann wurden sie in den Gefässen schnell nachgesehen, wo nötig gerade gesetzt und schlechte Exemplare weg-

geschnitten. Natürlich wurde dafür gesorgt, für die Versuche, so viel wie möglich gleich grosse Exemplare zu benutzen, wenngleich man sich nicht ganz genau daran halten kann; gebraucht wurden Exemplare von $\pm 1\frac{1}{2}$ -- $3\frac{1}{2}$ cm. Als Kulturraum wurde eine wärmere und eine kühlere Stelle gewählt, um den Einfluss von kältern, bezw. wärmeren Tagen auszugleichen und fortwährend mit einer genügenden Anzahl von Pflanzen ohne zu lange Unterbrechungen weiterarbeiten zu können. Bei günstigem Sommerwetter waren die Pflänzchen, ungefähr $4\frac{1}{2}$ —6 Tage nachdem sie ins Wasser gelegt worden waren, versuchsfähig.

Eine günstige Temperatur ist für die Kultur brauchbarer Pflänzchen sehr erwünscht, da bei niedrigerer Temperatur das Internodium sich oft stärker, die Koleoptile sich weniger gut entwickelt, was besonders darum seine Beschwerden hat, da das Internodium, sobald es aus der Erde gekommen ist, meistens schief über die Erde hinwächst und die kurze Koleoptile sich dann in einem Bogen emporbeugt. Bei Kultur unter günstigen Verhältnissen bleibt das Internodium aber fast immer kurz und die Koleoptile steht senkrecht in der Erde.

Die Aufstellung.

Immer standen die Versuchspflanzen innerhalb des Dunkelzimmers, dessen Wände *mattschwarz* sind, die Gasglühlampe ausserhalb desselben, sodass *nie* Gas im Dunkelzimmer verbraucht wurde; dieses konnte mit elektrischem Licht beleuchtet werden, während das Licht für die Versuche auf oben beschriebene Weise, in das Zimmer fiel. *Draussen* brannte die Lampe an einer festen Stelle, während das Photometer, auf die Lampe gerichtet, aufgestellt stand. Das mit doppelten Türen versehene Dunkelzimmer wurde zwischen den Versuchen gelüftet mit offenen Türen und offenem Ventilator in der Decke. Wäh-

rend der Versuche war alles geschlossen. Vor den Versuchen wurde der Boden, um die Atmosphäre feucht zu erhalten, bespritzt. Ein dickes, fest ruhendes, $2\frac{1}{2}$ M. langes Brett war in der Achse von Brenner und Lichtöffnung aufgestellt worden, sodass der Anfang 0,50 M., das Ende 3 M. von der Lichtquelle entfernt war. Das Brett wurde auf Abstände gemerkt. Auf demselben wurden die Gefässe mit Versuchspflanzen in einer langen Reihe derart aufgestellt, dass jede Pflanze alles Licht empfing, das ihre Oberfläche aufnehmen konnte. Bei den Versuchen wurde dafür gesorgt, dass die Pflanzen nicht zuviel seitwärts gestellt wurden, da das beleuchtete Milchglas seitwärts schwächeres Licht abgibt. Die vordern Pflanzen wichen darum weniger als 15° , die weiter stehenden kaum von der Lichtachse ab.

Bei den Versuchen im Gehörsaal wurden die Pflanzen in derselben Art in der Achse des vom Projektionsapparat ausgestrahlten Lichtkegels aufgestellt. Da die Wände dieses Gehörsaals nicht schwarz waren, stand hier die Pflanzenreihe überdies unter einer schwarzen Kappe, die während der Belichtung auf kurze Zeit an der Vorderseite gehoben wurde; hierdurch wurde verhindert, dass ausser der Belichtungszeit beim Anzünden und vor dem Ausschalten der Bogenlampe die Pflanzen Licht erhielten.

Die Versuche wurden bei 16° — 22° C., bei weitem die meisten bei 18° — 20° angestellt.

§ 3. Über die Bestimmung der Schwellen,
die individuelle Variation und die Amplitude
der Variation.

Wenn es sich hier auch nur im Prinzip darum handelt, die Stelle zu bestimmen, wo sichtbare Krümmungen enden, so kann man hier doch auf ziemlich verschiedene Weise verfahren; und da Versuche zur Schwellenbestimmung in vielen Fällen zu empfehlen sind, so wäre es hier vielleicht angebracht, näher auf die Methode der Schwellenbestimmung einzugehen.

Ich fing die Versuche mit folgender Methode an: in bestimmten Entfernungen gleichen Intensitätsgefälles wurden Pflanzen in Reihen senkrecht auf die Lichtrichtung aufgestellt; darauf wurden als die Reaktion eintrat, einige Male die Winkel gemessen, unter welchen die Spitzen der Pflanzen ablenkten, für jede Reihe den durchschnittlichen Wert genommen, und darauf durch die Aufzeichnung einer Kurve die Stelle bestimmt, wo die durchschnittliche Krümmung 0° sein würde. So fand sich bei einem Versuch:

Abstand	Durchschnittliche Krümmung
1.00 M.	9°
1.12 „	$3\frac{1}{2}^\circ$
1.40 „	$\pm 2^\circ$

Oder man bestimmt auf diese Weise die Stelle, wo die Krümmung z. B. im Durchschnitt 2° sein würde. Könnte man die Winkel genau bestimmen und wäre eine umfangreichere Ausführung der Versuche möglich, so würde man hier vielleicht genaue Resultate erhalten. Die Methode jedoch ist zu unpraktisch und man muss für die Beobachtung zu lange Licht benutzen, was Störungen verursachen kann.

Darauf wurde wahrgenommen in welcher Reihe die Hälfte der Pflänzchen noch eine gerade sichtbare Krümmung zeigten. Bei der Schwellenbestimmung für das

menschliche Auge wird derjenige Wert als Schwelle angenommen, wobei man in 50 % von den Beobachtungen einen positiven, in 50 % dagegen keinen Eindruck empfängt. Oder man interpolierte, wenn nötig, zwischen den zwei Reihen, von denen die eine mehr, die andere weniger als 50 % Krümmungen aufwies.

Aber auch auf diese Weise konnte man nicht bequem verfahren, besonders wegen der Aufstellung einer Anzahl von Parallelreihen innerhalb einer beschränkten Breite, ohne Schatten.

Deshalb wurde zu der oben schon genannten Methode beschlossen, wobei die Pflänzchen in eine lange, etwas schräge, ununterbrochene Reihe gestellt werden. Dieselbe Methode war bei Versuchen über Unterschiedsempfindlichkeit auch schon benutzt worden. Auf diese Weise erwies sich die Schwelle sehr gut bestimmbar.

Hat die Reaktion ihren Höhepunkt erreicht, so erhält man von der Schwelle folgendes Bild: indem man von den vordern Pflänzchen an, sich immer weiter von der Lichtquelle entfernt, nehmen die Krümmungen an Stärke ab und (wenigstens bei kurzen Belichtungen) beschränken sich mehr auf die Spitze; es folgt dann und wann ein Pflänzchen, das keine Krümmung aufweist, die Zahl dieser Senkrechtstehenden nimmt sodann zu, die Gekrümmten nehmen ab, werden immer seltener, und schliesslich findet man nur Ungekrümmte, hin und wieder weiter nach hinten unterbrochen von einem vereinzelt schwach Gekrümmten. Man kann schwerlich ein anschaulicheres Bild geben von der „phototropischen Variabilität.“ Hieraus lässt sich aufs deutlichste folgern, dass, wenn man den üblichen Ausdruck in Kurven anwendete, auf eine Abscissenachse die Intensitäten aufträgt, und rechtwinkelig Ordinaten errichtet, welche das Prozent der Ungekrümmten bis 50 % und weiter das Prozent der wohl

Gekrümmten angeben, man eine *eingipflige* Normalkurve erhalten würde, wie diese meist für morphologische Eigenschaften gefunden wird. Hier hat man dann eine Kurve für eine *physiologische* Eigenschaft einer Pflanze. Aber man fühlt hier stärker als es bei morphologischen Eigenschaften sichtbar ist, wie dieses dem Auge wahrnehmbare sekundäre Merkmal, die Resultante ist von mehreren primären Eigenschaften, die sich auf dem Wege von der Perzeption bis zur sichtbaren Reaktion alle eine nach der andern geltend machen.

Auch wird man einsehen, dass die sogenannten „Glieder“ der „Reizkette“, wovon man sich in letzterer Zeit so gerne eine Vorstellung macht, jedes an sich schon Resultanten sind von einer Anzahl dieser primären Eigenschaften, und man wird bedenken, wie ausführlich und auf welche verschiedenen Weisen hierüber Betrachtungen angestellt werden können.

Um die Schwellenbestimmung wieder aufzunehmen, sei noch gesagt, dass nun als Grenzen, innerhalb welcher der Schwellenwert liegen musste, die Stellen gewählt wurden, wo die ersten Senkrechtstehenden und wo die letzten Gekrümmten standen, oder, bei weiten Grenzen ein Teil, in welchen 50 % nicht und 50 % wohl gekrümmt war. Bei den weit gewählten Grenzen wurde aber auch gewöhnlich dieses Verhältnis der Gekrümmten und nicht-Gekrümmten gefunden. Die Stelle der Schwellenintensität erhielt man nun, indem man die Quadratwurzel aus dem Produkt der Abstände der beiden Grenzen von der Lichtquelle nahm.

Es wird hier noch nachdrücklich darauf hingewiesen, dass man deutlich sehen konnte, wo die nicht-Gekrümmten aufzutreten anfangen, und dass von da an die Zahl derselben schnell zunahm; dass also über diese Grenze hinaus auch alle Exemplare Krümmungen aufwiesen

und nicht vereinzelt an irgend einer willkürlichen Stelle eins aufrecht stand.

Hieraus geht hervor, dass die Pflanzen sich in den für das Wachsen erforderlichen, günstigen Verhältnissen befanden und das nicht-Krümmen nicht irgend einer Hemmung zugeschrieben zu werden braucht.

Um von der Weite der Grenzen, oder mit andern Worten, von der *Amplitude der Variation* einen Eindruck zu bekommen, wurden von 10 willkürlich gewählten Versuchen die früher bestimmten Grenzen verzeichnet und darauf der mittlere Wert der 10 oberen und der 10 unteren Grenzen berechnet. Stellt man nun den interpolierten Schwellenwert gleich 1, so findet man:

Mittlerer Wert der obern Grenze	1.25
Schwelle	1.00
Mittlerer Wert der untern Grenze	0.75

Man ersieht also hieraus, dass die Grenzen nicht so sehr weit auseinander liegen, und dass die Schwelle genau zu bestimmen ist.

§ 4. Beschreibung eines Versuches.

Es mag hier gleich bemerkt werden, dass bei der Aufstellung und der Beobachtung immer so kurz wie möglich nur sehr schwaches Licht gebraucht wurde. Dazu diente anfangs eine bis auf eine kleine Öffnung schwarz verhüllte Kerzenlaterne. Später aber wurde ein schwaches dunkelrotes Licht einer elektrischen Photographierlampe benutzt, nachdem sich gezeigt hatte, wie schwach diese Lichtart einwirkt. (*Siehe*: Kapitel II).

Nachdem die Pflanzenreihe in der oben beschriebenen Weise aufgestellt worden war, wurde wenigstens zwei

Stunden gewartet, bevor man mit dem Versuch einen Anfang machte, damit das wenige bei der Aufstellung gebrauchte Licht auf das Ergebnis des Versuches keinen Einfluss mehr haben konnte. Sodann wurde während einer festgesetzten Zeit Licht eingelassen, worauf wieder geraume Zeit verlief, bevor die Reaktion sichtbar wurde. Fing dieselbe an sich zu zeigen, so wurde observiert und schnell notiert, welche Pflänzchen eine deutliche, bezw. zweifelhafte oder keine Krümmung aufwiesen. Dies wurde ein paar mal wiederholt, bis die Reaktion offenbar ihren Gipfelpunkt erreicht hatte, die Grenzplänzchen wurden bestimmt und es wurde weiter notiert in welcher Entfernung sie sich von der Lichtquelle befanden. Damit war der Versuch abgelaufen.

Hier unten folgt ein Beispiel von der Weise, worauf alle Versuche verzeichnet wurden.

26 Mai. Belichtungszeit 4,20 bis 5,20. (60 Minuten).

Intensität der Lichtquelle: 0,00844 Hefnerkerzen.

Um 6 u. 40 krümmend:

Nos. 1? 2 3? 4? 5 6 7 8? 9 10 11? 12 — — —
 — — — 19 — 21? — — 24 — — — — —
 31? — — — —

Um 7 u. —:

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13? 14? 15? — 17?
 — 19 20 21 22? 23? 24? 25? — — — — —
 — — — 35?

Um 7 u. 20.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13? 14? — — — —
 19 20? 21? 22? — 24? — — — — — — —
 — — — (die Krümmung fängt schon an sich ein
 wenig auszugleichen).

Grenzen bei 12 und 24 ungefähr, d. i. in einer Entfernung von 1 M. 30 und 1 M. 75.

§ 5. Ergebnis und Besprechung der sämtlichen Versuche.

Beim ersten Versuch wurde nach der Lichtstärke gesucht, welche zu einer Belichtungszeit von 100 Minuten gehört. Darauf wurde diese Belichtungsdauer in den folgenden Versuchen immer kürzer gewählt. Als die Zeit bis auf 10 Minuten vermindert war, schien es wahrscheinlich, dass bei weiterer Verkürzung der Zeit die Lichtstärke sehr schnell zunehmen müsste, um bald unendlich gross zu werden, im Hinblick auf die Angaben von Czapek (1898), der u. A. für „die“ Präsentationszeit von *Avena*-Koleoptilen 7 Minuten fand. Hiervon zeigte sich aber nichts; die bei einigen Versuchen erst in zu hoher Intensität gesuchten Schwellen wurden bald wieder in Lichtstärken gefunden, die ebenso regelmässig zunahmen, als die Belichtungszeiten abnahmen. Es zeigte sich auch schon bald, dass die Zeit nicht nur bis zu einzelnen Sekunden, sondern sogar bis zu *minimalen Teilen von einer Sekunde* verkürzt werden konnte.

Inzwischen wurden die Zeiten auch über 100 Minuten verlängert. Wo in diesem Falle mehr als ein Versuch für eine und dieselbe Belichtungszeit angestellt wurde, ist die Schwelle aus den mittleren Werten der hier gefundenen Grenzen berechnet.

In der untenstehenden Tabelle folgt nun das Ergebnis der Versuche, wobei noch Folgendes zu bemerken ist.

Die Zahlen von 13 Stunden bis 4 Minuten sind jedesmal berechnet aus Versuchen von zwei oder drei aufeinander folgenden Belichtungszeiten; so ist z. B. das Ergebnis: 13 Stunden, interpoliert aus Zahlen, die sich bei 18, 13 und 10 Stunden fanden, u. s. w. Das Bestimmen der Gren-

zen bei längerern Belichtungszeiten ist nämlich viel schwieriger als bei kurzen Belichtungen. Bei letztern beschränkt sich die Reaktion auf die Spitze; bei längerer Belichtung hat der Reiz sich offenbar auch nach unten fortgepflanzt; infolgedessen findet man die Pflänzchen an der Schwelle zum Teil schief stehend, zum Teil mit schwachen Biegungen, einige nur mit Krümmungen an der Spitze. Nichts destoweniger sind bei genauer Notierung des Standes der aufeinander folgenden Pflanzen auch hier wohl die Grenzen zu bestimmen.

In der folgenden Tabelle giebt die Zahlenreihe I *die Belichtungszeiten*, Zahlenreihe II die an der Schwelle herrschende *Lichtstärke* in Meter-Kerzen, Zahlenreihe III das *Produkt aus Zeit und Intensität* ausgedrückt in Meter-Kerzen-Sekunden.

Um Verwirrung vorzubeugen sei hier noch bemerkt: dass man von *Hefner-Kerzen* spricht, wenn man die Intensität einer Lichtquelle in einer Entfernung von 1 M. meint; von *Meter-Kerzen*, um die in einer Fläche herrschende Lichtstärke auszudrücken, wenn diese Fläche senkrecht auf die Strahlenrichtung steht und in einer Entfernung von 1 M. durch ebensoviel Hefnerkerzen beleuchtet wird; und von *Meter-Kerzen-Sekunden*, wenn man bezeichnen will, dass auf diese Fläche ebensoviel Licht fällt, als wenn es in einer Entfernung von 1 M., während einer Sekunde durch ebensoviel Hefnerkerzen bestrahlt würde.

I	II	III
Belichtungsdauer	Meter-Kerzen	Meter-Kerzen Sekunden
43 Stunden	0,00017	26,3
13 Stunden	0,000439	20,6
10 Stunden	0,000609	21,9
6 Stunden	0,000855	18,6

3 Stunden	0,001769	19,1
100 Min.	0,002706	16,2
60 Min.	0,004773	17,2
30 Min.	0,01018	18,3
20 Min.	0,01640	19,7
15 Min.	0,0249	22,4
8 Min.	0,0498	23,9
4 Min.	0,0898	21,6
40 Sek.	0,6156	24,8
25 Sek.	1,0998	27,5
8 Sek.	3,02813	24,2
4 Sek.	5,456	21,8
2 Sek.	8,453	16,9
1 Sek.	18,94	18,9
$\frac{2}{5}$ Sek.	45,05	18,0
$\frac{2}{25}$ Sek.	308,7	24,7
$\frac{1}{25}$ Sek.	511,4	20,5
$\frac{1}{55}$ Sek.	1255	22,8
$\frac{1}{100}$ Sek.	1902	19,0
$\frac{1}{400}$ Sek.	7905	19,8
$\frac{1}{800}$ Sek.	13094	16,4
$\frac{1}{1000}$ Sek.	26520	26,5

Aus obigen Zahlen geht also als wichtigstes Resultat hervor, dass das Product aus Zeit und Lichtstärke immer dasselbe ist. Man wird allerdings wohl sehen, dass die gefundenen Zahlen einigermassen aus einander gehen. Man müsste, um sehr genaue Zahlen zu erzielen, jeden Versuch einige Male anstellen. Dies wäre natürlich sehr zeitraubend und zudem ziemlich überflüssig; denn wenn auch die Zahlen etwas verschieden sein mögen, so wird das Resultat des Ganzen nicht dadurch verdunkelt. Es zeigt sich ja deutlich, dass wenn man die Keimlinge 40 Stunden belichtet bei $\pm 0,0002$ Meter-Kerzen

noch eben Krümmungen gefunden werden, aber dass, wenn man den 140-millionsten Teil von dieser Zeit belichtet, die Lichtstärke auch 140-Millionen mal so gross genommen werden muss um noch gerade die Krümmungen auftreten zu sehen!

Für die phototropischen Reizschwellen von *Avena sativa* steht also die Lichtstärke in umgekehrtem Verhältnis zu der Belichtungszeit. Wie man auch das Verhältnis zwischen Zeit und Lichtstärke variiert, **das Quantum Licht ist für alle diese Schwellen dasselbe.**

Die Bedeutung dieser Regel wird erst später hervorgehoben werden, nachdem erst untersucht worden ist, in wie weit diese Regel als allgemein gültig betrachtet werden kann.

Versuche mit *Phycomyces nitens*.

Ist die bei *Avena sativa* gefundene Regel für die Schwellenwerte von allgemeiner Geltung? Um dies weiter zu untersuchen, war es erwünscht einen Organismus zu wählen aus einem ganz andern Teil des Pflanzenreiches, und aus mehr als einem Grunde war hierzu *Phycomyces* zu empfehlen. Den Phototropismus an einer einzigen Zelle zu studieren, ist an sich schon von grosser Bedeutung, aber überdies war es darum sehr erwünscht, obengenannte Regel an diesem Pilze zu erproben, da aus der Literatur vielmehr zu folgern wäre, dass diese Regel hier nicht stichhaltig sei.

In diesem Abschnitt werden nur die gewöhnlichen Schwellenwerte von *Phycomyces* besprochen werden; weitere Erscheinungen werden erst später eingehend behandelt werden.

§ 6. Die Kultur.

Bei Oltmanns (1897) findet man schon verschiedene Anweisungen über die Kultur von *Phycomyces*, welche hier zum Teil angewandt wurden.

In kleine Porzellantöpfe (1½ cm. Durchmesser, 1 cm. hoch) wird frisches Brot fest eingeknetet und ein wenig Wasser darauf gegossen. Zehn solche Töpfe werden jedesmal in einer Glasdose sterilisiert, nach der Sterilisation auf jeden ein oder mehr Sporangien geimpft, worauf die Dose in einen Thermostat bei einer Temperatur von 25° C. gestellt wird. Sodann ist der Pilz schon binnen 20 Stunden sichtbar, nach zwei mal 24 Stunden ist die *erste* Generation von Sporangienträgern fast 2 cm. hoch. Nun werden die Töpfe aus der Dose genommen, die Sporangienträger mit einer jedesmal in der Flamme sterilisierten Schere abgeschnitten, oder auch wohl einfach mit der Flamme abgesengt. Viereckige Stücke Stanniol werden auf die abgeschnittenen Kulturen gelegt und an den Rändern der Töpfe nach unten hin ungefaltet; m. a. W. jede Kultur in Stanniol verpackt. Mit einem scharfen Rasiermesser wird ein Einschnitt in das Stanniol über der Kultur gemacht. Diese Methode erwies sich als sehr geeignet und lässt sich für physiologische Versuche empfehlen.

Werden nämlich jetzt die Kulturen bei einer Temperatur von 18—20° weiter gezogen, oder am ersten Tag bei 25°, später besonders bei niedrigerer Temperatur, so findet man nach zwei Tagen die Sporangienträger 3—6 c.M. hoch und für die Versuche äusserst geeignet durch die Ritze hindurchgewachsen. Sie stehen nicht zu dicht aufeinander *in einer Reihe*, und es ist leicht auf solche Weise Licht darauf fallen zu lassen, dass sie sich nicht beschatten.

Unter den Sporangienträgern von 3—6 c.M. mit *dunkeln* Köpfchen, die sich für den Versuch besonders eignen, steht

schon eine *neue* Generation von $\frac{1}{2}$ —2 c.M. mit noch *gelben* Köpfchen bereit. Am Ende des Nachmittags nach Beendigung der Versuche werden die langen Sporangienträger mit der sterilisierten Schere gerade über den Köpfchen der neuen Generation abgeschnitten. Am folgenden Morgen hat dann *diese* Generation die für Versuche geeignete Lebensperiode erreicht, und wieder steht unten ein jüngeres Geschlecht für den folgenden Tag bereit. Dies lässt sich viele Tage wiederholen. Die Methode ist leicht ausführbar und die Kulturen bleiben lange unter gleichen Umständen fortleben. Erst, nachdem durch die jedesmal wiederholte Behandlung, die Infektionen zu stark auftreten, muss die alte Kultur, durch eine der neuen, die immer in Reserve sein müssen, ersetzt werden.

Die Methode von Oltmanns, wobei die verschiedenen Kulturen zusammen in eine einzige feuchte Kammer gestellt werden, ist nicht zweckmässig genug. Jede Kultur wird daher auf eine Kristallisirschale gestellt, worin immer ein wenig Wasser steht um die Atmosphäre feucht zu halten. Diese Schale kommt in die Mitte einer Glasschale von 10 c.M. Durchmesser zu stehen. Über die Kulturen auf dieser grössern Schale werden viereckige, aus dünnem Glas gefertigte, 6 c.M. lange und breite und 12 c.M. hohe Glasglocken gestülpt. Im Hinblick auf die Lichtbrechung ist es nötig diese Glasglocken *viereckig*, nicht rund zu nehmen. So steht nun der Pilz in eigener Atmosphäre und jede Kultur kann vor und während der Versuche verstellt werden, ohne dass der Pilz den geringsten Schaden erleidet, wenn nur starkes Stossen vermieden wird.

Die Kultur findet ganz *im Dunkeln* statt. Dazu wurden über die Glasglocken noch obendrein schwarze Papierhülsen geschoben und über die sämtlichen Kulturen noch schwarze Tücher gelegt.

Will man von dem Wachstum und dem Leben der

Sporangienträger genau unterrichtet sein, so muss man erst die Untersuchungen von Errera (1884) genau studieren. Daraus sei hier nur Folgendes mitgeteilt:

S. 502, 503: „Die Zeit, während welcher die Wachstumsgeschwindigkeit im vierten Stadium nur wenig um das Maximum schwankt, beträgt ungefähr 12–18 Stunden; diese Zeit ist es offenbar, die sich am Besten dazu eignet, den Einfluss äusserer Agentien auf das Wachstum von *Phycomyces* zu erforschen, weil die Wachstumsgeschwindigkeit gross und nahezu constant bleibt.“

Ist das Sporangium braun geworden, so ist das Wachstum sehr gross und erreicht seinen Höhepunkt wenn es „schön schwarz“ ist; so bleibt es stundenlang. Die stündliche Zunahme ist bei 19,4° 3,1–3,6 mM. und bei 13,2° 2–2,5 mM. Das Wachsen findet gerade unter dem Sporangium in einer Zone von 0,2–0,5 mM statt. In Anschluss hieran konstatiert Errera S. 546: „eine hebetropische Krümmung, die ihr Maximum 175–200 μ unter der Spitze hatte.“

Aus diesen genauen Untersuchungen von Errera lässt sich schliessen, dass Sporangienträger von 3–9 cM. ein schnelles, ziemlich gleichmässiges Wachstum besitzen. Für die Beobachtung wurden die Träger von 3–6 cM. gewählt. Die Versuche wurden bei 16–19° C. angestellt.

§ 7. Die Bestimmung des Schwellenwertes.

Während, wie sich oben zeigte, die Kultur des Pilzes nach dieser Methode leicht gelingt, so ist die Bestimmung der Schwellen anfangs ziemlich beschwerlich und erfordert einige Übung. Bei genauer Betrachtung der Träger zeigt es sich, dass oft viele an der Spitze nicht ganz gerade sind, aber kurze Zeit eine schwache Krümmung aufweisen. Dies lässt sich begreifen, da die wachsende Zone sehr

plastisch ist und da tiefer stehende jüngere Träger vielleicht auch wohl einmal einen Kontaktreiz verursachen. Bevor eine Kultur dem einseitigen Lichte ausgesetzt wurde, wurde deshalb immer eine flüchtige Skizze entworfen, von der Stelle und dem Stande derjenigen Sporangienträger welche vollkommen gerade waren. Dazu wurde die Kultur zwischen einem durch schwaches rotes Licht (eine Nernstlampe unter einer Sachschen Glocke mit starker Saffranin-Lösung) beschienenen Papierschirm und einer grossen positiven Linse gestellt. So sah man, wenn man quer durch die Seitenwände blickte bei ungefähr viermaliger Vergrösserung die Sporangienträger mit ihren schwarzen Köpchen sich scharf von dem egalen blassroten Hintergrunde abheben. Dafür wurde also einen Augenblick die Papierhülse abgehoben, die Kultur so gedreht, dass die Träger am günstigsten standen, um durch die Vorderwand später belichtet zu werden und darauf wurde schnell durch die Linse blickend, also senkrecht auf die spätere Lichtrichtung eine Skizze von den aufrechtstehenden Trägern gemacht.

Nun erst wurde die Kultur durch die Vorderwand eine bestimmte Zeit mit einer gewissen Lichtstärke bestrahlt; nach Beendigung der Belichtung wurde sie wieder in die alte Lage versetzt und von Zeit zu Zeit beobachtet, wobei notiert wurde, welcher von den geraden Trägern im Krümmen begriffen war. Auch auf den weiteren Verlauf und auf das allmähliche Verschwinden der Krümmungen wurde geachtet. Ungefähr 15 Minuten nach der Belichtung (manchmal auch früher) fangen die Krümmungen an aufzutreten. Bei der Schwelle beginnt dies nach 15—20 Minuten, nach 25 Minuten gehen die Krümmungen oft wieder zurück, nach 30 Minuten sind gewöhnlich einige Träger schon wieder gerade. Die Krümmung bildet sich in kurzer Zeit dicht unter dem Sporangium und ver-

schwindet (nach Schwellenbelichtung) ebenso schnell wieder; dies kann für einen Träger z. B. innerhalb 5 Minuten vor sich gehen; sodass man zwischen 15 und 25 Minuten nach der Belichtung scharf zusehen muss, damit keine Krümmungen der Beobachtung entgehen. Bei dieser Schwellenbelichtung bleibt also keine Spur von der Krümmung zurück. Belichtet man stark oberhalb der Schwelle so treten Krümmungen auf von $70-90^\circ$ und diese Krümmungen bleiben dann länger bestehen. Hierdurch und durch das so sehr schnelle Wachstum ist die Wachstumszone, welche immer dicht unter dem Köpfchen angetroffen wird, bald aus der gekrümmten Zone fortgeschoben, die Krümmung bleibt dann meist fixiert und das Köpfchen richtet sich danach durch eine Krümmung in der neuen Wachstumszone auf. Die Folge davon ist ein bajonettförmiger Sporangienträger. Übrigens war natürlich in den folgenden Versuchen nur die Rede von schwachen, bald verschwindenden Krümmungen.

Es zeigte sich schon bald, dass die Grenzen nicht sehr scharf zu bestimmen waren, dass sie viel unbestimmter waren und eine ausgedehntere individuelle Variation aufwiesen, als bei *Avena* der Fall war. Es war denn auch nur möglich anzugeben, wo ungefähr die Schwelle liegen musste. Dazu wurde bestimmt, wieviel von den Sporangienträgern bei einer gewissen Intensität und Belichtungsdauer Krümmungen aufwiesen; belief sich dies auf weniger als 50%, so wurden Bestimmungen mit längerer Belichtungszeit gemacht; belief es sich auf mehr als 50%, so wurde kürzer belichtet.

§ 8. Das Ergebnis der Versuche und die individuelle Variation.

Bei fünf sehr verschiedenen Lichtstärken wurden Schwellenbestimmungen ausgeführt. Dabei erhielt ich folgende

Zahlen, die so verzeichnet sind, dass erst die Belichtungsstärke in Meterkerzen angegeben wird, darauf die Belichtungsdauer, dann das Produkt dieser beiden, ausgedrückt in Meter-Kerzen-Sekunden, zwischen Klammern die Anzahl der wahrgenommenen Individuen, schliesslich das Prozent derjenigen, die eine Krümmung aufwiesen.

1,46 M. K.	50 Sek.	73	(36)	14 %
	100 Sek.	146	(30)	50 %
73 M. K.	1 Sek.	73	(28)	32 %
	2 Sek.	146	(27)	63 %
2444 M. K.	$\frac{1}{50}$ Sek.	49	(22)	27 %
	$\frac{2}{25}$ Sek.	196	(23)	87 %
11000 M. K.	$\frac{1}{200}$ Sek.	55	(38)	44 %
	$\frac{1}{100}$ Sek.	110	(40)	52 %
	$\frac{1}{50}$ Sek.	220	(33)	60 %
44000 M. K.	$\frac{1}{400}$ Sek.	110	(28)	50 %
	$\frac{1}{200}$ Sek.	220	(27)	70 %

Sieht man sich nun diese Zahlen an, so muss man dabei stets erwägen, wie aussergewöhnlich gross die individuelle Variation von *Phycomyces* ist. Dies geht besonders aus den Versuchen mit 11.000 M. K. hervor, wo das Prozent der Krümmungen nur sehr langsam steigt. Dasselbe zeigt sich bei Versuchen, die man im zweiten Kapitel beschrieben findet, und von denen hier folgendes Beispiel angeführt wird.

Bei gleichbleibender Intensität krümmten:

nach einer	2 Sek.	langen	Belichtung	0	(0 %)
"	"	4 Sek.	"	1 v. d. 14.	(7 %)
"	"	8 Sek.	"	3 v. d. 12.	(25 %)
"	"	16 Sek.	"	4 v. d. 10.	(40 %)
"	"	32 Sek.	"	18 v. d. 40.	(45 %)

Die phototropische Variabilitätskurve von *Phycomyces* hat also eine *sehr grosse Amplitude und einen sehr schwachen Gipfel*. Mit *Avena* verglichen variiert also *Phycomyces* in viel stärkerem Maasse. Dieser auffallende Unterschied wird gewiss wohl darin seine Ursache finden, dass es sich bei *Phycomyces* um eine *einzig*e Zelle handelt, bei *Avena* aber tatsächlich um die gesamte Reaktion eines Komplexes von *zahlreichen*, phototropisch empfindlichen Zellen.

Zieht man nun diese starke Variation in Betracht und bedenkt man dabei, *dass die grösste Lichtstärke 30.000 mal stärker ist, als die schwächste*, so wird es einem klar, dass auch für *Phycomyces* dieselbe Regel als für *Avena* gilt, n.l. **dass für die Reizschwelle das Produkt aus Zeit und Lichtstärke konstant ist.**

Nimmt man wieder als Schwelle das Quantum wobei $\pm 50\%$ der Individuen eine eben wahrnehmbare Krümmung aufweist, so folgt aus den Zahlen, dass die Schwelle ungefähr zwischen 100 und 150 Meter-Kerzen-Sekunden liegt. Wenn also eine *Phycomyces*-Kultur so viel Energie erhält, als sie von 100—150 Hefner-Kerzen empfängt, die sie in einer 1 M. grossen Entfernung während einer Sekunde bestrahlen, so führen im Durchschnitt 50% der Individuen eine Krümmung aus, und est ist in diesem Falle durchaus gleichgültig, wie diese Quantität Energie über Zeit und Intensität verteilt wird.

§ 9. Das Resultat.

Für zwei sehr verschiedene Organismen aus dem Pflan-

zenreich ist jetzt also bewiesen, dass die Quantität Energie, die erfordert wird, um einen konstanten phototropischen Effekt, n.l. eine makroskopisch noch gerade sichtbare Krümmung zu erzielen, für eine Pflanzenart konstant ist. Für diesen konstanten Effekt ist eine konstante Quantität Energie nötig und es ist also für die Pflanze gleichgültig, wie diese Energie, über Zeit und Intensität verteilt, zugeführt wird. **Die Pflanze empfindet nur die Quantität Energie als Reiz**; die Zeit und die Intensität sind nichts mehr als Faktoren von der Energiemasse. Nur diese Quantität Energie wirkt als Reiz, für die Pflanze selbst besteht weder die Intensität, noch die Zeit als eine absonderliche Grösse. Der Begriff Präsentationszeit hat darum nur für den Pflanzenphysiologen existiert, nicht für die Pflanzen.

Weiter erhellt aus diesen Versuchen, dass **bei jeder Intensität positiver Phototropismus auftreten kann**, auch bei jenen hohen Intensitäten, wogegen nach der herrschenden Auffassung die Pflanze indifferent wäre, oder wobei sogar negativer Phototropismus aufträte. Auch diese hohen Lichtstärken bewirken positive Reaktion, wenn nur eine kleine Quantität von diesem Lichte zugeführt wird, da nicht die Intensität an sich, sondern nur die Quantität Licht für die Reaktion der Pflanze entscheidend ist. Für weitere Auseinandersetzungen hierüber verweise ich nach dem dritten Kapitel.

Weiter sei noch bemerkt, dass in diesen Versuchen bei solch einer weiten Variation von Zeit und Intensität von der Existenz einer absoluten Zeit- oder Intensitätsschwelle also nichts zu spüren war. Von einer Annäherung an eine Zeitgrenze ist bei *Avena* sogar bei $\frac{1}{1000}$ Sek. Belichtungszeit nichts zu spüren,

und eigentlich ebensowenig von einer Annäherung an eine Intensitätsgrenze bei einer Lichtstärke von 0,0002 M. K. Für diesen letzten Umstand sei noch nach § 11 verwiesen.

Auch erweist es sich als nötig, dass bei der Beschreibung von Versuchen auf diesem Gebiet, sowohl die Reizdauer als die Reizintensität angegeben wird, weil bei der Erwähnung der Zeit oder der Intensität allein die Grösse des Reizes unbekannt ist.

Literaturbesprechung.

§ 10. Über die Methode.

Im Hinblick auf eine vor kurzem veröffentlichte Untersuchung wäre es zunächst angebracht, auf die hier behandelte Beobachtungsmethode zurückzukommen.

Polowzow (1909) sagt S. 164: „*Darum ist es sehr wünschenswert, die feineren Methoden der Tierphysiologie und der experimentellen Psycho-Physiologie, die Hundertstel und Tausendstel der Sekunde festzustellen erlauben, auch in der Pflanzenphysiologie einzuführen.*“ Wenn auch ein jeder der Anwendung feinerer Methoden seinen Beifall schenken wird, besonders wenn man vermeiden kann, auch die Auffassungen der Psycho-Physiologie direkt mit einzuführen, so muss man doch eingestehen, dass die Methode des makroskopischen Wahrnehmens von Polowzow einseitig verurteilt wird, u. a. S. 137:

„*Die Angaben über die „eben merklichen Bewegungen“ auf Grund der Beobachtung mit unbewaffnetem Auge können aber ebensowenig als wissenschaftlich gültige anerkannt werden, wie etwa die Bestimmungen der eben merklichen Temperatur- oder Druckverhältnisse in unseren Experimenten auf Grund von Angaben unserer unmittelbaren Temperatur- oder Druck- und Tastschwächen.*“

Diese Vorstellung ist ungerecht. Mikroskopisch beobachten ist ausgezeichnet, dies geht aus den Versuchen von Polowzow selbst hervor, aber die makroskopische Beobachtung kann ebenso gut erfolgreich sein und hoffentlich werden die hier ausgeführten Versuche genug dafür sprechen. Ob die Methode der makroskopischen Beobachtung richtig ist, hängt nur von dem Werte ab, den man den auf diese Weise gefundenen Zahlen beilegt. Der Unterschied besteht hierin, dass man bei mikroskopischem Wahrnehmen ein *früheres*, weniger vorgeschrittenes Stadium der Reaktion bestimmen kann. Für das Feststellen der Regeln des „*phototropischen Effektes*“ wählt man einen konstanten Effekt, den man jedesmal erreichen will; ob nun die *mikroskopisch* oder die *makroskopisch* eben merkliche Reaktion sich hierfür am meisten eignet, soll aus dem Ergebnis der Versuche hervorgehen. Da sich nun bei diesen Versuchen gezeigt hat, dass sogar in einem weit vorgerückten Stadium der Reaktion für den phototropischen Effekt eine so einfache Regel gilt, ist es nicht nötig bei derartigen quantitativen Untersuchungen mikroskopische Beobachtung einzuführen. Es ist auch einleuchtend, dass es noch um so merkwürdiger ist, wenn diese einfache Regel sogar bei einem weit vorgerückten Stadium der Reaktion deutlich hervortritt. Überdies ermöglicht die makroskopische Methode die Ausführung von Versuchen in grösserem Umfang ohne zu grossen Zeitverlust, mit einer grossen Zahl von Individuen, wodurch wieder viele Fehler eliminiert werden. Die *absoluten* Werte der Zahlen, z.B. bei der Reaktionszeit, werden sich natürlich beim mikroskopischen und beim makroskopischen Wahrnehmen verschieden gestalten. Aber diesem absoluten Wert habe ich in diesen Untersuchungen nie irgend eine Bedeutung beigemessen und in dem Falle, wo später auch einige Reaktionszeiten bestimmt wurden, sind diese Zahlen nur gegenseitig ver-

glichen worden, wozu man auch bei der makroskopischen Beobachtung völlig berechtigt ist.

Wir wollen aber im Hinblick auf Polowzows Versuche noch auf einen wichtigeren Umstand aufmerksam machen. Polowzow findet mikroskopisch beobachtend, dass die Reaktion, z. B. beim geotropischem Reiz, nahezu sofort einen Anfang nimmt. Beobachtet man *makroskopisch*, so ist die Reaktion frühestens nach ungefähr 30 Minuten sichtbar. Bestimmt man den Winkel, den die Achse des noch aufrecht stehenden Pflanzenteiles mit der Richtung der äussersten Spitze bildet, wenn die Krümmung „*eben merklich*“ genannt wird, so findet man z. B. für *Avena* diesen Winkel noch deutlich kleiner als 5° , ungefähr 2° — 3° . Bei $2\frac{1}{2}^\circ$ Ablenkung ist die Krümmung also bei *Avena* makroskopisch sichtbar, und um die Krümmung von 0° auf $2\frac{1}{2}^\circ$ zu bringen braucht man also mindestens 30 Minuten. Verfolgt man nun aber die Krümmung, indem man fortwährend die Winkel misst, so zeigt es sich, dass die Krümmung sehr viel schneller vor sich geht und jede folgende Viertelstunde jedesmal wohl 15° zunehmen kann.

Bei schon früher verrichteten Untersuchungen wurde bei einer grossen Zahl von *Avena*-Keimlingen der Verlauf der *phototropischen* Reaktion mittelst Winkelmessung beobachtet, und zwar alles makroskopisch. Immer bekommt man hierbei ein ähnliches Resultat; zwei Beispiele mögen genügen:

I

Nach einer 48 Minuten langen Belichtung	4°	} Mittlerer Ablenkungswinkel von 4 Keimlingen.
„ „ 60 „ „ „	14°	
„ „ 74 „ „ „	30°	
„ „ 90 „ „ „	45°	

II.

Nach einer 48 Minuten langen Belichtung	$2\frac{1}{2}^{\circ}$	} Mittlerer Ablenkungswinkel von 4 Keimlingen.
„ „ 60 „ „ „	16°	
„ „ 74 „ „ „	31°	
„ „ 90 „ „ „	45°	

In den ersten 48 Minuten wird also im Durchschnitt $2\frac{1}{2}^{\circ}$ und 4° erreicht, in den folgenden 42 Minuten nimmt die Krümmung gut 40° zu. Ein jeder, der derartige Messungen verrichtet, wird ein ähnliches Resultat erzielen. Mit Bestimmtheit lässt sich hieraus schliessen, dass die von Polowzow direkt wahrgenommene Reaktion entweder nicht in unmittelbarer Beziehung zu der auf einmal



Fig. 1

makroskopisch sichtbar werdenden Krümmung steht, oder kurz vor diesem Sichtbarwerden ziemlich plötzlich in eine ganz neue Phase tritt. Fig 1, welche den Verlauf der

makroskopisch sichtbaren Reaktion darstellt, zeigt dies aufs deutlichste. Dies beweist, dass die von Polowzow mikroskopisch wahrgenommenen Tatsachen nicht zu einem allgemeinen Urteil über den weiteren Verlauf der Reaktion, jedenfalls nicht bei phototropischen Reizen, berechtigen.

Es wird also mit Nachdruck hervorgehoben, dass das makroskopisch eben Merkwürdigen der phototropischen Reaktion nicht nur ein willkürlich gewählter Moment in einer schon lange Zeit eingetretenen Reaktion ist, sondern, dass dieses makroskopisch Sichtbarwerden, sehr bestimmt den allerersten Anfang einer neuen Phase angibt, in welche die Reaktion eben oder höchstens seit 2—3 Minuten getreten ist.

§ 11. Angaben über phototropische Schwellen.

Während bis auf heute fast nichts über diesen Gegenstand bekannt war, erschien im Laufe des Jahres 1908 eine wichtige Untersuchung von Fröschel. Nachdem Herr Professor Went in der Versammlung der „*Koninklijke Akademie van Wetenschappen in Amsterdam*“ über die in diesem Kapitel behandelten Versuche berichtet hatte und das kurze Resultat in den „*Proceedings*“ erschienen war, lernte ich erst durch ein Referat, darauf durch freundliche Bemühungen Herrn Fröschels selbst, dessen Untersuchungen kennen. Daher kam es, dass in dem kurzen Bericht bei der Literaturangabe das neue, von Herrn Fröschel gefundene Resultat, nicht damals schon die ihm gebührende Erwähnung fand.

In dieser Untersuchung nun findet sich für Keimlinge von *Lepidium sativum*: „*dass das Produkt aus Lichtintensität und Reizdauer stets den gleichen Wert haben muss, um noch eben merkbare Reaktionen zu erzielen.*“ Hieraus

geht also hervor, dass Fröschel schon genau dasselbe Resultat für einen dicotylen Keimling gefunden hatte. Die zwei äussersten Bestimmungen ergaben folgende Zahlen :

0,206 N. K.	32,5 Minuten.
211,891 N. K.	1,9 Sekunden.

Das Produkt beträgt hier also ungefähr 400 Meter-Kerzen-Sekunden. Hieraus schliesse man aber nicht, dass *Avena* ungefähr 20-mal empfindlicher sei. Der absoluten Grösse dieser Zahlen soll man nicht zu grossen Wert beilegen.

Fröschel stellt sein Resultat überdies in einer Hyperbelform dar. Da graphische Vorstellungen nur zur Verdeutlichung dienen, sind sie weniger zu empfehlen, wenn, wie hier der Fall ist, eine einfache Regel vorliegt. „*Das Produkt aus Zeit und Intensität ist konstant,*“ ist eine Regel, die an Klarheit nichts zu wünschen übrig lässt und in der Hyperbelform nicht anschaulicher hervortritt, sonst wäre dieses wichtige Resultat Bachs Aufmerksamkeit nicht entgangen, der seine Zahlen für Zentrifugalkraft in einer Hyperbelform darstellt. Der Gedankengang und die Auffassungen, welche Fröschel mit seinem Resultat verknüpft, sind dieselben, wozu die hier beschriebenen Versuche auch mich geführt haben. Zu den Versuchen mit *Avena* und *Phycomyces* gesellt sich also noch ein Beispiel einer dicotylen Pflanze und es zeigt sich von neuem, wie allgemein gültig die hier gefundene Regel ist. Die Untersuchung von Fröschel ist die einzige, nach modernerer Auffassung angestellte, welche hier in Betracht kommt. Was in frühern Jahren über phototropische Reizschwellen untersucht worden ist, bezieht sich entweder auf das Bestimmen einer Zeit- oder einer Intensitätsgrenze.

Wiesner (1878) versuchte für verschiedene Planzen die *Intensitätsschwelle* festzustellen. So findet er z.B., dass bei Epicotylen von *Phaseolus multiflorus* die Grenze gerade bei

0,054 N. K. liegt; über Epicotylen von *Vicia Faba* sagt er: „Bei 10 und 11 M. Entfernung (= 0,054 N. K.) ist selbst nach 48 Stunden kein Heliotropismus mehr bemerklich,” u. s. w.

Figdor (1893) suchte ebenfalls die Intensitätsschwelle zu erforschen und konstatiert zum Schluss u. a. S. 56:

„Indem ich die Resultate der eben angeführten Versuche zusammenfasse, ergibt sich, dass bei *Lepidium sativum*, *Amarantus melancholicus ruber*, *Papaver paeoniflorum* und *Lunaria biennis* die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit bei einer Entfernung von 7 M. von der Lichtquelle noch nicht erreicht wurde, mithin die heliotropische Empfindlichkeit kleiner als die Intensität 0,0003262 Norm. Kerzen ist.“

Aus einer Arbeit von v. Guttenberg (1907) citieren wir das Folgende: „Es zeigte sich, dass bei einer Intensität von 0,0004 H. K. vertikal aufrecht stehende Pflanzen (*Avena*-Keimlingen) nach 24 Stunden eben keine Krümmung zum Lichte mehr zeigten . . .“ aber sodann fügt er hinzu: „wogegen Pflanzen, die unter Ausschluss einseitiger Schwerewirkung am Klinostaten bei einer Lichtstärke von 0,000008 H. K. rotierten, nach 24 Stunden von der zum Lichteinfall senkrechten Ausgangslage um 30°, 35°, 35°, 50°, abgewichen waren. Die Reizschwelle liegt also noch unter 0,000008 H. K.“ Wir konnten aber diese Angabe nicht bestätigen. Bei einigen Versuchen, welche unter Ausschluss einseitiger Schwerewirkung am Klinostaten angestellt wurden, zeigte sich jedenfalls das Resultat, dass die Reizschwelle nicht in einer merklich niedrigeren Intensität gefunden wurde als bei den aufrecht stehenden Keimlingen. Es ist ausserdem auch fast unglaublich, dass die Schwere bei aufrecht stehenden Keimlingen einen so starken Einfluss haben würde, dass die Intensitätsschwelle mindestens 50-mal grösser wäre, als unter Ausschluss einseitiger Schwerewirkung.

Für die phototropische *Präsentationszeit* gibt Czapek

(1898) beiläufig in seiner Untersuchung über Geotropismus ein Paar Angaben und sagt daselbst S. 185:

„*Meine Versuche ergaben für Phalaris und Avena bezüglich Phototropismus 7 Minuten Präsentationszeit und zwar gilt dieser Wert für verschiedene Kulturrassen dieser Pflanzen.*“ Die gebrauchte Lichtstärke wurde hierbei nicht angegeben, hat aber bestimmt mehr betragen, als bei einer 7 Minuten langen Exposition bei *Avena* nötig ist.

Eine absolute Zeit- oder Intensitätsschwelle ist nicht zu erwarten; welche schwache Intensität man auch benutzt, es entstehen immer noch Krümmungen. Wie früher schon gesagt, ist das Bestimmen der Schwellen bei schwachem Licht äusserst schwierig, da die Krümmungen unbestimmt sind und sich auch nach unten hin fort-pflanzen. Das versteht sich wenn man bedenkt, wie die Reizwirkung, zwei Tage lang einwirkend, während einer ganzen Periode im Leben eines Keimlings fort-dauert, oder bei einer Pflanze wie *Phycomyces* länger dauern würde, als die Zeit des normalen Wachstums selbst.

Von einer absoluten Zeitschwelle war ebensowenig etwas zu merken.

Die Zeitschwelle scheint man im Allgemeinen viel zu hoch anzunehmen. Vor kurzem noch glaubt Ohno (1908) in einer Abhandlung sich darauf verlassen zu können, dass die Präsentationszeit von *Avena* 8 Minuten wäre, (siehe z. B. S. 618). Die Lichtstärke wird nicht erwähnt; es wurde eine Nernstlampe in einer 50 cM. Entfernung gebraucht, woraus sich die Lichtstärke auf zirka 200 M. K. berechnen lässt. Die Präsentationszeit beläuft sich hierbei nicht auf 8 Minuten, sondern auf $\pm \frac{1}{10}$ Sekunde.

Es wird sich aber im dritten Kapitel zeigen, wodurch man in den früheren Arbeiten solche hohe Werte gefunden hat.

Weiter sei hier auf eine Untersuchung von Pringsheim (1906) hingewiesen: „*Einfluss der Beleuchtung auf die helio-*

tropische Stimmung. Pringsheim wählt hier als Mass für die Lichtwirkung die Reaktionszeit, und sagt S. 273: „Die Messung der Perzeptionszeit erwies sich als nicht so zweckmässig schon wegen der zur Beobachtung unvermeidlichen Belichtung und wegen der längeren Dauer der Versuche.“

Hätte Pringsheim nur die Präsentationszeit als Mass gewählt, er würde ganz andere Resultate erzielt haben. Wo er fand, dass in stärkerem Lichte die Reaktionszeit länger werden kann als in schwächerem Lichte, schliesst er hieraus in einem Kapitel über „Einfluss kurzer Vorbeleuchtung“ S. 279:

„Nachdem ich vorher gefunden hatte, dass die Reaktionszeit durch Erhöhung der Stimmung herabgesetzt werden kann, liessen diese Resultate nur eine Deutung zu, dass nämlich *der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit bei starkem Licht nur der Erhöhung der Stimmung dient, und dass während dieser Zeit die Richtung der Beleuchtung ohne Bedeutung ist.* Die Verzögerung der Reaktion niedrig gestimmter Pflanzen bei hellem Licht rührt also daher, dass eine gewisse Zeit gebraucht wird, um die Stimmung auf eine Höhe zu bringen, wo tropistische Reizung stattfindet. *Bis dahin sind die Pflanzen indifferent gegen die Lichtrichtung, wie in der eigentlichen Indifferenzzone, die den Übergang vom positiven zum negativen Heliotropismus vermittelt.*“

Und weiter S. 280:

„*Ein Keimling mit niedriger Stimmung wird hell beleuchtet. Es findet keine tropistische Reizung statt, die Pflanze ist heliotropisch indifferent.*“

Nachdem sich nun erwiesen hat, dass sogar die *allerhöchsten* Intensitäten gerade sofort positiven Phototropismus erregen, folgt hieraus, dass obige Auffassung unrichtig ist, und dass man zu der damit verknüpften Vergleichung mit den Adaptationserscheinungen des menschlichen

Auges jedenfalls nicht aus obigen Gründen berechtigt ist. Gerade im späteren Teil der Belichtungszeit liegt die Ursache der Verlängerung der Reaktionszeit, nicht im ersten Teil. Indessen wird diese Erscheinung im dritten Kapitel ausführlich behandelt werden. Zugleichzeit wird sich dann die Gelegenheit bieten, auf die hierauf Bezug nehmenden Untersuchungen von Oltmanns (1897) aufmerksam zu machen. Vorläufig sei hier nur gesagt, dass Verlängerung der Reaktionszeit, sogenanntes Indifferentsein und Negativreagieren Erscheinungen sind, die nicht von der Intensität an sich, sondern von der zugeführten Energiemenge abhängen. Bei jeder Intensität kann positiver Phototropismus beobachtet werden.

Ähnliche Erscheinungen auf anderem Gebiet.

§ 12. Für den Geotropismus.

Nach Beendigung der oben beschriebenen Versuche war es eine gewisse Überraschung einige Ergebnisse in der Untersuchung von Bach (1907) zu bemerken, die ich zufällig erst spät kennen lernte. Indessen ist es auch Fröschel aufgefallen, dass Bachs Versuche zu einem derartigen Resultat geführt hatten, als die von ihm angestellten phototropischen Versuche.

In dem Kapitel: „*Einfluss des Zentrifugierens auf die Präsentationszeit*“ (S. 86) gibt Bach in Tab. 35 und 36 die Präsentationszeiten bei verschiedenen Zentrifugalkräften.

Nimmt man nun das Produkt aus Zeit und Beschleunigung, so erhält man eine Reihe von Zahlen, die zwar ein wenig variieren, aber nicht in einer bestimmten Richtung grösser oder kleiner werden.

Als Beispiel werden hier die kleinste und grösste Beschleunigung, womit Bach arbeitete, angeführt:

Beschleunigung	Zeit	Produkt in g- Minuten
0,13—0,15 g	50 Min.	6,5—7,5
22,1 —32,6 g	¼ Min.	5,5—8,2

Die grösste Kraft ist $\pm 200 \times$ die kleinste Kraft, das Produkt ist dasselbe. Stellt man dieses wichtige Resultat graphisch dar auf dieselbe Weise, wie Bach solches tut, so erhält man eine Hyperbel. Dies macht das Ergebnis nicht deutlicher, da offenbar die Hyperbelfigur einen falschen Eindruck erregt. Auf Seite 88 n. l. sagt Bach: „*Betrachten wir die Kurve, so finden wir auch hier im Anfang ein sehr schnelles Fallen der Praesentationszeit*“ u. s. w.

Die Hyperbel macht den Eindruck, dass die Werte erst schnell abnehmen, dass sodann ein Wendepunkt eintritt, nach welchem die Werte nur langsam mehr abnehmen. (Siehe auch Linsbauer 1908, 431—435). Dieser Wendepunkt besteht in Wirklichkeit nicht und ist nur die Folge einer zu arithmetischen Betrachtung der Figur.

In Wirklichkeit fällt die Präsentationszeit gleichmässig; jedesmal wenn die Kraft verdoppelt ist, hat die Zeit wieder bis zur Hälfte abgenommen. Ein Fallen von 16 Min. bis auf 8 Min. ist durchaus nicht ein „*schnelleres Fallen*“ als die Abnahme von 1 Min. bis auf ½ Min.

Weiter untersucht Bach die „*Präsentationszeit in ihrer Abhängigkeit von der verschiedenen Angriffsrichtung der Schwerkraft*“. Fügen wir zu den hier gefundenen Zahlen wieder das Produkt, so bekommen wir:

	g	Zeit	Produkt
Bei 90°	1,00 g	7½ Min.	7,5
60'	0,87 „	10 „	8,7
45°	0,71 „	11½ „	8,2
30°	0,50 „	14 „	7
15°	0,26 „	18 „	4,7

Zwischen 90° und 30' bleibt das Produkt anscheinend konstant, unter 30' wurde ein kleinerer Wert gefunden.

Es ist hier aber nicht die Stelle auf die Zahlen von Bach näher einzugehen, um so mehr nicht da eine ausführliche und genaue Untersuchung über diesen Gegenstand im Botanischen Institute zu Utrecht angestellt wird.

Zwischen 0,15 g und 30 g und bei Winkeln von 90° bis 30' ist allem Anschein nach das Produkt aus Zeit und Reizstärke konstant. Dieses Ergebnis hat ebenso auch Fröschel frappiert, besonders da diese Resultate dem Lichte und der Schwerkraft eine grosse Übereinstimmung zu geben scheinen. Der Begriff Schwerkraft wartet aber noch von physischer Seite auf eine nähere Auseinandersetzung.

Von praktischem Interesse für den Physiologen ist die Tatsache, dass der Schwerereiz denselben Regeln folgt, wie der Lichtreiz. Auch hier wird die Grösse des Reizes durch Zeit und Intensität zusammen bestimmt und hat die sogenannte Präsentationszeit an sich keinen besonderen Wert.

Für bestimmtere Schlussfolgerungen muss man das Resultat der oben angekündigten Untersuchung abwarten. Dass sich aber die Bedeutung, welche man Begriffen wie Präsentationszeit u. A. beilegt, nicht nur für den Lichtreiz sondern auch für den Schwerereiz ändern wird, scheint man als gewiss annehmen zu dürfen. Im vierten Kapitel möchte ich hierauf noch zurückkommen.

§ 13. Aus der tierischen und menschlichen Physiologie.

In der letzten Zeit lenkt man immer mehr die Aufmerksamkeit auf Analogien, die sich zwischen Erscheinungen in der Physiologie des Menschen und der Pflanzen darbieten.

Das Aufspüren dieser Analogien ist natürlich anerkenntniswert, allein es will mir scheinen, dass man oft lieber nach den Analogien zwischen dem Menschen und der Pflanze als nach der Verwandtschaft zwischen pflanzlichen und physikalisch-chemischen Erscheinungen sucht.

Indessen bleibt es für einen Zusammenhang der Tatsachen immerhin interessant, auch auf die Erscheinungen bei Mensch und Tier, wenn auch nur sehr kurz, aufmerksam zu machen.

Bei einer Vergleichung der Reizerscheinungen beim Mensch und bei der Pflanze sollte man äusserst vorsichtig sein. Die Lichtkrümmung der Pflanze und die Gesichtsempfindung des Menschen stellt man gewöhnlich ohne weitere Analysierung als Parallelen dar und als eine Folge hiervon vergleicht man die „Empfindlichkeit“ der Pflanzenzelle nicht mit der „Empfindlichkeit“ etwa einer Netzhautzelle, sondern viel zu oft mit der wirklichen psychischen Empfindung im menschlichen Gehirn.

Man kann ebenso gut und wahrscheinlich mit mehr Recht den phototropischen Prozess nur mit einem Teil des Reizprozesses beim Menschen parallel stellen, oder wenigstens diese beiden Prozesse nur zum Teil zusammengehen lassen. Besonders wichtig wäre dabei dann die Beobachtung der Veränderungen, welche in der Netzhaut durch das Licht stattfinden.

Eine ausführliche Beschreibung derselben gibt Garten (1908) in: *„Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht“* in dem Handbuch von Graefe-Saemisch.

Da aber über die quantitative Beziehung zwischen Lichtreizen und diesen Netzhautveränderungen, wie die Zapfenkontraktion, die Pigmentwanderung und die Bleichung des Sehpurpurs, jetzt noch fast nichts bekannt ist, wenigstens zu wenig, um eine Vergleichung vorzunehmen, so entbehren wir, leider, noch die Daten, um festzustellen,

in wie weit die bei dem Phototropismus der Pflanze gültige Regel auch in Bezug auf diese Veränderungen in der Netzhaut angewendet werden darf.

Über die *photoelektrische Reaktion* des Auges ist aber mehr bekannt.

Der auch im Dunkeln stets anwesende Ruhestrom, wobei die Stäbchenschicht sich z.B. der Nervenfaserschicht gegenüber negativ, der Sehnerv den seitlichen Bulbusteilen gegenüber positiv verhält, wird durch einen Lichtreiz plötzlich verstärkt. Die quantitative Beziehung zwischen Lichtreizen und diesem Retinastrom hat u. A. de Haas (1903) einer näheren Untersuchung unterworfen. Das Auge eines *Laubfrosches* wurde gereizt. Die Dauer und die Stärke des Lichtreizes wurde variiert und zwar so, dass das Produkt aus beiden konstant blieb. Darauf wurde bestimmt ob der Ausschlag, den man dabei am Galvanometer beobachtete, immer dieselbe Zahl anwies. In den Versuchen auf S. 57 wurde die Reizdauer variiert von 0,01 bis 0,36 Sek. und dabei erwies sich der Ausschlag durchaus konstant. Sodann untersuchte de Haas S. 58 und 59, in wie weit diese Regel auch weiter gültig bleibt. Hier reizte er aber nicht mehr mit derselben Quantität Energie, wie in den Versuchen auf S. 57, sondern mit einer Quantität, welche 400-mal grösser war. Er reizte dann 4 Sek., 8 Sek., 12 Sek. und fand, dass der Effekt bis 8 Sek. konstant bleibt.

Aus diesen zwei Reihen von Versuchen zog er nun den Schluss, dass also *bei kürzerer Belichtungsdauer als 8 Sek. der Effekt nur durch die ganze Lichtenergie bestimmt wird*, aber dass dies bei 12 Sek. und länger nicht mehr gilt. Es bleibt aber möglich, dass, wenn bei diesen Bestimmungen für längere Belichtungszeiten nicht ein 400-mal grösserer Reiz gebraucht worden wäre, diese Regel auch bei noch längern Belichtungszeiten gültig befunden wäre.

Die Grenzen, welche hier der Regel gesetzt werden, hängen wahrscheinlich von dem konstanten Effekt ab, an dem man die Regel erproben will. Bei diesem sehr starken Reiz zeigt es sich jedenfalls, dass die Regel bei einer Zeitdauer von wenigstens 0,01 Sek. bis 8 Sek. gültig ist.

Die Gesichtsempfindung des Menschen.

Im Anschluss an das Vorstehende sei nun erörtert, wie der verschieden variierte Lichtreiz vom Menschen wahrgenommen wird. Hierüber sind verschiedene Arbeiten erschienen. Aus diesen Untersuchungen geht als Endresultat hervor, dass für die Schwelle der Gesichtsempfindung das Produkt aus Zeit und Intensität nur innerhalb ziemlich enger Grenzen constant ist. Die Erfahrungen der verschiedenen Untersucher gehen hier einigermaßen auseinander.

Zuerst fand Bloch (aus Charpentier oder Nagel citiert), dass bei Belichtungszeiten von 0,00173 Sek. bis 0,0518 Sek. für die Schwellen der Wahrnehmung die Zeit in umgekehrtem Verhältnis zu der Lichtstärke stand. Später hat Charpentier (1890) eine ähnliche Untersuchung wiederholt.

Das Resultat, das dieser Forscher erhielt, geht am besten aus seinen eigenen Worten hervor. Er macht auf Seite 122—123 folgende Schlüsse:

„Nous avons vu le minimum perceptible varier pour des durées de l'excitation allant de $\frac{2}{1000}$ à $\frac{125}{1000}$ Sec. Dans ces conditions le minimum perceptible varie toujours sensiblement en raison inverse de la durée de l'excitation.”

„Si la lumière est intense, elle produira cet effet en moins de temps, si elle est faible, elle devra, par contre durer davantage.”

„Pour que la sensation se produise il faut, que sur une zone rétinienne donnée et dans un certain temps, il arrive pour ainsi dire une masse constante de lumière, peu importe

que cette masse se distribue sur un grand ou sur un petit espace et qu'elle arrive vite ou lentement sur la rétine.

C'est là un fait important, dont il conviendra de rechercher les analogies sur d'autres territoires sensoriels."

Es zeigt sich hier wohl, wieviel Wichtiges Charpentier noch hinter dieser Regel ahnt.

Dasselbe Resultat hat auch Henri (1896) erhalten. Weiter hat auch de Haas (1908) etwas Ähnliches konstatiert, jedoch für einen Effekt nicht an der Schwelle, sondern noch darüber. Es stellte sich hierbei heraus, dass beim Variieren der Reizdauer von 0,001 Sek. bis 0,04 Sek. die Lichtempfindungen sich völlig gleich waren, wenn man nur dafür sorgte, dass die Intensität sich umgekehrt zu der Belichtungszeit verhielt. Aus dieser Tatsache folgt, dass auch noch für einen Effekt über der Schwelle der Wahrnehmung diese Regel innerhalb gewisser Grenzen konstatiert werden kann.

Gryns und Noyons (1905) bestimmten die absolute Quantität Energie, welche dem Auge zugeführt werden musste, damit eine Empfindung erregt würde. Sie fanden, dass an der Grenze des Sichtbaren die Quantität Energie nicht konstant ist. Die Quantität weist bei einer Belichtungszeit zwischen 0,002 und 0,004 Sek. ein Minimum auf, steigt aber darüber und darunter wieder. Während also dieses Ergebnis mit dem obigen im Widerspruch scheint, ist vor kurzem ein Resultat gefunden worden (Siehe *Festschrift f. Hermann*), das wieder mit den erstgenannten übereinstimmen soll. Es gelang mir aber noch nicht diese Arbeit kennen zu lernen.

Die meisten Untersucher stimmen also hierin überein, dass zwischen gewissen Grenzen die Regel von dem konstanten Produkt für die Schwelle der Gesichtsempfindung gültig ist; die Zahlen für die kürzesten und die längsten Belichtungszeiten verhielten sich dabei als 1:40—60.

Man sieht hieraus, dass die Grenzen sehr eng sind, viel enger noch als bei der photoelektrischen Reaktion, wo für einen sehr starken Effekt die Zeiten innerhalb welchen die Regel Gültigkeit besitzt, sich verhalten wie 1:800 (die Regel hatte noch bei 0,01 Sek. ihre Gültigkeit, darunter wurde keine Bestimmung gemacht). Über die noch einfacheren Reaktionen, die sich in verschiedenen Netzhautveränderungen offenbaren, liegen noch keine Versuchsergebnisse vor, die sich mit obigen vergleichen liessen.

Die Möglichkeit, dass die Regel für die Reizschwelle dieser Reaktionen innerhalb weiterer Grenzen nachweisbar ist, wäre nicht ausgeschlossen.

§ 14. In der Photochemie.

Nachdem ich im Vorstehenden auseinander gesetzt habe, wie die bei der Pflanze gefundene Regel sich auch in sehr beschränktem Sinne bei der tierischen Gesichtsempfindung beobachten lässt, erachte ich es von grosser Wichtigkeit, jetzt zu konstatieren, welche Regel auf dem Gebiete der Photochemie gilt. Bunsen und Roscoe (1862) finden als Ergebnis ihrer Untersuchungen S. 538:

„dass innerhalb sehr weiter Gränzen gleichen Produkten aus Intensität und Insolationsdauer gleiche Schwärzungen auf Chlorsilberpapier von gleicher Sensibilität entsprechen“.

Nernst sagt S. 731:

„Eine reichhaltige Erfahrung ferner hat zu dem Ergebnis geführt, dass im allgemeinen bei Belichtung eines photochemischen Systems die Wirkung nur durch die Menge des auffallenden Lichtes bedingt wird und davon unabhängig ist, in welcher Zeit die gleiche Anzahl gleichartiger Schwingungen dem System zugeführt werden. Man spricht diesen Satz gewöhnlich dahin aus, dass bei Anwendung gleichartigen Lichtes die photochemische Wirkung nur von dem Produkte aus Intensität und Belichtungsdauer abhängig ist“.

Und Ostwald formuliert dasselbe Gesetz in der folgenden Weise (S. 1047):

„dass der photochemische Effekt gleich dem Produkt aus Zeit und Intensität ist“.

Nun hat sich dasselbe ergeben für einen phototropischen Effekt bei der Pflanze (nämlich die Schwelle der mit dem unbewaffneten Auge sichtbaren Reaktion); wie nahe liegt also die Schlussfolgerung, dass ein photochemischer Prozess die Grundlage des Phototropismus ist! Und wie auffallend ist dann die Tatsache, dass auch für den geotropischen Effekt dasselbe zu gelten scheint; welcher Prozess bildet dann die Grundlage des Geotropismus?

Es ist das Verdienst Czapeks, dass er schon 1902—1903 konstatiert hat, dass in der Tat sowohl bei einem Licht- als bei einem Schwerereiz ähnliche chemische Erscheinungen auftreten. Und für phototrope Tiere hat Wolfgang Ostwald (1908) in einer schönen Untersuchung ähnliche photochemische Wirkungen konstatiert. Später wird sich die Gelegenheit bieten, auf diese Untersuchungen noch näher einzugehen.

Hier sei nur darauf aufmerksam gemacht, wie sehr diese Tatsachen aus der Photochemie und aus der Physiologie dafür sprechen, dass ein Lichtreiz auf photochemischem Weg auf die Pflanze einwirkt. Welche Vorstellung man sich von dem Schwerereiz machen soll, ist bei den dürftigen Kenntnissen der Schwerkraft noch nicht deutlich.

ZWEITES KAPITEL.

DIE PHOTOTROPISCHE EMPFINDLICHKEIT FÜR VERSCHIEDENE WELLENLÄNGEN.

§ 15. Einleitung.

In einer Abhandlung „*Die Pflanze und das Auge*“ bespricht Sachs (1871) die Schwierigkeit, die Wirkung verschiedener Lichtarten auf einen pflanzenphysiologischen Prozess zu verfolgen, da man kein Mittel besitze, die absolute Kraft einer Lichtart zu bestimmen. Er weist mit Nachdruck darauf hin, dass die Intensität des Lichtes für das menschliche Auge kein Mass sei für die Stärke, womit eine Lichtart auf einen pflanzlichen Prozess (Sachs denkt an die C-Assimilation) einwirke. Er sagt u. a. S. 282:

„*Die Helligkeit des Lichtes verschiedener Farbe ist kein Mass für, und erlaubt keinen Schluss auf die objektive Kraftgrösse, welche die dem Auge verschiedenfarbig erscheinenden Strahlen repräsentieren.*“

Er schliesst aber S. 285 seinen Artikel u. a. mit diesen Worten: „*Gegenwärtig fehlt es aber an jedem Mittel Licht von dieser Eigenschaft (Strahlen von gleicher lebendiger Kraft) herzustellen; die Beantwortung dieser Frage muss verschoben werden, bis uns die Physiker in den Stand setzen, uns blaues, grünes, gelbes, rotes Licht von gleicher, lebendiger Kraft zu verschaffen.*“

Schon führt Sachs S. 283 die Worte von von Helmholtz an: „*Wenn wir die Intensität des objectiven, ein-*

farbigen und verschiedenfarbigen Lichtes gemessen denken durch die lebendige Kraft der Aetherbewegung, so müssen wir sie, nach dem allgemeinen Gesetz von der Erhaltung der Kraft, proportional setzen der Wärmemenge, welche bei der Absorption des betreffenden Lichtes entwickelt wird. Es ist dies bisher das einzige physikalische Mittel durch welches wir die Intensität von Aetherwellen verschiedener Schwungsdauer vergleichbar machen können."

Nach diesem Prinzip ist besonders in spätern Jahren in der Physik die Energieverteilung für verschiedene Wellenlängen im Spektrum mehrerer Lichtquellen bestimmt worden. Sachs fühlte offenbar klar, dass es dann erst möglich sein würde quantitative Bestimmungen zu verrichten, die irgend einen absoluten Wert besitzen würden. Dennoch kann man nicht sagen, dass in den letzten 25 Jahren, die verflossen sind, seitdem Langley's Energiebestimmungen des Sonnenlichtes zur Verfügung stehen, dieser Fortschritt auf physikalischem Gebiet in der Botanik vielfach benutzt worden ist.

Ogleich in dieser Hinsicht die Untersuchung der C-Assimilation als Ausnahme betrachtet werden könnte, so wären doch auch hier wegen der noch so verschiedenen Resultate der in früheren Jahren angestellten Versuche, nähere Bestimmungen erwünscht.

Auf dem Gebiete des Phototropismus hat man aber diesen Spektraluntersuchungen in noch geringerem Masse seine Aufmerksamkeit geschenkt. Die letzten Untersuchungen sind die von Wiesner (1878), worauf ich weiter zurückkommen werde.

Nun werden in der letzten Zeit auf dem Gebiete des Phototropismus viele Versuche mit verschiedenen Lichtquellen angestellt; aber eine Untersuchung nach der absoluten Empfindlichkeitsverteilung im Normalspektrum ist noch nicht vorgenommen worden. In Handbüchern

findet man die Untersuchungen von Wiesner angeführt, nach welchen die Empfindlichkeit im Violett und nach dem Infrarot hin zunähme, und im Gelb null wäre. In Abhandlungen über Phototropismus wird die Intensität der Lichtquelle in Hefnerkerzen ausgedrückt. Die herrschende Auffassung aber ist diese, dass die phototropische Empfindlichkeit für verschiedene Strahlengattungen ungefähr dieselbe wäre, als die photographischer Platten, und also nicht dieselbe Verteilung im Spektrum besässe, als die Empfindlichkeit des menschlichen Auges.

In Übereinstimmung hiermit haben nur Wiesner (1893) und später auch Figdor (1908) die Intensität des Lichtes in Bunsen-Roscoe-schen Einheiten ausgedrückt. Damit handelte Wiesner aber nicht seinen frühern Ergebnissen gemäss, denn die phototropische Empfindlichkeitsverteilung ergab nach diesen eine Kurve, die stark von der Empfindlichkeitskurve des Chlorsilbers abweicht, weil sie eine starke Empfindlichkeit für die roten Strahlen aufwies.

Eine Untersuchung nach der absoluten Empfindlichkeitsverteilung im Normalspektrum wäre also nicht überflüssig. Nicht nur für den praktischen Zweck, eine Lichteinheit für den Phototropismus der Pflanze zu suchen, ist es erwünscht diese Untersuchung vorzunehmen. Diese Lichteinheit kann erst dann gesucht werden, wenn das Empfindlichkeitsverhältnis für verschiedene Wellenlängen bekannt ist, wenn ausserdem konstatiert worden ist, dass dieses für verschiedene Pflanzen dasselbe ist; denn ist dies der Fall nicht, so müsste man für verschiedene Pflanzen verschiedene Einheiten einführen. Es fragt sich also noch, ob das Einführen einer eigenen Lichteinheit für die Praxis zu empfehlen wäre. Überdies ist das Ausdrücken in Hefnerkerzen, wenn man nur auch die Lichtquelle angiebt, für vielerlei Versuche genügend, besonders da, wo man

nur die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten gegenseitig vergleicht.

Aber zunächst ist die Kenntnis der Wirkung der verschiedenen Strahlen erforderlich, um zu einer näheren Erkenntnis des phototropischen Reizes zu geraten. Man muss wissen, welche Lichtarten zu phototropischen Krümmungen reizen können, zunächst auch welcher Teil von der strahlenden Energie hierbei die Maximalwirkung ausübt. Ist man so weit, so mag es vielleicht besonders durch Vergleichung mit analogen Prozessen gelingen zu erforschen, welche Stoffe oder welche Prozesse in der Pflanzenzelle von der Energie angegriffen werden, oder, vom Standpunkte der Pflanze aus besehen, durch welches Mittel die Pflanze den Lichtreiz aufnimmt.

Jetzt möchte ich nicht weiter hierauf eingehen; es ist nur nötig die Wichtigkeit einer solchen Untersuchung hier schon hervorzuheben.

Im folgenden nun wird sich erst die Besprechung der Methode und der Aufstellung, sodann die Ausführung der Experimente und schliesslich die Berechnung der Ergebnisse für ein Normalspektrum und unabhängig von der benutzten Lichtquelle finden.

Versuche mit *Avena sativa*.

§ 16. Methode und Aufstellung.

Bei der Bestimmung der Schwellenwerte des menschlichen Auges für verschiedene Teile des Spektrums, verengt man die Spalte des Spektrophotometers bis der Lichteindruck für das Auge verschwindet, oder man erweitert dieselbe, bis gerade ein Lichteindruck merklich wird. Da die Quantität der Energie, die durch die Spalte dringt, der Breite der Spalte proportional ist, so hat man in

dieser Spaltenbreite ein Mass für die Empfindlichkeit des Auges für einen bestimmten Teil des Spektrums. Man nimmt nämll. an, dass die Empfindlichkeit in umgekehrtem Verhältnis zu der Spaltenbreite steht; denn je empfindlicher das Auge für eine Lichtart ist, um so weniger Energie braucht das Auge zu treffen, um wahrgenommen zu werden, und um so enger kann die Spalte gestellt werden. Soll man von einer Lichtart dem Auge zweimal soviel Energie zuführen um wahrgenommen zu werden, als von einer andern Lichtart, so sagt man, dass das Auge für die erste Lichtart nur halb so empfindlich ist, als für die zweite.

Dasselbe Prinzip soll nun für die Bestimmung der Schwellenwerte der verschiedenen Spektralfarben bei der Pflanze angewendet werden. Auch hier wäre als Mass für die verschiedene Quantität der Energie, welche die verschiedenen Teile des Spektrums zuführen müssen, um noch gerade eine Krümmung zu erzielen, die Spaltenbreite zu gebrauchen. Glücklicherweise ist hier eine einfachere Methode anzuwenden. Nachdem sich nämlich im ersten Kapitel gezeigt hat, dass die Quantität der Energie, welche erforderlich ist um die Schwelle zu erreichen, für die verschiedensten Belichtungszeiten immer dieselbe ist, so darf man die Belichtungszeit als Mittel, der Pflanze verschiedene Quantitäten der Energie in verschiedenen Spektrumregionen zuzuführen, wählen. Ebenso wie in der menschlichen Physiologie nimmt man an, dass die Empfindlichkeit in umgekehrtem Verhältnis zu der Energiequantität steht, welche nötig ist, um die Schwelle zu erreichen. Diese Energiemenge steht in geradem Verhältnis zu der Zeit, während welcher die Energiequelle die Pflanze bestrahlt; also steht die Empfindlichkeit der Pflanze für eine Lichtart in umgekehrtem Verhältnis zu der Zeit, während welcher

diese Lichtart einwirken muss, um die Schwelle zu erreichen.

Es leuchtet aber ein, dass bei der Anwendung dieser Methode die physikalische Intensität der verschiedenen Lichtsorten dieselbe sein muss. Nun ist dies weder in einem prismatischen noch in einem Normalspektrum der Fall, da die Energie einer Lichtquelle ungleich über die verschiedenen Teile des Spektrums verteilt ist. Und in einem 'prismatischen Spektrum wird die ungleiche Intensität der Energie für die verschiedenen Wellenlängen überdies noch verursacht durch die ungleiche Dispersion der verschiedenen Spektrumteile, wodurch die Energie der stark brechbaren Strahlen mehr ausgebreitet wird, als diejenige der schwach brechbaren.

Also muss die Dispersion durch das Prisma und die spektrale Energieverteilung der Lichtquelle bei den Ergebnissen der Versuche berücksichtigt werden. Erst nach der Beschreibung dieser Versuche möchte ich auf diese Umrechnung zurückkommen.

Nachdem also das Prinzip, nach welchem die Versuche angestellt werden müssen, besprochen worden ist, folgt hier jetzt der praktische Teil der Methode.

Um ein ausgedehntes lichtstarkes Spektrum entwerfen zu können, was für eine geschickte Ausführung der Versuche angezeigt ist, ist es notwendig eine sehr intensive Lichtquelle zu benutzen.

Die Sonne und das Bogenlicht kommen hierfür in Betracht.

Dass der Gebrauch des Sonnenlichtes bei physiologischen Versuchen besonders in unseren Gegenden Nachteile bietet, leuchtet ein; nur sehr selten folgen einige völlig gleich helle Tage auf einander; und auch dann kann man nur

einige der Mittagstunden benutzen, da Intensität und Zusammensetzung des Lichtes sich im Laufe des Tages stark ändern. Über die Energieverteilung des Sonnenlichtes, obgleich wieder sehr stark abhängig vom Wasserdampf in der Atmosphäre, stehen aber genaue Angaben zur Verfügung.

Über die Energieverteilung des Bogenlichtes besteht nur eine Angabe von Langley. Wenn auch der Name des Autors die Anwendung der von ihm gefundenen Zahlen genügend billigt, so wäre es doch in Hinsicht auf weitere physiologische Untersuchungen sehr erwünscht, dass neue Bestimmungen über die Energieverteilung des Bogenlichtes vorgenommen würden. Die Schwierigkeit ist hier aber diese, dass das Bogenlicht selbst sehr verschieden ist, besonders durch die verschiedenartigen Kohlen. Man müsste also zunächst damit anfangen, immer eine bestimmte Sorte von Kohlen für derartige Untersuchungen zu benutzen.

Der grössere Teil der Versuche wurde mit Benutzung von Bogenlicht angestellt. Für einen kleinen Teil war es aus später zu nennenden Gründen nötig das Sonnenlicht anzuwenden.

Der im ersten Kapitel beschriebene Projektionsapparat wurde als Lichtquelle gebraucht. An der Stelle des Diapositivrahmens wurde eine Spalte angebracht, deren Breite man unverändert liess; das austretende Licht fiel auf ein Prisma, während der Projektionsapparat so gestellt wurde, dass das Spektrum in eine Ecke des Gehörsaals geworfen wurde. So gelang es in einer Entfernung von ungefähr 8 M. von der Laterne ein noch genügend lichtstarkes Spektrum zu entwerfen, wovon der sichtbare Teil gut 60 c.M. lang war.

Der ganze Projektionsapparat wurde nun mit dem Prisma in ein Zelt aus schwarzem Tuch eingehüllt. An

der Vorderseite wurde eine kleine Öffnung ausgeschnitten, um die gebrochenen Strahlen durchzulassen; auch das Prisma war soviel wie möglich in schwarzes Papier eingehüllt.

Zur Aufstellung der Versuchspflanzen wurde nun folgende Einrichtung gemacht. Auf einem Brett von 20×140 c.M. wurde ein Lattengerüst angebracht, ± 15 c.M. hoch; mit schwarzem Papier wurden alle Seiten ausser der Vorderseite überzogen, sodass eine Art Dose entstand. Ein Stück dickes schwarzes Tuch wurde an den oberen Rand der Vorderseite der Länge nach befestigt, an der unteren Seite beschwert mit einer Vorhanglatte, sodass auf diese Weise ein Vorhang entstand, welcher mit der Hand schnell über die ganze Vorderseite gehoben und wieder heruntergelassen werden konnte. Auf dem Boden der Dose war an der Vorderseite eine Latte befestigt und hierauf standen in Entfernungen von 5 c.M. kleine Nägel.

Diese Dose nun wurde auf ein Gestell in die Ecke des Gehörsaals gestellt, senkrecht auf die Richtung der Strahlen, sodass das volle Spektrum darauf fiel.

Nun war es nötig *das Spektrum zu aichen*, damit die Wellenlänge jedes Teiles zu berechnen war und man immer bei jedem Versuch wieder schnell den alten Stand des Spektrums zurückfinden konnte. Die gewöhnliche Weise, worauf ein Spektroskop geächt wird, indem man verschiedene Salze in eine Flamme bringt und sich die Stelle der Linien des Emissionsspektrums merkt, war bei dem Projektionsapparat schwerlich zu benutzen; zumal da es erwünscht war, den Stand des Spektrums immer wieder kontrollieren zu können. Nun giebt es aber einige Salze, welche in Wasser gelöst, ein Absorptionsspektrum mit vielen deutlichen Linien aufweisen. Hierzu gehören u. A. die Didymiumsalsze. Von solch einem *Didymiumsalsz* wurde eine möglichst starke Lösung gemacht.

Herr Professor Julius war so freundlich mich in den

Stand zu setzen in dem physikalischen Institut mit dem *Hilgerschen* Spektroskop die Stelle der wichtigsten Absorptionslinien des benutzten Didymiumsalses genau zu bestimmen.

Die sich in einem Gefäß mit Parallelwänden befindliche Salzlösung wurde vor dem Projektionsapparat gestellt. Im Spektrum waren dann die stärksten Absorptionslinien sehr deutlich zu sehen. Eine *Centimeter-Skala* wurde auf einen Streifen Zeichenpapier gezeichnet und längs der oberen Seite der Dose befestigt. Auf dieser Skala war das Spektrum also deutlich zu sehen und ebenfalls die Linien der Didymiumlösung. Das Prisma wurde nun für das Gelb auf das Minimum der Ablenkung eingestellt. Von dem Absorptionsspektrum wurde von den sechs stärksten Linien die Stelle verzeichnet. Von diesen lag eine im Gelb, zwei im Grün, zwei im Blau und eine im Violett.

Mit der Centimeterskala als Abscissenaxe und die Wellenlängen dieser sechs Spektrallinien auf der Ordinatenaxe war man also im stande eine Dispersionskurve zu konstruieren, womit man für jede in c.M. angegebene Stelle der Skalaverteilung bestimmen konnte, welcher Wellenlänge im Spektrum diese Stelle entsprach. Und zudem war es auf diese Weise möglich vor jedem Versuch zu kontrollieren, ob das Spektrum seinen richtigen Stand inne hatte, indem man nachsah, ob die Absorptionslinien ihre feste Stelle auf der Skala einnahmen.

Die *Avena*-Keimlinge wurden in der gewöhnlichen im ersten Kapitel beschriebenen Weise gezogen, in den dort genannten 20 c.M. langen Zinkgefäßen gepflanzt und ganz etioliert gehalten. Für den Versuch wurden, nachdem man erst den Stand des Spektrums kontrolliert hatte, ein oder mehr Gefäße im Dunkeln an die richtige Stelle in der Dose gestellt und nach vorn gegen die Latte geschoben. Da auf dieser Latte in Entfernungen von 5 c.M. kleine Nägel

angebracht waren und dieselben bestimmten Stellen, z.B. 55 c.M., 60 c.M., u. s. w. von der Skala entsprachen, so war es möglich *ganz im Dunkeln verfahren*, und die Nägel zählend, die Gefässe in den gewünschten Teil des Spektrums zu stellen. Von den Gefässen wurde immer eins neben das andere in einer Linie gestellt, sodass die Pflänzchen in einer Reihe in verschiedenen Wellenlängen in einer Entfernung von ± 1 c.M. von einander standen. Nach der Aufstellung wurde die Vorderseite mit dem Vorhang geschlossen. Sodann wurde die Projektionslampe wieder angezündet und sobald dieselbe ruhig brannte, konnte der Versuch einen Anfang nehmen.

Für die mit *Sonnenlicht* angestellten Versuche wurde das Sonnenlicht mit einem *Heliostat* in den Gehörsal geworfen durch die in der Tür angebrachte Spaltenöffnung. Mit dem Prisma wurde wieder ein Spektrum entworfen, dieses Spektrum sodann geächtet und weiter die ganze Aufstellung auf dieselbe Weise, wie beim Gebrauch der Projektionslampe vorgenommen.

§ 17. Die Ausführung und das Ergebnis der Versuche.

Nachdem auf die oben beschriebene Weise die Pflänzchen in die Dose gestellt worden waren mit heruntergelassenem Vorhang, liess man während einer bestimmten Zeit, indem man den Vorhang hob und wieder senkte, Lichtzutreten. Auf einem Chronometer wurde die Zeit abgelesen. So wurden die Versuche angefangen mit einer vier Minuten langen Belichtung einer Pflanzenreihe vom Rot bis ins Violett. Nach der Belichtung wurden die Pflanzen im Dunkeln gelassen, die Reaktion wurde auf dieselbe Weise wie bei früher beschriebenen Schwellenbestimmungen beobachtet und wenn dieselbe ihren Höhepunkt erreicht

hatte, das Ergebnis verzeichnet. Schon der erste Versuch ergab nach einer vier Minuten langen Belichtung *eine deutliche Grenze zwischen Gekrümmten und Aufrechtstehenden*, die hier ungefähr zwischen Blau und Grün lag. Bei allen Versuchen wurde die Grenze der Gekrümmten und Aufrechtstehenden so genau wie möglich bestimmt. Diese Grenze wurde erst in den Werten der c.M. Skala angegeben und die mittleren Werte aus mehreren Bestimmungen später auf die entsprechende Wellenlänge übertragen.

Da die Zahl der gerade auf der Grenze stehenden Exemplare ziemlich gering war, die spektrale Empfindlichkeit an verschiedenen Stellen nur schwach ab- und zunahm und die gleiche Lichtstärke in den auf einander folgenden Versuchen nicht ganz beizubehalten war, war es nötig jedesmal den mittleren Wert aus mehreren Bestimmungen zu nehmen um wenigstens einige genau bestimmte Punkte zu erhalten.

Zuerst wurde die Zeit verkürzt, um das Optimum zu finden. Es zeigte sich, dass sich in der Nähe des Optimums jedesmal *zwei* Schwellen fanden, eine schärfere nach der Seite der schwachbrechbaren Strahlen hin, eine schwächere Schwelle nach der Seite der stärkerbrechbaren Strahlen hin.

Hier unten folgt ein Beispiel eines solchen Versuches.

Nach einer *drei Sekunden* langen Belichtung, erfolgte keine Reaktion.

Nach einer *vier Sekunden* langen Belichtung, tratt gewöhnlich über eine kleine Zone schwache Reaktion auf;

z. B.:

Belichtungszeit: vier Sekunden.

Die Pflänzchen stehen von $522 \mu\mu$ — $455 \mu\mu$.

Ergebnis:

0	(522 $\mu\mu$)
0	
0	
0	
0	
0	
0	
0	
0	
0	
0	
0	
+	(482 $\mu\mu$)
+	
+	
+	
?	(460 $\mu\mu$)
0	

Bei diesem Versuch waren die Grenzen scharf. Bei andern Versuchen fand man die Grenzen nach einer 4 Sekunden langen Belichtung noch näher beisammen, sie waren aber oft auch unbestimmter.

Als mittlere Grenzen wurden gefunden:

für eine 4 Sekunden lange Belichtung 478 $\mu\mu$ und 466 $\mu\mu$. Zwischen diesen Wellenlängen fand sich also das Optimum in dem benutzten Spektrum, d. h. im Indigo.

Nach der Seite der stärkerbrechbaren Strahlen hin wurde noch die Grenze bei einer 6 Sekunden langen Belichtung mit der Bogenlampe bestimmt. *Sie lag bei 448 $\mu\mu$.*

Nach der Seite der schwächerbrechbaren Strahlen hin, wurde eine Reihe von Bestimmungen gemacht, aus welchen man ausser der Stelle 478 $\mu\mu$ bei einer 4 Sekunden langen Belichtung noch 5 feste Stellen erhielt.

Es zeigte sich dabei, dass je länger die Belichtung dauerte, die Grenze sich immer weiter nach den schwächerbrechbaren Strahlen hin verschob. Von einer zunehmenden Wirkung im Rot und Infrarot war hier nicht die geringste Spur zu beobachten, obgleich die Pflanzenreihe sich bis ins Infrarot erstreckte. Die längsten Belichtungen waren hier sieben Viertelstunden, das ist die Zeit, worin ein paar Kohlen verbrannten.

Als Beispiel diene folgender Versuch:

Belichtungszeit: 1 Stunde 45 Min. = 6300 Sek.

Die Pflänzchen stehen von $\pm 800 \mu\mu$ bis $485 \mu\mu$.

Ergebnis: in dem stärkerbrechbaren Teil dieser Strahlen deutliche Krümmungen, die nach der schwächerbrechbaren Seite hin mit einer *ziemlich scharfen Grenze* aufhören. Diese Grenze liegt bei $\pm 530 \mu\mu$. Alle andern Pflänzchen in den schwächerbrechbaren Strahlen stehen aufrecht.

Von einem derartigen Versuch findet man eine Abbildung mit Erklärung am Ende dieser Arbeit.

Im Durchschnitt wurde die Grenze für 6300 Sek., d. i. also fast 1600 mal 4 Sekunden, bei $534 \mu\mu$ gefunden, d. i. im gelblichen Grün. Das zusammengefasste Ergebnis der Bestimmungen mit dem Bogenlichte ist nun folgendes:

<i>Belichtungsdauer</i>	Stelle der <i>Schwelle</i> im Spektrum
6300 Sek.	534 $\mu\mu$
1200 "	510 "
120 "	499 "
15 "	491 "
5 "	487 "
4 "	478 "
[3 "	— "]
4 "	466 "
6 "	448 "

Besser wäre es gewesen, wenn auch die violetten und ultra-violetten Teile mit dem Bogenlichte untersucht worden wären. Es befand sich aber im Ende des sichtbaren Teiles des Spektrums ein sehr helles, schmales Band. Es gelang mit keinem Mittel diese Unregelmässigkeit zu entfernen und es zeigte sich sogar später beim Entwerfen eines Normalspektrums mit einem Gitter, dass auch da dasselbe sehr helle Band auftrat. In Bezug hierauf ist es auffallend, dass Nichols a. Franklin (1889) in einem Artikel über das Spektrum des Bogenlichtes melden, dass das Bogenlicht ein äusserst helles, schmales Band im Violett aufweise. Es ist also nicht unwahrscheinlich, dass die oben beschriebene Erscheinung eine Eigenschaft des Bogenlichtes ist, und einem Fehler in der Aufstellung oder den Reflektionserscheinungen in der Projektionslaterne nicht zuzuschreiben ist. Es ist für den Pflanzenphysiologen von genügendem Interesse, dass hier auf diesen Artikel und auf diese Tatsache hingewiesen wird. Im Hinblick auf Langleys Energieangabe für das Bogenlicht, worin diese Besonderheit nicht vorkommt, schien es sicherer für diesen Teil des Spektrums zum Sonnenlicht überzugehen, obgleich es zu bedauern war, dass für diese eine Untersuchung zwei verschiedene Lichtquellen benutzt werden mussten.

Da wegen des Anfangs des neuen Semesters der Gehörsaal mir nicht mehr zur freien Verfügung stehen sollte, blieben nur noch einige Tage für diese Versuche übrig. Hierdurch wurden die Bestimmungen auf eine kleine Zahl beschränkt. Zum Glück waren es heitere Herbsttage mit wolkenlosem Himmel.

Die Berechnung dieser sämtlichen Versuche ergab die unten folgenden Zahlen. Man bedenke hierbei, dass diese Belichtungszeiten nicht direkt zu vergleichen sind mit denen der Bogenlichtbestimmungen, da die Intensität in beiden Reihen von Versuchen eine ganz andere war.

Nach einer	4 Sek. langen	Belichtung,	Krümmungen bis	436 $\mu\mu$
" "	6 "	" "	" "	426 "
" "	30 "	" "	" "	392 "
" "	120 "	" "	" "	372 "
" "	300 "	" "	" "	364 "

Es zeigte sich hier also, dass eine 5 Minuten lange Belichtung schon genügte, um noch Krümmungen *bis ins Ultra-Violett* hervorzurufen. Dies konnte bei dieser Belichtungszeit von 5 Minuten nicht durch anderes Licht verursacht sein, denn ein weisses Blatt Papier, das man an diese Stelle hielt, war für das Auge durchaus unsichtbar.

Bei diesem Punkte wurden die Bestimmungen eingestellt. Es zeigte sich deutlich, das schon bei 364 $\mu\mu$ im Ultra-Violett die Empfindlichkeit sehr abgenommen hatte, und etwas wirklich Neues konnte eine fortgesetzte Untersuchung nicht mehr bieten.

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse wird erst durch die nötigen, vorzunehmenden Umrechnungen ermöglicht.

§ 18. Das absolute Empfindlichkeitsverhältnis.

Das Empfindlichkeitsverhältnis für die oben erwähnten Wellenlängen wird für das gebrauchte Spektrum durch die umgekehrten Werte der bei diesen Wellenlängen gefundenen Belichtungszeiten angegeben. Das gebrauchte Spektrum ist aber abhängig von der Dispersion durch das Prisma und von der benutzten Lichtquelle, d. h. von der Verteilung der Energie dieser Lichtquelle im Normalspektrum. Diese beiden Faktoren müssen also eliminiert werden, damit man von dem Empfindlichkeitsverhältnis für verschiedene Wellenlängen ein richtiges Bild erhält, unabhängig vom benutzten Spektrum; ein Bild, das *absolut*

ist und unmittelbar vergleichbar ist mit allen andern auf diese Weise erhaltenen Vorstellungen von Prozessen, die dem Einfluss verschiedener Wellenlängen unterworfen wurden.

Für eine ausführliche Beschreibung dieser Umrechnungen muss nach andern Quellen verwiesen werden. Nur kurz wird hier die Berechnung mitgeteilt.

Langley (1884) giebt S. 230--232 die Methode an für die Berechnung der „*Distribution of energy in the normal spectrum. (Transformation from the Prismatic to the Normalspectrum).*“

Diese selbe Methode ist nun anzuwenden auf die Transformation der Empfindlichkeitsverteilung für das prismatische Spektrum in die für das Normalspektrum. Dies mag aus Folgendem erhellen.

Nennen wir a den Faktor, womit die Energie für eine gewisse Wellenlänge aus dem prismatischen Spektrum multipliziert werden muss, um die Energie für diese selbe Wellenlänge im Normalspektrum zu erhalten. Ist nun t die Präsentationszeit für diese Wellenlänge im prismatischen Spektrum, so wird $\frac{t}{a}$ die Präsentationszeit dieser Wellenlänge im Normalspektrum sein, da die Präsentationszeit sich umgekehrt zu der Stärke der Energie verhält. Und da die Empfindlichkeit in umgekehrtem Verhältnis zu der Präsentationszeit steht, so wird die Empfindlichkeit für die Wellenlänge im Normalspektrum in geradem Verhältnis zu $\frac{a}{t}$ stehen.

Um also das Verhältnis der Empfindlichkeit für das prismatische Spektrum in die für das Normalspektrum zu transformieren, multipliziere man die Werte $\frac{1}{t'}$, $\frac{1}{t''}$, u. s. w., aus dem prismatischen Spektrum mit denselben Faktoren

a' , a'' , u. s. w., womit die Energie des prismatischen Spektrums jedesmal multipliziert werden muss, um die des Normalspektrums zu erhalten.

Diesen Faktor a berechnet man einfach aus der *Dispersionskurve* des gebrauchten Spektrums. Ist diese Dispersionskurve so gezeichnet, dass die Wellenlänge des prismatischen Spektrums auf der Abscissenaxe abgemessen ist, so ist der Faktor a für eine gewisse Wellenlänge gleich dem Tangens des Winkels, den die Berührungslinie an der Kurve für diese Wellenlänge mit der Ordinatenaxe bildet. (Siehe die ausführlichere Beschreibung Langley's.)

Auf diese Weise wurden die Werte a also berechnet für die Wellenlängen, wofür die Empfindlichkeit bestimmt war.

Hier unten folgen nun die Zahlen $\frac{a}{t}$; wobei also wieder die Bogen- und Sonnenlichtbestimmungen gesondert gehalten werden müssen:

534 $\mu\mu$	$\frac{1}{6300}$
510 „	$\frac{1,2}{1200}$
499 „	$\frac{1,25}{120}$
491 „	$\frac{1,38}{15}$
487 „	$\frac{1,43}{5}$
478 „	$\frac{1,48}{4}$
466 „	$\frac{1,67}{4}$
448 „	$\frac{1,9}{6}$

und :

436 $\mu\mu$	$\frac{2,22}{4}$
426 "	$\frac{2,73}{6}$
392 "	$\frac{4,61}{30}$
372 "	$\frac{7,27}{120}$
364 "	$\frac{8,89}{300}$

Diese Zahlen geben die Empfindlichkeitsverhältnisse an für das *Normalspektrum*. Nun muss noch die ungleiche Energieverteilung berücksichtigt werden.

Für die Energieverteilung des Sonnenlichtes wurde die mittlere der drei Kurven benutzt, welche Langley S. 32 giebt, da die Umstände, unter welchen dieselbe bestimmt wurde, am meisten übereinstimmen mit denen, worunter die hier angestellten Versuche stattfanden. Hieraus wurde das Verhältnis der Energie für die oben genannten Wellenlängen 436 bis 364 $\mu\mu$ bestimmt. Langleys Angabe für das Bogenlicht findet man in Kayser (Bd. II) S. 127. Diese Angabe gilt für ein prismatisches Spektrum, aber die zudem noch hinzugefügten Anweisungen ermöglichen die Umrechnung dieser Zahlen auf das Normalspektrum. Aus der auf diese Weise erhaltenen Energiekurve liessen sich wieder die Zahlen bestimmen, welche das Verhältnis der Energie für die betreffenden Wellenlängen angeben.

Die Empfindlichkeit steht in umgekehrtem Verhältnis zu der gebrauchten Energiemenge, also werden die oben erwähnten Zahlen, welche das Empfindlichkeitsverhältnis im Normalspektrum bezeichnen, jedesmal durch die aus den Energiekurven gefundenen Werten dividiert.

Auf diese Weise wurden folgende Zahlen gefunden:

534 $\mu\mu$	0,34
510 "	1,96
499 "	20
491 "	175
487 "	546
478 "	717
466 "	884
448 "	825
und:	
436 "	721
426 "	685
392 "	427
372 "	276
364 "	184

Diese Zahlen geben also das absolute Verhältniss der Empfindlichkeit für verschiedene Wellenlängen. Die Zahlen der Bogenlichtbestimmungen sind aber nicht direkt vergleichbar mit denen der Sonnenlichtbestimmungen.

Aus diesen Ziffern wurde nun die Kurve aufgezeichnet, deren Abbildung sich auf Tafel XXIII befindet. Dieselbe besteht aus zwei Teilen, der eine aus den Zahlen des Bogenlichtes, der andere aus denen des Sonnenlichtes. Letztere nun sind auf eine solche Skala übertragen, dass dieser Teil der Kurve sich fast ohne merklichen Übergang dem anderen Teil anschliesst. Überträgt man dieses Stück auf eine etwas grössere oder etwas kleinere Skala, so wird man sehen, dass die Kurve in ihrem ruhigen Verlauf unterbrochen wird. Es schien mir daher erlaubt, die zwei Teile der Kurve auf diese Weise sich anschliessen zu lassen. Jedoch ist die Verbindung punktiert angegeben.

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass die auf diese Weise erhaltene, absolute Kurve einen ziemlich grossen Unterschied mit derjenigen Kurve aufweist, wobei diese notwendigen Umrechnungen nicht stattgefunden haben.

§ 19. Resultat.

Aus der Untersuchung für *Avena* erhellt:

dass die Empfindlichkeit für die schwächerbrechbaren Strahlen bis ins Grün äusserst gering ist, und zwar in dem Masse, dass dieselbe bei 534μ 2600 mal geringer ist als für die Wellenlänge, wobei die maximale Empfindlichkeit liegt; dass diese Empfindlichkeit bis ungefähr 500μ gering bleibt, aber von 500μ an sehr gross wird, um ihr Maximum noch im Indigo bei $\pm 465 \mu$ zu erreichen;

dass sie im Violett abnimmt, auf der Grenze des Violetts und Ultravioletts bei 390μ nur halb so gross ist als bei dem Maximum, aber doch im Ultravioletts bei 365μ noch ungefähr den vierten Teil ihres Maximalwertes beträgt.

Nachdrücklich sei aber darauf hingewiesen, dass die Empfindlichkeit für die schwächerbrechbaren Strahlen bis in das Grün hier „äusserst gering“ genannt wird und von einer *Un*-empfindlichkeit für diese Strahlen nicht die Rede ist.

Durch starke Erhöhung der Intensität und Verlängerung der Expositionszeit werden die Krümmungen noch durch die Wirkung von bedeutend schwächer brechbaren Strahlen hervorgerufen als es in diesen Versuchen der Fall war. Dies ist ganz in Übereinstimmung mit dem, was für die photographischen Platten gilt, die auch für die schwachbrechbaren Strahlen zwar äusserst wenig empfindlich, aber

nicht ganz *un*-empfindlich sind. Es ist daher in derartigen Fällen vorsichtiger, nicht, wie das ja so oft in der Pflanzenphysiologie geschieht, eine scharfe Trennung zu machen zwischen einer wirkenden und einer nicht wirkenden Hälfte des Spektrums.

Versuche mit *Phycomyces nitens*.

§ 20. Ausführung und Ergebnis dieser Versuche.

Nach den oben angestellten Betrachtungen über das Empfindlichkeitsverhältnis von *Avena sativa* für die verschiedenen Wellenlängen, drängt sich die Frage an uns auf, ob dieses Verhältnis auch für die phototropische Empfindlichkeit anderer Pflanzen gilt, und wo nicht, in wie weit Differenzen auftreten. Es wäre sehr erwünscht und könnte vielleicht zu überraschenden Resultaten führen, wenn diese Empfindlichkeitskurven für verschiedene Pflanzengruppen aufgezeichnet würden. Ich musste mich aber in dieser Untersuchung auf die für *Avena* angestellten Versuche beschränken, da Versuche mit noch andern Pflanzen zu viel Zeit genommen hätten. Dennoch wurde, nachdem die im ersten und dritten Kapitel beschriebenen Versuche zu Ende geführt waren, noch eine kurze Untersuchung mit *Phycomyces* im Spektrum vorgenommen. Auf dieselbe darf man keinen zu grossen Wert legen, da nur etwa fünf Stellen im Spektrum untersucht wurden und da es bei der starken phototropischen Variabilität von *Phycomyces* notwendig gewesen wäre, eine grosse Zahl von Versuchen für jede dieser Stellen vorzunehmen, wofür die Zeit fehlte.

Die Kultur der Pflänzchen geschah auf die gewöhnliche Weise und die Kulturen unter den Glasglocken wurden

samt und sonders in der oben beschriebenen Dose in das Spektrum gestellt. Dann wurden sie während verschiedener Zeiten belichtet, und sodann wurde ganz auf die früher beschriebene Weise darauf geachtet, welche von den verzeichneten aufrecht stehenden Individuen nach 15—25 Minuten eine Krümmung aufwiesen. Die Belichtungszeit, bei welcher die Anzahl der gekrümmten Individuen ungefähr 50 % war, wurde dann als Schwelle für diesen Teil des Spektrums angenommen. Da die Individuen von jeder Kultur jedesmal eine Zone von ± 3 c.M. einnahmen, war jede untersuchte Stelle im Spektrum eigentlich eine kleine Zone. Bequemlichkeitshalber wird aber nur die Wellenlänge in der Mitte einer solchen kleinen Zone angegeben werden.

Ergebnis der Versuche.

I. Wellenlänge 615 $\mu\mu$.

Belichtungszeit	24 Sek.	Krümmungen	0
"	48 "	"	"
"	64 "	"	"
"	128 "	"	"
"	192 "	"	"

?

3 von den 11 geprüften Pflanzen.

8 " " 20 " "

9 " " 20 " " (45 %)

II. Wellenlänge 550 $\mu\mu$.

Belichtungszeit	32 Sek.	Krümmungen	?
"	128 "	"	"
"	192 "	"	"

8 von den 20 geprüften Pflanzen.

8 " " 17 " " (47 %)

III. Wellenlänge 495 $\mu\mu$.

Belichtungszeit	8 Sek.		Schwache Reaktion.
"	16 "	Krümmungen	7 von den 15 geprüften Pflanzen (47 %).
"	32 "	"	11 " " 18 " "

IV. Wellenlänge 450 $\mu\mu$.

Belichtungszeit	2 Sek.	Krümmungen	0		
"	4 "	"	"	?	
"	8 "	"	"	3	von den 12 geprüften Pflanzen.
"	16 "	"	"	3—4	" " 10 " "
"	32 "	"	"	18	" " 40 " " (45%)

V. Wellenlänge 420 $\mu\mu$.

Belichtungszeit	16 Sek.	Krümmungen	3	von den 16 geprüften Pflanzen
"	32 "	"	4	" " 17 " "
"	64 "	"	12	" " 27 " " (44%)

Man sieht aus I und IV wie stark die individuelle Variation ist. Wenn auch deshalb die Reihe der hier gesammelten Zahlen zu klein ist, um mit grosser Gewissheit das Empfindlichkeitsverhältnis bestimmen zu können, so ist doch dieses Verhältnis wohl im Grossen und Ganzen daraus zu entnehmen.

Nach diesen Ziffern reagiert nämli. 44—47% der Exemplare:

bei 615 $\mu\mu$	nach einer	192 Sek.	langen	Belichtungszeit.
" 550 "	" "	192 "	" "	" "
" 495 "	" "	16 "	" "	" "
" 450 "	" "	32 "	" "	" "
" 420 "	" "	64 "	" "	" "

Der umgekehrte Wert dieser Belichtungszeiten ergibt also ungefähr das Empfindlichkeitsverhältnis für die entsprechenden Wellenlängen im benutzten Spektrum. Zur Beurteilung dieses Ergebnisses wird es nötig sein, diese Zahlen erst umzurechnen, wie dies bei *Avena* geschehen ist. Die hier bei 615 $\mu\mu$ und 550 $\mu\mu$ anscheinend gleich grosse Empfindlichkeit wird für 615 $\mu\mu$ geringer erscheinen als für 550 $\mu\mu$, da im benutzten Spektrum die Energie bei 615 $\mu\mu$ grösser ist als bei 550 $\mu\mu$.

Ebenso wie bei den Versuchen mit *Avena* mussten obige Zahlen also wieder umgerechnet werden. Aus einer Zeichnung der Dispersionskurve des bei diesen Versuchen benutzten Spektrums wurde wieder der Faktor a für jede der oben genannten Wellenlängen bestimmt. Diese Faktoren, durch die oben gefundenen Belichtungszeiten dividiert, ergaben die Zahlen, welche das Empfindlichkeitsverhältnis im Normalspektrum darstellen. Darauf wurde aus der Bogenlichtenergiekurve das Verhältnis der Energiestärke für diese Wellenlängen bestimmt, und sodann wurden die im Normalspektrum gefundenen Zahlen für die Empfindlichkeit jedesmal durch diese Energiewerte dividiert.

Hieraus ergab sich:

für 615 $\mu\mu$	1,07
„ 550 „	1,34
„ 495 „	15,3
„ 450 „	13,5
„ 420 „	12,0

Diese Zahlen bezeichnen also das absolute Empfindlichkeitsverhältnis. Wenn auch die Zahl dieser Angaben etwas klein ist, so ermöglichte sie doch die Aufzeichnung einer Kurve, die auch auf Tafel XXIII abgebildet ist.

Hieraus lässt sich auf folgendes Ergebnis schliessen:

Die Empfindlichkeit von *Phycomyces* beträgt im Orange bei 615 $\mu\mu$ ungefähr $\frac{1}{15}$ vom Maximalwert und nimmt im Orange und Gelb nur wenig zu;

sie steigt im Grün schnell und erreicht noch im Blau ihr Maximum, nach diesen Ziffern bei 495 $\mu\mu$; darauf nimmt die Empfindlichkeit im Violett ab.

§ 21. Zusammenfassung und Literaturbesprechung.

Die Empfindlichkeitskurven von *Avena* und von *Phycomyces* stimmen, was die Form betrifft, sehr überein. Von den schwächerbrechbaren Strahlen nimmt die Empfindlichkeit nach der Seite der stärkerbrechbaren hin erst langsam zu, dann steigt diese Empfindlichkeit ziemlich plötzlich sehr rasch und erreicht bald, in beiden Fällen schon vor dem Violett, ihr Maximum, um darauf schon im Violett stark abzunehmen.

Die beiden Kurven unterscheiden sich dadurch, dass die Empfindlichkeit von *Phycomyces* im Gelb und Rot bei weitem nicht so gering ist als bei *Avena* und die maximale Wirkung mehr nach der Seite der schwächerbrechbaren Strahlen liegt. Es ist von grosser Wichtigkeit, sowohl die Übereinstimmung als den Unterschied dieser beiden Kurven zu beachten. Statt hierauf aber näher einzugehen, möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Literatur lenken.

Wiesner (1878) gibt eine ausführliche Übersicht der bis zu seiner Zeit verrichteten Untersuchungen auf diesem Gebiet. Diese Untersuchungen ergaben die verschiedensten Resultate. Auch wenn man nur die im Spektrum angeordneten Versuche in Betracht zieht, zeigt es sich, dass die Ergebnisse zu welchen Payer, Gardner, Guillemin und Wiesner gelangten, sehr verschieden sind. Wiesner kommt in seiner Untersuchung u. A. für *Vicia sativa* zu dem folgenden Resultat, S. 190:

„*Heliotropisch stark krümmungsfähige Organe (z. B. etiolirte Keimstengel der Saatwicke) krümmen sich am stärksten an der Grenze zwischen Ultraviolett und Violett; von hier sinkt die heliotropische Kraft der Strahlen allmählich bis Grün, im Gelb ist dieselbe gleich Null, beginnt im Orange*

und steigt kontinuierlich, um im Ultrarot ein zweites (kleineres) Maximum zu erreichen."

Sodann giebt er S. 191 eine Kurve für die Empfindlichkeit im Spektrum aus den umgekehrten Werten der Reaktionszeiten.

Im zweiten Teil seiner Untersuchungen (1880) kommt Wiesner S. 88 und 89 zu einem ähnlichen Resultat für *Pilobolus crystallinus* und *Coprinus niveus*, aber nicht im Spektrum, sondern beim Gebrauch von Strahlenfiltern.

Man sieht, dass der Unterschied zwischen diesen Resultaten und denen, welche die Untersuchungen mit *Avena* und *Phycomyces* ergaben, bedeutend ist.

In den Untersuchungen von Wiesner und andern frühern Untersuchern ist weder die Dispersion, noch die Energieverteilung der Lichtquelle berücksichtigt worden. Aber selbst wenn diese Fehler ausgeglichen worden wären, so würde der Unterschied der Ergebnisse doch gross bleiben, sich sogar zum Teil noch grösser erweisen. Wir brauchen aber keinen Augenblick an der richtigen Beobachtung der Tatsachen durch diese Forscher zu zweifeln. Die Ursache des Unterschiedes ist zu erklären aus dem Umstande, dass zum Bestimmen der Empfindlichkeit Reaktionszeiten gewählt wurden. Dass diese Methode unrichtig ist und die verschiedensten Ergebnisse veranlassen kann, dies alles wird im dritten Kapitel behandelt werden.

Die Bestimmung der Wirkung der verschiedenen Wellenlängen auf verschiedene Prozesse hat nur noch selten so stattgefunden, dass das Verhältnis der Wirkungen in absolutem Masse, unabhängig von dem benutzten Spektrum angegeben wurde. Dadurch ist es noch nicht mög-

lich die phototropische Wirkung von *Avena* schon mit vielen anderen Wirkungen zu vergleichen.

Die *Empfindlichkeit des menschlichen Auges* für die verschiedenen Wellenlängen hingegen, hat man schon in einem absoluten Verhältnis angegeben. Schon früher habe ich erwähnt, wie dies geschieht, indem man mit einem Spektrophotometer die neutralen Schwellenwerte bestimmt und in dem reziproken Wert der Spaltenbreite angibt. Sodann erfolgen die erforderlichen Umrechnungen. Für die Beschreibung dieser Bestimmungen sei nach Krarup (1906) verwiesen. Beiläufig sei hier bemerkt, dass auch Pflüger (1902) mit mehreren Beobachtern gemeinschaftlich solche Bestimmungen verrichtet hat. Es ergaben sich starke, individuelle Abweichungen und die Kurven wiesen oft zwei sich nahe liegende Gipfel auf. Hier wird aber nur die Beschreibung von Krarup in Betracht kommen, da sie besonders dazu geführt hat diese Methode auf die Pflanze zu übertragen. Krarup benutzt hier die Bestimmungen von König und rechnet dieselben sodann von neuem in ihr absolutes Verhältnis um. Man achte besonders auf Tabelle VI S. 21 und sodann auf die aus diesen Zahlen berechnete Kurve *a*, Fig. III, S. 23. Diese „*Kurve für die Reizempfindlichkeit der Retina vom benutzten Spektrum unabhängig*“, ist zugleich mit den Kurven für *Avena* und *Phycomyces* abgebildet, und zwar auf einer solchen Skala, dass die Ordinaten für das Maximum in den drei Kurven dieselbe Länge haben. Man sieht, wie sehr die drei Kurven in Form übereinstimmen. Sie steigen von der Seite der schwächer brechbaren Strahlen erst langsam an, erreichen dann rasch ein Maximum und fallen darauf mehr oder weniger stark im Violett. Sie unterscheiden sich durch die Lage des Maximums, das für die menschliche Gesichtsempfindung bei $\pm 505 \mu\mu$, für *Phycomyces* bei $\pm 495 \mu\mu$, für *Avena* bei $\pm 465 \mu\mu$ liegt. Weiter ist das

Gebiet von *Avena* am meisten beschränkt, während die Empfindlichkeit von *Phycomyces* vom Gelb nach dem Rot hin nur wenig abnimmt.

Die grosse Übereinstimmung in diesen Kurven lässt auf eine grosse Übereinstimmung in der Einwirkung der Lichtstrahlen auf diese sehr verschiedenen Organismen schliessen. Dieser Umstand macht die Wahrscheinlichkeit, dass es chemische Stoffe sind, die zuerst den Lichtreiz aufnehmen und also einer photochemischen Wirkung unterzogen werden, um zu grösser.

Wie Garten (1908) S. 133 bemerkt, spricht auch Hering für das menschliche Auge von „*Empfangsstoffen*“ in der perzipirenden Schicht.

Die Übereinstimmung in der Form der Kurven lässt dann auf Übereinstimmung in diesen photochemischen Prozessen schliessen; der Unterschied der Kurven, besonders was die Lage des Maximums betrifft, vielleicht auf die Verschiedenheit der betreffenden Stoffe.

Während in der spektralen Empfindlichkeit beim Menschen und bei der Pflanze eine grosse Übereinstimmung zu konstatieren war, zeigt sich andererseits Übereinstimmung mit photochemischen Prozessen. Hierbei ist die Lichtwirkung auf lichtempfindliche Stoffe gemeint. Eine Kurve, wobei die erforderliche Umrechnung zu einem absoluten Verhältnis stattgefunden hat, welche also wirklich unmittelbar mit den hier erwähnten Kurven vergleichbar ist, gibt es, so weit mir bekannt ist, nicht.

Rigollot (1891) hat die Wirkung der verschiedenen Wellenlängen mit einem elektrochemischen Aktinometer bestimmt. Er stellt die jedesmalige Wirkung beim Gebrauch von NaCl, NaBr und NaJ in Kurven dar, welche man auch bei Ostwald S. 1041 abgebildet findet. Besonders diejenige, welche die Einwirkung auf NaCl angibt,

stimmt, was die Form betrifft, ziemlich genau mit den oben beschriebenen Kurven überein.

Für die Lichtwirkung auf lichtempfindliches Papier wird gewöhnlich die Schwärzung als Mass für die Empfindlichkeit gebraucht und ein Schema ungefähr nach dem Grad der Schwärzung entworfen. Ähnliche Abbildungen findet man u. A. in Eders „*Handbuch der Photographie*“ Bd IV S. 42, so wie in „*Photographische Korrespondenz*“ 1902 S. 507. Es empfiehlt sich dabei auf das Schema für Chlorsilberpapier (das Bunsen- und Roscoe'sche Normalpapier) aufmerksam zu machen, das Wiesner und Figdor als Photometerpapier bei phototropischen Versuchen verwendeten. Das Maximum der Schwärzung liegt für Chlorsilberpapier nach dem Schema unweit 400μ , wie auch Eder (1902) es ausdrückt: „*Indem das Chlorsilberpapier das Maximum der Wirkung im Violett an der Grenze des Ultraviolett besitzt.*“ Dieses Maximum ist also sehr weit entfernt von den Maxima des Phototropismus von *Avena* und *Phycomyces*; auf der Tafel, wo sich die Abbildungen der Kurven finden, ist die Stelle dieses Maximums bei 402μ bezeichnet, (nach der Abbildung bei Eder). Es ist also klar, dass kein Grund besteht bei phototropischen Versuchen die Lichtstärke in Bunsen-Roscoe'schen Einheiten anzugeben; die Angabe in Meterkerzen nach dem menschlichen Auge ist dann wenigstens noch richtiger.

In Bezug auf die beschriebenen Versuche kann noch Folgendes bemerkt werden. Es ist klar, dass für die Bestimmung der Empfindlichkeit für verschiedene Strahlen die flüssigen oder gläsernen Strahlenfilter untauglich sind, es sei denn, dass man zuvor für jede Lösung und jedes Glas für eine bestimmte Lampe die absolute Energiestärke bestimmte, in welchem Fall man aber doch noch mit einer Zone aus dem Spektrum arbeitet, über welche diese

Energie zudem ungleich verteilt ist. Nur für Demonstrationen oder orientierende Versuche sind solche Strahlenfilter zu benutzen. In diesem Fall sind z.B. die von Nagel (1898) beschriebenen Lichtfilter zu empfehlen.

Weiter zeigte es sich z.B. für *Avena*, dass bei der Aufstellung der Versuche und bei der Wahrnehmung im Dunkeln, der Gebrauch von photographischen, roten Lampen sehr anempfehlenswert ist. Man nehme sich aber hierbei in Acht und überzeuge sich erst, ob das Versuchsobjekt für dieses Licht sehr wenig empfindlich ist. Denn bei Versuchen mit *Phycomyces* zeigt es sich, dass man jedesmal nur sehr kurz schwaches Licht einer roten Lampe benutzen kann, da *Phycomyces* auch für rotes Licht noch ziemlich empfindlich ist. Überhaupt soll man sehr vorsichtig verfahren, da auch beim Gebrauch von „rotem“ Licht sogar bei einem Objekt wie *Avena* schliesslich noch Krümmungen, wenn auch schwach, auftreten, wenn nämlich starkes Licht lange Zeit einwirkt. Das rote Licht wurde in diesen Versuchen hergestellt indem man eine *Sachs'sche Glocke* mit einer Saffraninlösung über eine Nernstlampe stellte. Stellt man nun die *Avena*-Keimlinge dem Lichte ziemlich nahe (in einer Entfernung von 25 cm.), so treten nach 1½ bis 2 Stunden schwache Krümmungen an den Spitzen auf. Darum gebrauche man derartige photographische Lampen immer nur kurz und mit geringer Intensität.

Es ist geradezu nötig für einen solchen Zweck starke rote Lösungen anzuwenden. keine orange oder gelbe Filter. Saffranin eignet sich sehr dafür, obgleich auch noch Orange-Licht mit durchgelassen wird. Farben wie Orange-G oder das neulich von Pringsheim (1908) empfohlene Methylorange lassen auch in starken Lösungen noch etwas Grün durch, und das so oft benutzte Kaliumbichromat enthält noch ziemlich viel Grün und wirkt noch bedeutend

phototropisch auch auf ein Objekt wie *Avena*. Durch Verringerung der Intensität und Belichtungsdauer wird aber immer die phototropische Wirkung am stärksten und am sichersten herabgesetzt.

Die Ausdehnung dieser spektralen Untersuchungen kann noch verschiedene Resultate gewähren. So drängt sich die Frage an uns auf, welchen Einfluss eine Vorbelichtung in schwachem, weissem Lichte hat; die Möglichkeit wäre näml. nicht ausgeschlossen, dass die Pflanze dadurch für weniger wirksame Strahlen sensibilisiert würde, wie Becquerel (1845) dies für photographische Platten bewiesen hat und wie dies nach Wiesner (1877) für das Entstehen von Chlorophyll in den ultra-roten Strahlen der Fall ist. Ein paar Versuche wurden in diesem Sinn angestellt. In schwachem Licht wurden einige *Avena*-Keimlinge ungefähr 15 Minuten vorbelichtet; das Licht war so schwach, dass diese Lichtquantität ungefähr die Hälfte des Schwellenwertes belief. Darauf wurden sie sofort ein paar Minuten in starkes, rotes Licht gestellt. Krümmungen traten aber nicht auf und die Pflanzen waren unter diesen Umständen also nicht sensibilisiert worden. Jedoch darf man aus diesen vereinzelt Versuchen keine bestimmte Schlussfolgerungen machen.

Eine andere Frage ist diese, welchen Einfluss Belichtungen über die Präsentationszeit in einem lichtstarken Spektrum auf die Reaktion haben. Diese Frage wird im dritten Kapitel erörtert werden.

Jedoch von alledem bleibt die Erforschung der Empfindlichkeitskurven für verschiedene Pflanzen und für verschiedene Prozesse überhaupt am wichtigsten. Es ist natürlich möglich, dass bei den verschiedensten Organismen grosse Übereinstimmung herrscht, es kann aber ebenso gut möglich sein, dass zwischen verschiedenen Gruppen bestimmte Abweichungen auftreten.

Erst nachdem viele Tatsachen gesammelt worden sind, wird eine Vergleichung der Resultate etwas wichtiges bieten können, auch wenn die Tierphysiologie mit der pflanzlichen Physiologie, und diese wieder mit photochemischen Prozessen verglichen wird. Vielleicht wird es möglich sein so auf einem gewissen „spektral-analytischen“ Wege auch etwas Näheres für die Reizphysiologie, in erster Linie über die Art der Stoffe, welche den Lichtreiz perzipieren, zu erfahren.

DRITTES KAPITEL.

ÜBER DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN POSITIVEN UND NEGATIVEN ERSCHEINUNGEN.

§ 22. Einleitung.

Im ersten Kapitel ist bewiesen worden, dass bei jeder Intensität positiver Phototropismus auftreten kann, da die Entstehung positiver Krümmungen nur von der Energiemenge, welche die Pflanze empfängt, abhängig ist. Es ist auch hervorgehoben worden, dass dieser Umstand der herrschenden Auffassung, nach welcher die positiv phototropische Pflanze für höhere Intensitäten indifferent wäre und sogar auf sehr hohe Lichtstärken nur negativ reagieren sollte, nicht entspricht. Es wird sich aber herausstellen, dass das oben erwähnte Ergebnis den von frühern Forschern gefundenen Tatsachen nicht widerspricht, sondern nur die Auffassung der Rolle, welche die Intensität an und für sich im phototropischen Prozess zu erfüllen hätte als anfechtbar hinstellt. Es war im ersten Kapitel nur die Rede von der positiven Reaktion und es zeigte sich daselbst, dass diese immer, sogar bei der stärksten Variation der Reizdauer und der Lichtstärke, auftreten kann, wenn nur ein bestimmtes, konstantes Quantum Licht zugeführt wurde.

Nun hat sich aber bei verschiedenen Pflanzen als Tatsache erwiesen, dass bei einer gewissen Belichtung (weit über die gewöhnliche Reizschwelle) keine Krümmungen auftraten, die Pflanzen vielmehr durchaus gerade blieben, und es ist

eine bekannte Sache, dass die mit *Phycomyces* angestellten Untersuchungen von Oltmanns sogar negative Lichtkrümmungen ergaben. Die Frage wäre erlaubt, unter welchen Belichtungsverhältnissen denn doch diese Erscheinungen auftreten, die den positiven Erscheinungen entgegengesetzt sind, und weiter ob man bei dem nicht Auftreten einer Krümmung wohl schliessen darf, dass die Pflanze für diese Belichtung indifferent wäre.

Bei der Untersuchung der Beziehungen, welche zwischen positiven und negativen Erscheinungen bestehen, lag es natürlich auf der Hand *Phycomyces* zu wählen, wobei sowohl positive als negative Krümmungen konstatiert worden waren.

Nach Beendigung der Untersuchungen mit *Phycomyces*, welche viel Zeit in Anspruch nahmen, wurde überdies noch eine Anzahl von Versuchen mit *Avena* angestellt, um ausfindig zu machen, in wie weit hier Erscheinungen auftreten, die mit dem bei *Phycomyces* gefundenen Ergebnis Übereinstimmung aufweisen.

In diesem Kapitel werde ich also versuchen, diese positiven und negativen Erscheinungen zu analysieren, um zu erfahren unter welchen Belichtungsverhältnissen sie auftreten und welche Beziehungen sie zu einander haben.

Versuche mit *Phycomyces nitens*.

§ 23. Ausführung der Versuche.

Im ersten Kapitel ist bewiesen worden, dass für alle Kombinationen von Belichtungsdauer und Lichtstärke immer ein gleich grosses Quantum Licht zugeführt werden muss, um eine positive Krümmung in ihrem allerersten Anfang auftreten zu sehen. Die Frage liegt auf der Hand,

was geschehen wird, wenn wir nun oberhalb der Schwelle das Quantum Licht allmählich zunehmen lassen; muss man doch auf diese Weise auch die negativen Erscheinungen auftreten sehen.

Die Lichtmenge kann vergrössert werden, indem man bei einer gewissen Lichtintensität die Zeit zunehmen lässt, oder indem man während einer festen Zeit immer wieder eine höhere Lichtstärke einwirken lässt. Damit man einen Eindruck bekommt von der Weise, wie die verschiedenen Lichtquantitäten auf den Phototropismus wirken, ist es nötig die Wirkung aller erdenklichen Kombinationen von Zeit und Intensität kennen zu lernen. Praktisch verfährt man also am besten, wenn man eine Anzahl stark differierender Lichtstärken mit einer Anzahl verschiedener Zeiten kombiniert. Je grösser die Anzahl der Kombinationen ist, mit um so grösserer Gewissheit kann man aus den gefundenen Zahlen Schlussfolgerungen ziehen. Es stellte sich denn auch bei den hier mit *Phycomyces* angestellten Versuchen heraus, dass eine grosse Anzahl Bestimmungen nötig war, um sich eine einigermaßen klare Vorstellung von dem Einfluss der verschiedenen Lichtquantitäten zu machen. Es wurde dazu die phototropische Wirkung von gut fünfzig verschiedenen Kombinationen von Zeit und Intensität beobachtet.

Für die Kultur und die Beobachtungsmethode sei auf den ersten Kapitel verwiesen. Ich möchte hier nur das Resultat kurz in Tabellen darstellen, während ich die darin erwähnten Ergebnisse mit Verweisung auf diese Tabellen ausführlich besprechen möchte.

Zunächst aber möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Zusammensetzung dieser Tabellen lenken. Beim Beobachten wurde besonders Acht gegeben auf die Anzahl der Krümmungen und auf die Zeit, wonach diese Krümmungen auftraten.

Für jede Kombination wurde gewöhnlich eine Anzahl Kulturen gebraucht und die Ergebnisse zusammengefügt; nur ein einziges Mal, wo dies von grösserer Bedeutung war, findet man in den Tabellen das Ergebnis verschiedener Versuche ein und derselben Kombination gesondert angegeben.

Auch wurde bei jeder Intensität durchbelichtet bis Krümmungen auftraten und die hierbei erhaltenen Ergebnisse sind ebenso wie die Resultate der Nachwirkung der verschiedenen Kombinationen, am Ende einer jeden Tabelle verzeichnet.

Jede Tabelle gibt die Ergebnisse bei einer gewissen Intensität. Diese Intensität wird oben in der Tabelle angedeutet. Von jedem Versuch wird nun verzeichnet: zuerst die Belichtungszeit, dann das Produkt aus Zeit und Intensität in Meter-Kerzen-Sekunden, darauf zwischen Klammern die Anzahl der beobachteten Exemplare (wo dies nicht der Fall ist, war versäumt die Anzahl der sämtlichen Exemplare zu verzeichnen), sodann das Prozent, oder wo dies deutlicher war die Zahl der Gekrümmten mit + oder — Zeichen, je nachdem die Krümmung positiv oder negativ war. Schliesslich wird da, wo 50 % oder mehr der Individuen Krümmungen aufweisen, gewöhnlich die Reaktionszeit (R.z.) angegeben, d. h. also die Zeit vom Anfang des Reizes bis an den Augenblick wo 50 % reagiert.

Besprechung der Tabellen.

§ 24. Der Effekt verschiedener Lichtquantitäten und das sogenannte „Indifferent“-sein.

Damit man einen Eindruck von der in den vielen gefundenen Zahlen enthaltenen Bedeutung bekommt, ist es

nötig die Tabellen von verschiedener Seite zu betrachten, jedesmal Zahlen aus den verschiedenen Tabellen zusammenzufassen und auf diese die Aufmerksamkeit zu lenken.

Wir wollen erst zu erforschen suchen, was geschieht, wenn man durch Verlängerung der Belichtungszeit eine immer grössere Quantität Licht zuführt. Man achte dabei besonders auf Tabelle I, II und III.

Wie schon früher erwähnt ist, beträgt an der Schwelle bei 100—150 M. K. S., wobei 50% reagiert, die Reaktionszeit 20—25 Minuten. (Siehe Tabelle I, II und III.)

Auch wurde da schon hervorgehoben, dass bei einer grössern Lichtquantität die Krümmungen sehr stark werden, das Prozent bis 100% steigt und die Reaktion schneller eintritt, sodass die Reaktionszeit bis ± 15 Minuten verkürzt wird. Diese Lichtquantität ist die optimale Quantität, da die Reaktion hierbei am stärksten und am schnellsten ist.

So findet man z. B. in:

Tabelle	I	880 M. K. S.	100% R.z.	15 Min.
Tabelle	V	1500 M. K. S.	100% R.z.	15 Min.
Tabelle	VI	1460 M. K. S.	100% R.z.	16 Min.
Tabelle	VII	960 M. K. S.	100% R.z.	15 Min.

Tabelle I gilt für 44000 M. K., Tabelle VII für 16 M. K.

Es zeigt sich also, dass **800—1500 M. K. S.** eine optimale Wirkung auf die phototropische Reaktion ausüben.

Eine stärkere Zunahme der Lichtquantität kann keine Zunahme der positiven Reaktion mehr bewirken. Es treten dahingegen andere Erscheinungen auf. Es zeigt sich näml., dass, wenn wir die Lichtquantität jetzt stark zunehmen lassen, die Reaktionszeit allmählich länger wird.

So sieht man in Tabelle V, dass schon bei **3000 M. K. S.** die Reaktionszeit sich auf **20 Min.** verlängert.

Wir wollen nun weiter den Einfluss der Lichtzunahme z. B. in Tabelle II, also bei Anwendung von 11000 M. K. Lichtstärke verfolgen. Es zeigt sich da, dass die Reaktionszeit bei **22000 M. K. S.** schon **32 Min.** geworden ist, wobei sich jedoch noch 100% positiv krümmte. Eine weitere Zunahme der Lichtquantität verlängert die Reaktionszeit noch weiter, aber zugleichzeitig nimmt auch die Anzahl der positiv reagierenden Individuen und die Stärke der Krümmungen ab. So krümmt sich bei **88000 M. K. S.** kaum die Hälfte der Individuen und in diesem Falle beträgt die Reaktionszeit mehr als **40 Minuten**.

Weiter bemerkt man, dass bei **88000—220000 M. K. S.** neben den einzelnen Exemplaren, die im Verlaufe von **40—120 Minuten** noch schwach positiv reagieren auch einige schwache, negative Krümmungen auftreten.

Bei dieser Lichtquantität kann die Reaktion manchmal höchst eigentümlich sein. Mehr ausführlich folgt hier ein Beispiel von dem Verlaufe der Reaktion unter diesen Umständen.

Bei **44000 M. K.** wurde **3 Sek.** belichtet, d. i. **132000 M. K. S.**

Von 11 Individuen reagierten:

nach	31 Min.	2 schwach +	
„	35 „	3 +	4 schwach —
„	43 „	4 +	6 —
„	70 „	4 +	5 —
„	1 St. 25 „	3 +	0 —
„	1 St. 40 „	5-6 +	1 —
„	2 St. — „	4 +	2 —

Aus den Reaktionen bei dieser Lichtquantität merkt man sehr deutlich, dass es einen Streit zwischen einer negativen und positiven Erscheinung gibt; denn auch ein und dasselbe Individuum sieht man oft zwischen diesen positiven und negativen Reaktionen schwanken.

Die Reaktionen bleiben immer sehr schwach, sie sind aber keinen vom Licht unabhängigen Nutationserscheinungen zuzuschreiben, denn unter andern Umständen tritt diese Art Reaktion nicht auf.

Führt man nun wieder eine grössere Quantität Licht zu, so werden nicht, wie man erwarten würde die wenigen, negativen Krümmungen, die sich schon schwach zeigten sofort verstärkt, sondern es bleiben nun bei **200000—300000 M. K. S.** die Krümmungen ganz aus, und äusserlich also ist von einer Reaktion nichts zu spüren.

Erst über **2000000 M. K. S.** fangen die ersten, deutlich wahrnehmbaren, *negativen* Krümmungen sich zu zeigen an.

Wenn hier Krümmungen auftreten, so sind sie immer negativ, von einer positiven Reaktion findet man nie mehr die geringste Spur. Die Zahl dieser negativen Krümmungen bleibt anfangs sehr gering und sie bleiben oft auch weit über 2000000 M. K. S. aus. Dies ist die Folge einer sehr bemerkenswerten Erscheinung, die bei all diesen Versuchen mit sehr grosser Lichtquantität auftritt. Es zeigt sich nämlic., dass die Nachwirkung solcher grossen Lichtquantitäten beim Auftreten der hier immer negativen Krümmungen nur in sehr geringem Masse zu beobachten ist. Sobald der Lichtreiz aufgehört hat, wird die negative Wirkung stark herabgesetzt.

Dies ist aus allen Zahlen der Tabellen I, II und III für Belichtungen über zwei Millionen M. K. S. zu ersehen. Will man negative Krümmungen stark auftreten sehen, so soll man fast so lange durchbelichten, bis die ersten Krümmungen sich einstellen. Auffallend beim Durchbelichten ist, dass wenn negative Krümmungen schon auftreten, die Reaktion, sobald der Lichtreiz aufhört, meistens kaum weiterschreitet, und dass zudem im Dunkeln immer die negativen Krümmungen sehr bald rückgängig werden. Diese geringe Nachwirkung und das schnelle Verschwinden

der Krümmungen weist einen auffallenden Unterschied mit den gewöhnlichen positiven Erscheinungen bei schwachen Reizen auf.

Man kann nun im Hinblick auf Tabelle II und III sagen, dass über 2000000 M. K. S. negative Krümmungen aufzutreten anfangen, die um so zahlreicher werden je länger man durchbelichtet.

Fassen wir nun Obiges kurz zusammen, so zeigt es sich, dass hier durch das Variieren der Belichtungszeiten bei der Anwendung ein und derselben hohen Intensität genau dieselben Stadien von positiv-, nicht- und negativ-Krümmen durchlaufen werden, wie in den Versuchen von Oltmanns der Fall ist, wo bei Durchbelichtung die Wirkung verschiedener Intensitäten verfolgt wurde. Dieses Resultat lässt sich auch finden, wenn man die Tabellen VIII bis II näher betrachtet.

Man sieht dann, dass *bei Durchbelichtung*

in	3,6 M. K.	die Reaktionszeit	18 Min.	ist,
"	16	" " "	23 $\frac{1}{2}$	" "
"	73	" " "	25—28	" "
"	300	" " "	40—55	" "

dass bei Durchbelichtung in 550 M. K. anfangs negative Krümmungen vereinzelt auftreten, dass diese aber schliesslich noch in positive Krümmungen umschlagen, wofür dann die Reaktionszeit 50—60 Min. beträgt. In diesem Stadium zeigt sich wieder, dass es einen Streit gibt zwischen einer positiven und einer negativen Erscheinung.

Belichtet man darauf durch in höhern Intensitäten, wie 2400 M. K. und 11000 M. K., so treten nur negative Krümmungen auf. Die hierbei gefundenen Reaktionszeiten fallen verschieden aus, betragen aber gewöhnlich 20—30 Minuten.

Man sieht also, dass man alle möglichen Stadien der Reaktion durchlaufen kann, indem man einfach die

Lichtquantität zunehmen lässt, und dass man dies also erreichen kann, indem man entweder alle möglichen Lichtintensitäten durchläuft, oder die Belichtungsdauer bei einer bestimmten Intensität zunehmen lässt.

Es sei noch einmal hervorgehoben, dass man durchaus nicht den Eindruck eines wirklich indifferenten Stadiums bekommt. Aus den Tabellen I—IV geht im Gegenteil hervor, dass bei einer Belichtung von ± 200.000 M. K. S., gerade vor dem Eintritt in das Stadium, worin man keine Reaktion findet, eine negative und eine positive Neigung von fast gleicher Stärke sich gegenüber stehen. Das nicht Reagieren bei einer Zufuhr von mehr als **200.000 M. K. S.** ist also nur scheinbar ein indifferenter Zustand, in Wirklichkeit aber der Zweikampf zweier gleich starken, sich entgegengesetzten Neigungen, welcher die Aufhebung einer sichtbaren Reaktion zur Folge hat.

§ 25. Die Abhängigkeit der negativen Erscheinungen von Zeit und Intensität.

Vielleicht ist es dem Leser schon aufgefallen, dass, was in vorstehendem § 24 gesagt ist, nicht immer für alle Tabellen gilt. Wir haben daselbst diesen Umstand noch nicht in Betracht gezogen, da dies die Erklärung der Zahlen nicht erleichtern würde, weshalb wir erst hier darauf zurückkommen.

Es hat sich nun also gezeigt, dass bei geringen Lichtquantitäten nur positive Erscheinungen auftreten, die bei einer gewissen Menge ihren Höhepunkt erreichen; dass aber sodann bei Zunahme der Energiequantität sich eine negative Erscheinung einstellt, die sich erst in der Verlängerung der Reaktionszeit der positiven Krümmungen, sodann in einer Abnahme der Anzahl und der Stärke dieser Krümmungen, u. s. w. wie oben beschrieben ist, offenbart.

Eine wichtige Frage ist es nun, ob diese negative Wirkung, die als eine zweite Erscheinung nach der positiven Wirkung auftritt, auch ebenso wie diese positive nur von der Energiemenge, ungerechnet deren Verteilung über Zeit und Intensität, abhängig ist.

Zunächst sei bemerkt, dass die negative Wirkung bei sehr geringen Intensitäten ebenso gut auftritt als bei hohen Lichtintensitäten. Wir verweisen auf Tabelle VII, wo bei 16 M. K. bei 960 M. K. S. eine optimale Reaktion erfolgt, bei Durchbelichtung aber die Reaktionszeit schon bis 23—24 Minuten verlängert ist; bei 73 M. K. ist dies natürlich in noch stärkerem Masse sichtbar; aber auch sogar bei 3,6 M. K. (Tabelle VIII), ist die Reaktionszeit bei Durchbelichtung schon 18 Minuten, statt 15 Minuten bei der optimalen Lichtquantität. Hieraus geht also hervor, dass sogar bei diesen geringen Intensitäten die negative Erscheinung auftritt.

Um für obige Frage eine Antwort zu suchen, ist es zunächst erwünscht die Tabellen I, II, III und IV eingehend zu betrachten. Man findet daselbst, dass:

in	44.000 M. K.	bei	22.000 M. K. S.	die Reaktionszeit	29 Min.	ist.
„	11.000	„	„	22.000	„	„
„	2.444	„	„	22.000	„	„
„	550	„	„	22.000	„	„

Da die Reaktionszeiten stark übereinstimmen, sieht man also, dass der negative Einfluss hier derselbe ist, und wenigstens bei 550 M. K. nicht geringer ist. Weiter ist zu bemerken, dass bei diesen Intensitäten von 550 M. K. bis 44000 M. K. die positiven Krümmungen bei ± 200000 M. K. S. fast ganz aufhören. Bei der Beurteilung der Zahlen wird hier noch einmal auf die grosse Variabilität von *Phycomyces* aufmerksam gemacht, die schon im ersten Kapitel besprochen wurde.

Führt man nun mehr Energie zu, so zeigt es sich in

Tabelle III, II und I, dass bei **2400—44000 M. K.** die definitiven negativen Krümmungen bei gut **2000000 M. K. S.** aufzutreten anfangen.

Die bis jetzt genannten Tatsachen sprechen sehr dafür, dass auch die negative Wirkung nur von der Quantität Energie abhängig ist.

Betrachtet man nun Tabelle V, so sieht man, dass hier bei gut 240000 M. K. S. nicht, wie bei 550—44000 M. K. die positive Krümmung verschwunden ist, sondern dass die Reaktionszeit sich nur bis 33 Minuten verlängert hat. Dies widerspricht also scheinbar der Regel, dass auch die negative Wirkung nur von der Energiemenge abhängig sei. Bedenkt man aber, dass die ganze Zufuhr dieser Energiequantität von 200000 M. K. S., wobei die positive Krümmung verschwindet bei einem Gebrauch von 300 M. K. gut 11 Minuten in Anspruch nimmt, so wird es klar, dass die positive Reaktion, die schon nach 1—2 Sek. genügende Energie empfangen hat, schon viel zu weit vorgeschritten ist, und also einen viel zu grossen Vorsprung hat, als dass die negative Wirkung sie einholen und aufhalten könnte. Die Folge ist denn auch, dass die negative Reaktion nur noch bewirkt, dass die positive Krümmung durch Verzögerung nicht nach 15 Min., sondern erst nach 33 Minuten auftritt.

Durch diese Betrachtung erscheinen die meisten Zahlen aus den Tabellen erklärlich. Nun wird es plausibel, dass bei niedrigeren Intensitäten keine definitiven, negativen Krümmungen mehr auftreten können. Da zum Auftreten letzterer gut 2000000 M. K. S. nötig sind, so würde die Zufuhr dieser Energie bei 300 M. K. erst nach 2 Stunden beendet sein, in welcher Zeit die positive Reaktion schon längst zu Stande gekommen ist, obgleich diese bis zu einer Reaktionszeit von ungefähr 50 Minuten bedeutend verzögert wurde.

Es leuchtet also ein, dass je geringer die Intensität ist, die negative Wirkung um so seltener Gelegenheit hat, sich durch Gegenwirkung der positiven Reaktion zu offenbaren.

Hiervon giebt Tabelle VI noch ein deutliches Beispiel bei 73 M. K. Wird hier 58000 M. K. S. zugeführt, so sind hierfür nicht weniger als 13 Minuten nötig und es liegt also auf der Hand, dass die positive Reaktion, die nach 10 Sek. schon Energie die Fülle empfangen hat, schon ein gutes Stück vorgeschritten ist, bevor die negative Wirkung sich kräftig geltend machen kann. Die positive Reaktion ist denn auch schon so lange unterwegs, dass die negative sie längst nicht mehr einholen kann, und die einzige Folge ist, dass die positive Reaktion erst nach 28 Minuten sichtbar wird. Da also die positive Wirkung der negativen so weit vor bleibt, hat es wenig Sinn die Belichtungsdauer noch zu verlängern; denn bei 123000 M. K. S. in 28 Min. tritt die positive Reaktion schon mit einer Reaktionszeit von 30 Min. auf. Die Verstärkung der Energie von 58000 bis 123000 M. K. S. kann also nur noch bewirken, dass die Reaktionszeit von 28 Min. auf 30 Min. verschoben wird. Indessen zeigt sich, dass auch innerhalb einer Belichtungszeit von 28 Min., die Krümmungen schon oft auftreten.

Schon oben ist überdies hervorgehoben, dass auch bei Intensitäten weit unter 73 M. K. die negative Wirkung sich zu zeigen noch Gelegenheit hat. Stark kann diese Wirkung hier natürlich nicht sein, da die nötige Energie während einer viel zu langen Zeit zugeführt wird.

Fassen wir diese Auseinandersetzungen kurz zusammen, so erscheint es wohl als sicher, dass auch der negative Prozess an sich nur von der Energiequantität abhängig ist, unabhängig davon, wie

diese über Zeit und Intensität verteilt ist. Man kann dies aber an der äusserlich sichtbaren Reaktion nur zum Teil dartun. Solange die ganze Quantität Energie, welche die negative Wirkung verursacht, innerhalb eines Zeitraumes, der nur einen kleinen Teil der optimalen Reaktionszeit einnimmt, zugeführt wird, kann man deutlich sehen, dass der negative Prozess nur von der Lichtquantität abhängt. Dann kann nämlich innerhalb sehr kurzer Zeit die Energie sowohl die positive als die negative Wirkung in Gang setzen und die negative Wirkung kann sich direkt schon auf den Anfang des positiven Prozesses geltend machen. Die Stärke des positiven und des negativen Elementes sind beide nur von der Energiemenge abhängig, und an dem äusserlich sichtbaren Ergebnis, das aus diesen zwei sich entgegengesetzten Wirkungen hervorgeht, ist diese Regel noch deutlich zu beweisen.

Geht aber die Zufuhr der Energiemenge durch geringe Lichtstärke nur langsam vor sich, so hat der positive Prozess, der verhältnismässig sehr wenig Energie braucht, sich schon weit entwickelt, bevor die negative Wirkung sich geltend machen kann. Unter diesen Verhältnissen treten positive und negative Wirkung nicht mehr ganz gleichzeitig auf, sondern die negative Wirkung kommt, so zu sagen, erst spät hintendrein und kann nur geringen Einfluss auf das Zustandekommen positiver Krümmungen ausüben. Dadurch kann bei derartigen Belichtungen in der äusserlich sichtbaren Reaktion die Regel sich nicht mehr geltend machen.

§ 26. Noch einige hinzutretende Erscheinungen.

Es wird vielleicht der Aufmerksamkeit nicht entgangen sein, dass in den Tabellen noch einige Tatsachen vor-

kommen, die nicht in die Reihe der oben erwähnten Erscheinungen fallen. Sie sind aber absichtlich übergangen, da die Behandlung derselben bis jetzt nur verwirrend wirken konnte. Vollständigkeitshalber möchte ich hier doch einen Augenblick dabei verweilen.

Es ist auffallend in Tabelle VI, dass nach einer 13—20 Minuten langen Belichtung die Reaktionszeit 28—30 Minuten ist, dass aber bei Durchbelichtung die Reaktionszeit etwas kürzer zu sein scheint, nämlich 25—28½ Min., während man doch eine längere Reaktionszeit erwarten würde. Ferner, dass in Tabelle V nach einer 33—40 Min. langen Belichtung, die mittlere Reaktionszeit \pm 55 Min. ist, bei Durchbelichtung im Durchschnitt 50 Min., wenigstens kürzer als bei einer Belichtung von nur 33—40 Minuten. Und schliesslich stellt sich in Tabelle IV heraus, dass bei 220.000 M. K. S. negative und positive Erscheinung ungefähr gleich stark sind, dass aber bei Durchbelichten zwar immer erst einige negative Krümmungen vereinzelt auftreten, dieselben aber wieder bald verschwinden und eine allgemeine starke positive Reaktion auftritt. Diese Tatsachen sind die Äusserung ein und derselben Erscheinung, die auch Oltmanns beobachtet hat und die man wohl mit dem Namen Stimmungsänderung bezeichnet. Erst später im vierten Kapitel werden wir näher auf diese Erscheinung eingehen. Nur sei hier hervorgehoben, dass um Verwirrung vorzubeugen, man diese Erscheinung von primären, positiven und darauf folgenden negativen phototropischen Erscheinungen, um welche es sich hier handelt, sondern muss. Diese sogenannte Stimmungsänderung ist wieder eine andere, nur wenig untersuchte Erscheinung, welche die Folge eines längeren Aufenthaltes im Licht ist; sie tritt erst auf, nachdem die Pflanzen eine Zeit lang im Lichte gestanden haben. Derartige Pflanzen sind also nicht mehr als etiolierte zu betrachten, womit alle hier

beschriebenen Untersuchungen angestellt wurden. Was für Erscheinungen nicht-etiolierte Pflanzen ergeben, die eine bestimmte Zeit durch allseitiges Licht bestrahlt worden sind, das ist eine Frage, worauf wir erst am Ende des vierten Kapitels noch einmal zurückkommen werden. Zum Schluss sei noch auf Tabelle I verwiesen.

Trotz der Zufuhr einer Energiequantität weit über 2000000 M. K. S. werden die Krümmungen doch nicht allgemein und auch beim Durchbelichten bleibt die negative Reaktion schwächer als in Tabelle II und III, sowohl was die Anzahl, als was die Stärke der Krümmungen betrifft. Es könnte sein, dass diese Erscheinung sich auch, als eine Änderung der sogenannten Stimmung, der vorhin genannten anschliesst; aber auch kann die hohe Intensität dem Wachstum und also auch den Krümmungen ein starkes Hindernis sein, oder es wäre auch möglich, dass bei solchen grossen Energiequantitäten die negativen Erscheinungen wieder abnehmen. Wie diese Erscheinung zu deuten ist, darüber wollen wir hier nicht entscheiden; später werde ich noch kurz darauf zurückkommen.

Da die hier beschriebenen Tatsachen bei der Anstellung der Versuche auftraten, durfte ich sie hier nicht unerwähnt lassen. Sie stehen aber vereinzelt da, und werden deshalb hier nicht weiter behandelt werden.

§ 27. Zusammenfassung der Ergebnisse für *Phycomyces*.

Kurz gefasst führen die oben beschriebenen Versuche für *Phycomyces* zu folgendem Resultat.

Führt man *Phycomyces* Licht zu, so hängt es von der Quantität des Lichtes ab, wie sie hierauf reagiert.

Diese Lichtmenge muss einen gewissen Betrag erreicht haben, um eine sichtbare Krümmung hervorzurufen.

Ungefähr 50% der Individuen reagiert eben merklich positiv, (Schwellenwert der positiven Krümmungen) bei	100—150 M. K. S.
Sodann nehmen die Krümmungen an Zahl und Stärke zu und die Reaktion erreicht ihr Maximum bei	800—1500 „
Nun fängt eine negative Wirkung an merklich zu werden, welche der positiven entgegenwirkt und erst die positive Reaktionszeit verlängert. Dies ist schon zu bemerken bei . . .	3000 „
Diese negative Wirkung hängt ebenso wie die positive von der Quantität der Energie ab, nimmt aber viel schneller zu als die positive. Sie überholt dieselbe und verhindert die positive Krümmung bei	100000—200000 „
Bei weiterer Energiezufuhr bleibt nun erst jede sichtbare Reaktion aus, bis endlich das negative Element das positive so weit übertrifft, dass es sich in andauernden, negativen Krümmungen äussern kann. Dies ist der Fall bei	über 2000000 „
Kräftige negative Reaktion bei wenigstens .	4—12 Mill. „

Wird die erforderliche Energie langsam über einen ziemlich grossen Teil der positiven Reaktionszeit zugeführt, so kann die negative Wirkung erst auftreten nachdem die positive Reaktion schon eine Strecke vorgeschritten ist, und an der äusserlich sichtbaren Reaktion kann man nicht mehr dartun, dass auch das negative Element nur von der Energiequantität abhängig ist. Kann doch dieses negative Element, obgleich es von Hause aus entschieden ebenso kräftig ist als bei derselben Energiezufuhr in kurzer Zeit, der positiven Reaktion nicht zeitig genug mehr entgegenwirken. Je geringere Intensität also gebraucht wird, um so später kann die negative Wirkung

sich geltend machen und um so weniger stark kann sie sich der positiven Reaktion gegenüber äussern.

Schliesslich muss man wohl zu der Auffassung hinneigen dass, wo keine Krümmungen auftreten, man doch sicher nicht an einen wirklich indifferenten Zustand denken darf.

TABELLE I.

44.000 M. K.

$\frac{1}{400}$ Sek.	110	(28)	50% +	R.z. 20—25 Min.
$\frac{1}{200}$ „	220	(27)	70% +	R.z. 20—25 „
$\frac{1}{50}$ „	880		100% +	R.z. 15 „
$\frac{1}{2}$ „	22.000	(11)	100% +	R.z. 29 „
1 „	44.000	(24)	50% +	R.z. 45 „
2 „	88.000	(25)	11 +, 2—	
3 „	132.000	(40)	8 +, 8—	(in 2 St.)
5 „	220.000	(35)	2 schwach +	(nach $1\frac{1}{2}$ St.)
1 Min.	2.640.000	(15)	5—	
1 „	2.640.000	(14)	0	
5 „	13.200.000	(25)	0	
13 „	34.320.000	(12)	Nach 15—18 Min. 5 schwach —, werden bald rückgängig.	
15 „	39.600.000	(40)	Nach 26 Min. 7— (schwach), werden bald rückgängig.	
16 „	42.240.000	(15)	Nach 21 Min. 6—, bald rückgängig.	
18 „	47.520.000	(15)	Nach 24 Min. 5—, bald rückgängig.	
20 „	52.800.000	(11)	Nach 28 Min. 6—, nach 30 Min. rückgängig.	

Durchbelichtet: (15)

nach 28 Min. 3—
 „ 30 „ 4—
 „ 47 „ 7— (schwach).

Nach Sistierung der Belichtung, richten die Sporangienträger sich bald wieder auf.

Durchbelichtet: (17)

nach 33 Min. 4?—
 „ 40 „ 5?—
 „ 50 „ 5.6—
 „ 60 „ 6—
 „ 70 „ schwächer.

TABELLE II.

11.000 M.K.

$\frac{1}{200}$ Sek.	55	(38)	44% +	R.z. \pm 20	Min.
$\frac{1}{100}$ „	110	(40)	52% +	R.z. \pm 20	„
$\frac{1}{50}$ „	220	(33)	60% +	R.z. \pm 20	„
2 „	22.000	(12)	100% +	R.z. 32	„
4 „	44.000	(11)	82% +	R.z. 35—40	„
8 „	88.000	(24)	58% +	R.z. 42	„
8 „	88.000	(11)	Nach $1\frac{3}{4}$ St.	5+,1—	
12 „	132.000		In 2 St.	5+,2—	
20 „	220.000	(16)	Nach $1\frac{1}{2}$ St.	5+,1—	
20 „	220.000			0	

4 Min.	2.640.000	(12)	nach 20 Min.	2—	
5 "	2.860.000		nach 34 Min.	2—	
10 "	5.720.000	(8)	nach 18 Min.	2—	
15 "	8.580.000	(16)	nach 22 Min.	11—	R.z. 18—20 Min.
15 "	8.580.000			0	
20 "	11.440.000	(22)	100 %—		R.z. 23 Min.

Durchbelichtet: (20)

	nach 19 Min.	3?—
	" 23 "	4—
	" 26 "	7—
	" 28 "	9—
	" 30 "	10—
	" 34 "	11—

Verdunkelt: Krümmungen nicht weiter, nach 50 Min. alle aufrecht.

Durchbelichtet:

(13):	nach 22 Min.	3?—	(20):	nach 21 Min.	3?—
"	26 "	5—	"	28 "	9—
"	28 "	8—	"	30 "	11—

Durchbelichtet:

nach 18 Min. alle negativ gekrümmt.

TABELLE III.

2.444 M. K.

$1\frac{1}{50}$ Sek.	49	(22)	27% +	R.z.	20—25	Min.
$2\frac{1}{25}$ „	196	(23)	87% +	R.z.	20—25	„
9 „	22.000	(14)	100% +	R.z.	30	„
30 „	73.000	(17)	76% +	R.z.	34	„
36 „	88.000	(10)	60% +	R.z.	40	„
54 „	132.000	(38)	58% +	R.z.	46	„
$1\frac{1}{2}$ Min.	220.000			In $1\frac{1}{2}$ St.	3+, 2—	
2 „	292.000	(14)		In $1\frac{1}{2}$ St.	2+, 2—	
15 „	2.190.000	(16)		nach 25 Min.	4—	sehr schwach.

Durchbelichtet:

(20): nach 28 Min.	7—	(18): nach 21 Min.	6—
„ 38 „	11—	„ 25 „	9—
„ 48 „	15—	„ 27 „	14—
(17): nach 25 Min.	10—	(13): nach 14 Min.	3?—
		„ 23 „	5—
		„ 34 „	5—

TABELLE IV.

550 M. K.

40 Sek.	22.000	(16)	100% +	R.z.	33	Min.
2 Min. 40 „	88.000	(32)	56% +	R.z.	\pm 40	„
4 „	132.000	(20)	40% +			
6 „ 40 „	220.000			In $1\frac{1}{2}$ St.	2+, 3—	

Durchbelichtet:

(22)	nach 20 Min.	3—	(15)	nach 42 Min.	5—
	„ 37	„ 5—		„ 50	„ 4+,0—
	„ 44	„ 5—, 2+		„ 56	„ 7+
	„ 59	„ 2—,12+		„ 60	„ 10+
	„ 70	„ 16+			

TABELLE V.

300 M. K.

	5 Sek.	1.500	(14)	100%+	R.z. 15 Min.
	10 „	3.000	(13)	100%+	R.z. 20 „
13 Min.	20 „	240.000	(39)		R.z. 33 „
33 „	20 „	600.000	(13)	62%+	R.z. 60 „
33 „	20 „	600.000	(14)	71%+	R.z. 54 „
39 „		702.000	(14)	57%+	R.z. 58 „
40 „		720.000	(20)	70%+	R.z. 50 „

Durchbelichtet:

(12)	nach 55 Min.	alie	+	gekrümmt
(12)	„ 45	„	+	„
(8)	„ 55	„	50%+	„
(11)	„ 52	„	50%+	„

TABELLE VI.

73 M.K.

20 Sek.	1.460	(14)	100%+	R.z. 16 Min.
13 Min. 20 „	58.400	(14)	100%+	R.z. 28 „
20 „	87.600	(34)	100%+	R.z. 30 „
28 „	123.000	(8)	100%+	R.z. 30 „

Durchbelichtet :

I R.z. 25 Min.

II R.z. 28½ Min.

TABELLE VII.

16 M. K.

60 Sek.	960	(13)	100%+	R.z. 15 Min.
---------	------------	------	-------	--------------

Durchbelichtet :

(12) R.z. 23 Min.

(12) R.z. 24 Min.

TABELLE VIII.

3.6 M. K.

Durchbelichtet :

(32) R.z. 18 Min.

TABELLE IX.

40.000 M. K.

$\frac{1}{1000}$ Sek.	40	In 75 Min. alle.
$\frac{1}{1000}$ „	40	R.z. \pm 65 Min.
$\frac{1}{100}$ „	400	R.z. \pm 70 Min. Nach 85 Min. alle.
$\frac{1}{25}$ „	1600	Nach 70 Min. schwache Reaktion.
$\frac{1}{25}$ „	1600	Schwache Reaktion.
1 „	40.000	R.z. 85 Min. Nach 95 Min. $\frac{6}{8}$ schwach gekrümmt.
1 „	40.000	R.z. \pm 85 Min. Nach 120 Min. $\frac{8}{9}$.
1 „	40.000	Rz. \pm 80 Min. Nach 120 Min. $\frac{8}{9}$.
1 Min.	2.400.000	Keine Krümmungen.
4 „	9.600.000	„ „
10 „	24.000.000	„ „
1 St. 40 „	240.000.000	Während der Belichtung keine Krümmungen. Nach 3 Stunden Reaktionszeit schwache positive Krümmungen.

TABELLE X.

400 M. K.

3 Sek.	1200	R.z. \pm 70 Min. Nach 80 Min. $\frac{12}{16}$.
8 Min.	192.000	Nach 95 Min. $\frac{2}{9}$ schwach, nach 110 Min. $\frac{3}{9}$ schwach, nach 120 Min. $\frac{2}{9}$ schwach, nach 135 Min. 0.—
10 Min.	240.000	Nach 73 Min. $\frac{3}{6}$ schwach, nach 103 Min. $\frac{1}{6}$ schwach, dann zurück.
20 Min.	480.000	Nach 73 Min. $\frac{5}{9}$ schwach.
	„ 83	„ $\frac{7}{9}$ schwach.
	„ 103	„ $\frac{9}{9}$ schwach bleibend.

TABELLE XI.

Durchbelichtet in	400 M. K.:	nach 83 Min.	$\frac{5}{11}$,	nach 98 Min.	$\frac{8}{11}$.
„	in 4 M. K.:	nach 56 Min.	$\frac{2}{10}$,	nach 66 Min.	$\frac{5}{10}$,
		nach 82 Min.	$\frac{10}{10}$.		
„	in 400 M. K.:	nach 72 Min.	$\frac{1}{10}$,	nach 80 Min.	$\frac{3}{10}$,
		nach 90 Min.	$\frac{7}{10}$.		
„	in 4 M. K.:	nach 55 Min.	$\frac{4}{10}$,	nach 65 Min.	$\frac{7}{10}$,
		nach 80 Min.	$\frac{9}{10}$.		
Also in 400 M. K.:	Reaktionszeit	\pm 85 Minuten.			
	4 M. K.:	Reaktionszeit	\pm 62 Minuten.		

Versuche mit *Avena sativa*.

§ 28. Der Effekt verschiedener Lichtmengen.

Nach Beendigung obenerwähnter Untersuchungen wurde eine Anzahl Versuche mit *Avena* angestellt, um zu erfahren, in wie weit hier ähnliche Erscheinungen auftreten würden.

Die bei diesen Versuchen gefundenen Zahlen sind wieder in ein paar Tabellen (Tab. IX—XI) zusammengefasst. Für die meisten Versuche wurden 8—10 Exemplare gebraucht, bisweilen mehr. In vielen Fällen findet man in den Tabellen als Zähler und Nenner eines Bruches jedesmal die Anzahl der Gekrümmten und die ganze Anzahl der Versuchspflänzchen verzeichnet.

Betrachtet man nun Tabelle IX, so fällt es auf, dass auch hier verhältnismässig geringe Lichtquantitäten am günstigsten positiv wirken, sodass bei zunehmender Menge die Reaktionszeit langsam zunimmt. Während bei 40 M. K. S. eine kräftige Reaktion erfolgt, ist bei 1600 M. K. S. die Reaktion ziemlich schwach. Bei 40.000 M. K. S. hat sich

die Reaktionszeit von 65 Min. auf 85 Min. verlängert und einige Individuen reagieren nicht. Schliesslich bleiben die Krümmungen aus.

Belichtet man beinahe 2 Stunden in **40.000 M.K.** so treten während der Belichtung keine Krümmungen auf; aber nachdem sie ins Dunkel gebracht worden sind, weisen die Pflänzchen nach 3—3½ Stunden schwache positive Krümmungen auf. Genau dasselbe Resultat ergab ein Versuch, wobei eine Reihe von Pflänzchen in Intensitäten von 20.000—120.000 M. K. stand. Wir übergehen diese Erscheinung aber und heben hier nur hervor, dass dies wahrscheinlich dieselbe Erscheinung ist, welche auch bei *Phycomyces* (Siehe Tabelle I) auftrat. Es wäre dann entweder wieder die Folge einer „Umstimmung“ durch einen längern Aufenthalt im Licht, oder eine Folge davon, dass von einer sehr grossen Lichtquantität an, die negative Wirkung wieder ab-, die positive wieder zunähme (Siehe § 30).

Eine gewisse Bedeutung hat weiter Tabelle X, da dieselbe die bis jetzt so hoch angegebenen Präsentationszeiten erklärlich macht. Wie man aus dem ersten Kapitel ersieht ist die Zeitschwelle für **400 M. K.** ungefähr $\frac{1}{20}$ **Sek.** Bei einer **3 Sek.** langen Belichtung erfolgt noch eine starke Reaktion. Belichtet man aber viel länger, so wird die Reaktion wieder schwach. Bei einer **8 Min.** langen Belichtung ist nur kaum etwas von einer Reaktion zu merken; bei **10 Min.** reagiert die Hälfte schwach.

Kennt man nun nicht die starke positive Reaktion bei kurzer Belichtung, so würde man hier beim Gebrauch von 400 M. K. den Schluss ziehen, dass die Präsentationszeit für *Arena* \pm 10 Minuten wäre. Schon im ersten Kapitel wurde hervorgehoben, dass in der Literatur für diese Präsentationszeit 7—8 Minuten angegeben wurde.

Während nun bei 8 Minuten eine minimale Reaktion gefunden wird, nimmt dieselbe darauf wieder zu, sodass

bei einer **20 Min.** langen Belichtung alle Exemplare allmählich wieder reagieren; die Reaktion kommt aber nur träge zu Stande und die Krümmungen bleiben schwach. Offenbar tritt also auch hier nach einem 10—20 Minuten langen Aufenthalt im Licht eine Änderung der Stimmung auf (Siehe Kapitel IV). Schliesslich hat nach Tabelle XI noch eine Durchbelichtung in **400 M. K.** und in **4 M. K.** stattgefunden; die Reaktion tritt hier in 4 M. K. sichtlich schneller auf und ist kräftiger als bei 400 M. K.

Obiges zusammenfassend, zeigt es sich, dass ebenso wie bei *Phycomyces*, auch bei etiolierten *Avena*-Keimlingen bei einer Zufuhr von Lichtmengen oberhalb der Schwelle die positive Reaktion erst an Kraft zunimmt, sodann aber eine Gegenwirkung merklich wird, wodurch die positive Reaktion allmählich mit grösserer Mühe zu Stande kommt und wodurch die Anzahl und die Stärke der Krümmungen abnimmt, bis keine einzige Krümmung mehr auftritt.

Während die Schwelle von *Avena* bei \pm **20 M. K. S.** liegt, findet man die maximale Reaktion zwischen **40** und **400 M. K. S.**, wenigstens wird bei 400 M. K. S. die Reaktion schon etwas schwächer und ist bei zirka **200.000 M. K. S.** (Tabelle X) nahezu $= 0$, d.h. für den Fall, dass die Stimmung keine Zeit hat sich stark zu ändern, denn sonst stellen die positiven Krümmungen (Tabelle X) sich wieder ein.

Ein Unterschied mit *Phycomyces* ist, dass negative Krümmungen hier nicht aufzufinden waren; während die positive Schwelle hier viel tiefer liegt als bei *Phycomyces*, schien demgemäss die negative Wirkung schwächer und langsamer aufzutreten. Man könnte vermuten, dass die Ursache hierin läge, dass bei einem vielzelligen Organ wie *Avena* die weiter nach hinten liegenden Zellen in schwächerer Intensität ständen. Es kommt mir aber vor, dass dieser Unterschied mit *Phycomyces* wichtiger ist und

auf einen charakteristischen Unterschied schliessen lässt. In § 30 und § 32 kommen wir hierauf näher zurück.

§ 29. Botanische Literatur.

Nachdem in vorstehenden §§ behandelt worden ist, wie die Pflanze auf verschiedene Lichtmengen reagiert, wollen wir hier noch kurz auf ähnliche bis jetzt gefunden Erscheinungen aufmerksam machen.

Schon Wiesner (1878) hat ausführlich dargelegt, dass mit zunehmender Intensität der heliotropische Effekt erst zu- dann abnimmt. Er schliesst:

„Die heliotropische Effecte erreichen unter den Bedingungen des Wachstums bei einer gewissen Intensität des Lichtes ihr Maximum; von hier an werden die heliotropischen Wirkungen sowohl bei Abnahme als Zunahme der Lichtstärke kleiner und erreichen endlich den Wert Null.“

Man sieht wie richtig diese Auffassung ist. Oltmanns (1897) machte die Bemerkung, dass Wiesner die hohe Intensität, wobei nach ihm *keine Krümmung* mehr auf-trete, viel zu niedrig angenommen habe, dadurch dass er die Pflanzen zu nahe an die Flamme stellte. Es ist wohl wahrscheinlich, dass dies in der Tat dem Versuche nicht günstig war. Wir wollen aber darauf aufmerksam machen, dass Wiesner die optimale Reaktion bei Durchbelichtung z.B. für *Lepidium* bei etwa 1 M. K. fand. Das stimmt sehr wohl mit den oben gefundenen Resultaten bei Durchbelichtung überein. Ist doch bei *Phycomyces* bei 3.6 M. K. die Reaktionszeit 18 Min., während die optimale Reaktionszeit ± 15 Minuten ist, also bei Durchbelichtung bei noch niedrigerer Intensität liegt. Die obere Grenze der Reaktion findet Wiesner für *Lepidium* bei Durchbelichtung bei zirka 5000 M. K., was ebenfalls sehr wohl möglich zu sein scheint.

Oltmanns kommt das Verdienst zu, weiter auf die negativen Erscheinungen, besonders auf die bei *Phycomyces*, die Aufmerksamkeit gelenkt zu haben. Die Ergebnisse stimmen mit den obenerwähnten Versuchen bei Durchbelichtung überein; sie weisen aber hierin einen auffallenden Unterschied auf, dass der von Oltmanns angegebene absolute Wert der Intensität um vieles höher liegt. Auf die kleineren Einzelheiten und Unterschiede der Ergebnisse von Oltmanns und Wiesner näher einzugehen, hat wenig Sinn. Die mit *Phycomyces* und *Avena* erhaltenen Ergebnisse beweisen, wie sehr es nötig ist, jedesmal die Nachwirkung einer bestimmten Lichtquantität zu bestimmen, und wie die bis jetzt befolgte Methode der Durchbelichtung sich nicht dafür eignet, die verschiedenen Erscheinungen scharf zu analysieren.

Was bis jetzt der Wirkung der Intensität an sich zugeschrieben wurde, stellt sich nur als abhängig von der Quantität des Lichtes heraus.

Eine gewisse Lichtmenge verursacht eine positive Wirkung, die mit der Lichtmenge zunimmt. Mit der Vergrößerung der Energiemenge beginnt dann aber eine negative Wirkung aufzutreten, die schneller zunimmt als die positive und die auf die positive Reaktion als ein „*limiting factor*“ wirkt und dieselbe schliesslich ganz unterdrückt. Aus dieser doppelten Wirkung tritt nun bei dem Zustandekommen positiver Krümmungen folgendes Resultat hervor: bei einer gewissen Energiequantität wird eine optimale, positive Reaktion verursacht, während bei einer grösseren Quantität die positive Reaktion wieder fällt bis Null. Dieser schon von Wiesner und Oltmanns beobachtete Effekt wurde als abhängig von der Intensität betrachtet. Der phototropische Effekt hat sich jetzt als die Resultante zweier sich entgegengesetzten Wirkungen erwiesen, die jede an und

für sich nur von der Energiequantität abhängig sind.

Das nicht-Reagieren in hohen Intensitäten veranlasste Oltmanns diese Intensität die optimale für die Pflanze zu nennen und den Zustand worin die Pflanze sich befindet, für indifferent zu halten. Diese Anschauung hat auch Jost (1908) in seine Vorlesungen über Pflanzenphysiologie übernommen. Bei der Behandlung der Versuche ist schon erwähnt worden, dass diese Auffassung schwerlich die richtige sein kann, und dass die Pflanze sich dem Lichte gegenüber nie gleichgültig verhält.

Auch Figdor (1908) widmet den negativen Erscheinungen noch einen Artikel. Dieser gründet sich auf die Voraussetzung, dass violette und ultra-violette Strahlen am stärksten phototropisch wirken. Dass diese Auffassung nicht richtig ist, wurde im zweiten Kapitel bewiesen. Der Gebrauch einer Quecksilberlampe und die Angabe in Bunsen-Roscoe'schen Einheiten bietet bei der Pflanze keinen Vorteil. In den Fällen wo Figdor keine Reaktion oder negative Krümmungen beobachtete, zeigte es sich nach 24 Stunden oder länger, dass diese Pflanzen beschädigt waren; dennoch wird auch hier von einer Indifferenzzone gesprochen. Aus den Untersuchungen von Oltmanns und aus den hier oben beschriebenen Untersuchungen mit *Phycomyces* und *Avena* hat sich aber in genügendem Masse gezeigt, dass die negative Wirkung nichts mit Beschädigungen zu schaffen hat, sondern im Gegenteil eine viel wichtigere Erscheinung ist.

Schon im ersten Kapitel ist zum Teil die Untersuchung von Pringsheim (1906) behandelt worden. Ich habe daselbst erwähnt, dass nicht der erste Teil der Belichtungszeit die Ursache der Verlängerung der Reaktionszeit ist, wie Pringsheim meinte und auf welche Auffassung er seine weitere Untersuchung gründet. Aus den oben

erwähnten Versuchen erhellt, dass gerade der spätere Teil der Belichtung die Verlängerung der Reaktionszeit und weitere negative Erscheinungen verursacht und dass keine Adaptationserscheinungen im ersten Teil der Belichtung auftreten (Siehe Kapitel IV). Dennoch ist Pringsheim (S. 289) der Wirklichkeit sehr nahe, wenn er sagt:

„Die sogenannten indifferenten Reize, z.B. werden perzipiert und würden positive Krümmungen verursachen, wenn nicht durch Beleuchtung mit Licht von der betreffenden Intensität eine Umschaltung bewirkt würde, die zunächst jede Reaktion verhindert.“ Diese Auffassung entspricht den Tatsachen genau, es ist nur schade, dass Pringsheim bei seiner ersten Vorstellung beharrt und komplizierte Betrachtungen damit verknüpft.

Wir sehen also, dass in der botanischen Literatur schon eine Reihe von Tatsachen vorkommen, die auf dieselben Erscheinungen, als die in diesem Kapitel behandelten, hinweisen; dass aber diesen Tatsachen eine weniger richtige Erklärung gegeben wurde, indem man sie der spezifischen Wirkung der Lichtintensität zuschrieb, während in Wirklichkeit nur die Lichtmenge die phototropische Reaktion bestimmt.

§ 30. Die phototropische und photographische Überbelichtung.

In den vorigen §§ habe ich soviel wie möglich die zwei sich entgegengesetzten Wirkungen, welche die Hauptrolle bei der phototropischen Perzeption spielen und die Art der Reaktion bestimmen, zu analysieren gesucht.

Die Kenntnis dieser Art von Lichtwirkung ist von so grosser und auch von so allgemeiner Bedeutung, dass ich hier noch näher darauf eingehen möchte und besonders auf die völlig übereinstimmenden Erscheinungen, welche die

photographische Platte unter der Wirkung des Lichtes aufweist, aufmerksam machen werde.

Ein vergleichendes Studium der phototropischen und photographischen Reaktion führt zu der Überzeugung, dass beide von einem ähnlichen Prozess abhängig sind, nämli. von der Wirkung des Lichtes auf ein chemisches System.

In Kapitel I ist schon erwähnt worden, dass der Phototropismus nach derselben Regel auftritt, die Bunsen und Roscoe für die Schwärzung des Chlorsilberpapiers fanden. Weiter wurde in Kapitel II für die phototropische Empfindlichkeit im Spektrum eine Verteilungsform gefunden, wie sie überhaupt für Lichtempfindlichkeit beobachtet wird, wenn auch das Maximum für verschiedene Stoffe und Prozesse an verschiedener Stelle liegt. Wir möchten nun im Anschluss an die vorigen §§ auf die Übereinstimmung der Erscheinungen der photographischen mit denen der phototropischen Überbelichtung aufmerksam machen.

Eder (1902) formuliert diese Tatsache in der Photographie kurz mit folgenden Worten (Seite 570):

„Bekanntlich nimmt die Schwärzung einer belichteten Bromsilbergelatineplatte im Entwickler nur bis zu einer gewissen Maximalbelichtung zu, dagegen bei fortgesetzter Belichtung wieder ab, welche Erscheinung man „Solarisation“ nennt.“

Diese Solarisation wird in den letzten Jahren von Vielen zu einem Gegenstande ihres Studiums gemacht, und es sind schon verschiedene Theorien zur Erklärung aufgestellt und verworfen worden. Wir wollen hier aber nur im Allgemeinen die Erscheinung der Solarisation in Betracht ziehen.

Die Schwärzung der Platte nimmt also erst bei verhältnismässig geringen Lichtquantitäten zu, nimmt dann aber nach der Erreichung eines Maximums wieder ab und verschwindet schliesslich bei sehr starken Belichtungen.

Beim Photographieren entsteht also erst ein normales Negativ, sodann aber beginnt, während die Schwärzung der schwach leuchtenden Gegenstände noch zunimmt, die Schwärzung des Bildes der am stärksten leuchtenden Gegenstände schon wieder abzunehmen, und so kann also für einen sehr hell leuchtenden Gegenstand schliesslich eine gänzliche Umwandlung von einem Negativbild in ein Diapositiv zu Stande kommen. Man sieht wie auffallend diese Übereinstimmung mit dem Phototropismus ist.

Nun hat Eder (1902) bei Bromsilbergelatineplatten beim Gebrauch von Gasglühlicht erforscht, wie gross die Lichtquantität ist, welche für das Durchlaufen der verschiedenen photographischen Stadien erfordert wird. Glücklicherweise sind diese Lichtquantitäten auf dieselbe Weise in Meter-Kerzen-Sekunden (hier mit H. M. S. bezeichnet) angegeben, wie in obigen Untersuchungen statt gefunden hat und die Ergebnisse photographischer und phototropischer Überbelichtung sind dadurch direkt vergleichbar. Aus Eders Zahlenangabe entnehmen wir folgendes (S. 646):

Erster Anfang des latenten normalen Lichtbildes (Schwellenwert)	0,1 H. M. S.
Kräftiger Mittelton des normalen Negativs	1—2 „
Kräftige Schwärzung im hellen Licht	8—10 „
Beginn der Solarisation an der Grenze der neutralen Zone	27,000—40,000 „
Deutlich abgestufte Umkehrung für Solarisationsdiapositive	300,000 und darüber „

Er fasst dann das Resultat noch folgendermassen zusammen: „Nimmt man die zur Erzeugung eines normalen Negativs erforderliche Lichtmenge (d. i. ± 10 H. M. S.) als Einheit an, so trat bei meinen Versuchen der deutliche Beginn der Solarisation bei zirka 3000-facher Ueberbelichtung ein, eine stärker vorgeschrittene Solarisation braucht mindestens

10.000-, ja sogar 30.000- fache Ueberbelichtung in diesem Sinne. Jedoch variieren diese Zahlen mit der Plattensorte."

Wir verweisen nun wieder auf die für *Phycomyces* gefundenen Zahlen und bekommen dann sofort den Eindruck, dass es sich hier um völlig vergleichbare Erscheinungen handelt. Welche Stadien der photographischen Platte und des Phototropismus sich nun gleich gestellt werden müssen, ist nicht mit grosser Bestimmtheit zu sagen. Auffallend ist es jedenfalls, dass wenn man den Beginn der Solarisation der Platte, das ist der Beginn der Umkehrung des Bildes, dem Beginn der negativen Krümmung von *Phycomyces* gleich stellt, man folgende Zahlenverhältnisse erhält:

Kräftige Schwärzung im hellen Licht (10 M. K. S.), normal Negativ 1	Kräftigste positive Re- aktion (\pm 1000 M. K. S.) 1
Beginn der Solarisa- tion (Beginn des Diapositivs) . . . \pm 3000	Beginn des Auftritts negativer Krümmun- gen \pm 2000
Stärker vorgeschrit- tene Solarisation (Diapositiv) . . . 10.000-30.000	Starke negative Reak- tion 4000-12000

Fügen wir hier noch auf dieselbe Weise ein paar Zahlen von *Avena* hinzu, so finden wir ungefähr (die Anzahl der Bestimmungen müsste, um grössere Präzision zu erzielen, um Vieles erweitert werden):

Starke, positive Reaktion (zwischen 40 und 400 M.K.S.)	1
Nahezu keine Reaktion (bei 200000 M.K.S.)	zwischen 500 en 5000

Indessen wird auf diese Übereinstimmung der Zahlen in Einzelheiten nur mit der grössten Vorsicht hingewiesen, da es sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen lässt, ob diese Stadien wirklich sich gleich zu stellen sind, und überdies die Zahlen bei verschiedenen Platten und Pflanzen

wohl wieder ganz anders geraten können. Aber auffallend ist doch bei diesen Zahlen, dass das Verschwinden der Schwärzung von der Platte, das Verschwinden der positiven Krümmung bei *Avena*, und die Umkehrung der Reaktion in negative Krümmungen bei *Phycomyces* bei einer Belichtung stattfindet, die z.B. 1000 bis 4000 mal grösser ist, als die Belichtung, wobei optimale Reaktion auftritt.

Wir möchten jetzt noch auf eine andere Erscheinung bei der Überbelichtung die Aufmerksamkeit lenken, worüber aber nur noch wenig Tatsachen bekannt sind. In seinen Vorlesungen gibt Jost (S. 572) eine schematische Kurve von der Abhängigkeit der phototropischen Reaktion von der Intensität. Es hat sich nun wohl klar herausgestellt, dass diese Kurve für die Abhängigkeit von der Energiequantität gilt. Jost hat diese Kurve über die Grenze der Tatsachen hinaus fortgesetzt; dieses Extrapolieren ist gefährlich und man hat ihm einen Vorwurf darüber gemacht (Pringsheim 1906). Wenig wahrscheinlich scheint es mir, bei einem ausgesprochen positiven, phototropischen Organ wie die *Avena*-Koleoptile, eine negative Krümmung zu erwarten.

Dennoch kann man nicht leugnen, dass die Tatsachen für eine derartige Form der Kurve zu sprechen anfangen. Wir denken hierbei an das, was besonders in der letzten Zeit in der Photographie von mehreren Untersuchern gefunden worden ist. Es zeigt sich da, dass eine fortgesetzte Überbelichtung nach dem Erreichen des Minimums der Überbelichtung den Prozess wieder in positiver Richtung lenkt, wieder ein Maximum erreichen lässt, u. s. w.

Dies wird u. A. von Guéhard (1905a) bewiesen, der sich auf folgende Weise äussert, (S. 347):

„*Nous ne craignons pas d'affirmer l'existence certaine d'un relèvement de la courbe des noircissements après une chute*

très voisine de zéro, et la très probable existence d'une seconde descente, après un second maximum vraisemblablement moins élevé que le premier." Und in einem spätern Artikel sucht Guébbard (1905b) noch weiter die „*forme ondulatoire de la fonction photographique*“ zu beweisen. Es scheint wohl sicher, dass die Überbelichtungserscheinungen eine Periodicität aufweisen.

In Bezug hierauf ist es eine wichtige Tatsache, dass in Tabelle I eine erneute Abnahme der negativen Reaktion von *Phycomyces* konstatiert wurde und in Tabelle IX ein erneutes Auftreten positiver Krümmungen bei *Avena*. Wir machen nur auf diese Tatsachen aufmerksam, da die Übereinstimmung so gross ist. Auch an Pflanzen eine ähnliche Periodicität noch weiter mit Sicherheit nachzuweisen, wird seine Schwierigkeiten haben, da bei solchen Energiequantitäten so leicht Beschädigungen eine Rolle spielen. Als wichtigstes Ergebnis scheint aus dem hier Behandelten klar hervorzugehen, dass die Erscheinungen der Überbelichtung der Pflanzen und der photographischen Platte völlig parallel gehen.

§ 31. Die Erscheinungen der Überbelichtung im Spektrum.

Es ist eine wichtige Frage, welchem Umstände die ausführlich beschriebenen, negativen Erscheinungen, die die Überlichtung zur Folge hat, eigentlich zuzuschreiben sind. Man hat nämlic. wohl einmal behauptet, dass negative Erscheinungen durch bestimmte Strahlen verursacht würden und dachte dann dabei an eine schädliche Einwirkung, welche die ultravioletten Strahlen ausüben würden.

Um sich davon zu überzeugen, ob diese wirklich einen starken Einfluss auf die negative Wirkung hätten, wurden

einige Versuche mit *Phycomyces* angestellt, wobei dermassen überbelichtet wurde, dass der negative Einfluss durch eine sehr verlängerte Reaktionszeit von 35—40 Minuten sich kräftig bemerken liess. Bei einer derartigen Belichtung wurde dann das Ergebnis der Versuche, wobei das Licht durch eine 2 c.M. dicke Schicht Benzol fiel, welches das Ultraviolett stark absorbiert, mit Versuchen, wo dies nicht der Fall war, verglichen. Die Reaktionsdauer zeigte sich bei der starken Absorption des Ultravioletts nicht merklich verändert. Hieraus ging also hervor, dass der negative Einfluss nicht speziell der Wirkung der ultravioletten Strahlen zugeschrieben werden konnte.

Nachdem sich aus der Literatur über Photographie die völlige Übereinstimmung der Erscheinungen der Überbelichtung bei dem Phototropismus und bei der Photographie gezeigt hat, lag es auf der Hand in dieser Richtung weiter zu suchen. Beim Photographieren eines Spektrums bekommt man bei kurzer Belichtung ein Negativ des chemisch am stärksten wirkenden Teiles, allein bei starker Überbelichtung kehrt der Effekt um und findet man auf dem Negativ ein dunkles Bild der weniger wirksamen Strahlen und einen hellen Teil da, wo die stark wirksamen Strahlen eingewirkt haben. Durch die Überbelichtung kehrt also der Effekt auch im Spektrum völlig um.

Es war also angebracht, auch einmal eine Reihe Pflanzen im Spektrum dem Einfluss der Überbelichtung auszusetzen. Dabei konnte es sich dann vielleicht herausstellen, ob bestimmte Strahlen die negative Wirkung beim Phototropismus verursachten.

Um ein sehr licht-starkes Spektrum zur Verfügung zu haben, war es nötig wieder bei Benutzung der Projektionslaterne als Lichtquelle ein Spektrum zu entwerfen und die Pflanzen an einem Orte, wo das Licht noch ziemlich konzentriert war auf zu stellen, also der Lichtquelle mög-

lichst nahe. Da beim Gebrauch eines Prismas durch die Dispersion die Kraft der starkbrechbaren Strahlen so bedeutend geschwächt wird, war es besonders bei diesem Versuch angezeigt ein Normalspektrum zu gebrauchen. Dieses wurde mittelst eines Gitters entworfen, wobei natürlich das erste Spektrum, als das lichtstärkste, gewählt wurde. An der Stelle, wo das sichtbare Spektrum zirka 20 c.M. lang war, wurde der Versuch angestellt. Der Projektionsapparat wurde dabei so eingestellt, dass an der Stelle, wo der Versuch stattfand, die Absorptionslinien von der in Kapitel II schon genannten Didymiumlösung scharf waren. Sodann wurde eine Einrichtung gemacht, wodurch jedes Gefäß mit den Versuchspflanzen schnell und leicht im Dunkeln jedesmal in genau derselben Lage dem zu entwerfenden Spektrum gegenüber aufgestellt werden konnte. Mit der Didymiumlösung wurden sodann drei feste Punkte für diese Lage bestimmt und überdies die Stelle der auf einander folgenden Farben verzeichnet.

In den früher benutzten länglichen Zinkgefäßen waren die Pflänzchen möglichst nahe nebeneinander gezogen worden. Für den Versuch wurde nun ein einziges Gefäß im Dunkeln aufgestellt, sodann eine Kappe darüber gestülpt, durch Anzündung der Lampe ein Spektrum entworfen, und sodann durch Hebung der Bedeckung während einer bestimmten Zeit belichtet. Zudem sei noch erwähnt, dass der ganze Projektionsapparat bis auf das austretende Strahlenbündel völlig mit schwarzen Tüchern verhängt war.

Das merkwürdige Ergebnis dieser Versuche war, dass eine Belichtung von 8 Sek. eine Reaktion zur Folge hatte, welche völlig übereinstimmte mit dem, was nach Kapitel II zu erwarten war: Krümmungen im Grün, Blau, Violett, besonders stark im Indigo. Aber eine Belichtung von zirka 3600 Sekunden (1 Stunde) bot ein ganz anderes Bild dar: Krümmungen im Rot, Orange, Gelb, die schwä-

cher wurden im Grün, im Indigo ausblieben, sodann im Violett wieder stark auftraten. Also bei wenig Licht ein Optimum im Indigo; bei einer 450-mal stärkeren Belichtung ein Minimum im Indigo, zwei Optima, eins nach der Seite des Rots hin, eins im Violett oder Ultraviolett. Genau dasselbe Ergebnis also, wie bei photographischer Überbelichtung im Spektrum.

Von dem ersten Auftreten der Krümmungen im Spektrum nach kurzer Belichtung und bei Überbelichtung, wurden ein paar Photographien gemacht, die man auf Tafel XXIV abgebildet findet. Bei IIIa befindet sich ein Gefäss, das 8 Sek. belichtet und $1\frac{1}{2}$ Stunden nachher photographiert wurde. Man sieht wie dann die Krümmungen nur rechts von der Linie auf 521μ im Grün aufzutreten anfangen, am deutlichsten schon im Indigo.

Bei IIIb findet man ein Gefäss, das eine Stunde lang belichtet wurde, bis die Krümmungen eben deutlich waren; das Gefäss wurde kurz darauf photographiert. Hier zeigt es sich, dass die Krümmungen im Violett schon ziemlich weit vorgeschritten sind, dass sie auch im Orange, Gelb, Grün mehr oder weniger sich zu krümmen anfangen, im Blau beinahe, im Indigo ganz aufrecht stehen. Es versteht sich, dass derartige Abbildungen ziemlich mangelhaft sind, da die Zahl der Pflänzchen, welche die Wirkung der verschiedenen Spektrumteile aufweisen müssen, zu gering ist. Aber dennoch wird der Unterschied im Auftreten der Krümmungen bei diesen beiden Bildern genügend auffallen.

Unter IIIa und IIIb ist nun noch bei IIIc eine einer Tafel aus Eder und Valenta (II S. 173) entnommene Abbildung gegeben. Hieraus ist die Wirkung des Sonnenspektrums auf Bromsilbergelatine zu ersehen, oben bei einer gewissen Belichtungszeit, unten bei 900-mal derselben Zeit. Man sieht wie auch hier der Effekt umkehrt.

In einer schematischen Zeichnung, Fig. 2. ist Obiges noch einmal kurz zusammengefasst. Auf dieser Figur ist oben der phototropische Effekt der Strahlen bei *Avena* angegeben, unten der photographische Effekt der Strahlen auf Bromsilbergelatine nach der Schwärzung, soviel wie möglich nach den Abbildungen in Eder und Valenta. Und dabei ist mit einer gestrichelten Linie der Effekt nach verhältnismässig kurzer Belichtung bezeichnet, mit einer punktierten Linie die Auswirkung nach einer Überbelichtung, die um einige Hunderte Male länger dauerte.



Fig. 2

Aus den hier erwähnten Versuchen folgt also in erster Linie, dass dieselben Strahlen, die bei geringer

Belichtung am stärksten positiv wirken, bei Überbelichtung auch am stärksten negativ wirken.

Die negativen Erscheinungen sind also nicht einer bestimmten Strahlengattung eigen, sondern ein und dieselbe Strahlengattung (in diesem Falle für das Indigo nachgewiesen) weist jene eigentümliche Abwechslung auf, wodurch auf eine positive Reaktion bei grössern Energiemengen eine Gegenwirkung folgt.

Eine Folge dieser Tatsache ist nun weiter, dass es ganz von der Lichtmenge und bei Durchbelichtung also von der Stärke des Spektrums abhängt, welchen phototropischen Effekt man im Spektrum zu sehen bekommt. Es leuchtet nun auf einmal ein, wie die Erscheinungen der Überbelichtung die Ursache der weit aus einander gehenden Ergebnisse sind, die man früher und besonders in den Jahren 1840—1880 für die phototropische Empfindlichkeit der Pflanze im Spektrum erhalten hat.

Im Anschluss an die Untersuchung in Kapitel II wird deshalb hier noch einmal auf diese früheren Untersuchungen aufmerksam gemacht. Bekanntlich wurde dabei immer durchbelichtet und die Empfindlichkeit um so grösser genannt, je nachdem die Reaktion schneller und stärker auftrat.

Die kleineren Unterschiede, welche gefunden wurden, sind zum Teil natürlich schon dem Gebrauch verschiedener Versuchspflanzen und der nicht-Berücksichtigung der Dispersion und der Energieverteilung zuzuschreiben. Die grossen Unterschiede sind eine direkte Folge der Überbelichtungserscheinungen.

Payer, der offenbar mit wenig Licht arbeitete, fand nur Blau und Violett wirksam, und dabei *ein einziges Maximum im Blau*.

Gardner fand, dass zwar alle Strahlen wirksam sind,

aber *dass es nur ein einziges Maximum gibt im Indigo.*

Hiergegenüber steht nun:

Guillemin, der offenbar mit mehr Licht arbeitete, der immer *ein Minimum im Blau fand, aber zwei Maxima*, welche beim Gebrauch verschiedener Prismen variierten, von welchen aber das eine im Violett oder Ultraviolett, das andere zwischen Ultrarot und Gelbgrün lag.

Wiesner schliesslich konstatierte auch *zwei Maxima* im Rot oder Ultrarot und auf der Grenze des Violetts und Ultravioletts und *ein Minimum im Gelb.*

Es wurde also entweder ein Maximum gefunden oder zwei Maxima mit einem dazwischen liegenden Minimum, in völliger Übereinstimmung mit dem, was *Avena* und die photographische Platte beim Gebrauch von wenig Licht oder von viel Licht aufweisen.

Aus alledem geht also hervor, dass zur Bestimmung der Empfindlichkeit verschiedener Strahlen die Reizschwellen für diese Strahlen bestimmt werden müssen und dass Bestimmungen der Reaktionszeit aus Gründen, die in diesem Kapitel ausführlich behandelt worden sind, eine durchaus falsche Vorstellung von der Empfindlichkeit geben.

Strahlen, wobei niedrige Reizschwellen gefunden werden, wirken also am stärksten ein. Die Folge hiervon ist, dass diese Strahlen ihre maximale, positive Wirkung erreicht haben und schon in negative Richtung wirken, wenn andere Strahlen mit hohen Reizschwellen, also von schwacher Wirkung, noch eine steigende Wirkung aufweisen. So wird es klar, wie Optima und Minima im Spektrum bei zunehmender Belichtung umgekehrt werden.

Es fehlte die Zeit, diese Überbelichtungsversuche im Spektrum noch umfangreicher und speziell mit *Phycomyces* fortzusetzen. Eine nähere Erforschung der Verschiebung der Optima, besonders bei der positiven und negativen

Reaktion von *Phycomyces* würde uns in dieser Hinsicht über manches aufklären können. Es ist besonders von grosser Wichtigkeit zu wissen, wie das eine Maximum durch die zwei Maxima ersetzt wird. Es fragt sich nämlich, ob bei zunehmender Lichtmenge jede Wellenlänge der Reihe nach das Maximum aufweist, oder ob das Maximum im Indigo nur mit zwei weit auseinander liegenden Maxima abwechselt, sodass die dazwischen liegenden Wellenlängen nie die Höhe *dieser* Maxima erreichen können. Fig. 2 gibt einigermaßen den Eindruck, alsob letzteres der Fall sein könnte. Alles dieses liesse sich durch die Anstellung von Versuchen ausweisen.

§ 32. Zusammenfassung.

Wenn wir alles, was in diesem Kapitel behandelt worden ist, kurz resumieren, so können wir den Schluss ziehen, dass sowohl beim Gebrauch von gemischtem Lichte, als bei Bestrahlung mit monochromatischem Lichte die Wirkung der Energie auf den Phototropismus der Pflanze und auf die Schwärzung der photographischen Platte denselben charakteristischen Verlauf hat. Die Energie treibt den Prozess anfangs in positiver Richtung bis zu einem gewissen Maximum, wonach der Effekt, gleichsam wie nach einer Reflexion umkehrt und zurückgeht bis an ein Minimum, während sehr wahrscheinlich darauf der Prozess sich von neuem in positiver Richtung umkehrt.

Die Folge dieser Lichtwirkung ist, dass bei der Pflanze bei geringer Energie ein Stoss in positiver Richtung perzipiert wird, aber bei Zufuhr von mehr Energie erst ein Stoss in positiver Richtung, worauf bei hoher Intensität augenblicklich, bei geringer Intensität erst später, ein Stoss in negativer Richtung folgt. Die verschiedene Krümmung bei verschiedener Lichtmenge, bietet, wie aus den

hier beschriebenen Versuchen hervorgeht, das Bild dieser Wirkung.

Schliesslich wollen wir nun als eine Zusammenfassung ein paar Schemata geben, welche die verschiedene Reaktion bei verschiedenen Energiemengen darstellen. Zum Überfluss wird noch einmal hervorgehoben, dass hiermit also der phototropische Effekt, der aus zwei sich entgegengesetzten Wirkungen resultiert, dargestellt wird.

Die phototropische Reaktion von *Avena* bewegt sich, in so weit wir entdecken konnten zwischen einem ungekrümmten Zustand und einer gewissen maximalen, positiven Reaktion; die Reaktion von *Phycomyces* dahingegen zwischen einer maximalen, positiven und einer maximalen, negativen Reaktion. Die Figuren 3 und 4 geben die Schemata der phototropischen Reaktion bei auf einander folgenden Lichtmengen, Fig. 3 für *Avena*, Fig. 4 für *Phycomyces*. Sie sind ungefähr nach den in diesem Kapitel gemachten Erfahrungen gezeichnet; wegen der stark dif-

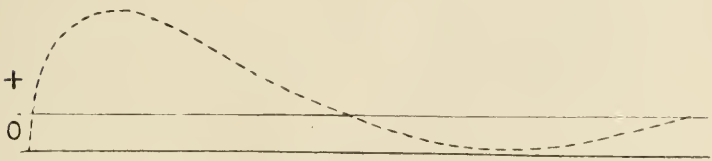


Fig. 3

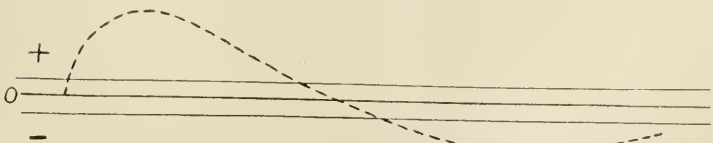


Fig. 4

ferierenden Zahlen, hatte es seine Schwierigkeiten, die Figuren in dem wirklichen Verhältnis der gefundenen Zahlen zu zeichnen; sie sind denn auch nur als Schemata anzusehen.

Aus diesen Schemata ist also zu ersehen, wenn man die Figur nach rechts verfolgt, wie bei zunehmender Energie die phototropische Reaktion zu- oder abnimmt oder negativ wird. Bei welchem Betrag an M. K. S. dies geschieht, ist in diesem Kapitel zu finden. Wir fügen hier nun noch in Fig 5 ein Schema der photographischen Reaktion hinzu, wie dies von Guébbhard (1905a S. 337, Fig 2) dargestellt wurde, und verweisen nochmals auf die schon früher erwähnten Zahlen. Aus denselben ging hervor, dass die Energiemenge, welche die positive Reaktion von *Avena* hemmt, welche die ersten, negativen Krümmungen von *Phycomyces* hervorruft und welche den Anfang der Umkehrung des photographischen Effektes verursacht, einige Tausende Male (z. B. 2000—3000) grösser ist, als die Energiemenge, welche diese Prozesse zu ihrem ersten positiven Maximum führt.

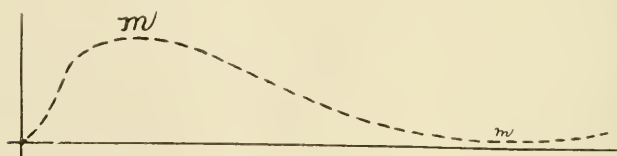


Fig. 5

Auf diesen Umstand wird hier nun noch einmal die Aufmerksamkeit gelenkt, weil aus demselben hervorgeht, dass die hier vorgeführten Schemata sich nicht nur zufällig an Form ähnlich sehen, sondern dass ein Grund vorliegt, sie als Wellen gleichartiger Form zu zeichnen.

VIERTES KAPITEL.

SCHLUSSBETRACHTUNGEN.

DIE DEUTUNG DER PHOTOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN.

§ 33. Die Lichtempfindlichkeit.

Wenn wir die wichtigsten, jetzt bekannten Tatsachen des Phototropismus aus der Literatur und aus den hier beschriebenen Untersuchungen zusammenfassen, so heben wir folgende Punkte hervor:

- 1°. dass sich auf die phototropische Reaktion die von Bunsen und Roscoe gefundene Regel von dem photochemischen Effekt in jeder Hinsicht anwenden lässt (Kapitel I).
- 2°. dass die sogenannte phototropische Empfindlichkeit im Spektrum eine ähnliche Verteilung aufweist, wie sie auch der Absorption verschiedener, lichtabsorbierender Stoffe (wie z.B. des Schpurgurs) eigen ist (Kapitel II).
- 3°. dass der Verlauf der ganzen phototropischen Reaktion sich als die Wirkung zweier entgegengesetzten Reaktionen erweist (während, wie Nernst sich ausdrückt, eine lichtempfindliche Substanz ein System darstellt, in dem zwei entgegengesetzte Reaktionen gleichzeitig verlaufen).
- 4°. dass eine lichtempfindliche Pflanze, nachdem sie den Lichtreiz empfangen hat, ins Dunkel zurückgebracht, allmählich ihre sogenannte „Erregung“, verliert und sie also wieder in ihren Dunkelzustand zurückkehrt

- [sog. „*Abklang der Erregung*“, siehe z.B. Ohno (1908)], während ein lichtempfindliches System, nachdem es gereizt worden ist, ins Dunkel gebracht, ebenfalls allmählich in einen bestimmten Ruhezustand zurückkehrt. [Siehe z.B. die Untersuchungen von Luther und Weigert (1905)].
- 5°. dass eine lichtempfindliche Pflanze, die im Dunkeln aufgewachsen ist, eine bestimmte Empfindlichkeit für den Lichtreiz aufweist; dass der Zustand dieser Empfindlichkeit (die sogenannte *Stimmung*) sich aber ändert, wenn die Pflanze lange Zeit im Licht bleibt oder ganz im Licht aufgewachsen ist [siehe z.B. Olmanns (1897) und Pringsheim (1906)] und also zu jedem Belichtungs- umstand eine bestimmte „Stimmung“ (Empfindlichkeitszustand) gehört. Das Nämliche weist ein lichtempfindliches System auf, das unter einem bestimmten Belichtungs- umstand schliesslich einen bestimmten „stationären Dauerzustand“ annimmt, ein sogenanntes photochemisches Gleichgewicht. (Siehe Luther und Weigert).
 - 6°. dass die Erscheinungen der Überbelichtung der photographischen Platte und der phototropischen Pflanze völlig parallel gehen. (Siehe Kapitel III).
 - 7°. dass Czapek (1903) für Pflanzen und Wolfg. Ostwald (1908) für lichtempfindliche Tiere nachgewiesen haben, dass in der Tat chemische Änderungen unter dem Einfluss des Lichtreizes stattfinden.

Wenn wir dies alles in Betracht ziehen, erscheint es uns wohl als sicher, dass der Lichtreiz auf photochemischen Wege aufgenommen wird; dass in der Pflanzenzelle ein lichtempfindliches chemisches System besteht, das auf den Lichtreiz reagiert. Es sind die beim Studium des Phototropismus gefundenen Tatsachen,

die zu dieser Überzeugung führen, ohne dass sich hier etwas Hypothetisches beigemischt hätte. Aber mit dieser Erfahrung ändert sich denn auch der Wert und die Bedeutung verschiedener Auffassungen, die in der Reizphysiologie die herrschenden sind. In wieweit nun diese Schlussfolgerungen, die hier direkt aus den Tatsachen zu ziehen sind, eine allgemeine Bedeutung für verschiedene Arten von Reizwirkung und zum Teil auch für die tierische Physiologie haben, das wird die Zukunft lehren müssen. Hier wollen wir uns auf den Phototropismus der Pflanze beschränken.

Die Erfahrung scheint zu lehren, dass die phototropische Empfindlichkeit der Pflanze einfach in der Lichtempfindlichkeit eines chemischen Systems besteht. Nach den Untersuchungen von Czapek und Ostwald besteht die Lichtwirkung dabei offenbar in einer zeitlichen Änderung normal immer in der tierischen und pflanzlichen Zelle verlaufender Reaktionen; dass Änderungen im Wachstum hiervon die unmittelbare Folge sind, lässt sich wohl verstehen. Die ganze Auffassung des phototropischen Prozesses wird hierdurch auf einmal einfacher; der Weg, welcher von der Lichtperzeption zur Reaktion führt, erscheint nicht so lang und kompliziert mehr und ist einer Analyse wohl zugänglich. Es zeigte sich, dass eine Reihe von Bezeichnungen und Begriffen aus der Reizphysiologie, die mit dem eigentlichen Wesen der Pflanze verbunden werden, sich nur auf ein photochemisches System beziehen. Dieses photochemische System „empfindet“ den Lichtreiz, d. h. es absorbiert einen Teil der Energie, und vor der Entstehung der phototropischen Krümmungen sind nur die dadurch entstandenen chemischen Reaktionsveränderungen von Belang. Nach dieser Auffassung, wozu wir nicht durch Theorie, sondern gezwungen durch die faktischen Ergebnisse der Versuche geraten, werden die Er-

scheinungen einfacher und verständlicher und erhalten verschiedene Bezeichnungen eine einfache Bedeutung.

§ 34. Reaktionszeit und Präsentationszeit.

Diese zwei Begriffe werden in der Literatur oft neben einander behandelt, während sie in Wirklichkeit in keiner Beziehung zu einander stehen und also eigentlich gesondert genannt werden sollten.

Polowzow sagt (S. 135):

„Die Reaktionszeit ist ein Begriff, der schon längst in der Wissenschaft eingebürgert ist und einen ganz bestimmten Sinn hat. Anders verhält es sich mit dem Begriffe der Präsentationszeit. Ihr Wesen und ihre Begrenzung scheinen mir weder experimentell noch theoretisch sicher zu sein.“

Man könnte aber diesen Ausspruch eher umkehren. Die Definition der Reaktionszeit ist bekannt, aber von welchen Faktoren diese Zeit abhängig ist, lässt sich nur ungefähr vermuten. Wir wissen jetzt nur, dass nachdem durch das Licht während der Perzeption die ersten Änderungen verursacht sind, noch eine bestimmte Zeit verläuft, bevor die Krümmung merklich wird. Diese Reaktionszeit scheint vor allem von den Wachstumsverhältnissen abhängig zu sein, aber weitere Untersuchungen werden dies erst näher definieren.

Hinter dem Begriff Präsentationszeit steckt aber nichts Besonderes; das wurde schon früher nachdrücklich betont. Sie ist nur ein Faktor der Energiemenge, also einer der zwei Faktoren der Reizschwelle. Über ein sogenanntes Wesen der Präsentationszeit braucht man keine Theorien aufzustellen, ebenso wenig wie über die Zeit, während welcher man eine Gasflamme von gewisser Stärke brennen lassen muss, um ein gewisses Quantum Wasser zum Siedepunkt zu erhitzen. Die Quantität der zugeführten Energie entscheidet über das Ergebnis des Prozesses.

§ 35. Intermittierende Reizung; Relaxationszeit und Perzeptionszeit.

Anfangs hatte ich gedacht, dass die Methode der intermittierenden Reizung für die Kenntnis des Reizprozesses ausserordentlich wichtig sein würde, und ursprünglich war es meine Absicht insbesondere diese Methode anzuwenden. Die Untersuchung von Nathansohn und Pringsheim (1907) liess wohl bemerken, dass man sich hier mit der Anwendung einer sehr komplizierten Methode befasste, ohne dass die Regeln des einfachen, einseitigen Reizes genügend bekannt waren. So lässt es sich begreifen, dass diese Untersuchungen über den Phototropismus und besonders schon Fittings Untersuchungen über Geotropismus (1905) eine ganze Theorie über das intermittierende Reizen hervorgerufen haben, welche die Auffassung der Reizwirkung nicht einfacher gemacht hat.

Die bei den beschriebenen Untersuchungen über den einfachen, einseitigen Reiz gemachte Erfahrung, führt nun zu einer sehr einfachen Auffassung der intermittierenden Reizung und macht eine komplizierte Theorie überflüssig. Wir beschränken uns wieder auf den Phototropismus, uns innerhalb des Gebietes der jetzt bekannten Tatsachen haltend, wenngleich ohne Zweifel eine ähnliche Auffassung auch für den Geotropismus und vielleicht in noch weiteren Kreisen gelten wird.

Die Überzeugung, dass ein lichtempfindliches, chemisches System den Lichtreiz perzipiert, macht es schon erklärlich, wie gleichgültig es der Pflanze ist, ob während einer minimalen Zeitdauer ein verblendendes oder während längerer Zeit ein sehr schwaches Licht sie bestrahlt. Anfangs beim Finden dieser Regel schien mir dies schwer verständlich.

Nachdem bei weitem Untersuchungen die Tatsachen von

selbst dazu geführt haben, den Schwerpunkt der Reizerscheinungen in ein lichtempfindliches, chemisches System zu legen, wurde nicht nur diese in Kapitel I erwähnte Erscheinung sehr natürlich, sondern es leuchtete auch ein, dass bei der intermittierenden Reizung lediglich das Verhalten dieses chemischen Systems einem Studium unterzogen wurde. Auf ein lichtempfindliches System, das ins Dunkel zurückgebracht, allmählich in sein entsprechendes Gleichgewicht zurückkehrt, kann das Talbotsche Gesetz anwendbar sein. Kurz gefasst sagt die Talbotsche Regel, dass intermittierendes Licht denselben Lichteindruck hervorruft, wie eine gleich grosse Menge constantes Licht, falls nur das intermittierende Licht innerhalb einer bestimmten Zeit zugeführt wird.

Wenn man nur schnell genug intermittiert, so hat ein solches System, das aus dem Dunkeln kommend, durch den Lichtreiz aus seinem Gleichgewicht gebracht worden ist, keine Gelegenheit in den Zwischenmomenten merkbar in seine Ruhelage zurückzukehren und die intermittierend zugeführte Energie hat denselben Effekt, wie eine gleich grosse Quantität, welche kontinuierlich zugeführt wird. Werden die Dunkelperioden aber länger, so hat das System wiederholt Gelegenheit mehr oder weniger weit nach seinem Gleichgewicht zurückzukehren und ein Teil der angewandten Energie muss jedesmal gebraucht werden, um diese Rückkehr ungeschehen sein zu lassen. Wird das Verhältnis zwischen Licht und Dunkel noch ungünstiger, so ist es schliesslich den schwachen Energieperioden nicht mehr möglich, das System zu dem chemischen Effekt zu bringen, der zum Hervorrufen einer Krümmung nötig ist. Es ist dieses Stadium der intermittierenden Reizung, wobei das Wort *Relaxationszeit* eingeführt worden ist. An sich sollte dieses Wort schon durch Relaxationsverhältnis ersetzt werden, da die Zeit durchaus relativ und von der

Weise der Energiezufuhr abhängig ist, und es sich hier also ebenso wenig, wie bei der Präsentationszeit, um einen wirklichen Zeitbegriff handelt.

Es wird einleuchten, dass die Methode der intermittierenden Reizung vielleicht für die Kenntnis der photochemischen Systeme wichtig sein kann, obgleich wahrscheinlich das Ergebnis des Intermittierens schon im voraus zu bestimmen ist, wenn man die Hauptgesetze des betreffenden photochemischen Systems erst studiert hat. Aber zu einer weiteren Erörterung des phototropischen Prozesses, wird diese Methode nicht sehr viel beitragen. Zeigt sich doch in Wirklichkeit, dass nur das photochemische System sich der intermittierenden Wirkung unterzieht, und das der weitere Verlauf der Reaktion nur mit dem hierdurch erreichten Effekt etwas zu schaffen hat.

Eben diese einfache und doch so bewundernswerte Einrichtung ermöglicht es, dass man die Energie auf die verschiedenste Weise, entweder während einer minimalen Zeitdauer bei intensiver Lichtstärke, oder während längerer Zeitdauer bei schwachem Lichte, oder auch intermittierend zuführen kann, ohne dass der Verlauf des phototropischen Prozesses dabei irgend einige Abweichung erleidet oder auch nur irgend eine abnormale Erscheinung auftritt. Das photochemische System perzipiiert den Lichtreiz in dem vollsten Sinne des Wortes und für den weiteren Prozess kommt nur die Änderung, welche dieses System unter dem Einfluss der Energie erlitt, in Betracht; wie die Energie von aussen zugeführt wird ist weiter von keinem Belang.

Die Talbotsche Regel lässt sich auf diese Weise einfach erklären. Während man es für die Pflanzenphysiologie von grosser Wichtigkeit erachtete, dass sich hier eine Regel nachweisen liess, die auch für das menschliche Auge gilt, scheint es für die Einsicht der Lichtperzeption

von viel grösserer Bedeutung, dass diese Regel sich auch ausserhalb des Gebietes der Pflanzenphysiologie auf photochemische Prozesse anwenden lässt. Es ist vielleicht nicht überflüssig auf den Umstand aufmerksam zu machen, dass sich aus den Untersuchungen von Bunsen und Roscoe schliessen lässt, dass sich auch auf ein ähnliches System, wie sie untersucht haben, ein Gemisch von Chlor und Wasserstoff, die Talbotsche Regel anwenden lässt. (Siehe Bunsen und Roscoe 1857, und besonders S. 493 und Fig. 3 Tafel VI). Nach dieser Auffassung sind weitere Theorien, welche Beziehungen zwischen den Intermittierungserscheinungen und dem eigentlichen Wesen der Pflanze suchen, überflüssig. Wir brauchen aber hierauf nicht weiter einzugehen, da diese Auffassung nicht neu ist und schon von Helmholtz sie für das menschliche Auge geäussert hat. (Siehe Nagel S. 231). Auch ist dabei hervorgehoben, dass bei mancherlei Prozessen eine ähnliche Regel ihre Anwendung findet. Völlig in Übereinstimmung mit dem Obigen ist auch, was Nagel sagt, dass bei einer photochemischen Auffassung der Lichtperzeption durch das Auge, der Talbotsche Satz „*nichts Rätselhaftes*“ hat. Hierdurch wird es klar, welchen relativen Wert man der Intermittierungsmethode und den Bestimmungen der Relaxationszeit beizulegen hat.

Man wird sich erinnern, dass Nathansohn und Pringsheim bei ihren Versuchen mit einseitigem, intermittierendem Lichte keine Resultate haben erreichen können. Dies ist die Folge der Unbekanntheit mit der Wirkung verschiedener Quantitäten einseitigen continuirlichen Lichtes. Dass sie hier keine wahrnehmbaren Resultate erhielten, lässt sich durch die in Kapitel III behandelten Erscheinungen erklären. Sie sahen sich gezwungen mit Schwellenbestimmungen zu arbeiten; statt der komplizierteren Unterschiedsschwellen hätte die Wirkung des

intermittierenden Lichtes auf die einfache Schwelle bestimmt werden können. Aber damit ist nur noch ein Fall der intermittierenden Wirkung bekannt und wir wollen deshalb hier noch einen wichtigen Punkt hervorheben, worüber auch in der Literatur Meinungsverschiedenheit entstanden ist. Man hat behauptet (siehe u. a. Nathanson und Pringsheim 1907), dass ein Licht stärker wirkt, wenn es constant ist, als wenn es unterbrochen wird. Aber man hat auch behauptet, dass die unterbrochene Belichtung ebenso stark (Wiesner 1880, S. 23), oder auch stärker wirkt, da in diesem Falle keine Ermüdung auftritt, wie bei einer constanten Belichtung. Obgleich sie wahr sind und auf Tatsachen beruhen, sind beide Äusserungen einseitig. Kapitel III gibt die Erklärung dieser paradox scheinenden Behauptung. Wird schwach belichtet, so wird unterbrochenes Licht schwächer wirken, als continuirliches; wird stärker belichtet, sodass die Gegenreaktion schon wirkt, so wird das unterbrochene Licht, durch seine geringere Energiezufuhr eine gleich starke oder sogar viel stärkere positive Krümmung hervorrufen, als das continuirliche Licht. Dies wird auch noch bewiesen durch einen Versuch von Pringsheim (1906) wobei intermittierendes Licht eine Verringerung der Reaktionszeit zur Folge hatte. Diesen Punkt hier noch weiter zu erörtern, ist wohl überflüssig und es liegt kein Grund vor, weiter darüber zu streiten. Auf die Voraussetzung einer „Ermüdung“ kommen wir in dem folgenden Paragraphen zurück.

Nach diesen Besprechungen wäre es fast überflüssig über die sogenannte *Perzeptionszeit*, einen theoretischen Begriff, welcher entbehrt werden kann, noch viel zu sagen.

Fitting (1905) gibt S. 285 eine theoretische Definition von der Perzeptionszeit. Es ist wichtig die Aufmerksam-

keit hierauf zu lenken, da Polowzow diese Definition verallgemeinert übernommen hat, und weil wir hier eine prinzipielle Verschiedenheit der Auffassung über die Reizperzeption berühren.

Fitting gibt als Definition von der Perzeptionszeit: „*die minimale Zeitdauer, die vom Beginne der Einwirkung des Schwereizes bis zum Beginne der Perzeption, d. h. dazu erforderlich ist, damit eine Pflanze eine Ablenkung aus der normalen Ruhelage empfindet*“.

Fittings Definition ist schon deshalb nicht anwendbar, da der Begriff Perzeption mit einem für uns völlig unbekanntem Begriff umschrieben wird, indem er sich der Worte bedient: „*damit eine Pflanze empfindet*.“

Diese Auffassung nun, dass das Aufnehmen des Lichtreizes eigentlich erst geschieht, wenn das lebendige Protoplasma eine Empfindung erfährt, ist die üblichste. Es ist aber eine von vornherein angenommene Idee, welche es unmöglich macht sich über die wirkliche Perzeption ein Urteil zu bilden. Hieraus ist Verwirrung entstanden, da das Wort Perzeption mithin auf zwei verschiedene Weisen aufzufassen ist. Gewöhnlich denkt man bei Perzeption an das Zustandekommen einer wirklichen Empfindung durch das lebendige Protoplasma, während der Lichtreiz dann schon eine bestimmte Zeit auf irgend eine Weise eingewirkt haben muss, um diese Empfindung zu bewerkstelligen. Man kann aber das Wort Perzeption auch ganz allgemein fassen und dabei an die Aufnahme eines Reizes in allgemeinem Sinne denken, wie dieselbe notwendig stattfindet, sobald der Reiz zu wirken anfängt. Letztere Auffassung des Wortes Perzeption ist diejenige, welche einer experimentellen Untersuchung zu Grunde liegen soll, da sie viel allgemeiner und ohne eine vorausgefasste Meinung gefasst ist. Sie wartet nur ab, welche Tatsachen die Natur uns beim Experiment offenbaren

wird, damit wir auf diese Weise, zur näheren Erkenntnis geraten können.

Die erstgenannte Auffassung der Perzeption, wobei man mit einem grossen, unbekanntem und unbewiesenen Faktor, der Empfindung des lebendigen Protoplasmas zu rechnen hat, ist im Allgemeinen in der Reizphysiologie der Pflanzen die herrschende. Durch diese Auffassung ist auch der Begriff Perzeptionszeit entstanden. Die Definition Fittings beruht also auf der Voraussetzung, dass der Reiz schon während einer gewissen Zeit eingewirkt hat und dass dann das Protoplasma eine Empfindung erfährt.

Nach der Auffassung der Lichtperzeption, wozu die hier beschriebenen Untersuchungen geführt haben, ist aber die erste Einwirkung des Lichtes zugleichzeit die Perzeption seitens der Pflanze.

Würde, wie in der Definition von Fitting, der Reiz nicht momentan perzipiert, so würde er nach unserer Auffassung der Perzeption auch nie perzipiert werden. Dies ist die Lichtperzeption, die den Gegenstand dieser Arbeit ausmacht. Eine eigentliche Perzeption, die erst später durch das Protoplasma zu Stande kommt, die in einer wirklichen Empfindung bestände, ist durchaus hypothetisch. Dass diese Auffassung Verwirrung veranlasst, geht nun besonders aus dem Umstande hervor, dass die Erscheinungen der intermittierenden Reizung bewiesen haben, dass auch unendlich kleine Energiemengen „aufgenommen“ werden und man folglich mit der Perzeptionszeit in der Pflanzenphysiologie eigentlich weder ein noch aus weiss. (Siehe Polowzow S. 173—174).

Die Auffassung, dass der Schwerpunkt der Lichtperzeption in der unmittelbaren Reaktion eines lichtempfindlichen, chemischen Systems gefunden wird, kann auch hier Untersuchung und Theorie bedeutend vereinfachen.

§ 36. Die Grenzen der Reaktion und die Anwendung der Fechnerschen Formel.

Eine besonders merkwürdige Erscheinung der Reizwirkung ist der Umstand, dass die Reaktion des Organismus innerhalb gewisser Schranken bleibt; dass also, wenn auch der Reiz immer zunimmt, die Reaktion bestimmte Grenzen nicht überschreitet. Wie diese Begrenzung der Reaktion zu Stande kommt, ist in Kapitel III ausführlich besprochen worden, denn es stellte sich da heraus, dass die phototropische Reaktion sich in zwei sich entgegengesetzten Wirkungen analysieren liess, die abwechselnd einen Höhepunkt erreichen. Dem Antagonismus dieser beiden Wirkungen ist es also zuzuschreiben, dass die positiv phototropische Krümmung nur einen gewissen Maximalbetrag erreichen kann und nicht in Excesse verfällt. Diese Auffassung von der Reaktionsbegrenzung folgt schon genügend aus den Tatsachen in Kapitel III. Aber doch wollen wir hier ein paar Beispiele anführen, aus welchen hervorgeht, dass ausnahmsweise eine Pflanzenzelle in der Tat durch Überbelichtung in Excesse verfallen kann.

In Kapitel III, z. B. Tabelle I, wurde erwähnt, dass die Sporangienträger von *Phycomyces* bei einer Belichtung von ± 100.000 Meter-Kerzen-Sekunden auf eigentümliche Weise reagieren. Es entstehen einige schwache, positive Krümmungen, die bald wieder verschwinden und zum Teil auch in negative Krümmungen übergehen. Oft findet ein Schwanken zwischen schwachem, positivem und negativem Reagieren statt. Nun traten in einigen Versuchen bei einer Belichtung während 2 Sekunden in 44.000 Meter-Kerzen an einigen Sporangienträgern sonderbare Erscheinungen auf. Während ein Teil, wie gesagt, diese schwache Schwankung aufwies, gab es einige, die sich kräftig positiv krümmten. Bei denjenigen nun, welche eine deutliche positive Krüm-

mung aufwiesen, wurde dieselbe aussergewöhnlich stark, blieb oft nicht einmal bei 70° — 90° stehen, sondern ging sogar weiter, als die wagerechte Richtung erreicht war. Ja, es gab deren einige die durchaus kein Mass hielten und sich weiter durchkrümmten, bis das Sporangium, schliesslich vielleicht auch geotropisch, sich wieder ungefähr gerade nach oben wandte. In Fig. 6 ist das Verhalten einiger Sporangienträger angegeben.

Die erste Reihe weist einen Sporangienträger auf, der sich bis $\pm 110^{\circ}$ gekrümmt hat. Darauf beugt sich der vordere Teil wieder zurück und sodann empor. Die erste Krümmung bleibt aber fixiert, indem die Wachstumszone immer nahe unter der Spitze in der Nähe des Sporangiums bleibt.

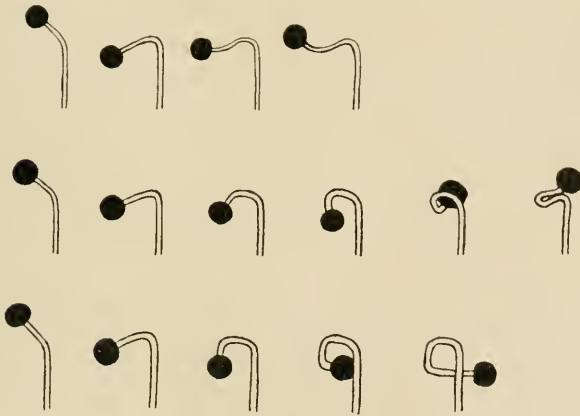


Fig. 6

Dieses Krümmen nun bis über die Horizontallinie, also über die Lichtrichtung hinaus, kann man auch wohl einmal bei *Avena* beobachten, wenn man mit ziemlich schwachem Lichte durchbelichtet.

Es treten dann manchmal in kurzer Zeit Krümmungen bis 100° oder 105° auf, die bald aber wieder stark abnehmen.

Die zweite Reihe in Fig. 6 ist merkwürdiger. Die Krümmung schreitet erst bis etwa 110° vor, darauf aber noch weiter, sodass das Sporangium gerade nach unten gerichtet steht. Dann krümmt sich der Sporangienträger noch weiter, zum Teile aufwärts, aber auch seitwärts und schliesslich hebt der obere Teil sich wieder. An dem Zustandekommen dieses letzten Teils der Aufkrümmung wird wahrscheinlich auch der Geotropismus seinen Anteil haben.

In der dritten Reihe findet sich die Abbildung eines Sporangienträgers, der sich auch über die Horizontallinie hinaus beugt, dann die Krümmung fortsetzt bis 180° , sich wieder bis 270° umbiegt und in dieser Richtung eine Strecke weiter wächst. Diese fortgesetzte Krümmung bis 270° ist entschieden auch eine phototropische, nicht geotropische; denn beim Krümmen von 0° bis 180° wurde der Schwerereiz so perzipiert, dass eine eventuelle, geotropische Krümmung der phototropischen Reaktion sogar entgegenwirken musste. Mögliche, spätere Veränderungen wurden hierbei nicht weiter beobachtet.

Ich habe schon erwähnt, dass diese Erscheinungen ausnahmsweise auftraten und nur in einigen Versuchen bei Überbelichtung beobachtet wurden. Bei diesen einzelnen Individuen war offenbar die Gegenreaktion durch irgend einen Umstand schwach, oder vielleicht sogar ganz ausgeblieben. Die positive Krümmung überschritt wenigstens die Grenzen bedeutend und wies weiter keine Beziehungen mehr auf zu der Richtung, worin früher die Lichtstrahlen gefallen waren.

Hiermit ist also ein abnormaler Fall beschrieben; normal ist es, dass die Reaktion begrenzt bleibt, wie dies in Fig. 3 und 4 schon anschaulich dargestellt wurde.

Ich habe nun auf die Grenzen der Reaktion aufmerksam gemacht und die betreffenden Figuren geben eine Abbildung von der Grösse der Reaktion bei verschiedenen grossen Reizen. Hiermit ist eigentlich schon die vollständige Beziehung der Reaktionsstärke zu der Grösse des Reizes besprochen worden. Es ist auffallend, wie oft das psychophysische Gesetz, wie Fechner dieses verallgemeinert formuliert hat, in der Literatur über Reizerscheinungen angeführt wird. Während das ursprüngliche Webersche Gesetz sich auf Unterschiedsempfindlichkeit bezieht, lautet das Gesetz nach Fechners Formulierung: *„dass die Stärke der Empfindung proportional dem Logarithmus des Reizes wachse.“*

In mancher botanischen Untersuchung beruft man sich nun auf dieses Gesetz, sobald man bemerkt, dass die Reaktion nicht so stark zunimmt, wie der Reiz. Stellte man hier eine vollständige Untersuchung an, über die Beziehung zwischen Reaktionsstärke und Reizgrösse, so würde man wahrscheinlich über die Reizerscheinungen bei der Pflanze zu einer anderen Auffassung geraten und vielleicht eine befriedigendere Einsicht erhalten, als durch die nüchterne, wenig sagende Formulierung in einem psycho-physischen Gesetz. Auch seitens der Psychologen (siehe v. Kries in Nagels Handbuch) wird auf den geringen Wert derartiger psycho-physischer Formeln und auf die Gefahr sich bei einer einzigen Formel aufzuhalten, aufmerksam gemacht.

Während nun die Fechnersche Formel auf psychischem Gebiete sogar stark bestritten wird, zeigt es sich, dass die Anwendung dieser Formel auf Bewegungsreaktionen der Pflanze durchaus wertlos ist.

Die Figuren 3 und 4 und die Zahlen in Kapitel III zeigen, dass die Beziehung der Reaktionszeit zur Reizgrösse eine ganz andere ist, als in der Fechnerschen

Formel für die Beziehung zwischen einer psychischen Empfindung und der Reizintensität behauptet wird.

Es zeigt sich ja, dass die Reaktion bei Verstärkung des Reizes erst stark zunimmt, dann langsamer, sodann ungefähr dieselbe bleibt, darauf abnimmt, u. s. w. Nun gibt es natürlich wohl eine gewisse kurze Zone über dem Schwellenwert und bevor die maximale Reaktion erreicht wird, worauf sich die Fechnersche Formel so ungefähr anwenden liesse. Gewöhnlich wird nun bei phototropischen Versuchen mit Lichtstärken gearbeitet, wobei die Gegenreaktion sich schon bald geltend macht. Die meisten Untersucher, die über Reizreaktionen Versuche angestellt haben, erwähnen derartige Erscheinungen. Allgemein konstatiert man in der Reizphysiologie eine *Ermüdung* wenn ein Reiz lange dauert; ebenso spricht man öfters von einer *Abstumpfung der Erregung* bei der Anwendung starker Reize. Was nun den phototropischen Reiz betrifft, so hat sich aus den in Kapitel III beschriebenen Versuchen ergeben, dass durch die Reizenergie zwei gleichartige, aber antagonistische Wirkungen in der Pflanzenzelle auftreten, von denen erst die eine, darauf die andere die stärkere ist. Aus dieser doppelten Wirkung resultierte die verschiedene phototropische Reaktion bei verschiedener Energiemenge.

Was nun die Erscheinungen anbelangt, wobei man von der *Fechnerschen Formel*, von *Ermüdung* oder *Abstumpfung* zu sprechen geneigt ist, so glaube ich, dass die Erklärung derselben in so weit es den phototropischen Reiz betrifft, schon ganz in der Auseinandersetzung in Kapitel III enthalten ist. Damit ist also nur gemeint, dass die Analyse der phototropischen Reaktion in zwei entgegengesetzte Wirkungen zugleichzeitig die Auseinandersetzung dieser Erscheinungen ist. Man kann sich die Frage stellen, in wie weit es seinen Wert hat oder erwünscht ist, obige

Termen aus der Psycho-Physiologie in der Pflanzenphysiologie zu verwenden, nachdem sich die Erscheinung in einfachere Faktoren gelöst hat, von welchen man nichts weniger als gezwungen wird, an einen wirklichen psychischen Hintergrund zu denken. Wir wollen hierüber nicht diskutieren da der Name einer Erscheinung weniger Wert hat, als die Tatsachen, welche die Erscheinung bilden. Aber wohl drängt sich die Frage an uns auf, in wie weit es sich hier doch um die primitive Basis der Ermüdungserscheinungen in höherem Sinne handelt; in wie weit diesen das Auftreten einer Gegenreaktion zu Grunde liegt.

Dass beim menschlichen Auge auch dieselbe Erscheinung (eine sogenannte Ermüdung) auftritt, hat Exner in seinen Versuchen nachgewiesen, und Nagel macht (S. 227) darauf aufmerksam, dass man hieraus auf ein Auftreten einer Gegenreaktion schliessen muss. Sehr auffallend ist jedenfalls die Übereinstimmung „des Schemas der Exnerschen Versuche über das Ansteigen des Erregungsorganes bei konstanter Belichtung“ (z. B. v. Nagel S. 227) mit unseren Schemata 3, 4 und 5 für den phototropischen und photographischen Effekt.

§ 37. Über die Anwendung des Weberschen Gesetzes.

Wir wollen nun noch einen Augenblick bei der Untersuchung nach der „*Unterschiedsenpfindlichkeit*“ und bei dem eigentlichen Weberschen Gesetze verweilen, von welchem letztern wir z.B. in Nagels Handbuch folgende Umschreibung finden:

„demzufolge zwei Reize, um eben noch als verschieden erkannt zu werden, immer in einem bestimmten (von der absoluten Intensität unabhängigen) Verhältnis stehen müssten. Dies ist es, was man gegenwärtig als Webersches Gesetz zu bezeichnen pflegt.“

Dieses Gesetz wurde in einigen Fällen auf Reizerscheinungen bei der Pflanze angewandt, zuerst von Pfeffer für die Chemotaxis von Farnspermatozoiden. Wir beschränken uns aber hier nur auf die Besprechung der Krümmungsreaktionen.

Im Allgemeinen kann man die Bemerkung machen, dass das Webersche Gesetz auf die bewusste Beurteilung zweier Reize Bezug nimmt. Bei der Pflanze sucht man die Existenz eines ähnlichen Gesetzes an Bewegungsreaktionen zu erproben. Nun kann man mit seinen Schlussfolgerungen nicht vorsichtig und kritisch genug sein, wenn diese Bewegungsreaktionen etwas aufweisen, das einem psychophysischem Gesetz ähnlich sieht; denn man ist so leicht dazu geneigt, hieraus durch Analogie zu schliessen, dass diese Reaktionen die Abspiegelung psychischer Erscheinungen sind. Es fragt sich aber, ob die Tatsachen zu solchen Schlussfolgerungen zwingen, und ob man nicht vielmehr weitere Analyse durch die überflüssige Einführung eines solchen komplizierten Begriffes unmöglich macht. Wir wollen hierauf nun nicht weiter eingehen, sondern nur die Tatsachen, worauf das Webersche Gesetz für Krümmungsreaktionen angewandt wurde, eingehender betrachten.

Nachdem sich nach Beendigung der Versuche im Kapitel I gezeigt hatte, dass die Reizstärke durch die Energiemenge bestimmt wird, und also der Zeitfaktor von gleich grosser Bedeutung ist, als der Intensitätsfaktor, war es ausgemacht, dass für alle quantitativen Bestimmungen über den Reizeffekt, die Grösse des Reizes in erster Linie genau bekannt sein musste. Daraus folgt, dass bei derartigen Untersuchungen, z. B. beim Phototropismus nicht durchbelichtet werden darf, weil es in diesem Falle unmöglich wäre, die Grösse des Reizes, der den in einem

gewissen Augenblick beobachteten Effekt verursacht, zu bestimmen; denn es lässt sich ja nicht sagen, wie gross der Anteil ist, den die Durchbelichtungszeit an der hervorgerufenen Reaktion hat. Und dieser durch die Durchbelichtung entstandene Fehler kommt besonders für jene Versuche in Betracht, wobei man zwei antagonistische Reize einwirken lässt. Wenn man hier durchbelichtet, so lässt sich nicht im geringsten sagen, wie gross die beiden Reize waren, welche den in einem gewissen Moment beobachteten Effekt hervorgerufen haben. Es soll also bei der Untersuchung nach der Wirkung zweier antagonistischen Reize, die Reizung während einer bestimmten beschränkten Zeit stattfinden und darauf der Effekt in der Nachwirkung beurteilt werden.

Aus den bekannten Tatsachen konnte man aber noch mehr schliessen.

Nennen wir die Belichtungszeit Z , die Intensität der antagonistischen Reize I und i , so folgt aus Kapitel I, dass, wenn für dieser antagonistischen Reizung das Webersche Gesetz gilt, $\frac{Z \times I}{Z \times i}$ für die Unterschiedsschwelle

konstant sein muss, dass also, wenn die beiden Flanken gleich lange belichtet werden, $\frac{I}{i}$ konstant und daher die

Grenze der gekrümmten und aufrecht stehenden Individuen an derselben Stelle bleiben muss, unabhängig von der Belichtungsdauer. Liesse sich das Webersche Gesetz auf die antagonistische Reizung nicht anwenden, so muss sich während der Belichtung die sogenannte Unterschiedsschwelle verschieben. Und in der Tat scheint letzteres der Fall zu sein, denn wir lesen bei Massart (1888) S. 596:

„Le temps pendant lequel on laisse agir la lumière, constitue un facteur important. Lorsque la durée de l'expérience

est trop faible, la courbure n'est pas nette. Quand la lumière exerce son action pendant trop longtemps, les Phycomyces rapprochés du 0 peuvent eux-mêmes présenter la courbure, même pour une lumière de faible intensité"

Massart beobachtet dann nach 4 Stunden. Er findet, indem höchste und niedrigste Intensität differieren in einem Verhältnis von 9:1 eine „*Unterschiedsempfindlichkeit*“ von $\frac{18}{100}$, fügt aber hinzu:

„Cette fraction aurait probablement été plus faible, si la lumière aurait agi pendant plus de quatre heures“. Mit andern Worten, die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes wird hier nicht nachgewiesen.

Sodann ist zu beachten, dass bei der Anwendung nicht sehr schwacher Reize, jeder Reiz schon zwei entgegengesetzte Wirkungen in der Pflanze verursacht (siehe Kapitel III), was man bei der antagonistischen Reizung in Betracht ziehen soll. So fragt man sich ab, wenn zwei Reize angewandt werden, von denen der schwächere bei einseitigem Reizen eine maximale Reaktion, der stärkere eine schwächere Reaktion hervorrufen würde, wie dann das Ergebnis der entgegengesetzten Reizung wäre, ob sich dann die Krümmung nicht nach dem schwächeren Reiz richten würde. Es scheint uns nicht unmöglich, dass hierbei einfach die Differenz der Reaktionen, welche jeder der zwei Reize allein hervorruft, den Ausschlag gibt. Dies wäre aber experimentell zu ergründen.

Es war nur die Absicht hier darauf aufmerksam zu machen, dass es sich bei derartigen Versuchen bei der Pflanze entschieden nur handelt um zwei Reaktionen, die sich gegenseitig an Kraft messen, und dass die Voraussetzung, dass hier zwei Empfindungen zu vergleichen wären, durchaus unbegründet ist. Das nicht-Krümmen bei antagonistischer Reizung heisst also nur, dass die eine

Kraft die andere nicht so weit übertrifft, dass eine Krümmung zu Stande kommen könnte.

Was hier oben u. A. über den Fehler beim Durchbelichten und die Auffassung der antagonistischen Reizung gesagt worden ist, kann natürlich grösstenteils zugleichzeit für die geotropische Reizung gelten. Wichtig ist aber noch auf Folgendes die Aufmerksamkeit zu lenken. Fitting (1905) bestimmte die „*geotropische Unterschiedsempfindlichkeit für verschiedene Stellungen.*“ Für das Ergebnis siehe S. 306—308. Fitting schliesst S. 311: „*Die Zahlen lehren, dass die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Vergrösserung der Ablenkungswinkel aus der Ruhelage immer geringer wird. Ob die Abnahme der Unterschiedsempfindlichkeit aber in der Weise stattfindet, wie es nach dem Weber—Fechner'schen Gesetz zu fordern wäre, lässt sich vorläufig nicht mit Sicherheit sagen.*“

Nimmt man nun, nach der Sinus-Regel, welche Fitting klar dargelegt hat, den Sinus der Winkel, so zeigt es sich, dass das Verhältnis dieser Werte, die noch als „*verschieden erkannt*“ werden, nicht weniger als konstant bleibt, wie der Fall sein müsste, wenn hier das Webersche Gesetz nachgewiesen würde. Die Differenzen weisen aber grössere Übereinstimmung auf.

Ebenso wenig wird auf S. 316 und 317 die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes für „*die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen*“ bewiesen. Hier werden die zwei entgegengesetzten Flanken intermittierend gereizt. Fitting findet dabei: „*Während die Expositionszeiten bei 360 Sekunden Einzelexposition differieren müssen um 14.4 Sekunden, brauchen sie also bei 25 Sekunden Einzelexposition nur um 1 Sekunde verschieden zu sein, damit gerade noch eine geotropische Krümmung eintritt.* Aber das ist ja ganz selbstverständlich, denn nimmt man die Einzelexposition z.B. zehnmal kürzer, so tritt die Differenz der

Einzelexpositionen auch zehnmal so oft auf und darf also die Differenz der Einzelexpositionen zehnmal geringer sein. Es zeigt sich also, dass die einfache Summation der Differenzen in beiden Fällen den Ausschlag gibt. Hieraus folgt, dass in diesem Fall die Talbotsche Regel bestätigt wird, und zudem dass das Webersche Gesetz wenigstens auf das antagonistische Reizen nicht anwendbar ist, da die Differenz der Einzelreizungen und nicht das Verhältnis hier in Betracht kommt. Während hier also obigen Tatsachen nach den Erfahrungen auf dem Gebiete des Phototropismus eine andere Deutung gegeben wird, als Fitting ursprünglich denselben beigelegt hat, liegt es natürlich keineswegs in unserer Absicht an dem Wert seiner wichtigen Beobachtungen zu zweifeln.

Wir müssen hier schliessen, indem wir konstatieren, dass bis jetzt weder für den Licht-, noch für den Schwerereiz nachgewiesen worden ist, dass das Webersche Gesetz sich darauf anwenden lässt.

§ 38. Stimmung.

Alle die in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche wurden mit etiolierten Pflanzen verrichtet. Und die aus den Ergebnissen gemachten Schlussfolgerungen beziehen sich also auf Pflanzen, die im Dunkeln in ihrem Normalzustand, in ihrer Ruhelage sind. Solche Individuen reagieren auf einen zeitweiligen, einseitigen Reiz, nach den in dieser Arbeit beschriebenen Regeln. Während nun die wichtigsten Erscheinungen des Phototropismus in diesen wenigen einfachen Reaktionsregeln ihre Erklärung finden, trat bei den in Kapitel III beschriebenen Versuchen vereinzelt doch noch eine Erscheinung auf, die wir absichtlich näher zu besprechen vermieden haben, da sie in jenem Kapitel nur zur Verwirrung veranlasst hätte.

Nachdem nun aber im Vorherstehenden die wichtigsten, phototropischen Erscheinungen, welche die etiolierte Pflanze aufweist, erwähnt worden sind, wollen wir hier zum Schluss ausführlich auf jene früher ausser Betracht gelassene Erscheinung, die in vielen phototropischen Untersuchungen eine grosse Rolle spielt, und wodurch immer wieder die einfachen phototropischen Regeln verborgen bleiben, zurückkommen.

Schon mehrmals hat man in der Literatur [Siehe u. A. Oltmanns (1897), Pringsheim (1906)] die Aufmerksamkeit auf die Tatsache gelenkt, dass Pflanzen welche längere Zeit im Licht gestanden haben oder überhaupt nicht-etioliert aufgewachsen sind, eine andere Empfindlichkeit für einseitige Lichtreize aufweisen, als völlig etiolierte Pflanzen, und zwar in diesem Sinne, dass sie für den einseitigen Lichtreiz weniger empfindlich sind. Bei dieser Erscheinung bedient man sich eines einfachen Ausdruckes; man sagt nämlich, dass die etiolierten und nicht-etiolierten Pflanzen für das Licht eine verschiedene „Stimmung“ aufweisen.

Oltmanns machte die Bemerkung, dass bei Sporangienträgern von *Phycomyces*, die anfangs in einer gewissen Lichtstärke negative Krümmungen aufweisen, diese einige Zeit nachher in positive übergehen, für welche Erscheinung er sich des Wortes „Umstimmung“ bediente.

Dieselbe Erscheinung wurde bei *Phycomyces* und *Avena* auch in den hier behandelten Versuchen (siehe Kapitel III, Tabelle IV, V, VI und X) beschrieben.

In Tabelle IV, bei 550 M. K. liess sich dieselbe Tatsache, die Oltmanns mit dem Namen „Umstimmung“ bezeichnete, konstatieren. Bei Durchbelichtung zeigen sich zuerst einige negative Krümmungen, darauf tritt eine allgemeine, positive Reaktion auf. In Tabelle V und VI, beim Gebrauch von 300 und 73 M. K., zeigte es sich, dass die Reaktionszeiten bei Überbelichtung immer länger wurden, nur wenn

die Belichtungszeit fast bis zur Reaktionszeit verlängert worden war, wurde die Reaktionszeit offenbar wieder etwas kürzer. Weiter beachte man Tabelle X für *Avena*. Bei einer 8 Minuten langen Belichtung blieb die Reaktion nahezu aus. Während nun bei noch längerer Belichtung die Reaktion ganz hätte aufhören müssen, nahm sie sodann im Gegenteil wieder zu, wie auch schon früher erwähnt worden ist, sodass nach einer 20 Minuten langen Belichtung wieder alle, obgleich nur noch sehr schwach, reagierten.

Alle diese Tatsachen aus der Literatur und aus den hier behandelten Versuchen, sind die Folgen einer durch einen Aufenthalt im Licht veranlassten Änderung der sogenannten Stimmung.

Es ist von Bedeutung einen Augenblick bei diesem Begriff Stimmung zu verweilen, weil man sich hierdurch klar werden kann, in welcher Hinsicht die Pflanze, welche sich einige Zeit im Lichte befunden hat, von der noch völlig etiolierten Pflanze, was ihr phototropisches Verhalten betrifft, eigentlich abweicht.

Die Stimmungsänderung nun ist deshalb von so grosser Wichtigkeit, da sie es eigentlich nur ermöglicht, dass die Pflanze schliesslich eine bestimmte Stellung dem Lichte gegenüber einnimmt. Denn bliebe die Pflanze auch bei einem längern Aufenthalt im Lichte in derselben Stimmung, so würde es nach den in Kapitel III gefundenen Tatsachen schwer zu verstehen sein, wie die Pflanze schliesslich eine bestimmte Lage zur Lichtrichtung einnehmen könnte, wie dies doch in der Tat meistens nach einer mehr oder weniger langen Durchbelichtung konstatiert wird. So würde ja z. B. *Avena*, über 8 Minuten lang in 400 M. K. belichtet, zunächst keine Krümmung mehr aufweisen, wenn nicht durch eine gewisse Änderung die positive Reaktion darauf wieder kräftiger auftreten könnte.

Während nun bei phototropischen Versuchen, wie man auch aus den Literaturangaben schliessen kann, ziemlich oft ein Hin- und Herpendeln beobachtet werden kann, kann man zugleichzeitig beobachten, dass dieses Pendeln gewöhnlich schliesslich gedämpft wird und der Krümmungswinkel mehr fixiert bleibt.

Worin besteht nun eigentlich diese Stimmung und ihre Änderung?

Nachdem wir alle bekannten Tatsachen in Bezug gezogen hatten, und zu der Überzeugung gelangten, dass die phototropische Reaktion ganz durch ein lichtempfindliches, chemisches System beherrscht wird, kamen uns zugleichzeitig die Erscheinungen, die sich unter den Begriff Stimmung zusammenfassen lassen, erklärlich vor.

Wenn ein photochemisches System genügend lang im Dunkeln gelassen wird, befindet es sich in einem gewissen Gleichgewichts- oder Dauerzustand. Wird ein solches System kurz belichtet und darauf wieder im Dunkeln gelassen, so wird zwar dieser Gleichgewichts- oder Dauerzustand zerstört, aber im Dunkeln kehrt allmählich das System wieder in seinen bestimmten Dunkelzustand zurück. Belichtet man das System längere Zeit, so wird ebenfalls natürlich der Gleichgewichtszustand zerstört, aber auf die Dauer stellt sich ein neuer Dauerzustand ein. Das System gerät wieder in eine Art Gleichgewichtszustand, welcher von den betreffenden Belichtungsverhältnissen, worin das System sich befindet, bestimmt wird. Eine analoge Erscheinung scheint nun bei dem Phototropismus der Pflanze eine Rolle zu spielen.

Wird die etiolierte Pflanzenzelle nur verhältnismässig kurze Zeit belichtet, und also abgesehen von dieser beschränkten Belichtungszeit ganz im Dunkeln gelassen, so treten durch den Lichtreiz die in Kapitel III beschriebenen Reaktionen auf und eine Zeit lang ist der Ruhezustand

der Pflanze zerstört, aber auf die Dauer stellt sich derselbe wieder ein. Bleibt aber die Pflanzenzelle länger im Lichte, so wird zwar auf die früher beschriebene Weise der Dauerzustand zerstört, aber auf die Dauer wird die Zelle dem Licht gegenüber anders gestimmt, das heisst, das lichtempfindliche System in der Zelle nähert sich einem neuen Gleichgewichtszustand, welcher abhängig ist von den betreffenden Belichtungsverhältnissen, und welcher auch nur beibehalten werden kann, so lange die Zelle im Lichte bleibt, d. h., solange das lichtempfindliche System durch andauernde Energiezufuhr in diesem Dauerzustand gehalten werden kann. Nähert sich die Pflanzenzelle diesem neuen, diesen Belichtungsverhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand, so werden *diese* Lichtverhältnisse die normalen. Ist nun die Belichtung allseitig gleich stark, so wird in der Zelle oder in dem Zellencomplex dieser stationäre Zustand schliesslich erreicht. Die Energie hält die Zelle oder das Organ in diesem Zustand, wirkt aber nicht mehr in *dem* Sinne als Reiz, dass sie eine neue Änderung verursachen könnte.

Ist die Belichtung aber einseitig, so zeigt es sich aus dem Auftreten einer Krümmung, dass diese Belichtung zu einer Reaktion reizt. Dennoch nähert sich das lichtempfindliche System der Zelle, da es sich im Licht befindet, auch zum Teil dem dieser Belichtung entsprechenden Gleichgewichtszustand; nur kann offenbar ein stationärer Zustand nicht erreicht werden, solange die Energiezufuhr einseitig bleibt. Die Folge aber ist, dass das von einer Seite zugeführte Licht als Reiz schwächer wirkt, da für die Pflanze der Aufenthalt im Lichte schon mehr oder weniger der normale Zustand geworden ist, oder, worauf es eigentlich ankommt, da für das lichtempfindliche System allmählich ein neuer Gleichgewichtszustand der normale wird.

Die Sache verhält sich, kurz und klar gesagt, einfach

so: Wenn die etiolierte Pflanze eine Zeit lang in einer hellen Umgebung bleibt, passt sich die Pflanze, oder wenn man will, passen sich die Reaktionen in der Pflanzenzelle allmählich einer stationären Energiezufuhr an, und dieser Zustand wird der normale. Um nun Pflanzen, die sich an diesen Zustand gewöhnt haben, zu phototropische Reaktionen zu reizen, braucht man eine grössere Energiemenge, als für eine etiolierte Pflanze nötig ist, für welche schon die kleinste Energiequantität etwas Neues bringt und als Reiz wirkt.

Infolgedessen treten nun die verschiedenen Erscheinungen auf, welche als die Äusserung der Stimmungsänderung betrachtet werden. Am Einfachsten kann man sich hiervon mit Hilfe der Figuren 3 und 4 eine Vorstellung machen. Diese geben die verschiedene Reaktion an bei verschiedener Energiemenge für etiolierte Pflanzen und die Kurven nehmen also ihren Anfang an der Stelle, wo die Energie gleich Null ist. Bei einer Pflanze nun, die sich einer gewissen Energiezufuhr angepasst hat, muss diese Kurve also mehr nach rechts ihren Anfang nehmen.

So wird also für eine Pflanze, die während einer gewissen Zeit im Lichte bleibt, diese Kurve sich mehr nach rechts verschieben. Infolgedessen wird sich die positive, phototropische Schwelle bei einer grössern Energiequantität befinden, wie dies für nicht etiolierte Pflanzen bekannt ist. Weiter empfindet eine Pflanze, wie *Avena* (Siehe Tabelle X), so lange sie noch etioliert ist, stark den Einfluss der Gegenwirkung (z.B. bei 8 Min. in 400 M.K.), aber indem sich indessen durch den Aufenthalt im Lichte die Stimmung ändert und sich die Kurve auf Fig. 3 also nach rechts verschiebt, kommt die *Avena*-Pflanze wieder in die Zone der starken positiven Reaktion, sodass sie bei 20

Minuten wieder deutlich positiv reagiert. So wird auch, wie aus Tabelle V und VI hervorgeht, schliesslich die verlängerte Reaktionszeit bei *Phycomyces* noch wieder etwas verkürzt, indem sich durch den Aufenthalt im Licht das Gleichgewicht verschiebt, die Stärke der Reizwirkung geringer wird, und die Gegenwirkung, die eine Folge der starken Reizwirkung ist, also wieder abnimmt. Und schliesslich wird auf dieselbe Weise auch die sogenannte Umstimmung von *Phycomyces* verständlich (Siehe Tabelle IV und Oltmanns Angaben). *Phycomyces* beginnt z.B. in 550 M. K. bei Durchbelichtung anfangs negativ zu reagieren; aber durch den längern Aufenthalt im Licht ändert sich die Stimmung (d.h. das photochemische Gleichgewicht), die Kurve auf Fig. 4 verschiebt sich wieder während des Aufenthaltes im Lichte nach rechts, und *Phycomyces* kommt wieder in die Zone der positiven Reaktion zurück, die negative Krümmung verschwindet und sodann treten positive Krümmungen auf. Dieses positive Krümmen findet also bei einer Energiequantität statt, welche für eine etiolierte Pflanze ein viel stärkerer Reiz ist und da zu negativen Krümmungen veranlasst, aber diese nämliche Energiemenge wirkt auf die Pflanze, die sich schon einer stationären Energiezufuhr angepasst hat, bei weitem nicht so stark phototropisch, sodass nur positive Krümmungen entstehen.

Aus der Literatur wären vielleicht noch mehr Beispiele anzuführen, aber diese Tatsachen kommen alle im Grunde auf eins heraus und sind alle die Folge der hier beschriebenen Erscheinung.

Absichtlich ist im Vorstehenden das Verhalten der etiolierten und nicht-etiolierten Pflanze scharf auseinander gehalten, weil es sonst unmöglich gewesen wäre, die verschiedenen oft sich widersprechenden Erscheinungen zu entwirren. Gerade dieser Übergang der Pflanze aus dem

etiolierten Zustände in den nicht-etiolierten während des Experimentes, hat bis jetzt besonders bei Durchbelichtung die Analyse der Erscheinungen sehr erschwert. Auch bei den Versuchen in Kapitel III stiess man dann und wann auf solche Schwierigkeiten.

Die Erscheinung, welche den Phototropismus der etiolierten und nicht-etiolierten Pflanze mit einander verbindet, ist in diesem Paragraphen gesondert erwähnt worden, um die Reihe der hier besprochenen phototropischen Erscheinungen zu ergänzen. Es mag daraus hervorgehen, dass eigentlich kein prinzipieller Unterschied zwischen den phototropischen Erscheinungen dieser beiden besteht und dass die Stimmungsänderung, welche die Analyse der phototropischen Reaktion oft erschwert, an sich doch eine ziemlich einfache Erscheinung ist.

Schliesslich fragt man sich noch ab, in wie weit man die von Pringsheim (1906) angestellte Vergleichung zwischen Stimmungsänderung der Pflanze und Adaptationserscheinungen des Auges durchführen kann. Es kommt mir vor, dass beide Erscheinungen vollständig identisch sind; der Unterschied besteht nur hierin, dass die Adaptation des Auges bedeutend schneller vor sich geht, als bei der Pflanze, wo sie verhältnismässig langsam zu Stande kommt. Diese Adaptations- oder Stimmungserscheinung ist darum von so ausserordentlicher Wichtigkeit, weil dadurch bei der Helladaptation für das Auge sehr bald ein konstant bleibender Lichteindruck entsteht und bei der Pflanze auf die Dauer eine bestimmte Richtung hinsichtlich des Lichtes zu Stande kommt.

Dass auch das Auge starke Ermüdungserscheinungen, parallel mit der Gegenreaktion bei der Pflanze aufweist, ist wohl sicher. Diese Gegenreaktion oder Ermüdung wurde in Exners Untersuchungen nachgewiesen. Aus eigener

Erfahrung wissen wir, dass, wenn wir aus dem Dunkeln ins helle Licht kommen, der Reiz schnell bis zur Verblendung zunimmt, sodann wieder durch die Gegenreaktion oder Ermüdung abnimmt und dass dann erst durch die Stimmungsänderung ein konstanter Zustand eintritt, d. h., dass ein dieser konstanten Energiezufuhr entsprechendes Gleichgewicht erreicht wird. Dies stimmt also völlig überein mit dem, was Nagel S. 227 sagt: „.....*dass wir uns den bei einer gleichmässigen Belichtung stattfindenden Zustand einer (annähernd) konstanten Empfindung als das Gleichgewicht entgegengesetzter Einflüsse denken müssen,...*“

Wie wichtig die Erscheinung der Stimmungsänderung für die Organismen ist, möge aus dem Vorstehenden einigermassen hervorgegangen sein. Die Parallele zwischen der Pflanze und dem Menschen ist hier nicht gezogen worden, um daraus auf eine psychische Basis bei der Pflanze zu schliessen. Im Gegenteil war es die Absicht darauf aufmerksam zu machen, wie wichtig das Studium der einzelnen Zelle, wie sich dies fast nur bei einigen Pflanzen ausführen lässt, für die Beurteilung der Erscheinungen der menschlichen Physiologie werden kann. Und zur Beurteilung der Erscheinungen bei den Pflanzen und beim Menschen ist absichtlich hier ausführlich auseinandergesetzt worden, dass diese Erscheinung der Stimmung entschieden auf dem Verhalten eines photochemischen Systems beruht, da photochemische Systeme bei genügend langen Aufenthalte im Lichte eine mit Adaptation oder Stimmungsänderung vollständig parallele Gleichgewichtsänderung aufweisen.

Zum Schluss lenken wir nun noch die Aufmerksamkeit auf die Frage, welche Nagel weiter S. 231 stellt:

„*Das allerdings bedarf, wie schon erwähnt, einer Erklärung, dass überhaupt unter dem Einfluss konstanter Belichtung die Empfindung nicht ins Unbegrenzte wächst, sondern*

sich auf einen bestimmten von der Reizstärke abhängigen Wert einstellt. Wie wir uns des genauern das hierbei anzunehmende Gleichgewicht zu denken haben, ist vorderhand nicht angebar."

Die Überzeugung, dass es sich hier um das photochemische Gleichgewicht zweier entgegengesetzten Reaktionen handelt, scheinen die Tatsachen wohl ganz zu rechtfertigen.

§ 39. Schluss.

Die verschiedenen, zum Teil aus der Literatur, zum Teil aus den hier beschriebenen Untersuchungen gesammelten Tatsachen, haben es ermöglicht, die phototropischen Erscheinungen in drei Hauptfaktoren zu zerlegen, wozu alle verschiedenen phototropischen Reaktionen zurückzuführen sind.

Der erste Faktor ist die primäre Reaktion, welche das Licht bei der Pflanze bewirkt, und die in Kapitel I und II besprochen wurde; der zweite Faktor ist die Gegenreaktion, die bei etwas grösseren Energiequantitäten bald merklich wird, und deren Wirkung in Kapitel III behandelt wurde; in dem vorigen Paragraphen wurde schliesslich auf das Wichtige des dritten Faktors, der in der Adaptation an die herrschenden Lichtverhältnisse besteht, aufmerksam gemacht.

Ausführlich haben wir immer den Umstand hervorgehoben, dass alle Erscheinungen mit dem Verhalten eines photochemischen Systems im Einklang zu bringen sind.

Zum Schluss sei denn auch hier bemerkt, dass diese drei Faktoren, in welche wir den phototropischen Prozess schliesslich zerlegen mussten, sich wirklich wieder in einem photochemischen System zurück finden lassen. Die oben erwähnte, primäre Reaktion und die sodann auftretende Gegenreaktion sind die Äusserungen der zwei ent-

gegengesetzten Reaktionen, welche ein lichtempfindliches System bilden und die Erscheinung der Adaptation oder Stimmung ist die Eigenschaft eines solchen lichtempfindlichen Systems, bei konstanter Energiezufuhr in ein bestimmtes, photochemisches Gleichgewicht zu geraten.

Hier und da wurde auch der wichtigen Schlussfolgerungen gedacht, welche die Übereinstimmung mit Erscheinungen aus der menschlichen Physiologie ergeben konnte. Obgleich die Analyse der Erscheinungen hier natürlich viel schwieriger ist, zeigt es sich doch, dass es sich auch hier immer wieder um die Zusammenwirkung derselben Faktoren handelt, die bei der Pflanze den phototropischen Prozess bilden. Es konnte hier aber dieser Umstand nur flüchtig berührt werden. Nur sei hier noch erwähnt, dass schon seit langer Zeit in verschiedenen Auffassungen aus der menschlichen Physiologie der Gedanke an einen photochemischen Prozess, als Grundlage der Lichtperzeption ausgesprochen worden ist.

Vorstehendes enthält also eine kurze Zusammenfassung desjenigen, was wir in dieser Untersuchung zu erreichen gesucht haben. Zum Schluss möchte ich noch einige Bemerkungen hinzufügen.

Eine der ersten Fragen, welche man sich jetzt zu stellen hat, ist die nach der Art des lichtempfindlichen Systems, das in dem Leben der Pflanze solch eine wichtige Rolle zu spielen scheint. Die einzigen Tatsachen, die hierüber schon irgend etwas vermuten lassen, bieten die schon früher genannten Untersuchungen von Czapek und Ostwald. Es ist eine auffallende Erscheinung, die sich sowohl bei lichtempfindlichen Tieren als Pflanzen konstatieren lässt, dass der Lichtreiz einen bedeutenden Einfluss auf die normal verlaufenden Stoffwechselformen ausübt. Diese von den ge-

nannten Forschern konstatierten Tatsachen schliessen sich so merkwürdig den Ergebnissen an, wozu die hier beschriebene Untersuchung führte, dass es wohl allen Anschein hat, dass Stoffwechselsreaktionen das photochemische System bilden, dessen Wirkung wiederholt in diesen Versuchen ans Licht trat.

Wolfg. Ostwald (1908) hat dieses Vermuten schon ausgesprochen S. 4: „*Ob nicht vielleicht ein Zusammenhang der phototropischen Erscheinungen mit der Atmungs- oder Oxydationsvorgängen im allgemeinen Sinne, d. h. mit der Gewebeatmung besteht.*“ Und die Ergebnisse, welche Ostwald bei seiner Untersuchung erhielt, haben ihn in der Meinung bestärken können, dass diese Hypothese nicht zu gewagt ist. Auch liegt der Heringschen Theorie von der Gesichtsempfindung ein ähnlicher Gedanke zu Grunde.

Wenn dieses Vermuten bestätigt werden sollte und es sich also zeigte, dass die Lichtenergie direkt in die normal verlaufenden Stoffwechselsreaktionen eingreift, was an sich sehr annehmlich ist, so ist man damit bis an den Kern des phototropischen Prozesses vorgedrungen. Dass eine Änderung, z. B. eine Beschleunigung oder Verzögerung im Stoffwechselsprozesse sich nach kurzer Zeit auch offenbaren wird in einer Änderung des Wachstums, lässt sich sehr gut denken.

Wenn nun wirklich die Stoffwechselsreaktionen in so starkem Masse sich vom Licht abhängig erweisen, so lässt sich einerseits für den phototropischen Prozess selbst eine einfache, normale Erklärung finden, ohne dass man weiter der Zelle oder dem Protoplasma besondere Eigenschaften beizulegen braucht. Andererseits ist in diesem Falle die phototropische Krümmung ein Mittel weiteres von dem Zellenleben kennen zu lernen. Besonders die

weitere Untersuchung im Spektrum könnte hier vielleicht von Nutzen sein.

Vor allem wäre die Frage hier angebracht, wie das Verhalten negativ-phototropischer Organe, welche in dieser Arbeit unbehandelt blieben, sich demjenigen, was in Bezug auf ein positiv reagierendes Organ, wie die *Avena*-Koleoptile und die positiv und negativ reagierenden Sporangienträger von *Phycomyces* gesagt worden ist, anschliessen würde. Dass die Vergleichung des Phototropismus von Wurzel und Stengel einen wichtigen Beitrag zur Kenntniss der Polarität liefern könnte, scheint mir nicht unmöglich.

Wenn der Lichtreiz auf die Reaktionen der Zelle solch einen grossen Einfluss ausübt, kann sich die Wirkung des Lichtes schwerlich nur auf die belichteten Zellen beschränken; vielmehr wird sich die hervorgerufene Änderung in den Reaktionen auch noch weiter über ein gewisses Gebiet des Gewebes offenbaren, wodurch eine Fortpflanzung des Lichteffektes möglich ist.

Über eine Perzeption der *Lichtrichtung* ist hier nicht gesprochen worden. Fitting (1908) kam zu der Schlussfolgerung, und auch schon eine einzelne Zelle, wie der Sporangienträger von *Phycomyces* deutet darauf, dass in jeder Zelle wohl eine gewisse Polarität in Hinsicht auf die Lichtstrahlen entstehen muss. Viel mehr lässt sich hierüber vorläufig nicht sagen. Dies braucht der Auffassung, dass das Licht auf die gewöhnlichen Zellenreaktionen einwirke, nicht zu widersprechen. Dass in der Gesamtheit der Reaktionen, auch in der einzelnen Zelle eine gewisse Polarität entsteht, wenn die Energie nicht allseitig, sondern einseitig zugeführt wird, scheint wenigstens durchaus nicht unwahrscheinlich.

Die flüchtige Berührung dieser Punkte geschah natürlich nur mit dem Zweck, einige Fragen zu stellen, worauf

weitere Untersuchungen über den Phototropismus vielleicht auf die Dauer eine Antwort geben können.

Verschiedene Male hat sich die Gelegenheit dargeboten, auf die Übereinstimmung zwischen den Erscheinungen beim Menschen und bei der Pflanze aufmerksam zu machen. Oft habe ich dabei die Meinung ausgesprochen, dass kein Grund vorliegt, aus dieser Übereinstimmung auf psychische Erscheinungen bei der Pflanze zu schliessen. Es ist eine auffallende Erscheinung, dass in den letzten Jahren der Pflanzenphysiologie eine Pflanzenpsychologie beigegeben wird. Die Zukunft wird lehren, ob diese Auffassungen die Botanik auch nur eine Stufe weiter bringen werden. Ich glaube, dass es nicht dem Reichtum an Tatsachen, sondern vielmehr einer persönlichen Neigung zuzuschreiben ist, dass man zu einer derartigen Betrachtung kommt, und dass diese Betrachtung durchaus nicht Folge ist von einer Erhöhung der objectiven Beurteilung der Tatsachen.

Man kann bei der Beurteilung der Tatsachen aus der Reizphysiologie nicht vorsichtig genug sein, da wir von Hause aus geneigt sind, bei der Beurteilung der Reizwirkung von einer von vornherein angenommenen Idee auszugehen, welche wir unsern persönlichen Empfindungen entnehmen. Die Folge hiervon ist, dass, wenn man eine grosse Übereinstimmung zwischen den Erscheinungen der einzelnen Zelle und denen unserer Empfindungen beobachtet, man hieraus nicht die Schlussfolgerung zieht, dass die Erscheinungen, welche die einzelne Zelle aufweist, auch die primitive Grundlage zu gewissen Erscheinungen bei höhern Organismen bilden, sondern, dass man oft zur Erklärung dieser Übereinstimmung in den einfachen Prozess der Zelle ein höchst kompliziertes Element einschiebt.

Dies mag aus folgenden Worten Polowzows (S. 185) hervorgehen:

„Man könnte sagen, dass Auslösungsprozesse, die als Reizerscheinungen bezeichnet werden, also „physiologische Auslösungsprozesse“, darin etwas von den physikalisch-chemischen Auslösungsprozessen Verschiedenes aufweisen, dass in ihrer Kette als nur ihnen eigenes spezifisches, dabei aber notwendiges Glied, das lebendige Plasma auftritt.

Es wird mit dieser Eigentümlichkeit also ein Glied in die Kette der Erscheinungen eingefügt, das wie von der experimentellen, so auch von der theoretischen Seite aus betrachtet, ein grosses Unbekanntes ist.“

Wenn man nun zur Erklärung der Analogie-Erscheinungen ein solches kompliziertes Element glaubt einfügen zu müssen, so sieht man also nicht in dem einfacheren Prozess die Basis, worauf sich das Kompliziertere entwickelt, sondern man schreibt dem primitiven Prozesse der einzelnen Zelle die komplizierten Eigenschaften zu, die beim höhern Prozesse auftreten. Bei der Analyse der phototropischen Erscheinungen, wie ich dieselbe hier zu erreichen suchte, zeigte sich keineswegs die Notwendigkeit, auf eine Art psychischer Erscheinungen zu schliessen. Die Ergebnisse scheinen im Gegenteil gerade von einer derartigen Auffassung hinweg zu führen. Das Recht, eine Psychologie der Pflanze einzuführen wird meistens den Erscheinungen der Reizphysiologie entnommen und gründet sich auf die Analogie der Erscheinungen bei der Pflanze und beim Menschen. Bei einer genauern Analysierung zeigt es sich nun, dass die Analogie des Phototropismus der Pflanze mit dem Verhalten eines photochemischen Systems bedeutend grösser ist, und viel deutlicher ans Licht tritt, als die Analogie zwischen dem Phototropismus und der Gesichtsempfindung des Menschen, obgleich auch diese immer wieder zu konstatieren ist. Statt also beim Finden

von Analogien zwischem dem Verhalten einer Pflanzenzelle und einem menschlichen Organ stehen zu bleiben und in das verhältnismässig primitive Leben der einzelnen Zelle einen komplizierten Faktor einzuführen, scheint die Aufspürung der Analogien in weitem Kreisen auf Beziehungen zu deuten, die sich viel weiter erstrecken. Eine Reihe von Erscheinungen aus der anorganischen und organischen Welt, die alle eine gemeinschaftliche primitive Basis zu besitzen scheinen, wäre zusammenzubringen. Die höchst entwickelten von diesen Erscheinungen sind aber so kompliziert, dass es kaum möglich ist, nachzuspüren in welchen Punkten sie mit den einfachsten Erscheinungen Gemeinschaft aufweisen.

Das Studium der Pflanze und zwar besonders dasjenige der einzelnen Zelle kann hier als Vermittler auftreten und bei einer Erforschung der Entwicklung physiologischer Erscheinungen, in diesem Falle also der Entwicklung der Lichtperzeption, gute Dienste erweisen.

Mit grosser Erkenntlichkeit danke ich am Ende dieser Arbeit Herrn Professor Dr. *Went*, in dessen Institut diese Untersuchung vorgenommen wurde, der mich fortwährend durch sein freundliches Interesse und seine wertvollen Ratschläge unterstützte und mich immer mit der grössten Bereitwilligkeit in den Stand setzte, die Versuche auf die erforderliche Weise einzurichten.

Auch den Herren Professoren Dr. *Zwaardemaker* und Dr. *Julius* fühle ich mich sehr verbunden für die Erklärungen und Ratschläge, die ich von ihnen auf tierphysiologischem und physikalischem Gebiete empfangen durfte.

L I T E R A T U R - V E R Z E I C H N I S .

- BACH. 1907. Jahrb. f. Wiss. Bot. XLV.
 BECQUEREL. 1845. Ann. d. Ch. et de Ph. 9, 1845.
 BUNSEN u. ROSCOE. 1855. Ann. d. Phys. und Ch. 96.
 " 1857. " " " " " 100, 101.
 " 1859. " " " " " 108.
 " 1862. " " " " " 117.
 CHARPENTIER. 1890. Arch. d'Ophthalm. X.
 CZAPEK. 1898. Jahrb. f. Wiss. Bot. XXXII.
 " 1903. Ber. d. D. Bot. Ges. XXI.
 " 1906. Jahrb. f. Wiss. Bot. XLIII.
 EDER. 1902. Photograph. Correspondenz 1902.
 " Ausführliches Handb. d. Photographie (1891—).
 EDER u. VALENTA. 1902. Beiträge zur Photochemie.
 ERRERA. 1884. Botan. Zeit. 42^{er} Jahrg.
 FIGDOR. 1893. Sitzungsber. d. K. Akad. der Wiss. Wien 102.
 " 1908. Festschrift f. Wiesner. Wien 1908.
 FITTING. 1905. Jahrb. f. Wiss. Bot. XLI.
 " 1908. " " " " XLVI.
 FRÖSCHEL. 1908. Sitzungsber. d. K. Akad. der Wiss.
 Wien 117.
 GARDNER. 1844. Biblioth. univers. de Genève. Févr. 1844.
 GARTEN. 1908. Graefe-Saemisch. Handb. der Gesamt.
 Augenheilkunde 128. u. 129. Lieferung.
 GRIJNS u. NOYONS. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1905
 Physiol. Abth.
 GUEBHARD. 1905^a. Journ. de Phys. 1905.

- GUEBHARD. 1905*b*. Compt. Rend. Tome CXXI.
- GUILLEMIN. 1858. Ann. des sc. nat. 4 sér. T. VII.
- v. GUTTENBERG. 1907. Jahrb. f. Wiss. Bot. XLV.
- DE HAAS. 1903. Lichtprikkels en Retinastroomen in hun
quantitief verband. Diss. Leiden.
- HENRI. 1896. Compt. Rend. T. CXXII.
- JOST. 1904. Vorlesungen ü. Pflanzenphysiologie.
- „ 1908. „ „ „ „ 2^e Aufl.
- KAYSER. Handbuch d. Spektroskopie.
- KRARUP. 1906. Physisch-ophthalmologische Grenzpro-
bleme. Leipzig.
- LANGLEY. 1884. Researches on Solar heat.
(War Department. Professional papers of the signal
service XV.)
- MASSART. 1888. Bulletin Acad. Bruxelles III, 16.
- NAGEL. Handbuch d. Physiologie des Menschen. Bd. III, 1905.
- „ 1898. Biol. Centr.bl. 18.
- NATHANSOHN u. PRINGSHEIM. 1907. Jahrb. f. Wiss.
Bot. XLV.
- NERNST. Theoretische Chemie. 5^e Aufl. 1907.
- NICHOLS a. FRANKLIN. 1889. Amer. Journ. 38.
- OHNO. 1908. Jahrb. f. Wiss. Bot. XLVI.
- OLTMANN. 1897. Flora 83.
- OSTWALD. Lehrb. d. Allg. Chemie II.
- WOLFG. OSTWALD. 1908. Biochem. Zeitschr. 10.
- PAYER. 1842. Compt. Rend. T. XV.
- PFLÜGER. 1902. Drude's Ann. 190.
- POLOWZOW. 1909. Untersuch. über Reizerscheinungen
bei den Pflanzen. Jena.
- PRINGSHEIM. 1887. Ann. de Phys. u. Ch. N. F. 32.
- PRINGSHEIM. 1906. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 9, Heft 2.
- „ 1908. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVI*a*, Heft 8.
- ROTHERT. 1894. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 7.
- SACHS. 1871. Die Pflanze und das Auge. Arb. Würzb. I.

- WIESNER. 1877. Die Entstehung des Chlorophylls. Wien 1877.
- WIESNER. 1878. Die Heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich I.
- WIESNER. 1880. Die Heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich II.
- WIESNER. 1893. Sitzungsber. der K. Akad. der Wiss. Wien 102.
-

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
EINLEITUNG	209
I KAPITEL. Die Beziehung zwischen Lichtstärke und Belichtungszeit. Über die Reiz- schwelle und die Praesentationszeit .	213
§ 1. Einleitung	213
Versuche mit <i>Avena sativa</i>.	
§ 2. Methoden, Aufstellung, Material, u. s. w.	214
§ 3. Über die Bestimmung der Schwellen, die individuelle Variation und die Amplitude der Variation	222
§ 4. Beschreibung eines Versuches	225
§ 5. Ergebnis und Besprechung der sämtli- chen Versuche	227
Versuche mit <i>Phycomyces nitens</i>.	
§ 6. Die Kultur	231
§ 7. Die Bestimmung des Schwellenwertes .	233
§ 8. Das Ergebnis der Versuche und die indi- viduelle Variation	235
§ 9. Das Resultat	237
Literaturbesprechung.	
§ 10. Über die Methode	239
§ 11. Angaben über phototropische Schwellen.	243

Ähnliche Erscheinungen auf anderem Gebiet.

- § 12. Für den Geotropismus 248
 § 13. Aus der tierischen und menschlichen
 Physiologie 250
 § 14. In der Photochemie 255

- II KAPITEL. Die Phototropische Empfindlichkeit für
 verschiedene Wellenlängen 257
 § 15. Einleitung 257

Versuche mit *Avena sativa*.

- § 16. Methode und Aufstellung 260
 § 17. Die Ausführung und das Ergebnis der
 Versuche 266
 § 18. Das absolute Empfindlichkeitsverhältnis . 271
 § 19. Resultat 276

Versuche mit *Phycomyces nitens*.

- § 20. Ausführung und Ergebnis dieser Versuche 277
 § 21. Zusammenfassung und Literaturbespre-
 chung 281

- III KAPITEL. Über die Beziehungen zwischen posi-
 tiven und negativen Erscheinungen . 289
 § 22. Einleitung 289

Versuche mit *Phycomyces nitens*.

- § 23. Ausführung der Versuche 290
 § 24. Der Effekt verschiedener Lichtquantitäten
 und das sogenannte „Indifferent“-sein . 292
 § 25. Die Abhängigkeit der negativen Erschei-
 nungen von Zeit und Intensität . . . 297

	Seite.
§ 26. Noch einige hinzutretende Erscheinungen	301
§ 27. Zusammenfassung der Ergebnisse für Phycomyces	303
TABELLEN	305

Versuche mit *Avena sativa*.

§ 28. Der Effekt verschiedener Lichtmengen .	312
§ 29. Botanische Literatur	315
§ 30. Die phototropische und photographische Überbelichtung	318
§ 31. Die Erscheinungen der Überbelichtung im Spektrum	323
§ 32. Zusammenfassung	330

IV KAPITEL. Schlussbetrachtungen. Die Deutung der phototropischen Erscheinungen .	333
§ 33. Die Lichtempfindlichkeit	333
§ 34. Reaktionszeit und Präsentationszeit .	336
§ 35. Intermittierende Reizung; Relaxationszeit und Perzeptionszeit	337
§ 36. Die Grenzen der Reaktion und die An- wendung der Fechnerschen Formel .	344
§ 37. Über die Anwendung des Weberschen Gesetzes	349
§ 38. Stimmung.	354
§ 39. Schluss	363
Literatur-Verzeichnis	370

ERKLÄRUNG DER TAFELN XXIII UND XXIV.

Auf Tafel XXIII sind die Kurven abgebildet, welche das Empfindlichkeitsverhältnis für verschiedene Wellenlängen, unabhängig vom benutzten Spektrum, angeben und zwar:

————— für die phototropische Empfindlichkeit von *Avena sativa*.

— — — — — für *Phycomyces nitens*.

..... für die menschliche Gesichtsempfindung (nach Krarup).

Die Lage der Maxima dieser drei Kurven ist ausserdem unten in der Zeichnung in Wellenlänge angegeben.

Mit (402) ist die Stelle angegeben, wo ungefähr das Maximum der Empfindlichkeit des Bunsen- und Roscoeschen Normalpapiers liegt (nach einer Schwärzungskurve bei Eder). Vom benutzten Spektrum unabhängig gemacht, würde dieses Maximum aber noch weiter nach dem Ultraviolett hin geraten.

Tafel XXIV.

Fig. I. Ein Beispiel kurzer Belichtung. Ein Zinkgefäss mit *Avena*-Keimlingen. Nur $\frac{1}{800}$ Sek. von links belichtet in ± 18.000 M. K.; sodann nach 2 Stunden photographiert. Diese Belichtung liegt noch oberhalb des Schwellenwertes.

Fig. II. Dieses Gefäss stand im Spektrum von $575 \mu\mu$ bis $495 \mu\mu$. Die Pflänzchen wurden in diesen Strahlen $1\frac{1}{2}$ Stunden belichtet, senkrecht auf die Längsrichtung des

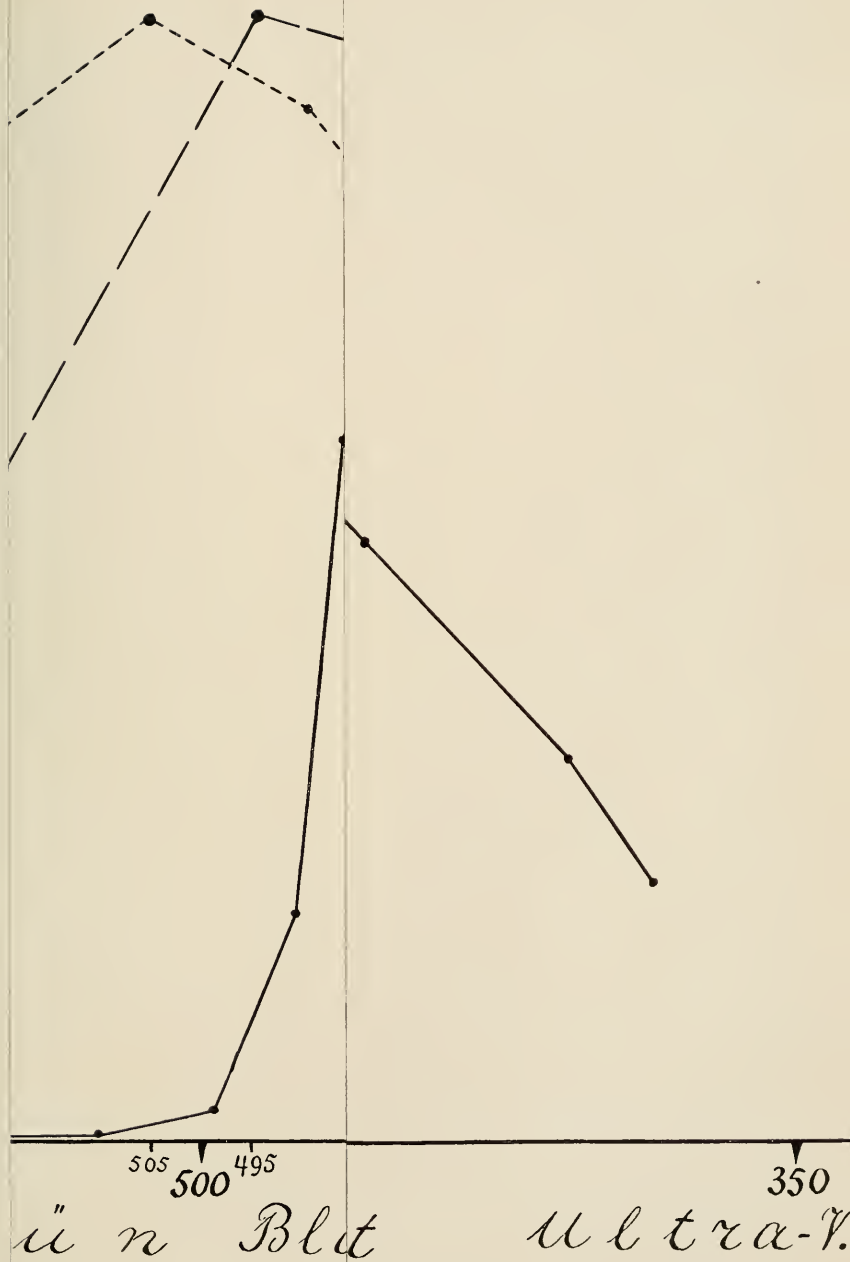
Gefässes. Als die Reaktion ihren Höhepunkt erreicht hatte, wurde das Gefäss photographiert unter 45° hinsichtlich der ursprünglichen Lichtrichtung. *Ergebnis*: links keine Krümmungen, rechts starke Krümmungen, Grenze ungefähr zwischen den Bleistiftstreifen, d. i. bei $\pm 530 \mu\mu$.

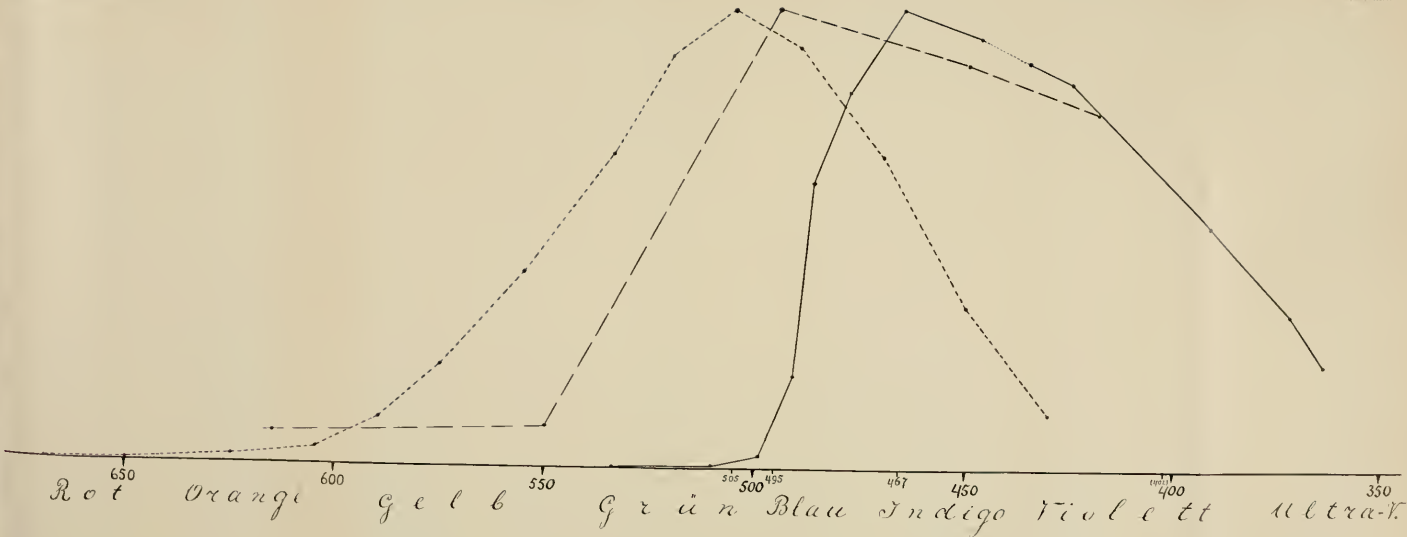
Fig. III *a* und *b*. Beide schief auf die Längsrichtung von rechts belichtet in einem lichtstarken Normalspektrum. Die drei Tintenstreifen geben nach einander die Wellenlängen $578 \mu\mu$, $521 \mu\mu$ und $444 \mu\mu$ an.

a. Wurde 8 Sek. belichtet. Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden sind die Spitzen links von der Linie $521 \mu\mu$ gerade, rechts von dieser Linie beginnen die ersten Krümmungen aufzutreten, am deutlichsten im Blau-Indigo.

b. Wurde 3600 Sek. belichtet und bald darauf photographiert. Im Violett ist die Krümmung schon am Deutlichsten und weiter beginnen die Krümmungen im Grün, Gelb und Orange mehr oder weniger stark aufzutreten. Dazwischen stehen die Pflänzchen im Blau beinahe, im Indigo vollständig gerade.

Fig. III *c* gibt den analogen Fall aus der Photographie. Man sieht hier die Schwärzung von Bromsilbergelatine unter dem Einfluss eines prismatischen Sonnenspektrums und zwar *oben* die Schwärzung, nach einer normalen, kräftigen Belichtung, *unten* die Umkehrung des Bildes nach einer 900-mal längern Überbelichtung (nach Eder und Valenta).





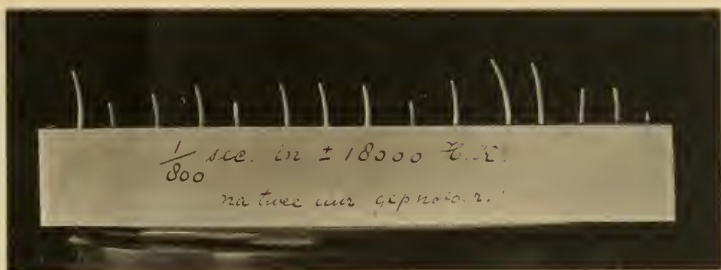


Fig. 1.

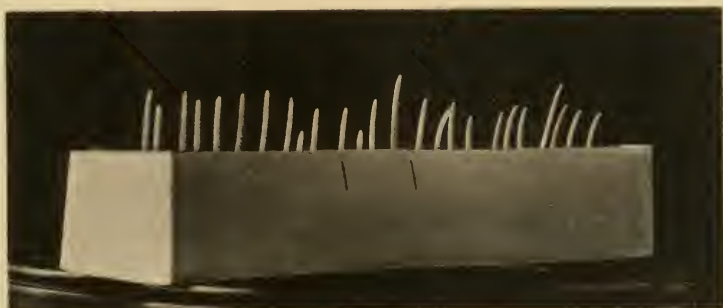


Fig. 2.

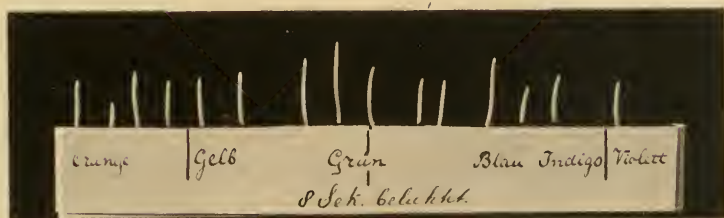


Fig. 3^a



Fig. 3^b



Fig. 3^c

SOMMAIRE.

Articles:

- J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der
partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. 93
- A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes 209
-

SOMMAIRE.

Articles:

- F. A. F. C. WENT. The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. With Plate I. 1
- K. ZIJLSTRA. Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze. Mit drei Tafeln und eine Textfigur. 17
- TINE TAMMES. Dipsacän und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der Dipsaceae. 51
- J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntniss der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. 93
- A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes 209
-

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume VI.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries
et F. A. F. C. Went.

Volume VI.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

SOMMAIRE.

Articles:

- I. BOLDINGH. A Contribution to the Knowledge of the Flora of Anguilla (B. W. I.) 1
- A. E. DE JONGE. Canker of Cacao. With 3 Plates 37
- J. C. COSTERIUS. Raspberries on a bifurcate thalamus 63
- W. und J. DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN. Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java. Ueber die Anatomie und Entwicklung der Galle auf *Erythrina lithosperma* Miquel von einer Fliege, *Agromyza erythrinae* de Meyere gebildet. Mit Tafel IV. 67
- K. ZIJLSTRA. Kohlensäuretransport in Blättern. Mit Tafel V und VI. 99
- J. C. SCHOUTE. Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. Mit Tafel VII. 211
- A. E. DE JONGE and A. W. DROST. The Die-back Disease of Cacao trees and the „Brown rot” of Cacao Fruits, caused by *Diplodia cacaoicola*. With Plate VIII and IX. 233
- A. PULLE. Neue Beiträge zur Flora Surinams II. 252

A Contribution to the Knowledge of the Flora of Anguilla (B. W. I.)

BY

I. BOLDINGH.

During my investigations on the Flora of the **Dutch W. I. Islands St. Eustatius, Saba and St. Martin** in 1906 ¹⁾ I paid a short visit to the Island of **Anguilla**; I arrived in the evening of Sept. 5th 1906 and made some short trips on Sept. 6th and 7th in order to get acquainted with the Flora of this small Island, that, as far as I found was visited only by three botanists, **L. C. M. Richard** 1786, **Sir Daniel Morris** 1891 and **W. Elliot** 1892. (I. Urban *Symbolae Antillanae* III p. 152).

Besides a very small collection made by W. Elliot and a new species of *Thrinax* collected by Sir Daniel Morris, there exists no collection of Anguilla plants, and during my studies on the Flora of the Antilles I did not meet with any dried specimen, nor did I see Anguilla mentioned in I. Urban, *Flora Portoricensis*.

That is why I think it may be welcome to those who

1) Further details and the results of these investigations will be published in the course of these two months in „The Flora of the Dutch W. I. Islands I. (1909)“ by the author of this paper.

study the Flora of the West Indies to have the small list of plants I saw or collected in Anguilla. I have given a list of 150 specimens only; it need not be mentioned that as far as concerns this Island, my studies are far from being complete; the short time I could spend there was taken from my studies in St. Martin and I could not devote more time to it.

Anguilla, belonging to the Presidency of St. Kitts and Nevis is a small Island of about 90 □ km. situated in 18° N. latitude and 63° longitude, separated from the Dutch and French Island St. Martin by a strait of about 10 km.

It is one of the Leeward Islands, is very flat and belongs to the same geological formation together with St. Martin, consisting chiefly of calcareous soil. A great part of the Island is cultivated and wherever the soil was abandoned or not yet cultivated, especially near the seashore, I met with a vegetation that consisted chiefly of prickly plants resembling in superficial appearance the Croton vegetation of the Dutch Antilles. I did not see any tropical wood.

The list of plants is based on the same principles on which I am writing my Flora of the Dutch W. I. Islands and I do not think it necessary to give fuller explanations in this paper now, nor to give a description of the localities where I collected the plants. It be mentioned that only the plants indicated with B. Herb. Utrecht. are collected.

It is not my intention to give a treatise on the Flora of Anguilla, it is not the right time for it now: but for these 150 plants the Island is wholly unknown and I hope that it will not last long before further investigations may be planning. Some notes made at the end of my article will show that Anguilla though almost quite neglected will probably prove to be a nice Island for a botanist to investigate.

I am greatly indebted to **Prof. I. Urban** in Berlin (Steglitz-Dahlem) for the kind assistance given to me when I was there to finish my paper on the W. I. plants; some new species will be kindly described by him and **Dr. R. Pilger** in the *Symbolae Antillanae* VI (1909).

My best thanks also to **Messrs Carter** in Anguilla who allowed me to make use of their horses and carriages in order to cross the Island.

19. Gramineae.

111. **Saccharum** Linn.

Saccharum officinarum Linn. Spec. (1753) 54.

Cultivated. [Amer. austro-orient.?] (Symb.).

134. **Andropogon** Linn.

Andropogon Schoenanthus Linn. Spec. (1753) 1046.

Cultivated. [Ind. orient., Afr. trop., Asia.] (Hackel 1859).

3454 B. Herb. Utrecht.

Andropogon zizanioides Urb. Symb. Ant. IV. (1903) 79.

Andropogon squarrosus Linn. f. Suppl. (1781) 433; Duss 529.

Vetiveria arundinacea Gris. Flor. W. I (1864) 559.

Antill., Bras., from Ind. orient.? (Symb.).

3549 B. Herb. Utrecht.

143. **Tragus** Hall.

Tragus racemosus Haller. Hist. Stirp. Helv. II (1768) 203.

Lappago aliena Spreng. Neue Entd. III (1822) 15; Gris. Fl. 557.

Nazia aliena Millspaugh 471.

Antill., Curaçao, Aruba, trop. and subtrop. countries of both hemisph. (Symb.).

3534 B. Herb. Utrecht.

161. **Paspalum** Linn.

Paspalum fimbriatum H. B. K. Nov. Gen. I (1815) 93 t. 28; Gris. Fl. 542; Duss 511; Millspaugh 472.

Baham., Antill., Amer. austr. (Symb.).

3455 B. Herb. Utrecht.

Paspalum hemisphaericum Poir. in Lam. Enc. V (1804) 31.

Paspalum paniculatum Willd. Spec. Plant I (1798) 331. (non Linn); Gris. Fl. 543; Duss 512. (Symb.).

Antill., warmer parts of Amer. (Symb.).

3539 B., 3550 B. Herb. Utrecht.

166. **Panicum** Linn.

Panicum diffusum Sw. Prodr. (1788) 23; Duss 518.

Cuba, Jamaica, Hispaniola, St. Thomas, St. Jan, St. Croix, St. Barthélemy, Antigua, Guadeloupe, Martinique. (Symb.); St. Eustatius, St. Martin. (Herb. Utrecht.)

3457 B., 3459 B., 3538 B. Herb. Utrecht.

Panicum geminatum Forsk. Flor aeg. arab. (1775) 18.

Panicum paspaloides Pers. Syn. I (1805) 81; Gris Fl. 545; Duss 514; Millspaugh 473.

Florida, Bermud., Baham., Antill., Aruba, trop. countries of both hemisph. (excl. Australia.) (Symb.).

3494 B. Herb. Utrecht.

Panicum insulare G. F. W. Mey. Prim. Esseq. (1818) 60.

Tricholaena insularis Gris. Flor. W. I. (1864) 557.

Panicum leucophaeum H. B. K. Nov. Gen. I (1815) 97; Duss 522.

Syntherisma insularis Millspaugh 437.

Florida austr., Baham., Amer. cont. from Texas to Patagonia. (Symb.).

Panicum molle Sw. Prodr. (1788) 2; Gris. Fl. 547; Duss 518.

Panicum barbinode Trin. Millspaugh 472.

Baham., Antill, Curaçao, Amer. cont. trop. (Symb.).

3453 B. Herb. Utrecht.

Panicum prostratum Lam. Ill. I (1791) 171; Gris. Fl. 546; Duss 515; Millspaugh 473.

Antill., Curaçao, trop. countries of both hemisph. (Symb.).
3543 B. Herb. Utrecht.

Panicum sanguinale Linn. Spec. (1753) 57; Duss 522.
Digitaria marginata Lk. Enum. I (1821) 102 et *Digitaria setigera* Roth. ap. R. et Sch. Syst. II (1817) 474; Gris. Fl. 544.
Syntherisma sanguinalis Dulac. Flore Hautes—Pyren. (1867) 77; Millspaugh 473.

Antill., trop. countries of both hemisph. (Symb.).
3456 B. Herb. Utrecht.

169. **Oplismenus** Beauv.

Oplismenus setarius R. et Sch. Syst. II (1817) 481;
Duss 514.

Orthopogon setarius Spreng. Syst. I (1825) 306; Gris.
Fl. 545. Millspaugh 473.

Bermud., Antill., Amer. cont. trop., Asia trop. (Symb.).

174. **Cenchrus** Linn.

Cenchrus tribuloides Linn. Spec. (1753) 1050; Gris.
Fl. 556; Duss 526.

Bermud., Baham., Antill., Aruba, Bonaire, Amer. cont.
trop. (Symb.).

208. **Aristida** Linn.

Aristida americana Linn. Syst. X ed. (1759) 879; Gris.
Fl. 534; Duss 503.

Bouteloua juncifolia Lag. Gen. et Spec. Nov. (1816) 5.

Bouteloua litigosa Lag. Gen. et Spec. Nov. (1816) 5;
Millspaugh 475.

Baham., Antill., Bonaire, Curaçao, Aruba, Amer. cont.
trop. (Symb.).

3533 B. Herb. Utrecht.

230. **Sporobolus** R. Br.

Sporobolus virginicus Kth. Rév. Gram. 1 (1823) 67;
Gris. Fl. 533; Duss 503; Millspaugh 474.

Bermud., Baham., Antill., Aruba, Amer. cont., Afr. trop.,
Australia, Ins. Pacif. (Symb.).

3537 B., 3548 B., 3562 B. Herb. Utrecht.

295. **Bouteloua** Lag.

Bouteloua Vaneedeni Pilger in Symbolae Antillanae
VI (1909) 2.

3512 B. Herb. Utrecht.

304. **Eleusine** Gärtn.

Eleusine indica Gärtn. Fruct. I (1788) 8; Gris. Fl. 540.
Duss 508; Millspaugh 475.

Baham., Antill., Bonaire, Curaçao, trop. and warmer
countries of both hemisph. (Symb.).

20. **Cyperaceae.**459. **Cyperus** Linn.

Cyperus rotundus Linn. Spec. (1762) 67; Gris. Fl. 564;
Millspaugh 477.

Cyperus purpureo-variegatus Boeck. Cyp. Novae Heft 2
(1890) 37; Duss 539.

Baham., Antill., warmer countries of both hemisph. (Symb.).

Mariscus Gärtn.

cf. 459. *Cyperus* Linn. sect. 6.

Mariscus capillaris Vahl Enum. II (1806) 372.

Cyperus capillaris Sw; Millspaugh 476.

Cuba, Jamaica, Hispaniola, St. Croix. (Symb.).

Saba, St. Martin. (Herb. Utrecht).

3527 B. Herb. Utrecht.

471. **Fimbristylis** Vahl.

Fimbristylis ferruginea Vahl Enum. II (1806) 291.

Scirpus ferrugineus Linn. Spec. (1762) 74; Gris. Fl. 572.
Baham., Antill., in warmer and tropic. countries of the
Old world and in Amer. centr. and austral. (Symb.).

3495 B. Herb. Utrecht.

Fimbristylis monostachya Hassk. Pl. Jav. Rar. (1848) 61.
Abildgaardia monostachya Vahl. Enum. II (1806) 296;
Gris. Fl. 569.

Baham., Antill., all warmer countries of both hemisph
(Symb.).

3514 B., 3573 B. Herb. Utrecht.

Fimbristylis spathacea Roth. Nov. Pl. Sp. (1821) 24.

Scirpus obtusifolius Gris. Fl. W. I. (1864) 571.

Antill., in trop. countries of both hemisp. (Symb.).

3527 B. Herb. Utrecht.

23. Araceae.

755. **Colocasia** Schott.

Colocasia esculenta Schott Melet. I (1832) 18.

Cultivated. [India orient.] (Symb.).

32. Bromeliaceae.

890. **Tillandsia** Linn.

Tillandsia recurvata Linn. Spec. (1762) 410; Gris. Fl.
598; Duss 574; Millspaugh 478.

Baham., Antill., warmer countries of Amer. (Symb.).

45. Musaceae.

1318. **Musa** Linn.

Musa paradisiaca Linn. Spec. (1753) 1043.

Musa sapientium Linn. Syst. X ed. II (1759) 1303.

Cultivated. [India orient.] (Symb.).

63. Ulmaceae.

1898. **Celtis** Linn.

Celtis Iguanacea Sarg. Silva VII (1895) 64.

Celtis aculeata Sw. Prodr. (1788) 53; Gris. Fl. 149; Duss 152; Millspaugh 482.

Antill., Amer. cont. trop. (Symb.).

3530 B. Herb. Utrecht.

67. Loranthaceae.

2089. **Phoradendron** Nutt.

Phoradendron trinervium Gris. Flor. W. I. (1860) 314; Duss 328.

Antill., Costarica. (Symb.).

77. Polygonaceae.

2209. **Coccoloba** Linn.

Coccoloba diversifolia Jacq. Enum. Syst. (1760) 19; Millspaugh 484.

Coccoloba punctata Gris. (non L.) Flor. W. I. (1859) 163.

Coccoloba barbādensis Jacq. Enum. Syst. (1760) 37; Duss 166.

Coccoloba diversifolia Gris. (non Jacq) pr. p. Flor. W. I. (1859) 163. (Symb.).

Baham., Antill., Curaçao. (Symb.).

3458 B., 3483 B. Herb. Utrecht.

Coccoloba Krugii Lindau Mon. Cocc. (1892) 145.

Baham., Portorico, Barbuda. (Symb.); St. Martin. (Herb. Utrecht).

3472 B. Herb. Utrecht.

78. Chenopodiaceae.

2257. **Salicornia** Linn.

Salicornia herbacea Linn. Spec. (1762) 5.

Amer. sept., Europa, Afr., Asia. (Symb.).

3505^a B., 3571 B. Herb. Utrecht.

79. **Amarantaceae.**2328. **Achyranthes** Linn.

Achyranthes obtusifolia Lam. Enc. I (1783) 545.

Achyranthes aspera Linn. var. *obtusifolia* Gris. Flor. W. I. (1860) 220; Millspaugh 485.

Antill., Afr., Asia trop., Ins. Pacif. (Symb.).

2335. **Alternanthera** Forsk.

Alternanthera repens O. Ktze. Rev. II (1891) 540.

Alternanthera achyrantha R. Br. Prodr. I (1810) 417; Gris. Fl. 67; Duss 57; Millspaugh 485.

Baham., Antill., Amer. cont., Ins. Canar., Hispania. (Symb.).
3555 B. Herb. Utrecht.

80. **Nyctaginaceae.**2347. **Mirabilis** Linn.

Mirabilis Jalapa Linn. Spec. (1753) 177; Gris. Fl. 69; Duss 59; Millspaugh 486.

Baham., Antill., Amer. cont. trop. (Symb.). Cultivated and escaped.

2349. **Boerhaavea** Linn.

Boerhaavea scandens Linn. Spec. (1753) 3; Gris. Fl. 69.

Baham., Antill., Curaçao, Amer. cont. trop. from Arizona to Peru. (Symb.).

3451 B. Herb. Utrecht.

2354. **Pisonia** Linn.

Pisonia subcordata Sw. Prodr. (1788) 60; Gris. Fl. 70; Duss 61; Millspaugh 487.

Portorico, St. Thomas, St. Croix, St. Barthélemy, St. Kitts, Antigua, Guadeloupe, Désirade, Martinique. (Symb.); St. Eustatius, Saba, St. Martin. (Herb. Utrecht).

81. **Batidaceae.**2362. **Batis** Linn.

Batis maritima Linn. Syst. X ed. II (1759) 1380; Gris. Fl. 61; Duss 92; Millspaugh 486.

Florida, Baham., Antill., Amer. cont. trop. orient., Californ., Ins. Sandw. (Symb.).

3545a B. Herb. Utrecht.

84. **Aizoaceae.**2394. **Sesuvium** Linn.

Sesuvium portulacastrum Linn. Syst. X ed. II (1759) 1058; Gris. Fl. 57; Duss 47; Millspaugh 487.

Bermud., Baham., Antill., Curaçao, trop. and subtrop. countries of both hemisph. (Symb.).

3526a B. Herb. Utrecht.

85. **Portulacaceae.**2421. **Portulaca** Linn.

Portulaca halimoides Linn. Spec. (1762) 639; Gris. Fl. 57; Duss 47; Millspaugh 488.

Antill., Mexico. (Symb.).

3552 B. Herb. Utrecht.

Portulaca oleracea Linn. Spec. (1753) 445; Gris. Fl. 57; Duss 46; Millspaugh 487.

Bermud., Baham., Antill., trop. and warmer countries of both hemisph. (Symb.).

3553 B. Herb. Utrecht.

102. **Lauraceae.**2783. **Persea** Gärtn.

Persea americana Mill. Gard. Dict. VIII ed. (1768).

Persea gratissima Gärtn. f. Fruct. III (1807) 222 tab. 221; Gris. Fl. 280; Duss 298.

Persea Persea Cock. in Bull. Torr. Bot. Club. XIX (1892) 95;
Millspaugh 489.

Baham., Antill., trop. countries of both hemisph.; Indig.
in Mexico; (Symb.).

3491 B. Herb. Utrecht.

2825. **Cassytha** Linn.

Cassytha americana Nees. Syst. (1836) 644; Gris. Fl. 285.
Florida., Baham., Antill., Amer. cont. trop. (Symb.).

3523 B. Herb. Utrecht.

105. **Papaveraceae.**

2852. **Argemone** Linn.

Argemone mexicana Linn. Spec. (1753) 508; Gris. Fl. 13;
Duss 8; Millspaugh 489.

Bermud., Baham., Antill., Amer. cont. trop. and from
there in trop. countries of the Old world. (Symb.).

105. **Cruciferae.**

2883. **Lepidium** Linn.

Lepidium virginicum Linn. Spec. (1753) 645; Gris. Fl.
14; Duss 9; Millspaugh 488.

Bermud., Baham., Antill., Amer. sept. from Canada to
Texas. (Symb.).

107. **Capparidaceae.**

3087. **Gynandropsis** DC.

Gynandropsis pentaphylla DC. Prodr. I (1824) 238.

Cleome pentaphylla Linn. Spec. (1763) 938; Gris. Fl. 15;
Duss 11; Millspaugh 489.

Baham., Antill., Amer. cont. calid.; Indig. in Afr. and
Asia trop. (Symb.).

3101. **Capparis** Linn.

Capparis cynophallophora Linn. Spec. (1762) 721; Gris. Fl. 18; Duss 13; Millspaugh 490.

Florida austral., Antill., Panama, Amer. austral. (Symb.).

Capparis frondosa Jacq. Enum. (1760) 24; Gris. Fl. 19; Duss 14; Millspaugh 490.

Antill., Amer. centr., Nova Granata, Venezuela. (Symb.).

Capparis jamaicensis Jacq. Enum. (1760) 23; Gris. Fl. 18; Duss 13; Millspaugh 490.

Florida austral., Baham., Antill. (Symb.).

3522 B. Herb. Utrecht.

115. **Crassulaceae.**3165. **Bryophyllum** Salisb.

Bryophyllum pinnatum S. Kurz. in Journ. As. Soc. Beng. XL (1871) II. 52; Millspaugh 490.

Bryophyllum calycinum Salisb. Parad. Lond. (1805) t. 3; Gris. Fl. 303; Duss 319.

Bermud., Baham., trop. and subtrop. countries of both hemisph. (Symb.).

128. **Leguminosae.**3441. **Pithecolobium** Mart.

Pithecolobium unguis-cati Benth. in Hook. Lond. Journ. Bot. III (1844) 200; Gris. Fl. 226; Duss 254; Millspaugh 491.

Florida austr., Key Ins., Antill., Venezuela, Nova Granata. (Symb.).

3447. **Leucaena** Benth.

Leucaena glauca Benth. in Hook. Journ. Bot. IV (1842) 416; Gris. Fl. 220; Duss 247; Millspaugh 491.

Bermud., Baham., Antill., Curaçao, warmer countries of both hemisph. (Symb.).

3508. **Tamarindus** Linn.

Tamarindus indica Linn. Spec. (1753) 34; Gris. Fl. 213; Duss 237; Millspaugh 492.

Trop. countries of both hemisph.; Indig. veris. in Afr. trop. (Symb.).

3536. **Cassia** Linn.

Cassia glandulosa Linn. Syst. X ed. II (1759) 1017; Gris. Fl. 211; Duss 233.

Chamaecrista glandulosa Greene in Pitton. IV (1899) 28; Millspaugh 493.

Antill., Amer. austr. (Symb.).

3516 B. Herb. Utrecht.

Cassia obovata Collad.; Gris. Fl. 209.

From Afr. trop. (Gris. Fl.).

Cassia occidentalis Linn. Spec. (1753) 377; Gris. Fl. 209; Duss 235; Millspaugh 492.

Bermud., Florid. austr., Baham., Antill., Amer., Afr., Asia trop. (Symb.).

3556. **Poinciana** Linn.

Poinciana regia Boj. ex Hook. Bot. Mag. (1829) tab. 2284. Cultivated. [Madagascar.] (Symb.).

3559. **Caesalpinia** Linn.

Caesalpinia pulcherrima Sw. Obs. (1791) 166; Gris. Fl. 205; Duss 230; Millspaugh 493.

Key Ins., Baham., Antill., Amer. cont. trop., Asia trop., Afr. trop.; Patria ignot. (Symb.).

3602. **Sophora** Linn.

Sophora tomentosa Linn. Spec. (1753) 373; Gris. Fl. 203. Bermud., Florida austr., Baham., Antill., warmer countries of both hemisph. (Symb.).

3490 B. Herb. Utrecht.

3802. **Stylosanthes** Sw.

Stylosanthes hamata Taubert Mon. Stylos. (Nov. 1889) 22; Millspaugh 495.

Stylosanthes procumbens Sw. Prodr. (1788) 108; Gris. Fl. 188; Duss 202.

Baham., Antill., Amer. sept., Mexico, Amer. centr., Nova Granata. (Symb.).

3536 B. Herb. Utrecht.

3882. **Galactia** Adans.

Galactia dubia P. DC. Prodr. II (1825) 238.

Galactia filiformis Gris. Flor. W. I. (1864) 194 (p.p.). (Symb.); Duss 210.

Portorico, St. Thomas, Guadeloupe, Antigua, Désirade, Marie Galante. (Symb.). St. Eustatius, St. Martin. (Herb. Utrecht).

3503 B. Herb. Utrecht.

3892. **Cajanus** P. DC.

Cajanus indicus Spreng. Syst. III (1826) 248; Gris. Fl. 191; Duss 205.

Cajanus cajan Millsp. in Field Col. Mus. Bot. II (1900) 53; Millspaugh 497.

Warmer countries of both hemisph. (Symb.).

3897. **Rhynchosia** Lour.

Rhynchosia minima P. DC. Prodr. II (1825) 385; Gris. Fl. 190; Duss 205.

Dolicholus minimus Médic. Vorles. Churpf. Phys. Ges. II (1787) 354; Millspaugh 496.

Warmer countries of both hemisph. (Symb.).

3486 B. Herb. Utrecht.

137. **Rutaceae.**3991. **Fagara** Linn.

Fagara flava Kr. et Urb. in Engl. Jahrb. XXI (1896) 571.

Xanthoxylum flavum Vahl. Eclog. III (1807) 48; Duss 140; Millspaugh 499.

Bermud., Key Ins., Baham., Antill. (Symb.).

3525 B. Herb. Utrecht.

Fagara spinifex Jacq. Fragm. (1809) 10 t. 6 f. 2.

Fagara microphylla Desv. Tabl. I ed. (1804) 200; Gris. Fl. 137 (excl. syn. Br. et L.); (Symb.); Duss 139; Millspaugh 499.

Xanthoxylum spinifex P. DC. Prodr. I. (1824) 723.

Antill., Venezuela. (Symb.).

3529 B. Herb. Utrecht.

Fagara trifoliata Sw. Prodr. (1788) 33.

Tobinia ternata Desv. in Ham. Prodr. (1825) 57; Gris. Fl. 136.

Tobinia punctata Gris. Flor. W. I. (1859) 137; Duss 138; Millspaugh 499.

Xanthoxylum ternatum Sw. Flor. I (1797) 570.

Jamaica, Hispaniola, Portorico, St. Croix, St. Barthélemy, Antigua, Montserrat, Guadeloupe, Marie Galante, Désirade, Les Saintes, Dominica, Martinique, St. Lucia, St. Vincent, Barbados, Trinidad. (Symb.).

St. Eustatius, St. Martin. (Herb. Utrecht).

3469 B., 3526 B., 3532 B. Herb. Utrecht.

4084. **Amyris** Linn.

Amyris elemifera Linn. Syst. X ed. II (1759) 1000; Duss 183.

Baham., Florida austr., Key West., Antill. (Symb.).

3481 B. Herb. Utrecht.

138. **Simarubaceae.**4106. **Suriana** Linn.

Suriana maritima Linn. Spec. (1753) 284; Gris. Fl. 58; Duss 48; Millspaugh 499.

Bermud., Baham., Antill., trop. countries of both hemisph. (Symb.).

3560 B. Herb. Utrecht.

139. **Burseraceae.**4150. **Bursera** Linn.

Bursera simaruba Sarg. Gard. and For. III (1890) 260.

Bursera gummifera Jacq. Sel. (1763) 94 t. 65; Gris. Fl. 173; Duss 181; Millspaugh 500.

Florida, Key Ins., Baham., Antill., Curaçao, from Mexico to Nova Granata and Venezuela. (Symb.).

141. **Malpighiaceae.**4228. **Stigmatophyllon** Juss.

Stigmatophyllon periplocifolium A. Juss. Malp. Syn. (1840); Gris. Fl. 119; Duss 116; Millspaugh 498.

Cuba, Jamaica, Hispaniola, Portorico, St. Thomas, St. Croix, St. Jan, Antigua, Martinique, St. Lucia. (Symb.).

St. Eustatius, St. Martin. (Herb. Utrecht).

3452 B. Herb. Utrecht.

Stigmatophyllon sericeum Wright. ex Gris. Cat. Pl. Cub. (1866) 43.

Stigmatophyllon diversifolium A. Juss. in Arch. Mus. Par. III (1843) 381.

Cuba. (Herb. Krug et Urban).

St. Martin. (Herb. Utrecht).

3513 B. Herb. Utrecht.

4251. **Malpighia** Linn.

Malpighia puniceifolia Linn. Spec. (1762) 609; Gris. Fl. 116; Duss 113.

Antill. (Herb. Krug et Urban, Herb. Utrecht).

Baham. (Hitche.).

4255. **Byrsonima** L. Cl. Rich.

Byrsonima lucida L. Cl. Rich. ap. Juss. in Ann. Mus. Par. XVIII (1811) 481; Gris. Fl. 115; Duss 111.

Key Ins., Baham., Antill. (Symb.).

3505 B., 3511 B. Herb. Utrecht.

147. **Euphorbiaceae.**4299. **Phyllanthus** Linn.

Phyllanthus epiphyllanthus Linn. Spec. (1763) 1392; Duss 25.

Phyllanthus falcatus Sw. Flor. II (1800) 1115; Gris. Fl. 35.

Baham., Antill. (Symb.).

3566 B. Herb. Utrecht.

4348. **Croton** Linn.

Croton betulinus Vahl Symb. II (1791) 98; Duss 32; Millspaugh 501.

Florida austr., Antill. (Symb.).

3465 B., 3499 B. Herb. Utrecht.

Croton flavens Linn. Syst. X ed. II (1759) 1276; Gris. Fl. 38 (excl. syn. Willd.). (Symb.). Millspaugh 501.

Croton balsamifer Jacq. Enum. Pl. Carib. (1760). Duss 31.

Baham. (Herb. Leiden); Antill. (Symb.).

3477 B., 3528 B., 3559 B. Herb. Utrecht.

Croton lobatus Linn. Spec. (1753) 1005; Gris. Fl. 42; Duss 33; Millspaugh 501.

Antill., Bonaire, Curaçao, Aruba, Amer. trop. cont. (Symb.).

Croton ovalifolius Vahl. in West. Bidr. St. Croix (1793) 307; Gris. Fl. 41; Millspaugh 501.

Antill., Venezuela. (Gris. Fl.).

3484 B., 3507 B. Herb. Utrecht.

4360. **Argithamnia** Sw.

Argithamnia candicans Sw. Prodr. (1788) 39; Gris. Fl. 44; Millspaugh 502.

Baham. (Hitche.) Antill. (Herb. Krug et Urban).

3466 B. Herb. Utrecht.

4407. **Acalypha** Linn.

Acalypha Poirerii Spreng. Syst. III (1826) 879.

St. Thomas, Curaçao. (Herb. Krug et Urban); St. Martin. (Herb. Utrecht).

3451 B. Herb. Utrecht.

4424. **Ricinus** Linn.

Ricinus communis Linn. Spec. (1753) 1007; Gris. Fl. 37; Duss 30; Millspaugh 502.

Indig. veris. in Africa. (Symb.) Also cultivated.

4444. **Manihot** Adans.

Manihot utilissima Pohl Plant. Bras. I (1827) 32 t. 24.

Cultivated. [Amer. cont. trop.] (Symb.).

4486. **Hippomane** Linn.

Hippomane mancinella Linn. Spec. (1753) 1191; Gris. Fl. 50; Duss 37; Millspaugh 503.

Florida austr., Baham., Antill., Curaçao, from Mexico to Venezuela. (Symb.).

4498. **Euphorbia** Linn.

Euphorbia buxifolia Lam. Encyc. II (1786) 421; Gris. Fl. 53; Duss 42; Millspaugh 503.

Bermud., Florida and Mexico and throughout the West-Indies. (Hemsley 1884).

3561 B., 3567 B. Herb. Utrecht.

Euphorbia pilulifera Lin. Spec. (1753) 454; Gris. Fl. 54; Duss 42; Millspaugh 503.

All trop. countries. (Gris. Fl.).

4501. **Pedilanthus** Neck.

Pedilanthus tithymaloides Poit. in Ann. Mus. Par. XIX (1812) 390. t. 19; Gris. Fl. 52; Duss 41; Millspaugh 504.

Portorico, Guadeloupe, Martinique, St. Vincent, Barbados, Grenada, Tobago. (Herb. Krug et Urban).

St. Eustatius, Saba, St. Martin. (Herb. Utrecht).

St. Croix ex Millspaugh.

3572 B. Herb. Utrecht.

153. **Anacardiaceae.**

4590. **Comocladia** Linn.

Comocladia ilicifolia Sw. Prod. Veg. Ind. Occ. (1788) 17; Gris. Fl. 176; Duss 184; Millspaugh 504.

Portorico, St. Domingo, St. Thomas, Guadeloupe, Antigua, St. Lucia. (Engler 1883).

3556 B. Herb. Utrecht.

158. **Celastraceae.**

4648. **Gyminda** Sarg.

Gyminda latifolia Urb. in Symbolae Antillanae V (1904) 80.

Myginda latifolia Sw. Prodr. (1788) 39; Gris. Fl. 146; Duss 148.

Myginda pallens Sarg. Forest Trees N. Amer. IX. 38.
Duss 147 (non. Sm.); (Symb.).

Rhacoma latifolia Loesener in Engl. Prantl. Nat. Pflanzenfam. III. 5 (1892) 217.

Key Ins., Antill., Mexico. (Symb.).

3479 B. Herb. Utrecht.

Rhacoma Linn.

cf. 4649. **Myginda** Jacq. syn.

Rhacoma crossopetalum Linn. Syst. X ed. II (1759) 896.

Myginda rhacoma Sw. Prodr. (1788) 39; Gris. Fl. 146
Duss 147.

Myginda pallens Smith in Rees Cycl. XXV (1813) n. 4;
Gris. Fl. 146; Millspaugh 505.

Florida austr., Key, Baham., Antill. (Symb.).

3489 B., 3500 B. Herb. Utrecht.

165. **Sapindaceae.**

4833. **Hypelate** Swartz.

Hypelate trifoliata Sw. Prod. Veg. Ind. Occ. (1788) 61;
Gris. Fl. 127.

Baham., Antill. (Herb. Krug et Urban).

3508 B. Herb. Utrecht.

169. **Rhamnaceae.**

4864. **Reynosia** Griseb.

Reynosia uncinata Urb. in Symbolae Antillanae I
(1899) 355.

Portorico. (Symb.).

3470 B. Herb. Utrecht.

4865. **Sarcomphalus** R. Br.

Sarcomphalus domingensis Kr. et Urb. in Symbolae
Antillanae I (1899) 357.

St. Domingo, Haiti. (Symb.).

3452a B., 3488 B. Herb. Utrecht.

Sarcomphalus aff. *S. havanensis* Gris. Cat. Pl. Cub (1866) 31. (without flowers and fruits).

3506a B. Herb. Utrecht.

170. **Vitaceae.**

4918. **Cissus** Linn.

Cissus sicyoides Linn. Syst. ed. X (1759) 897; Gris. Fl. 102; Duss 95; Millspaugh 506.

Vitis sicyoides Miq. in Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. I (1863) 83. Amer. trop. (Planchon 1887).

174. **Tiliaceae.**

4953. **Corchorus** Linn.

Corchorus hirsutus Linn. Spec. (1753) 530; Gris. Fl. 97; Duss 507.

Baham., Antill., Aruba, Bonaire. (Herb. Krug et Urban).

3473 B., 3519 B. Herb. Utrecht.

Corchorus siliquosus Linn. Spec. (1753) 529; Gris. Fl. 97; Duss 89; Millspaugh 507.

Antill., Florida to Texas, Panama, Nova Granata. (Gris. Fl.).

3463. B. Herb. Utrecht.

175. **Malvaceae.**

4983. **Abutilon** Adans.

Abutilon indicum Sweet Hort. Brit. ed. I (1827) 54; Gris. Fl. 78; Duss 67; Millspaugh 507.

Antill., Panama, Niger, Nubia to Mozambique, East. Indies. (Gris. Fl.).

4995. **Malvastrum** A. Gray.

Malvastrum tricuspidatum A. Gray Pl. Wright. I (1852) 16; Gris. Fl. 72; Duss 63.

Malvastrum coromandelianum Garcke in Bonplandia V

(1857) 297; Millspaugh 508.

Cosmop. trop. (Ind. Kew.).

3449 B. Herb. Utrecht.

4998. **Sida** Linn.

Sida ciliaris Linn. Syst. ed. X (1759) 1145; Gris. Fl. 73; Duss 64; Millspaugh 509.

Antill., Venezuela. (Gris. Fl.).

3493 B.. 3535 B. Herb. Utrecht.

Sida spinosa Linn. Spec. (1753) 683; Gris. Fl. 74; Duss 64; Millspaugh 509.

Africa, Asia, America. (E. a. P.).

3461^a B. Herb. Utrecht.

5020. **Gossypium** Linn.

Gossypium barbadense Linn. Spec. (1753) 693; Gris. Fl. 86; Millspaugh 507.

Cultivated. [America]. (E. a. P.).

178. **Sterculiaceae.**

5057. **Melochia** Linn.

Melochia tomentosa Linn. Syst. ed. X (1759) 1140; Gris. Fl. 93; Duss 86; Millspaugh 510.

Antill., Cuba and Mexico to Venezuela and Brazil. (Gris Fl.)

3478 B. Herb. Utrecht.

5059. **Waltheria** Linn.

Waltheria americana Linn. Spec. (1753) 673; Gris. Fl. 95; Duss 87.

Waltheria indica Linn. Spec. (1753) 673; Millspaugh 511.

In all trop. and subtrop. countries. (Hemsley 1884).

3496 B. Herb. Utrecht.

197. **Canellaceae.**5254. **Canella** Swartz.

Canella alba Murr. Syst. ed. XIV (1784) 443; Gris. Fl. 109; Duss 103; Millspaugh 511.

Florida, Antill. (E. a. P.).

3479 B. Herb. Utrecht.

203. **Passifloraceae.**5372. **Passiflora** Linn.

Passiflora suberosa Linn. Spec. (1753) 958; Gris. Fl. 290; Duss 311; Millspaugh 512.

Antill., Panama, Venezuela. (Gris. Fl.).

3498 B. Herb. Utrecht.

216. **Lythraceae.**5494. **Lawsonia** Linn.

Lawsonia inermis Linn. Spec. (1753) 349.

Cultivated. [Africa, Asia, Australia]. (Koehne 1903).

221. **Combretaceae.**5548. **Conocarpus** Gärtn.

Conocarpus erectus Linn. Spec. (1753) 76; Gris. Fl. 277; Duss 295; Millspaugh 516.

Antill., Florida to Brazil, Galapagos, Marianne Islands, trop. coasts of Africa. (Gris. Fl.).

3545 B. Herb. Utrecht.

5551. **Laguncularia** Gärtn.

Laguncularia racemosa Gärtn. f. Fruct. III (1805) 209 t. 217 f. 2; Gris. Fl. 276; Duss 295; Millspaugh 516.

Amer. trop. to Florida, Africa. trop. (E. a. P.).

3547 B. Herb. Utrecht.

222. **Myrtaceae.**5558. **Myrtus** Linn.

Myrtus anguillensis Urban in Symbolae Antillanae VI (1909) 21.

3509 B., 3524 B., 3531 B. Herb. Utrecht.

5559. **Psidium** Linn.

Psidium Guajava Linn. Spec. (1753) 470; Gris. Fl. 241; Duss 261; Millspaugh 515.

Baham., Antill., from Mexico to Brazil. (Urban 1895).

5578. **Eugenia** Linn.

Eugenia monticola DC. Prod. III (1828) 275.

Eugenia Poiretii Berg. in Linnaea XXVII (1856) 186 (excl. syn. Cand., Poir., Spreng.); Gris. Fl. 236; (ex. descr.).

Eugenia obtusata Willd. ex Berg. in Linnaea XXVII (1856) 240; Gris. Fl. 237; (ex. descr.).

Eugenia buxifolia Gris. Flor. W. I. (1860) 236; (excl. syn.). non Willd.

Eugenia pallens Gris. Flor. W. I. (1860) 237 (spec. Guad.), non DC., Duss 269; Millspaugh 515.

Baham. (Hitche.); Antill. (Urban 1899).

3461 B., 3477^a B., 3520 B. Herb. Utrecht.

235a. **Theophrastaceae.**6282. **Jacquinia** Linn.

Jacquinia Berteri Spreng. Syst. I (1825) 668.

Baham., Antill., (Symb.).

3558 B. Herb. Utrecht.

245. **Loganiaceae.**6453. **Spigelia** Linn.

Spigelia Anthelmia Linn. Spec. (1753) 149; Gris. Fl. 331; Duss 336.

Antill., Amer. austral. (E. a. P.).
3474 B. Herb. Utrecht.

247. **Apocynaceae.**

6578. **Plumiera** Linn.

Plumiera alba Linn. Spec. (1753) 210; Gris. Fl. 411;
Duss 395; Millspaugh 518.

Portorico, St. Croix, St. Thomas, Guadeloupe, Martinique,
St. Lucia, Grenada. (Herb. Krug et Urban).

St. Eustatius, Saba, St. Martin, (Herb. Utrecht).

Plumiera rubra Linn. Spec. (1753) 209.

Cultivated. [Mexico and Venezuela.] (E. a. P.).

6661. **Urechites** Müll—Arg.

Urechites suberecta Müll—Arg. in *Linnaea* XXX (1859—
60) 444.

Echites suberecta Jacq. Enum. Pl. Carib. (1760) 13; Gris.
Fl. 415; Millspaugh 518.

Cuba, Jamaica, Hispaniola, Portorico, St. Thomas, St.
Kitts. (Herb. Krug et Urban).

St. Croix ex Millspaugh.

St. Eustatius, Saba, St. Martin. (Herb. Utrecht).

248. **Asclepiadaceae.**

6792. **Calotropis** R. Br.

Calotropis procera R. Br. in Ait. Hort. Kew. ed. (1811)
II 78; Gris. Fl. 420; Duss 399; Millspaugh 519.

Indig. in Afr. sept. and India orient. (Symb.).

249. **Convolvulaceae.**

6968. **Cuscuta** Linn.

Cuscuta americana Linn. Spec. (1753) 124; Gris. Fl.
476; Duss 443; Millspaugh 519.

Antill., Cuba and Mexico to Brazil. (Gris. Fl.).

3480 B. Herb. Utrecht.

6973. **Evolvulus** Linn.

Evolvulus argyraeus Choisy Conv. Rar. (1838) 153.
Equador. (Ind. Kew.).

3565 B. Herb. Utrecht.

Evolvulus glaber Spreng. Syst. I (1825) 862.

Evolvulus mucronatus Sw. ex Wikst. in Vet. Acad. Handl.
Stockholm. (1827) 61; Gris. Fl. 475; Millspaugh 520.

Baham., Antill., Portorico to Peru. (Gris. Fl.).

3564 B. Herb. Utrecht.

6991. **Jacquemontia** Choisy.

Jacquemontia pentantha G. Don. Gen. Syst. IV (1838)
283; Millspaugh 521.

Jacquemontia violacea Choisy in Mém. Soc. Phys. Genève.
VIII. 1 (1838) 61; Duss 442.

Convolvulus pentanthus Jacq. Coll. IV 210; Gris. Fl. 474.

Portorico, Bequia, St. Thomas, Barbuda, Guadeloupe,
Martinique, St. Vincent, Grenada, Barbados. (Herb. Krug
et Urban).

St. Eustatius, Saba. (Herb. Utrecht).

3544 B. Herb. Utrecht.

7003. **Ipomoea** Linn.

Ipomoea arenaria Steud. Nom. ed. II. 1. (1841) 815.

Cuba, Portorico, St. Croix, St. Thomas. (Herb. Krug et
Urban).

St. Martin. (Herb. Utrecht).

3471 B., 3515 B. Herb. Utrecht.

Ipomoea batatas Poir. Encycl. VI (1804) 14.

Cultivated. [Amer. centr.] (E. a. P.)

Ipomoea dissecta Pers. in Linn. Syst. ed. XIV (1797)
207 in nota; Gris. Fl. 467; Duss 435.

Ipomoea sinuata Orteg. Hort. Matr. Dec. (1800) 84; Millspaugh 520.

All trop. countries. (Gris. Fl.).

Ipomoea pes caprae Roth. Nov. Pl. Sp. (1821) 109; Gris. Fl. 470; Duss 438; Millspaugh 520.

Ipomoea biloba Forsk. Fl. Aegypt. Arab. (1775) 44.

All trop. and subtrop. countries. (Hemsley 1884).

252. **Borraginaceae.**

7042. **Beureria** Jacq.

Beureria succulenta Jacq. Enum. Pl. Carib. (1760) 14; Gris. Fl. 481; Duss 449.

Ehretia Bourreria Linn. Spec. (1762) (275); Millspaugh 522.

Baham. (Herb. Leiden.); Antill., Cuba to Frensch Islands, Curaçao. (Gris. Fl.)

3518 B. Herb. Utrecht.

7051. **Tournefortia** Linn.

Tournefortia gnaphalodes R. Br. Prod. (1810) 496; Gris. Fl. 483; Duss 450; Millspaugh 523.

Bermud., Florida and throughout the West Indies. (Hemsley 1884).

Tournefortia volubilis Linn. Spec. (1753) 140; Gris. Fl. 484; Duss 451; Millspaugh 523.

Antill., Venezuela to Brazil. (Gris. Fl.).

3521 B., 3540 B. Herb. Utrecht.

7052. **Heliotropium** Linn.

Heliotropium microphyllum Sw. ex Wikstr. in Vet. Acad. Handl. Stockh. (1827) 58; Gris. Fl. 486.

Antigua; Guadeloupe. (Herb. Krug et Urban).

St. Martin. (Herb. Utrecht.)

Baham. (Hitche.).

3517 B. Herb. Utrecht.

Heliotropium parviflorum Linn. Mant. II (1771) 201;
Gris. Fl. 485; Duss 452; Millspaugh 523.

Florida and Texas to Peru and Brazil. (E. a. P.).

253. **Verbenaceae.**

7144. **Lantana** Linn.

Lantana involucrata Linn. Cent. Pl. II (1756) 22; Gris.
Fl. 496; Duss 464; Millspaugh 524.

Bermud., Florida and Antill., Mexico and northern part
of Amer. austr. (Hemsley 1884).

3476 B., 3504 B. Herb. Utrecht.

7145. **Lippia** Linn.

Lippia reptans H. B. et K. Nov. Gen. et Spec. II
(1817) 263; Gris. Fl. 495; Duss 462.

Antill., Mexico to Brazil. (Gris. Fl.).

3475 B. Herb. Utrecht.

7151. **Stachytarpheta** Vahl.

Stachytarpheta jamaicensis Vahl Enum. I (1804) 206;
Gris. Fl. 494; Duss 461.

Stachytarpheta indica Vahl Enum. I (1804) 206;

Valerianoides jamaicensis Médic. Phil. Bot. I (1789) 177;
Millspaugh 525.

Bermud., Florida and Mexico to Brazil, also in trop.
Afr. and Asia. (Hemsley 1884).

3497. B. Herb. Utrecht.

7162. **Duranta** Linn.

Duranta repens Linn. Spec. (1753) 637; Millspaugh 524.

Duranta Plumieri Jacq. Select. Am. (1763) 180 t. 170 f.
76; Gris. Fl. 498; Duss 465.

From Bolivia and Brazil. to Mexico and the Antill.,
(E. a. P.).

7191. **Clerodendron** Linn.

Clerodendron aculeatum Gris. Flor. W. I. (1861) 500; Duss 467; Millspaugh 524.

Amer. trop. (E. a. P.)

254. **Labiatae.**7290. **Salvia** Linn.

Salvia serotina Linn. Mant. I (1767) 25; Gris. Fl. 490; Millspaugh 526.

Bermud., Florida and throughout the West Indies. (Hemsley 1884).

7355. **Coleus** Lour.

Coleus amboinicus Lour. Fl. Cochinch. II (1790) 372; Gris. Fl. 487; Duss 455; Millspaugh 525.

Coleus aromaticus Benth. in Wall. Pl. As. Rar. II (1832) 16. Indig. in the East Indies. (Gris. Fl.).

256. **Solanaceae.**7379. **Lycium** Linn.

Lycium americanum Jacq. Stirp. Am. (1763) 50.

Hispaniola, Cuba, St. Domingo. (Herb. Krug et Urban). St. Martin. (Herb. Utrecht).

3546 B. Herb. Utrecht.

7407. **Solanum** Linn.

Solanum racemosum Jacq. Enum. Ph. Carib. (1760) 15; Gris. Fl. 439; Duss 414; Millspaugh 527.

St. Thomas, St. Jan, Guadeloupe, Desirade, Les Saintes, Marie Galante, Dominica, Martinique, St. Vincent, Barbados. (Herb. Krug et Urban).

Bignoniaceae.7733. **Tecoma** Juss.

Tecoma leucoxydon Mart. ex. DC. Prod. IX (1845) 219; Gris. Fl. 447; Duss 420; Millspaugh 528.

Baham., Antill., Cuba to Guiana. (Gris. Fl.).
3482 B., 3501 B., 3541 B. Herb. Utrecht.

7759. **Crescentia** Linn.

Crescentia Cujete Linn. Spec. (1753) 626; Gris. Fl. 445;
Duss 418; Millspaugh 528.

Antill. and Amer. austr. (E. a. P.).

270. **Rubiaceae.**

8219. **Exostemma** L. C. Rich.

Exostemma caribaeum Roem et Schult. Syst. V (1819)
18; Gris. Fl. 324; Duss 333; Millspaugh 531.

Baham. (Hitche.); Key West. (Melvill 1884); Antill.
(Herb. Krug et Urban).

3476 B., 3502 B. Herb. Utrecht.

8283. **Randia** Linn.

Randia aculeata Linn. Spec. (1753) 1192; Gris. Fl. 318;
Duss 330; Millspaugh 531.

Bermud., Florida, Antill. (Hemsley 1884).

3450a B. Herb. Utrecht.

8361. **Guettarda** Linn.

Guettarda scabra Lam. Tabl. Encycl. II (1793) 218. t.
154 f. 3; Gris. Fl. 332; Duss 337; Millspaugh 531.

Baham., Antill., Yucatan, Brazil. (Gris. Fl.).

3464 B., 3506 B. Herb. Utrecht.

8363. **Antirrhoea** Comm.

Antirrhoea acutata Urb. in Symbolae Antillanae I
(1900) 439.

Stenostomum viscosum Gris. Flor. W. I. (1861) 334.

Portorico, Guadeloupe, Désirade. (Symb.).

Curaçao. (Herb. Leiden).

3475^a B. Herb. Utrecht.

8371. **Erithalis** Linn.

Erithalis fruticosa Linn. Syst. ed. X (1759) 930; Gris. Fl. 336; Duss 338; Millspaugh 530.

Antill. (Herb. Krug et Urban); Key West. (Melvill.); Baham. (Hitche.).

3485 B. Herb. Utrecht.

8391. **Strumpfia** Jacq.

Strumpfia maritima Jacq. Enum. Pl. Carib. (1760) 28; Gris. Fl. 336; Duss 338.

Baham., Antill., Aruba, Bonaire, Curaçao. (Herb. Krug et Urban).

3551 B. Herb. Utrecht.

8468. **Ernodea** Swartz.

Ernodea litoralis Sw. Prod. Ind. Occ. (1788) 29; Gris. Fl. 347; Duss 347; Millspaugh 530.

Baham., Antill. (Gris. Fl.).

3487., 3510 B. Herb. Utrecht.

8475. **Spermacocè** Gärtn.

Spermacoce tenuior Linn. Spec. (1753) 102; Gris. Fl. 349; Duss 347; Millspaugh 532.

Antill., Amer. centr. (E. a. P.).

3542 B. Herb. Utrecht.

277. **Goodeniaceae.**8716. **Scaevola** Linn.

Scaevola Plumieri Vahl Symb. II (1791) 36; Gris. Fl. 388; Duss 378; Millspaugh 533.

Scaevola Lobelia Murr. Syst. ed. XIII (1774) 178.

Bermud., Baham., Antill. (Herb. Krug et Urban).

3563 B. Herb. Utrecht.

280. **Compositae.**8941. **Pluchea** Cass.

Pluchea purpurascens DC. Prod. V (1836) 452; Gris. Fl. 367; Duss 362; Millspaugh 535.

Bermud., Florida and Mexico, Antill. to Nova Granata. (Hemsley 1884).

3492 B. Herb. Utrecht.

9101. **Lagascea** Cav.

Lagascea mollis Cav. in Anal. Cienc. Nat. VI (1803) 333 t. 44. Ind. in Amer. centr. (E. a. P.).

9138. **Parthenium** Linn.

Parthenium Hysterophorus Linn. Spec. (1753) 988; Gris. Fl. 369; Duss 365; Millspaugh 535.

Antill., Amer. sept. and centr. and in other parts of both hemisph. (E. a. P.).

9192. **Wedelia** Jacq.

Wedelia buphthalmoides Gris. in Goett. Abh. VII (1857) 235; Gris. Fl. 372; Duss 367; Millspaugh 536.

Antill., (Herb. Krug et Urban); Baham. (Hitchc.).

9319. **Pectis** Linn.

Pectis humifusa Sw. Prod. Veg. Ind. Occ. (1788) 114; Gris. Fl. 378; Duss 372; Millspaugh 535.

St. Domingo, Portorico, St. Thomas, St. Jan, St. Croix, St. Barthélemy, St. Kitts, Antigua, Guadeloupe, Désirade, Marie Galante, Dominica, Martinique, St. Lucia, St. Vincent, Mustique, Barbados. (Symb.).

St. Eustatius, Saba, St. Martin. (Herb. Utrecht.)

3570 B. Herb. Utrecht.

As may be seen from the given list of 150 species, 11 are cultivated plants, 41 are also found on the Continent of America and other parts of the world, 47 are found in the American Islands as well as on the Continent of America, 8 are only to be found in the American Islands and the southern part of Florida, 15 are only to be seen in the American Atlantic Islands and 28 are not yet seen except in the Antilles.

When we compare these numbers with those I found in the three Dutch Antilles, then we see that they are there resp. 806, 132, 207, 301, 18, 34, 114.

Among the 28 plants only known from the Antilles there are 2 new species viz. *Bouteloua Vaneedeni* and *Myrtus anguillensis* and 7 species are found, as far as we know, only on the Islands to the north of St. Kitts: viz: *Stigmaphyllon sericeum*, *Croton flavens*, *Argithamnia candicans*, *Reynosia uncinata*, *Sarcomphalus domingensis*, *Ipomoea arenaria* and *Lycium americanum*.

Utrecht, 29 IV 1909,
Bot. Inst. of the University.

LITERATURE.

- DUSS = R. P. Duss: Flore phanérogamique des Antilles françaises (Guadeloupe et Martinique). Avec annotations du Professeur Dr. Edouard Heckel sur l'emploi de ces plantes. [Heck. Ann. de l'inst. colon. de Marseille. 4-ème année 1896. vol. III.] Macon 1897.
- ENGLER 1883 = A. Engler: Anacardiaceae in de Candolle Monogr. Phan. Vol. Quartum. Parisiis 1883.
- E. a. P. = Engler u. Prantl: die natürlichen Pflanzenfamilien up to 1909.
- GRIS. FL. = A. H. R. Grisebach: Flora of the British West Indian Islands. London p. 1—192: 1859, p. 193—315: 1860, p. 315—506: 1861, p. 507—789, Tit. et Index: 1864.
- HACKEL 1889 = E. Hackel: Andropogoneae in de Candolle Monogr. Phan. Vol Sextum. Parisiis 1889.
- HEMSLEY 1884 = W. Botting Hemsley: Report on the Botany of the Bermudas and various other Islands of the Atlantic and Southern Oceans. The Bermudas. [Rep. on the scient. results of the Voy. of H. M. S. Challenger. London. 4°. Botany vol. I part I (1884) p. 1—135, tab. I—XIII et Introduction (1885) p. 48—49.].
- MELVILL 1884 = J. Cosmo Melvill: List of Phanerogams of Key West, South Florida, mostly observed there in March 1872. [Memoirs of the Manchester Literary and Philosophical Society. Third series, Eighth volume. London 1884.]

MILLSPAUGH = C. F. Millspaugh: Flora of the Island of St. Croix. [Field Columbian Museum Publication 68. Botanical Series vol. I no. 7. Chicago. U. S. A. November 1902.]

PLANCHON 1887 = J. E. Planchon: Ampelideae in de Candolle Monogr. Phan. Vol. Quintum. Parisiis 1887.

SYMB. = I. Urban: Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis. Berolini, Parisiis, Londini. Vol. I, II, III, IV (fasc. 1, 2), V, VI (fasc. 1) (1898—1909).

URBAN 1895 = I. Urban: Additamenta ad cognitionem florum Indiae occidentalis in Engler's Botan. Jahrb. Leipzig 1895. II. in vol. XIX (1894—'95) p. 562—681.

Canker of Cacao

BY

A. E. DE JONGE.

With 3 Plates.

This disease had been observed in Suriname for years. In 1891 it was noticed at Dordrecht and since then on several other estates, but up to the present it has only been sporadic.

In the summer of 1907 however, the canker became epidemic on some estates in the Saramacca district. In consequence, an investigation into the disease was undertaken, the results of which are recorded here.

It appeared to be caused by a parasite, which may certainly attack *healthy* trees, but the serious character which the disease assumed here so suddenly, must be ascribed to the unfavourable state of the trees, and may be accounted for by the following observations of Mr. Drost, Agricultural Assistant at the Agricultural Experimental Station, during a visit to the Saramaccadistrict.

During the excessively heavy rainy season of 1907 the Saramacca river rose so high that in many places it overflowed its banks and flooded the cacao-fields, so that the trees were standing in water. On the estate Johanna Catharina on the right bank of the river, the backdam broke, so that bushwater came in; at „De Morgenster” it oozed through the backdam. On both estates and on

Frederici's gift, a little higher up the river, part of the fields are on a very low level.

On these three estates thousands of trees were diseased and dying of canker, especially in the low fields, while in the higher parts the disease occurred only sporadically.

In other places where the trees did not appear to have suffered from the water, only rare cases of canker were to be met with.

One must conclude from these facts that the stagnant water rendered the trees susceptible so that they easily fell a victim to the cankerparasite.

Owing to the extent of the disease on these estates, and the absence of sufficient labour, there could be no question of fighting it energetically.

The only thing that could be done was, to remove the dead trees as far as possible. Nevertheless the disease came to a stand in the dry months (October, November) following the rainy season. Diseased trees recovered and no other trees became affected. No damage of any moment has been done since.

Symptoms of the Canker.

Cankered trees are first recognized by the occurrence of moist patches on the bark, caused by a liquid oozing out, sometimes in considerable quantities. Where it has dried on the bark, this assumes a rusty colour. These places are nearly always found on the trunk and thicker branches; sometimes the younger branches of a tree also show them. When the bark is cut off superficially, it appears to have assumed a claret colour (Fig. 1); this claret patch is surrounded by a narrow black border which marks it off sharply from the surrounding healthy tissue which is of a yellowish red colour. These patches occur in large numbers on the tree; they may extend over a large area or even encompass the

stem or branch. Often two patches unite into a single one, or one first appears under the surface and joins itself on to another, in the latter case the infection must have spread from within to the outside. Even in badly affected trees, spots which may penetrate to the wood, are not always a deep claret colour, but often light red. When these lightcoloured patches are exposed to the air after cutting, they become dark red. Where the wood is also affected, it sometimes assumes a red, but generally a blackish brown colour which may penetrate, into the wood for some centimetres; fig. 2 and 3 give an illustration of the more common case, in which only a small border of the wood is discoloured. In fig. 3 the progress of the discolouration in the bark is clearly visible. This dark discolouration of the wood is sometimes continued in narrow stripes far under the healthy bark.

In cutting out pieces where the wood also is diseased, one often finds bark and wood quite separated from each other, even where there is no question of insects having entered. Sometimes a gummy liquid has accumulated between the two.

How long the canker takes to kill a tree I cannot say with certainty. It is probable that no more than a few months is required, for in July many trees were found dead, which partly at least had most likely only been affected in the rainy season, but further observation on this point is necessary. Sometimes a cankerspot can be traced to have spread from a wound, but the roughness of the bark often makes it impossible to ascertain this. In rare cases there is a cankerspot at the foot of dead „krulloten”.¹⁾

1) Krulloten are hypertrophied twigs, due to *Colletotrichum lucificum*. C. J. J. van Hall et A. W. Drost. Les balais de sorcière du cacaoyer provoqués par *Colletotrichum lucificum* n. sp. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. Vol. IV. 1908. p. 243.

This way of infection is by no means rare as appears from the fact, that canker, which was not uncommon on the estate Suzannasdaal, has not been met with since, two years ago, all the trees on that estate were pruned in order to get rid of the witchbroom disease. By this treatment all infected parts are removed and only the stem and the stumps of the main branches are left. The number of witchbrooms which reappear is very small. 1)

Diseased trees may also be recognized by their foliage becoming thinner, probably when they have been diseased for a long time and are slowly decaying, while dead trees which still bear their leaves, probably suffered a severe attack at once and were soon killed.

All these symptoms quite correspond with those of the disease known in Ceylon and elsewhere as „canker”, so that it is doubtless the same disease we have to deal with here.

It was generally called „canker” here in Suriname, until lately the name „red rot” has come into use. The name „canker” is however preferable, because in other countries the disease has for years been known as such.

It may be observed that another disease in Suriname is sometimes called canker. It is characterized by the accumulation of an evil smelling fluid in the wood, through which the stem is sometimes deeply split. When, by making an incision, one causes this liquid to flow out, the tree recovers. To prevent confusion it is better to call this latter disease by the alternative name of „*hartwater*” (literally: „water of the heart”).

1) See Van Hall et Drost. Les balais de sorcière etc. Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Vol. IV, 1908, p. 300.

Bibliography.

In Ceylon the canker became wide-spread in 1896, but had been occurring there for some years before. Not until 1898 was it more carefully studied by Carruthers, who in some reports ¹⁾ recorded the results of his investigations; these were written during his investigations and so bear a preliminary character; a more detailed account has however never appeared, so that several points, especially in respect to the cause of the disease, have not been fully elucidated. I shall revert to this after the discussion of my own investigations.

According to Carruthers it is not only the stem and branches of the cacao-trees which are attacked but the fruits as well. In the diseased tissues he found the mycelium of a fungus and on the bark the perithecia of a *Nectria*, which he regarded as the cause of the disease.

He does not believe that some trees more than others are specially predisposed to the attacks of the canker; an immune variety has not yet been found; vigorous trees as well as unhealthy ones are attacked, when the conditions, necessary for the infection, are present. In the dampness of the air he sees the principal factor for spread of the disease as it facilitates the germinating of the fungus spores. A considerable part of Carruthers' work has been devoted to the combating of the canker. The remedial and preventive measures practised by him will

1) J. B. Carruthers. The Tropical Agriculturist. Vol. XVII, 1898, p. 851, Vol. XVIII, 1899, p. 359 and p. 505.

J. B. Carruthers. Proceedings of the Linnean Society. Oct 1900, p. 7.

J. B. Carruthers. The Tropical Agriculturist. Vol. XXI 1902, p. 441 and 517.

be mentioned later. His investigations have been carried on by Wright¹⁾ and Petch.²⁾

In the West Indies the canker was first noticed by Hart in Trinidad. Some material of diseased trees was forwarded to Masseur³⁾, who detected a *Nectria* on it. In 1901 Howard⁴⁾ found the disease to be rather common in Grenada and Dominica. A *Nectria* and a *Calonectria* were recorded from the affected trees. According to Stockdale⁵⁾ the canker in the West Indies is now met with in Trinidad, Grenada, Dominica, St. Lucia and St. Vincent.

In Java it is also known. Zehntner's⁶⁾ observations about its mode of occurrence, so much resemble what we saw in the Saramacca district, that I quote part of it here.

In visiting some estates in 1904 „I found that on one of them the canker had assumed a malignant form. Whereas in 1902 I had not been able to find more than a few cankered spots, so many trees had meanwhile died of the disease, that in some fields large gaps had appeared, although cankerspots had been carefully excised and all measures had been taken to prevent the spread of the disease. The manager had even disinfected the instruments every time a tree had been treated.”

„I have not discovered a wholly satisfactory explanation

1) H. Wright. Circulars of the Royal Botanic Garden, Ceylon. Vol. II, N°. 18. 1904, p. 279. Vol. II, No. 21. 1904. p. 339. Vol. III, N°. 10, 1905. p. 116.

2) T. Petch. The Tropical Agriculturist. Vol. XXIX, 1907, No. 2. Supplement p. 5.

3) G. Masseur. The Tropical Agricult. Vol. XIX, 1900, p. 478.

4) A. Howard. West Indian Bulletin. Vol. II, 1901, p. 200.

5) F. A. Stockdale. West Indian Bulletin. Vol. IX, 1908, p. 171.

6) L. Zehntner. Korte Mededeelingen van het Proefstation voor Cacao, No. 11, 1904, p. 4.

of this case." „It seems to me, we have to do with one of those cases, where a disease, when first appearing, takes a very serious aspect and then gradually loses ground, or in other words, where the infection at first is very virulent and so spreads easily, while the virus by and by loses much of its power."

„That the canker is very virulent in the beginning of its appearance, is in my opinion proved by a case, which I noticed this year for the first time and that in a single spot of the plantation. But in this spot every tree was found to be affected, a thing which does not occur on estates where the canker has been present for years." On one estate Zehntner found the fructification of the cankerfungus (probably *Nectria*).

Finally in 1907 von Faber¹⁾ noticed the disease in the Cameroons, where up till now, it has not caused much damage. There also a *Nectria* has been found on the diseased bark.

Anatomical Investigation.

On microscopical examination every red spot of the diseased bark appears to be surrounded by a corkcambium, several rows of cells thick (Fig. 4). The colour is the result of a red coloured mass in the cells. This is often transparent and fills up the cells completely, but it may be granular or form smaller or larger drops, which sometimes flow together along the cellwalls, forming irregular masses. The cellwalls too are often coloured, and the intercellular spaces filled up with it. In the first celllayers within the corkcambium the colour is not red but brown;

1) F. C. von Faber. Untersuchungen über Krankheiten des Kakaos. Arbeiten aus der Kaiserl. Biolog. Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. Band VI. 1908. p. 395.

these cells form the small black border, by which the red spots are surrounded. Where the wood shows the black or brown colour, these same masses occur within the cells, here also coloured from light to dark brown, in the medullary rays and the woodparenchyma as well as in the fibres and the ducts. This mass quite corresponds to that found by Went in petrified fruits ¹⁾, not only in shape but also in its behaviour towards chemical reagents, so that with the same reservation it may be considered as woundgum. Von Faber also mentions it, in his description of the cacaocanker ²⁾ as well as in that of the witchbrooms ³⁾ in the Cameroons.

Therefore the secretion of this woundgum is probably not characteristic of a definite disease, but produced in response to the stimulus resulting from a variety of diseases.

The discolouration does not always spread. Often a new healthy tissue forms under the diseased area, in which case the red bark is loosened from its surroundings, dries up, becomes dull brown and may easily be removed. Howard noticed this in Grenada ⁴⁾, but only in rare cases and when the wood had not yet been affected. Carruthers ⁵⁾ often saw the moist claretcoloured tissue dry up, after which it had quite the appearance of dead wood. In his second report ⁶⁾ he says that after having been superficially shaved and exposed to the air, the diseased tissue dries up and „in some cases scales out and drops

1) F. A. F. C. Went. Krulloten en Versteende Vruchten van de Cacao in Suriname. Verhandelingen der Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Tweede Sectie. Deel X. No. 3. 1904, p. 31.

2) See v. Faber. p. 398.

3) See v. Faber. p. 393.

4) See Howard. p. 200.

5) See Carruthers 1898.

6) See Carruthers 1899, p. 359.

away, while the remainder of the bark being relieved from its enemy, forms a healthy callus round the injury, and in course of time completely covers over the shaved part". Though the facts mentioned are the same as those observed here in Suriname, this description of Carruthers is not quite correct, for the callus is formed first and by its agency the diseased patch is loosened.

In this way a tree may recover without excision of the diseased tissue, as it was observed in the dry season of 1907 in the Saramacca district. The diseased patch was often still present as a dry piece of bark, lying loosely on the callus which had formed underneath. I have not yet had an opportunity of examining trees in which the disease had penetrated into the wood and which had nevertheless recovered; therefore I am at present unable to judge as to the way in which this took place.

Mycological Investigation.

In the discoloured parts of bark and wood I found the mycelium of a fungus. It sometimes is very scarce, at other times it is found without the least difficulty. It may be especially abundant in the youngest part of the wood. Most investigators have also found the mycelium outside of the discoloured patches, I have not been able to find it there myself. The mycelium is intracellular and traverses the ducts, the fibres and the woodparenchyma in a longitudinal direction; it sends out many short sidebranches and is often somewhat sinuous; the sinuosity in the medullary rays becomes so marked, that it is mostly impossible to trace a definite direction (fig. 5 *a* and *b*). By preference it seems to pass from one cell into another through the pits as has already been obser-

ved by v. Faber.¹⁾ When present in any quantity Carruthers saw the mycelium running in the wood as thin black strands.²⁾ Like v. Faber, I am unable to confirm this statement.

In order to make a closer study of the fungus it had to be grown artificially. With a sterile knife small pieces were cut from the wood at the borders of the diseased and the healthy tissues. These were transferred to a culture medium in a sterilized dish. In a few days the mycelium came forth from these pieces as a pure culture. In this way the parasite could always be easily obtained. Soon a conidial fructification developed; on a septate mycelium appear branched conidiophores, from which oval unicellular conidia are cut off (Fig. 6). I consider the fungus as belonging to the genus *Spicaria*.

The branching of the conidiophores is indeed not purely verticillate; sometimes it is even very irregular (Fig. 7), yet it often is repeatedly trilateral (Fig. 8 at ×) and the conidia form chains.

Fusion of the hyphae is very common; in old cultures the mycelial cells are so rounded off against each other, that the fungus assumes a *Monilia*-like appearance. The breadth of the hyphae depends on the culture-medium on which they develop. The size of the conidia may differ considerably, als old and young conidia are found in the same preparations. They measure from 7,5—10,5 μ by 4 μ . In germinating they put out one or two germ-tubes.

The conidia are developed in the air; in hanging drops none or only a few are produced in the drop, but no sooner has the mycelium grown out of it than they appear in large numbers.

1) See v. Faber, p. 399.

2) See Carruthers, 1902, p. 442.

Very characteristic of this *Spicaria* is its property of imparting a red colour to some culture-media.

I have not studied this property in detail, although I am able to state, that a weakly alkaline medium is coloured violet-red, a weakly acidic medium yellow-red. The mycelium itself may also acquire the red colour. On sterilized cacao-wood and bark the mycelium yields an abundant growth, but it also develops luxuriantly on all kinds of artificial media.

In the course of my investigations I found another fructification in a two-months old culture on cacao-bark, namely pustules of *Fusarium* conidia.

Hanging drop-cultures of these *Fusarium*-conidia were started, so that the development could be watched under the microscope. This appeared to be only possible in very dilute solutions as otherwise the luxuriant growth of the mycelium interfered with the observation. In water no conidia were produced, but a saccharose-solution of $\frac{1}{2}$ % appeared to be suitable. In it the *Fusarium* conidia always gave rise to a mycelium which produced conidiophores of *Spicaria*. In Fig. 8 the sown *Fusarium* conidium is lying at *a*; the *Spicaria* which has developed from it at \times . In the numerous cultures I watched, I always found this same course of development.

The converse question now arose, namely, whether *Spicaria* could produce *Fusarium*. To study this, I made hanging drop-cultures of *Spicaria*-conidia. These nearly always developed a mycelium which produced the *Spicaria*-fructification, but in rare cases the mycelium formed a conidiophore with *Fusarium* conidia. (Fig. 9).

Of the external conditions which influence the production of the various fructifications, light seems to be the most important. In dishes with sterilized bark and wood which had been inoculated with *Spicaria*, I nearly always found

the *Fusarium* pustules after a few days, only however in the light. If of two cultures which had been started at the same time, one was put into the light, and the other wrapped up in black paper, no *Fusarium* but only *Spicaria* was formed in the latter. When the black-paper was removed, *Fusarium* developed in a few days in the culture which had previously been darkened.

In several ways I tried to obtain a higher fructification; I made cultures in large flasks and dishes on sterilized bark, wood, bread or liquids; I let some grow very old, put others into the light or kept them in the dark but without any success. In old cultures on cacao-bark I sometimes did find small hollow bodies, from which, when pressed, numerous oil-drops escaped. As several species of *Nectria* possess two kinds of conidia: microconidia and a *Fusarium*, I do not think it unlikely, that in this case too, the higher fructification will prove to be a *Nectria*, of which the little globules perhaps form the first development.

I have named the species *Spicaria colorans*, the diagnosis follows here:

***Spicaria colorans*, n. sp.**

Mycelium hyaline, septate, anastomosing; conidiophores hyaline, septate, tapering towards the ends, where the conidia are produced, branched. The branching is irregular, or dichotomous or repeatedly trichotomous. Conidia hyaline, smooth, oval $6-10,5 \times 4-5 \mu$, formed in long chains at the ends of the conidiophores. The fungus imparts a violet-red colour to an alkaline medium and partly takes up the colour itself. It often produces a *Fusarium*. In living cacaobark and wood.

Inoculation Experiments.

I have not succeeded in producing canker in cacao-trees by inoculating them with *Spicaria*. I introduced small pieces of sterilized bark or wood, which had been permeated by the fungus, into small wounds, which had been cut in the bark of the trees, or between bark and wood, and kept these places moist; I experimented in the same way with conidia of *Spicaria* or of *Fusarium*. Nor was infection induced by bringing conidia of *Spicaria* or *Fusarium* on uninjured bark. Experiments in which pieces of diseased bark were introduced into wounds of healthy trees likewise failed. This failure accordingly does not prove anything against *Spicaria* being the canker-parasite, but leads to the conclusion, that the conditions which rendered the trees susceptible to the disease or which are necessary for securing the infection, were not present.

Attempts to infect fruits likewise failed.

Saprophytes.

After this discussion upon the canker-parasite I think it advisable to deal with some saprophytes, one of which at least very often occurs on canker-trees. It is a *Nectria* which I at first supposed to be the cause of the disease, the more so as in Ceylon and elsewhere a *Nectria* is regarded as such. Moreover nearly always the same form occurred. It was therefore grown in pure cultures. The bicellular spores were sown in hanging drops; they germinated readily and produced a mycelium with *Fusarium*-conidia. A comparison of this *Fusarium* with the one produced by *Spicaria* makes it clear at once, that it is a form differing from the above described parasite.

1. The shape is different in several respects:

- a) The *Fusarium* from *Spicaria* is more curved than the one from *Nectria*;

- b) the ends of the former are rather sharply pointed, those of the latter always very obtuse;
- c) the former alone often bears a small stalk which is sometimes bent at the place where it was formerly joined;
- d) the contents of the former are much more coarsely granulated, than those of the latter.
- e) moreover the dimensions of the former are smaller; the *Fusarium* from *Spicaria* measures 56—90 μ by 6—9 μ (Fig. 11, of which the conidium marked with \times shows the most common size), the *Fusarium* from *Nectria* is 76—100 μ long by 8—12 μ wide. (Fig. 12).

Both forms are generally 7 septate, but 5—9 septate specimens often occur and germinate as readily.

2. There are other differences besides those of shape. As has already been pointed out, *Fusarium*-conidia which originate from *Spicaria*, always produce *Spicaria*; *Fusarium*-conidia from *Nectria* on the other hand never yield anything else than *Fusarium*. (Fig. 13).
3. Their different character is also shown by their mode of growth on nutrient media. On a slightly alkaline medium, colonies developed from *Spicaria*-*Fusarium* assume a red colour, those from *Nectria*-*Fusarium* do not. It is evident from the differences enumerated that this *Nectria* is not a fructification of *Spicaria*, the cankerparasite.

Probably we have to do with *Nectria striatospora* Zimmermann¹⁾ which was found by Zimmermann on cacao-trees at Buitenzorg and which he also considered as probably harmless.

1) A. Zimmermann. Centralblatt für Bakteriologie, etc. Bd. VII. Abt. 2, 1901, p. 105.

The perithecia (Fig. 14) are red, constricted above the middle. Sometimes the constriction is so strong, that the upper part hangs like a cap over the under part; the ostiole is clearly visible, often a little protruding: when ripe the perithecium around it turns black. Paraphyses are present. The ascuswall is very thin; when the spores are nearly ripe, it is often much strained and in consequence but partly visible (Fig. 15) and frequently torn. The ascus contains eight spores; these are bicellular, often slightly constricted at the septum; the wall is striate lengthwise (Fig. 16).

The perithecium is 300—400 μ long; under the constriction it is 210—260 μ wide, over it 160—220 μ . The asci measure 100—120 $\mu \times 12 \mu$, the spores 28—32 $\mu \times 8$ —10 μ . The spores are somewhat larger than those of *Nectria striatospora* Zimm.

The perithecia develop from a yellowish white stroma (Fig. 17). It seems probable that this stroma is the continuation of light brown much branched strands of mycelium which are frequently met with on dead trees between the bark and the wood and penetrate into the bark (Fig. 18). As I never found them except in pieces of bark which was already dead and inhabited by different saprophytes, I could not with certainty make out whether *Nectria* and the myceliumstrands belong together. This will perhaps be possible by cultural study of material in an earlier stage.

Another fungus which was isolated from advanced canker-spots and grown in pure culture, produced yellow-brown perithecia, probably identical with *Nectria coffeicola* Zimmermann; both the perithecia and the two kinds of conidia agree with those described by Zimmermann¹⁾. This form has been rarely found on the bark of dead

1) See Zimmermann, p. 104.

trees and is probably also a saprophyte. Zimmermann found it on old pieces of coffeewood, on dead cacaopods and some other trees and also considers it to be saprophytic. Cultures of *Spicaria* and of *Fusarium* of *Nectria* have been given to the „Centralstelle für Pilzkulturen“ at Amsterdam.

Fungi on cankered trees in Ceylon and elsewhere.

As has already been said, *Nectria* is considered to be the cause of Canker in all countries, where the disease has been observed.

On a number of diseased patches Carruthers found pustules of small, oval, unicellular conidia; after some time larger, multiseptate, crescent-shaped conidia appeared, and at last perithecia of *Nectria*. From this he concludes, that *Nectria* is the cankerparasite and that both forms of conidia are stages in its lifehistory.

This conclusion, however would only be warranted if he had grown the fungus in pure cultures, and there seen one form develop from another. As far as can be determined from his publications, he has not done so.

It is true, that Carruthers records a series of infection experiments, where in many cases he produced the disease in stems as well as in pods by inoculating them with one of the three kinds of reproductive organs. But since these inoculations were not made with pure cultures, and since the experiments were conducted on estates on which the disease was prevalent, while no control plants were kept (trees treated in exactly the same way as the inoculated ones, except that no fungus was introduced), these results are not so convincing as to remove the doubt which yet remains on many questions. We may consider some of these questionable points. It is possible

that Carruthers introduced into the wounds other conidia besides those he meant to use, as he himself refers to the difficulty of growing the fungus in pure cultures on account of bacteria and fungi.

Of the *Nectria perithecia* he says: „They are to be found only on dead wood or dead patches of dying branches and stems.” 1)

Moreover Petch, who as Carruthers' successor must have known the *Nectria* with which the latter experimented, says: „The *Nectria* on the stem agrees with *Nectria striatospora* Zimm. It is perhaps the commonest Ceylon *Nectria* and has been found on tea, killed by *Massaria theicola*, tea with branchcanker, felled *Albizzia*, etc.” 2)

Both these statements make it very likely, that this *Nectria* was not a parasite, but a saprophyte.

Whereas Carruthers 3) believed the form found by him to be *Nectria ditissima* Tul., according to Petch the perithecia on the bark bear a close resemblance to *Nectria striatospora* Zimm; numerous examples, collected by Thwaites in the Herbarium, have been named by Berkeley either *N. cinnabarina* or *N. sanguinea*.

The two forms, observed by Howard, were named by Masee *Nectria Theobromae* and *Calonectria flavida*. The description of *Nectria Theobromae* has just been published 4). Howard could infect trees by introducing ascospores of both forms into wounds. In the earlier stages of the disease he observed white pustules in the cracks of the diseased bark, consisting of conidiophores bearing unicellular conidia and Fusariumlike, multicellular conidia. Although he

1) See Carruthers, 1902, p. 443.

2) See Petch, p. 6.

3) Carruthers, 1900, p. 7.

4) Masee. Kew Bulletin. 1908. No. 5. West-Indian Bulletin. Vol. IX 1908 p. 187.

thought it highly probable, that both conidial forms and the ascus form belonged together, he regarded it as uncertain, until he should have proved it by further investigations, which were in progress, when his article was published. Apparently he has not completed his research as Stockdale ¹⁾ observed recently, that an exact knowledge of the lifehistory of *N. Theobromae* and *Cal flavida* was not yet complete and investigations would be continued.

The *Nectria* noted by Hart on cankerspots of cacao trees appeared also to be *Nectria Theobromae* ²⁾. Von Faber also found a *Nectria* on bark from cankertrees in the Cameroons. To judge from his figures and description ³⁾ this form is different from *N. Theobromae* and certainly distinct from the one observed as a saprophyte in Suriname. v. Faber had no opportunity of making infectionexperiments and could only study fixed material, so that he could not cultivate the fungus. Therefore it is a mere supposition, that this *Nectria* is parasitic on cacao.

From the foregoing it is evident, that although several forms of *Nectria* have been considered to be the higher fructification of the cankerfungus, none has been definitely proved to be so by experiments to which no objection can be taken. The confusion on this point is the greater for want of accurate descriptions of these different forms. They have only been given for *Nectria Theobromae* and the *Nectria* found by von Faber in the Cameroons.

We must put another important question which has not yet been solved: What is the cause of the pod-disease?

With conidia, ascospores or pieces of cankered bark, Carruthers could produce the disease in pods. It also spread to the pod from a diseased spot in the bark, and

1) Stockdale. West-Indian Bulletin. Vol. IX, 1908, p. 172.

2) Stockdale. West-Indian Bulletin. Vol. IX, 1908, p. 170.

3) See v. Faber. p. 400.

reverted from a pod to the stem. By placing pieces of diseased pods in the bark, canker could be produced in it. 1)

Now in his two first reports 2) 3) Carruthers discusses his observations on diseased pods. The mycelium he found in them, was different from that in the stem; in cultures made of them a *Peronospora* developed (in a later report he calls it *Phytophthora* 4), which also was observed on pods in the field. He therefore made this fungus responsible for the disease. In his third report 5) however, he came to quite a different conclusion. On further examination he had found the small cankerconidia between the large masses of *Peronospora*-(*Phytophthora*-) sporangia; the first were sometimes found alone, but yet nearly always speedily associated with *Peronospora*; hence he supposed, that *Peronospora* lived as a saprophyte on the tissues killed by the canker.

In my opinion he is not entitled to this conclusion, for the following reasons: The symptoms of the disease in pods, as was also noted by v. Faber, correspond closely to those, caused by *Phytophthora*; Carruthers' own observations regarding the occurrence of the fungus in the pods; makes it highly probable, that the disease is due to *Phytophthora*; besides, according to Petch 6) the *Nectria* on cacao pods in Ceylon is not the same as that on the stem. He says: „If the stem- and pod-diseases are the same they cannot be due to *Nectria*.”

Nor is it proved by the observations made in other countries. Howard 7) does not mention a *Nectria* on pods,

1) See Carruthers, 1902, p. 444.

2) and 3) See Carruthers, 1898 and 1899.

4) See Carruthers, 1902, p. 444.

5) See Carruthers, 1899, p. 505.

6) Petch, p. 7.

7) Howard, p. 196 and p. 198.

except the one found by Hart ¹⁾ on Trinidad and described by Masee as *Nectria Bainii* and the pod-disease on Ceylon which after Carruthers reports may be caused by *Nectria* or one of the Peronosporae or by both. Nearly all pods, forwarded to Kew on that occasion, appeared to be attacked by *Phytophthora*.

Zehntner ²⁾ speaks of „the rare cases where a canker-patch appears at the junction of a pod with the stem and the cankerfungus spreads along the stalk to the pod itself”.

In the Cameroons v. Faber ³⁾ never observed an infection of pods by *Nectria*.

Here in Suriname I have never found a *Nectria* as a cause of disease in pods, neither have I seen the cankerfungus (*Spicaria*, *Fusarium*) as a parasite on pods.

From this survey it is evident, that Carruthers' infection-experiments and the few observations of Zehntner are the only foundations for the belief, that canker is a pod-disease; on the contrary, everything seems to show that Carruthers was concerned with the „black rot” (blackening of pods), due to *Phytophthora*, which is known to attack pods in Ceylon, Java, the West Indies, the Cameroons and Suriname and to cause a great deal of damage in all these countries, except in Java. ⁴⁾ Petch asserts that in cases where the disease had spread from pod to stem, in sterile chambers *Phytophthora* developed from pieces of bark, peduncle and pod; if this statement should prove to be correct, it would show, that *Phytophthora* can attack the stem as well as the pods.

1) J. H. Hart. West Indian Bulletin. Vol. I 1900, p. 423.

2) Zehntner, p. 1.

3) V. Faber, p. 403.

4) Zehntner, p. 4.

Barrett¹⁾ attributes to one and the same fungus (*Lasiodiplodia*) the „brown rot” of the pods and the canker (red rot) of the stem (as appears from his description of the symptoms.) This statement can hardly be correct; it is true, that *Lasiodiplodia* (most probably identical with Howard’s *Diplodia* and perhaps with v. Hall’s *Chaetodiplodia*) does cause the „brown rot” of the pods and also a stem-disease; but this stem-disease is the so-called „die-back”, which is quite different from the Ceylon canker, induced by *Spicaria-Fusarium*. I mention this because this mistake may give rise to confusion. For the same reason Barrett’s use of the term „canker in its broad sense to include the destruction of woody tissues by any parasitic fungus”, is not to be recommended, now, that the name canker has already been given to a definite disease.

Treatment of the Disease.

Carruthers not only tried to combat the disease by treatment of affected trees, but also by removing the conditions which assist in spreading it. As he regarded dampness of the atmosphere as the most dangerous factor on account of the favourable conditions it offers to the fungus, he urged before all things the necessity of removing superfluous shade and of draining the soil, especially in low hollows. Besides this he advised the planters to burn the dead trees and to bury or burn all discoloured pods in order to destroy the infection-material. As suckers were scarcely ever affected, he recommended not to cut them all in the usual way.

The direct treatment of the trees was to consist in the

1) O. W. Barrett. Agricultural Society of Trinidad and Tobago. Society Paper. No. 280, p. 4 and 5.

excising of the discoloured patches with a large margin of the surrounding tissues as the fungus mycelium had been found outside the discolouration, or, if the spots were too large, in superficially shaving them and exposing the parts so treated to the drying effect of the sun. All excised parts were to be burnt.

The fact that after several years of canker-treatment the disease had not diminished as much as he had expected, Carruthers believed to be due to the carelessness of many planters in carrying out the recommendations. On fields of the Experimentalstation of Peradeniya, where the treatment was carried out strenuously, a fall in the percentage of diseased trees was attained from 96 % in May 1902 to 1.9 % at the end of 1903. 1) (2)

Meanwhile Wright had made the experiment of spraying the pods with a mixture of sulphates of copper and lime. 3) As it is however highly probable (as has already been pointed out), that the disease of the pods is not canker, but caused by *Phytophthora*, his favourable results do not teach us anything about the treatment of canker, however important they may be in other directions.

In Java and the West Indies Carruthers' advice is also followed. In the West Indies the wounds are, in addition,

1) H. Wright. Circulars of the Royal Botanic Gardens, Ceylon. Vol. II. No. 18, 1904, p. 280.

2) From Zehntners observations in Java and ours in the Saramacca district it does not seem certain that this fall in the percentage is only due to the treatment. In Java Zehntner saw the disease suddenly assume a violent character notwithstanding that the most careful treatment of diseased trees had been applied for two years. Here where nothing at all was done, the disease disappeared almost completely.

3) Circulars of the Royal Botan. Gardens, Ceylon. Vol. II, No. 21, 1904.

treated with tar, as *Nectria* is a woundparasite and the spores should not be given an opportunity of penetrating into the tissues. Carruthers disagreed with the application of tar, as it might prevent the control of the excised spots.

In the West Indies the number of canker-cases has also diminished, although the disease has not been eradicated.

In Suriname canker-patches are generally excised; after this the wound is left uncovered for some days to let it dry, and then tarred. A tree often recovers after this, sometimes it does not. As has already been remarked, trees also recovered in many instances without any treatment at all.

As it is probable that the serious character which the disease assumed in Suriname in 1907, was due to the trees having stood for a long time in stagnant water, the treatment here should in the first place be directed towards the prevention of such conditions, or in other words, the cacao-fields must be well drained and the dams so well attended to, that there can be no danger of rupture in case the water should again rise abnormally.

Although it is certain that trees can recover without excision of the diseased tissues, we know as yet too little about this to dare trust to it alone. Therefore the old treatment of carefully looking for diseased spots and excising them and removing trees killed by the disease, must for the present be recommended as being the safest method.

EXPLANATION OF PLATES.

PLATE I.

- Fig. 1. Cacaobranch from which the bark has been cut superficially so that the cankerspot is visible.
- „ 2. Branch with cankerspot cut across, to show the discolouration penetrating into the wood.

Fig. 1 and 2 have been kindly prepared for this article by Mrs. Sack-Weerman.

PLATE II.

- Fig. 3. Transverse section of a branch with a cankerspot; the black parts indicate the extent of the discolouration in bark and wood.
- „ 4. Longitudinal section from the barkparenchyma; \times corkcambium separating the diseased from the healthy tissue. \times 225.
- „ 5. Tangential section through the wood, showing the passage of the mycelium in the tracheids and medullary rays, *a* and *b* sinuous mycelium in the medullary rays. \times 375.
- „ 6. Conidiophore of *Spicaria*. \times 560.
- „ 7. Irregular branched conidiophore of *Spicaria* \times 375.
- „ 8. *Spicaria* at \times , formed on the mycelium developed from the *Fusarium* conidium *a*. \times 375.
- „ 9. Conidiophore with *Fusarium* conidia, developed from the *Spicaria* conidium *a*. \times 375.

PLATE III.

- Fig. 10. Germinated *Nectria* spore forming *Fusarium* conidia. $\times 375$.
- „ 11. *Fusarium* conidia produced by *Spicaria*. Average size. $\times 560$.
- „ 12. *Fusarium* conidia produced by *Nectria*. $\times 560$.
- „ 13. *Fusarium* conidium produced by *Nectria*; sown in a hanging drop it only forms *Fusarium* conidia. $\times 375$.
- „ 14. *Nectria* perithecia. $\times 80$.
- „ 15. Asci with ascospores of *Nectria*. $\times 375$.
- „ 16. Striped ascospores of *Nectria*. $\times 560$.
- „ 17. Longitudinal section through *Nectria* perithecium on stroma, bursting through the bark of cacao-branch, *a* indicates the perithecium, \times the stroma, *b* the cork, *c* the bark. $\times 80$.

Raspberries on a bifurcate thalamus

BY

J. C. COSTERUS.

In Vol. IV, p. 145 of the present *Recueil* I had an opportunity of drawing attention to specimens of *Rubus idaeus*, of which the fruits covered a bifurcate thalamus. I pointed out that the thalamus quite gave the impression of having subsequently split up and not of having been dichotomous from the outset as Godron admitted for his cases.

At the end of my paper I had to forego a decisive explanation of my case, owing to the origin of the fruits in question being unknown. Since that time, however, I have had the good fortune to discover the origin of the monstrous raspberries, viz. a garden at Hilversum, called „de Proeftuin” and founded by the „Maatschappij voor Tuinbouw” with a view to cultivate various kinds of fruit and vegetables. In order to test Godron’s statement according to which dichotomy of the torus is the primary cause of the above-mentioned phenomenon, I thought it best to collect raspberries in subsequent stages of development and possessing an **augmented** calyx and did so on June 20 and 27, July 4 and 15 and September 3.

The number of specimens collected amounted to 15, 8, 13, 6 and 2 in the same order as the dates. All these fruits have been carefully examined and have furnished only one receptacle of which the top was dichotomous. As is shown in fig. 1, which represents this torus slightly magnified (the edible part of the fruit having been removed) the whole surface was covered with carpels and could not have been anything but an entire thalamus growing in two directions. The number of carpels amounted to 150, whereas the ordinary number seems not to exceed 100. The calyx is made up of six sepals, a fact noteworthy in itself, since it shows augmentation also in this respect. On the other hand there were 40 specimens possessing quite simple receptacles and showing not even a trace of doubling.

From these facts we are entitled to argue that a really dichotomous torus is a thing of very rare occurrence and cannot possibly account for the great number of raspberries which in 1906 and 1907 and in a less degree in 1908 have been produced in the „Proeftuin”. The characteristics of a subsequent splitting up of the torus (fig. 2), in which also the peduncle often takes part, are so very different from those in fig. 1 that additional proof seems superfluous.

The only question is: at what time and under what conditions does the splitting of the receptacle take place? I have not, indeed, observed the actual moment of splitting but should think that it must coincide with the stage of



Fig. 1.



Fig. 2.

perfect maturity, since I did not find any indication of it in an unripe fruit. And as to the conditions we must admit that the tension between the numerous vascular bundles in the periphery of the torus and the central parenchymatous tissue becomes so strong that the slightest cause suffices for the tearing up of the weaker portions.

There are two more points worthy of notice.

In the first place the relative scarcity of bifurcation in the summer of 1908 as compared with 1906 and 1907.

The head-gardener, Mr. Verschoor, after being questioned on this point, attributed this striking difference to the great drought of the raspberry-season, and I think his opinion is the right one. For the fruits, of which I examined several in detail, showed an extraordinarily great number of undeveloped drupels and withered styles, almost hidden between ripe drupels; it is obvious that a defective supply of water prevents a normal and vigorous growth and accordingly a powerful tension of the tissues. The other point refers to the number of sepals and its influence upon the phenomenon in question.

In my former paper in which I could only appeal to eight specimens. I pointed out that in five of them the number of sepals had been augmented. This fact, which I thought to be in some way connected with the splitting up of the torus, induced me to look, in 1908, especially for flowers with **supernumerary** sepals, which it was very easy to find. A close examination of the extra sepals has convinced me that they had arisen not so much from augmentation as from the sepalodic character of some of the petals. In this way 1, 2, 3, 4, and even 5 petals may be affected. The last case, viz. of the whole corolla being sepalodic, may have induced Ch. Ferrand to describe a double calyx and to compare it to the calyx of the *Potentilleae*.

But whether the calyx has been augmented as usually understood, or through sepalody of the petals, the effect will be the same, i. e. the peripheric tension is proportional to the number of coöperating parts but independent of their morphological nature.

1 January 1909.

Beiträge zur Kenntniss der Gallen von Java.

Ueber die Anatomie und Entwicklung der Galle auf
Erythrina lithosperma Miquel von einer Fliege,
Agromyza erythrinae de Meyere gebildet.

von

W. und J. DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN.

Salatiga—Java.

(Mit Tafel IV).

1. EINLEITUNG.

Von den tropischen Gallen ist noch sehr wenig bekannt; über die Anatomie ist nur hier und da etwas publiziert worden und noch weniger über die Entwicklung. Es ist einerseits nicht immer leicht, die Wirtspflanze kennen zu lernen, da man auf Excursionen oft Gallen findet auf Pflanzen, die nicht blühen; und ist der Name der Pflanze auch bekannt, dann ist es oft noch schwieriger die Tiere zu bestimmen. Dazu kommt noch, dass man sich, wenn man in Europa ist, eine ganz irrige Vorstellung vom Gallenreichtum dieser Gegenden macht. Wir haben sowohl in der Umgebung von Salatiga, wo sehr intensiv cultivierte Sawahs und Plantagen vorherrschen, als auch in verschiedenen Urwäldern von Java nach Gallen gesucht, und wir können nicht anders sagen als dass der Reichtum im Vergleich mit dem was wir von Holland her wissen, gar nicht besonders gross ist. Hier in Salatiga ist er sicher klein; wir fanden, obschon wir überall eifrigst nach Gallen

gesucht haben, nur einige Arten, welche wir gelegentlich bearbeiten wollen.

Es geht mit dem Auffinden dieser Gallen ebenso, wie nach der Aussage eines Specialisten mit den Uredineen; man denkt in einem sehr feuchten, warmen Klima manches zu finden und in Wirklichkeit findet man viel weniger, als man sich vorgestellt hatte. Kennt man den Reichtum der europäischen Gallen nicht, so meint man doch noch vieles zu finden, aber andererseits ist auch die Pflanzenzahl hier viel grösser, wenigstens in den Wäldern. Diese Erfahrung hat auch ein anderer Cecidiologe, welcher speciell Gallen von Java sammeln wollte, gemacht; er wurde dadurch gezwungen seinen Plan zu ändern und eine andere Untersuchung aufzunehmen. Anfangs ist man noch zu fremd im Lande; man übersieht daher manches, da man die Vegetation nicht kennt. Die meisten Gallen, die wir fanden gehören zu den Blattgallen und viele hiervon werden von Eriophiliden gebildet; bis jetzt fanden wir ausser diesen Phytopten-Gallen noch einige Cynipiden-, Lepidopteren-, Psylliden- und Dipteren-Gallen.

Die Galle auf *Erythrina* wird durch eine Fliege, eine *Agromyza*-Art hervorgerufen. In manchen Punkten verdient sie Beachtung, speciell mit Rücksicht auf einige andere Gallen, deren Bearbeitung aber noch nicht abgeschlossen ist. Später werden wir die allgemeinen Resultate noch ausführlicher mit unseren Befunden an anderen Gallen vergleichen; an dieser Stelle werden wir einige Punkte nur vorläufig besprechen.

2. BESCHREIBUNG DER GALLE.

Das Blatt von *Erythrina* ist ein zusammengesetztes. (Figur 1, 6 und 16). Es besteht aus drei Blättchen, einem terminalen und zwei Seitenblättchen. An der Basis der beiden Seitenblättchen befindet sich je eine Honigdrüse.

Der Blattstiel lässt eine basale Verdickung erkennen, der Stiel des terminalen Blättchens hat auch eine Verdickung, doch nicht an seiner Basis, sondern in seinem oberen Teil, dort, wo er in die Lamina übergeht. Die kurzen Stielchen der Seitenblättchen sind ihrer ganzen Länge nach verdickt. Die Färbung dieser Verdickung ist etwas dunkler grün, als die des übrigen Blattstieles; auch der anatomische Bau ist etwas abweichend. Dieser verdickte Teil wird, so weit wir beobachten konnten, nie in eine Galle umgewandelt; die Gallen entstehen vielmehr als Anschwellungen des dünneren Blattstielteiles. Meist sitzen sie etwas höher als der verdickte Teil des Blattstieles, wie man aus Figur 1, Taf. IV sehen kann.

Ausserdem, aber seltener, findet man diese Gallen noch am Stiel des terminalen Blättchens, (nie an dem der Seitenblättchen) und oft, doch nicht so häufig wie an der Basis des primären Blattstieles, an dem medianen und secundären Blattnerven. (Textfig. 16 g).

In verschiedenen Cacao- und Kaffeeplantagen, wo *Erythrina* als Schattenbaum angepflanzt wird, findet man die Gallen oft in zahllosen Mengen. Wir sahen sie speciell in Ost-Java sehr häufig. Wie uns Professor de Meijere berichtet, ist die Fliege, die diese Galle hervorruft, von Herrn Jakobson in Samarang und Batavia gefangen worden. In jeder Jahreszeit kommen die Gallen vor, hier in Salatiga waren sie speciell am Ende des Ostmonsuns sehr häufig. Doch scheint die Jahreszeit wenig Einfluss zu haben, denn auf einer Plantage waren die Gallen gerade im Anfang der trockenen Jahreszeit ausserordentlich verbreitet.

3. DER GALLBILDNER.

Die Gallen auf *Erythrina* werden von den Larven einer kleinen, schwarzen Fliege gebildet, die man, wenn man



Figur 16. Grosses Blatt von *Erythrina* $\times \frac{1}{2}$.
g. = Galle.

sie einmal kennen gelernt hat, überall auf den *Erythrina*-bäumen und fast in jeder Jahreszeit finden kann. Professor de Meijere aus Amsterdam war so freundlich, das Insect zu determinieren, für welche Hülfe wir ihm herzlich Dank sagen. Es stellte sich heraus, dass die Fliege zur Gattung *Agromyza* gehörte, und Professor de Meyere gab ihr den Namen *Agromyza erythrinae* n. sp. Eine ausführliche Diagnose wird de Meyere in seinen Studien über subostasiatische Dipteren in der Tijdschrift voor Entomologie publizieren.

In Kürze entnehmen wir folgendes seiner Beschreibung. Die Tierchen sind klein, ungefähr 2 m.m. lang, die Männchen etwas kleiner und schlanker als die Weibchen. (Fig. 9) Sie sind sehr dunkel gefärbt und zeigen schönen, grünen Metallglanz auf Thorax und Abdomen. Der Kopf, die Fühler, die Schwebekölbchen und die Beine sind ganz schwarz. Die Flügel sind sehr hell und haben einen hübschen, leichtirisierenden Glanz.

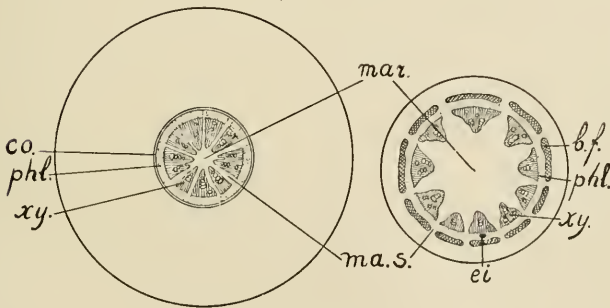
An trüben Tagen sitzen die Tierchen still an der Unterseite der Blätter, aber in sonnigen, warmen Stunden sind sie sehr lebhaft. Sie fliegen nicht viel, sondern laufen schnell und behende auf den Blättern umher, und saugen an den becherförmigen Nectarien, welche an beiden Seiten des Blattstieles unterhalb der zwei Seitenblättchen sitzen. Hier naschen sie von der süßen Flüssigkeit. Wenn sie umherlaufen, gehen sie nicht in gerader Linie nach Vorne, sondern sie laufen schief und machen dabei oft kleine Sprünge; in dieser Eigentümlichkeit erinnerten sie uns sehr an die *Lipara*-Fliege, welche wir in Holland studierten. Die Weibchen laufen emsig suchend auf den Blattstielen und jungen Spross teilen umher. Leider haben wir das Eierlegen selbst nicht gesehen, obschon wir oft darauf geachtet haben, und Hunderte von Tieren in der Gefangenschaft beobachteten.

Die Zucht dieser Tiere gelingt nach einiger Zeit sehr gut; doch ist das Züchten von Gallinsekten in den Tropen mit mancherlei Schwierigkeiten verbunden. Auch in Europa liefern viele Gallen bei der Zucht allerlei Beschwerden, die man oft erst überwinden kann, wenn man die ganze Lebensgeschichte der Tiere ungefähr kennt, aber hier muss man noch mehr Vorsichtsmaßregeln treffen, damit die meist sehr wasserreichen Gallen nicht durch Pilze zerstört werden. Bewahrt man die Gallen in einer Flasche auf, die man auf die bekannte Weise mit Gaze abgeschlossen hat, dann schimmeln sie, besonders in der Regenzeit, fast immer nach einigen Tagen. Noch nicht ausgewachsene Gallen geben denn auch fast nie Resultate. Wir verfahren nun auf folgende Weise. Man kann an den Gallen schon von aussen sehen, ob die Tiere erwachsen sind oder nicht; die zur Verwandlung schreitende Larve frisst sich erst von der Larvenkammer aus einen Kanal, der nach oben geht und zwar so, dass die Epidermis bestehen bleibt (Fig. 15). Diese Epidermis vertrocknet, und hieran kann man sehen ob die Larve schon verpuppt ist oder nicht. Für die Zucht muss man nur diese Gallen sammeln, welche das vertrocknete Häutchen zeigen. Legt man diese Gallen ohne Weiteres in eine Flasche, dann verderben sie, da die Entwicklung einige Wochen in Anspruch nimmt. Die besten Resultate erzielten wir auf folgende Weise. Wir spalteten die Gallen der Länge nach und liessen das Tönnchen in der einen Hälfte sitzen. Diese brachten wir nun in ein Lampenglas, welches an beiden Seiten mit Gaze verschlossen wurde. Die Luft ist wohl etwas trocken, und die Gallen schrumpfen, die Tiere schlüpfen aber tadellos aus. Doch muss man in den Tropen speciell auf verschiedene Ameisenarten Acht geben, welche uns im Anfang vieles vernichtet haben. Man sieht hier unglaublich kleine Ameisen, welche im Stande sind die freigelegten Puppen

durch die Gaze hindurch zu erreichen; hiergegen hilft nichts anders, als dass man die Lampengläzer mit ihrem Inhalt auf in Wasser stehenden Gestellen aufbewahrt. Wenn die Larven erwachsen sind, dann fressen sie, wie wir schon gesagt haben, einen Kanal nach oben und begeben sich dann wieder nach der Unterseite der Galle. Hier verwandeln sie sich nach zwei Tagen in ein weisgelbes Tönnchen, das nach einigen Tagen braun wird. Nach drei oder vier Wochen schimmern die erwachsenen Fliegen durch die Tönnchenhaut hindurch, diese erscheint dann fast ganz schwarz.

4. ANATOMIE UND ENTWICKLUNG.

Wie wir schon gesagt haben, kann man am Hauptblattstiel zwei Abschnitte unterscheiden: einen kurzen, dicken und einen dünnen, längeren. Diese beide Stücke sind in



Figur 17 und 18.

Fig. 17. Schematischer Durchschnitt des dickeren Teiles des Blattstieles. $\times 10$

„ 18. Idem des dünneren Teiles. $\times 10$.

b.f. = Bastfasern. ma.s. = Markstrahl.

co. = Collenchym. phl. = Phloem.

mar. = Mark. xy. = Xylem.

ihrem Bau sehr verschieden. Den dickeren Teil findet man auch unterhalb der drei Blättchen eines jeden zusammengesetzten Blattes (Fig. 16); die Stiele der Seitenblättchen bestehen selbst nur aus dem verdickten Teil. Im anatomischen Bau weist der dickere Teil das folgende auf, wie man aus Fig. 11 und 17 sehen kann.

In Figur 17 ist die Anatomie schematisch angedeutet; wir finden ein dünnes Mark, von dem aus Markstrahlen zwischen die Gefässbündel eindringen, und nach aussen ein stark entwickeltes Rindenparenchym, das unter der Epidermis keine Collenchymzellen aufweist. Das Mark besteht dagegen aus kleinen, runden Collenchym-artig gebauten Zellen; diese gehen allmählig in die Parenchymzellen der Markstrahlen über (ma. s.). Die Markstrahlen umfassen die Gefässbündel, welche collateral gebaut sind, einen gut entwickelten Holzteil (xy), ein Cambium (Cam) und ein Phloem (phl) besitzen, das nichts besonderes zeigt. Um den Gefässbündelkreis herum, liegen zwei Schichten dicker, collenchymartiger Zellen (col), welche sehr regelmässig geformt sind. Der Raum zwischen dieser Schicht und der Epidermis (ep) ist von grossen Parenchymzellen erfüllt.

Wir finden also ein collenchymartiges Mark mit dünnen Markstrahlen, gut entwickelte collaterale Gefässbündel mit sehr schmalem, keilförmigem Xylemteil; der ganze Zentraleyliner ist von einer Schicht collenchymartiger Zellen umgeben, und ausserdem noch von einer breiten Lage von Parenchymzellen und der Epidermis.

Betrachten wir nun Figur 18, welche einen schematisierten Querschnitt des dünneren Teiles giebt. Der Umriss des Zentraleyliners ist im Verhältnis zum Stieldurchmesser viel grösser, auch das Mark ist mehr entwickelt, das Rindenparenchym aber viel weniger stark. Auch die Detailfigur 2 giebt ein ganz anderes Bild als Figur 11.

Das Mark besteht aus grossen, wasserreichen Zellen, welche Intercellularen zwischen sich lassen. Die Gefässbündel sind auch collateral, aber breiter im Verhältnis zu ihrer Höhe; das Xylem (xy) besteht aus einigen grossen Gefässen und vielen kleinen, verholzten Zellen. Das gut entwickelte Cambium (cam), welches nach Abschluss der Blattentwicklung zum grössten Teile verholzt, und das Phloem (phl) sind wie gewöhnlich gebaut. Markstrahlen sind auch vorhanden, aber nicht so deutlich ausgeprägt, wie im dickeren Blattstielteil. Ausserdem findet man über jedem Gefässbündel eine Kappe von Bastfasern (b. f.), welche im anderen Teil ganz fehlen. Das Parenchym (pa) weist grosse Lücken auf, und schliesst an eine, einige Zellen dicke, Collenchymlage (col) an, welche wieder von der Epidermis (ep) bedeckt wird.

Man findet also bei beiden Blattstielteilen ein Markgewebe, bei dem dickeren Teil ein kleines, das aus collenchymartigen Zellen besteht, bei dem dünneren Teil dagegen ein sehr voluminöses, das von typischen Markzellen gebildet wird. Die Gefässbündel des dickeren Teiles sind schmal und hoch, speciell das Xylem, bei dem anderen sind sie mehr breit; bei ersteren wird der Zentralcylinder von einem Collenchymzellenkreis umgeben und es fehlen die Bastfaserkappen, bei dem anderen fehlen dagegen die Collenchymzellen und es kommen hier typische Bastfasern zur Entwicklung. Dabei ist das Parenchym des dickeren Teiles aus vielen Zellenlagen gebildet, und schliesst gleich an die Epidermis an, während das Parenchym des dünneren Teiles nur einige wenige Zellenlagen aufweist und durch einen Kreis von Collenchymzellen von der Epidermis getrennt ist. Der anatomische Bau der beiden Stengelteile weist also grosse Unterschiede auf.

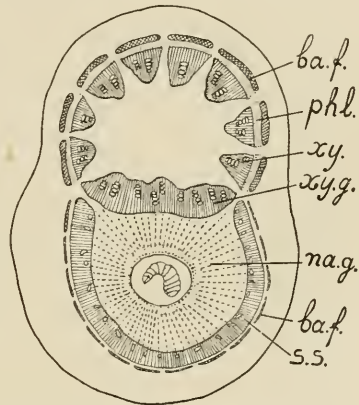
Die Gallen von *Agromyza* kommen nun niemals an dem dickeren Teile vor, sondern immer nur an dem dünneren.

und darum tragen die Stiele der Seitenblättchen, welche von der Bauart des dickeren Teiles sind, und ebenso der oberste Abschnitt des Hauptblättchenstieles die Gallen. Ob diesen Teilen nun wirklich die Fähigkeit fehlt um zu einer Galle zu werden, oder ob die Tiere nicht im Stande sind durch die breite Parenchymschicht die Eier in den Gefässbündeln abzuliegen, muss dahingestellt bleiben, da es uns nicht möglich war, dies experimentell zu konstatieren. Diese Galle liefert ein deutliches Beispiel dafür, dass man sich nicht zufrieden geben darf mit der Kenntnis der Anatomie eines erwachsenen Exemplares, wenn man den Bau einer Galle gut begreifen will, sondern dass man auch die jüngsten Stadien studieren muss. Es ist uns aber erst nach langem, vergeblichem Suchen gelungen, die letzteren aufzufinden, und erst nach Untersuchung dieser war es uns klar, woraus die Galle gebildet wird und welche Teile des Blattstieles die stärkste Umwandlung unter dem Einfluss des Gallenreizes erfahren.

Wir wollen der Einfachheit halber mit der Beschreibung einer einkammerigen Galle beginnen, nachher ergibt sich der Bau einer zwei- oder mehrkammerigen Galle von selbst. Da die Galle sich nur aus dem dünneren Teile des Blattstieles entwickelt, haben wir uns weiter nur noch mit diesem zu beschäftigen.

In einem jungen Blattstiel sind die Markstrahlen anfangs gut entwickelt (Figur 8), aber die Zellen des Xylemteiles verholzen nachher mehr und mehr und dadurch werden die Markstrahlen schmaler und schmaler (Fig. 2). Am bequemsten lässt sich der Bau der Galle begreifen, wenn man die schematischen Querschnitte eines Blattstieles mit denen einer Galle vergleicht (resp. Fig. 18 und 19). Bei der Galle erkennt man den Kreis der Gefässbündel wieder, das Mark ist aber etwas zusammengedrückt. Die Gefässbündel haben ihre alte Form beibehalten mit Ausnahme

eines einzigen. Das Xylem dieses Gefässbündels ist sehr breit geworden (xy. g.), sonst aber normal geblieben, am Aussenrande desselben ist weder Cambium noch Phloem zu finden, das Nahrungsgewebe der Galle schliesst sich direkt an das Xylem an. An der anderen Seite des Nahrungsgewebes findet man wieder viele verholzte Elemente und ausserhalb derselben noch einige Reihen unverholzter Zellen, dann kleine schmale Kappen von Bastfasern (ba.f.). Das Nahrungsgewebe wird also fast ganz von Holz umschlossen, und es fragt sich nun, ob dieses Alles aus dem Xylem entstanden ist, oder ob der äussere Teil umgewandeltes Rindengewebe vorstellt.



Figur 19. Schematischer Querschnitt einer Galle $\times 10$.

- ba.f. = Bastfasern.
- na.g. = Nahrungsgewebe.
- phl. = Phloem.
- s.s. = Schutzscheide.
- xy. = Xylem.
- xy.g. = Xylem der Galle.

Die allerjüngsten Gallen, welche wir fanden enthielten immer schon eine wenn auch sehr junge Larve. In einem Blattstiel, wonach Figur 8 gezeichnet worden ist, fanden wir das gewünschte Stadium. Quer durch Epidermis und Parenchym führte die Narbe eines Kanals, der von getöteten und braun gewordenen Zellen gebildet wurde; wir zeichneten diesen Kanal als schwarzen Strich (bo). Das infizierte Blatt war noch nicht entfaltet, und der Querschnitt des

Blattstieles zeigt ein grosszelliges Mark mit Interzellularen und breiten Markstrahlen (ma. s.). Die verschiedenen Zellformen sind schon differenziert, der Xylemteil (xy) ist deutlich von dem Phloem (phl) zu unterscheiden. Von dem Xylemteil (xy) sind nur die primären Gefässe verholzt. Zwischen Xylem und Phloem findet sich ein gut entwickeltes Cambium (cam), das schon am Ende seiner Entwicklung ist. Aus Figur 2, die einem Querschnitt durch einen erwachsenen Blattstiel entnommen ist, sehen wir, dass die Zahl der Zellen bei beiden Querschnitten ungefähr gleich ist und dass die Zellen sich durch Zelldehnung, weniger durch Zellteilung weiter entwickeln.

Das Cambium ist z.B. in Figur 2 schon teilweise verholzt und die Zellen sind etwas höher geworden. Je älter das Blatt wird, desto weniger findet man ein typisches Cambium wieder.

Kehren wir zu unserer Figur 8 zurück. In dem linken Gefässbündel findet sich ein grosses Loch, das von dem Tiere im Gefässbündel gebildet wurde, es liegt teils im jüngsten Xylem, teils schon im Cambium, öfter auch mehr im Phloem. Die Larve frisst sich nun von oben nach unten einen mit dem Xylem parallel verlaufenden Kanal, gleichzeitig verändern sich die oberhalb der Larve gelegenen Zellen. Die Zellen nämlich, welche den Frasskanal umgeben, teilen sich schnell und bilden aus den verschiedenen Gefässbündelteilen die Schicht des Nahrungsgewebes. Sämtliche Zellen, welche in der Umgebung der Larvenhöhle liegen, teilen sich: das Loch bleibt bestehen und die neugebildeten Zellen müssen sich nach aussen hin ausbreiten. Die zarten Markzellen werden wohl ein wenig nach innen geschoben, doch entwickelt sich die Galle nach dieser Seite nur sehr wenig. Es entsteht vielmehr bald eine Hervorwölbung nach aussen. Das Xylem wächst sehr üppig und ist auf dem in Figur 19 abge-

bildeten Stadium schon sehr breit geworden. Die Zellen, welche die Larvenhöhle umgeben, d. h. die Cambium-, Phloem-, und die obersten Xylemzellen vermehren sich fortwährend und die neu gebildeten Zellen gruppieren sich ungefähr quer zur Längsrichtung der Larvenhöhle. Nach einiger Zeit besteht dieses Gewebe, zum grössten Teile aus rundlichen, eng an einander schliessenden Zellen, welche fortwährend von der schnell wachsenden Larve gefressen werden. Nach nicht zu langer Zeit verholzen die äussersten Zellen dieses Gewebes, und am Ende der Entwicklung ist eine Kappe von stark verholzten Zellen entstanden (Figur 19 und 21 s.s.), die nur hier und da unterbrochen wird, auch nicht überall mit den Xylemteil der Galle in Verbindung steht und eine Art Schutzhülle bildet. Diese verholzten Zellen der Schutzhülle sind also keine umgewandelten Bastfasern. Wenn die Larvenhöhle gebildet wird, sind diese Fasern schon differenziert, aber noch nicht verholzt. Diese Anlagen werden bei dem starken Wachstum der Gallengewebe nach aussen gedrängt, die Fasern selbst werden etwas grösser und bekommen etwas grössere Lumina, als im normalen Blattstiele. Das geht bei Vergleichung von den Fig. 2 und 10 (b. f.) sehr deutlich hervor. Die kleinen Gruppen von Bastfasern grenzen meist nicht direct an die verholzten Zellen der Schutzhülle, sondern sind gewöhnlich von diesen geschieden durch einige Lagen unverholzter Zellen.

Bei einer jungen Galle sind also die Xylementeile stark in die Breite gewachsen, das Cambium und Phloem und die zu oberst liegenden Xylemzellen sind zum eigentlichen Gallengewebe geworden, die äussersten Zellen hiervon verholzen und werden zur Schutzhülle. Von den Bastfasern sind nur noch kleine Gruppen übrig geblieben.

Oft liegt der Larvenkanal so dicht bei einem schon verholzten primären Gefäss, dass die darunter liegenden,

unverholzten Xylemzellen bei der Bildung der Galle mitwirken; die schon verholzten Gefässe ändern sich nicht mehr und werden von den anderen üppig wachsenden Zellen nach innen geschoben, meistens verholzen nachträglich noch einige Zellen im Umkreise des Gefässes; solche Gruppen von verholzten Zellen findet man dann zwischen den zwartwandigen Zellen des Nahrungsparenchyms eingesprengt, wie kleine Inseln.

Der Xylemteil der Galle weist nicht viel besonderes auf, natürlich ist er viel breiter geworden als unter normalen Verhältnissen, die Gefässe und die Xylemzellen sind viel zahlreicher geworden. Interessanter sind die verholzten Gewebe der Gallenaussenseite. Ein kleines Stück hiervon giebt Figur 10 wieder. Die ganze Schutzhülle besteht aus Sclerenchymelementen, welche aber wenig Tüpfel aufweisen. Diese Sclerenchymelemente liegen mit ihrer grössten Länge meistens der Längsrichtung der Galle parallel, aber an vielen Punkten (u. a. links in Figur 10) findet man echte Fasern, deren grösste Länge quer zur Längsrichtung der Galle steht. Diese Zellen schliessen oft an die Bastfasern an, aber nicht überall und erreichen auch nicht immer das unverholzt gebliebene Gallengewebe, wie es z. B. in Figur 10 dargestellt ist. Überall in dieser Schutzhülle findet man unregelmässig verbreitet, Zellen mit grösserem Lumen und schönen Tüpfeln; es sind dies echte Netzzellen.

Wie wir schon gesagt haben, ist die Bastfaserkappe viel dünner geworden und die Zellen sind auch etwas verändert. Zwischen diesen Bastfasern und den verholzten Zellen der Schutzhülle kommen noch zahlreiche unverholzte Zellen vor, die ihrem Bau nach, eine Art Cambium darstellen; wahrscheinlich geben diese Zellen an ihrer nach der Schutzhülle gekehrten Seite immer noch neue Zellen ab, die allmählig verholzen, und so die Schutzhülle fort-

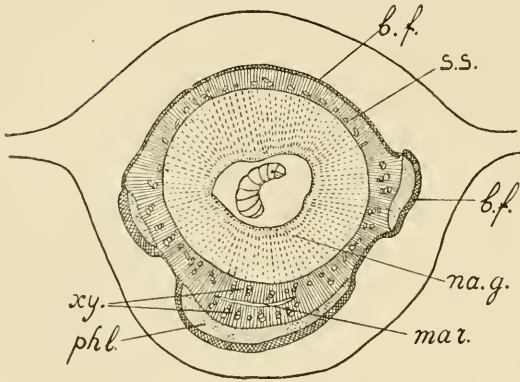
während verstärken. Nach aussen trifft man wieder ein Parenchym (pa). Unter normalen Verhältnissen ist dieses schwammartig gebaut (Fig. 2 pa), bei der Galle ist dies nicht der Fall, vielmehr schliessen die Zellen eng an einander, und lassen nur Interzellularen zwischen sich frei (Fig. 10 pa).

Figur 15 giebt einen Längsschnitt durch eine erwachsene Galle wieder; von den Gefässbündeln sind nur die Xylemteile gezeichnet (xy). Vergleichen wir hiermit die Figuren 17 und 18, dann begreift man sogleich „weshalb die beiden gezeichneten Gefässbündel zuerst dicht neben einander verlaufen, um dann auseinander zu biegen. Sie gehen hier vom dickeren in dem dünneren Teil des Blattstieles über. Hier liegt auch der Beginn der Galle. Das Mark ist in unteren Abschnitte des Stieles viel schmaler, als etwas weiter oben, wo die Galle sitzt. Die Umgebung der Larvenkammer wird von dem Nahrungsgewebe gebildet, und ist von einer Schutzhülle (ss) vom Parenchym geschieden. Die Larve hat sich einen englumigen Kanal nach unten gefressen, und wie man aus der Figur ersehen kann, ist am obersten Ende keine Schutzhülle entwickelt, jedenfalls sind die Zellen hier viel weniger verholzt.

In Figur 6 ist eine Galle abgebildet, welche entstanden ist an dem dünneren Teil des Hauptblättchenstieles. Die Zahl der Gefässe ist in diesem Stiel etwas kleiner, als im Blattstiel, sonst ähnelt diese Galle ganz der schon beschriebenen. Bei ihrer weiteren Entwicklung sind einige Punkte besonders beachtungswert, und wir werden noch näher auf diese Galle zurückzukommen haben.

Interessanter noch sind die Blattnervengallen (Figur 16 g). Diese Gallen befinden sich an den Haupt- oder secundären Blattnerven, und bilden längliche, spindelförmige Anschwellungen auf der Unterseite der Blätter; auf der Oberseite sieht man nur einen verbreiterten Nerv und eine schwache

Emporwölbung. In Figur 20 ist ein schematischer Querschnitt eines normalen Blattnerves gebildet. Es kommen 4 oder 5 Gefässbündel vor; von diesen ist dasjenige, welches an der Unterseite des Nerven liegt, das grösste mit starkem Xylemteil (xy), reichlichem Phloem (phl) und einer Kappe von Bastfasern (b.f.). Die übrigen Gefässbündel sind viel kleiner, ihre Holzteile liegen keilförmig im Mark (mar).



Figur 20.

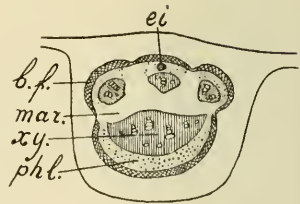
Querschnitt einer Blattnerven. $\times 12$.

b.f. = Bastfasern.

mar. = Mark.

phl. = Phloem.

Xy. = Xylem.



Figur 21.

Querschnitt einer Blattgalle $\times 12$.

ba.f. = Bastfasern.

mar. = Mark.

na.g. = Nahrungsgewebe,

phl. = Phloem.

ss. = Schutzscheide.

xy. = Xylem.

Der ganze Gefässbündelkreis wird von einem fast vollständig geschlossenen Bastfaserring umgeben; stellenweise, nämlich zwischen zwei Gefässbündeln, ist dieser weniger stark. Da die Galle an der Unterseite des Blattes am meisten vorgewölbt ist und an dieser Seite das grösste Gefässbündel sich befindet, liegt der Gedanke nahe, dass das Tierchen sein Ei in das grösste Gefässbündel abgelegt hat, und dass

dieses sich zur Galle umgewandelt hat. So einfach liegt die Sache aber nicht, wie wir nur durch das Studium der Entwicklung gefunden haben. Figur 20 stellt das Ei im obersten Gefässbündel liegend dar. Natürlich ist dieses schematisiert, denn ein erwachsener Nerv wird niemals infiziert. Wie wir es schon für die andere Galle beschrieben haben, wird das Ei ins Cambium, teilweise auch ins Xylem und Phloem abgelegt. Die weitere Entwicklung verläuft normal. Die Zellen in der Nähe des Larvenkanals teilen sich schnell und bilden das Nahrungsgewebe für die Galle; nach oben verholzen sie zu einer Schutzhülle. Durch das Wachstum der abnormalen Gewebe wird eine grosse Galle gebildet, die sich nicht nach oben, sondern nach der Unterseite des Blattes hervorwölbt (Figur 21). Hierdurch werden die beiden Seitengefässbündel etwas mehr nach unten verschoben, das Xylem des zur Galle umgewandelten Gefässbündels wird grösser und dringt immer mehr nach unten; hierdurch wird das Mark mehr und mehr zusammengedrückt. Man findet zuletzt nur noch einen dünnen Streifen, welcher anfänglich aus unverholzten Zellen besteht; später aber verholzen auch die Reste des Markes und man kann nichts mehr hiervon finden. Die Unterseite der Galle, d. h. die Seite der Galle, die an der Unterseite des Blattnervs vorspringt, wird also von innen nach aussen aus folgenden Zellenelementen gebildet: einem Nahrungsgewebe, das aus protoplasmareichen, kleinen Zellen besteht, hierauf folgt eine breite Strecke verholzter Zellen, welche von dem Xylemteil der beiden einander gegenüberliegenden Gefässbündel gebildet wird, dann noch ein etwas zusammengeschobenes Phloem und die Bastfaserkappe. Der nach der Blattoberseite gelegene Gallenteil wird gebildet von dem Nahrungsgewebe, worauf die verholzten Zellen der Schutzhülle folgen, die in diesem Falle dicht gegen die viel schmaler gewordene Bastfaserkappe anliegen, endlich kommt

noch das Parenchym und die Epidermis. Auch dem Xylemteile der beiden anderen Gefässbündel gehört noch ein Teil der verholzten Zellen an. Die Bastfasern bilden hier nicht solche kleine schmale Käppchen, wie bei der Stielgalle, fast der ganze Umriss der Schutzhülle wird von den Bastfasern bedeckt, auch findet man keine unverholzten Zellen zwischen Schutzhülle und Bastfasern. Über den Partien, wo das zusammengedrückte Phloem der zur Seite gedrängten Gefässbündel liegen, bilden die Bastfasern wieder stärkere Kappen.

Warum die Blattnervengallen sich nach unten und nicht nach oben hervorwölben, ist uns nicht völlig klar; die jungen Blättchen haben in der ersten Zeit der Gallenentwicklung noch nach oben zusammengeklappte Spreiten, vielleicht ist dadurch die Gewebespannung nach unten kleiner als nach oben.

Resumieren wir alles noch einmal: in einer jungen Galle, welche aber schon verholzte Elemente aufweist, findet man also eine Larvenkammer, deren Wand von Nahrungszellen gebildet wird; an einer Seite grenzen diese Zellen an den Xylemteil des umgewandelten Gefässbündels, an der anderen Seite finden sich die Zellen der Schutzhülle. Die anderen Zellen sind weniger verändert.

Die Larve wächst schnell und verzehrt die Nahrungszellen. An der Stelle, wo die Larve sich befindet sind diese Zellen fast bis aufs Holz weggefressen, aber doch bleiben noch immer einige Zelllagen intact. Ober- und unterhalb der Larve ist das Gewebe nun wieder ganz anders, als wir es oben von den sehr jungen Gallen beschrieben haben. Es finden sich hier nicht mehr die kleinen Zellen, die in schmalen Reihen von dem Holzteil nach innen reichen, und nur ein enges Lumen übrig lassen; sondern die Gallenkammer ist von grossen saftreichen, blasenförmigen Zellen bekleidet, welche reichlich

Protoplasma enthalten und immer wieder von den Larven abgeweidet werden (Fig. 3 cal). Diese Zellen, deren es nur zwei oder drei Schichten gibt, werden nun immer und immer wieder von neuem restituiert und dazu befinden sich am Rande auf der Grenze von Nahrungsgewebe und Holz, eine grosse Anzahl schmaler Zellen, die ein typisches Meristem bilden (Fig 3 mer.). Aus der Zeichnung lässt sich sehr gut ersehen, dass diese Meristemzellen Reihen bilden, welche an der einen Seite in die Zellen des Xylems übergehen, und an der anderen Seite die Zellen des Callus liefern.

Bei dieser Galle haben wir also ein sehr schönes Beispiel eines „Nahrungscallus“, wie wir diesen Callus nennen wollen: wir werden noch näher darauf einzugehen haben. Soweit wir gefunden haben, liefern die schon verholzten Zellen niemals das Meristem, es sind vielmehr die noch nicht verholzten Xylemzellen (siehe Figur 8 xy), welche zu langen Zellreihen auswachsen, wovon die peripheren Zellen allmählig verholzen und die etwas mehr nach innen liegenden Zellen zum Meristem werden. An der anderen Seite, wo die Schutzhülle gebildet wird, waren es Phloemzellen, die sich in Längsreihen angeordnet haben. Auch hier sind die peripheren Zellen verholzt, während die nach innen liegenden das Meristem bilden.

Die Gallen des Blattstieles sind aber sehr gross, und die schnell heranwachsende Larve frisst das Nahrungsgewebe bis zum Meristem auf. Betrachten wir nun aber eine etwas ältere Galle am Stiele des Hauptblättchens, wie sie in Figur 6 abgebildet ist. Die erste Entwicklung verläuft genau so, wie die einer Blattstielgalle. Aber die Galle bleibt immer etwas kleiner, und die Nahrungsgewebeschiicht ist etwas dünner, als bei der anderen Galle. Erst findet man ein Stadium, wie es in Figur 3 abgebildet ist; Xylem (xy), dann ein Meristem (mer) und einen

normalen Callus (cal). Nach einiger Zeit frisst die Larve auch das Meristem weg und die Gallenwand besteht nun hauptsächlich aus verholzten Zellen. Nur hie und da, aber doch überall durch die ganze Gallenkammerwand zerstreut, wird diese Holzscheide von unverholzten Zellen, zum Teil von Markstrahlen (Fig. 7 ma. s.) unterbrochen.

Die schon verholzten Zellen haben offenbar die Fähigkeit verloren neue Zellen zu liefern, und der Nahrungscallus entsteht in diesem Falle nur aus den Markstrahlen. Ein echtes Meristem wird nicht mehr gebildet; die Zellen teilen sich fortwährend und bilden grosse Calluspropfen, welche von den Larven abgefressen werden, und immer werden wieder neue Calluszellen gebildet. Auch bei den Blattgallen finden wir diese Weise der Bildung von sekundären Nahrungszellen wieder. Da dieses für theoretische Fragen wichtig ist, kommen wir später auf diese Besonderheiten zurück.

Das Nahrungsgewebe der Galle besteht zum grössten Teile aus kleinen Zellen mit kleinen Kernen. Diese Zellen entstehen, wie wir gesehen haben, aus dem unter dem Einfluss des Gallenreizes veränderten Phloem, aus Cambium und Xylemzellen. Zwischen diesen kleinen Zellen treten nun verschiedene andere Zellen auf, die im Bau und wahrscheinlich auch in der Function von den kleinen Zellen verschieden sind. In Figur 12, 13 und 14 haben wir einige dieser Zellen abgebildet. Sie liegen hie und da zwischen den anderen Nahrungszellen. Man kann drei Formen unterscheiden. Sehr grosse Zellen mit ziemlich kleinen Kernen (Fig. 13), in diesen Zellen ist das Cytoplasma nicht sehr stark entwickelt, sie enthalten aber viel Stärkekörner, welche in den peripher gelagerten Zellen am reichhaltigsten vorkommen. In der Nähe der Larvenkammer findet man diese Stärkezellen nicht mehr. Zahlreicher sind die Zellen, welche in Figur 12 abgebildet sind. Sie bilden

oft Gruppen von grossen Zellen, die sehr cytoplasmareich sind und auch chromatinreiche Kerne enthalten. Das Cytoplasma hat einige Vakuolen und ist reich an Eiweis und auch an Fett, das sich mit Sudan III gut färben lässt. Endlich kommen überall zerstreut kleinere Zellen vor, welche sehr grosse Kerne und ein trübes, körniges Cytoplasma enthalten (Figur 14). Diese Zellen sind mit Nahrungsstoffen angefüllt. In dem secundären Nährgewebe kommen sie nicht mehr zur Entwicklung, aber alle Callus-zellen sind sehr reich an Protoplasma.

Vereinzelt findet man auch Zellen mit zwei Kernen, aber diese Erscheinung ist nicht so häufig, dass es der Mühe wert wäre, dieselbe hier weiter zu verfolgen; später, doch nicht in diesem Artikel, kommen wir vielleicht hierauf zurück.

5. SCHLUSS.

Will man in den Tropen wissenschaftlich arbeiten, dann ist es immer mit Schwierigkeiten verknüpft sich in der Literatur über ein bestimmtes Specialgebiet zu orientieren. Vieles ist absolut unerreichbar, so dass man oft nicht im Stande ist, etwas genau durch zu arbeiten, und die Resultate einer Untersuchung völlig zu erschöpfen. In vielen Fällen hat man nur die Möglichkeit einige neue Tatsachen zu sammeln, ohne sie genau mit dem, was schon bekannt ist, vergleichen zu können. Auch bei der Bearbeitung der vorliegenden Galle begegneten wir immer wieder Hinweisen auf eine Literatur, die für uns nicht erhältlich war. Wir sind im Begriffe noch einige andere Stengelgallen zu studieren, und wollen dabei durch Experimente noch einiges über die Callusbildung feststellen. Wir hoffen alsbald noch einige Arbeiten bekommen zu können, welche wir dann später berücksichtigen werden. Einstweilen wollen wir diese verschiedenen Fragen hier nur kurz besprechen.

Ein normaler Stengel besteht aus Rindenparenchym, Centraleylinder und Mark, und die Stengelgallen können, wie das schon erörtert worden ist aus jedem dieser drei Stengelteile gebildet werden. Houard ¹⁾ u. a. untersuchte Markgallen auf *Potentilla reptans*, *Sedum telephium*, *Sisymbrium* und noch einigen anderen Pflanzen. Wir fanden noch zwei Markgallen auf *Commelina communis* und *Crotalaria saltiana*, welche wir später beschreiben werden. Von den Gallen, welche in den Gefässbündeln entstehen, nennt Houard verschiedene u. a. die von *Contarinia tiliarum* auf *Tilia sylvestris*, von *Aulax Latreilli* auf *Glechoma hederacea*.

Houard hat eine grosse Menge Stengelgallen (Pleurocecidien) anatomisch untersucht. Leider ist dieses Material nicht erschöpfend behandelt, da über die ersten Entwicklungsstadien der verschiedenen Houardschen Gallen noch fast nichts bekannt ist. Die Schlüsse, welche Houard am Ende seiner Arbeit gibt, und welche die schon bekannten ceceidiologischen Ansichten nicht besonders erweitern, sind ein deutlicher Beweis dafür dass noch sehr vieles zu untersuchen übrig bleibt, und dess vor allem sorgfältige entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen noch in vielen Fragen Licht bringen müssen.

Houard teilt die Pleurocecidien in vier Abteilungen ein:

1) Gallen, gebildet von einer Larve, welche ausserhalb der Pflanze gegen die Epidermis sitzt.

2) Gallen, gebildet von einem Parasiten, der in der Rinde lebt.

3) Gallen, welche den secundären Geweben der Gefässbündel ihren Ursprung verdanken.

1) C. Houard. Recherches anatomiques sur les Gales des Tiges: Pleurocecidies.

Bull. scient. de la France et de la Belgique tome XXXVIII 1903. p. 140.

4) Markgallen.

Die *Agromyza*-galle auf *Erythrina* gehört offenbar zu den unter 3 genannten Gallen, und wir finden bei Houard eine grosse Anzahl Beispiele dieser Art.

Wir haben gezeigt, dass eines von den Gefässbündeln aus dem Blattstiele der *Erythrina*-blätter unter dem Einfluss der Larve zu einer Galle ausgewachsen ist. Unter den von Houard beschriebenen Gallen finden wir nur wenige, welche so deutlich echte Gefässbündelgallen sind, wie die *Erythrina*-galle. Bei den Blattstielgallen von *Harmandia petiola* auf den Blattstielen von *Populus tremula* z.B. sehen wir, dass die Larve nicht in einem Gefässbündel, sondern zwischen diesen vorkommt. Sie übt doch grossen Einfluss aus auf die Cambiumzone des Gefässbündels, welche durch kräftiges Wuchern der secundären Gewebe die eigentliche Galle bildet. Die Stengel mit secundärem Dickenwachstum können wir einfachheitshalber von unseren Besprechungen ausschliessen. Am meisten stimmen mit den *Erythrina*-gallen überein, die Gallen von *Contarinia tiliarum* auf den Blattstielen von *Tilia sylvestris* (Seite 212 u. f.).

Auch hier finden wir einen Kreis von (drei) Gefässbündeln. Eines von diesen Bündeln wird von der Larve beeinflusst, sodass das Cambiumgewebe zum Gallengewebe verändert. Auf welche Weise die verschiedenen Gewebe entstanden sind, haben wir nicht finden können, und auch die Beschreibungen von Houard geben hierüber keine Auskunft. Sehr verschieden scheint die Bildung des Sclerenchymgewebes, welches bei der *Tilia*-galle und bei verschiedenen anderen Gallen teilweise aus dem Mark entsteht, vor sich zu gehen. Da die sehr schönen Zeichnungen oft sehr ungenügend erklärt werden, haben wir auch hierüber nichts näheres finden können.

Houards Behauptung, dass unter Einfluss des Gallin-

sectes an einer bestimmten Stelle eine starke Vermehrung von secundärem Gewebe vom Cambium aus stattfindet, ist vielleicht auch nicht ganz richtig. In dieser Frage kann man nur dann genügend sicher urteilen, wenn die ganze Entwicklung bekannt ist. Bei der von uns studierten Galle ist das Cambium gar nicht das einzige Gewebe, das die Galle bildet. Wenn wir die Galle nicht von ihren ersten Entwicklungsstadien an gekannt hätten, dann wären wir vielleicht zu derselben Ansicht wie Houard gekommen. Beim Studium der jüngsten Stadien zeigte es sich nun, dass nicht allein das Cambium, sondern auch das Phloem und das Xylem sich verändern.

Es ist dies wieder ein ganz anderer Fall, wie z. B. bei der von Beyerinck ¹⁾ eingehend untersuchten *Dryophanta folii*-Galle (Seite 104). Hier wird das Ei von dem Taschenbergiweibchen wohl nur in noch wachsenden Blätter, in denen die Sclerenchymfasern noch nicht verholzt sind, abgelegt, doch sind die übrigen Gewebe schon weit differenziert, und das Gallplaster entsteht nur aus dem Phloem. Im Ganzen nehmen die meisten *Cynipiden*-Gallen eine besondere Stellung ein, da hier die ganze Galle aus einem neuen Gewebe entsteht, aus einem Gallplaster, einem Art Callus. Aus diesem Gallplaster entstehen dann durch Differenzierung die verschiedenen Gewebe der Galle. Bei vielen anderen Gallen entstehen die Gallengewebe direct aus den Geweben der infizierten Pflanzenteile wie wir das z. B. so deutlich bei der Entwicklung der Galle von *Lipara lucens* auf *Phragmites communis* gefunden haben ²⁾,

1) M. W. Beyerinck. Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam. Johann Müller 1882.

2) Jenny Reijnvaan und W. Docters van Leeuwen. Die Entwicklung der Galle von *Lipara lucens*. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais 1906. Vol. II. pag. 235.

während die *Erythrina*-galle, wie wir weiter noch sehen werden, ein Übergangsstadium dieser beiden extremen Fälle bildet. Eine Vergleichung ist daher nicht gut durchzuführen.

Bei der Galle von *Aulax Latreilli* auf *Glechoma hederacea* gibt Houard an (Seite 247) dass die Wespe das Ei in das Cambium ablegt. Ob hier, wie bei den von Beyerrinck untersuchten *Cynipiden*-gallen ein echtes Gallplaster entsteht, oder ob sich verschiedene Elemente an der Bildung der Galle beteiligen, ist nicht sicher. Die letzte Ansicht indessen ist nach den Untersuchungen von H. die wahrscheinlichere.

Wir sehen also, dass es mit Schwierigkeiten verknüpft ist die *Erythrina*-galle mit den uns bekannten schon beschriebenen Gallen, die auch entwicklungsgeschichtlich untersucht sind, zu vergleichen; zum Teil liegen von den Gallen, womit sie wahrscheinlich übereinstimmt, wie z. B. von der *Tilia*-Galle nur noch ganz ungenügende Untersuchungen vor.

In der *Erythrina*-galle haben wir eine echte Gefässbündelgalle, die ihrer einfachen Verhältnisse wegen sehr gut als Basis einer weiteren Untersuchung dieser Gallen dienen kann. Die verschiedenen Gefässbündel berühren einander fast nicht, sie bleiben geschieden von einander liegen, man trifft keine üppige secundäre Gewebbildung an, die das Begreifen der Gallenstructur schwieriger machen würde; alles ist deutlich und klar. Wird das Ei abgelegt, dann ändert sich ein Gefässbündel in eine Galle um, werden zwei Gefässbündel infiziert, dann entsteht eine doppelte Galle aus zwei Gefässbündeln u. s. w.

Die Galle entsteht nicht nur aus dem Gefässbündel, sondern auch die Zellen des Rindenparenchyms beteiligen sich dabei. Diese Veränderungen sind aber nicht so wichtig, wie die des Gefässbündels.

Zur Zeit wenn das Ei im Blattstiel abgelegt wird, sind nur die primären Gefäße verholzt, (siehe Figur 10) diese können vom Gallenreiz nicht mehr geändert werden. Alle anderen Gewebe aber, welche unmittelbar in der Umgebung der Larve liegen, Phloem, Cambium und Xylem, stehen unter dem Einfluss des Gallenreizes, und das Cambium selbst wird teilweise von der fressenden Larve vernichtet. All diese Gewebe sind schon differenziert, und beinahe functionsfertig. Es ist nun merkwürdig, dass diese schon differenzierten Gewebe unter dem Einfluss der Larve ein neues Gewebe zu bilden anfangen, und die neuen Zellen, welche aus den drei Gefässbündelabteilungen entstehen, einander gleich sind und ein einheitliches Gewebe bilden, eine Art Embryonalgewebe von kleinen, wenig verschiedenen Zellen. Man kan dieses Gewebe sehr gut mit einem echten Callusgewebe vergleichen, wie z. B. Küster ¹⁾ schon angegeben hat.

Die jungen Zellen eines Callus teilen sich anfangs und bilden zahlreiche neuen Zellen, die einander gleichen, und erst später entwickeln sich unter allerhand äusseren und inneren Factoren andersgebildete Gewebeelemente. Dies geschieht auch unter Einfluss des Gallenreizes. Dieser Gallenreiz arbeitet bei ein und derselben Galle nun immer in gleicher Weise, und aus dem anfänglich homogenen Gewebe entwickeln sich nach einander, auch zeitlich neben einander die verschiedenen Gallengewebe, z. B. die öl- und fetthaltigen Zellen, die Sclerenchymfasern, u. s. w. Wir sehen weiter, dass die Zellen, die bei der Erythrinagalle den homogenen Gallencallus bilden, ursprünglich eine ganz andere Gruppierung ihrer Eigenschaften aufweisen, was aus dem verschiedenen Bau und den Funktionen der Zellen im normalen Fall angenommen werden darf. Diese Gewebe

1) C. Küster. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

bilden nun den homogenen Callus der Galle, und auf diesen Zellen wirkt der Gallenreiz nun differenzierend. Das erste Stadium der Entwicklung dieser Art Gallen können wir also die Wundgewebeperiode nennen, der weitere Teil der Entwicklung ist eine Wachstums- und Differenzierungsperiode. Dieses ist aber nicht überall so deutlich wie bei dieser Galle.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Dipteren- und Lepidopteren Gallen versprechen noch manches in dieser Richtung. Obwohl diese Gallen oft eine wenig complizierte Bauart zeigen, so sind doch ihre Erzeuger im Stande die mannigfaltigsten Veränderungen der infizierten Organe zum Vorschein zu bringen. So weit wir hierzu im Stande sind, werden wir diese Studien der tropischen Gallen verfolgen.

In einem folgenden Artikel werden wir die verschiedenen hier kurz erwähnten theoretischen Fragen eingehender besprechen. Manches findet man in klarer Weise in dem Buche von Küster mehr oder weniger ausführlich besprochen. Wir kommen auch auf diesen Besprechungen zurück so bald reichlicheres Material zu unseren Verfügung steht, und sobald wir noch einige Arbeiten aus Europa bekommen haben. ¹⁾

Wie wir gesehen haben, können sich fast alle Zellen des Gefäßbündels an der Bildung des Gallencallus beteiligen. Die Entwicklung der primären Gefäße ist aber so weit fortgeschritten, dass der Einfluss des Gallenreizes nicht mehr auf sie wirken kann. Merkwürdig ist noch, dass, wenn solche Gefäße beim Wachstum der dar unterliegenden Xylemzellen, die vom Gallenreiz getroffen sind,

1) Besonders würde es uns freuen, wenn verschiedene Autoren, welche in dieser Richtung gearbeitet haben, uns ihre Separate in Tausch gegen die unsrigen senden wollten nach Samarang, Java. Niederländ. Oost-Indiën.

zwischen den Gallencallus zu liegen kommen, die umliegenden Zellen doch auch noch verholzen. Hierbei ist es möglich, dass diese noch nicht verholzten Zellen, die um die primären Gefäße liegen, doch schon zu weit differenziert waren, obschon es microscopisch nicht zu sehen ist, und sie ihren gewöhnlichen Entwicklungsgang auch weiterhin verfolgen, und so zu verholzten Zellen werden. Andererseits wäre es denkbar, dass sie unter Einfluss der schon verholzten Gefäße selber auch noch Holz in ihren Membranen ansetzen, obschon sie ursprünglich durch Einfluss des Gallenreizes zu Zellen des homogenen Gallencallus geworden waren.

Wichtig ist auch bei dieser Galle die Bildung des secundären Nahrungsgewebes. Bei den meisten Gallen leben die Bewohner von den Zellen der in die Galle umgewandelten Gewebe selbst, obschon man speciell unter den Eriophiidien viele Arten findet, welche nur flüssige Nahrung aufnehmen. Bei den höher organisierten Gallen werden besondere Nahrungszellen nicht allein gebildet, sondern auch von den Larven aufgefressen und vielleicht ist bei keiner Art dieses Nahrungsgewebe so stark entwickelt, dass die Larven ohne Neubildung der abgefressenen Zellen den ausgewachsenen Zustand erreichen können. In den meisten Fällen müssen die verzehrten Zellen immer aufs Neue restituiert werden, und dieses geschieht auf verschiedene Weise. Die Zellen, welche nicht weit von den Nahrungszellen entfernt liegen, vermehren sich während der Larvenentwicklung lebhaft durch Teilung. Das kann man speciell bei den Cynipidengallen sehr gut beobachten; schneidet man z. B. eine gut fixierte Galle von *Aulax papaveris*, welche sehr schnell wächst, dann sieht man, dass in den meisten Zellen, die in der Umgebung der Nahrungszellenschicht liegen, verschiedene Teilungsstadien vorkommen. Beyerinck hat eine sehr eigen-

tümliche Nahrungsgewebe-Erneuerung gefunden bei den Gallen von *Dryophanta folii* und *Neuroterus lenticularis*. Die Zellen des Schutzgewebes, welche schon verholzt sind, haben an dem nach der Gallenkammer gerichteten Teile einen kleinen, unverholzten Abschnitt, der thyllenartig anschwellt und so das secundäre Nahrungsgewebe liefert.

Küster giebt an, dass das abgeweidete Zellenmaterial von Gallusähnlichen Wucherungen ersetzt wird. Als Beispiel nennt er die Gallen von *Nematus valisneri*, die Frank ¹⁾ entwicklungsgeschichtlich untersucht hat, doch gerade in diesem Punkte nicht sehr eingehend. Leider nennt Küster keine anderen Beispiele, und uns sind auch keine anderen Fälle aus der Literatur bekannt, soweit uns diese bis jetzt zur Verfügung steht. Wir meinen, dass es darum wichtig sein wird, diese callusähnliche Erneuerung des Nahrungsgewebes etwas ausführlicher zu studieren. In einer anderen Galle, die von einer Lepidoptere gebildet wird, und auf ganz andere Weise entsteht, als die *Erythrinogalle*, haben wir ein sehr gutes Object dafür gefunden; die Beschreibung dieser Galle wird uns Gelegenheit bieten auf diese Fragen noch näher zurück zu kommen. Wenn das secundäre Nahrungsgewebe der *Erythrinogalle* aus den von den Larven übrig gelassenen unverholzten Zellen entsteht, dann bildet sich ein echtes Meristem, dass fortwährend neue Zellen produziert und zwar erfolgt die Zellteilung einfach auf mitotischem Wege.

Bei den Gallen an den Stielen des Hauptblättchens, welche viel dünner sind, frisst die Larve fast alle Zellen auf, hier werden die secundären Nahrungszellen gebildet von echten Calluspropfen, die aus den Markstrahlen entstehen, und nach innen zu auswachsen.

Interessant ist nun, was wir bei einem Stengelbohrer

1) Frank. Krankheiten d. Pflanzen Bd. III, 1896.

von *Erythrina* gefunden haben. Wir verweisen auf die Figuren 4 und 5. Die Raupen einiger Schmetterlingsarten, *Terastia* sp. div., machen grosse Bohrgänge in den jungen Stengeln. Nachdem der Schmetterling diesen Bohrgang verlassen hat, entstehen bei verschiedenen Exemplaren Calluspropfen, die den Kanal oft wieder ausfüllen. Das Mark ist beinahe ganz von den Raupen ausgefressen, und nur ein dünner Zellstreifen ist übrig geblieben. Diese übrig gebliebene Markzellen bilden nun Calluspropfen, wobei wie in Figur 4 und 5 abgebildet ist, wieder ein echtes Meristem auftritt.

Fassen wir zum Schluss die Resultate dieser Untersuchung, auf die später noch einmal ausführlicher eingegangen werden muss, zusammen, dann finden wir folgendes:

1. *Agromyza erythrinae* de Meyere bildet eine Galle auf *Erythrina lithosperma* Miquel.

2. Die Gallen sitzen meistens an der Basis des Blattstieles, etwas oberhalb des verdickten Blattstielfusses, weiter an dem dünneren Teil des Hauptblättchenstieles, und an den Haupt- und primären Seitennerven der Blättchen.

3. Die Galle ist eine echte Gefässbündelgalle.

4. Wahrscheinlich wird das Ei von der Fliege in ein Gefässbündel abgelegt; die Larve frisst einen Kanal von oben nach unten. Die Zellen, welche diesen Kanal umgeben, nämlich Xylem, Cambium und Phloem, bilden ein homogenes Gewebe, eine Art Callus, den wir Gallencallus nennen wollen. Der verholzte Teil wird an der Innenseite gebildet aus dem Xylemteil des infizierten Gefässbündels, und an der Aussenseite von den Zellen, die zwischen Bastfaserkappe und Nahrungsgewebe liegen.

5. Bei den Blattgallen wird die Galle nicht aus dem grössten zu unterst liegenden Gefässbündel gebildet, sondern aus dem obersten, medianen; die Galle wächst jedoch nach unten aus.

6. Das primäre Nahrungsgewebe besteht aus kleinen Zellen, die in Reihen angeordnet sind, welche quer zur Gallenkammerwand stehen.

Zwischen den kleinen Zellen mit kleinen Kernen und mit wenig und trübem Cytoplasma kommen grosse Zellen vor, welche mit Eiweiss und Öl, einige auch mit Stärke gefüllt sind. Die Eiweiss-Ölzellen kommen oft in Gruppen vor.

7. Das primäre Nahrungsgewebe wird nur bei den Gallen des Hauptblättchenstieles und der Nerven ganz verzehrt, bei der anderen Gallenart nur teilweise; bei diesen Gallen entsteht das secundäre Nahrungsgewebe aus Calluswucherungen, welche von den übriggebliebenen primären Nahrungszellen gebildet werden, bei den ersteren wird es aus Calluspropfen gebildet, welche von den Zellen der Markstrahlen geliefert werden. Diese Erneuerungsgewebe wollen wir zusammenfassen unter dem Namen Nahrungscallus.

8. Die Larve frisst vor dem Verpuppen ein Kanal, vom oberen Ende der Galle nach aussen, und schont hierbei die Epidermis, die als zartes Häutchen übrig bleibt. Dann zieht die Larve sich in den unteren Teil der Galle zurück, und verwandelt sich hier in ein kleines Tönnchen, aus dem nach einigen Wochen die Fliege ausschlüpft.

ABKÜRZUNGEN.

b.f. — Bastfasern.	na.pa. — Nahrungsparen-
cal. — Callus.	chym.
cam. — Cambium.	na.g. — Nahrungsgewebe.
col. — Collenchym.	pa. — Parenchym.
ep. — Epidermis.	phl. — Phloem.
h. — Holz.	r.p. — Rindenparenchym.
i.h. — Larvenhöhle.	sch. — Sclerenchym.
mar. — Mark.	s.s. — Schutzhülle.
ma. s. — Markstrahl.	xy. — Xylem.
mer. — Meristem.	xy.g. — Xylem der Galle.

ERKLÄRUNG DER FIGUREN DER TAFEL.

- Fig. 1. Blattstiel von *Erythrina lithosperma* mit zwei Gallen am Unterende; der verdickte Teil ist unterhalb der Galle sichtbar. $\times 1$.
- „ 2. Teil eines Querschnittes durch einen erwachsenen Blattstiel. $\times 190$.
- „ 3. Nahrungscallus aus einer älteren Galle. $\times 190$.
- „ 4. Callus aus einem Bohrgang von *Terastia* sp. in einem *Erythrinastengel*. $\times 190$.
- „ 5. Dasselbe, etwas älteres Stadium. $\times 190$.
- „ 6. *Erythrina*-Blatt mit einer Galle am Fusse des Hauptblättchenstieles, der verdickte Teil ist unverändert oberhalb der Galle sichtbar. $\times 1$.
- „ 7. Aus einem Markstrahl entstandener Calluspropf einer älteren Galle, wie sie in Figur 6 abgebildet ist. $\times 190$.
- „ 8. Teil eines Querschnittes eines eben infizierten Blattstiels. Nur die primären Gefässe verholzt. Auf der linken Seite Bohrkanal einer sehr jungen Larve. bo = Bohrkanal. $\times 190$.
- „ 9. *Agromyza erythrinae* de Meijere. $\times 2$. Nach Cultuurgids Bnd. XI.
- „ 10. Teil des verholzten Gewebes der äusseren Gallenwand. $\times 100$.
- „ 11. Teil eines Querschnittes von der verdickten Stielbasis. $\times 120$.
- „ 12. Nahrungsgewebe einer jungen Galle. Gruppen von Eiweiss- und Öltropfen-haltigen Zellen. $\times 250$.
- „ 13. Zwei grosse Nahrungszellen mit Stärkekörnern. $\times 250$.
- „ 14. Zwischen den kleinen Nahrungszellen einige grössere mit grossen chromatinreichen Kernen, und trübem Cytoplasma. $\times 250$.
- „ 15. Längsschnitt einer Blattstielgalle. $\times 10$.

Kohlensäuretransport in Blättern.

VON

K. ZIJLSTRA.

(Mit Tafel V und VI).

EINLEITUNG.

In seiner Arbeit: „UEBER DEN URSPRUNG DES KOHLENSTOFFS DER PFLANZEN“¹⁾ wird von Moll gezeigt, dass es nur die Kohlensäure der Luft ist, welche die Pflanzen zur Stärkebildung bringt, im Gegensatz zur der noch in jener Zeit von mehreren Physiologen gehegten Meinung, dass auch Kohlensäure aus dem Boden mit dem Wasser zu den Blättern geführt, dort zu Stärkebildung benutzt werden könnte. Es wird in dieser Arbeit bewiesen, dass Pflanzen, deren Wurzeln reichlich Kohlensäure zur Verfügung steht, idem die oberirdischen Teile sich in einer kohlenstofffreien Atmosphäre befinden, in ihren Blättern niemals Stärke bilden können.

Selbst wird durch einige Versuche gezeigt, dass die Wirkung der Kohlensäure eine so lokalisierte ist, dass ein Blattteil in einem kohlenstofffreien Raum keine Stärke bildet, wenn einem benachbarten Teil reichlich Kohlensäuregas zur Verfügung steht.

Diese Versuche wurden ausgeführt mit Blättern von *Cucurbita Pepo*, *Vitis vinifera*, *Cercis siliquastrum*, *Viola suava*, *Polygonum Bistorta* und *Trifolium pratense*. Jedes

1) Moll. Ueber den Ursprung des Kohlenstoffs der Pflanzen. Landwirthschaftliche Jahrbücher, VI, 1877, p. 327—363.

Versuchsblatt war vorher im Finstern entstärkt worden und nachdem an einem kleinen Teil des Blattes konstatiert war, dass alle Stärke verschwunden, wurde der Versuch in der folgenden Weise angestellt.

Zwei gleich grosse Kristallisierschalen wurden mit ihren flach geschliffenen Rändern, die mit Talg bestrichen waren, aufeinander gestellt; es entstand hierdurch ein abgeschlossener Raum, der kohlenstofffrei gehalten wurde durch konzentrierte Kalilauge, welche sich in der unteren Schale befand. Das stärkefreie Versuchsblatt wurde nun zwischen den Rändern der Schalen gelegt, derart, dass die obere Hälfte oder das obere Drittel sich in dem abgeschlossenen Raum befand, während der übrige Blattteil ausserhalb der Schalen blieb. Durch leisen Druck wurde der Schalenraum luftdicht abgeschlossen. Der ganze Apparat wurde nun unter eine grosse Glasglocke gestellt, welche durch Wasser abgesperrt wurde. Der so abgeschlossene Raum enthielt gewöhnliche Luft, welcher 5% Kohlensäure zugesetzt war. Bei dieser Einrichtung des Versuchs befand sich also die Blattspitze in einem kohlenstofffreien Raum, während der übrige Teil des Blattes, dessen Stiel mit seiner Schnittfläche in ein kleines Gefäss mit Wasser gestellt war, von einer sehr kohlenstoffreichen Atmosphäre umgeben war. Nur ein schmaler Blattteil war zwischen den Schalenrändern geklemmt, deren Dicke 3 mm. betrug.

Das Ganze wurde während 6 bis 8 Stunden starkem diffusem Lichte ausgesetzt; nach Verlauf dieser Zeit wurden Spitze und Basis des Blattes an mikroskopischen Querschnitten auf ihrem Stärkegehalt untersucht.

In allen diesen Versuchen stellte es sich heraus, dass die Spitze niemals Stärke gebildet hatte; auch nicht in der unmittelbaren Nähe der Schalenränder. Die Basis des Blattes aber hatte immer sehr viel Stärke gebildet.

Ueber die Ursache dieses sehr eigentümlichen Verhaltens der Versuchsblätter spricht Moll in seiner Abhandlung nicht. Ich stellte mir nun die Aufgabe, diese Ursache zu finden, weil es sich erwarten liess, dass eine solche Untersuchung die Einsicht in das Verhalten des Blattes zu der für das Pflanzenleben so hochwichtigen Kohlensäure fördern könnte, eine Erwartung, in der ich, wie man sehen wird, nicht getäuscht worden bin.

Selbstverständlich war es zur Ausführung meiner Absicht in erster Linie nötig, den Mollschen Versuch zu wiederholen und dabei machte ich zufälligerweise eine Beobachtung, welche zur Lösung der gestellten Frage den Weg zeigte, wie aus der nachfolgenden Beschreibung hervorgehen wird.

Eine Wiederholung des Versuchs mit den auch von Moll benutzten Blättern von *Cucurbita Pepo* und *Polygonum Bistorta* und unter den nämlichen Versuchsbedingungen, überzeugte mich von der Richtigkeit seiner Resultate. Auch in meinen Blättern konnte keine Stärke in der Spitze im kohlenstofffreien Raum nachgewiesen werden, obwohl mir die so bequeme Sachsche Jodprobe, durch Schimper verbessert, zu Dienste stand. Durch diese Stärkereaktion, mittels Jodchloralhydrat, war es viel leichter, eine Uebersicht über die Verbreitung der Stärke im ganzen Blatt zu gewinnen, als durch die mikrochemische Methode, welche Moll damals nur zur Verfügung hatte, weil die makrochemische Jodprobe von Sachs noch nicht bestand.

Als ich aber denselben Versuch anstellte mit einem *Dahliablättchen*, und auch dieses in toto mittels Jodchloralhydrat untersuchte, stellte es sich heraus, dass auch in der Spitze, in dem durch Kalilauge kohlenstofffrei gehaltenen Raum, noch etwas Stärke gebildet war. Zwar nur in der unmittelbaren Nähe des Innenrandes der Kris-

tallisierschalen, aber doch deutlich in den abgeschlossenen Raum hervorspringend, und ebenso tief blauschwarz gefärbt, wie die überaus stärkereiche Basis.

Die durch das Jod schwarzgefärbten Stellen zeigten sich meistens nach der Seite der Blattspitze scharf begrenzt durch grössere Nerven. An anderen Stellen aber, wo keine grössere Nerven vorlagen, verwischte sich die Stärke allmählich; es war dort keine scharfe Begrenzung zu sehen.

Dieses Resultat, das sich wiederholt einstellte, bot Raum für zwei Möglichkeiten:

1. Der Verschluss des Raums zwischen den Kristallisierschalen war unvollkommen, so dass Kohlensäure in diesen Raum hineintreten konnte, wo dieselbe grösstenteils durch die Kalilauge absorbiert wurde, aber teils auch noch zur Stärkebildung in den am nächsten liegenden Blattteilen Anlass geben konnte.

2. Es hatte Kohlensäuretransport stattgefunden in dem Blattgewebe; in diesem Fall würde also, wenigstens für das *Dahlia*blatt, das Gegenteil gelten von dem, was Moll aus seinen Versuchen schloss, nämlich dass Kohlensäuregas, welches einem Teil eines Blattes zur Verfügung gestellt ist, nicht in einem anderen, mit demselben organisch verbundenen Teil reduziert werden kann.

Weil ich den wahren Sachverhalt kennen lernen wollte, lag es nahe, dass ich den obengenannten Versuch anstellen musste mit einem Apparat, der in Hinsicht auf Verschluss und Abwesenheit von Kohlensäure kontrolliert werden konnte, so dass darüber kein Zweifel übrig blieb.

Wenn in einem solchen Apparat das Blatt im kohlensäurefreien Raum dennoch Stärke bildet, so ist man gezwungen, auf einen Kohlensäuretransport im Blattgewebe, von anderen Stellen her, zu schliessen.

Das letztere hat sich aus meinen Untersuchungen ergeben, ohne dass jedoch, wie ich später ausführlicher aus-

einandersetzen werde, die Beobachtungen Molls als unrichtig anzusehen sind. Im Gegenteil, durch meine Untersuchung sind wir imstande, die Resultate Molls zu erklären.

Wir werden sehen, dass ein Kohlensäuretransport zwar in allen Blättern stattfinden kann, aber dass das Transportgebiet in den meisten nur sehr klein ist und zudem die Bedingungen in der Natur derart sind, dass die Pflanze von der Möglichkeit eines Kohlensäuretransports keinen Vorteil haben kann.

Dieses zu beweisen ist die erste Aufgabe meines Aufsatzes. Zweitens aber ist es selbstverständlich, dass, wo wir auf die Möglichkeit eines Kohlensäuretransports unter gewissen Bedingungen zu schliessen haben, sich unmittelbar die Frage aufdringt, wie weit dieser Transport stattfinden kann. Eine Antwort auch auf diese Frage werde ich für einige Fälle geben können.

I. KAPITEL.

Apparate und Untersuchungsmethode.

§ 1. Apparate und deren Anwendung.

Wie in der Einleitung schon gesagt wurde, bedürfte ich eines Apparates, der gestatten würde die Spitze eines Blattes in einem Raum zu halten, der vollkommen gegen Kohlensäure abgeschlossen werden konnte, während die Basis des Blattes in einem kohlen särehaltendem Raum verweilte. Ausserdem war es auch wünschenswert, den Apparat derart einzurichten, dass er die Wahl von Blättern verschiedener Art nicht zu sehr beschränken würde. Man sollte auch dickere Blätter mit vorspringenden Nerven benutzen können. Denn vorspringende Nerven machen es sehr schwierig, in dem ursprünglichen Moll'schen Apparat, die zwei Kristallisierschalen schliessend aufeinander zu kleben. Auf diese Unbequemlichkeit wurde auch schon von Moll hingewiesen. ¹⁾

Schliesslich sollte der Apparat auch ein raches und bequemes Hineinführen der Versuchsblätter gestatten, so dass der Versuch sogleich nach dem Einsammeln der Blätter anfangen könnte, und dieselben also so kurz wie möglich unnatürlichen Bedingungen ausgesetzt sein würden.

Es war nun im Botanischen Laboratorium schon ein Apparat vorhanden, der in den meisten Hinsichten den obigen Anforderungen genügte, und auf Anweisung von Professor Moll angefertigt war. Dieser Apparat bestand

1) Moll, l. c. pag. 338.

aus einem runden Holzbrettchen, mit einem Durchmesser von $17\frac{1}{4}$ cm, auf dessen obere Fläche eine kreisförmige 1 cm tiefe und $1\frac{1}{2}$ cm weite Rinne eingedreht war. Der äussere Durchmesser dieser Rinne betrug $14\frac{1}{4}$ cm. In diese Rinne wurde Quecksilber gegossen. Eine kleine Glasglocke von etwa $\frac{1}{2}$ L Inhalt wurde mit dem Rand in das Quecksilber gestellt. Der Innenraum der Glocke war also durch das Quecksilber abgesperrt und musste kohlenstofffrei gemacht werden durch starke Kalilauge, die in einer kleinen Schale unter die Glocke gestellt wurde. Das Versuchsblatt wurde mit seiner Spitze unter den Rand der Glocke hindurchgeleitet an einer Stelle, wo die Rinne etwas vertieft und oben erweitert war. Die Spitze des Blattes befand sich also im abgeschlossenen Raum unter der Glocke; der Stiel wurde in Wasser getaucht. Der mittlere Teil des Blattes befand sich unter dem Quecksilber.

Um zu untersuchen, ob der Raum unter der Glocke kohlenstofffrei war, wurde neben der Schale mit Kalilauge noch eine Schale mit Barytwasser gestellt. Anwesenheit von Kohlensäure zeigte sich dann sofort durch Trübung des Barytwassers.

Diesem Apparat hafteten aber verschiedene Fehler an. Die mit Kalilauge und Barytwasser gefüllten Schalen unter der Glocke waren sehr hinderlich, wenn der Versuch mit grösseren Blättern angestellt werden sollte. Auch krümmte sich das Holzbrettchen leicht, wenn es benetzt wurde. Zudem war es ziemlich schwierig, beim Anfang des Versuches, wenn die Glasglocke in das Quecksilber gestellt wurde, so viel Luft entweichen zu lassen, dass die Glocke auf den Boden der Rinne zu ruhen kam. Ich erreichte dieses dadurch dass ich eine umgebogene, dünne Glasröhre unter dem Rand der Glocke in der Quecksilberrinne hielt, wenn die Glocke aufgesetzt wurde. Die überflüssige Luft

entwich durch die Röhre. Nachher musste dann diese Röhre wieder entfernt werden.

Das Barytwasser, dass zur Kontrolle der Abwesenheit von Kohlensäure diente, musste bei Benutzung dieses Apparates vorher an der freien Luft in einer offenen Schale unter die Glocke gestellt werden; dadurch trübte die Lösung sich immer schon, bevor die Glocke aufgesetzt worden war. Eine sichere Kontrolle war also in dieser Weise nicht möglich.

Alle diese Schwierigkeiten habe ich vermieden, durch Herstellung eines neuen Apparates, ganz aus Glas angefertigt. Ich werde denselben im Folgenden *Apparat ohne Lüftung* nennen und hier mit Hilfe der untenstehenden schematischen *Figur 1*, welche den Apparat im vertikalen Durchschnitt darstellt, beschreiben.

In einer grossen Petrischale, *a*, deren Durchmesser $15\frac{1}{2}$ cm war, wurde eine kleinere, *b*, mit einem Durchmesser von 9 cm, mittels eines Gemisches von Harz und Wachs festgeklebt, nicht gerade in der Mitte der grossen Schale,

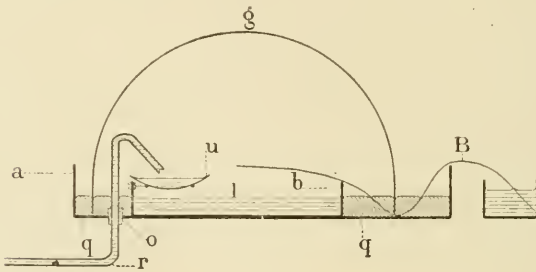


Fig. 1.
Apparat ohne Lüftung.
Erklärung im Text.

sondern etwas exzentrisch. Die kleine Schale war für die Kalilauge *l* bestimmt. Der Raum ringsum der kleinen Schale diente für die Aufnahme des Quecksilbers *q*, welches

eine passende Glasglocke g , mit einem Inhalt von $\frac{1}{2}$ L, unten absperre. Unmittelbar ausserhalb der kleinen Schale, bei o , war der Boden der grossen Schale durchbohrt, um eine zweimal umgebogene Glasröhre r durchzulassen, die mittels eines durchbohrten Korkes in dieser Oeffnung des Bodens befestigt wurde. Diese Röhre endete über einem Uhrglas u in dem kohlenstofffreien Raum und diente dazu, aus einem Reservoir Barytwasser in das schon genannte Uhrglas zu leiten, während der Innenraum der Glasglocke geschlossen blieb. Wenn beim Anfang eines Versuches die Glasglocke aufgesetzt wurde, konnte die überflüssige Luft entweichen durch eine dünne U-förmige Glasröhre, welche unter den Glockenrand geführt und nachher leicht entfernt wurde. Die Röhre r blieb immer mit dem Barytwasserreservoir verbunden.

Das Versuchsblatt B wurde, wie in der *Fig. 1* zu sehen ist, derart in den Apparat gebracht, dass die Blattspitze in den kohlenstofffreien Raum reichte, die Basis aber ganz frei war und mit dem Stiel in einen Wasserbehälter tauchte. Der mittlere Teil des Blattes wurde durch den Glockenrand unter Quecksilber gehalten.

Ueber die kleine Schale b war ein eisernes Drahtnetz gelegt, um die Blattspitze gegen eine Berührung mit der Kalilauge zu schützen.

Der ganze Apparat wurde nun auf einen eisernen Dreifuss in eine grosse, flache, Porzellanschale mit Wasser gestellt und unter eine Glasglocke von gut 38 L Inhalt, welche auf 3 Duritscheibchen ruhte. Das Wasser der Porzellanschale sperrte die grosse Glocke unten ab.

Es wurde nun untersucht, ob die kleine Glocke kohlenstofffrei war, wenn die kleine Petrischale Kalilauge enthielt. Der Apparat wurde fertiggestellt, aber noch kein Barytwasser zugeführt. Nach 40 Minuten wurde Barytwasser in das Uhrglas getropft, und unter die grosse

Glocke Kohlensäure geführt zu einem Betrag von 5 %.
Siebzehn Stunden später war das Barytwasser noch ganz klar, so dass man sicher sein kann, dass der durch Quecksilber abgeschlossene Raum genügend kohlenstofffrei gehalten wird.

Als einen weiteren Beweis dafür darf ich noch das Folgende anführen. Ein stärkefreies Blättchen von *Dahlia Yuarezii* wurde mit seinem Stiel in ein kleines Gefäss mit ausgekochtem Wasser gestellt und ganz unter die kleine Glocke des Apparates gebracht. Das Wassergefässchen stand in der Kalilauge enthaltenden Schale. Während einer Stunde wurde der Apparat nun durch schwarzes Papier verdunkelt, um der anfänglich noch anwesenden Kohlensäure Gelegenheit zu geben absorbiert zu werden, ohne dass das Blatt dieselbe vorher reduzieren könnte. Nach Verlauf dieser Stunde wurde das Papier entfernt und das Blatt starkem diffussem Lichte ausgesetzt. Es wurde zur selben Zeit Barytwasser in das Uhrglas geleitet. Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden wurde der Versuch beendet. Die Temperatur war fortwährend ungefähr 19° C. geblieben. Das Blättchen sah ganz normal aus. Das Barytwasser war äusserst schwach angelauten.

Nach Untersuchung mittels der schon in der Einleitung erwähnten Jodchloralmethode stellte es sich heraus, dass keine Spur von Stärke in dem Blättchen gebildet worden war, während ein ähnliches Kontrolleblättchen an der freien Luft, auch mit dem Stiel in Wasser gestellt, ziemlich viel Stärke gebildet hatte.

Mit diesem Apparat wurden viele gelungene Versuche gemacht; dabei zeigte sich aber bald eine lästige Unvollkommenheit desselben. Wenn die Basis des Blattes in Luft mit 5 % Kohlensäure verweilen sollte, wurde das Sperrwasser der grossen Glocke zuerst aufgesogen bis zu einer vorher bestimmten Marke an dieser Glocke und dann

soviel Kohlensäure unter die Glocke geleitet, bis das Sperrwasser wieder auf das ursprüngliche Niveau zurückgekommen war (Moll. *Landw. Jahrb. VI, p. 346*). Durch das Aufsaugen des Sperrwassers aber wurde der Luftdruck in der grossen Glocke so gering, dass die kleine Glocke bisweilen aufgehoben wurde und auf diese Weise eine Kommunikation zustande kam zwischen dem kohlensäurefreien und dem kohlensäurereichen Raum. Dasselbe geschah bisweilen auch, wenn die Aussentemperatur stieg, wobei

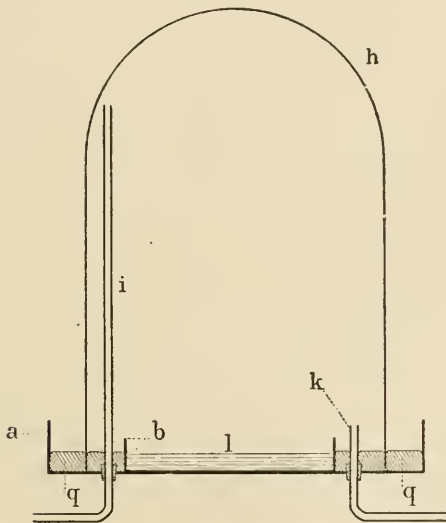


Fig. 2.
Apparat mit Lüftung.
Erklärung im Text.

die Temperatur in der kleinen Glocke immer höher wurde als unter der grossen.

Es wurde nun diese Schwierigkeit beseitigt durch die Herstellung eines neuen *Apparates mit Lüftung*, dessen schematische Darstellung man in *Fig. 2* sieht. Die inein-

ander gekitteten Petrischalen *a* und *b* des Apparates ohne Lüftung, zur Aufnahme des Quecksilbers *q* bezw. der Kalilauge *l*, wurden behalten. Der Boden der Schale *a* hatte aber zwei Durchbohrungen; durch jede wurde eine Glasröhre geführt und mittels eines durchbohrten Korkes in die Oeffnung befestigt. Die eine Röhre *i* war lang und reichte bis oben in die durch Quecksilber abgesperrte Glasglocke *h* von 3,2 L Inhalt. Zugleich wurde an dieser Röhre mittels eines doppelt durchlöchernten Korkes ein Thermometer befestigt. Die andere Röhre *k* aber endete sogleich über dem Quecksilber.

Das Unterende der Röhre *i* wurde durch einen Kautschukschlauch mit einer kleinen Waschflasche mit klarem Barytwasser, und diese Waschflasche mit zwei, Kaliumhydroxydstäbchen enthaltenden, Absorptionsröhren verbunden. Die Röhre *k* führte nach einem Aspirator, der durch eine Waschflasche mit konzentrierter Kalilauge vom Apparat getrennt war.

Dieser Apparat mit Lüftung befand sich auf einem kleinen hölzernen Dreifuss in der obengenannten grossen Porzellanschale, so dass er, wenn nötig, auf dieselbe Weise, wie oben beim Apparat ohne Lüftung besprochen wurde, von kohlenensäurereicher Luft umgeben werden konnte. In diesem Fall wurde die grosse Glasglocke, die auch beim letztgenannten Apparat benutzt worden war, über den Apparat mit Lüftung gestülpt. Der Aspirator, die Waschflaschen und die Absorptionsröhren blieben natürlich ausserhalb der grossen Glocke.

Wenn nun die kleine Glocke in das Quecksilber gesetzt wurde, konnte mittels des Aspirators Aussenluft durch den Apparat gesaugt werden. Die eintretende Luft wurde dabei zuerst von Kohlensäure befreit durch die Kaliumhydroxyd haltenden Röhren und musste nachher die Waschflasche mit klarem Barytwasser passieren; hierdurch

wurde also kontrolliert, ob die in die kleine Glocke eintretende Luft wirklich kohlenstofffrei war.

Es wurde nun bei diesem Apparat untersucht, ob die Absorptionseinrichtung genügte um die durchgesaugte Luft von Kohlensäure zu befreien. Dazu wurde der Apparat wie zu einem Assimilationsversuch fertiggestellt, aber ohne die grosse Glocke. Während $3\frac{1}{2}$ Stunden wurde nun durch den Aspirator 5 L Luft durchgesaugt: das Barytwasser in der Waschflasche blieb dabei ganz klar. Sicherheitshalber wurde nun noch eine Absorptionsröhre mit KOH-stäbchen an die zwei anderen hinzugefügt und sodann noch während gut zwei Stunden $2\frac{2}{3}$ L Luft durchgesaugt. Auch jetzt war das Barytwasser noch völlig klar, während sich in einer Probierröhre mit Barytwasser, zur Kontrolle an der freien Luft gestellt, in derselben Zeit reichlich Baryumcarbonat gebildet hatte.

Figur 1, Tafel V gibt eine Photographie des Apparates mit Lüftung; die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung, wie in der *Textfigur 2*. An der Abfuhröhre sieht man ein Thermometer befestigt. Ein *Salix*-blatt befindet sich mit seinem mittleren Teil unter dem Quecksilber. Der Apparat steht auf dem hölzernen Dreifuss *f*.

Die Einführung eines Versuchsblattes in den Apparat geschah in der folgenden Weise. Die kleine Glasglocke wurde entfernt, nachdem zuvor die Verbindung des Apparates mit der Kaliwaschflasche gelöst war; es war dies notwendig, weil sonst beim Aufheben der Glocke Kalilauge aus der Waschflasche zurückgesaugt wäre, oder andernfalls zu schnell Luft durch die Absorptionsapparate ströme, so dass dann das Barytwasser getrübt wäre. Das Blatt wurde nun mit seinem mittleren Teil auf das Quecksilber gelegt, die Spitze auf das Drahtnetz der KOH-schale. Dann wurde die kleine Glasglocke aufgesetzt, wobei die überflüssige Luft durch die offene Abfuhröhre entwich. Durch

das Gewicht der Glocke wurde der mittlere Teil des Blattes unter das Quecksilber gedrückt, bis auf den Boden der grossen Schale. Nachher wurde der Apparat wieder mit der Waschflasche des Aspirators verbunden und also der Raum, in dem die Blattspitze verweilte, gegen den Zutritt von Kohlensäure abgeschlossen.

Um die Basis des Blattes in einen kohlenstoffreicheren Raum zu bringen, wurde eine grosse Glasglocke von 38,2 L Inhalt über den Apparat gesetzt und unten durch Wasser abgesperrt. Oben habe ich schon besprochen, wie die Kohlensäure zugeführt wurde. Wenn ich nun beim Aufsaugen des Sperrwassers den Aspirator in Wirkung setzte, wurde dadurch der Luftdruck in der kleinen Glocke etwas verringert, so dass er ungefähr in Gleichgewicht kam mit dem Druck unter der grossen Glocke. Auf diese Weise war es möglich, das Wasser bis zu einer solchen Höhe ohne Gefahr aufzusaugen, dass 2,5 bis 3 % Kohlensäure zugefügt werden konnte.

Die Versuche mit dem Apparat ohne Lüftung wurden ausgeführt in einem für physiologische Versuche eingerichteten Gewächshaus an der Westseite des Botanischen Laboratoriums. Das Licht hatte hier Zutritt von oben, vom Westen und vom Norden. Direktes Sonnenlicht wurde abgehalten durch Schirme von sehr dünnem weissem Papier, welche vor dem Apparat aufgehängt wurden. Die Temperatur im Gewächshaus wurde durch ein registrierendes Thermometer aufgezeichnet.

Mit dem Apparate mit Lüftung fanden die Versuche statt auf dem Perron an der Nordseite des Laboratoriums, in der freien Luft. Das direkte Sonnenlicht hatte hier von ungefähr 1³⁰ Uhr nm ab Zutritt. Die direkten Sonnenstrahlen wurden hier abgehalten durch einen Schirm von weissem Pergamentpapier, welches mit Mohnöl bestrichen war; dadurch wurde es durchsichtiger und zugleich konnte

es den Regen vertragen. Die Aussentemperatur wurde auch hier durch ein registrirendes Thermometer bestimmt.

Die grosse Glasglocke musste immer gut befestigt werden um zu verhindern, dass dieselbe durch den Wind umgestossen werden könnte. Zu diesem Zweck wurde oben um die Glocke ein starker Messingdraht gelegt und an zwei Stativen befestigt, welche fest verbunden waren mit dem Tisch, auf dem die ganze Einrichtung stand.

§ 2. Ueber den Einfluss des Quecksilbers auf die Blätter.

Sowohl in meinem Apparat mit Lüftung wie in jenem ohne Lüftung war nun noch eine nicht gering zu schätzende Fehlerquelle vorhanden. Es entwickelte sich nämlich in beiden Apparaten Quecksilberdampf, der seiner Giftigkeit wegen sehr störend bei den Assimilationsversuchen wirken konnte. Inwieweit mit diesem Faktor zu rechnen war, habe ich möglichst genau untersucht. Zu diesem Zweck habe ich die Assimilation in Quecksilberdampf haltender Luft verglichen mit derselben unter solchen Bedingungen, dass von einer Schädigung durch diesen Dampf keine Rede sein konnte.

In mehreren Fällen hatte ich wahrgenommen, dass die in die kleine Glocke reichende Blattspitze während des Versuchs mehr oder weniger braune Flecken bekam. Diese Flecken sind charakteristisch für die Quecksilbervergiftung. Zwar habe ich niemals in meinen Versuchen ein Unterbleiben der Stärkebildung infolge des Quecksilberdampfes beobachtet, und wird auch von Boussingault ¹⁾ eingestanden, dass Blätter in Quecksilberdampf enthalten-

1) Boussingault. *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, IV, 1868, p. 342.

der Luft assimilieren können, obwohl sie nach 2-tägigem Verweilen im Dunkeln in derselben dieses Vermögen eingebüsst haben. Sicherheitshalber habe ich aber solche Versuche, in denen die Blätter durch Quecksilberdampf verletzt worden waren, oder wo die Möglichkeit dazu vorhanden war, später kontrolliert durch Versuche, in denen kein Quecksilberdampf mit im Spiele sein konnte.

Das gewöhnliche Mittel, bei physiologischen Versuchen die Pflanzenteile gegen Quecksilberdampf zu schützen, ist eine Wasserschicht auf dem Quecksilber. Dieses einfache Mittel habe ich auch in mehreren Versuchen angewendet, aber dadurch entstand die Unannehmlichkeit, dass eben derjenige Teil der Blattspitze, in dem an erster Stelle Stärkebildung erwartet werden konnte, durch die Benetzung ganz anderen Bedingungen ausgesetzt war, als der übrige Teil.

Ich war deshalb gezwungen eine andere Methode zu suchen und meinte anfangs, eine solche gefunden zu haben in den Angaben Boussingaults in seiner Agromomie ¹⁾, wo er mitteilt, dass Pflanzen, die sich in einem geschlossenen Raum befanden, in dem auch eine Schale mit Quecksilber gestellt war, nicht von Quecksilberdampf angegriffen wurden, wenn man nur zugleich in den Raum auch Schwefelblumen an die Wand klebte. In seinen Versuchen wurde eine Pflanze unter eine Glasglocke von 10 L Inhalt gestellt. Unter dieser Glocke befand sich auch Quecksilber, dessen Oberfläche 40 qcm betrug. Die Innenwand der Glocke war über eine Oberfläche von 100 qcm mit Schwefelblumen beklebt. Eine Menthapflanze war in dieser Glocke nach 12 Tagen noch ganz unverletzt, während in einem Kontrollversuch, wo kein Schwefel im Apparat war, die Blätter schon nach 52 Stunden ganz verdorben waren. Gleiche Resultate erhielt Boussin-

1) Boussingault. l. c. p. 347, 348.

gault mit Pfirsichzweigen und Flachspflanzen. Die Gegenwart von Schwefel neutralisierte die verderbliche Wirkung des Quecksilbers. Auch eine Menthapflanze, welche in feuchtem Zustande mit Schwefelblumen bestreut und dann unter eine Glasglocke gestellt wurde, unter der sich auch Quecksilber befand, zeigte nach 15 Tagen noch keine Beschädigung.

Die Erklärung dieser Erscheinung wird von Boussingault gesucht in der Bildung von Quecksilbersulfide, so dass kein freier Quecksilberdampf übrig bliebe, der die Pflanze beschädigen könnte ¹⁾.

Diese Schwefelmethode schien mir zuerst sehr bequem, und in meinen Apparaten gut anwendbar. Als ich aber die Untersuchungen Boussingaults nachprüfte, konnte ich keine so günstige Resultate bekommen. Von meinen Versuchen werde ich einige mitteilen.

1. Zuerst habe ich einen Versuch angestellt mit abgeschnittenen Blättern von *Aster macrophyllus*, *Polygonum Bistorta*, *Sambucus nigra* und *Aesculus Pavia*.

Die Blätter dieser vier Pflanzen wurden zusammen, alle mit dem Stiel in einer kleinen Flasche mit Wasser, in eine weite Flasche von $3\frac{1}{2}$ L Inhalt gestellt. Auf dem Boden dieser Flasche stand eine Schale mit Quecksilber; die Oberfläche des Metalls mass ungefähr 30 qcm. Neben der Quecksilberschale stand eine Schale mit Schwefelblumen. Die Schwefeloberfläche war ungefähr 100 qcm.

Neben der Versuchsflasche stand eine zweite, die Kontrolleflasche, mit gleichem Inhalt, allein ohne Schwefel.

Beide Flaschen waren mit dem Stöpsel geschlossen und standen im Zimmer in schwachem Lichte.

Nach einem Tage zeigten alle Blätter starke Quecksilberbeschädigung in der Form von brauner Verfärbung:

1) Boussingault. l. c. p. 355.

die Blätter in der Versuchsflasche mit Schwefel waren nur etwas weniger angegriffen, als dieselben in der Kontrollflasche.

Blätter derselben Pflanzen, in einer Flasche, in der ein Behälter mit, von einer Wasserschicht bedecktem Quecksilber stand, waren nach 9 Tagen noch völlig normal.

2. Versuch mit Blättern von *Aster macrophyllus* (diese Pflanze hatte sich als sehr empfindlich gegen Quecksilberdampf gezeigt).

a. Ein Blatt in einer Flasche von $3\frac{1}{2}$ L Inhalt. Auf dem Boden der Flasche Quecksilber mit einer Oberfläche von 40 qcm. In der Flasche stand eine Glasplatte von 150 qcm, an der einen Seite mit frisch gefälltem Schwefel bestrichen.

β. Ein Blatt in einer auf gleiche Weise beschickten Flasche. Statt des gefällten Schwefels aber gewöhnliche Schwefelblumen (sublimiert) auf der Glasplatte.

γ. Ein Blatt in einer Flasche, in der sich von Wasser bedecktes Quecksilber befand. Kein Schwefel.

In jeder Flasche stand das Blatt mit dem Stiel in einem Wasserbehälter. Die Flaschen waren geschlossen und standen im Zimmer in schwachem Lichte.

Nach einem Tage war schon an den Blättern α und β Quecksilberbeschädigung sichtbar, während Blatt γ normal blieb.

Nach 5 Tagen war Blatt α teilweise braun, Blatt β aber ganz schwarzbraun. Blatt γ war noch völlig normal.

Pflanzen von *Linum usitatissimum*, denselben Bedingungen ausgesetzt, wie die eben genannten Asterblätter, waren schon nach 2 Tagen vom Quecksilberdampf angegriffen, obwohl sie in den Boussingaultschen Versuchen in Gegenwart von Schwefel ganz unversehrt geblieben waren.

3. Versuche mit Blättern von *Aster macrophyllus* und *Dahlia Yuarezii*, auf gleiche Weise wie der vorige Versuch. Die Quecksilberoberflächen in den Flaschen waren hier

ungefähr 20 qcm. Die Schwefeloberfläche in der einen Flasche war aber sehr gross gemacht. In einer erwärmten 10% Gelatinelösung wurde Schwefelmilch aufgerührt, so dass eine homogene Emulsion entstand. Hiermit wurden Papierstreifen von 700 qcm Oberfläche getränkt und dieselben dann zum Trocknen aufgehängt. Als ich diese getrockneten Papierstreifen in die Flasche stellte, waren dort also grosse mit fein verteiltem Schwefel bedeckte Oberflächen vorhanden.

a. In der ersten Flasche, neben den beiden Versuchsblättern, eine Schale mit Quecksilber und 3 Papierstreifen mit Schwefel.

β. In der zweiten Flasche, neben den Versuchsblättern, nur eine Schale mit Quecksilber. Kein Schwefel.

γ. In der dritten Flasche nur die Versuchsblätter. Kein Quecksilber oder Schwefel.

Die Flaschen waren geschlossen und standen im Zimmer in schwachem Licht.

Schon nach einem Tagen waren die Blätter *a* und *β* von Quecksilberdampf angegriffen und braunfleckig. Die Blätter *β* aber viel stärker beschädigt als *a*. In der Flasche *γ* waren die Blätter aber ganz normal.

4. In einer geschlossenen Flasche, mit Quecksilber auf dem Boden, befand sich ein Blatt von *Aster macrophyllus*, mit dem Stiel in einem kleinen Wasserbehälter. Das Blatt war in feuchtem Zustand beiderseits mit Schwefelblumen bestreut. Der Schwefel blieb gut an der Blattoberfläche haften.

Zur Kontrolle eine Zweite Flasche, auch mit Quecksilber auf den Boden, in der sich ein *Aster*blatt ohne Schwefel befand. Schon nach 16 Stunden waren in beiden Flaschen die Blätter braunfleckig, ohne merkbaren Unterschied.

Aus diesen vier Versuchen sehen wir zwar, dass der Schwefel einen gewissen Schutz gegen Quecksilberdampf geben kann, aber die schützende Wirkung ist sehr unvollkommen. Und wenn auch der Schwefel bessere Resultate gegeben hätte, so wäre doch noch den unter Quecksilber getauchten Blattteilen in meinen Versuchen nicht geholfen gewesen sein; denn, wie wir weiter unten sehen werden, ist auch der blosser Kontakt mit dem Quecksilber schon schädlich für das Blatt.

Ganz sicher aber wird selbst ein sehr empfindliches Blatt gegen Quecksilberdampf geschützt, wenn man es bestreicht mit einer dünnen Schicht eines Gemenges von einem Teil gebleichten Bienenwachs mit drei Teilen Cacaobutter, welches von Stahl¹⁾ benutzt wurde um die Stomata zu schliessen, und von ihm *Cacaowachs* genannt ist.

Von einem Blatt von *Aster marcophyllus* habe ich die eine Längshälfte beiderseits mit Cacaowachs bestrichen; es wurde im geschmolzenen Zustande mit einem Pinsel über das Blatt gestrichen und dann, um eine vollkommen abschliessende Schicht zu erhalten, mit den Fingern sanft eingerieben. Das Blatt wurde nun, mit dem Stiel in einer kleinen Wasserflasche, in eine grosse Flasche gestellt, in der sich auch eine Schale mit Quecksilber befand. Dann wurde die Flasche geschlossen und in schwachem Licht im Zimmer stehen gelassen.

Nach 24 Stunden war die unbestrichene Blatthälfte schon ganz braun, während die mit Cacaowachs bestrichene Hälfte dagegen noch ganz normal war; nach weiteren 24 Stunden war diese letztere Hälfte noch ganz unverletzt.

In Cacaowachs haben wir also ein Mittel, das sich

1) Stahl. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitung, 52, 1894, p. 129.

sehr bequem anwenden lässt, wenn es gilt ein Blatt, das trocken gehalten werden muss, gegen die schädigende Wirkung des Quecksilberdampfes zu schützen.

Wie oben schon erwähnt ist, wirkt nicht nur der Dampf des Quecksilbers, sondern auch die direkte Berührung des Metalls schädlich auf das Blatt ein. Ich hatte einige Male bei einem *Sambucus*blättchen beobachtet, dass auch der in Quecksilber getauchte mittlere Teil während des Versuchs braune Flecken bekommen hatte. Selbst wenn nach einem Versuch keine Flecken in diesem Teil zu sehen waren, konnte ich nicht sicher sein, dass das Blattgewebe doch nicht schon gelitten hatte. Das stellte sich auch heraus, bei einem Blatt von *Aster macrophyllus* und einem Blättchen von *Aesculus Pavia*.

Nachdem diese Blätter während eines Versuchs mit ihrem mittleren Teil unter Quecksilber getaucht gewesen waren, zeigten sie sich scheinbar ganz normal und unverletzt. Nun wurden sie gut im Wasser abgespült, so dass kein Quecksilber an der Oberfläche haften blieb, und dann mit dem Stiel in Wasser gestellt. Nach ungefähr zwei Stunden waren die mittleren Teile braunfleckig geworden. Das Quecksilber hatte also doch schon seine Wirkung getan. Auch hier war Bestreichen mit Cacaowachs ein gutes Mittel, wie der nachfolgende Versuch zeigt.

Der mittlere Teil eines Blättchens von *Sambucus nigra* wurde beiderseits mit Cacaowachs bestrichen und nachher während 47 Stunden unter Quecksilber getaucht. Basis und Spitze ragten aus dem Quecksilber hervor. Nach diesen 47 Stunden wurde das Blättchen aus dem Quecksilber genommen, vom Cacaowachs gereinigt ¹⁾ und mit dem Stiel

1) Das Cacaowachs wurde entfernt durch Biegung der Blattscheibe in kaltem Wasser; es löst sich dann leicht in grossen Stücken von der Blattoberfläche ab. Vergl. STAHL, l. c. p. 129.

in Wasser gestellt. Das Blättchen war noch ganz normal. Selbst 3 Tage später war es noch völlig frisch und zeigte keine Spur des Einflusses des Quecksilbers.

In den meisten Fällen wurde in dem Apparat mit Lüftung die Verdampfung des Quecksilbers verhindert durch eine auf das Quecksilber gegossene Wasserschicht. Das Versuchsblatt verweilte unter diesen Bedingungen, soweit es aus dem Quecksilber hervorragte, in einer quecksilberdampffreien Atmosphäre, während es, wo es mit dem Metall in Berührung war, durch eine Cacaowachsschicht geschützt wurde.

§ 3. Behandlung der Versuchsblätter.

Die Versuchsblätter mussten natürlich stärkefrei in den Apparat gebracht werden. Es wurde die Stärke immer aus den Blättern entfernt, bevor dieselben von der Pflanze abgetrennt wurden. Gut ausgewachsene, gesunde, unverletzte Blätter wurden für die Versuche ausgewählt; wo es sich um eine Vergleichung zweier Blätter handelte, wurde dafür gesorgt, dass dieselben gleichaltrig und auch sonst möglichst gleich waren. Die ausgewählten Blätter wurden ann in schwarzen Papiersäckchen eingehüllt, welche mittels Stecknadeln geschlossen und um den Blattstiel oder um den Zweig befestigt wurden. Gewöhnlich waren nach ein- bis zweitägigem Verweilen in diesen dunklen Säckchen die Blätter stärkefrei; bisweilen aber waren mehrere Tage nötig um die Stärke zum Verschwinden zu bringen.

Vor jeden Versuch wurde stets ein Längsstreifen vom Versuchsblatt abgetrennt, um zu untersuchen, ob alle Stärke verschwunden war. Dieser Streifen wurde auf gleiche Weise behandelt wie der übrige Blattteil nach den Versuch.

Nach dem Versuch wurde das Versuchsblatt 2 bis 5 Minuten in siedendes Wasser gelegt und gleich nachher

in siedendem konzentriertem Alkohol anfärbt. Es wurde dieser Alkohol meist angesäuert ¹⁾ durch etwa 10 Tropfen konzentrierte Salzsäure pro Liter, wodurch ein sehr rasches vollkommenes Entfärben zustande kam, selbst bei Blättern mit gut entwickelter Cuticula. Wird der Alkohol nicht angesäuert, so entfärben sich viele Blätter nicht vollständig, sondern nehmen eine bräunliche Farbe an.

Sobald das Blatt weiss geworden war, wurde der Alkohol abgegossen und durch kaltes Wasser ersetzt. Das durch den Alkohol sehr spröde gewordene Blatt wurde dadurch schnell aufgeweicht und konnte also ohne Gefahr weiter behandelt werden.

Um die Stärke nachzuweisen, wurde nun das Blatt, nach der Schimperschen ²⁾ Methode, in eine Jodchloralhydratlösung gelegt, welche hergestellt war durch Sättigung mit Jod einer Lösung von 5 Teilen Chloralhydrat in 3 Teilen Wasser. Mit dieser Konzentration der Chloralhydratlösung, die sich, zwar nur wenig, von der Schimperschen Lösung (8 Chloralhydrat, 5 Wasser) unterscheidet, bekam ich die besten Resultate. Wenn Stärke im Blatt vorhanden war, zeigte sie sich sehr bald und zudem wurde das Blatt so durchsichtig, dass es auch in toto unter dem Mikroskop, selbst bei stärkerer Vergrößerung untersucht werden konnte.

1) De Vries. Maandbl. v. Natuurwetensch., 13e Jrg. 1886, p. 4.

2) Schimper. Bot. Zeitung, 1885, Bd. 43, p. 739.

II. KAPITEL.

Stärkebildung in einem Blatteil, dem keine Kohlensäure von aussen her zur Verfügung steht.

Mit den im Kapitel I beschriebenen Apparaten mit und ohne Lüftung war ich nun imstande, den in der Einleitung besprochenen Versuch Molls, zu wiederholen, indem sich die Blattspitze in einem Raum mit Kalilauge, die Basis aber in einer kohlenensäurehaltigen Atmosphäre befand. In diesen Apparaten ist, wie ich oben gezeigt habe der Zweifel ausgeschlossen, dass der mit Kalilauge beschickte Raum vielleicht noch freie Kohlensäure enthalten könnte.

An erster Stelle werde ich einige Versuche mitteilen die einesteils mit dem Apparate ohne Lüftung, andernteils mit dem Apparate mit Lüftung angestellt worden sind, und wo die Basis des Blattes sich in einer kohlenäurereichen Atmosphäre, oder auch wohl in gewöhnlicher Luft befand. Der mittlere Teil befand sich in diesen Versuchen unter trockenem Quecksilber. Die Spitze in dem kohlenäurefreien Raum befand sich also in einer mit Quecksilberdampf gesättigten Atmosphäre.

Es folgen weitere Versuche mit dem Apparate mit Lüftung, in welchen Wasser auf das Quecksilber gegossen war, und die Einwirkung des Quecksilberdampfes auszuschalten. Uebrigens war die Versuchsanstellung dieselbe wie in den vorhergehenden. Die Basis des Blattes befand sich in einer Atmosphäre mit $2\frac{1}{2}\%$ Kohlensäure.

Um nun auch noch den Einfluss des Quecksilberkon-

taktes auszuschalten, habe ich gleiche Versuche angestellt wie die letztgenannten, nur insofern abgeändert, dass der mittlere Teil des Blattes, der sonst mit dem Quecksilber in Berührung war, nun mit Cacaowachs bestrichen und eingerieben wurde.

Eine Vergleichung dieser Versuchsserien lehrt, dass die Quecksilberbeschädigung durch direkte Berührung mit dem Metall während der Versuchszeit keineswegs gross sein kann. Zudem lässt sich das auch ableiten aus einem Versuch, eigens zu diesem Zweck angestellt, in dem die eine Längshälfte des mittleren Blattteils mit Cacaowachs eingerieben war, die andere Hälfte aber direkt durch das Quecksilber berührt wurde. (Vergl. Versuch XIV.)

§ 1.

Versuche mit den Apparaten mit und ohne Lüftung, in denen das Quecksilber trocken war.

VERSUCH I.

Dahlia Yuarezii Hort.

29 September 1905. Apparat ohne Lüftung; im Gewächshaus.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 3 Uhr nm.

Temperatur im Gewächshaus zwischen 18° und 23° C.

Es wurde ein stärkefreies Blättchen in den Apparat gebracht. Die Spitze im kohlenstofffreien Raum; die Basis in der freien Luft; der Blattstiel in Wasser. Während der ersten Stunde wurde die kleine Glocke durch schwarzes Papier verdunkelt, so dass die noch in der Glocke vorhandene Kohlensäure nicht von der Blattspitze reduziert, aber durch die Kalilauge absorbiert werden konnte.

Nach dieser Stunde wurde das schwarze Papier entfernt,

und die Blattbasis von 5% Kohlensäure enthaltender Luft umgeben. Es wurde Barytwasser in das Uhrglas in der kleinen Glocke getropft.

Am Ende des Versuchs war das Barytwasser sehr schwach angelaufen. Das Blatt, das nichts Besonderes zeigte, wurde nun der Stärkereaktion unterworfen in der Weise, wie im Kapitel I besprochen worden ist.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, Stärke gebildet, in einem etwa 3 mm breiten Streifchen; an dem Quecksilber geradlinig begrenzt; an der vom Quecksilber abgekehrten Seite durch grössere Nerven begrenzt und dadurch gesägt aussehend. Weiter in der Spitze gar keine Stärke gebildet; in der Basis, in der 5% Kohlensäure enthaltenden Luft aber sehr viel Stärke.

VERSUCH II.

Dahlia Yuarezii Hort.

5 Oktober 1905. Apparat ohne Lüftung: im Gewächshaus. Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 3 Uhr mm.

Temperatur im Gewächshaus zwischen 15° und 18° C.

Es wurde ein stärkefreies Blättchen in den Apparat gebracht. Die Spitze im kohlenstofffreien Raum: die Basis in der Luft; der Blattstiel im Wasser. Während der ersten Stunde wurde die kleine Glocke verdunkelt wie im Versuch I. Dann wurde das schwarze Papier entfernt. Die grosse Glocke wurde weggelassen, so dass die Blattbasis in gewöhnlicher Luft blieb. Es wurde Barytwasser in das Uhrglas getropft. Am Ende des Versuchs war das Barytwasser sehr schwach angelaufen. Blatt ganz frisch; es wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, Stärke gebildet, in einem 2 bis 3 mm breiten Streifchen.

Begrenzung dieses Streifchens *wie in Versuch I*. Weiter in der Spitze gar keine Stärke. In der Basis ziemlich viel Stärke gebildet.

VERSUCH III.

Dahlia Yuarezii Hort.

21 September 1906. Apparat ohne Lüftung; im Gewächshaus.

Versuchsdauer von 3 Uhr nm bis 5 Uhr nm.

Temperatur in der grossen Glasglocke fortwährend ungefähr 26° C.

Es wurde ein stärkefreies Blättchen in den Apparat gebracht, wie in den vorigen Versuchen. Die Basis sogleich von 5 % Kohlensäure enthaltender Luft umgeben, und der ganze Apparat, ohne vorherige Verdunkelung, sogleich beleuchtet.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch ganz frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *Stärkestreifchen*, wie in den Versuchen I und II. Weiter in der Spitze keine Stärke. In der Basis ziemlich viel Stärke gebildet, gleichmässig verbreitet.

VERSUCH IV.

Dahlia Yuarezii Hort.

22 September 1906. Apparat ohne Lüftung; im Gewächshaus.

Versuchsdauer von 10⁴⁵ Uhr vm bis 3⁴⁵ Uhr nm.

Temperatur in der grossen Glocke zwischen 18½° und 29° C.

Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet, bei derselben Versuchseinrichtung wie im Versuch III.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Dasselbe wie im Versuch III, nur mehr Stärke gebildet; das heisst, die stärkehaltende Basis und das Stärkestreifchen in der Spitze des Blattes waren viel dunkler gefärbt durch das Jod. Das Stärkestreifchen in der Spitze aber *nicht breiter*.

VERSUCH V.

Aster macrophyllus L.

23 Mai 1908. Apparat mit Lüftung; auf dem Perron.

Versuchsdauer von 12¹⁵ Uhr nm bis 4¹⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 14° und 20° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 18° und 24° C.

Es wurde ein stärkefreies Blatt verwendet. Spitze im kohlenstofffreien Raum; der mittlere Teil unter Quecksilber; die Basis in der freien Luft; der Blattstiel im Wasser. Die grosse Glocke wurde nicht benutzt.

Am Ende des Versuchs war 4½ L Luft durch den Apparat gesaugt. Das Blatt war normal; nur war der mittlere Teil, so weit er unter dem Quecksilber gewesen war, dunkler grün als die beleuchteten Teile, offenbar weil die Chlorophyllkörner im Dunkeln eine andere Stellung eingenommen hatten, als im Licht. Das Blatt wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber ein *Stärkerändchen* gebildet, nur ½ mm breit, nach der Blattspitze zu *durch kleine Nerven begrenzt*. Weiter in der Spitze keine Stärke. In der Basis viel Stärke gebildet.

VERSUCH VI.

Sisymbrium Alliaria Scop.

25 Mai 1908. Apparat mit Lüftung; auf dem Perron.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 3 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 14° und 19° C.
Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 18° und 23° C.

Ein stärkefreies Blatt in den Apparat gebracht, mit der Spitze im kohlenstofffreien Raum. Die Basis in der freien Luft. Keine grosse Glocke.

Am Ende des Versuchs war die Spitze welk geworden. Der mittlere Teil war dunkelgrün, die beleuchtete Basis heller grün, offenbar durch verschiedene Stellung der Chlorophyllkörner. Das Blatt wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, *Stärkerändchen von 1 mm Breite* gebildet, nach der Blattspitze zu *durch Nerven begrenzt*. Weiter in der Spitze gar keine Stärke. In der Basis viel Stärke gebildet.

VERSUCH VII.

Polygonum Bistorta L.

26 Mai 1908. Apparat mit Lüftung; auf dem Perron.
Versuchsdauer von 11⁴⁵ Uhr vm bis 3 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 18° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 21° und 23° C.

Ein stärkefreies Blatt in den Apparat gebracht. Spitze im kohlenstofffreien Raum. Basis in der freien Luft.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch ganz frisch. Es war 4½ L kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blatt wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *Stärkerändchen* gebildet, *bis 3 mm breit*, aber mit ziemlich wenig Stärke. Weiter in der Spitze nichts. In der Basis war viel Stärke gebildet.

VERSUCH VIII.

Aesculus Hippocastanum L.

27 Mai 1908. Apparat mit Lüftung; auf dem Perron.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 2¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 15° und 22° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 17° und 27° C.

Ein stärkefreies Blättchen in den Apparat gebracht, wie im vorigen Versuch. Die basis in der freien Luft.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch ganz frisch. Es war 4 L kohlendäurefreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blättchen wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein nur $\frac{1}{2}$ mm breites Stärkerändchen gebildet; nach der Blattspitze zu durch kleine Nervchen begrenzt und daher gesägt. Das Rändchen schwarz gefärbt durch das Jod. Weiter in der Spitze nichts. In der Basis viel Stärke gebildet.

§ 2.

Versuche mit dem Apparat mit Lüftung auf dem Perron. Auf dem Quecksilber befand sich eine Wasserschicht.

VERSUCH IX.

Aesculus Pavia L.

1 Juni 1908. Versuchsdauer von 2³⁰ Uhr nm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 22° und 26° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 25° und 30° C.

Ein stärkefreies Blättchen in den Apparat gebracht. Die Spitze im kohlendäurefreien Raum; der mittlere Teil unter Quecksilber; die Basis in der freien Luft. Es wurde keine grosse Glocke benutzt.

Am Ende des Versuchs war 3 L kohlendäurefreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blättchen war noch ganz frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein sehr deutliches, aber *nur* $\frac{1}{2}$ nm breites Stärkerändchen gebildet. Nach der Blattspitze zu war das Rändchen durch kleine Nervchen begrenzt und daher gesägt. Stärkerändchen dunkel schwarz gefärbt. Weiter in der Spitze nichts.

In der Basis viel Stärke, die aber plötzlich aufhörte, wo das Blatt in die Wasserschicht auf dem Quecksilber tauchte und hier begrenzt wurde durch die kleinen Nervchen. Uebrigens unter dieser Wasserschicht keine Stärke gebildet, ausgenommen ein ebensolches Stärkerändchen wie in der Spitze, das hier auch unmittelbar an dem Quecksilber entstanden war und durch die kleinen Nervchen nach der Basis zu gesägt begrenzt wurde.

Figur 4, Tafel V gibt eine Photographie dieses Blattes nach der Stärkereaktion. Von *a* bis *b* ist das Blatt unter Quecksilber getaucht gewesen; bei diesen Buchstaben sieht man die Stärkerändchen, welche an der Oberfläche des Quecksilbers entstanden sind. Die Blattzone von *b* bis *c* war bei dem Versuch unter dem Wasser getaucht, welches sich auf dem Quecksilber befand, und ist stärkefrei geblieben; der übrige Teil der Blattbasis enthält viel Stärke.

VERSUCH X.

Sisymbrium Alliaris Scop.

1 Juni 1908. Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 2³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 20° und 26° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 26° und 32° C.

Ein stärkefreies Blatt mit der Spitze im kohlenstoffsaurefreien Raum. Die Basis in der freien Luft; wie im Versuch IX.

Am Ende des Versuchs war $3\frac{1}{2}$ L kohlenstoffsaure Luft

durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blatt war noch frisch, nur waren die beleuchteten Partien heller grün als der mittlere Teil, der unter dem Quecksilber gewesen war, wie im Versuch VI; es wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein $1\frac{1}{2}$ mm breites Stärkerändchen, nach der Blattspitze zu durch Nerven begrenzt. Weiter in der Spitze nichts.

In der Basis viel Stärke, die im Wasser über dem Quecksilber gleich aufhörte, durch grössere Nerven begrenzt. Am Quecksilber in der Basis ein gleiches Stärkerändchen, wie in der Spitze, aber hier nach der Blattbasis zu durch Nerven begrenzt; alles in derselben Weise, wie im vorigen Versuch.

VERSUCH XI.

Acer campestre L.

2 Juni 1908. Versuchsdauer von 2¹⁵ Uhr nm bis 5 Uhr nm. Temperatur der Umgebung zwischen 26° und 28° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 32° und 34° C.

Ein stärkefreies Blatt im Apparat wie im vorigen Versuch.

Die Basis auch hier in der freien Luft.

Am Ende des Versuchs war 2 L kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke durchgesaugt. Das Blatt war frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein nur $\frac{1}{2}$ mm breites, aber schwarzes Stärkerändchen; nach der Blattspitze zu durch die kleinen Nervchen begrenzt. Weiter in der Spitze nichts.

In der Basis nicht sehr viel Stärke, die im Wasser über dem Quecksilber gleich aufhörte und durch die Nervchen begrenzt wurde. Am Quecksilber in der Basis ein gleiches Stärkerändchen wie in der Spitze; aber hier nach der Blattbasis zu begrenzt durch kleine Nervchen; alles in derselben Weise wie im Versuch IX.

VERSUCH XII.

Sambucus nigra L.

10 Juni 1908. Versuchsdauer van 10 Uhr vm bis 3³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 18° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 21° und 23° C.

Ein stärkefreies Blättchen mit der Spitze im kohlenstoffsaurefreien Raum. Die Basis während der ersten 2 Stunden in Luft mit 2½ % Kohlensäure; um 12 Uhr wurde nochmals Kohlensäure unter die grosse Glocke gebracht zu einem Betrage von $\frac{1}{40}$ des Inhaltes dieser Glocke.

Am Ende des Versuchs war gut 5 L kohlenstoffsaurefreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blatt war noch ganz frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein schwarzes, bis 2 mm breites Stärkerändchen, nach der Blattspitze zu durch Nerven begrenzt. Weiter in der Spitze nichts. In der Basis ausserordentlich viel Stärke; auch unter dem Wasser über dem Quecksilber. Nur nahe am Blattrand weniger Stärke unter dem Wasser.

VERSUCH XIII.

Sambucus nigra L.

16 Juni 1908. Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 3²⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 21° und 25° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 27° und 32° C.

Ein stärkefreies Blättchen mit der Spitze im kohlenstoffsaurefreien Raum; die Basis in Luft mit 2½ % Kohlensäure.

Am Ende des Versuchs war 4½ L kohlenstoffsaurefreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blatt war frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein

bis 3 mm breiter, schwarzer Stärkerand; nach der Blattspitze zu durch die grösseren Nerven begrenzt. Weiter in der Spitze nichts. In der Basis viel Stärke, im Wasser über dem Quecksilber bald fast aufhörend. Am Quecksilber hier auch ein Stärkerand, bis 2 mm breit, nach der Basis zu durch Nerven begrenzt. Uebrigens unter dem Wasser wenig Stärke.

§ 3.

In den nachfolgenden Versuchen befand sich eine Wasserschicht auf dem Quecksilber und war zudem der mittlere Teil des Versuchsblattes durch Cacaowachs gegen die schädliche Einwirkung des Quecksilbers geschützt. Zu diesen Versuchen wurde der Apparat mit Lüftung benutzt.

VERSUCH XIV.

Juglans regia L.

22 Juni 1908. Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 4³⁰ Uhr nm
Temperatur der Umgebung zwischen 19° und 26° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 20° und 33° C.

Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet. Vom mittleren Teil unter dem Quecksilber war *nur die eine Längshälfte* bis zur Mittelrippe mit Cacaowachs bestrichen. Die Spitze im kohlenstofffreien Raum; die Basis zuerst in der Luft; nach 1½ Stunde wurde die Basis von Luft mit 2% Kohlensäure umgeben.

Am Ende des Versuchs war gut 3 l. kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blättchen war noch ganz frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein 1 mm breites, schwarzes Stärkeründchen, nach der Blattspitze zu scharf gesägt durch die Begrenzung durch kleine Nervchen. An der mit Cacaowachs bestrichenen

Hälfte war das Stärkerändchen *ebenso breit*, wie an der anderen Hälfte; es war kein Einfluss der direkten Berührung mit dem Quecksilber wahr zu nehmen.

In der Basis viel Stärke gebildet; nur unter dem Wasser über dem Quecksilber wenig. Unmittelbar am Quecksilber aber auch hier ein gleiches Stärkerändchen wie in der Spitze, nach der Basis zu sägeartig begrenzt durch die kleinen Nervchen.

VERSUCH XV.

Acorus Calamus L.

23 Juni 1908. Versuchsdauer von 10^h Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 19° und 26° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 10° und 32° C.

Ein stärkefreies Blatt mit der Spitze im kohlenstoffsaurefreien Raum. Die Basis in Luft mit 2% Kohlensäure.

Am Ende des Versuchs war 2½ L kohlenstoffsaurefreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blatt war frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber ein ungefähr 2 mm breites Stärkerändchen, nach der Blattspitze zu nicht scharf begrenzt, sondern sich verwischend. Weiter in der Spitze nichts.

In der Basis viel Stärke, die im Wasser über dem Quecksilber bald ohne deutliche Grenzen aufhörte. Unmittelbar am Quecksilber wieder ein Stärkerändchen, wie in der Spitze; nach der Basis zu sich verwischend. Uebrigens unter dem Wasser wenig gebildet.

VERSUCH XVI.

Dahlia (Cactus) Thuringia.

31 Juli 1908. Versuchsdauer von 11³⁰ Uhr vm bis 4¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 17° und 20° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 20° und 28° C.

Es wurde die eine Längshälfte eines stärkefreien Blättchens benutzt. Das ganze Blättchen, mit Ausnahme der Basis, war mit Cacaowachs bestrichen. Die Spitze wurde in den kohlenstofffreien Raum gebracht, die Basis in Luft mit 2% Kohlensäure.

Am Ende des Versuchs war $3\frac{1}{2}$ L kohlenstofffreie Luft durchgesaugt. Das Blättchen war frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein 3 bis 4 mm breiter Stärkerand, nach der Blattspitze zu durch die grösseren Nerven sägeartig begrenzt. Weiter in der Spitze auch etwas Stärke gebildet, aber nur so wenig, dass es auch unter dem Mikroskop nur eben sichtbar war.

In der Basis sehr viel Stärke gebildet, nur unter dem Wasser über dem Quecksilber etwas weniger. Unmittelbar am Quecksilber aber wieder ebensoviel wie im Stärkerand in der Spitze.

Unter dem Quecksilber auch 2 sehr schwache, schmale Stärkestreifen gebildet, nämlich an den Stellen, wo die beiden scharfen Kanten des Glockenrandes das Blatt berührt hatten, und das Licht also durch die Glaswand Zutritt hatte zu dem Blatt.

VERSUCH XVII.

Heliopsis laevis Pers.

1 August 1908. Versuchsdauer von 10⁴⁵ Uhr vm bis bis 4 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 21° C.

Temperatur in der kleinen Glocke zwischen 20° und 25° C.

Es wurde die eine Längshälfte eines stärkefreien Blattes benutzt, das, ausser der Basis, ganz mit Cacaowachs bestrichen war. Die Spitze im kohlenstofffreien Raum; die Basis in Luft mit 2½ % Kohlensäure.

Am Ende des Versuchs war 4 L kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt. Das Blatt war frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein 1½ mm breites, schwarzes, *Stärkerändchen*, nach der Blattspitze zu sägeartig durch die Nerven begrenzt. Weiter in der Spitze nichts.

In der Basis viel Stärke. Im Wasser über dem Quecksilber hörte die Stärke plötzlich auf, durch die Nerven begrenzt. Unmittelbar am Quecksilber aber wieder ein Stärkerändchen, wie in der Spitze; nach der Basis zu sägeartig begrenzt. Uebrigens hier unter dem Wasser überall etwas Stärke gebildet.

Unter dem Quecksilber 2 sehr schmale, schwache Stärkestreifchen wie im Versuch XVI.

Das Ergebnis der Versuche dieses Kapitels ist, dass in allen untersuchten Blättern, sowohl in Versuchen, wo das Quecksilber schädlich einwirken konnte, wie wenn die Blätter gegen diese Einwirkung geschützt waren, viel Stärke gebildet wurde in dem sich in kohlenstoffhaltiger Umgebung befindenden Teil. Der im kohlenstofffreien Raum verweilende Teil blieb stärkefrei, *mit Ausnahme der unmittelbar am Quecksilber grenzenden Zone*, wo sich immer ein Stärkerändchen bildete; in einigen Blättern war dieses Rändchen nur sehr schmal, in anderen aber breiter; in keinem Fall aber war es breiter als 4 mm.

In den Versuchen, in denen sich eine Wasserschicht

auf dem Quecksilber befand, wurde in dem unter diesem Wasser getauchten Basalteil bei den meisten Blättern nur wenig oder gar keine Stärke gebildet. In diesen Fällen zeigte sich aber unmittelbar am Quecksilber ein ebensolches Stärkerändchen wie in der Spitze. In zwei Versuchen war selbst im unter dem Quecksilber getauchten Blattteil Stärke entstanden an Stellen, wo das Licht zufälligerweise Zutritt gehabt hatte.

Die Hauptsache ist hier, dass sich, unter den oben beschriebenen Versuchsbedingungen, im kohlenstofffreien Raum Stärke gebildet hat. Dass aber ein Blatt, ganz in einem solchen Raum aufgestellt, keine Stärke bilden kann, haben wir schon in Kapitel I bei der Prüfung des Apparates ohne Lüftung gesehen und war ja auch schon sehr lange vorher bekannt.

Die Kohlensäure, welche die Stärkebildung in den Blattspitzen in meinen Versuchen I bis XVII möglich gemacht hat, muss also aus einem Blattteil hergekommen sein, der sich ausser dem kohlenstofffreien Raum befand. Als ich die Stärkereaktion in meinen Versuchsblättern aufmerksam beobachtete, sah ich auch, dass die Lokalisation der Stärke schon darauf hinwies, dass die Kohlensäure aus anderen Blattteilen herkam. Denn die Begrenzung war meist eine scharfe an der vom Quecksilber abgekehrten Seite; es schien, als ob die Kohlensäure aus der Basis herkam und in der Spitze bald ein Hindernis begegnete.

Wenn aber die Kohlensäure aus der Umgebung der Blattspitze durch die Stomata eingedrungen wäre, so würde diese scharfe Begrenzung der Stärke nicht erklärlich sein.

III. K A P I T E L.

Unabhängigkeit der Breite des Stärkerändchens in der Spitze von der Höhe des kohlenensäure-drucks in der Basis der Blätter.

Es fragt sich nun, woher die Kohlensäure gekommen ist, welche die Stärkebildung in den Blattspitzen, in den Versuchen des vorigen Kapitels, möglich gemacht hat. Eine nahe liegende Vermutung ist, dass die Kohlensäure von der Basis, die sich in Kohlensäure enthaltender Luft befand, herrührt. Wenn dies aber der Fall ist, so können wir erwarten, dass die Breite des in der Spitze gebildeten Stärkerändchens abhängig ist von dem Kohlensäuredruck der Atmosphäre, in der die Basis sich befindet. Wenn die Basis des Blattes sich in gewöhnlicher Luft befindet, so muss dann in der Spitze ein schmäleres Stärkerändchen gebildet werden, als wenn der Basis Luft dargeboten wäre, die z. B. 2 % Kohlensäure enthielt.

Wir haben nun in den Versuchen II und III des vorigen Kapitels schon ein Beispiel zweier gleichen Blätter, deren Bases einem verschiedenen Kohlensäuredruck ausgesetzt waren. Beide Blätter stammten von *Dahlia Yuarezii* und waren im selben Apparat den Versuchsbedingungen ausgesetzt. In Versuch II war der Basis gewöhnliche Luft, in Versuch III aber 5 % Kohlensäure enthaltende dargeboten worden. In beiden Versuchen verweilte die Blatt-

spitze in einem kohlenstofffreien Raum. Die Versuchsergebnisse weisen aber keinen merklichen Unterschied auf zwischen den in den Blattspitzen gebildeten Stärkerändchen. Man muss aber zugleich anerkennen, dass eine Vergleichung dieser beiden Versuche einem Bedenken unterliegt, denn in Versuch III war die Versuchsdauer kürzer als in Versuch II; auch waren die Temperaturen verschieden und es war die Lichtintensität in beiden Fällen nicht dieselbe.

Einen höheren Wert haben nur Versuche, in denen zwei möglichst gleiche Blätter unter vollkommen gleichen Bedingungen verwendet werden. Solcher Versuche kann ich in diesem Kapitel auch einige anführen. Von den beiden Blättern in jedem dieser Versuche befanden sich die Spitzen in kohlenstofffreien Räumen. Die Basis des einen Blattes befand sich in gewöhnlicher Luft, indem dieselbe des anderen in Luft, welche 2 bis 3% Kohlenstoff enthielt, verweilte. Es wurden für diese Versuche 2 Apparate mit Lüftung benutzt; beide standen unmittelbar nebeneinander und waren mit demselben Aspirator und derselben Kohlenstoffabsorptionseinrichtung verbunden. Ich werde diese beiden Apparate unterscheiden als No 1 und No 2. Jeder Apparat hatte seine eigene grosse Glocke; unter die eine wurde Kohlenstoff geführt bis zu einem festgestellten Betrag, indem die andere nur gewöhnliche Luft enthielt. Die Versuche wurden alle auf dem Perron ausgeführt.

Es wird vielleicht Wunder nehmen, dass die grosse Glocke auch benutzt wurde, wenn die Basis des Blattes nur von gewöhnlicher Luft umgeben werden sollte. Es war dies jedoch unbedingt nötig, denn wenn die grosse Glocke weggelassen wäre, so wäre die kleine Glocke unmittelbar mit der Aussenluft in Berührung gewesen, wodurch die Temperatur in dieser Glocke nur wenig höher gewesen wäre als die Temperatur der Umgebung; die

andere kleine Glocke aber wäre zu gleicher Zeit durch die Luftmasse in der grossen Glocke vor Abkühlung geschützt gewesen.

Dass die Temperatur in der kleinen Glocke im letztgenannten Falle um mehrere Grade erhöht wurde, haben wir schon in verschiedenen Versuchen des vorigen Kapitels gesehen, und dass diese Temperatursteigerung Einfluss hat auf die Stärkebildung in der Blattspitze, dafür habe ich einen experimentellen Beweis im folgenden Versuch.

VERSUCH XVIII.

Sambucus nigra L.

12 Juni 1908. Zwei Apparate mit Lüftung; auf dem Perron. Es wurden zwei gleiche, stärkefreie Blättchen verwendet. Die Spitzen in den kohlenstofffreien Räumen der beiden kleinen Glocken.

Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 4 Uhr nm.

Aussentemperatur zwischen 15½° und 19° C.

Apparat No 1.

Basis des Blättchens in *der freien Luft*; Apparat *ohne grosse Glocke*. 1⁴⁵ Uhr nm Temperatur in der kleinen Glocke: 23½°.

Aussentemperatur: 18½°.

Apparat No 2.

Basis des Blättchens in *gewöhnlicher Luft*, *unter der grossen Glocke*, die unten nicht durch Wasser abgesperrt war. 1⁴⁵ Uhr nm Temperatur in der kleinen Glocke: 27½°.

Aussentemperatur: 18½°.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke

4 L kohlenstofffreie Luft durchgesaugt. Die Blättchen waren ganz frisch. Nur waren die beleuchteten Teile heller grün als die verdunkelten.

Es wurden die Blättchen der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *No. 1.* In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, nur ein *schmales, nur eben sichtbares Stärkerändchen*. In der Basis viel Stärke.

No. 2. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *sehr deutliches Stärkerändchen, bis $1\frac{1}{2}$ mm breit* und nach der Blattspitze zu deutlich durch Nerven begrenzt. In der Basis ebensoviel Stärke wie No 1.

In diesem Versuch wurde also die meiste Stärke in der Spitze gebildet in dem Apparat, dessen Temperatur die höchste war, obgleich im letzteren Versuch der Kohlenstoffgehalt der die Blattbasen umgebende Atmosphäre derselbe war.

Ich habe deshalb in den weiteren Versuchen, von denen in diesem Kapitel die Rede sein wird, immer dafür Sorge getragen, dass durch Benutzung beider grossen Glocken die Temperatur in den kleinen Glocken möglichst gleich wurde. Es wurden diese Versuche alle auf dem Perron ausgeführt.

§ 1.

Vergleichung von 2 Blättern, deren Spitzen sich in kohlenstofffreien Räumen befinden. Die Basis des einen in gewöhnlicher Luft; des anderen in 2 bis 3 % Kohlenstoff enthaltender Luft. Der mittlere Teil jedes Blattes unter Quecksilber. In allen Versuchen befand sich eine Wasserschicht auf dem Quecksilber.

VERSUCH XIX.

Sambucus nigra L.

16 Juni 1908. Es wurden zwei nahezu gleiche, stärkefreie Blättchen desselben Blattes verwendet.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 3²⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 21° und 25° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken: um 12 Uhr m: 32° C., um 3 Uhr nm: 27° C., während zu denselben Zeiten die Temperatur der Umgebung 24° bezw. 22° C. war.

Basis des Blättchens im Apparat *No 1* in gewöhnlicher Luft, im Apparat *No 2* in Luft mit 2½% Kohlensäure.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 4½ L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt. Die Blätter waren frisch; sie wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In *beiden* Spitzen, unmittelbar am Quecksilber, ein schwarzer Stärkerand, *bis 3 mm breit*, und nach der Blattspitze zu meist durch Nerven begrenzt. Es war *kein Unterschied* zwischen den beiden Blättern zu beobachten.

In der Basis von *No 1* ziemlich viel Stärke. In der Basis von *No 2* viel mehr Stärke gebildet.

VERSUCH XX.

Juglans regia L.

22 Juni 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blättchen desselben Blattes verwendet.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 4³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 19° und 26½° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken dieselbe, zwischen 33° und 35° C.

Basis des Blättchens im Apparat *No 1* in gewöhnlicher

Luft, im Apparat *No 2* in Luft mit 2% Kohlensäure. Diese Kohlensäure wurde erst um 11³⁰ Uhr vm hinzugefügt.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke gut 3 L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blättchen waren ganz frisch und wurden der Stärke-reaktion unterworfen.

RESULTAT. In den *beiden* Spitzen, unmittelbar am Quecksilber, ein schwarzer, *1 mm breiter*, Stärkerand nach der Spitze zu sägeartig durch Nervchen begrenzt. An diesem Rand grenzte eine Zone mit viel weniger Stärke; auch diese Zone, die etwa 3 mm breit war, wurde nach der Spitze zu begrenzt durch die Nervchen. *Kein Unterschied* zwischen den beiden Spitzen wahrzunehmen.

In der Basis von *No 1* war viel Stärke gebildet; etwas mehr noch in der Basis von *No 2*.

VERSUCH XXI.

Acorus Calamus L.

23 Juni 1908. Es wurden zwei gleiche, stärkefreie Blätter verwendet. Die mittleren Teile der Blätter waren mit Cacaowachs bestrichen, so weit sie unter das Quecksilber getaucht wurden.

Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 18½° und 26° C.

Temperatur in den kleinen Glocken um 2 Uhr nm und um 5 Uhr nm 32°.

Basis des Blattes im Apparat *No 1* in gewöhnlicher Luft.

Basis des Blattes im Apparat *No 2* in Luft mit 2% Kohlensäure.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 2½ L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blätter waren ganz frisch; sie wurden vom Cacaowachs gereinigt und der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blätter*, unmittelbar am Quecksilber, ein Stärkerändchen, *ungefähr 2 mm* breit und dann sich rasch verwischend.

In der Basis von No 1 ziemlich viel Stärke gebildet; unter dem Wasser über dem Quecksilber aber wenig. Nur am Quecksilber ein deutliches Stärkerändchen. In der Basis von No 2 etwas mehr Stärke.

VERSUCH XXII.

Zea Mays L.

1 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blätter verwendet, die derselben Pflanze entnommen waren und aufeinander am Stengel folgten. Sie wurden mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen die Basis und das äusserste Spitzchen.

Versuchsdauer von 9⁴⁵ Uhr vm bis 3⁴⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 17° und 22° C.

Temperatur in den kleinen Glocken No 1 und No 2 um 2 Uhr nm: 29° bzw. 26° C. Die Temperatur war etwas höher in der Glocke No 1, weil dieselbe nicht genügend gegen das direkte Sonnenlicht geschützt worden war. Die Basis des Blattes im Apparat *No 1* in Luft mit 2% Kohlensäure.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke gut 3 L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Das Blatt No 1 war zum Teil durch Cacaowachs injiziert; das Blatt No 2 aber war ganz normal.

Beide Blätter wurden mittels Äther vom Cacaowachs gereinigt und nachher der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blätter*, unmittelbar am Quecksilber, ein Stärkerändchen, *bis 1½ mm* breit und

ziemlich plötzlich aufhörend. Es war *kein Unterschied* in den Spitzen wahrzunehmen.

In der Basis von No 1 viel Stärke; in No 2 etwas weniger.

VERSUCH XXIII.

Hordeum vulgare L.

2 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blätter verwendet. Sie wurden mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen die Basis und der äusserste Teil der Spitze.

Versuchsdauer von 9⁴⁵ Uhr vm bis 4³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 18½° und 22° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken um 12 Uhr m: 22°, um 2³⁰ Uhr nm: 28°, um 4³⁰ Uhr nm: 30°.

Temperatur in der grossen Glocke No 2 um 12 Uhr m: 21°, um 2³⁰ Uhr nm: 24½°, um 4₃₀ Uhr nm: 28°.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 1* in Luft mit 2 % Kohlensäure.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft. Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 4 L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blätter waren ganz frisch und wurden der Stärke-reaktion unterworfen, nachdem sie mittels Äther vom Cacaowachs gereinigt worden waren.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blätter*, unmittelbar am Quecksilber, ein deutliches Stärkerändchen, etwa 1 mm breit; sich nach der Spitze zu verwischend; *kein nennenswerter Unterschied* der Spitzen. In der Basis von No 1 viel Stärke; unter dem Wasser über dem Quecksilber wenig. In der Basis von No 2 nur wenig Stärke.

In keinem dieser Versuche hat sich also ein deutlicher Unterschied in der Breite der Stärkerändchen in den Spitzen

offenbart. Was die Reaktionsfarbe dieser Stärkerändchen betrifft, sie war meist nicht so tief schwarz, wie in der Blattbasis, aber immer in beiden Rändchen gleich.

Der erhöhte Kohlensäuredruck der die Basis umgebenden Luft übte keinen sichtbaren Einfluss aus.

Der sichere Beweis, dass die in der Blattspitze reduzierte Kohlensäure nicht aus der Basis herkam, ist jedoch durch diese Versuche noch nicht geliefert. Es wäre doch möglich, dass Kohlensäure zwar von der Basis nach der Spitze wandern könnte, aber dass dieselbe in den obigen Versuchen meist schon in der Basis reduziert wäre. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen war die ganze Basis dem Lichte ausgesetzt: es ist also denkbar, dass das assimilierende Gewebe der Blattbasis, bei der offenbar ausgiebigeren Assimilationsintensität in der 2% Kohlensäure, den Kohlensäuredruck schon soviel erniedrigte, dass er demselben im anderen Blatt nahezu gleich wurde. Wenn dies der Fall wäre, so könnte man natürlich nicht erwarten, in den Blattspitzen einen Unterscheid zu sehen zu bekommen.

Um diese Schwierigkeit zu beseitigen, habe ich einige neue Versuche angestellt, die den in § 1 mitgeteilten ganz gleich sind, aber nur mit dieser Abänderung, dass nun der grösste Teil der Basis jedes Blattes, *bis an das Quecksilber* verdunkelt wurde; nur ein kleiner Teil, am weitesten vom Quecksilber entfernt, wurde noch beleuchtet. Es wurde die Verdunkelung zustande gebracht durch einen Streifen schwarzes Papier, der um die Blattbasis mittels einer Stecknadel befestigt wurde, und bis an das Quecksilber reichte.

Es war nun also Kohlensäurezutritt in das Blatt möglich, ohne dass diese Kohlensäure gleich reduziert werden konnte.

Die in dieser Weise abgeänderten Versuche werde ich in § 2 mitteilen.

§ 2.

Versuche, wie in § 1, aber ein grosser Teil der Blattbasis bis an das Quecksilber verdunkelt. Auf dem Quecksilber eine Wasserschicht. Jedes Blatt wurde mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen die Basis und der äusserste Teil der Spitze.

VERSUCH XXIV.

Triticum vulgare Vill.

8 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche stärkefreie Blätter verwendet.

Versuchsdauer von 10¹⁰ Uhr vm bis 4³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 19° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken und in der grossen Glocke No 2:

No 1.	No 2.
Um 11 ⁴⁵ Uhr vm: 21½°	22° (in der grossen Glocke 21°)
Um 2 ¹⁰ Uhr nm: 27°	26½° (in der grossen Glocke 26½°)
Um 4 ³⁰ Uhr nm: 27°	28° (in der grossen Glocke 26°)

Die Basis des Blattes im Apparat No 1 war in Luft mit 2% Kohlensäure.

Die Basis des Blattes im Apparat No 2 in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke gut 3 L kohlendensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blätter waren normal und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blätter*, unmittelbar am Quecksilber, ein Stärkerändchen, nicht sehr schwarz, $1\frac{1}{2}$ mm breit, dann rasch sich verwischend. *Kein deutlicher Unterschied* zwischen den beiden Spitzen.

Im beleuchteten Teil der Basis von No 1 ziemlich viel Stärke gebildet, in der Basis von No 2 wenig Stärke.

VERSUCH XXV.

Zea Mays L.

13 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blätter verwendet, die derselben Pflanze entnommen waren und am Stengel aufeinander folgten.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 4 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 21° und 23° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken um 2 Uhr nm: 30°; in der grossen Glocke No 2 zur selben Zeit 28 $\frac{1}{2}$ °.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 1* in Luft mit 2 % Kohlensäure.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 2 L kohlendensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blätter waren ganz frisch und wurden der Stärke-reaktion unterworfen.

RESULTAT. *No 1*. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein schwacher Stärkerand, $2\frac{1}{2}$ mm breit, dann plötzlich aufhörend.

Im beleuchteten Teil der Basis wenig Stärke.

No 2. In der Spitze ein Stärkerand, wie in *No 1*, aber *etwas schwächer*; *jedoch ebenso breit* wie in *No 1*.

Der beleuchtete Teil der Basis wie *No 1*.

Dieser Versuch war aber schlecht gelungen; es war zu wenig Stärke gebildet worden um eine sichere Folgerung

zu ziehen. Der geringe Unterschied zwischen den Stärkerändchen in den Spitzen konnte sehr wohl ein individueller sein.

VERSUCH XXVI.

Dahlia Yuarezii Hort.

21 Juli 1908. Es wurden zwei nahezu gleiche, stärkefreie Blättchen desselben Blattes verwendet.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 3 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 15° und 16° C.

Basis des Blättchens im Apparat *No 1* in Luft mit 2% Kohlensäure.

Basis des Blättchens im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 2 L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blättchen waren frisch, ausgenommen der äusserste nicht mit Cacaowachs bestrichene Teil der Spitze von *No 1*, der durch Quecksilberdampf gebräunt war, weil ein Teil der Quecksilberoberfläche in der kleinen Glocke trocken geworden war. Es wurden die Blättchen der Stärke-reaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blättchen*, unmittelbar am Quecksilber, ein sehr schwarzer Stärkerand entstanden, nach der Blattspitze zu scharf durch die grösseren Nerven begrenzt und *in beiden Spitzen bis 4 mm breit*. Es war *kein Unterschied* wahrzunehmen.

Der beleuchtete Teil der Basis von *No 1* vollkommen schwarz; in der Basis von *No 2* scheinbar etwas weniger Stärke.

Von der Stärkereaktion in diesen beiden Blättern sieht man eine Photographie in *Figur 3, Tafel V*. Das Blättchen *a* ist im Apparat *No 2* gewesen, Blättchen *b* im Apparat *No 1*. Die Blattzonen von *d* bis *e*, bezw. von *d'* bis *e'*

waren unter dem Quecksilber getaucht. Von *c* bis *d*, bzw. von *c'* bis *d'* waren die Blättchen während des Versuchs verdunkelt. Bei *e* und *e'* befinden sich die Stärkeränder, welche sich im kohlenstofffreien Raum gebildet haben. Von *c* und *c'* bis zu den Blattstielen, in den beleuchteten Basalteilen sehr viel Stärke.

VERSUCH XXVII.

Aesculus Pavia L.

25 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blättchen desselben Blattes verwendet.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 2¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 21° und 27½° C.

Temperatur in den kleinen Glocken um 11⁴⁵ Uhr vm: No 1: 25½° C, No 2: 26½° C; um 2¹⁵ Uhr nm in beiden 33° C.

Die Basis des Blättchens im Apparat No 1 in Luft mit 2% Kohlensäure.

Die Basis des Blättchens im Apparat No 2 in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 1½ L kohlenstofffreie Luft durchgesaugt

Die Blättchen waren noch frisch, ausgenommen die nicht mit Cacaowachs bestrichenen äussersten Spitzchen, die Beschädigung durch Quecksilberdampf zeigten, weil Teile der Quecksilberoberflächen in den kleinen Glocken trocken geworden waren. Es wurden die Blättchen der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blättchen*, unmittelbar am Quecksilber, nur sehr schmale Stärkerändchen gebildet, aber doch deutlich, und nach der Blattspitze zu durch die Nervchen begrenzt. In beiden Spitzen *vollkommen gleich*.

Im beleuchteten Teil der Basis von No 1 ziemlich viel Stärke; in No. 2 etwas weniger.

VERSUCH XXVIII.

Tradescantia virginiana L.

28 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blätter verwendet.

Versuchsdauer von 3³⁰ Uhr nm bis 7¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 18° und 20° C.

Temperatur in den kleinen Glocken um 3³⁰ Uhr nm:
No 1: 25° C, No 2: 26° C.

Um 7¹⁵ Uhr nm: No 1: 20° C. No 2: 21° C.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 1* in Luft mit 2 % Kohlensäure.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke $1\frac{1}{4}$ L kohlendioxidfreie Luft durchgesaugt.

Die Blätter waren frisch und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blätter*, unmittelbar am Quecksilber, ein deutliches Stärkerändchen, *gut 1 mm breit*, und sich schnell verwischend. *Kein Unterschied* zwischen den beiden Spitzen.

Im beleuchteten Teil der Basis von No 1 deutlich Stärke gebildet; in No 2 aber nur eben sichtbar.

In allen in diesem Paragraphen beschriebenen Versuchen war also das Resultat negativ. In den Spitzen jedes Blätterpaares, abgesehen von dem misslungenen Versuch XXV, wo wir aber wahrscheinlich nur mit einem individuellen Unterschied zu tun haben, waren immer die Stärkeränder gleich. Ein Einfluss des erhöhten Kohlendioxiddrucks konnte nicht konstatiert werden.

Der Einfluss der teilweisen Verdunklung der Blattbasis wurde auch noch in etwas anderer Weise untersucht, wodurch selbst mögliche individuelle Unterschiede

zwischen den Blättern gänzlich ausgeschaltet waren. Ich werde diese Versuche, die ebensogut wie die vorigen ein negatives Resultat lieferten, in § 3 beschreiben.

§ 3.

Das stärkefreie Versuchsblatt wurde in zwei Längshälften zerschnitten, und diese zwei Längshälften wurden nun miteinander verglichen. Die Spitzen beider Hälften befanden sich in demselben kohlenstofffreien Raum, unter der kleinen Glocke des Apparates mit Lüftung. Die Bases befanden sich in demselben kohlenstoffreichen Raum, unter der grossen Glocke. Die ganzen Längshälften waren mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen die Bases.

Die Basis der einen Längshälfte wurde nun ganz beleuchtet, während die Basis der anderen Hälfte grösstenteils bis an das Quecksilber verdunkelt wurde. Auch in diesen Versuchen befand sich auf dem Quecksilber eine Wasserschicht.

VERSUCH XXIX.

Dahlia (Cactus) Thuringia.

31 Juli 1908. Es wurden zwei Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blättchens verwendet.

Versuchsdauer von 11³⁰ Uhr vm bis 4¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 17° und 20° C.

Temperatur in der kleinen Glocke um 2¹⁵ Uhr nm: 28° C.

Die beiden Bases in Luft mit 2% Kohlensäure.

Die Basis der Längshälfte *a* durch einen schwarzen Papierstreifen bis an das Quecksilber verdunkelt.

Die Basis der Längshälfte *b* ganz beleuchtet.

Am Ende des Versuchs war 3½ L kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt.

Die Blatthälften waren frisch, ausgenommen die äussersten Enden der Spitzen, die Quecksilberdampfflecken zeigten, weil sie nicht genügend mit Cacaowachs bestrichen waren, und ein Teil der Quecksilberoberfläche trocken geworden war. Die beiden Längshälften wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Hälften*, unmittelbar am Quecksilber, ein *schwarzer Stärkeband*, mit grossen Zacken nach der Blattspitze zu; meist scharf durch Nerven begrenzt. *Kein Unterschied* zwischen den beiden Spitzen.

In der Basis von *b* und im beleuchteten Teil der Basis von *a* sehr viel Stärke. Nur unter dem Wasser in *b* etwas weniger Stärke; unmittelbar am Quecksilber aber wieder sehr viel.

Auch unter dem Quecksilber, wo der Rand der kleinen Glocke die Blattstücke berührt hatte, hatten sich sehr schmale, schwache Stärkerändchen gebildet.

· VERSUCH XXX.

Heliopsis luevis Pers.

1 August 1908. Es wurden zwei Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blattes verwendet.

Versuchsdauer van 10⁴⁵ Uhr vm bis 4 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 20° C.

Temperatur in der kleinen Glocke um 12 Uhr m: 24° C.

Die beiden Bases in Luft mit 2½ % Kohlensäure.

Die Basis der Längshälfte *a* grösstenteils durch einen schwarzen Papierstreifen bis an das Quecksilber verdunkelt. Die Basis der Langshälfte *b* ganz belichtet.

Am Ende des Versuchs war 4 l kohlensäurefreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt.

Die Blatthälften waren frisch geblieben, ausgenommen

die äussersten Enden der Spitzen, die etwas verfärbt waren. Sie wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Hälften*, unmittelbar am Quecksilber, ein Stärkerändchen, schwarz, *bis $1\frac{1}{2}$ mm breit*, und nach der Blattspitze zu sägeartig und scharf begrenzt durch die kleinen Nerven. In beiden Spitzen *vollkommen gleich*.

Im beleuchteten Teil der Basis *a* viel Stärke.

In der Basis von *b* ebensoviel Stärke; nur wenig unter dem Wasser; unmittelbar am Quecksilber aber wieder viel Stärke in der Form eines schmalen Rändchens.

Unter dem Quecksilber, wo der Rand der kleinen Glocke die Blattstücke berührt hatte; hatten sich sehr schmale, schwache Stärkerändchen gebildet.

§ 4.

Bis jetzt habe ich noch nicht gesprochen über die Möglichkeit, dass die Versuchsergebnisse bestimmt sein könnten durch die Wirkung der Kalilauge. Es ist aber leicht zu beweisen, dass diese keinen weiteren Einfluss ausübte und nur die Erfüllung der Bedingung gab, dass der Blattspitze keine Kohlensäure von aussen her dargeboten werden durfte.

Dieses ergab sich sogleich, als ich die im vorhergehenden § besprochenen Versuche wiederholte, nachdem die Kalilauge gänzlich aus dem Apparat entfernt worden war. Die kleine Glocke des Apparates, die noch mehr als 3 L Luft enthielt, wurde ersetzt durch eine nur 0.8 L enthaltende, ziemlich schwere Glasglocke, die sich nicht so leicht bei Temperaturerhöhung aufheben würde. Auf diese Weise waren die Blattspitzen in einen sehr kleinen Raum gebracht, der nicht genug Kohlensäure enthielt um Stärkebildung möglich zu machen. Nur der Blatteil, der mit dem Quecksilber und mit dem darauf gegossenen Wasser in Berüh-

rung war, wurde mit Cacaowachs bestrichen. Es wurde keine kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke gesaugt, sondern die Zuleitungsröhre wurde abgeschlossen.

VERSUCH XXXI.

Dahlia (Cactus) Thuringia.

20 August 1908. Es wurden zwei Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blättchens verwendet.

Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 2³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 20° C.

Die beiden Bases in Luft mit 3% Kohlensäure.

Die Basis der einen Längshälfte grösstenteils, bis an das Quecksilber, durch einen schwarzen Papierstreifen verdunkelt.

Die Basis der anderen Längshälfte ganz beleuchtet.

Am Ende des Versuchs waren die Blatthälften noch ganz frisch, und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blatthälften*, unmittelbar am Quecksilber, ein Stärkerand, 3 bis 4 mm breit, nach der Blattspitze zu durch Nerven begrenzt. *In beiden Spitzen gleich. Weiter in den Spitzen keine Stärke* gebildet.

In den beleuchteten Basalteilen viel Stärke.

VERSUCH XXXII.

Heliopsis laevis Pers.

22 August 1908. Es wurden zwei Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blattes verwendet.

Versuchsdauer von 12 Uhr m bis 4¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 19½° und 21° C.

Die beiden Bases in Luft mit 3% Kohlensäure.

Die Basis der einen Längshälfte grösstenteils, bis an das Quecksilber, durch einen schwarzen Papierstreifen verdunkelt.

Die Basis der anderen Längshälfte ganz beleuchtet.

Am Ende des Versuchs waren die Blatthälften noch ganz frisch, und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In den Spitzen *beider Blatthälften*, unmittelbar an dem Quecksilber, ein Stärkerändchen, $\frac{1}{2}$ bis 1 mm breit, nach der Spitze zu sägerartig durch die Nervchen begrenzt. *In beiden Spitzen gleich. Weiter in den Spitzen keine Stärke gebildet.*

In den beleuchteten Basisteilen viel Stärke; in der ganz beleuchteten Basis unter dem Wasser aber nur stellenweise Stärke gebildet.

Die Ergebnisse der Versuche dieses Kapitels stimmen also alle miteinander überein. In keinem einzigen der verwendeten Blätter konnte ein Einfluss der Erhöhung des Kohlensäuredrucks auf die Stärkebildung in der Spitze nachgewiesen werden. Es scheint also, dass kein Kohlensäuretransport stattfinden kann durch eine so grosse Gewebezone, wie in den erwähnten Versuchen unter Quecksilber getaucht war, und welche stets $2\frac{1}{2}$ bis 3 cm breit war. Wenn dies der Fall ist, so entsteht aber die Frage, wie es möglich war, dass die Blattspitzen im kohlenstofffreien Raum Stärke bildeten. Dieses zu erläutern, wird die Aufgabe des folgenden Kapitels sein.

IV. KAPITEL.

Die Ursache der Stärkebildung im kohlenstofffreien Raum in den oben beschriebenen Versuchen.

§ 1.

Aus den im vorhergehenden Kapitel behandelten Versuchen ging hervor, dass die Quantität der der Blattbasis gebotenen Kohlensäure keinen Einfluss hat auf die Grösse des Areal der Blattspitze in welchem Stärke gebildet wird. Im kohlenstofffreien Raum bildete sich über der Oberfläche des absperrenden Quecksilbers immer bei derselben Pflanze eine gleich breite Stärkezone, ganz unabhängig von der Frage, ob die Basis in einer kohlenstoffarmen oder kohlenstoffreichen Luft verweilte.

Es wird nun die Frage, ob überhaupt die der Blattbasis gebotene Kohlensäure als die Ursache der Stärkebildung der Blattspitze in diesen Versuchen zu betrachten ist. Diese Frage ist ganz leicht zu beantworten. Wir brauchen nur der Basis die Möglichkeit zu entziehen Kohlensäure aufzunehmen, während übrigens der mittlere Teil des Blattes unter dem Quecksilber bleibt und die Spitze im kohlenstofffreien Raum. Es fragt sich dann, ob unter diesen Umständen in der Spitze doch ebensoviel Stärke gebildet wird, wie in den obigen Versuchen.

Nun war es mit meinen bis jetzt benutzten Apparaten nicht so leicht, den Raum unter der grossen Glocke kohlenstofffrei zu machen, zumal weil diese Glocke nur

durch Wasser abgesperrt war. Der Zweck, der Basis nur möglichst wenig Kohlensäure zur Verfügung zu stellen, war aber auf etwas andere Weise leicht zu erreichen. Die Blattbasis mit dem Blattstiel wurde bloss unter dem Wasser gelassen, welches auf das Quecksilber, ausserhalb der kleinen Glocke, gegossen wurde. Es war nun also kein Blattteil mit der kohlenensäurehaltigen Atmosphäre in direkter Berührung, während das Blatt zudem noch vor Welken geschützt war, weil der Stiel sich auch unter Wasser befand. Solch ein Versuch wurde mit einem *Dahliablättchen* angestellt.

VERSUCH XXXIII.

Dahlia Yuarezü Hort.

8 Oktober 1906. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet im Apparat ohne Lüftung, im Gewächshaus.

Versuchsdauer von 10¹² Uhr vm bis 3³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 17° und 22° C.

Die Basis des Blättchens und auch das kurze Stielchen unter Wasser, das ausserhalb der kleinen Glocke auf das Quecksilber gegossen war. Der mittlere Teil unter Quecksilber und die Spitze im kohlenensäurefreien Raum. Das Quecksilber war in diesem Raum trocken.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch völlig frisch, und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *Stärkerand*, nach der Blattspitze zu durch die grösseren Nerven begrenzt; alles gerade so *wie in den früher mitgeteilten Versuchen*, wo die Basis Kohlensäure von aussen aufnehmen konnte.

In der Basis unter dem Wasser, auch unmittelbar am Quecksilber, ein gleicher Stärkerand wie der in der Spitze gebildete: hier aber nach dem Blattstiel zu durch die

grösseren Nerven begrenzt. Stärkerand nahezu *gleich breit, wie in der Spitze* und *ebenso schwarz*.

Es konnte in diesem Versuch die nötige Kohlensäure nur aus dem mittleren Teil des Blattes, unter dem Quecksilber hergekommen sein. Diese Kohlensäure konnte natürlich ebensogut nach der Basis, wie nach der Spitze entweichen; es kann also nicht wundern, dass auf beide Seiten des unter Quecksilber getauchten Teils Stärke gebildet worden war.

Man könnte vielleicht einwenden, dass die Basis von kohlenstoffhaltigem Wasser umgeben war, und hieraus Kohlensäure beziehen konnte, aber man wird gestehen müssen, dass es in diesem Fall nicht nur in der unmittelbaren Nähe des Quecksilbers zu so reichlicher Stärkebildung kommen müsste, sondern gleichmässig in der ganzen beleuchteten Basis.

Immerhin erschien es mir nicht überflüssig, allen Zweifel über diesen fundamentalen Punkt wegzuräumen und dazu den Versuch so abzuändern, dass auch aus dem Wasser dem Blatt keine Kohlensäure zukommen konnte. Es geschah dies auf die folgende Weise.

Ich nahm einen viereckigen Glaskasten, der 9 cm lang, $4\frac{1}{2}$ cm breit und 5 cm hoch war. In der Mitte dieses Kastens wurde mittels Harz und Wachs eine Glasplatte vertikal festgeklebt, welche gleich lang war wie der Kasten und mit ihren Enden an den beiden kurzen Seitenwänden des Kastens befestigt wurde. Es reichte die Glasplatte nicht bis zum Boden des Kastens, sondern sie blieb 1 cm davon entfernt. In der nebenstehenden schematischen *Figur 3* ist T der Wand des Kastens, G die Glasplatte.

In den Glaskasten wurde Quecksilber Hg gegossen bis zu einer Höhe von $1\frac{1}{2}$ cm, so dass der Unterrand der vertikalen Glasplatte $\frac{1}{2}$ cm in das Metall hineintauchte.

Der Raum im Kasten, oberhalb des Quecksilbers, war nun also durch die Glasplatte in zwei Hälften geteilt.

Das Versuchsblatt B wurde durch die Öffnung unter

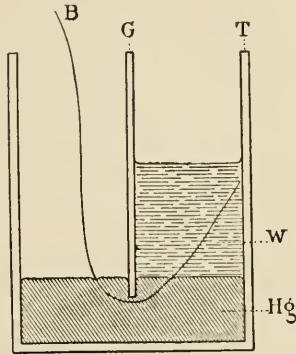


Fig. 3.

Erklärung im Text.

der Glasplatte geführt, so dass die Basis an der einen Seite der Platte, die Spitze aber an der anderen Seite aus dem Quecksilber emporragte. An der Seite der Platte, wo sich die Blattbasis befand, wurde nun soviel ausgekochtes Wasser W auf das Quecksilber gegossen, dass die Basis vollständig untergetaucht war. Die Spitze blieb bei dieser Einrichtung also trocken.

Das Ganze wurde nun unter die kleine Glocke des Apparates ohne oder mit Lüftung gestellt. Der Glaskasten wurde auf die mit Kalilauge gefüllte Schale, also in den kohlenstofffreien Raum gestellt, während das Blatt durch das Wasser, welches die Basis umgab, vor Welken geschützt war.

Die Versuche, die im Gewächshaus ausgeführt worden sind, werde ich hier mitteilen. Wir werden sehen, dass die Resultate dieselben waren, wie im Versuch XXXIII.

VERSUCH XXXIV.

Dahlia Yuarezii Hort.

22 Oktober 1906. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet.

Versuchsdauer von 12¹⁵ Uhr nm bis 4 Uhr nm.

Der mittlere Teil des Blättchens unter dem Quecksilber des Glasskastens, die Basis mit dem daran gelassenen Teil des Stiels unter dem Wasser an der einen Seite der Glasplatte; die Spitze ragte frei aus dem Quecksilber an der anderen Seite der Platte hervor. Das Ganze unter der kleinen Glocke des Apparates ohne Lüftung im kohlenstofffreien Raum.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch frisch, und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *In der Spitze*, unmittelbar am Quecksilber, ein *Stärkerand*, nach der Blattspitze zu durch die grösseren Nerven begrenzt. *Ebenso breit und schwarz*, wie im vorigen Versuch.

In der Basis, unmittelbar am Quecksilber, ein *ebensolcher Stärkerand*, wie in der Spitze; hier *nach dem Stiel* zu durch grössere Nerven begrenzt.

Auch unter dem Quecksilber hatte sich etwas Stärke gebildet, nämlich da, wo der mittlere Teil des Blättchens mit der vertikalen Glasplatte in Berührung gewesen war; nur ein schwaches Stärkestreifchen, so breit wie die Dicke der Glasplatte.

VERSUCH XXXV.

Populus pyramidalis Salisb.

30 Juli 1907. Es wurde ein stärkefreies Blatt verwendet.

Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 4²⁰ Uhr nm.

Der mittlere Teil des Blattes unter dem Quecksilber

des Glaskastens, die Basis mit dem daran gelassenen Teil des Stiels unter dem Wasser an der einen Seite der vertikalen Glasplatte; die Spitze ragte frei aus dem Quecksilber an der anderen Seite der Platte hervor. Das Ganze unter der kleinen Glocke des Apparates mit Lüftung, im kohlenstofffreien Raum.

Am Ende des Versuchs was das Blatt noch vollkommen frisch, und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *In der Spitze*, unmittelbar am Quecksilber, ein *schmales Stärkerändchen*, wie in der Spitze, nach dem Stiel zu durch die kleinen Nervchen begrenzt.

Auch im mittleren Teil des Blattes, unter dem Quecksilber, etwas Stärke gebildet in einem schmalen Streifen, das mit der vertikalen Glasplatte in Berührung gewesen war.

Aus den letzteren drei Versuchen sehen wir, dass sowohl in der Basis, wie in der Spitze des Blattes Stärke gebildet wurde; in beiden nur unmittelbar an dem Quecksilber und vollkommen symmetrisch in Hinsicht auf den sich unter dem Quecksilber befindenden Mittelteil des Blattes.

Die zu dieser Stärkebildung nötige Kohlensäure konnte keine andere Herkunft haben, als aus dem unter Quecksilber getauchten Blattteil. Weil nun dieses Blattstück vollkommen von kohlenstoffhaltiger Luft abgeschlossen war, konnte die frei gewordene Kohlensäure nichts anderes sein, als *Atmungskohlensäure*.

Es konnte diese Kohlensäure, die durch intramolekulare Atmung frei geworden war, nicht zur Stelle wieder verarbeitet werden, wie es in beleuchteten Blattpartien geschehen kann. Nachdem sie aber durch Diffusion in dem Blattgewebe in die belichtete Basis und Spitze gelangt war, wurde sie gleich reduziert und entstand daselbst Stärke.

§ 2.

In einer anderen, sehr einfachen Weise kann auch gezeigt werden, dass man in § 1 zu tun hatte mit einer Reduktion der Atmungskohlensäure, also einer Quantität Kohlensäure, die durch das Blatt selbst produziert worden war. Dazu sind die oben beschriebenen Apparate selbst ganz überflüssig. Wenn man nämlich ein stärkefreies Blatt vollkommen von der Aussenluft abschliesst, wie ich es in den sogleich mitzuteilenden Versuchen getan habe, und einen Teil desselben zugleich verdunkelt, so sieht man in der beleuchteten Partie Stärke entstehen; auch hier nur am Rande des verdunkelten Teils. Wenn aber kein Teil des Blattes verdunkelt wird, entsteht auch, wie wir im Versuch XXXVII sehen werden, keine Stärke, denn die freiwerdende Atmungskohlensäure kann in diesem Falle gleich zur Stelle wieder reduziert werden; wenn das Blatt schon beim Anfang des Versuchs stärkefrei war, werden die veratmeten Substanzen einfach zurückgebildet werden; eine Überproduktion, in der Form von Stärke, kann nicht zustande kommen, weil sich ja nirgendwo Kohlensäure an einer bestimmten Stelle anhäufen wird.

Die betreffenden Versuche wurden in der folgenden Weise ausgeführt. Ein stärkefreies Blatt wurde auf das sich in einer flachen Schale befindende Quecksilber gelegt. Es wurde nun eine grosse gläserne Kristallisierschale mit ihrem flachen Boden auf das Blatt gesetzt, etwa 1 cm tief in das Quecksilber hineingedrückt und so während des Versuchs befestigt. Das Blatt wurde auf diese Weise fest gegen den Boden der Kristallisierschale gedrückt, ohne dass Quecksilber zwischen Blatt und Schale drang.

Der Boden der Schale aber war vorher mit einem durchlöcherten schwarzen Papier beklebt worden, das dazu diente, das Versuchsblatt teilweise zu verdunkeln.

Weitere Einzelheiten werden bei den einzelnen Versuchen besprochen werden.

VERSUCH XXXVI.

Dahlia Yuarezii Hort.

9 Oktober 1907. Es wurde ein stärkefreies Endblättchen verwendet.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 3³⁰ Uhr nm.

Temperatur im Gewächshaus, wo der Versuch ausgeführt wurde, zwischen 15° und 26½° C.

Das Blättchen wurde gegen direkte Sonnenstrahlen geschützt durch einen Schirm aus sehr dünnem weissem Papier.

Es wurde das Blättchen auf das Quecksilber gelegt, mit der Oberseite nach oben, und durch eine Kristallsierschale in das Metall hineingedrückt. Der Boden dieser Schale war an der Unterseite ganz mit schwarzem Papier beklebt, in welchem aber eine runde Öffnung, von 28 mm Durchmesser, ausgeschnitten war. Der sich unter dieser Öffnung befindende Blattteil wurde also nur beleuchtet, während das ganze Blättchen von der Luft abgeschlossen war.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch frisch, abgesehen von drei schwarzbraunen Fleckchen, von denen sich zwei kleine im beleuchteten Teil befanden.

Das Blättchen wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Im beleuchteten Teil ziemlich viel Stärke gebildet; *in der Mitte nicht so viel wie am Rand.*

VERSUCH XXXVII.

Dahlia Yuarezii Hort.

17 Oktober 1907. Es wurden die zwei Längshälften eines einzigen stärkefreien Blättchens verwendet. Die Mittelrippe war entfernt worden.

Versuchsdauer von 11 Uhr vm bis 4¹⁵ Uhr nm.

Temperatur im Gewächshaus zwischen 13° und 19 $\frac{1}{2}$ ° C.

Die beiden Längshälften wurden nebeneinander, mit der Oberseite nach oben, auf das Quecksilber gelegt und durch eine Kristallisierschale in das Metall hineingedrückt; sie waren nun durch ein schmales Quecksilberstreifen von einander getrennt. Unter dem Boden der Kristallisierschale war ein rechteckiges Stück schwarzes Papier geklebt, welches nur den mittleren Teil der einen Blatthälfte über eine Länge von etwa 4 cm verdunkelte. Die andere Blatthälfte über eine Länge von etwa 4 cm verdunkelte. Die andere Blatthälfte aber war ganz beleuchtet.

Am Ende des Versuchs waren die Blatthälften noch völlig frisch. Sie wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Es hatten sich nur *Stärkerändchen* gebildet in der teilweise verdunkelten Blatthälfte und hier *nur an den Rändern des schwarzen Papiers*. Die Stärkerändchen waren an der nach dem Papier gekehrten Seite scharf durch eine gerade Linie begrenzt, auf der anderen Seite durch eine zackige, durch grössere Nerven gebildete Linie.

Auch Versuche mit anderen Blättern kann ich noch anführen, die dasselbe Resultat lieferten.

VERSUCH XXXVIII.

Sambucus nigra L.

10 Juni 1908. Es wurde ein Stück eines stärkefreien Blättchens verwendet.

Versuchsdauer von 10⁴⁵ Uhr vm bis 3³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums) zwischen 16° und 18° C.

Das Blattstück wurde in Quecksilber hineingedrückt auf

dieselbe Weise wie im Versuch XXXVI. Auch hier wurde nur eine runde Stelle beleuchtet.

Am Ende des Versuchs war das Blattstück völlig frisch, und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Es war *viel Stärke in der äussersten Peripherie* der beleuchteten Stelle gebildet worden, einen *3 mm breiten Rand* darstellend. Nach der Mitte zu war dieser Stärkerand meist durch Nerven begrenzt. In der Mitte der beleuchteten Stelle war keine Stärke gebildet.

VERSUCH XXXIX.

Syringa vulgaris L.

18 Juni 1908. Es wurde eine Längshälfte eines stärkefreien Blattes verwendet.

Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums) zwischen 18½° und 24° C.

Das Blattstück wurde in Quecksilber hineingedrückt wie im vorigen Versuch, während es durch einen schwarzen Papierstreifen teilweise verdunkelt war, so wie die eine Blatthälfte im Versuch XXXVII.

Am Ende des Versuchs sah das Blattstück noch frisch aus. Es wurde der Stärkereaktion unterworfen; während dieser Behandlung wurde es aber fleckig.

RESULTAT. Längs dem schwarzen Papierrand hatte sich ein sehr *deutliches, schwarzes Stärkerändchen* gebildet, *1 mm breit* und an der vom Papier abgekehrten Seite gesägt durch die scharfe Begrenzung durch die kleinen Nervchen.

VERSUCH XL.

Tilia platyphyllos Scop.

22 Juni 1908. Es wurde ein ganzes, stärkefreies Blatt verwendet.

Versuchsdauer von 2³⁰ Uhr nm bis 6⁴⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums) zwischen 23° und 26½° C.

Das Blatt wurde in das Quecksilber hineingedrückt wie im Versuch XXXVI, und auch nur durch eine runde Öffnung in dem schwarzen Papier der Kristallisierschale beleuchtet. Die beleuchtete Blattpartie hatte einen Durchmesser von 28 mm.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch völlig normal, und wurde der Stärkeraktion unterworfen.

RESULTAT. *In der äussersten Peripherie* des beleuchteten Blattteils war ein *schwarzes Stärkeründchen* gebildet, *nur ½ mm breit*, nach der Mitte sägeartig begrenzt durch die kleinen Nervchen.

Nun ist es noch denkbar, dass man in den letzten Versuchen gar nicht zu tun hatte mit einem Kohlensäuretransport *im* Blattgewebe von dem verdunkelten nach dem beleuchteten Blattteil zu. Es wäre doch möglich, dass Kohlensäuregas aus dem Blatt durch die Spaltöffnungen entwich und sich an der Aussenseite desselben verbreitete, und dass es an den beleuchteten Stellen wieder von aussen her durch die Stomata in das Blatt hindringen könnte.

Diese Möglichkeit ist aber leicht auszuschliessen, so dass bewiesen wird, dass in diesen Versuchen die Kohlensäure wirklich *im* Blattgewebe, durch die Interzellularräume, transportiert wurde. Um dies zu beweisen habe

ich den folgenden Versuch angestellt, in welchem die Atmungskohlensäure, die in den verdunkelten Partien möglicherweise gleich durch die Spaltöffnungen entwich, jedenfalls verhindert wurde, mit dem beleuchteten Teil in Berührung zu kommen. Das aus dem Blatte getretene Gas musste in diesem Versuch sogleich im Quecksilber aufsteigen, und in die Luft entweichen.

VERSUCH XLI.

Dahlia Yuarezii Hort.

18 Oktober 1907. Es wurden zwei Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blättchens verwendet. Die Mittelrippe war entfernt worden.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 3 Uhr nm.

Temperatur im Gewächshaus zwischen 12° und 19° C.

Die beiden Längshälften wurden mit der Oberseite nach oben auf das Quecksilber gelegt, und mittels einer Glasdose von 5 cm Durchmesser in das Metall hineingedrückt; sie waren nur durch ein schmales Quecksilberstreifenchen voneinander getrennt.

Die vertikale Wand der Glasdose war an der Aussen- seite mit schwarzem Papier beklebt. Weil der Boden ein wenig kleiner war als die Oberfläche der Blatthälften, wurden deren Ränder beim Niederdrücken in das Quecksilber schief nach oben gebogen. Wenn diese Ränder zufälligerweise hie und da auch die Wand der Glasdose berührten, so waren sie doch vom Lichte abgeschlossen durch das gegen diese Wand geklebte schwarze Papier. Es wurde aber dafür gesorgt, dass keine Blattteile über das Quecksilber emporragten. Die Blatthälften blieben also völlig von der Luft abgeschlossen.

Durch diese Einrichtung war also ein grosser Teil jeder Blatthälfte beleuchtet, während nur die schief emporge-

bogenen Ränder verdunkelt waren. Wenn aus diesen Rändern aber etwa Kohlensäuregas entwich, so musste dasselbe gleich aufsteigen und konnte keineswegs in die beleuchteten Blattteile geraten.

Am Ende des Versuchs waren die Blatthälften noch vollkommen frisch, und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *Nur in der Peripherie* der beleuchteten Blattteilen war ein *Stärkerand* gebildet, ungefähr 4 mm breit, nach der Mitte der beleuchteten Stelle zu durch grössere Nerven begrenzt; wo keine solche grosse Nerven vorlagen, verwischte sich die Reaktion bald.

§ 3.

Das Quecksilber hatte in den Versuchen, die im § 2 beschrieben worden sind, die Funktion das Versuchsblatt von der Luft abzuschliessen, so dass dem Blatte keine Kohlensäure von aussen her zur Verfügung stand. Zudem aber wurde mit der Benutzung dieses Metalls noch ein weiterer Zweck erreicht. Die sich in dem verdunkelten Blattteil entwickelnde Atmungskohlensäure wurde durch den Quecksilberdruck nämlich verhindert an der Unterseite des Blattes auszutreten. Die Epidermis war dort also wie impermeabel für das Kohlensäuregas, und die Oberseite des Blattes war dem Glase fest angedrückt. Wenn aber nicht dafür gesorgt wird, dass die Epidermis keine Gase durchlässt, so entweicht die produzierte Kohlensäure sogleich aus dem Blattgewebe, ohne seitlich in diesem Gewebe transportiert zu werden. Dass dem so ist, konnte ich durch zwei Versuche beweisen, die ich hier mitteilen will. Im ersteren Versuch war einfach ein Blattteil derart verdunkelt, dass die Epidermis dieses Teils frei blieb; im anderen Versuch aber wurde die Blattpartie, welche verdunkelt werden sollte, zuvor bestrichen mit Cacaowachs um jeden Gasaustritt zu verhindern.

VERSUCH XLII.

Dahlia Yuarezii Hort.

10 Oktober 1906. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet.

Versuchsdauer von 11 Uhr vm bis 4¹⁵ Uhr nm.

Temperatur im Gewächshaus, wo der Versuch stattfand, zwischen 18° und 29° C.

Das Blättchen mit der Spitze in der kleinen Glocke des Apparates ohne Lüftung, in einem Raum ohne Kalilauge. Der mittlere Teil des Blättchens unter Quecksilber; die Basis in Luft mit 5% Kohlensäure.

Unmittelbar über dem Quecksilber war die eine Längshälfte der Spitze, bis an die Mittelrippe, an der Ober- und Unterseite bedeckt durch einen schwarzen Papierstreifen. Dieser Streifen war 17 mm breit und mit dünnem Nähgarn an das Blättchen festgenäht. Das Papier schloss sich also nur lose an die Blattepidermis an; der untere Papierrand berührte das Quecksilber.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch frisch. Nur zeigte die Oberseite der Spitze eine nur eben sichtbare Verfärbung. Das Blättchen wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, im unbedeckten Teil unmittelbar am Quecksilber, ein 3 bis 4 mm breiter Stärkerand, nach der Blattspitze zu scharf durch Nerven begrenzt. Am Rande des schwarzen Papiers der anderen Längshälfte aber kein Stärkerand. In der ganzen Spitze übrigens eine sehr schwache, gleichmässige Stärkereaktion.

In der Basis viel Stärke.

Sehr verschieden von diesem Resultate zeigte sich das selbe des folgenden Versuchs.

VERSUCH XLIII.

Dahlia Yvarezii Hort.

11 Oktober 1906. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet.

Versuchsdauer von 2¹⁵ Uhr nm bis 4⁴⁵ Uhr nm.

Die Temperatur im Gewächshaus schwankte um 17° C.

Das Blättchen im Apparat ohne Lüftung, in derselben Weise wie im vorigen Versuch; die Basis aber in gewöhnlicher Luft.

Die Spitze war an zwei Stellen mit Querstreifen von schwarzem Papier bedeckt. Der eine Streifen an derselben Stelle wie im vorigen Versuch, der andere aber 2 cm von diesem entfernt, und auch nur bis an die Mittelrippe reichend. Beide Papierstreifen waren 17 mm breit. Unter diesen Papierstreifen war das Blättchen beiderseits mit Cacaowachs bestrichen.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch frisch, und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Spitze, *im unbedeckten Teil*, unmittelbar am Quecksilber, *ein Stärkerand*, durch Nerven begrenzt. *Längs den Rändern der Papierstreifen auch schwarze Stärkerändchen*. Übrigens in der ganzen Spitze eine sehr schwache, gleichmässige Stärkereaktion.

In der Basis Stärke gebildet, aber nicht sehr viel.

Der Unterschied in den Resultaten dieser beiden Versuche ist also sehr deutlich. Wo das schwarze Papier ohne weiteres nur lose das Blatt umschloss, konnte die in der verdunkelten Blattpartie produzierte Kohlensäure leicht entweichen und sich im umgebenden Raum verbreiten. In jenem Fall aber, wo die Oberhaut mit einer gasdichten Substanz bestrichen worden war, konnte die

Kohlensäure nicht durch die Spaltöffnungen entweichen, sondern war gezwungen, den längeren Weg im Blattgewebe zu folgen. An den Rändern des verdunkelten Teils, wo auch die abschliessende Schicht aufhörte, könnte nun das Gas entweichen; aber bevor es sich durch die Stomata entfernt hatte, wurde es schon reduziert. Die geringe Quantität Stärke, die im ganzen beleuchteten Teil der Spitze zu sehen war, ist vielleicht in der Weise zu erklären, dass die Atmungskohlensäure der verdunkelten Partie nicht rasch genug völlig reduziert werden konnte bevor sie entwich, und deshalb sich im Raum unter der kleinen Glocke verbreitete; in diesem Fall stand dieses kleine Gasquantum natürlich dem ganzen beleuchteten Spitzenteil zur Verfügung.

Aus dem letzten Versuch geht hervor, dass man auch ohne Quecksilber Versuche anstellen kann um zu zeigen, dass die Atmungskohlensäure genügt, in einem beleuchteten Blattteil Stärkebildung zum Vorschein zu rufen. In mehreren Versuchen habe ich nämlich Blätter, ganz mit Cacaowachs bestrichen und teilweise verdunkelt, in gewöhnlicher Luft dem Lichte ausgesetzt. Bekanntlich ¹⁾ kann ja ein mit Cacaowachs ganz bestrichenes Blatt, wenn es in freier Luft beleuchtet wird, keine oder höchstens nur äusserst wenig Stärke bilden. Wie wir aber im obigen Versuch XLIII gesehen haben, und wie es aus weiteren noch hervorgehen wird, genügt es ein stärkefreies, ganz mit Cacaowachs bestrichenes Blatt teilweise zu Verdunkeln, um im beleuchteten Teil Stärkebildung hervorzurufen. Ich teile hier zwei solche Versuche mit.

1) Stahl. Bot. Zeitung, 52, 1894, S. 130.

VERSUCH XLIV.

Aesculus Pavia L.

20 Juni 1908. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet.

Versuchsdauer von 11¹⁵ Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums) zwischen 16° und 20° C.

Das Blättchen war vollständig bestrichen mit Cacaowachs, das gut über die ganze Blattoberfläche verrieben worden war und so eine glatte Schicht bildete. Das Blättchen wurde ganz in einem schwarzen Papiersäckchen eingehüllt, in welchem ein rundes Loch von ungefähr 3 cm Durchmesser ausgeschnitten war. Weil das Papier fest an die Blattoberfläche angeedrückt wurde, war nur die mit dem Loch korrespondierende Stelle beleuchtet.

Es wurde das Blättchen, mit dem Stiel in Wasser, unter eine Glasglocke in gewöhnlicher Luft gestellt. Die Glasglocke wurde benutzt um das Blättchen gegen den Wind zu schützen.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch ganz frisch und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *In der äussersten Peripherie* der beleuchteten Stelle ein sehr *schmales Stärkerändchen*. Übrigens nichts.

VERSUCH XLV.

Juglans regia L.

22 Juni 1908. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet.

Versuchsdauer von 12 Uhr m bis 6⁴⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums) zwischen 19° und 26° C.

Von dem Blättchen wurde nur die eine Längshälfte

beiderseits mit Cacaowachs bestrichen und dieses gut verrieben. Quer um die Blattscheibe wurden an zwei Stellen doppelt gefaltete Stanniolstreifchen gelegt und festgedrückt, so dass jedes Streifchen einen Blattteil beiderseits verdunkelte. Die Breite der Streifchen war $2\frac{1}{2}$ cm und $2\frac{1}{2}$ mm; sie schlossen durch das Cacaowachs fest an die Blattoberfläche.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch völlig normal und wurde der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der bestrichenen Blatthälfte *längs den Rändern der Stanniolstreifchen* sehr schwarze, *schmale Stärkerändchen* gebildet, auf der vom Stanniol abgekehrten Seite sägeartig begrenzt durch die kleinen Nervchen. Stärkerändchen beim breitesten Stanniolstreifchen *1 mm breit*, beim schmalen Stanniolstreifchen aber nur $\frac{1}{4}$ mm breit. Übrigens im bestrichenen Teil nur eben eine schwache Färbung von gleichmässig verbreiteter Stärke zu sehen.

In der nicht bestrichenen Blatthälfte hatte sich viel Stärke gebildet, ausgenommen unter den Stanniolstreifen.

§ 4.

Ein nicht uninteressantes Beispiel von Stärkebildung, nach dem Prinzip des vorhergehenden §, wird geliefert durch bunte Blätter. Es sind dazu solche Blätter nötig, die neben dem normalen grünen Gewebe auch vollkommen farblose, weisse Teile besitzen; zumal muss auch darauf geachtet werden, dass die farblosen Partien jedenfalls ein gut entwickeltes Parenchym haben, welches durch intramolekulare Atmung eine nicht allzu geringe Quantität Kohlensäure abgeben kann. Der farblose Teil kann keine Kohlensäure assimilieren; wenn nun die von demselben produzierte Kohlensäure durch Bestreichung der Oberhaut mit Cacaowachs am Entweichen durch die Stomata verhindert wird, so wird dieses Gas gezwungen, durch das

Blattgewebe nach dem grünen Teil zu diffundieren, wo es sogleich reduziert werden kann.

Wenn man solche bunte Blätter also nur mit Cacaowachs bestreicht und ganz, ohne partielle Verdunkelung, dem Lichte aussetzt, so kann man erwarten, dass in dem an der farblosen Partie grenzenden Rand des grünen Teils Stärke gebildet wird. Es bestätigte sich dies auch in einigen Versuchen, die ich hier anführen werde. Um ganz sicher zu sein, dass die Blätter nicht die geringste Quantität Kohlensäure von aussen her beziehen konnten, einer etwaigen ungenügenden Abschliessung durch das Cacaowachs wegen, wurden sie unter eine kleine Glasglocke gestellt, die in einer flachen Schale stand und unten durch konzentrierte Kalilauge abgesperrt war. Die Blätter standen mit dem Stiel in einem Gefässchen mit Wasser.

VERSUCH XLVI.

Cornus tartarica Mill.

22 Juli 1908. Es wurden zwei stärkefreie Blätter verwendet, deren Ränder weiss, die mittleren Teile aber grün waren.

Versuchsdauer von 3 Uhr nm bis 7¹⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums zwischen 16 $\frac{1}{2}$ ° und 22° C.

Die Blätter waren ganz mit Cacaowachs bestrichen und standen mit dem Stiel in einem Gefässchen mit Wasser, *unter einer Glasglocke, die unten durch Kalilauge abgesperrt war.*

Am Ende des Versuchs waren die Blätter noch ganz frisch, und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *Im Rand der grünen Blattpartie, an der Grenze des farblosen Teils, etwas Stärke gebildet, aber nur sehr wenig.*

Derselbe Versuch wurde zu gleicher Zeit angestellt mit zwei Blättern von *Elaeagnus Frederici*. Der Rand dieser Blätter war grün, während der mittlere Teil gelblich, fast weiss war.

Am Ende des Versuchs waren auch diese Blätter ganz normal und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *Im Rande des grünen Teils*, an der Grenze der mittleren weissen Partie, deutlich *etwas Stärke* gebildet; dadurch trat diese Grenze wieder sehr scharf hervor, nachdem sie beim Entfarben des Blattes *vor* der Jodreaktion fast unsichtbar geworden war.

Ein weit schönerer Erfolg als im vorigen Versuch wurde aber erreicht mit Blättern von einem bunten *Pelargonium*.

VERSUCH XLVII.

Pelargonium zonale L'Hérit. (Mad. Salleroi).

11 August 1908. Es wurden drei stärkefreie Blätter verwendet. Diese Blätter waren in der Mitte grün, der Rand aber weiss in einer Breite von $\frac{1}{2}$ bis 1 cm.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung (Perron Nordseite des Laboratoriums) zwischen 16° und 18° C.

Zwei Blätter wurden ganz mit einer ziemlich dicken Schicht von Cacaowachs bestrichen und, mit dem Stiel in Wasser, *unter eine durch konzentrierte Kalilauge abgesperrte Glasglocke* gestellt. Das dritte Blatt wurde aber nicht bestrichen und nur zur Kontrolle in die freie Luft gesetzt, mit dem Stiel in Wasser.

Am Ende des Versuchs waren die Blätter noch ganz frisch, und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Das eine der zwei bestrichenen Blätter hatte nur Spuren von Stärke im Rande der grünen Partie ge-

bildet. Das andere bestrichene Blatt aber zeigte ein *schöne Stärkereaktion*, hauptsächlich in der einen Blatthälfte, wo auch der weisse Rand am breitesten war. Die Stärke befand sich *nur im Rand des grünen Teils*, an der Grenze des weissen Blattrandes. An gewissen Stellen war die Stärke, nach der Mitte des Blattes zu, *scharf begrenzt durch grössere Nerven*.

Das nicht mit Cacaowachs bestrichene Blatt, an der freien Luft, hatte in seinem ganzen grünen Teil sehr viel Stärke gebildet.

Es wurde in den Rändern der grünen Blattteile in diesen Versuchen zwar nur wenig Stärke gebildet, aber doch sehr deutlich. Dass es wenig war, konnte auch nicht wundern, weil es von vornherein sehr wahrscheinlich ist, dass in den wenig aktiven, farblosen Geweben mit ihrem armen Inhalt, auch die Atmung wenig ausgiebig ist, und also nur wenig Kohlensäure produziert wird.

Es stimmt dies auch ganz mit einem Versuch mit einem weissgefleckten Blatt von *Richardia albomaculata*. Die weissen Flecken dieses Blattes sind sehr dünn und bestehen aus einem sehr inhaltsarmem Gewebe. Durch Bestreichung dieses Blattes mit Cacaowachs konnte es denn auch nicht zur Stärkebildung ringsum die weisse Flecken kommen, obwohl es sich als ein „Stärkeblatt“ erwies, im Gegensatz zu den Blättern der verwandten Gattung *Arum*, welche bekanntlich „Zuckerblätter“¹⁾ sind.

1) Stahl. Jahrb. für Wissenschaftliche Botanik, Bd. 34, 1900, p. 560.

V. KAPITEL.

Erklärung der Versuchsergebnisse.

§ 1.

Wie wir in den Kapiteln II und III gesehen haben, war die Kohlensäure, die sich in der Blattspitze durch das Auftreten von Stärkebildung zeigte, nur hergekommen aus einem Gebiet, das unmittelbar an der Spitze grenzte; eine Strecke von der Breite der unter dem Quecksilber getauchten Blattzone, — ungefähr 3 cm — war schon ein solches Hindernis für die Diffusion der Kohlensäure, welche der Basis dargeboten war, dass ein Transport bis in die Blattspitze nicht mehr wahrgenommen werden konnte.

Die Ursache einer so schwierigen Diffusion liegt bei vielen Blättern nahe. Sie dringt sich gleich auf, wenn wir die Stärkerändchen in den Spitzen beobachten, zum Beispiel bei *Dahlia* (Versuch I, XXVI, cf. *Figur 3, Tafel V*), bei *Aesculus Hippocastanum* (Versuch VIII), bei *Aesculus Pavia* (Versuch IX, cf. *Figur 4, Tafel V*), bei *Acer campestre* (Versuch XI). Man sieht dann gleich, dass es die Nerven waren, die hier den weiteren Kohlensäuretransport verhinderten.

Im *Dahlia*blatt z. B. war es sehr auffallend, dass die Kohlensäure an denjenigen Stellen am weitesten vorgegangen war, wo zufälligerweise keine grössere Nerven ihren Weg kreuzten. Wo sich aber gleich oberhalb des

Quecksilbers grössere Quernerven befanden, wurde die Kohlensäure sogleich durch dieselben aufgehalten. Die Stärke hatte sich an solchen Stellen nur bis diese Nerven ausgebreitet, und hörte dann plötzlich auf.

Weil bei *Dahlia* die grösseren Quernerven ziemlich weit voneinander entfernt sind, ist es also wohl begreiflich, dass die Stärkerändchen an mehreren Stellen ziemlich breit werden konnten. Sehr verschieden von diesem Beispiel verhalten sich die Blätter von *Aesculus* und *Acer*. Hier finden sich im Blattparenchym sehr zahlreiche Nervenverzweigungen, die fast die ganze Blattdicke einnehmen, und in Übereinstimmung hiermit bildeten sich auch nur sehr schmale Stärkerändchen in den Blattspitzen.

Wenn also auch im gewöhnlichen Assimilationsparenchym, das meist ziemlich reich an Interzellularräumen ist, durch diese Interzellulare hindurch ein Kohlensäuretransport möglich ist, so wird die Kohlensäure jedoch aufgehalten durch Nerven, die ungefähr die ganze Blattdicke einnehmen.

Wenn die Entfernung, bis zu welcher Kohlensäuretransport möglich ist, von der relativen Lage der grösseren Quernerven abhängig erscheint, so könnte man in den gerad-, wie in den krummnervigen Blättern einen weiteren Transport erwarten. Wenn wir aber die Versuche mit *Acorus*, *Zea*, *Hordeum*, *Triticum* und *Tradescantia* ansehen, so bemerken wir, dass es bei diesen Blättern keinesfalls zutrifft. Die Ursache ergibt sich durch eine mikroskopische Untersuchung dieser Blätter. Die Hindernisse für den Kohlensäuretransport sind aber nicht in allen diesen Blättern dieselben; man kann hier wieder verschiedene Fälle unterscheiden.

Die Blätter der Gräser *Hordeum*, *Triticum* und *Zea Mays* verhalten sich in dieser Hinsicht ziemlich gleich. Die Quernervchen, die Anastomosen zwischen den geraden

Längsnerven, sind in diesen Blättern nur sehr unbedeutend; die Meristelen füllen bei weitem nicht die ganze Blattdicke aus, sondern an der Ober- und Unterseite liegt noch viel Parenchym. Diese Nervchen können also keine wichtige Rolle spielen bei der Hinderung des Gastransports. Fasst man aber die Interzellularräume ins Auge, so bemerkt man, dass dieselben in Querschnitten des Blattes nur sehr klein sind; ganz anders aber in Längsschnitten, wo sie sehr geräumig erscheinen. Während also in der Querrichtung in der Blattscheibe geräumige Gaswege vorhanden sind, sind sie dagegen in der Längsrichtung so unbedeutend, dass dies hier wohl die Hauptursache der beschränkten Gasdiffusion ist.

Auch was die Blätter von *Acorus* und *Tradescantia* betrifft, macht eine mikroskopische Untersuchung es verständlich, dass hier kein ausgiebiger Gastransport stattfinden kann. In den Querschnitten der *Acorus*blätter zeigen sich nur kleine Interzellularräume im assimilierenden Parenchym; zudem befinden sich die Nerven auch in diesem Gewebe und füllen dessen ganze Dicke aus. Nervenastomosen, die es hier auch gibt, erschweren noch den Gastransport. Das mittlere, farblose Blattparenchym enthält zwar sehr grosse und zahlreiche Interzellularräume die sich auch ziemlich weit in der Längsrichtung des Blattes ausdehnen, aber sie werden immer an den Enden abgeschlossen durch eine quere Zellschicht, ein Diaphragma ohne Interzellularräume.

Tradescantia hat zwar ein ganz schwammartiges Assimilationsparenchym, aber die Nervenastomosen sind ziemlich zahlreich und lassen an der Ober-, sowie an der Unterseite nur wenig Interzellularen führendes Parenchym übrig. Diese Anastomosen sind auch hier stark genug einem Gastransport grosse Schwierigkeiten in den Weg zu stellen.

Aus dem Vorbergehenden ergibt sich leicht, dass man in der Natur nicht viele Blätter finden wird, die einen ausgiebigen Kohlensäuretransport gestatten werden. In den meisten Blättern sind die Interzellularräume ziemlich klein; und wenn man auch Beispiele grösserer Lufträume finden kann, so werden diese doch häufig in der Quere abgebrochen durch Nervenastomosen, oder durch geschlossene Parenchymdiaphragmen.

Nur in denjenigen Fällen kann man einen bedeutenden Gastransport erwarten, wo geräumige Interzellularen sich weit in der Längsrichtung des Blattes fortsetzen, wo also auch keine störende Quernerven oder Diaphragmen vorkommen. Es finden sich diese Bedingungen schon mehr oder weniger verwirklicht im Blatte von *Eucomis punctata*. Hier ist das ganze Blattparenchym schwammartig mit ziemlich grossen Interzellularräumen, die nach allen Richtungen miteinander in Verbindung stehen. Das Blatt ist geradnervig; die Gefässbündel der Nerven nehmen aber nur wenig Raum ein, meist nicht mehr als etwa den $\frac{1}{3}$ Teil der ganzen Blattdicke; die spärlichen Nervenastomosen sind noch unbedeutender und bestehen nur aus 1 bis 3 Spiralgefässen, vielleicht begleitet von 1 oder 2 Siebgefässen. Weiter ist alles Parenchym bis an die Epidermis.

Noch weit bessere Gastransportwege finden sich aber in den Blättern von *Eichhornia* und *Pontederia*. Im Schwammparenchym dieser krummnervigen Blätter nämlich, zwischen je zwei Nerven, gibt es von der Basis bis in die Spitze eine ununterbrochene Reihe sehr grosser Lufträume. Sie sind so gross, dass sie bei *Eichhornia* fast die Hälfte, bei *Pontederia* ungefähr ein Drittel der ganzen Blattdicke einnehmen. In jeder Reihe sind sie voneinander getrennt durch zu den Nerven senkrechte, nur eine Zelle dicke Gewebepplatten oder Diaphragmen, welche aber sehr reich sind an weiten Interzellularen.

Hierdurch erhalten die grossen Lufträume eine so vorzügliche Kommunikation, dass man wohl von einem einzigen, sich von der Basis bis in die Spitze fortsetzendem Luftraum zwischen je zwei Nerven reden kann. Es giebt in diesen Blättern zwar auch Nerven Anastomosen; es sind dieselben aber nur sehr winzig und zudem verlaufen sie nur im oberen und im unteren Teil der grossen Lufträume: sie unterbrechen also gar nicht die Lufträume, welche sich ungehindert zwischen denselben fortsetzen.

In der Tat lehren die Versuche, die ich im folgenden mitteilen werde, dass in diesen Blättern eine weitere Gasdiffusion leicht stattfinden kann.

An erster Stelle werde ich Versuche mit *Pontederia* und *Eichornia* beschreiben, welche vollkommen in derselben Weise ausgeführt worden sind wie die im Kapitel III § 2 beschrieben. (Vergl. Versuch XXIV bis XXVIII). Es wird sich dabei herausstellen, dass die beiden letztgenannten Blätter sich anders verhalten wie die früher besprochenen.

VERSUCH XLVIII.

Pontederia montevidensis.

15 Juli 1908. Es wurden zwei fast gleiche, stärkefreie Blätter verwendet in den zwei Apparaten mit Lüftung, auf dem Perron; auf dem Quecksilber befand sich eine Wasserschicht. Jedes Blatt war mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen das äusserste Spitzchen und der über der Wasserschicht auf dem Quecksilber emporragende Teil der Basis. Die Bases waren grösstenteils bis an das Quecksilber verdunkelt. Die Spitzen befanden sich in den kohlenensäure freien Räumen unter den kleinen Glocken.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 14° und 20° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken fortwährend gleich und etwa 3° über der Temperatur der Umgebung.

Die Basis des Blattes im Apparat *No 1* war in Luft mit 2% Kohlensäure: im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende der Versuchs war durch jede kleine Glocke gut 3½ L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blätter waren noch frisch und wurden der Stärke-reaktion unterworfen.

RESULTAT. *No 1*. In der Spitze des Blattes, unmittelbar am Quecksilber, ein *dunkler Stärkerand*, 3 mm breit und weiter sich allmählich verwischend bis eine Breite von 6 mm. Weiter konnte in der ganzen Spitze noch eine sehr geringe Quantität gleichmässig verbreitete Stärke wahrgenommen werden. Im beleuchteten Teil der Basis sehr viel Stärke.

No 2. In der Spitze des Blattes, unmittelbar am Quecksilber, ein viel *weniger dunkler Stärkerand*, nur 2 mm breit und sehr rasch sich verwischend. Weiter in der ganzen Spitze, wie in *No 1*, eine Andeutung von Stärke. In der Basis viel weniger Stärke als in *No 1*.

VERSUCH XLIX.

Eichhornia speciosa Kunth.

7 Juli 1908. Es wurden zwei nahezu gleiche, stärkefreie Blätter verwendet in den beiden Apparaten mit Lüftung, auf dem Perron. Die Versuchsanstellung war ganz dieselbe wie im vorhergehenden Versuch, ebenso wie die Behandlung der Blätter.

Versuchsdauer von 10 Uhr vm bis 4⁴⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 17° und 20° C.

Temperatur in den kleinen Glocken No 1 und No 2 um 12 Uhr in 25° bezw. 26°; um 4 Uhr nm 26½° bezw. 27°.

Temperatur in der grossen Glocke No 2 um 12 Uhr in 20½° und um 4 Uhr nm 24° C.

Die Basis des Blattes im Apparat No 1 in Luft mit 2% Kohlensäure, im Apparat No 2 die Basis in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke 4 L kohlenstofffreie Luft durchgesaugt. Die Blätter waren noch frisch und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. No 1. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *tiefschwarzer Stärkerand*, etwa 1 cm breit und weiter sich ziemlich schnell verwischend. Weiter in der Spitze gar keine Stärke. Im beleuchteten Teil der Basis sehr viel Stärke. Tiefschwarz.

No 2. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *deutliches Stärkeründchen*, nur bis 2 mm breit; sich rasch verwischend. Weiter keine Stärke in der Spitze. Im beleuchteten Teil der Basis Stärke gebildet, aber viel weniger als in No 1.

In Fig 5, Tafel VI sehen wir die Photographien dieser beiden Versuchsblätter nach der Stärkereaktion, *a* ist das Blatt aus dem Apparat No 2; *b* ist das Blatt aus dem Apparat No 1. Von *d* bis *e*, bezw. von *d'* bis *e'* waren die Blätter unter dem Quecksilber getaucht; die Bases waren von *c* bis *d*, bezw. von *c'* bis *d'* verdunkelt. Bei *e*, bezw. *e'* befinden sich die Stärkeränder, welche sich im kohlenstofffreien Raum bildeten. Auch bei *d*, bezw. *d'* sehen wir stellenweise Stärke, wo die Bases unvollständig vom schwarzen Papier bedeckt gewesen waren. Im Blatt *b* auch in der unter Quecksilber getauchten Zone hie und da etwas Stärke, wo der Glockenrand das Blatt berührt hatte. Von *c* bezw. *c'* bis zu den Blattstielen viel Stärke.

In den beiden letzteren Experimenten zeigte sich ein

grosser Unterschied der Stärkemengen in den Spitzen jedes Blattpaares; in der Spitze desjenigen Blattes, dessen Basis sich in kohlensäurereicher Atmosphäre befand, bildete sich die meiste Stärke. Der Unterschied war zu gross, um an eine individuell verschiedene Assimilationsfähigkeit der Blätter denken zu können. Um aber sicher zu gehen, habe ich diese mögliche Fehlerquelle auch noch ausgeschaltet, indem in den folgenden Versuchen die beiden Längshälften eines einzigen Blattes, statt zwei verschiedener Blätter, mit einander verglichen wurden. So wurde der Beweis geliefert, dass die Unterschiede in den Blattspitzen bloss eine Folge waren des verschiedenen Kohlensäuredrucks in den Bases. Es musste also in diesen Blättern ein Kohlensäuretransport von der Basis her stattgefunden haben.

VERSUCH L.

Eichhornia speciosa Kunth.

16 Juli 1908. Es wurden die beiden Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blattes verwendet, in den beiden Apparaten mit Lüftung, auf dem Perron, wie im vorigen Versuch. Jede Blatthälfte war mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen die äusserste Spitze und der über dem Wasser emporrage Teil der Basis. Der grösste Teil der Basis war auch, bis an das Quecksilber, verdunkelt. Beide Spitzen befanden sich in den kohlensäurefreien Räumen.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 4 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 15° und 17° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken um 2 Uhr nm 18½° C.

Die Basis der Blatthälfte im Apparat *No 1* in Luft mit 2% Kohlensäure; die Basis im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke gut $1\frac{1}{2}$ L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt.

Die Blatthälften waren noch normal und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *No 1.* In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *bis $1\frac{1}{2}$ cm breiter Stärkerand*, weiter sich schnell verwischend; die Stärke befand sich nur zwischen den Nerven. Weiter in der Spitze nichts. Im beleuchteten Teil der Basis sehr viel Stärke.

No 2. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *nur gut 1 mm breites Stärkerändchen*, rasch verwischend. Weiter in der Spitze keine Stärke.

Im beleuchteten Teil der Basis wenig Stärke, von demselben Ton wie das Rändchen in der Spitze.

Dasselbe Resultat bekam ich auch im folgenden Versuch.

VERSUCH LI.

Eucomis punctata L'Hérit.

29 Juli 1908. Es wurden auch hier die beiden Längshälften eines einzigen, stärkefreien Blattes verwendet in den beiden Apparaten mit Lüftung, auf dem Perron wie im vorhergehenden Versuch. Jede Hälfte war mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen der über dem Wasser emporragende Teil der Basis. Die Basis grösstenteils verdunkelt, bis an das Quecksilber. Die Spitzen befanden sich in den kohlensäurefreien Räumen.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 7³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 17° und 23° C.

Temperatur in den beiden kleinen Glocken gleich: um 12 Uhr m 28°, um 2 Uhr nm 30° und um 7³⁰ Uhr nm 20° C.

Die Basis der Blatthälfte im Apparat *No 1* in Luft mit 2% Kohlensäure; die Basis im Apparat *No 2* in gewöhnlicher Luft.

Am Ende des Versuchs war durch jede kleine Glocke $2\frac{1}{2}$ L kohlensäurefreie Luft durchgesaugt. Beide Blatthälften waren noch frisch und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. *No 1*. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *schwarzer Stärkerand, bis 1 cm breit*, nicht scharf begrenzt. Weiter in der Spitze ein schwacher Stärketon. Im beleuchteten Teil der Basis sehr viel Stärke.

No 2. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber; ein *schwarzes Stärkerändchen, nur bis 3 mm breit*, nicht scharf begrenzt, schnell sich verwischend. Weiter in der Spitze auch ein schwacher Stärketon. In der Basis viel Stärke, nur etwas weniger als in *No 1*.

Von den Pflanzen, die einen Kohlensäuretransport über weitere Distanzen zulassen, hat sich *Eichhornia* als die geeignetste erwiesen. Es stimmt dies auch völlig mit der Struktur dieses Blattes überein, wie schon oben erwähnt worden ist.

Mit dem *Eichhornia*blatt lässt sich nun auch leicht zeigen, wie nötig es war, in den zuletzt besprochenen Versuchen, sowie in den im Kapitel III § 2 und § 3 mitgeteilten, einen Teil der Blattbasis zu verdunkeln. Ein Versuch mit *Eichhornia* lehrte, dass der Einfluss des höheren Kohlensäuredrucks an der Basis leicht übersehen werden kann, wenn die ganze Basis beleuchtet wird; in diesem Falle wird schon in der Basis viel Kohlensäure festgehalten, so dass in der Spitze viel weniger Stärke gebildet wird, als bei einer ungehinderten Kohlensäurediffusion möglich gewesen wäre. Der betreffende Versuch wurde in der folgenden Weise ausgeführt.

VERSUCH LII.

Eichhornia speciosa Kunth.

31 Juli 1908. Es wurden die beiden Längshälften eines einzigen Blattes verwendet in *einem* Apparat mit Lüftung, auf dem Perron. Jede Hälfte war mit Cacaowachs bestrichen, ausgenommen der über dem Wasser emporrage Teil der Basis. Die Spitzen befanden sich nebeneinander in demselben kohlenstofffreien Raum der kleinen Glocke. Die Bases beider Blatthälften nebeneinander in Luft mit 2% Kohlensäure.

Die Blatthälfte *a* *grösstenteils verdunkelt*, bis an das Quecksilber.

Die Blatthälfte *b* aber *gar nicht verdunkelt*; ohne schwarzem Papier.

Versuchsdauer von 12 Uhr m bis 4³⁵ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 20° C.

Temperatur in der kleinen Glocke um 2¹⁵ Uhr nm 28° C, um 4¹⁵ Uhr nm 26° C.

Am Ende des Versuchs war 3½ L kohlenstofffreie Luft durch die kleine Glocke durchgesaugt.

Die Blatthälften waren noch frisch und wurden der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Blatthälfte *a*. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *schwarzer Stärkerand*, dessen Breite von der Mitte des Blattes nach dem Rande zu von 8 mm bis zu 5 mm abnahm. Nicht scharf begrenzt. Weiter in der Spitze keine Stärke.

Blatthälfte *b*. In der Spitze, unmittelbar am Quecksilber, ein *schwarzer Stärkerand*, aber *schmäler*; die Breite dieses Randes von der Mitte des Blattes nach dem Rande von 5 mm bis zu 2 mm abnehmend. Nicht scharf begrenzt. Weiter in der Spitze keine Stärke.

In den beleuchteten Teilen der Bases der beiden Blathälften gleichviel Stärke; tiefschwarze Farbe.

§ 2.

Wenn wir die Ergebnisse der bis jetzt beschriebenen Versuche zusammenfassen, so sehen wir, dass in allen untersuchten Blättern ein Kohlensäuretransport möglich war; in den meisten Fällen aber nur über eine sehr kleine Distanz. Dieser Transport geschah aber nur unter sehr besonderen Bedingungen, die in der Natur niemals verwirklicht sind. Die Schlussfolgerungen Molls, aus seinen oben erörterten Untersuchungen, dass nämlich in der Natur ein bestimmter Pflanzenteil keine Kohlensäure verwenden kann, die einem anderen Teil zur Verfügung steht, werden also gar nicht durch meine Untersuchung angegriffen. Nur beim ersten Anblick könnte es scheinen, als ob meine Untersuchungen mit den Ergebnissen Molls im Streit wären.

Wenn wir aber näher zusehen, wird es sich ergeben, dass die Sache sich ganz anders verhält. Es wird sich dann ja herausstellen, dass meine Versuche gerade eine Erklärung geben können der Resultate Molls. Es wird dabei klargelegt werden, wie es kommt, dass im kohlenstofffreien Raum des Moll'schen Apparats keine Stärke gebildet wurde.

Bevor ich aber näher auf diese Erklärung eingehe, erscheint es mir wünschenswert, erst einige Versuche mitzuteilen, die ich selbst mit dem *Apparat nach Moll* angestellt habe. Auch hier wurden die Blätter nach dem Versuch in toto der Stärkereaktion mittels Jodchloralhydrat unterworfen, wodurch es mir also möglich war, unmittelbar die Lokalisierung der Stärke zu beobachten. Ich konnte auf diese Weise nicht nur feststellen, ob überhaupt noch

Stärke im kohlenstofffreien Raum gebildet worden war, sondern auch, bis *wie weit* die Stärkebildung stattgefunden hatte.

An erster Stelle werde ich zwei Versuche beschreiben, die mit Blättern ausgeführt worden sind, welche auch von Moll benutzt wurden.

VERSUCH LIII.

Polygonum Bistorta L.

6 August 1908. Es wurde ein stärkefreies Blatt verwendet.

Die Basis des Blattes in Luft mit 5% Kohlensäure; die Spitze im kohlenstofffreien Raum.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 4³⁰ Uhr nm.

Der Apparat stand im Freien auf dem Perron an der Nordseite des Laboratoriums, gegen direkten Sonnenschein geschützt.

Temperatur der Umgebung zwischen 19° und 25° C.

Am Ende des Versuchs das Blatt noch ganz normal. Es wurde der Stärkereaktion unterworfen, nachdem durch kleine Einschnidungen derjenige Blattteil markiert worden war, welcher zwischen den Glaswänden der beiden Kristallisierschalen eingeklemmt gewesen war.

RESULTAT. In der Basis viel Stärke; die schwarze Farbe hörte aber plötzlich auf bei der Aussenseite der Kristallisierschalen, und war dort scharf durch Nerven begrenzt.

Zwischen den Rändern der Schalen noch ein schwacher Ton von Stärke, überall durch Nerven begrenzt. *In der Spitze, im kohlenstofffreien Raum gar keine Stärke.*

VERSUCH LIV.

Cucurbita Pepo L.

11 August 1908. Es wurde ein Teil eines stärkefreien Blattes verwendet. Die Basis in Luft mit 5% Kohlensäure, die Spitze im kohlenstofffreien Raum.

Versuchsdauer von 10¹⁵ Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Der Versuch fand statt im Freien, an der Nordseite des Laboratoriums. Direkter Sonnenschein wurde abgeschirmt. Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 18° C.

Am Ende des Versuchs das Blatt noch frisch. Es wurde der Stärkereaktion unterworfen, nachdem durch Einschnidungen derjenige Blattteil markiert worden war, der zwischen den Rändern der Schalen geklemmt gewesen war.

RESULTAT. Basis mit viel Stärke, die *plötzlich zwischen den Rändern der Kristallisierschalen aufhörte*, scharf begrenzt durch Nerven.

Von dort an im *kohlenstofffreien Raum keine Stärke*.

Figur 6, Tafel VI gibt eine Photographie dieses Blattes, nach der Stärkereaktion. Die Blattzone zwischen den beiden Kreisbogen bei *r* ist zwischen den Schalenrändern geklemmt gewesen. In dieser Zone hört die Stärke auf.

In diesen Versuchen bekam ich also dieselben Resultate, wie von Moll mitgeteilt worden sind, insoweit als im kohlenstofffreien Raum keine Stärke gebildet wurde. Durch die makroskopische Jodchloralhydratreaktion zeigte es sich aber, dass *zwischen den Schalenrändern* wohl noch Stärkebildung stattgefunden hatte, also in einem Gebiet, wo keine Kohlensäure durch die Stomata hineintreten konnte. Hier konnte die Kohlensäure nur von der Basis her eindringen.

Dass die Kohlensäure in diesen Blättern nicht weiter diffundierte bis in die Spitze im kohlenstofffreien Raum,

war eine Folge von der Kleinheit der sogenannten „Parenchyminseln.“ Diese Parenchyminseln, von Nerven eingeschlossene Parenchymbezirke, erreichen bei *Polygonum Bistorta* und *Cucurbita Pepo* nicht den Durchmesser von 3 mm. Weil nun die Wände der Kristallisierschalen 3 mm dick waren, wurde die Kohlensäure im Blattgewebe noch zwischen den Schalenrändern durch die Nerven aufgehalten.

Wie wir oben gesehen haben, entstand in meinen Versuchen, wo ein Teil des Blattes unter Quecksilber getaucht war, Stärke im kohlenstofffreien Raum aus Kohlensäure, welche durch einen anderen und zwar den verdunkelten Blattteil produziert wurde. Dies kann aber in den Versuchen mit dem Moll'schen Apparat natürlich nicht stattfinden; die Kohlensäure, welche in dem durch die Schalenränder abgeschlossenen Blattteil durch Atmung entwickelt wird, wird in diesem Teil sogleich zur Stelle wieder reduziert werden, weil das Licht hier durch die Glaswand Zutritt hat. Es kann also keine Anhäufung dieser Atmungskohlensäure in einem benachbarten Blattteil stattfinden und deshalb auch keine Stärkebildung.

In den Versuchen Moll's¹⁾ waren Blätter von *Cucurbita Pepo*, *Vitis vinifera*, *Cercis siliquastrum*, *Viola suava*, *Polygonum Bistorta* und *Trifolium pratense* verwendet, die alle nur kleine Parenchyminseln haben, und daher war in der Spitze dieser Blätter auch niemals Stärke entstanden.

Wenn man aber zu demselben Versuch ein Blatt verwendet mit weiter voneinander entfernten Nerven, also mit grösseren Parenchyminseln, so wird man auch einen Kohlensäuretransport sehen können bis in die Spitze, die sich im kohlenstofffreien Raum befindet.

Ein Beispiel eines solchen Blattes wird geliefert durch *Dahlia*, dessen Verhalten schon in der Einleitung S. 101 an-

1) Moll, l. c. p. 345.

gedeutet wurde. Eine Beschreibung des betreffenden Versuchs werde ich hier folgen lassen.

VERSUCH LV.

Dahlia (Cactus) Thuringia.

1 August 1908. Es wurde ein stärkefreies Blättchen verwendet, im Apparat Moll's. Die Basis des Blättchens in Luft mit 5% Kohlensäure; die Spitze im kohlenäurefreien Raum.

Versuchsdauer von 10³⁰ Uhr vm bis 2¹⁰ Uhr nm.

Der Apparat stand im Freien, an der Nordseite des Laboratoriums, gegen direkte Insolation geschützt.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 18° C.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch ganz frisch. Nachdem die zwischen den Schalenrändern eingeklemmte Blattzone durch Einschnidungen markiert worden war, wurde das Blättchen der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Basis ausserordentlich viel Stärke gebildet Kohlenschwarz. Zwischen den Schalenrändern, wo das Blatt eingeklemmt gewesen war, auch viel Stärke, aber der Ton doch etwas heller.

In der Spitze, im kohlenäurefreien Raum, sprang die Stärke, von der Schalenwand ab, mit Zacken hervor. Diese Zacken durch Nerven begrenzt; wo sich keine grössere Nerven in kurzer Entfernung von der Schalenwand vorfanden, hörte die Stärke auch wohl bald, aber doch allmählich ohne scharfe Grenze, auf. Weiter in der Spitze keine Stärke.

Figur 7, Tafel VI gibt eine Photographie dieses Blättchens, nach der Stärkereaktion. Die Blattzone zwischen den beiden Kreisbogen bei *r* ist zwischen den Schalen-

rändern geklemmt gewesen. Links von der Mittelrippe hat sich Stärke im kohlenstofffreien Raum gebildet. Die Kreisbogen sind ein wenig zu weit nach der Spitze zu gezeichnet: die Stärkezacken rechts von der Mittelrippe reichten noch eben in den kohlenstofffreien Schalenraum.

Nach den im § 1 dieses Kapitels gewonnenen Erfahrungen müssen die Blätter von *Eichhornia* und *Pontederia* noch viel mehr in die Augen fallende Resultate geben. Zur Kontrolle habe ich darum den Mollschen Versuch auch wiederholt mit einem Blatt von *Pontederia cordata*, welches seiner Struktur nach ebenso leicht wie *Pontederia montervilensis* einen ausgiebigen Kohlenstofftransport gestatten kann.

VERSUCH LVI.

Pontederia cordata L.

1 August 1908. Es wurde ein stärkefreies Blatt verwendet. Die Basis in Luft mit 5% Kohlenstoff; die Spitze im kohlenstofffreien Raum.

Versuchsdauer von 3¹⁵ Uhr nm bis 7³⁰ Uhr nm.

Der Apparat stand im Freien, an der Nordseite des Laboratoriums, gegen direkte Insolation geschützt.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 20° C.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch ganz normal. Die zwischen den Schalenrändern eingeklemmte Blattzone wurde durch Einschnidungen markiert und nachher das Blatt der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. In der Basis ziemlich viel Stärke. Auch zwischen den Schalenrändern und noch gut $\frac{1}{2}$ cm in den Schalenraum hinein ebensoviel Stärke gebildet. Von da an

hörte die Stärke aber rasch auf, ohne scharfe Grenze. Weiter in der Spitze hatte sich gar keine Stärke gebildet.

Das Resultat dieses letzten Versuchs stimmt also gut mit meinen früheren Befunden bei *Pontederia*- und *Eichhornia*-blättern überein.

Vielleicht wird es wundern, dass in diesem Versuch der Kohlensäuretransport sich über eine so grosse Strecke bemerkbar machte, und dass die Kohlensäure nicht sogleich durch die Spaltöffnungen der Spitze hinausdiffundierte, weil das Blatt doch nicht mit Cacaowachs bestrichen war. Die Ursache liegt aber im geschlossen sein der Spaltöffnungen der Spitze, wie ich in zwei dergleichen, in diesem Aufsatz zwar nicht beschriebenen Versuchen mit *Pontederia*-blättern früher schon wahrgenommen hatte. Mittels der Stahlschen Kobaltprobe erwiesen sich die Spaltöffnungen vor dem Versuch als geöffnet, während es sich nach dem Versuch ergab, dass sie geschlossen waren.

VI. KAPITEL.

Wie weit kann die Kohlensäure in Blättern transportiert werden?

Bis jetzt wurde nur die Frage besprochen, ob ein Kohlensäuretransport überhaupt in den Blättern möglich war, und es lehrten die Versuche, dass derselbe in allen Blättern stattfinden kann. Über die Weite dieses Transports haben wir aber noch nichts weiteres erfahren als dass in den meisten Blättern die Kohlensäure nicht über eine Strecke von etwa 3 cm transportiert werden kann. Nur in drei Blättern konnte ein weiterer Transport konstatiert werden.

Es würde aber gewiss von Interesse sein, etwas genauere Angaben zu bekommen über die maximale Transportstrecke bei verschiedenen Blättern. Ich habe nun zwar nicht viele Versuche direkt zu diesem Zwecke angestellt, aber auch schon aus den oben mitgeteilten Versuchen lässt sich wohl einiges ableiten.

Von vornherein kann man in dieser Hinsicht Unterschiede erwarten bei den verschiedenen Blättern. Es ist dies leicht aus den vorigen Kapiteln abzuleiten. Wir haben dort schon gesehen, dass in den beleuchteten Blattspitzen die Stärkerändchen, ihrer Form nach, sehr von der Nervatur beeinflusst waren. In gewissen Blättern waren die Stärkerändchen immer nur sehr schmal, und über ihre ganze Länge scharf von Nervchen begrenzt. Es war deutlich, dass hier die Nerven ein unüberwindliches Hindernis gegen das weitere Vordringen des Kohlensäuregases gebil-

det hatten. In diesen Fällen muss also auch im verdunkelten Blattteil der Transport sehr beschränkt sein.

Das extreme Gegenteil bieten die Blätter von *Eichhornia* und *Pontederia*, deren Struktur gar keine Hindernisse für eine Gasdiffusion bietet. Bei diesen Blättern weist der ganze Bau darauf hin, dass ein *sehr* weiter Transport, gewiss viel weiter als die Blattlänge, unter günstigen Bedingungen möglich sein könnte.

Zwischen diesen beiden extremen Fällen finden wir die geradnervigen Blätter, wie die von *Hordeum*, *Triticum*, *Acorus* u.a., deren Nerven kein unüberwindliches Hindernis für eine Gasdiffusion darstellen, wie aus der allmählichen Verwischung der Stärkerändchen hervorgeht, aber wo die Interzellulare so ausgebildet sind, dass der Gastransport sehr schwierig sein muss. Bei solchen Blättern können wir eigentlich ebensowenig wie bei den vorigen, einen bestimmten Wert der maximalen Transportdistanz erwarten; die Diffusion der Gase kann hier theoretisch über eine sehr grosse Strecke stattfinden, aber wird sich nur nach sehr langer Zeit bemerkbar machen können.

Diese schwierige Diffusion war auch die Ursache davon, dass in den Versuchen XXI, XXIV und XXVIII des Kapitels III (*Triticum*, *Acorus*, *Tradescantia*) die Stärkerändchen in den Blattspitzen jedes Blattpaares gleich stark waren, obwohl die Bases der Blätter sehr ungleiche Kohlensäuremengen zur Verfügung hatten. Die unter dem Quecksilber getauchte, 3 cm breite Blattzone war offenbar zu gross um während der Versuchszeit noch bemerkbare Quantitäten Kohlensäuregas durchzulassen.

Es stimmen diese Versuche gut überein mit auf die folgende, ganz andere Weise mit Blättern derselben Pflanzen angestellten. Es wurden stärkefreie Blätter ganz mit geschmolzenem Cacaowachs bestrichen und eingerieben. Dieses geschah in derselben Weise, wie früher

schon mitgeteilt. Jedes Blatt wurde dann mit schwarzen Papierstreifen, von verschiedener Breite und in einiger Entfernung voneinander, in der Quere beklebt, so dass dasselbe stellenweise verdunkelt war. Die Papierstreifen klebten durch das Cacaowachs an der Blattoberfläche fest. Die Blätter wurden nun, mit der Basis in einem Wasserbehälter, starkem diffusem Lichte ausgesetzt. Die Kohlensäure, welche nun in den verdunkelten Blattzonen produziert wurde, konnte, insofern sie so weit transportiert werden konnte, ausserhalb der Papierränder in den beleuchteten Blattteilen reduziert werden. An den schmalsten Papierstreifen, die nur 2 oder $2\frac{1}{2}$ mm breit waren, wurde natürlich am wenigsten Stärke gebildet, weil hier auch nur sehr wenig Kohlensäure vorhanden war. Wo die verdunkelte Blattfläche aber breiter genommen war, wurde auch mehr Kohlensäure entwickelt und infolgedessen bildeten sich auch breitere Stärkerändchen längs den Papierrändern. Mit dem breiter werden der Kohlensäure liefernden Blattzone geht also eine Verbreiterung der Stärkerändchen an den Rändern dieser Zone zusammen. Dies wird aber, wie leicht einzusehen ist, nur solange der Fall sein, wie der Gasdiffusion unter den vorhandenen Versuchsbedingungen keine Hindernisse im Wege stehen. Denn, wenn in einem Blatt, durch irgendeine Ursache, nur Kohlensäuretransport über z. B. 3 cm stattfinden kann, so wird eine verdunkelte Stelle von 4 cm Breite nicht mehr Kohlensäure nach dem beleuchteten Teil senden können als eine Zone von 3 cm Breite. Weitere Vergrösserung der verdunkelten Zone oder künstliche Zufuhr von Kohlensäure hat dann also gar keinen Einfluss mehr auf die Breite der Stärkerändchen.

Mit drei geradnervigen Blättern habe ich solche Versuche ausgeführt; nämlich mit *Triticum*, *Acorus* und *Tradescantia*.

VERSUCH LVII.

Triticum vulgare Vill.

29 Juli 1908. Es wurde ein stärkefreies, ganz mit Cacao-wachs bestrichenes Blatt mit vier schwarzen Papierstreifen beklebt, deren Breite 5 cm, $2\frac{1}{2}$ cm, 1 cm und 2 mm betrug. Dann wurde das Blatt, mit der Basis in einem Wasserbehälter tauchend, auf dem Perron an der Nordseite des Laboratoriums, durch einen Schirm gegen die Sonnenstrahlen geschützt, starkem, zerstreutem Lichte ausgesetzt.

Versuchsdauer von 10⁴⁵ Uhr vm bis 4³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 20° C.

Am Ende des Versuchs zeigte das Blatt nichts besonderes. Nachdem es in kaltem Wasser (vergl. S. 119) vom Cacao-wachs gereinigt war, wurde es der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Nur ausserhalb der Papierstreifen Stärke gebildet in schmalen Rändchen auf beide Seiten jedes Streifens. Am Streifen v. 2 mm Breite: *nur eben Stärke sichtbar.*

„	„	„	1 cm	„	:	<i>Stärkerändchen</i>	$\frac{1}{2}$ mm	breit.
„	„	„	$2\frac{1}{2}$ „	„	:	„	1 „	„
„	„	„	5 „	„	:	„	$1\frac{1}{2}$ „	„

Alle Stärkerändchen verwischten sich an der vom Papierstreifen abgekehrten Seite.

VERSUCH LVIII.

Acorus Calamus L.

3 Juli 1908. Es wurde ein stärkefreies Blatt ganz mit Cacao-wachs bestrichen und mit drei schwarzen Papierstreifen beklebt, deren Breite $2\frac{1}{2}$ cm, 1 cm und $2\frac{1}{2}$ mm betrug. Dann wurde das Blatt, mit der Basis in einem Wasserbehälter tauchend, auf dem Perron an der Nordseite des Laboratoriums, durch einen Schirm gegen die Sonnenstrahlen geschützt, starkem, zerstreutem Lichte ausgesetzt.

Versuchsdauer von 11 Uhr vm bis 5 Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 15° und 16° C.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch ganz frisch. Nachdem es in kaltem Wasser vom Cacaowachs gereinigt war, wurde es der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Nur ausserhalb der Papierstreifen beiderseits Stärke gebildet.

Am Streifen von $2\frac{1}{2}$ mm Breite: *nur sehr wenig Stärke*; nur eben sichtbar.

Am Streifen von 1 cm Breite: *etwas mehr Stärke*.

„ „ „ $2\frac{1}{2}$ „ „ : *Stärkeründchen am deutlichsten, $\frac{1}{2}$ mm breit.*

VERSUCH LIX.

Tradescantia virginiana L.

29 Juni 1908. Es wurde ein stärkefreies Blatt ganz mit Cacaowachs bestrichen und mit drei schwarzen Papierstreifen beklebt, deren Breite $2\frac{1}{2}$ cm, $1\frac{1}{2}$ cm und $2\frac{1}{2}$ mm betrug. Dann wurde das Blatt, mit der Basis in einem Wasserbehälter tauchend, im Gewächshaus des Laboratoriums, durch einen Schirm gegen die Sonnenstrahlen geschützt, starkem, zerstreutem Lichte ausgesetzt.

Versuchsdauer von 11³⁰ Uhr vm bis 4⁴⁵ Uhr nm.

Temperatur im Gewächshaus zwischen 17° und 20° C.

Am Ende des Versuchs war das Blatt noch ganz frisch. Nachdem es in kaltem Wasser vom Cacaowachs gereinigt war, wurde es der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. Nur ausserhalb der Papierstreifen beiderseits Stärke gebildet.

Am $2\frac{1}{2}$ mm breiten Streifen die *Stärke nur eben sichtbar*. An den $1\frac{1}{2}$ cm und $2\frac{1}{2}$ cm breiten Streifen ungefähr *gleichviel* Stärke; die Rändchen *2 mm* breit und nicht scharf begrenzt an den vom Papier abgekehrten Seiten,

Wenn wir nun diese Resultate vergleichen mit jenen der oben zitierten Versuchen XXI, XXIV und XXVIII des Kapitels III, so sehen wir, dass bei diesen Blättern in Zonen von weniger als 3 cm Breite noch soviel Kohlensäure gebildet werden kann, dass ausserhalb dieser Zone noch eine deutliche Stärkebildung stattfindet; dass aber, obgleich eine 3 cm breite Blattzone natürlich mehr Kohlensäure produziert, als eine schmalere, dennoch die Breite der Stärkerändchen am Rande einer solchen Zone nicht grösser ist, als bei einer etwas schmäleren Zone, offenbar weil der Transport unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht so weit stattfinden kann.

Weil bei *Triticum* und *Acorus* in den eben mitgeteilten Versuchen an den breitesten Streifen noch etwas mehr Stärke gebildet war, als an den schmäleren, können wir sagen, dass der Transport hier wenigstens ungefähr $2\frac{1}{2}$ cm, bezw. $1\frac{1}{4}$ cm betrug; nämlich die Hälfte der breitesten verdunkelten Zonen, weil die Kohlensäure nach beiden Rändern jeder Zone in gleicher Menge etwich.

Ich habe nach dieser Methode auch versucht, bei den Blättern mit netzartiger Nervatur, wie z. B. *Juglans regia*, *Aesculus Pavia* und *Tilia platyphyllos* die maximale Transportdistanz zu finden. Aber hier stösst man auf eine Schwierigkeit. Die Parenchyminseln, von den Nerven eingeschlossen, sind hier sehr klein. Wenn man nun schwarze Papierstreifen quer über das mit Cacaowachs bestrichene Blatt klebt, so sieht man schon an den möglichst schmalen, etwa 2 mm breiten Streifen ziemlich schwarze Stärkerändchen sich bilden, überall scharf von den kleinen Nervchen begrenzt. Auch bei breiteren Papierstreifen findet man noch dasselbe; die Stärkerändchen sind vielleicht etwas schwärzer geworden, sind aber noch ebenso breit und es lässt sich nicht gut beurteilen, ob die Stärke zugenommen hat.

Aus den Versuchen mit den Assimilationsapparaten in

den Kapiteln II und III können wir aber schliessen, dass der Kohlensäuretransport solcher Blätter jedenfalls nicht 3 cm erreichen kann (die Breite der unter Quecksilber getauchten Blattzonen), und aus der Struktur der meisten netzadrigen Blätter geht hervor, dass der Transport wohl nur auf jedem, durch Nervchen eingeschlossenen, Areal beschränkt ist. Durch Messung dieser Areale wird man also ungefähr die Weite eines möglichen Transports in diesen Blättern bestimmen können.

Die Blätter von *Dahlia* und *Sambucus* verhalten sich etwas anders wie die eben besprochenen fein netzadrigen. Zwar finden sich hier auch durch Nerven abgeschlossene Areale; es sind diese aber relativ sehr gross, denn aus der Begrenzung der Stärkerändchen in früher besprochenen Versuchen mit diesen Blättern ging hervor, dass nur die *grösseren* Nerven das Vordringen des Kohlensäuregases hindern. Dadurch wird es begreiflich, dass hier sehr deutlich eine Verbreiterung der Stärkerändchen beobachtet werden kann, wenn die Kohlensäure produzierenden Blattzonen, nach der in diesem Kapitel beschriebenen Methode, vergrössert werden. Aber doch kann die Grösse des Kohlensäure transportierenden Blattareals auch hier nicht durch diese Methode genau bestimmt werden, wie aus folgender Betrachtung hervorgeht. Die grösste Menge Kohlensäure wird natürlich dann am Rand der verdunkelten Zone ins Licht gelangen, wenn ein möglichst grosser Teil eines Areals durch den schwarzen Papierstreifen bedeckt ist. Aber in diesem Fall kann der Stärkerand unmöglich breit werden, weil in der unmittelbaren Nähe des Randes des Papierstreifens die Kohlensäure durch einen Nerven aufgehalten wird.

Wenn aber ein grösserer Teil des Areals sich im Lichte befindet, und sich also kein Quernerv in der Nähe des Papierstreifenrandes befindet, so kann der Stärkerand ungehindert

viel breiter werden; tatsächlich sieht man auch, dass an solchen Stellen der Stärkerand seine grösste Breite erreicht. Aber dann ist der Kohlensäure produzierende Teil des Areals kleiner, es wird weniger Kohlensäure frei und dadurch wird also wieder die Breite des Stärkerandes beschränkt.

Obgleich man also auf diese Weise keine genauen Werte bestimmen kann, so lässt sich doch, auch mit Rücksicht auf die vorhergehenden Versuche, eine annähernde Angabe ableiten.

Ich werde von den in dieser Richtung gemachten Versuchen nur einen mit einem *Dahliablättchen* mitteilen, weil bei diesem die Resultate am deutlichsten sind.

VERSUCH LX.

Dahlia (Cactus) Thuringia.

8 Juli 1908. Es wurde ein stärkefreies Blättchen ganz mit Cacaowachs bestrichen und mit drei Stanniolstreifen beklebt, deren Breite 4 cm, 1 cm, und 2 mm betrug. Dann wurde das Blättchen, mit dem Stiel in einem Wasserbehälter tauchend, auf dem Perron an der Nordseite des Laboratoriums, durch einen Schirm gegen die Sonnenstrahlen geschützt, starkem, zerstreutem Lichte ausgesetzt.

Versuchsdauer von 12 Uhr m bis 4³⁰ Uhr nm.

Temperatur der Umgebung zwischen 16° und 20° C.

Am Ende des Versuchs war das Blättchen noch ganz frisch. Nachdem es in kaltem Wasser vom Cacaowachs gereinigt war, wurde es der Stärkereaktion unterworfen.

RESULTAT. An allen Stanniolstreifen Stärkerändchen gebildet.

Am Streifen von 2 mm Breite: *nur eben Stärke sichtbar.*

Am Streifen von 1 cm Breite: *schwarzes Stärkerändchen von 1 bis 1½ mm Breite.*

Am Streifen von 4 cm Breite: *schwarzer Stärkerand, stellenweise bis 3 mm breit.*

In der *Figur 2, Tafel V* sehen wir eine Photographie dieses Blättchens nach der Stärkereaktion. Von *a* bis *b*, *c* bis *d* und *e* bis *f* ist das Blättchen verdunkelt gewesen. Bei jedem dieser Buchstaben ist ein Stärkerändchen sichtbar. Übrigens ist im ganzen beleuchteten Teil das Blatt etwas dunkler gefärbt als unter den Stanniolstreifen; es war da überall eine Spur von Stärke gebildet.

Am breitesten Streifen war also die meiste Stärke gebildet. Es ist deshalb zweifellos, dass in diesem Blatte die Kohlensäure weiter transportiert werden kann als die Hälfte der Breite des nächst kleineren Stanniolstreifens, also *weiter als* $\frac{1}{2}$ *cm.*

Aus den Versuchen mit *Dahliablättchen* im Assimilationsapparat, in den Kapiteln II und III, ging aber auch hervor, dass die Kohlensäure nicht durch die ganze, dort unter Quecksilber getauchte Blattzone transportiert werden konnte. Auch da, wo keine grösseren Nerven das Stärkerändchen begrenzen, und dieses Rändchen also, bei grösserer Kohlensäurezufuhr, wohl breiter hätte werden können, wurde es niemals breiter als 3 oder 4 mm; dieselbe Breite wurde erreicht am breitesten Stanniolstreifen des letzten Versuchs. Man kann also wohl sicher sagen, dass hier die maximale Transportdistanz *weniger als 3 cm* beträgt. Ein weiterer Transport wird unmöglich gemacht durch die grossen Nerven in der verdunkelten Blattzone.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

1. In einem Blatt, das keine Kohlensäure aus der Luft aufnehmen kann und teilweise verdunkelt wird, indem zugleich die Stomata des verdunkelten Teils geschlossen werden, kann die Kohlensäure, welche durch Atmung im verdunkelten Teil produziert wird, nach dem beleuchteten Blattteil diffundieren und dort am Rand der verdunkelten

Zone zur Stärkebildung Anlass geben. Dieser Transport der durch das Blatt selbst produzierten Kohlensäure konnte in allen untersuchten Blättern nachgewiesen werden. (Kapitel IV, § 1, 2, 4; Kapitel VI).

2. Bei *Triticum* betrug der Transport wenigstens $2\frac{1}{2}$ cm, bei *Acorus* wenigstens $1\frac{1}{4}$ cm, bei *Dahlia* wenigstens $\frac{1}{2}$ cm. Bei *Juglans*, *Aesculus* und *Tilia* konnte der Betrag nicht gut bestimmt werden; es muss derselbe aber noch kleiner sein, nämlich etwa 2 oder 3 mm. (Kapitel VI).

3. Wenn die Blattspitze im kohlenstofffreien Raum, die Basis aber in kohlenstoffhaltiger Luft verweilt, während eine zwischen Basis und Spitze liegende, 3 cm breite Blattzone sich unter Quecksilber befindet, so bildet sich in der beleuchteten Spitze, unmittelbar am Quecksilber, immer ein Stärkerand. (Kapitel II; III; V, § 1).

In den meisten untersuchten Blättern ist die Breite des Stärkerandes unabhängig vom Kohlenstoffdruck in der Basis; die Breite ist ebenso gross, wenn der Basis keine Kohlensäure geboten wird, wie wenn der Basis Luft mit 2 bis $2\frac{1}{2}$ % Kohlensäure zur Verfügung steht. (Kapitel III).

Nur in den Blättern von *Eichhornia*, *Pontederia* und *Eucomis* findet eine Verbreiterung des Stärkerandes in der Spitze statt, wenn der Basis Kohlensäure zugeführt wird. (Kapitel V, § 1).

4. Aus den unter 3 genannten Versuchen geht hervor, dass die Weite des Transports in einem gewissen Verhältnis steht zur anatomischen Struktur des Blattes. Demzufolge kann die Stärke, welche sich in der Blattspitze im kohlenstofffreien Raum bildet, einen verschiedenen Ursprung haben.

In netzadrigen Blättern wird die Stärke nach der Spitze zu begrenzt durch Nerven, welche die ganze Blattdicke einnehmen und keine Interzellularräume aufweisen. In diesen Blättern ist also der Kohlenstoffretransport abhängig

von der Grösse der durch die Nerven eingeschlossenen Areale, deren Durchmesser bei allen Versuchsblättern kleiner war als 3 cm. Die Stärke in der Blattspitze ist hier also nur ein Produkt der Atmungskohlensäure, welche aus einem verdunkelten Teil eines Areals in einen beleuchteten hinüberdiffundiert ist.

In den Blättern von *Hordeum*, *Triticum* und *Zea* sind die in der Längsrichtung des Blattes verlaufenden Interzellulare sehr eng. Dadurch wird der Kohlensäuretransport so schwierig, dass derselbe in meinen Versuchen nicht über eine Strecke von 3 cm nachgewiesen werden konnte. Dasselbe gilt für *Acorus* und *Tradescantia*, wo zudem stärkere Nervenastomosen dem Gastransport im Wege stehen. Auch hier hat sich also der Stärkerand nur auf Kosten der Atmungskohlensäure gebildet.

Die Blätter von *Eichhornia*, *Pontederia* und *Eucomis* bieten einem Kohlensäuretransport keine nennenswerten Hindernisse, weil geräumige Interzellulare, miteinander kommunizierend, von der Basis nach der Spitze verlaufen. In diesen Blättern fand in meinen Versuchen ein Kohlensäuretransport über eine Strecke von 3 cm statt, so dass hier die Stärke in der Spitze sich bildete aus der Atmungskohlensäure des unter Quecksilber getauchten Teils, vermehrt mit aus der Basis zugeführter Kohlensäure.

5. In den ursprünglichen Mollschen Versuchen bildete sich keine Stärke in den Blattspitzen im kohlenstofffreien Raum, weil nur netzadrigte Blätter verwendet wurden, in welchen die durch Nerven eingeschlossenen Areale sehr klein waren (Kapitel V, § 2).

6. In der Natur kann die Pflanze von der hier festgestellten Möglichkeit eines Kohlensäuretransports keinen Vorteil haben; denn sogar in Blättern wie von *Eichhornia*, wo ein Transport leicht möglich ist, kann derselbe nur dann 3 cm weit stattfinden, wenn der transportierende

Teil nicht imstande ist die Kohlensäure zu reduzieren, und wenn die Epidermis dieses Teils für Kohlensäure undurchlässig gemacht ist. (Man vergleiche hierzu auch Kapitel IV, § 3). Diese Bedingungen sind in der Natur wohl nie verwirklicht.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Die Figuren 2 bis 7 sind Photographien von Blättern mit der Stärkereaktion, nach Ablauf der Versuche. Die Aufnahmen wurden gemacht mit *farbenempfindlichen Silber-Eosinplatten* von Vogel-Obernetter, indem die Blätter in einer Glasschale, welche ungefähr 20 cm über ein weisses Papier gestellt war, in gesättigter Kaliumbichromatlösung verweilten. Nur mit Hilfe dieser als Lichtfilter wirkenden Lösung war es möglich, eine deutliche Abbildung der Stärkereaktion zu bekommen. Die stärkefreien Partien sind in den meisten Photographien zu dunkel geworden, vor allem diejenigen Stellen, welche durch Jod braun gefärbt waren, wie in den meisten Blättern mit den Nerven der Fall war; weiter haben auch mehrere Teile durch Faltung der Blattscheibe einen Schatten bekommen.

TAFEL V.

Fig. 1. Photographie des *Apparates mit Lüftung* (S. 109). Apparat in welchem die Blattspitze im kohlenstofffreien Raum gehalten wird, während die Basis in kohlenstoffhaltiger Luft verweilt; der mittlere Blattteil dabei unter Quecksilber getaucht; *a* eine grosse Petrischale, in welcher eine kleinere, unter der Glasglocke sichtbar, festgekittet ist; *i* eine Zufuhrrohre für kohlenstofffreie Luft. Die Abfuhrrohre *k* führt nach einem Aspirator; *f* ein hölzerner

Dreifuss. Ein Blatt von *Salix*, wie zu einem Versuch, in den Apparat gebracht. Bei den Versuchen wurde die Blattbasis ein wenig hinabgebogen und mit dem Stiel in einen Wasserbehälter getaucht.

Fig. 2. Dahlia (Cactus) Thuringia. (Versuch LX, S. 202). Transport von Kohlensäure, welche durch das Blatt selbst produziert war. Das Blättchen vor dem Versuch in stärkefreiem Zustand ganz mit Cacaowachs bestrichen und dann von *a* bis *b*, *c* bis *d* und *e* bis *f* durch Stanniolstreifen verdunkelt. Während $4\frac{1}{2}$ Stunden wurde es starkem Lichte ausgesetzt. Nach Verlauf dieser Zeit hat sich an den Rändern der verdunkelten Zonen Stärke gebildet. Die dazu nötige Kohlensäure wurde durch die verdunkelten Blattteile produziert. Die Breite der Stärkerändchen ist abhängig von der Breite der verdunkelten Blattstreifen.

Fig. 3. Dahlia Yuarezii Hort. (Versuch XXVI, S. 148). Vergleichung der Stärkerändchen bei *e* und *e'* der Blättchen *a* und *b*. Die Blattzonen von *d* bis *e*, bzw. von *d'* bis *e'* während des Versuchs unter dem Quecksilber zweier Apparate mit Lüftung getaucht. Die Blattspitzen von *e* und *e'* ab in kohlenstofffreien Räumen. Die Basis des Blättchens *a* in gewöhnlicher Luft; dieselbe des Blättchens *b* in Luft mit 2% Kohlensäure. Die Bases von *c* bis *d*, bzw. von *c'* bis *d'* verdunkelt. Es ist an den Stärkerändchen in den Spitzen kein Einfluss des verschiedenen Kohlensäuredrucks sichtbar.

Fig. 4. Aesculus Pavia L. (Versuch IX, S. 128). Beispiel eines sehr schmalen Stärkerändchens. Das Blättchen während des Versuchs im Apparat mit Lüftung. Die Zone *a* bis *b* unter dem Quecksilber getaucht. Die Spitze von *a* ab im kohlenstofffreien Raum. Die Basis in der freien Luft, von *b* bis *c* aber unter der Wasserschicht auf dem Quecksilber. Sowohl bei *a* als bei *b* hat sich ein Stärkerändchen gebildet.

TAFEL VI.

Fig. 5 Eichhornia speciosa Kunth. (Versuch XLIX, S. 182). Vergleichung der Stärkeränder bei *e* und *e'* in den Blättern *a* und *b*. Die Blattzonen von *d* bis *e*, bezw. von *d'* bis *e* während des Versuchs unter dem Quecksilber zweier Apparate mit Lüftung getaucht. Die Blattspitzen von *e* und *e* ab in kohlenstofffreien Räumen. Die Basis des Blattes *a* in gewöhnlicher Luft; dieselbe des Blattes *b* in Luft mit 2 % Kohlenstoff. Die Bases von *c* bis *d*, bezw. *c'* bis *d'* verdunkelt. In der Spitze von *b* hat sich viel mehr Stärke gebildet als in *a*. Bei *d* und *d'* auch ein wenig Stärke gebildet, beiderseits in jedem Blatte, infolge unvollkommener Abhaltung des Lichtes.

Fig. 6. Cucurbita Pepo L. (Versuch LIV, S. 190). Blatt mit relativ kleinen durch Nerven eingeschlossenen Arealen. Die Spitze im kohlenstofffreien Raum des MoII'schen Apparates; die von den zwei Kreisbogen eingeschlossene Blattzone bei *r* war zwischen den Rändern der Kristallschalen geklemmt. Die Blattbasis in Luft mit 5% Kohlenstoff. Im kohlenstofffreien Raum keine Stärke gebildet. Zwischen den Rändern der Schalen ist Stärke vorhanden, aber die Stärkeareale erstrecken sich nicht bis in den Schalenraum.

Fig. 7. Dahlia (Cactus) Thuringia. (Versuch LV, S. 192). Blättchen mit relativ grossen durch Nerven eingeschlossenen Arealen. Behandlung des Blättchens wie *Cucurbita* der *Fig. 6*. Links von der Mittelrippe Stärke im kohlenstofffreien Raum gebildet. Auch am rechten Blattrande bei *r* wenig Stärke im kohlenstofffreien Raum.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
EINLEITUNG.	99
KAPITEL I. <i>Apparate und Untersuchungsmethode</i> . .	104
§ 1. Apparate und deren Anwendung. . . .	104
§ 2. Ueber den Einfluss des Quecksilbers auf die Blätter	113
§ 3. Behandlung der Versuchsblätter	120
KAPITEL II. <i>Stärkebildung in einem Blattteil, dem keine Kohlensäure von aussen her zur Verfügung steht</i>	122
§ 1. Quecksilber des Apparates trocken . . .	123
§ 2. Wasser auf dem Quecksilber des Apparates	128
§ 3. Wasser auf dem Quecksilber des Apparates. Mittlerer Blattteil durch Cacaowachs ge- schützt	132
KAPITEL III. <i>Unabhängigkeit der Breite des Stärkeränd- chens in der Spitze von der Höhe des Kohlensäuredrucks in der Basis der Blätter</i>	137
Notwendigkeit, die Temperaturen in beiden Apparaten gleich zu halten. .	138
§ 1. Die Blattbasis ganz beleuchtet. Wasser auf dem Quecksilber des Apparates	140
§ 2. Die Blattbasis teilweise verdunkelt. Wasser auf dem Quecksilber. Blatt mit Cacao- wachs bestrichen	146

	Seite.
§ 3. Versuche mit 2 Längshälften desselben Blattes	151
§ 4. Einfluss der Kalilauge auf die Stärkebildung	153
KAPITEL IV. <i>Die Ursache der Stärkebildung im kohlen-</i> <i>säurefreien Raum in den oben beschrie-</i> <i>benen Versuchen</i>	
§ 1. Blattbasis und Spitze im kohlenensäurefreien Raum	156
Beschreibung des Glaskastens.	158
§ 2. Versuche mit in Quecksilber hineingedrück- ten Blättern	162
§ 3. Verschluss der Epidermis des Kohlensäure liefernden Blattteils	168
§ 4. Versuche mit bunten Blättern	173
KAPITEL V. <i>Erklärung der Versuchsergebnisse</i>	
§ 1. Einfluss der Blattstruktur auf den Kohlen- säuretransport	177
§ 2. Versuche mit dem Apparat nach Moll; Erklärung der Resultate dieser Versuche	188
KAPITEL VI. <i>Wie weit kann die Kohlensäure trans-</i> <i>portiert werden?</i>	
ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE	203
ERKLÄRUNG DER TAFELN	206

Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen.

II. DIE VERÄSTELUNG VON HYPHAENE.

Von

J. C. SCHOUTE.

(Mit Tafel VII).

Die afrikanische *Hyphaene thebaica* ist bekanntlich eine der wenigen monokotylen Bäume, welche sich regelmässig oberirdisch verzweigen. Unter den Palmen steht diese Form — mit noch einigen anderen *Hyphaene* sp. — in dieser Hinsicht einzig da. Nachdem das Studium der Verästelung von *Pandanus* ¹⁾ meine Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand gelenkt hatte, habe ich auch diese *Hyphaene* in den Kreis meiner Beobachtungen gezogen. Ich war dabei so glücklich, die freundliche Hilfe des Herrn Professors A. Blandinier-Alexandrien zu erhalten, der das gewünschte Material zu besorgen übernahm. Für dieses freundliche Entgegenkommen und die vielen Mühen und Sorgen, die die Erhaltung, Konservierung und der Transport dieses Materials veranlassten, statue ich an dieser Stelle Herrn Blandinier öffentlich meinen herzlichsten Dank ab.

Die *Hyphaene*-Bäume sind in Ägypten überhaupt nicht so leicht zu erhalten, so dass das Exemplar, von dem das

1) Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. I. Die Verästelung von *Pandanus*. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. 20, 1906, S. 53.

Material stammt, aus Oberägypten aus dem etwa 1000 km von Alexandrien entfernten Esneh bezogen werden musste. Alle Schwierigkeiten, die wirklich nicht gering waren, hat Professor Blandinier aber auf die glücklichste Weise zu überwinden gewusst, sodass ich innerhalb Jahresfrist zwei schöne in Alkohol konservierte Verästelungsstücke von einer *Hyphaene* sp. erhielt.

Analog dem bei *Pandanus* Gefundenen¹⁾ lag die Voraussetzung nahe, dass auch hier die Verästelung von einer terminalen Blütenbildung eingeleitet wurde, sodass die Sprossverkettung eine sympodiale sein würde. Damit würde das Vorkommen verhältnismässig kleiner Blütenstände, wie sie von *Hyphaene* bekannt sind ($\frac{1}{2}$ bis 1 m lange Kolben nach Engler und Prantl) wohl vereinbar sein; wenn auch sonst bei den baumartigen Palmen die terminalen Infloreszenzen der hapaxanthen Formen sich durch ihre riesigen Dimensionen kennzeichnen, so brauchte das bei einem wiederholt blühenden, durch seitliche Ver-

1) Carano macht in seinen „Ricerche sulla Morfologia della Pandanacee“ [Annali de Botanica. Vol. 5, S. 1] die Bemerkung [auf S. 4], dass die *Pandanen* nach seinen Befunden sich nicht ausschliesslich sympodial nach vorhergegangener Blütenbildung verzweigen, sondern auch öfters monopodial durch Austreiben der Achselknospen an normal weiterwachsenden Stämmen. Darin hat Carano ganz recht, denn eine monopodiale Verzweigung ist bei den *Pandanen* gar nicht selten, allerdings in derjenigen Region des Stammes, wo sich die Stelzwurzeln entwickeln; bei niedrigen strauchartigen Formen, wie *P. graminifolius*, kann diese Verzweigungsart sogar die herrschende sein. Bei der freien Verästelung in den höheren Teilen des Stammes, wo die Äste nicht durch Stelzwurzeln gestützt werden können, ist die monopodiale Verzweigung aber jedenfalls selten; hier herrscht die sympodiale Verzweigung entschieden vor. Von einer monopodialen Verzweigung in diesen Regionen sind mir wenigstens weder aus der Literatur noch aus eigener Beobachtung Fälle bekannt.

ästelung sich fortsetzenden Stamm natürlich nicht der Fall zu sein.

Es stellte sich nun aber bei Betrachtung der beiden Verästelungsstücke bald heraus, dass hier von einer terminalen Infloreszenz nicht die Rede sein konnte, weil zahlreiche Reste von unzweideutig lateralen Blütenständen zu beobachten waren. An den beiden Stücken waren die Narben der abgefallenen Blätter und die sie von einander trennenden mit Epidermis bekleideten Internodien sehr deutlich zu beobachten. Von dem einen Stück waren die beiden Vegetationskegel der Äste noch vorhanden, und an den oberen Partien dieser Äste waren die Blattscheiden und Teile der Blätter selber noch zu beobachten. In der Achsel eines jeden Blattes war nun die mit stark in die Breite gezogener schmaler Basis inserierte Achselknospe deutlich zu erkennen, gerade an der Stelle, wo man sie erwarten sollte, nämlich an der Stelle der umfassenden Blattscheide, welche nach oben in die Mittelrippe des Blattes übergang. Diese Achselknospen gingen bei dem Blattfall ebenfalls verloren, ihre Narben aber blieben deutlich an der nackten Stammesoberfläche sichtbar. Von diesen Knospen waren nun mehrere zu Infloreszenzen ausgewachsen. Ein solcher Infloreszenzstiel von etwa $\frac{1}{2}$ m war noch an einem Stück zu beobachten, an den Narben der verloren gegangenen Knospen zeigte sich aber deutlich, dass viele dieser Knospen ebenfalls so ausgewachsen gewesen waren, andere nicht.

Weil also seitliche Blütenstandsbiidung augenscheinlich vorlag, so wäre es schon äusserst unwahrscheinlich, dass die Verästelung terminaler Blütenentwicklung zuzuschreiben sein würde; die Frage ist dann natürlich, wie es möglich ist, dass Seitenäste sich entwickeln. Denn für eine regelmässige Verästelung wie die der *Hyphaene* ist natürlich eine zufällige Beschädigung des Vegetations-

punktes des Stammes nicht als Ursache anzunehmen; es muss also eine andere regelmässig auftretende Ursache sein, welche den Vegetationspunkt des Stammes beseitigt.

Durch die günstige Beschaffenheit des Materials war nun eine Untersuchung dieser Verhältnisse ziemlich einfach, und es konnte festgestellt werden, dass die Verästelung hier dem Vorgang der wahren Dichotomie zu verdanken sein muss, dass also bei der Gabelung des Stammes kein Austreiben von Seitenknospen stattfindet, sondern dass der Vegetationspunkt des Stammes sich in zwei gesonderte Vegetationspunkte spaltet, von denen sich dann jeder einen neuen Vegetationskegel ausbildet. Dieses Resultat war um so bemerkenswerter, als die Dichotomie, welche bei den Kryptogamen anerkanntermassen häufig ist, bei den Phanerogamen bisher noch immer nicht einwandfrei nachgewiesen worden war. Ich werde am Schlusse dieses Aufsatzes eine kritische Literaturbetrachtung über das Vorkommen der dichotomen Verzweigung bei den Phanerogamen geben; gehe aber erst zur Beschreibung der bei *Hyphaene* gefundenen Verhältnisse über.

Von den beiden Verästelungsstücken ist das eine auf Tafel VII abgebildet worden. Auf der Photographie sind Blattnarben und die mit Epidermis bekleideten Internodien deutlich zu erkennen, auch einige von den schmalen langgezogenen Achselknospennarben sind zu erkennen. Von den Blättern sind nur zwei teilweise erhalten geblieben, die beiden Vorblätter der Gabelzweige. An dem natürlichen Objekt waren von allen Blättern die Achselknospen der Lage nach zweifellos zu bestimmen; wenn diese Lagen durch Stecknadeln angedeutet wurden, konnte man sich von den Blattstellungsverhältnissen leicht eine Idee machen.

Figur 1 gibt nun eine nach Tafel VII angefertigte Umrisszeichnung wieder, in der die Lage der Achselknospen, soweit sie sich an dieser Seite des Objektes befanden,

verzeichnet ist. Auf der Photographie sind nun folgende Knospen hinreichend zu erkennen: von dem Fussstück No. 2, von dem linken Gabelzweig besonders No. 10; weniger deutlich auch No. 2. Weiter gebe ich hier noch

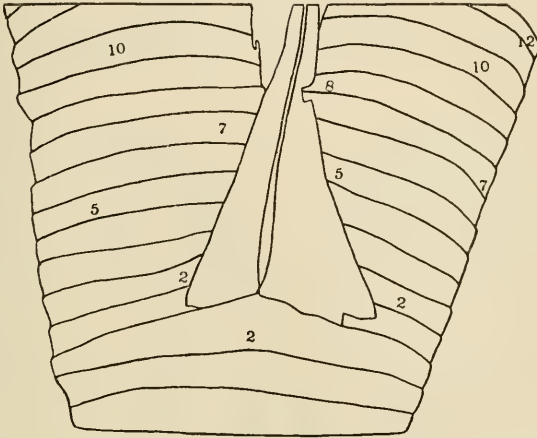


Fig. 1. Umrisszeichnung des Verästelungsstückes von Tafel VII mit Insertionslinien der Blätter. Lage der Mittelpunkte der Achselknospen durch Zahlen angedeutet.

ein Diagramm (Fig. 2) der Blattstellungsverhältnisse des ganzen Verästelungsstückes wieder.

Darin ist folgendes zu erkennen. Die beiden äusseren elliptischen Linien stellen die Insertionslinien der beiden erhaltenen Blätter des Fussstückes dar. Die Lage und Ausdehnung der Achselknospen dieser beiden Blätter ist durch eine dickere schwarze Stelle angegeben worden. Bei dem niedrigsten Blatte war diese Knospeninsertion nicht ganz unversehrt geblieben, so dass die Ausdehnung nach der einen Seite nicht gut anzugeben war. Innerhalb des zweiten Blattes folgen unvermittelt die beiden Gabelsprossen, deren erstes Blatt etwas besonders ausgebildet

ist. In dem Diagramm finden wir ausserhalb der hier ebenfalls ausgebildeten Achselknospe (in der Figur 2 beiderseits mit 1 angedeutet) an jedem ersten Blatt eine grosse nach aussen gelagerte schwarze Stelle, und an

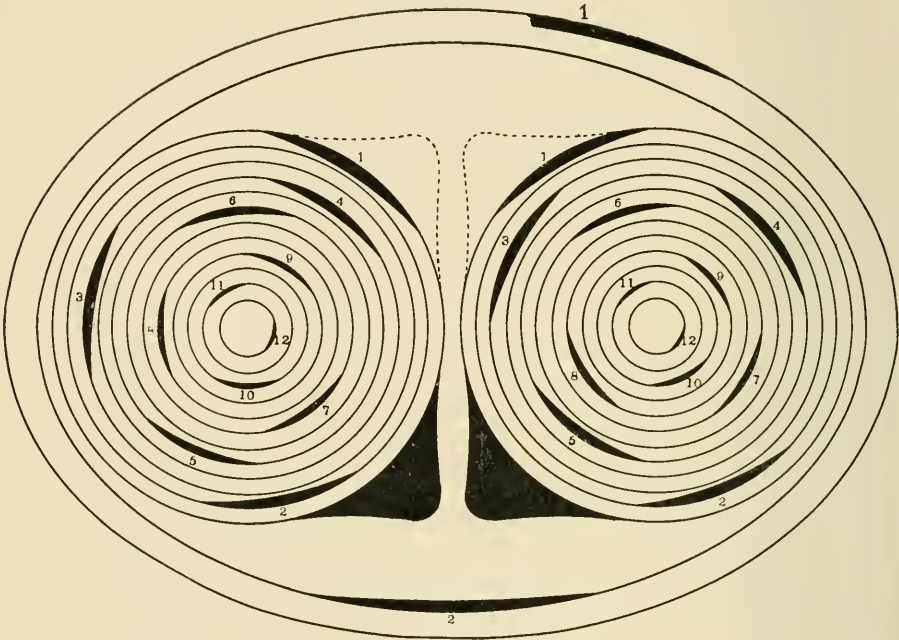


Fig. 2. Diagramm des Verästelungsstückes von Tafel VII. Die Zahlen sind bei den Mittelpunkten der Achselknospen eingesetzt und geben die Rangzahl des Blattes an. Die Knospen selbst sind durch schwarze sichelförmige Teile angedeutet, deren Länge bei den Blättern des Fussstückes der beobachteten Länge dieser Knospen proportional ist.

der anderen Seite, bei der Achselknospe den punktierten Umriss einer gleichförmigen Strecke. Damit sind die Kiele angedeutet, welche hier, wie auch sonst wohl, die Vorblätter tragen und welche als dicke Rippen auf den Blatt-

teilen zu sehen sind. Dass von jedem Vorblatt nur der eine Kiel angegeben ist, der zweite aber nur punktiert, rührt daher, dass nur der eine sicher beobachtet worden ist, während das Vorkommen des zweiten, wie unten näher auseinandergesetzt werden wird, nicht ganz sicher ist. Von den weiteren Blättern sind wieder die Insertionslinien und die Lage der Achselknospen gezeichnet; wir sind somit in der Lage, die Blattstellungsverhältnisse genau ermitteln zu können.

Aus dem Gesagten und aus der Betrachtung der Figuren geht also hervor, dass von allen Blättern ohne Ausnahme die Achselknospen vorhanden waren. Schon dieses weist darauf hin, dass die Verzweigung keine seitliche sein kann, denn wenn die Achselknospe eines Blattes sich entwickelt, so wird man natürlich später in der Achsel dieses Blattes nicht abermals eine Knospe finden, sondern nur den entwickelten Stamm. Bei den *Pandamen*, wo die seitliche Verästelung durch die eigentümliche Entwicklung der Seitensprossen äusserlich nicht sofort zu erkennen ist, findet man auch immer den Infloreszenzstielen gegenüber eine einzige Blattnarbe, welche keine Knospe in ihrer Achsel mehr zeigt und sich schon dadurch als die Narbe des Tragblattes des Seitensprosses kundgibt.

Wenn man hier bei *Hyphaene* zur Erklärung der Verhältnisse an der normalen seitlichen Verzweigung festhalten will, muss man entweder den einen der Gabelzweige als Fortsetzung der Hauptachse und den andern als einen Seitenzweig betrachten oder beide Gabelzweige für lateral entstanden erklären, wobei dann der Hauptstamm eingegangen sein muss. Beiden Auffassungen stehen aber schwerwiegende Bedenken entgegen.

Betrachten wir zuerst die Annahme, dass eine von den beiden Gabelzweigen die Hauptachse sei, die andere eine laterale Achse. Letztere hat dann kein Tragblatt; wenn

man zu dieser Achse ein Tragblatt suchen will, so muss man entweder ein abortiertes Tragblatt annehmen, das oberhalb des Blattes 2 des Fussstückes rings um die beiden Gabelzweige laufen musste, oder man kann die Seitenachse als aus einer accessorischen Knospe des genannten Blattes 2 entstanden betrachten. Beide Auffassungen sind aber durchaus unhaltbar; das abortierte Blatt sollte schon besonders früh abortiert sein, nachdem zwischen dem höchsten Blatt des Fussstückes und den Gabelzweigen eine anscheinend intakte Epidermis zu beobachten ist; auch ist die Annahme einer accessorischen Knospe durch die Lage der Knospe höchst unwahrscheinlich. Dazu wäre jedenfalls noch die eigentümliche Form des ersten Blattes des als Hauptachse betrachteten Zweiges an sich schon ein sehr starker Hinweis auf die Unrichtigkeit dieser Auffassungen, denn solche gekielten Blätter treten bei den Monokotylen bekanntlich als Vorblätter neuer Sprossen auf, das Auftreten eines solchen Kieles an einem Mittelblatte eines Stammes wäre aber den gewöhnlichen Gesetzen gänzlich zuwider.

Zweitens könnte man versuchen, die beiden Äste als laterale Sprossungen aufzufassen, wobei der Hauptstamm sein Wachstum eingestellt hat. Man muss dabei aber wieder entweder die beiden Knospen als accessorische, zu dem obersten Blatte des Fussstückes gehörige Knospen deuten, oder ein oder zwei abortierte Tragblätter annehmen. Dazu ist von einem Rest einer Hauptachse zwischen den beiden Gabelästen nichts zu spüren.

Wir können also nicht anders schliessen, als dass hier der terminale Vegetationspunkt zu wachsen aufgehört hat und dass an seine Stelle in gleichen seitlichen Entfernungen von dem früheren zwei neue getreten sind: mit anderen Worten, dass die Verästelung hier dichotom eingetreten ist. In dieser Auffassung werden wir nun noch

bestärkt, wenn wir die Verhältnisse des zweiten Verästelungsstückes in Betracht ziehen, von dem ein Diagramm in Fig. 3 gegeben ist. Darin ist zuerst eine sehr grosse Übereinstimmung mit Fig. 2 zu bemerken. Genau wie

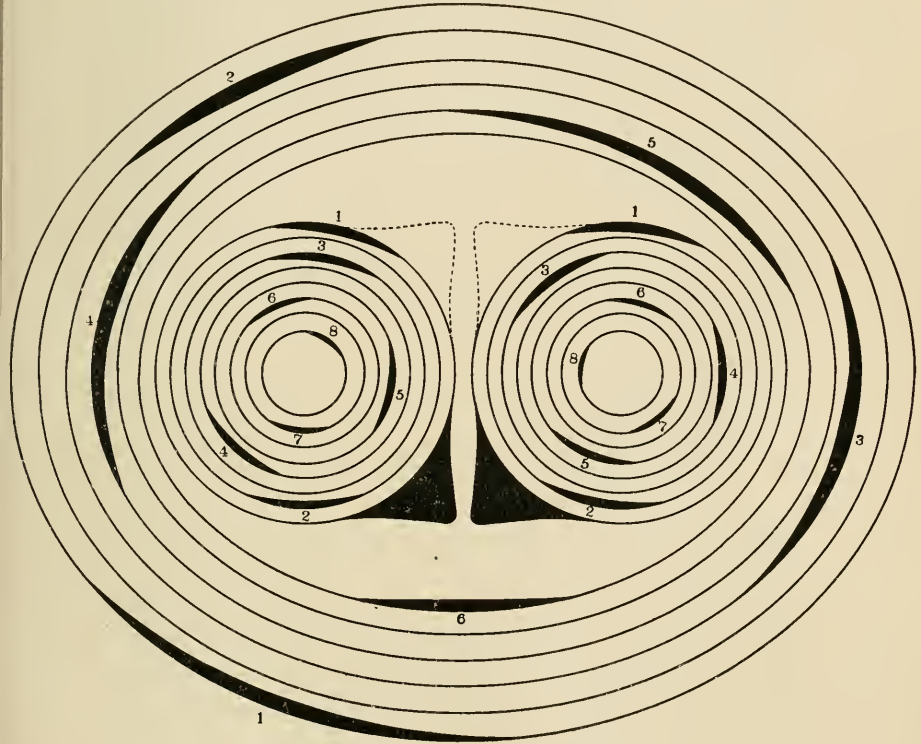


Fig. 3. Diagramm des zweiten Verästelungsstückes. Die Längen der sechs Knospen des Fussstückes sind den beobachteten Längen dieser Knospen proportional gezeichnet.

dort sehen wir hier die beiden Gabelsprossen ganz unvermittelt dem höchsten Blatte des Fussstückes folgen, und die ersten Blätter sind mit ganz ähnlichen Kielen

versehen. Eine Sache, auf die ich besonders hinweisen möchte, ist, dass die Achselknospe des letzten Blattes des Fusstückes in beiden Fällen genau so gelagert ist, dass die Ebene zwischen den beiden Gabelsprossen auch diese Achselknospe halbiert. Weil dies in beiden Verästelungsstücken zutrifft, so haben wir darin wohl ein regelmässige Erscheinung bei dieser Verästelung zu erblicken. Wir werden im Folgenden noch bemerken, dass bei den dichotom sich verästelnden höheren Kryptogamen in sehr vielen Fällen eine ähnliche Disposition zu bemerken ist, sodass wir auch auf dieses so gestellte höchste Blatt des Fusstückes den bei den Kryptogamen üblichen Namen Angularblatt anwenden können. Weiter ist auch die Lage der Achselknospen der Vorblätter eine regelmässige, diese sind an der von der Angularblattknospe abgewandten Seite zu finden.

Es ist nun noch einiges von den an den Vorblättern der Gabelsprossen sich befindlichen Kielen zu sagen. In beiden Diagrammen habe ich die Kiele bloss an derjenigen Seite, welche der Angularblattknospe zugewandt ist, ausgezeichnet und an der gegenüberliegenden Seite punktiert. Es ist deshalb geschehen, weil das Vorkommen von Kielen an der einen Seite feststand, an der gegenüberliegenden aber nicht. Dass an dieser gegenüberliegenden Seite Kiele vorkamen, dafür sprach die Insertionsstelle des Vorblattes und auch die Lage der Achselknospen, welche bei den zweikieligen adossierten Blättern der Monokotylen öfters dem einen Kiele gegenüber liegen. Dagegen waren von allen vier Vorblättern, welche hier vorhanden gewesen waren, die Hälften, die der Angularblattknospe zugewandt waren, mitsamt ihren Kielen erhalten geblieben, (Siehe Tafel VII) obwohl die Stücke nur sehr wenig Blattreste zeigten; die vier anderen Hälften waren aber nicht mehr da. Das kann natürlich auf Zufall beruhen, aber auch auf der

durch die Kiele vermittelten festeren Verbindung mit dem Stamm. Vielleicht sind also an beiden Seiten der Vorblätter Kiele vorhanden gewesen, sicher ist das aber nicht, und weil wir es hier, wie wir noch sehen werden, mit dem ersten wirklich sicheren Fall von Dichotomie bei den Phanerogamen zu tun haben, so lässt sich auf Grund der Analogie natürlich nicht viel aussagen. Die Blattstellungsverhältnisse sind bei den beiden Stücken nicht dieselben. Im ersten betrachteten Fall sind sowohl bei dem Fussstück als bei den Gabelsprossen die Blattspiralen nach rechts aufsteigend (von innen aus betrachtet), also gegenschaubig; die Gabelsprossen sind also mit dem Fussstücke homodrom. Bei dem zweiten Stück aber ist das Fussstück mit dem in dem Diagramme rechts gezeichneten Gabelspross gegenschaubig, der linke Gabelspross dagegen schraubig; der eine Gabelspross ist also mit dem Fussstücke homodrom, der andere nicht. Feste Verhältnisse sind also in dieser Hinsicht vielleicht nicht vorhanden. Bemerkenswert ist noch die Ungleichheit in den Winkeln zwischen den aufeinander folgenden Blättern, namentlich zwischen den ersten Blättern der Gabelsprossen. Das Vorblatt und das zweite Blatt der Gabelsprossen stehen in drei von diesen vier Fällen sogar mehr als 180° auseinander (wenn man wenigstens nicht bei dem zweiten Blatte eine „Umstimmung“ der Spirale annehmen wird.)

Wir müssen nun noch die hier bei *Hyphaene* gefundenen Verhältnisse vergleichen mit demjenigen, was in der Literatur als Dichotomie beschrieben worden ist.

Das ist schon deshalb hier angebracht, weil es noch zu untersuchen ist, inwiefern auf die hier geschilderten Verhältnisse der Terminus Dichotomie anzuwenden ist. Im vorigen habe ich diesen Verzweigungsvorgang wiederholt als einen dichotomen bezeichnet; wenn wir die vorhandene Literatur vergleichen, so ergibt sich alsbald, dass dies

nach mehreren Autoren nicht zulässig ist. Im allgemeinen sind die Ansichten darüber, welchen Anforderungen ein Verästelungsprozess genügen muss, um als Dichotomie betrachtet zu werden, recht verschieden.

Wir können dabei als Extreme z. B. Rohrbach und Velenovsky einander gegenüberstellen. Rohrbach ¹⁾ will keine Dichotomie anerkennen ²⁾, wenn nicht die Scheitelzelle des Stengels durch eine mit der ursprünglichen Wachstumsrichtung zusammenfallende Wand geteilt wird (ausgenommen bei gewissen Algen, wo Verästelung ohne Zellteilung stattfindet); bei den Phanerogamen, welche ohne Scheitelzelle wachsen, kann er daher gar keine Dichotomie annehmen. Das Kriterium wird also in einer ganz bestimmten Entstehungsweise gesucht, während die spätere Entwicklung für die Beurteilung keine Bedeutung hat. Demgegenüber meint Velenovsky ³⁾, dass in solchen Sachen die Entwicklung nicht einmal mehr berücksichtigt werden darf: „Wir legen... darauf, auf welche Weise die Seitenknospen in der Jugend ihre Grundlage bilden, gar kein Gewicht, da wir wissen, dass die Entwicklung in der Jugend über die morphologische Bedeutung der fertigen Organe gar nichts zu entscheiden hat.“ ⁴⁾ Demgemäss nimmt er auch bei der Beurteilung der Dichotomie keine Rücksicht auf entwicklungsgeschichtliche Tatsachen. Dazwischen steht dann eine ganze Reihe von anderen, unter sich noch stark abweichenden Meinungen anderer Autoren.

Es empfiehlt sich daher, abgesehen von allen Meinungen, die nackten Tatsachen etwas näher zu betrachten. Es handelt sich hier um die Unterscheidung zweier Veräste-

1) P. R o h r b a c h. Beiträge zur Kenntniss einiger Hydrocharideen. Abh. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. 12, 1868. S. 53.

2) l. c. S. 67.

3) J. V e l e n o v s k y. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I. Teil. Prag, 1905.

4) l. c. S. 130.

lungsweisen; die eine soll durch Spaltung der Endknospe oder des Gipfels im allgemeinen, die andere durch seitliche Verzweigung stattfinden. Dass eine solche Unterscheidung schwierig sein kann, rührt natürlich daher, dass die seitliche Verzweigung immer höher am Stengel stattfinden kann und schliesslich dem Gipfel so naherückt, dass Übergänge zur Dichotomie entstehen.

Die Unterschiede zwischen diesen beiden Prozessen kann man nun auf zweierlei Gebieten suchen. Erstens kann man die Entwicklung bis in die frühesten Stadien verfolgen; man kann, wenn eine Scheitelzelle vorliegt, die Teilungen dieser Zelle studieren und untersuchen, ob vielleicht in diesen Teilungen schon die Verästelung begründet wird. Das ist im allgemeinen der Weg, den die älteren Autoren eingeschlagen haben, namentlich Nägeli und Schwendener ¹⁾, Sachs ²⁾, Rohrbach ³⁾, Warming ⁴⁾, der vielleicht am nachdrücklichsten den Unterscheid zwischen beiden Verästelungsweisen auf die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen beschränkt, weiter Kny ⁵⁾, Kraus ⁶⁾, Kaufmann ⁷⁾, und in neuerer Zeit Koch ⁸⁾ und Went ⁹⁾.

1) Nägeli und Schwendener. Das Mikroskop, 1867, S. 606.

2) J. Sachs. Lehrbuch der Botanik, 4e Aufl. 1874, S. 172.

3) l. c.

4) Eug. Warming. Forgretningsforhold hos Fanerogamerne, betraegtede med saerligt Hensyn til Kløvning af Vaekstpunktet. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 5e Reihe, Bd. 10, 1872.

5) L. Kny. Sitzungsberichte der Ges. naturforschender Freunde zu Berlin, 19 Dez. 1871, 16 Jan. 1872, auch in Bot. Zg. 1872, Sp. 341 und 699.

6) G. Kraus. Ueber den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Sitzungsber. d. phys. med. Societät zu Erlangen 5 Dez. 1870; auch Bot. Zg. 1871, Sp. 120.

7) Kauffmann. Ueber die Bildung des Wickels bei den Asperifolien. Nouveaux Mémoires de la soc. imp. des naturalistes de Moscou, vol. 13, livr. 3 (1871) p. 237; kurzer Bericht in Bot. Zg. 1869, Sp. 885.

8) Ludwig Koch. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse, Pringheim's Jahrb. Bd. 25. 1893, S. 380.

9) F. A. F. C. Went. Der Dimorphismus der Zweige von *Castilleja elastica*. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg. Vol. 14, 1897, S. 1.

Man kann aber auch den Unterschied — so wie ich es oben bei der Untersuchung der *Hypphuene* getan habe — auf anderem Gebiete suchen, nämlich in den morphologischen Verhältnissen, in der gegenseitigen Stellung von Achsen und Blättern. Dies kommt bei den niedrigen Pflanzenformen natürlich weniger oder gar nicht in Betracht, bei den Phanerogamen und bei vielen Kryptogamen kann es uns wahrscheinlich von Nutzen sein. Wenn wir bei der seitlichen Verästelung der Phanerogamen eine regelmässige Beziehung zwischen Achselblatt und Seitenknospe finden, so können wir erwarten, dass bei der Dichotomie dieses Verhalten sich wenigstens in einer anderen Form äussern wird, wenn es nicht gänzlich aufgehoben sein wird.

Ausschliesslich auf diesem Gebiete sind die Unterschiede zwischen seitlicher und dichotomer Verzweigung gesucht von Velenovsky ¹⁾ und Servít ²⁾; auf diesem Gebiete, mehr oder weniger in Vereinigung mit dem vorigen, ebenfalls von älteren Autoren, nämlich von Magnus ³⁾ und Eichler ⁴⁾.

Von vornherein lässt sich natürlich nicht sagen, welche von diesen beiden Kriterien der Verzweigung am „richtigsten“ ist. Man kann aber wohl untersuchen, welche von den beiden die am meisten naturgemässe Einteilung liefert. Und wenn man die Frage so stellt, so ist die Antwort unzweideutig auf seiten der letztgenannten Betrachtungsweise; die morphologischen Kriterien gewähren eine weit

1) l. c.

2) M. Servít. Über die Verzweigungsart der Muscineen. Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. 22, 1e Abt. 1907, S. 287.

3) M a g n u s. Sitzungsberichte der Ges. naturforschender Freunde zu Berlin, 16 Jan. 1872, auch Bot. Zg. 1872, Sp. 720.

4) A. W. Eichler. Blüthendiagramme I Leipzig 1875, S. 35.

bessere Einteilung als die entwicklungsgeschichtlichen. Fangen wir mit den Ergebnissen dieser entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an, so können wir im allgemeinen sagen, dass die Unterscheidung zweier Verzweigungsarten auf entwicklungsgeschichtlicher Basis ganz und gar gescheitert ist. Die Ergebnisse zeigten, dass nicht nur alle Übergänge zwischen seitlicher und dichotomer Verzweigung vorlagen (was ja nicht gegen die Einteilung an sich sprechen würde) sondern dass auch die nämlichen pflanzlichen Gebilde bald durch seitliche Verzweigung, bald dichotom entstanden. Namentlich mit den Wickeln der Asperifolien und der Solaneen war das der Fall, dort sollten bei nahe verwandten Pflanzengruppen die nämliche Infloreszenzen bald durch Dichotomie, bald monopodial, bald auch als „monopodial angelegte Sympodien“ entstehen ¹⁾. Wohl mit Recht schreibt Eichler ²⁾: „Ein solches Resultat kann natürlich dem vergleichenden Morphologen wenig gefallen“; er „sträubt sich dagegen“ und sagt, dass er die Dichotomie in solchen Fällen nicht als eine solche im eigentlichen Sinne betrachten will.

Auch abgesehen von diesen Wickeln, wo das Künstliche und Bedeutungslose der gemachten Unterscheidung so sehr hervortritt, finden wir, dass die Entwicklung keine Merkmale liefert, um Dichotomie und seitliche Verzweigung von einander zu trennen. Daher überall verschiedene Auffassungen bei den verschiedenen Autoren, die zum Teil recht merkwürdig sind. So war von Kny eine Verästelung von *Metzgeria furcata* beschrieben ³⁾, wo die Scheitelzelle sich nicht durch eine senkrechte Wand in zwei neue Scheitelzellen teilt, sondern eins ihrer letzten Segmente bildet

1) Kaufmann und Kraus locis citatis.

2) l. c. S. 35.

3) L. Kny, Pringsheim's Jahrb. 4, 1865.

eine neue Scheitelzelle; die so entstandenen zwei Scheitelzellen geben dann Veranlassung zu einer Gabelung des Thallus. Wenn nun auch nach Hofmeister ¹⁾ bei derselben Pflanze ebenfalls eine „echte, durch Teilung der Scheitelzelle eingeleitete Dichotomie“ eintreten kann, so findet Rohrbach das dennoch „nicht auffallend“ ²⁾ und nennt mit Kny und Warming eine solche Verzweigung nicht Dichotomie. Warming fügt noch hinzu ³⁾, dass, wenn z. B. die beiden jüngsten Segmente der Scheitelzelle sich zu Scheitelzellen umbilden und die alte Scheitelzelle zu wachsen aufhört, er das ganz der bekannten Pseudodichotomie von *Syringa* gleichsetzt. Aus diesen Ausführungen wird hinreichend klar werden, dass diejenigen Erscheinungen, die in dieser Literatur als seitliche Verzweigung, unechte Dichotomie und echte Dichotomie einander gegenüber gestellt werden, in den meisten Fällen alle nur Modifikationen einer einzigen Verzweigungsweise sind und dass, wenn es wirklich zwei verschiedene Verzweigungsweisen gibt, die Unterscheidungsmerkmale bisher auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete noch nicht gefunden sind.

Wenn wir nun der morphologischen Betrachtungsweise näher treten, so finden wir in der älteren Literatur davon nur Spuren, nämlich die erwähnten Ausführungen Eichlers und die Meinung Magnus', dass „Verzweigungen, die eine bestimmte Beziehung zu einem Gliede der gegliederten Axe zeigen“, niemals als Dichotomie betrachtet werden können, „wenn auch der Zweig noch so nahe dem Scheitel angelegt wird“ ⁴⁾, d. h. also, dass eine Knospe, die deutlich in der Achsel eines Blattes steht, immer lateral

1) Vergl. Untersuchungen 22.

2) Rohrbach, l. c. S. 66.

3) Warming, l. c. S. 14.

4) l. c. Bot. Zg. Sp. 720.

entstanden sein muss. Der Meinung hat aber Warming auf das energischste widersprochen ¹⁾, und man hat sie nicht weiter in Betracht gezogen.

Dagegen finden wir bei Velenovsky und Servit das schon oben erwähnte öffentliche Veto gegen die von Morphologen ausgeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ausgesprochen. Und was wichtiger ist, daneben finden wir, zumal bei Velenovsky, eingehende Studien über Blattstellung und Sprossverkettung bei den verschiedenen Pflanzengruppen und auch eine Ausarbeitung der Unterscheidung von Dichotomie und seitlicher Verzweigung nach diesen Gesichtspunkten. Dabei kommt Velenovsky zu dem Schluss, ²⁾ dass bei den Lebermoosen neben der dichotomischen auch eine regelmässige Seitenverzweigung aus den Blattachsen stattfindet, dass bei den Laubmoosen wie bei den Phanerogamen bloss die axillare und monopodiale Verzweigung, bei den Gefässkryptogamen ausschliesslich die Dichotomie oder das quirlige Monopodium vorkommt (abgesehen von der lateralen adventiven Verzweigung). Ich fühle mich nicht dazu berufen, über die Richtigkeit dieser Angaben zu urteilen, muss aber gestehen, dass die Durchführung der Ansichten bei den einzelnen Gruppen gewiss viel Anziehendes hat. Jedenfalls ist auch das Resultat geeignet, das Vertrauen in die Kriterien der Unterscheidung der beiden Verzweigungsarten zu erhöhen. Ausserdem ist es noch etwas anderes, was dazu entschieden beiträgt. Bei der lateralen Verzweigung finden wir nach Velenovsky sowohl bei den Bryophyten als bei den Phanerogamen die Seitensprossen gebunden an die Blattachsel. Bei der Dichotomie finden

1) Warming, l. c. S. 18.

2) l. c. S. 114.

wir nun sowohl bei den meisten Lebermoosen, wie namentlich Servít¹⁾ nachgewiesen hat, wie auch bei den Gefäßkryptogamen,²⁾ dass bei der Dichotomie nur insofern eine bestimmte Orientation der Achsen zu den Blättern auftritt, dass das höchste Blatt des Fusstückes mit seiner Mediane genau zwischen den beiden Gabelzweigen steht. Wenn die Blätter der Pflanze sonst unsymmetrisch ausgebildet sind oder die Blattinsertion am Stengel nicht horizontal sondern schräg verläuft, so ist das genannte Blatt immer symmetrisch und horizontal eingepflanzt. Dieses Blatt, das sich immer nur an der einen Seite der Dichotomie findet, ist dieser Eigentümlichkeiten wegen mit dem besonderen Namen Angularblatt belegt worden.

Wenn wir also nochmals fragen, was die besten Unterscheidungsmerkmale zwischen Dichotomie und seitlicher Verzweigung zu liefern im stande ist, die Entwicklungsgeschichte oder die morphologische Betrachtung, so ist auf Grund der Ergebnisse beider Methoden die Antwort nicht fraglich. Freilich glaube ich, dass Velenovský etwas zu weit geht, wenn er sich „über die Entwicklungsgeschichte stellt.“ Wenn auch die Entwicklungsgeschichte hier weniger zu leisten vermag, als man vielleicht erwartet haben würde, so ist das doch kein Grund dafür, die Entwicklungsgeschichte völlig von den Betrachtungen auszuschliessen. Im Falle von *Hyphaene* habe ich keine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ausgeführt, aber nur deshalb nicht, weil das Material dazu nicht vorhanden war; dass aber die Entwicklung nicht gänzlich vernachlässigt werden darf, geht meines Erachtens schon aus folgendem hervor. Von Leitgeb war bei den Lebermoosen

1) M. Servít. Über die Verzweigungsart der Muscineen. Beihefte zum Botan. Centralblatt. Bd. 22, 1e Abt. 1907, S. 287.

2) Velenovský. l. c. S. 246.

ein Unterschied gemacht worden zwischen der „Endverzweigung aus der Segmenthälfte“ und der „Endverzweigung aus dem basiskopen Basilartheile.“ Was mit diesen schönen Namen gemeint ist, kann man in Engler und Prantl leicht nachschlagen. ¹⁾ Nun fand Servit aber, ²⁾ dass bei der ersteren Verzweigungsweise stets ein Angularblatt vorhanden ist, bei der zweiten aber nicht. Darin liegt aber doch wohl ein Hinweis, dass die Entwicklung für die Morphologie doch nicht so ganz bedeutungslos ist.

Jedenfalls aber steht wohl fest, dass die Morphologie für die Verzweigungsweise wichtigere Merkmale liefert als die Entwicklung. Dieses Ergebnis, das man vielleicht nicht erwartet haben würde, ist bei näherer Betrachtung nicht so befremdend. Die morphologische Differenzierung entsteht am Vegetationskegel der Pflanze schon sehr früh, jedenfalls ebensofrüh wie die ersten sichtbaren Kennzeichen dieser Differenzierung, wahrscheinlich aber früher. Was wir aus der Entwicklungsgeschichte kennen lernen, sind nun diese ersten sichtbaren Kennzeichen der Differenzierung; diese sind eben durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nur mit viel Mühen und Schwierigkeiten zu beobachten. Die morphologische Betrachtung der fertigen Organe beobachtet dieselben Differenzierungen mit einer viel grösseren Leichtigkeit und Sicherheit und kann viel grössere Materialmengen in Betracht ziehen und an einem und demselben Pflanzenteil die gegenseitigen Beziehungen aller Organe beobachten, nicht nur die von bloss einem oder zweien, welche eben in der Entwicklung begriffen sind, wie bei der Entwicklungsgeschichte. Dazu aber kann die Betrachtung der fertigen Organe uns nicht nur die Stellung sondern auch eine ganze Menge

1) Die natürlichen Pflanzenfamilien Teil I. Abt. 3. 1. Hälfte S. 66.

2) l. c. S. 288.

von Eigentümlichkeiten dieser Organe kennen lernen, während man in der Entwicklungsgeschichte nur mit undifferenzierten Höckern zu tun hat, welche von allen ihnen innewohnenden Eigenschaften bloss die Grösse und die — in den meisten Fällen immer gleiche — Form zeigen.

Die morphologische Betrachtung ist also eigentlich in jeder Hinsicht überlegen, die Entwicklungsgeschichte kann dem, was die Morphologie uns lehrt, meistens nichts oder nur sehr wenig hinzufügen, während die Beobachtungen der Morphologie leichter, sicherer und umfassender sind und sich beziehen auf Sachen, die im allgemeinen früher als dasjenige, was die Entwicklungsgeschichte uns zeigt, so entstanden sind. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, ¹⁾ dass, wenn der Entwicklungsgeschichte in vielen Sachen in der Botanik eine zu grosse Bedeutung zugemutet wird, dieses wohl hauptsächlich unter dem Einfluss der Zoologie geschieht; in der Tat liegen in der Zoologie die Verhältnisse ganz anders.

Nach den hier entwickelten Ansichten ist es selbstredend, dass ich der Behauptung Velenovskys ²⁾ dass alle bisher angeführten Fälle der Dichotomie bei den Phanerogamen falsch aufgefasste Formen der Sympodien oder Monopodien sind ³⁾, unbedingt beipflichte. Bei allen bisher angeführten Fällen hatten wir in ausgewachsenem Zustande keine Veranlassung, von einer Dichotomie zu reden; dagegen beruhte die Annahme bloss auf der Tatsache, dass „Hauptspross“ und „Seitenachse“ (wie in den betreffenden Arbeiten die beiden Zweige bisweilen auch ganz richtig

1) J. C. Schoute. Die Stelär-Theorie. Groningen 1902, Groningen und Jena 1903, S. 138.

2) J. Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen II. Teil, Prag 1907.

3) l. c. S. 612.

genannt wurden ¹⁾, durch verfrühte Entwicklung der Seitenachse gleich gross waren und der Scheitel sich somit in zwei annähernd gleiche Teile „spaltete“.

Nur bei *Hyphaene* haben wir den ersten Fall einer echten Dichotomie bei den Phanerogamen, wo die morphologischen Verhältnisse ganz von denjenigen der seitlichen Verzweigung abweichen, dagegen mit demjenigen, was wir bei den dichotomen Kryptogamen fanden, durch das Auftreten eines „Angularblattes“ deutlich übereinstimmen. Nur wird hier der Unterschied der Dichotomie mit der seitlichen Verzweigung dadurch noch etwas stärker hervorgehoben, dass hier neben der Dichotomie auch die seitliche Verzweigung bei jedem Blatte vorkommt, sodass alle Blätter, das Angularblatt einbegriffen, eine Knospe in ihrer Achsel tragen. Dadurch wird die Sache so deutlich, dass eine einfache Untersuchung zweier ausgewachsenen Verästelungsstücke, wie hier vorliegt, vollkommen genügt, die Dichotomie mit Bestimmtheit nachzuweisen.

Wir haben uns nun zum Schluss noch die Frage vorzulegen: Ist für das Vorkommen der jedenfalls unter den Phanerogamen sehr seltenen Dichotomie bei *Hyphaene* auch irgend eine Veranlassung anzugeben? Ich glaube, dass dies wirklich der Fall ist. In der Einleitung zu dem ersten Artikel über die Verästelung der monokotylen Bäume habe ich hervorgehoben, welche Schwierigkeiten für Bäume ohne Dickenwachstum mit der Verästelung bestehen. Nun ist natürlich die Dichotomie in solchem Falle die denkbar beste Aushilfe; dadurch ist die schönste Verbindung des Stammes mit den Zweigen leicht erreichbar. Es braucht also nicht zu befremden, dass, während bei den Pandanen die terminale Blütenbildung die Möglichkeit zur Verästelung eröffnete, bei anderen Bäumen

1) z. B. bei W e n t, l. c., passim.

wo keine terminalen Blüten gebildet werden, einmal ein anderer Weg eingeschlagen wird und die Dichotomie, welche sonst bei den Phanerogamen wohl erloschen zu sein scheint, dort wieder auflebt. In dieser Richtung kann wenigstens ein Hinweis auf die Ursachen, welche diese Erscheinung hier hervorgerufen haben, gefunden werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Bei *Hyphaene* sp. (*thebaica*?) findet die bekannte Verzweigung des Stammes statt durch Dichotomie.

2. Bei dieser Dichotomie finden wir, wie bei den meisten dichotom sich verästelnden *Muscineen* und *Pteridophyten* ein Angularblatt, das demjenigen dieser Kryptogamen ganz entspricht.

3. Der hier betrachtete Fall von Dichotomie bei einer phanerogamen Pflanze ist der erste in der Literatur beschriebene.

GOUDA, Juni 1909.

ERKLÄRUNG DER TAFEL VII.

Verästelungsstück von dem Stamme von *Hyphaene* sp. (*thebaica*?) von der Seite des Angularblattes gesehen. Die Blätter sind alle schon abgefallen, nur von den beiden Vorblättern der Gabelspitze ist ein Teil erhalten. $\frac{2}{9}$ nat. Grösse.

The Die-back Disease of Cocoa trees and the
„Brown rot” of Cocoa Fruits, caused by
Diplodia cacaoicola.

by

A. E. DE JONGE and A. W. DROST.

With Plate VIII and IX.

INTRODUCTION.

The dying off of cocoa trees—not as a result of old age, but in plantations which are still fairly young, often by groups and sometimes in such large numbers, that whole fields had to be written down—has repeatedly been observed in Surinam. It is only in the last few years, however, that more attention has been paid to this dying off, and that it has become a subject of study. In this way it was found that this dying off was not always due to the same disease, but that it had to be attributed to the attack of different parasites. For instance the „canker” which sometimes occurred in a destructive manner, was caused by a *Spicaria* 1); the so-called „leaf disease”, which has also caused much damage from time to time, was recognized as due to *Thrips*. 2)

1) A. E. de Jonge. Recueil des Travaux botaniques néerlandais. Vol. VI, 1909.

2) Inspectie van den Landbouw in West-Indië. Verslag over het jaar 1906. p. 11.

In the vast majority of cases, however, another disease was concerned, which has of late years received the name of „die-back disease”, and which, after a preliminary investigation, was found to be caused by *Chaetodiplodia*.¹⁾

Symptoms of the Disease.

The disease is especially destructive in fields, where the trees, for some reason or other, are leafless or have only a thin foliage. Such a condition is often brought about by successive attacks of witches'brooms, by repeated shedding of the leaves in attacks by Thrips, by the eating of the leaves by ants or by the sudden exposure of the trees to sun and wind. In short, trees in such a state of complete or almost complete leaflessness, are the first to be attacked by the die-back disease. We never noticed the disease on healthy leafy branches.

There is an obvious difference between trees killed by canker (*Spicaria colorans*) or by worms (larvae of *Steirastoma depressum*) and trees which are suffering from the die-back disease; in the former cases the leaves generally dry up and in this condition they remain hanging on the dead tree, a result of the rapidly fatal course of these diseases; in the die-back disease on the other hand the leaves while still attached to the tree, first assume a yellow and sickly appearance and then they fall off, so that the tree has already lost all its leaves before it is quite dead.

Generally the disease first shows itself at the top of the twigs which have borne witches'brooms, or have suffered from Thrips or other adverse influences. Thence the

1) C. J. J. van Hall and A. W. Drost. Reeneil des Travaux botaniques néerlandais Vol. IV. 1908. p. 288.

Departement van Landbouw in Suriname. Bulletin no. 16. p. 41.

disease spreads downwards into the thicker branches, passes from these into healthy lateral branches and may finally also attack the trunk. In that case the tree succumbs. Frequently, however, it happens that the disease comes to a stand-still, especially when it has reached the trunk or a thicker branch, so that it remains confined to a lateral branch with its twigs.

Very frequently branches are not attacked on the whole of their circumference, but a wider or narrower strip remains healthy. In such cases the diseased portion is, as a rule, on the lower side of the branch. Then the healthy portion often still bears green leaves, when the diseased part has already died off.

Sometimes the disease runs a very rapid course, and the discoloration which then occurs, may often spread through a distance of more than a metre in a few days.

In a few instances we observed, that healthy trunks which had been pruned on account of the witches' broom disease, were attacked by the die-back disease and killed. This, however, only occurred when the branches had been cut off in an unfavourable rainy season, when the covering of the cut surfaces could not take place sufficiently well.

If the bark be stripped off from an attacked branch, it becomes obvious that the diseased tissue has been discoloured in a peculiar way. The diseased bark, which is still alive, shows a reddish-brown colour and forms a transition between the dull brown bark which is already dead, and the reddish yellow portion which is still healthy. Furthermore, the fibres show up more clearly in the diseased tissue than in the healthy bark; this is partly due to the fibres of the healthy tissue having the same light colour as the intervening medullary rays and phloem-groups, whereas in the diseased tissue the last-named become brown, while the fibres preserve their original

light colour; another reason why the fibres show up clearly in disease is the fact that the intervening tissue soon sinks in somewhat (fig. 1 at *a*). In the dead bark this sinking in has become much more marked, so that the fibres stand out still more; this phenomenon, however, also takes place in branches which have died from other causes, and one may therefore not assume, in examining the dead branches, that they have died of the die-back disease.

The discoloration of the bark may be best observed by cutting off a piece of it longitudinally. Not only the bark, but the wood also undergoes a change of colour, which is especially clear in transverse section; the diseased portion of the wood, while still alive, acquires a pale brown colour which after death changes to dark grey. If only a portion of the branch is attacked — a common case, which has already been described above — it becomes evident on transverse section of the branch, after the death of the diseased portion, that the change in colour extends to the centre of the wood along a definite sector. In Fig. 2 the dark sector represents the dead portion of the branch.

On the dead branches in the field there are sometimes found the grey fruit-bodies of a *Diplodia* or of a *Chaetodiplodia*; if the branches are kept in a room, whether or not under a glass bell-jar, such fructifications are always observed after a few days.

There also occurs in the cacao-fruits a disease, which must be considered here, for, as will be seen later, its cause is the same as that of the die-back disease of the trees. On cut pods, and perhaps also on fruits which still hang on the tree — but this point is still doubtful — a brown spot sometimes arises, which very much re-

sembles petrified fruits.¹⁾ If such fruits are kept in the laboratory, the discoloration is seen to spread over the whole pod, which becomes covered with a coal-black mass of spores. Fruits covered with such a mass of spores are sometimes also found in the field; on examination the spores are found to belong to fructifications of *Chaetodiplodia*. This disease, called in the English West-Indian colonies „brown rot” has a close resemblance to the common „black rot” of cocoa-fruits, which is caused by another fungus, *Phytophthora* sp., and which sometimes causes considerable damage to young as well as to full-grown fruits.

Pods suffering from „black rot” (*Phytophthora*) and from „brown rot” (*Chaetodiplodia*) are similar in colour, and before the spores have been formed, it is impossible to tell with certainty from the external appearance, with which disease we are concerned.

At the beginning of the disease, when the fruit has only just been attacked, „black rot” may be distinguished from „brown rot” by cutting off a little of the rind of the pods. In the case of „black rot” alternating darker and lighter rings are often seen in the plane of section and these extend outwards from the focus of infection. We have not observed such rings in fruits attacked by „brown rot”; here the rind of the pod has a uniform brown colour when a piece of it is cut off.

„Petrified” pods and those, which have died of

1) The petrification of the pods is the symptom of a disease, caused by *Colletotrichum luxificum*; compare Van Hall and Drost, Les balais de sorcière du cacaoyer, provoqués par *Colletotrichum luxificum* n. sp. Recueil des travaux botaniques Néerlandais, Vol. IV, 1908. fig. 16.

Departement van Landbouw in Suriname. Bulletin n°. 16, fig. 16

„black rot” are, however, often infested afterwards by *Chaetodiplodia* as a *saprophyte*, and they thus become covered with the above-mentioned coal-black spores.

It is clear, that this may lead one to consider the „brown rot” fungus a more dangerous parasite for the fruits than it really is. This point will be further dealt with below.

Literature.

A branch and trunk disease of cacao, with the same symptoms as the one described above, also occurs in other cacao growing districts. In the West Indian Islands it is known as „die-back disease”. Here it was investigated and described by Howard ¹⁾, who observed it in Grenada, St. Lucia, St. Vincent and Dominica. He traced the cause to a fungus, which was determined by Masee at Kew, by means of material sent to him, as *Diplodia cacaoicola* Hennings. Howard found that the same fungus causes the „brown rot” of the fruits, for not only did the fructifications on the branches agree closely with those on the fruits, but he was also able to infect fruits with the fungus from branches and conversely to bring about the „die-back disease” in branches by means of spores taken from fruit suffering from „brown-rot”.

He moreover found *Diplodia cacaoicola* on sugar canes from Demerara and Barbados, and proved by means of infection experiments, that this fungus can also live as a parasite on sugar canes and can thence be transmitted to cacao.

Barrett ²⁾, in his discussion of the „Cocoa Pests of

1) A. Howard. Annals of Botany. Vol. XV, p. 683, 1901. West-Indian Bulletin. Vol. II, p. 203, 1901.

2) O. W. Barrett. Agricultural Society of Trinidad and Tobago. Society Paper no. 280.

Trinidad" considers that 90 % of the loss of fruits by parasitic fungi is due to *Lasiodiplodia*. The disease caused by *Lasiodiplodia* is called „brown-rot" and his description agrees completely with Howard's description of the disease caused by *Diplodia*. As we shall show further, this *Lasiodiplodia* must be the same fungus as the *Diplodia* of the other West Indian islands and the *Chaetodiplodia* of Surinam.

Stockdale ¹⁾ mentions a *Lasiodiplodia* which has as yet been incompletely investigated.

Zehntner ²⁾ found that in Java a *Diplodia* causes the dying back of cacao trees and also attacked the pods. Finally, according to Petch ³⁾, in Ceylon a *Diplodia* occurs only very rarely on the fruits, and only very few cases are known of the dying back of trees through this fungus.

Microscopical investigation.

Microscopical examination shows that a fungus occurs in the diseased portions; the hyphae are seen in the cells of the various tissues of the bark and wood; where they traverse a cell wall they pass through the pits. The mycelium is septate and originally colourless, but when old, it becomes black. The dark colour of wood which has been killed, is also due to the numerous black hyphae traversing it. In the pods the mycelium is found in the pericarp, in the pulp and in the seeds.

The fungus was obtained in pure culture by excising a

1) F. A. Stockdale. West Indian Bulletin. Vol. IX, p. 177, 1900.

2) L. Zehntner. Korte mededeelingen van het Proefstation voor cacao. II, p. 1, 1904.

3) T. Petch. The tropical agriculturist. Supplement, August 1907, p. 5.

small piece of the bark, from the junction of sound and diseased tissue, with a knife, which had been passed through a flame, and placing this piece of bark on a sterilized nutrient medium. This medium was generally a decoction of cacao fruits with 2% agar-agar. The fungus developed rapidly and soon covered the medium with a grey, woolly mycelium, on which after a short time the fructifications were formed. They are depicted in Figs 5 and 6.

These pycnidia do not have the regular bottle shape of the fructifications formed on cacao-pods or branches which will be described below. They are often curved; sometimes the cavity, in which the spores are formed, is also strongly curled, so that it is cut several times in transverse section (Fig. 6). The pycnidia bear hairs; the spores are at first colourless and unicellular, but afterwards dark and bicellular in consequence of the formation of a septum (Fig. 7). The structure of a pycnidium is seen more clearly in fig. 8 which was drawn from a preparation out of a cacao fruit. The wall of the fructification in Fig. 8 consists of a pseudo-parenchymatous tissue; its outer layers are black, the inner ones colourless. In the drawing only a few spores have been indicated, but in reality they are formed in this colourless portion in large numbers on sterigmata, between which long threads, the paraphyses project into the cavity. The latter is often completely filled with spores, which at that stage are still unicellular and colourless; it is not until they have passed out, that they become bicellular and acquire a darker colour (Fig. 7). Ripe spores are 22—28 microns long and 11—14 microns broad. The neck of the pycnidium projects outside the pericarp and is covered with hairs. The round opening, through which the spores pass out, cannot be seen in Fig. 8 because the section passes obliquely through the fructification.

Whether the neck of the pycnidium is glabrous or hirsute is generally considered an important systematic character; according as the fructification is hairy or not, the fungus is placed in the genus *Chaetodiplodia* or *Diplodia*. Our culture experiments showed, however, that this character is wholly governed by external conditions.

Fruits, which had been successively treated with a 0,5% solution of corrosive sublimate, washed with sterile water and infected through a little wound with *Chaetodiplodia* spores, were placed under a glass bell-jar. The fruits gave off enough moisture to cause dew formation on the jar and to keep the air moist during the experiment. Generally the pericarp began to turn brown round the wound after two or three days; the discoloration spread rapidly and after a few days the grey woolly pycnidia with a *hairy neck* made their appearance. The fruit had then the appearance illustrated in Fig. 3 and microscopical preparations resembled Fig. 8.

If the fruits are treated in the same manner, but if, after infection or after the appearance of the brown coloration, they are not kept in a closed space, but are laid down or hung up in the laboratory, the pycnidia do not make their appearance. A large number of small openings are indeed formed in the pericarp, and from these long, white and often strongly curled tendrils protrude. On microscopical examination these are seen to be the unripe colourless spores, which are extruded from the opening of the pycnidium and remain connected for some time as threads. They gradually become grey and then black. In this case the pycnidia themselves do not protrude so far from the pericarp. The fruit then resembles the one of Fig. 4. Often the neck of the pycnidium is quite glabrous as in Fig. 9. Sometimes it has a few hairs, but there are never enough to be recognized by

the naked eye or with a simple lens. The same condition is observed in diseased branches, which have remained dry; the white spore tendrils protrude from fissures in the bark (fig. 10) and the pycnidia are hairless. If such branches are placed in a moist atmosphere, a few hairy pycnidia are indeed formed, but the strong contamination with other fungi often prevents further observation. It results from the above, that it depends entirely on cultural conditions, whether the pycnidia are glabrous or hirsute. As the hairyness of the pycnidia is the only character, by which *Chaetodiplodia* is distinguished from *Diplodia*, there is no reason for retaining these two as different genera and accordingly the first generic name must disappear. Our fungus differs in no constant character from the *Diplodia cacaoicola* examined by Howard and we must assume that we are dealing with the same fungus. This identity is also supported by Howard's observation regarding the fungus on pieces of diseased sugar cane, when placed in a moist chamber: „There was a considerable development of hairlike processes on the walls and round the opening of the pycnidium, giving the colonies a furry appearance which was never noted in the cane in ordinary circumstances.”¹⁾

On branches and to a less degree on pods the pycnidia are often not found isolated in the plant tissue but then occur in groups, giving the impression that they lie in a stroma. This may already be observed in Fig. 9, but especially in Fig. 11, which was drawn from a preparation of a branch. With such a disposition of the pycnidia one would call the fungus *Lasiodiplodia*, for *Diplodia* and *Lasiodiplodia* agree completely, except as regards the grouping of the pycnidia. Whereas these are solitary in *Diplodia*,

1) A. Howard, Annals of Botany. Vol. XV, p. 686.

they are united to groups in a stroma in *Lasiodiplodia*.

On infecting fruits with spores of such pycnidia, solitary pycnidia are again formed in the fruit, a proof that we are once more dealing with only one fungus. The loose groups of cells, which lie between the pycnidia in Fig. 11, show moreover that there are transitions between solitary pycnidia and pycnidia arranged in groups. The fungus observed by Barrett, which causes in Trinidad the „brown-rot” of the cocoa pods and of which material, when sent to the Bureau of Plant Industry of the U. S. Department of Agriculture, was determined as *Lasiodiplodia*, is doubtless identical with the *Diplodia* occurring in other West Indian islands and in Surinam.

Howard ¹⁾ also observes that the fructifications generally form colonies in the trunk and branches, and suggests, that the *Botryodiplodia*, found by Patouillard in diseased cocoa fruits in Ecuador, which possibly causes one of the forms of Mancha ²⁾, might be the same fungus as the *Diplodia* studied by him.

However this may be, in any case it results from the observations described, that the characters, which differentiate the genera *Diplodia*, *Chaetodiplodia* and *Lasiodiplodia* are not constant, so that the three genera should not be separated systematically but should be united in one genus *Diplodia*. Thus the genera *Chaetodiplodia* and *Lasiodiplodia* disappear, and perhaps further investigation will show that the character by which *Botryodiplodia* is distinguished (absence of paraphyses) is governed by external conditions.

1) A. Howard. *Annals of Botany* Vol. XV, p. 690.

2) Lecomte et Chalot. *Le Cacaoyer et sa culture* p. 64, 1902.

Infection Experiments.

Infection experiments were undertaken with a twofold aim, in the first place, in order to see whether the fungus which kills the branches is the same as that found on fruits, and in the second place, to ascertain whether healthy fruits can be attacked.

In the first experiments a small piece of the bark of a trunk or branch was cut loose on three sides, so that it could be lifted up like a lid. Under this were introduced pieces of diseased tissue, taken from branches or fruits, also spores from branches or pods or from mycelium grown in pure culture. A bandage was placed round the wound, which was kept moist. None of these infections was successful, however.

In a subsequent series of experiments the tops of very young branches were cut off and the planes of cutting were infected. These infections were likewise without result.

We obtained better results by cutting or tearing pieces from branches having the thickness of a finger, infecting the extremity and making round this a damp bandage, or also by binding the extremity in a little bag of water-proof paper, into which some water was poured, so that only the surrounding air remained moist. Of the ten branches which we treated in this manner, four were attacked. After a fortnight these branches were diseased for a distance of $\frac{1}{2}$ —1 metre up to the place where they joined a thicker branch. These thicker branches remained unattacked. The control branches remained healthy. Among the successful infections were three, in which the infection-material was obtained from fruits.

The *Diplodia*, which causes rotting of the pods is

really therefore the same as the one which causes the dying back of branches.

Infections of cocoa fruits were carried out in the laboratory and also in the field. The pods which were infected in the laboratory were first treated with a 0.5% solution of corrosive sublimate and were then washed with sterile water. The infection material, which was again derived from pods, branches or pure cultures, was introduced into small wounds, made in the fruit by a cut or a puncture. These infections were carried out in large numbers and were uniformly successful, no matter whether the fruits were kept in a moist atmosphere or were laid down or hung up dry. If the treatment with corrosive sublimate was omitted, the infection took place equally well, but in addition all sorts of other fungi developed, the conidia of which had been present on the fruit. The pods were however, not attacked if the infection material was placed on the *intact* fruit or if such a pod was hung in contact with a diseased one.

In no single instance did we succeed in infecting pods while they were still hanging on the trees, no matter whether younger or older fruits were taken for this purpose or whether an attempt was made in some way or other to keep the place of infection moist.

If none of the infections of fruits had been successful, it would nevertheless have been unjustifiable to draw the conclusion, that *Diplodia* does not attack pods; since, however, all fruits cut off from the tree were attacked, but none of those which were still on the tree, the supposition seems permissible, that perfectly healthy pods are scarcely susceptible to the disease, but that fruits in abnormal conditions are susceptible, like the cut fruits in the experiments. It is very probable therefore, that *Diplodia* occurs in Surinam in most cases as a saprophyte

on pods, although fruits of feeble trees, or of trees placed in unfavourable conditions, may perhaps sometimes be attacked by it primarily. Finally the experiments show, that, in the case of fruits also, the fungus probably only penetrates through wounds.

Combative measures.

It follows from the above that *Diplodia* is a wound parasite. That it can penetrate directly into living tissue, was never observed by us in the field, and may be doubted.

The loss of pods, which arises through „brown rot” is presumably small and very likely only occurs in the case of fruits which have been wounded in some way or other. In the case of the branches also we consider the fungus, as was pointed out above, to be a secondary wound parasite which only attacks the branches after they have been damaged by some cause or other. The primary cause is a different one, and that primary cause the planters must reckon with in the first place, when combating the die-back disease. There is only one piece of advice which can be given for the protection of cacao trees against the die-back disease: keep your trees in a strong, healthy state of cultivation and be on your guard against the diseases mentioned on page 3.

In Surinam the fight against the witches' brooms disease will have to be carried on first, in order to counteract the loss of trees by the die-back disease.

A second and also very important cause which favours the spread of the disease, is *Thrips*. Of late years *Thrips* has been recognized as the primary cause of the loss of large plantations of cacao trees in consequence of the die-back disease. *Thrips* chiefly attacks weak and unhealthy trees; with their mouths they make numerous small

incisions in the epidermis of twigs and of leaves, and through these infection can take place. Really healthy trees do not suffer so much from *Thrips*. The obvious course is therefore to give the trees all they require, and to prevent everything which may affect growth adversely.

A third cause is found in strong winds, which tear the leaves from the trees or damage them; an efficient protection of the trees to windward will diminish their liability to the disease.

In those cases in which it is noticed sufficiently early that the branches have been attacked by the die-back disease, the latter can be stopped by shortening the branches down to the healthy wood. The trees then form again strong new wood and often recover from the disease.

Lesions of the trees as a result of cutting back, but also of unsuitable pruning or thinning, may affect the tree adversely and sometimes even bring about its death, if these operations are not performed at the right time. The numerous wounds, which are thus formed, give too many opportunities to the fungus of the die-back disease to infest the lesion and to enter the wood, especially in the rainy season when the coating of the wounds with tar cannot take place, or can only be done imperfectly. Cutting back and pruning should always take place in the dry season and for this reason it is distinctly objectionable in the rainy season. After the cutting off of the branches, the surface of the wound should always be tarred, so as to prevent the fungus obtaining a hold on the branch.

Since it has become evident, that *Diplodia* occurs frequently on fruits which have died from other causes, or on the skins of harvested pods, the removal of such fruits and remains of fruits must be considered one of

the necessary operations on a plantation. The great quantity of spores which develop in them constitute a source of infection for the neighbourhood. In the English West Indian islands observations would appear to indicate, that „brown rot” is especially common in the neighbourhood of so called breaking-places, where, after removal of the seeds, the husks of the cacaopods remain lying about in heaps. This is explained by the saprophytic growth of *Diplodia* on the husks, which of course causes an increase of infectious material. The burial of the husks accordingly proved to be an effective way of combating „brown rot”, and may also be recommended to Surinam planters as a means of combating the die-back disease.

Department of Agriculture.

SURINAME.

EXPLANATION OF THE FIGURES ON PLATE VIII AND IX.

- Fig. 1. Attacked branch, of which the bark has been cut off superficially at the place where the diseased tissue (a) passes into the healthy tissue (b).
- „ 2. Transverse section of a diseased branch. The dark sector is the part killed by the fungus.
- „ 3. Cocoa pod on which, in a moist chamber, the grey hairy pycnidia of *Diplodia* have developed.
- „ 4. Cocoa fruit which was hung up in the laboratory after infection, and is now partially covered with the black spores of *Diplodia*.
- „ 5. Pycnidia of *Diplodia* from pure cultures.
5a magnification 3 ×.
5b „ 10 ×.
- „ 6. Section through a pycnidium grown in pure culture. Magnification 25 ×.
- „ 7. Spores of *Diplodia*. Magnification 375 ×.
- „ 8. *Hairy* pycnidium of *Diplodia* in the pericarp of a cocoa fruit, formed in a damp atmosphere
a = wall of the pycnidium; *b* = pericarp of the cocoa fruit. Magnification 115 ×.
- „ 9. Pycnidium with glabrous neck, formed on the pericarp in a non-enclosed space. Magnification 115 ×.
- „ 10. Diseased branch, which has been in a non-enclosed space. From the fissures in the bark, beneath which are pycnidia, unripe spores protrude, still hanging together in tendrils ×. Magnification 20 ×.

Fig. 11. Section through a group of pycnidia lying in a stroma. At \times there lies between the pycnidia a group of cells of the branch, which the fungus has infested. Magnification 18 \times .

Neue Beiträge zur Flora Surinams II.

von

A. PULLE.

Seit der Publikation meiner Neue Beiträge zur Flora Surinams I¹⁾ hat das Herbar des botanischen Instituts der Reichs-Universität Utrecht eine während der 6^{ten} Surinam-expedition zusammengebrachte Sammlung erhalten. Diese Expedition bereiste vom 5^{ten} Juli bis zum 12^{ten} November 1908 den Suriname-fluss und die beiden Nebenflüsse Pikien-Rio (vom 22^{ten} Juli bis zum 15^{ten} August) und Gran Rio (vom 19^{ten} August bis zum 11^{ten} November). Führer dieser Expedition war der Leutnant zur See J. Eilerts de Haan, Sammler der Sanitäts-offizier der Marine Dr. J. H. A. T. Tresling, der die Expedition als Mediziner begleitete. Die Sammlung besteht aus etwa 500 Nummern, zum grössten Teile aus Pteridophyten und Phanerogamen, ihre Publikation wird demnächst stattfinden im „Verslag van de Suriname-expeditie, in „Tijdschrift van het Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig genootschap“. Die neuen oder für die Flora bisher unbekanntes Arten werden in diesen Beiträgen publiziert. Ausserdem findet man auf den folgenden Seiten eine Fortsetzung der Bearbeitung des von den surinamischen Forstbeamten gesammelten Materials von Waldbäumen und noch einige bisher übersehene Arten aus älteren Sammlungen.

1) Cf. Recueil des travaux botaniques Néerlandais IV (1908) p. 119—141.

Hymenophyllaceae.

Trichomanes rigidum Sw. Prodr. (1788) 137.

Surinam: Auf Felsen am Fusse des Frederik Hendrik Berges: J. Tresling n. 440, 16 Sept. 1908.

Verbr. Tropisches Amerika.

Polypodiaceae.

Dryopteris protensa C. Chr. Ind. fil. 286.

Suriname-fluss beim Dorfe Goddo: J. Tresling n. 187.
20 Juli 1908.

Verbr. Tropisches Amerika, Afrika und Samoa.

Aspidium plantagineum Griseb. Abh. Gesell. Wiss. Göttingen VII (1857) 286.

Am oberen Marowijne-fluss: G. M. Versteeg n. 327,
31 Oct. 1903; am oberen Gran Rio beim Fusse des Frederik Hendrik Berges: J. Tresling n. 443, 17 Sept. 1908.

Verbr.: West-Indien, Brasilien.

Saccoloma inaequale Mett. Ann. Sc. nat. Ser. IV, t. 15 (1861) 80.

Surinam: Vrydagzijnen in Herb. Lugd. Bat. n. 903,
322—579.

Verbr.: Tropisches Amerika.

Diplazium marginatum Diels in Nat. Pflanzenf. 1. 4 (1899) 229.

Surinam: Hostmann und Kappler 194 in Herb. Mus. palat. vind. n. 210134.

Verbr.: Tropisches Amerika.

Asplenium anisophyllum Lam. Linnaea X (1836) 511.

Am oberen Gran Rio beim Fusse des Frederik Hendrik Berges: J. Tresling n. 446, 17 Sept. 1908.

Verbr.: Tropisches Amerika und Afrika.

Asplenium cuneatum Lam. Enc. II (1786) 309.

Am oberen Gran Rio beim Fusse des Frederik Hendrik Berges auf Felsen: J. Tresling n. 432 und n. 444, 15—17 Sept. 1908.

Verbr.: In den gesammten Tropen.

Asplenium lunulatum Sw. Schrad. Journ. 1800 (1801) II. 52.

Surinam: Hostmann und Kappler n. 168 in Herb. mus. palat. vind. n. 145207.

Verbr.: in den gesammten Tropen.

Marantaceae.**Myrosma polystachya Pulle** nova sp.

Rhizoma ignotum. Pars inferior caulis ut videtur brevissima. Folia caulina approximata, parte petioli vaginata ad 25 cm. longa, 0.5 cm. lata, petiolo evaginato c. 1 cm. longo, annulo inconspicuo. Folia utrinque glabra, discoloria, supra viridia, subtus pallide glauca, lanceolata, apice subabrupte acuteque acuminata, basi longe cuneata, ad 30 cm. longa, 7 cm. lata, homotropa sed fere symmetrica, nervo mediano recto utrinque pronimenti. Folium inflorescentiam commitans caulinis conforme sed brevius vaginatum plerunque minus. Caulis floriger ad 25 cm. longus, saepe multo brevior; racemi ad apicem 5—6, valde approximati, uniseriatim dispositi; racemo exteriori fructifero toto c. 6 cm. longo, pedunculo c. 2 cm. longo, racemis interioribus gradatim minoribus, florifero toto c. 4 cm. longo, pedunculo c. 1 cm. longo.

Bracteae dorsiventraliter dispositae, alternatim bifariae, in racemos floriferos vix imbricatae, saepius 12, internodiis c. 4—5 mm. longis, scariosae, persistentes, dilute roseae, basi lata cum axi connatae, apice obtusae emarginatae, c. 2 cm. longae, 1.5 cm. latae, assymetrice pli-

catae. Paria florum saepissime 3, prophyllis obtusis dorso bicarinatis; paris. pedicellus communis c. 3 mm. longus, pedicello floris c. 2 mm. longo. Sepala obtusa, inaequalia, laeviter falcata, c. 9 mm. longa, 5 mm. lata, corollae tubo aequilonga vel breviora. Petala c. 11 mm. longa, 4 mm. lata, apice rotundata et cucullata. Staminodia exteriora valde inaequalia, majore oblongo obtuso c. 8 mm. longo, 5 mm. lato, minore lanceolato, apice rotundata irregulariter crenulato-inciso, c. 5 mm. longo, 1.5 mm. lato vel interdum in nonnullis floribus perfecte obsoleto.

Staminodum callosum oblongum obtusum, apice laeviter emarginatum, callo marginali. Staminodium cucullatum 6.5 mm. longum supra 2 mm. latum, subtus appendicula pendula, obtusa, 3 mm. longa, 2 mm. lata instructum.

Filamentum supra tubum corollae ad 7 mm. exsertum, anthera 1.5 mm. longa. Appendicula dorsalis staminis majuscula, stamen valde superans, c. 4 mm. lata, apice rotundata, cum filamentum alte connata (parte libera filamentum c. 1 mm. longa). Ovarium apice sparse hirsutum, basi glabrum, 6-sulcatum, uniloculare, uniovulatum. Styli pars libera post anthesin spiraliter convoluta, applanata, c. 7 mm. longa, 1 mm. lata, stigmatum profunde cupuliformi.

Fructus ut videtur indehiscens, c. 8 mm. longus, 3.5 mm. latus, sepalis coronatus; semen rugulosum, apice applanatum, tuberculatum, sine arillo c. 4 mm. longum et fere aequilatum; arillus basalis c. 2 mm. longus, tubulam brevem formans, ore irregulariter inciso.

Hab. Surinam am oberen Tapanahoni-flusse beim Teeboerge: G. M. Versteeg n. 793, bl. und fr. am 10 Aug. 1904.

Die Blätter dieser neuen Art sind fast symmetrisch gebaut sodass ich ihre Homotropie nicht ohne Mühe habe feststellen können. In den Blütenstand weicht sie sehr

stark von den bisher beschriebenen Arten ab. Während in der Gattung meistens nur 1 bis 2 Racemi am Ende des Blütenstengels vorkommen, (nur bei *Myrosma tenuifolia* K. Schum tritt bisweilen noch ein dritter auf) finden sich bei unserer Art bis 6 sehr kurz gestielte Racemi am Ende des Stengels. Aber auch im Blütenbau zeigen sich erhebliche Abweichungen. Wie aus obiger Diagnose hervorgeht sind die äusseren Staminodien sehr ungleich. Während das grössere in den von mir untersuchten Blüten in seiner Grösse ziemlich constant ist, kann das kleinere Staminodium ganz fehlen. Ich halte es aber nicht für angegeben auf diese Art eine neue Gattung zu gründen. Die Blüten der meisten *Myrosma*-arten sind in ihrem feineren Bau noch sehr ungenügend bekannt und es ist daher nicht ausgeschlossen, dass man später auch bei anderen Arten der Gattung noch ein derartiges Verhalten der äusseren Staminodien finden wird.

Die Beschreibung des Blütenstandes und der Blüten und Früchte ist angefertigt worden nach in Alcohol conserviertem Material.

Orchidaceae.

Oncidium Versteegianum Pulle nova spec. Pseudobulbi fasciculati, suborbiculares, in sicco valde compressi, c. 3.5 cm. longi, 3 cm. lati, basi vaginis paucis vestiti, demum denudati, apice monophylli. Folia rigida, coriacea, oblongo-lanceolata, erecta basi brevissime conduplicata, acuta, 15—20 cm. longa, 3½—4 cm. lata, basi breviter attenuata; pedunculus communis flexuosus, c. 25 cm. longus, basi teres, versus apicem valde compressus; bractea inferiores in specimine nostro marcidæ, superiores triangulae c. 5 mm. longae, acutae. Internodia pedunculi versus apicem gradatim breviora, infima c. 5 mm. longa,

superius c. 3 cm. longum, nodi c. 20 ad apicem pedunculi abrupte valde incrassati internodiis brevissimis c. 2—3 mm. longis; bractee inferiores eis partis marcidæ; superiores (prope florem) c. 1 cm. longae acutae, conduplicatae, dorso carinatae. Flos solitarius breviuscule pedicellatus, pedicello cum ovario c. 1.5 cm. longo. Sepalum dorsale cum petalis valde elongata erecta leviter divergentia, versus apicem dilatata, acuta, apice minute crenulata, 6—7 cm. longa, 5—6 mm. lata in parte superiori, ad basin 2 mm. lata. Sepala lateralia deflexa falcata versus apicem sensim acuminata, margine valde undulato-crispa crenulata, basi subabrupte angustata, c. 5 cm. longa, 12 mm. lata. Labellum sepalis lateralibus paulo brevius, pendulum, sessile, utrinque glabrum, basi c. 1 cm. lata truncato-subcordatum abrupte dilatatum, c. 18 mm. latum, versus medium angustatum et conduplicatum, c. 1 cm. latum, lobo terminali rotundato, amplo, late suborbiculari, apice leviter emarginato, margine valde undulato-crispo et crenulato, c. 3 cm. lato, 2½ cm. longo; discus basi crasse callosus, callo carnosus valde prominente, basi bituberculato, fronte trilobato, lobo medio trigono lateraliter applanato, lobis lateralibus acutis; callo toto c. 6 mm. longo, 3 mm. lato. Columna gracilis 7—8 mm. longa, glabra, basi antice sulcata, supra biauriculata, auriculis eglandulosis, marginibus exterioribus et inferioribus profundissime fimbriatim incisus, margine interiore integerrima, supra cum columna connatis, c. 4 mm. longis, 3 mm. latis. Rostellum non productum. Anthera cucullata subtiliter puberula, apice carinata, antice vix producta.

Hab. Surinam, am oberen Tapanahoni-Flusse beim Teeboe-berge: G. M. Versteeg n. 759 bl. am 7 Aug. 1904. Epiphyt.

Nach Versteeg sind die beiden Petalen und das unpaare Sepalum rotbraun mit gelbem Rande und Mittelstreifen, unten an der Basis mit gelben Flecken versehen. Das Labellum und die beiden Sepalen sind gelb mit rotbraunen Flecken. Die Blätter sind braun-violett mit grünen, runden Flecken; die Brakteen sind wie die Blätter braun-violett.

Diese neue Art ist von mir in meiner „Enumeration“ p. 137, irrtümlicherweise unter den Namen *O. Papilio Lindl.*, angeführt worden. Sie unterscheidet sich aber in mehreren Blütenmerkmalen sowohl von *O. Papilio* als von der verwandten *O. Kramerianum* Rehb. f.

Mit *O. Papilio* hat sie den nach oben abgeplatteten Pedunculus gemein, dessen Knoten wenigstens unten nicht verdickt sind; am oberen Ende des Blütenstengels findet sich aber ein ungefähr 4 cm. langer Abschnitt mit sehr dicht gedrängten und stark verdickten Knoten, wie sie auch bei *O. Kramerianum* vorkommen, daselbst jedoch einander nicht so stark genähert. Die Blüte stimmt fast in allen Merkmalen mit *O. Kramerianum* überein; die Sepalen und das Labellum sind hier auch am Rande eingeschnitten, während sie bei *O. Papilio* ganzrandig sind.

Die Örchen am Gipfel der Säule sind aber bei beiden Arten erheblich von denen der neuen Art verschieden. Erstens sind sie hier einheitlich und nicht differenziert in einem oberen drüsigen Teil und einem unteren drüsenlosen Abschnitt. Zweitens fehlen die Drüsen hier gänzlich und ist das Örchen an seinem ganzen unteren und äußeren Rande in feinen haarförmigen Abschnitten geteilt; nur der der Säule zugewendete, innere Rand ist nicht eingeschnitten. Bei *O. Kramerianum* ist das untere Örchen vollkommen ganzrandig.

Es stand mir von dieser Art der obere Teil zweier Blütenstände zur Verfügung, einer mit einer vollkommen

ausgebildeten Blüte, der andere mit einer jungen Knospe. Beide Blüten standen am Ende des Pedunculus, es ist also sehr wahrscheinlich dass falls derselbe Blütenstengel mehrere Blüten trägt, diese immer einzeln vorkommen und nicht unmittelbar auf einander folgen.

Die Beschreibung der Blüte wurde angefertigt nach dem in Alcohol conservierten Exemplare.

Stenorrhynchus goninensis Pulle nova spec.

Radices numerosae, fasciculatae, crasse carnosae, acutae, c. 3—4 cm. longae, 4—5 mm. crassae; caulis strictus, teres, satis gracilis, cum inflorescentia c. 20 cm. longus, aphyllus; folia radicalia 4—5, longe petiolata, satis crassa, petiolis ad 4 cm. longis, alatis, supra canaliculatis, c. 3 mm. latis; laminis oblongo-lanceolatis, c. 8 cm. longis, 3 cm. latis, apice sensim longeque acuminatis acutis, basi breviter cuneatis vel rotundatis, nervo mediano crasso supra impresso, subtus prominente, nervulis secundariis subparallelis tenuissimis utrinque 4—5. Caulis in parte inferiore sparse glanduloso-hirsuta c. 13 mm. longa, vaginis c. 8 subulatis glabris c. 3.5 cm. longis, 8 mm. latis obtectus; racemus laxe multi-(12—16-) florus, bracteis vaginis similibus sed minoribus, plerumque 1.5 cm. longis, 3 mm. latis, glanduloso-hirsutis. Flores c. 2 cm. longi brevissime pedicellati, extus tote glanduloso-pilosi; ovarium c. 12 mm. longum, leviter curvatum, c. 3 mm. crassum. Labellum sepala petalaeque aequilongum, omnia apice obtusa, petala cum sepalo postico galeatim cohaerentia, c. 1 cm. longa, uninervia, anguste lanceolato-spathulata, assymetrica, margine anteriori longe tenuiterque pilosa; sepalum posticum trinervium, versus medium dilatatum, c. 3 mm. latum, versus apicem sensim angustatum. Sepala lateralia anguste lanceolato-spathulata, supra c. 2 mm., versus basin vix 1 mm. lata, saccum c. 9 mm. longum formantia; saccus apice attenuatus obtusus, parte

inferiore c. 2 mm. longa libera, ceterum cum ovario connexa. Labellum totum c. 15 mm. longum, parte extra saccum c. 1 cm. longa, apice dilatata, obscure trilobata c. 5 mm. lata, lobis lateralibus obtusis columnam amplectens eique adhaerens sed non connata, parte intra saccum dilatatum basi appendicibus 2 callosis donata. Columna glaberrima gracilis, c. 6 mm. longa, antice sulcata, versus apicem dilatata, rostellum longe rostratum acuminatissimum, anthera rostello aequilonga acutata.

Hab. Surinam im Urwalde am oberen Coppename-flusse: A. H. Boon n. 1177, bl. am 14 Sept. 1901; im Urwalde am oberen Gonini-flusse: G. M. Versteeg n. 196, bl. am 4 Sept. 1903.

Nach Angabe der Sammler ist die Farbe der Blüten gelb; Stengel und Bracteen sind hell-rosa; die Blätter oben dunkelbraun, unten hellbraun. Die Art ist am nächsten verwandt mit *S. longifolia Cogn.* und *S. Weirii Cogn.*

Die Beschreibung wurde angefertigt nach einer in Alcohol conservierten Pflanze.

Moraceae.

Coussapoa angustifolia Aubl. Plant. Guyan. II. 956 t. 363.
Surinam: Suriname-fluss bei Gansee: J. Tresling n. 55 fr. am 8 Juli 1908.

Bestimmt nach der Beschreibung und Abbildung Aublet's, womit unsere Pflanze sehr gut übereinstimmt.

Verbr.: Französisch-Guyana.

Rafflesiaceae.

Apodanthes surinamensis Pulle nova spec. Proles floralis cum flore tota c. 9 mm. longa, verticillis 3 instructa, infimo diphylo, phyllis liberis basi lata sessilibus,

apice rotundatis, margine minute ciliolatis 2.5—3 mm. longis; sequente tetraphyllo, phyllis inter se vix connatis, subepigynis, basi lata cum ovario connatis, c. 5 mm. longis, apice rotundatis margine minute ciliolatis; verticillo perigoniali alterno tetraphyllo, phyllis inter se liberis epigynis, apice obtusis, basi lata truncata cicatrice punctiformi donatis, nec unguiculatis, deciduis, fere orbicularibus, c. 3 mm. diam. Ovarium ovoideum, glabrum, c. 6 mm. longum, 5 mm. latum, post delapsus perigonii supra prope columnam cicatricibus 4 punctiformibus nigris donatum; columna cylindracea, brevis, sensim angustata, apice stigmate nigro annulari cincta. Placentae parietales 4, latissimae, prominentes, tepalis superpositae, ovulis superficiem internam totam obtegentibus nec lineis exovulatis separatis. Planta tota tepalis nigris exceptis rufobrunnea, basi cupula lignea cincta.

Hab. Surinam. am Marówijne-fluss oder an einem der Nebenflüsse: G. M. Versteeg, Juli—Dec. 1903.

Das Material der neuen Art besteht aus einem, in Alcohol conservierten dicken Zweige der mir unbekanntem Nährpflanze, dessen Rinde mit sehr zahlreichen ♀ Apodanthes-pflänzchen bedeckt ist. Diese sind alle schon mehr oder weniger verblüht, wie aus der Entwicklung des Embryos hervorgeht; ausserdem waren bei mehreren Exemplaren die Perigonblätter schon abgefallen; bei den meisten hatten sie sich zwar schon vom Fruchtknoten losgelöst, waren jedoch noch nicht abgefallen, da sie mit ihrer Basis zwischen dem Fruchtknoten und dem zweiten Blattwirtel eingeklemmt bleiben.

Die neue Art steht der *A. Caseariae* Poit zweifellos nahe, unterscheidet sich aber durch die ineinanderfließenden Placenten, und die Form der Tepalen, die zwar

nur mit einer kleinen, runden Ansatzfläche am Fruchtknoten befestigt sind, jedoch eine breite Basis haben und nicht genagelt sind. In dieser Hinsicht nähert sich die neue Art der Gattung *Pilostyles*.

Amarantaceae.

Pfaffia iresinoides O. Ktze. Rev. gen. pl. II. 543.

Surinam: am oberen Tapanahoni-flusse: G. M. Versteeg
no. 711 bl. am 31 Juli 1904.

Verbreitung: Tropisches Süd-Amerika.

Alternanthera brasiliana O. Ktze. Rev. gen. pl. II. 537.

Surinam: am unteren Suriname-flusse: Focke n. 474,
bl. im März; Hostmann und Kappler n. 602a.

Verb.: Tropisches Süd-Amerika.

Iresine polymorpha Mart. Nov. gen. et spec. bras. II
55 t. 153 et 154.

Surinam: Hostmann und Kappler n. 145 in Herb.
Mus. Palat. Vind. n. 210120.

Verbr.: Tropisches Süd-Amerika.

Celosia argentea L. Spec. pl. 296.

Surinam: am unteren Marowijne-flusse: G. M. Versteeg
n. 543 bl. und fr. am 8 Juli 1904.

Verbr.: in den Tropen.

Amarantus caudatus L. Spec. pl. 1406.

Surinam: Suriname-fluss bei Saida: J. Tresling n. 345
bl. und fr. am 20 Aug. 1908.

Kosmopolitisch.

Phytolaccaceae.

Phytolacca rivinoides Kth. et Bouché. Index. Sem.
Hort. berol (1848) 15.

Surinam: am oberen Suriname-fluss bei Botopassie: J. Tresling n. 147 bl. und fr. am 16 Juli 1908.

Einheimischer Name: *Gogomago*; die Blätter werden als Gemüse gegessen.

Verbr.: Central- und Süd-Amerika.

Alle in meiner Enumeration p. 168 als *Phytolacca decandra* L. bestimmten Arten gehören zu *P. rivinoides*.

Petiveria alliacea L. Spec. pl. (1753) 342.

Surinam: Wulsschlägel 484.

Verbr.: Tropisches und sub-tropisches Amerika.

Ranunculaceae.

Clematis dioica L. Amoen. acad. V. 398.

var. **brasiliانا** Eichl. Fl. bras. XIII. 1. 148.

Surinam: Hostmann n. 1.

Verbr.: Tropisches Amerika.

Anonaceae.

Duguetia longifolia Baill. Adansonia VIII. 327.

Surinam: Herb. forest. n. 9i. bl. und fr. am 22 Jan. 1907.

Einheimischer Name: *Peperhout* (= Pfefferholz).

Verb.: Französisch-Guyana, Peru.

Bocagea Asbecki Pulle nova sp. ¹⁾ Arbor 10—15 m. alta, ramis junioribus adpresse ferrugineo-hirsutis, vetustioribus glabris cortice fusco obtectis. Folia oblongo-lanceolata, c. 13 cm. longa, 4 cm. lata, vel minora, basi acuta, apice subabrupte longissimeque acuminata, acumine ad 2.5 cm. longo, apice obtuso vel leviter emarginato, supra

1) Die Art ist benannt nach Herrn Oberförster W. A. Baron van Asbeck in Paramaribo.

omnino glabra, lucida, subtus opaca glabra vel pilis sparsis longis albis hirsuta, utrinque dilute olivacea, nervo mediano supra subtusque prominulo subtus cinnamomeo, nervis primariis reteque venarum tenuissimis, c. 8, anastomosantibus, utrinque prominulis. Petioli breves, incrassati c. 2 mm. longi, in foliis junioribus hirsuti mox glabrati. Flores in axillis foliorum solitarii vel geminati inaperti ovoidei c. 6 mm. longi, 5 mm. lati, breviter (1—3 mm. longe) pedicellati, bracteola minuta obtusa fimbriata. Torus convexus; sepala 1.5 mm. longa, aequalia, trigona, apice rotundata, margine fimbriata; petala exteriora valde concava basi lata incrassata, apice rotundata, margine fimbriata, ceterum glabra, 7 mm. longa, 4 mm. lata; sepala interiora exterioribus omnino conformia sed minora. Stamina 9—12 glabra, sessilia, curvata, connectivo lato appendice subulata suffulto, 2.5 mm. longa, c. 0.75 mm. lata; thecis rimis brevibus extrorse dehiscentibus. Ovaria 2—4, libera, glabra, ovoidea 0.75 mm. longa, versus medium floris sulco longitudinali suffulta. Ovulum 1 basale erectum. Stylus nullus, stigma globosum, papillosum, Fructus ignotus.

Hab. Surinam, am Rande der Patrick-Savanne: W. A. van Asbeck n. 81, blühend im Juli 1907.

Emheimischer Name: *Schopsteelhout* (= Spatenstielholz). Die Beschreibung der Blüte ist angefertigt nach in Alcohol konserviertem Material.

Lauraceae.

Acrodiclidium copenamense Pulle nova spec. Arbor inflorescentia excepta glaberrima, ramis junioribus fuscis striatis, vetustioribus cortice cinereo vel dilute olivaceo obtectis. Folia ad apicem ramulorum congesta valde coriacea in sicco olivacea, oblongo-lanceolata majora 14 cm.

longa 4 cm. lata sed saepe minora, apice longe obtuseque acuminata interdum obtusa, nonnunquam apice rotundata, basi valde cuneata et in petiolo c. 1 cm. longo supra canaliculato nigro angustata, margine hyalino paulo revoluta, laxe subprominente reticulata, costa mediana supra leviter subtus valde prominente.

Inflorescentiae cymosae, brevissimae c. 3 cm. longae in axillis foliorum superiorum, in totum breviter ferrugineo-hirsutae, multoties dichotome ramosae; bracteae caducae late triangulae acutae vix 1 mm. longae; pedicellae 1—1.5 mm. longae. Flos 2 mm. longus; perianthii tubus globosus cum lobis extus hirsutus, apice constrictus, lobis tubo 2—3-plo brevioribus, obtusis, exterioribus interioribus paulo majoribus. Androeceum perianthii lobos subaequans, seriebus 2 exterioribus sterilibus foliaceis acutis, tertia eglandulosa fertili, quarta omnino abortiva. Filamenta crassa carnea glabra apice non constricta nec ab antheris aequilongis separata. Antherae introrsae, 2-locellatae. Ovarium superum, glabrum, subtus globosum, supra in stylo subtrigono angustatum, stigmate acuto punctiformi. Fructus ignotus.

Hab. Surinam am oberen Coppename-flusse: A. H. BOON n. 1201 bl. am 3 October 1901.

Diese Art steht ihrer introrsen Antheren wegen dem *A. Camara* Schomb. und *A. Pichurim major* Mez am nächsten, unterscheidet sich von beiden u.m. durch die nicht drüsigen fertilen Staubblätter.

Acrodiclidium Canella Mez Laurac. americ. 91.

Aydendron Canella Meissn. in D.C. Prodr. XV. 1. p. 90; Flora Bras. V. 2. p. 180.

Hab. Surinam: Herb. forest n. 42 (Baum 20—25 m. hoch, mit Brettwurzeln, hellbrauner Rinde); bei der Patrickssavanne: W. A. v. Asbeck n. 42a bl. im Juli 1907.

Einheimischer name: *Kaneelhart* (= Zimtholz).

Verbr.: Französisch Guyana, wo die Pflanze (nach Sagot) *Bois Canelle* genannt wird.

Droseraceae.

Drosera pusilla H.B.K. Nov. gen. V (1821) 305 t. 490 f. 1.
Diels Pflanzenreich IV 112 (1906) 85.

Surinam: auf sandigen Savannen bei Berlijn im Paragebiete: J. W. Gonggrijp, bl. am 20 Januari 1909; auf Savannen bei Zanderij I: J. W. Gonggrijp, bl. am 28 April 1909.

Herr Forst-assessor J. W. Gonggrijp, der das Vorkommen der Familie der Droseraceae in Surinam zum ersten Male feststellte, teilt mir über die Standortsverhältnisse dieser Art Folgendes mit:

„Die Pflanze wurde angetroffen auf offenen, flachen und sandigen Savannen, deren Boden nur sehr spärlich mit kleinen Graspolstern bedeckt ist und übrigens durch das vorkommen schwarzer Algen und Flechten ein dunkles Aussehen hat. Der Boden trocknet sehr bald, kann aber nach Regenschauern in einer Höhe von 5 cm. mit Wasser bedeckt sein. Die Hauptblütezeit scheint im April zu sein nachdem die ersten schweren Gussregen gefallen sind. Beim Sammeln am 28 April war der Boden feucht, die Pflanzen wurden sehr allgemein blühend angetroffen. Die Blätter sind gelblich-grün, die Tentakel rotbraun, die Blüten rosa.“

Die Art ist verbreitet im oberen Orinoco-gebiet, am oberen Rio-Negro und kommt wahrscheinlich auch im Britischen Guyana vor.

Podostemaceae. 1)

Oenone Imthurnii Göb. Pflanzenbiol. Schilder. 347. t. XXX. f. 1 und 2.

Surinam: Untere Marowijne-fluss in den Armina-wasserfallen: F. Went, bl. im October 1901.

Verbr.: Britisch-Guyana.

Oenone Treslingiana Went mss.

Suriname-fluss im Wasserfall Mussoemba: J. Tresling no. 110 bl. am 11 Juli 1908; im Wasserfall Sisabo: J. Tresling m. 113 bl. am 12 Juli 1908.

Oenone marowynensis Went mss.

Surinam: Marowijne-fluss in den Armina-wasserfallen: F. Went, bl. im October 1901.

Oenone Versteegiana Went mss.

Surinam: obere Tapanahoni-fluss: G. M. Versteeg, n. 809, bl. im August 1904.

(*Oenone longifolia* Tul., Pulle Enum. p. 193).

Apinagia Goejei Went mss.

Surinam: Marowijne-fluss beim Zusammenfluss der Tapanahoni und der Lawa: C. de Goeje, bl. Aug. 1907; Surinam-fluss bei Musseba: J. Tresling n. 81, bl. am 9 Juli 1908.

1) Die hier genannten Arten dieser Familie sind ausführlich anatomisch und morphologisch bearbeitet worden von Herrn Professor F. A. F. C. Went in einer Publikation die alsbald in den „Verhandelingen van de Koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam“ erscheinen wird. Man wird daselbst die Beschreibungen der neuen Arten und ihre Abbildungen finden können. Professor Went hatte die Güte mir sein Manuscript zur Verfügung zu stellen, aus dem ich die Namen und die Fundorte übernommen habe.

Apinagia divertens Went mss.

Surinam: obere Tapanahoni-fluss: G. M. Versteeg, n. 908, bl. im October 1904.

Apinagia perpusilla Went mss.

Surinam: Marowijne-fluss in den Armina-wasserfallen: F. Went, bl. im October 1901; obere Tapanahoni-fluss: G. M. Versteeg, n. 810 bl. im August 1904.

Tristicha hypnoides Spreng. Syst. IV. Ctr. post. 10.

Surinam: untere Marowijne-fluss in den Armina-wasserfallen: F. Went, bl. im October 1901.

Verbr.: Brasilien.

Leguminosae-Papilionatae.**Lonchocarpus negrensis** Bth. Flora Bras. XV. 1. p. 285.

Surinam; Am oberen Tapanahoni-fluss: G. M. Versteeg, n. 842, bl. am 26 Aug. 1904; Pikien Rio bei Aloesadam: J. Tresling n. 283, bl. am 4 Aug. 1908.

Verbr.: Nord-Brasilien, Venezuela.

Erythrina Corallodendron Linn. spec. pl. 992.

Surinam: am Gran Rio bei Grandam: J. Tresling, n. 340, bl. am 19 Aug. 1908.

Verbreitung: West-Indiën, Nord-Brasilien.

Andira coriacea Pulle nova spec.

Arbor magna, ramis ramulisque glabris nigris, lenticellis crebris suffultis, ramis crassioribus gemmis paucis crassis in axillis foliorum parvorum late trigonorum acutorum c. 8—11 mm. longorum, 4—5 mm. latorum donatis; folia ad apicem ramorum congesta, impari-pinnata, stipulis glabris, rigidis, persistentibus lanceolatis c. 12 mm. longis, 2,5 mm. latis; petiolus communis basi incrassatus, niger,

striatus, 10—16 mm. longus; foliola 5 opposita, petiolulis crassis 4 mm. longis, glabra, coriacea, ovato-lanceolata, apice subabrupte acuminata acuta, basi rotundata, supra brunnea sublucida, subtus opaca, nervo mediano supra impresso, subtus valde prominente, nervis secundariis utrinque c. 10 tenuissimis, valde ascendentibus arcuatim anastomosantibus; foliolum terminale maximum c. 15 cm. longum, 6.5 cm. latum, foliola paris infimi minora c. 10 cm. longa, 5 cm. lata. Inflorescentiae terminales et axillares in axillis foliorum nondum evolutorum (stipulis jam perfecte evolutis) paniculam amplam ad 20 cm. longam, 10 cm. latam formantes, axi primario glabro, axibus secundariis adpresse rufo-hirsutis spicas multifloras terminales axillaresque gerentibus; bracteis concavis margine ciliatis valde caducis; flores dense spicati fere sessiles, ebracteolati; calyx campanulatus margine ciliolatus prope apicem lorum pilis paucis rufis donatus, ceterum glaber, c. 5 mm. longus, 3—4 mm. latus, basi satis attenuatus, lobis brevibus 2 superioribus obtusis, 3 inferioribus angustioribus longioribusque c. 1 mm. longis. Petala violacea glabra, vexillum vix 2 mm. longe unguiculatum, basi late cordatum, apice emarginatum, cum ungue c. 8 mm. longum, 9 mm. latum; alae 9 mm. longae 3 mm. latae apice rotundatae, 2.5 mm. longe unguiculatae; petala carinalia libera, cucullata alis subconformia sed minora c. 6 mm. longa; stamina diadelpa vexillare liberum c. 5 mm. longum, cetera connata c. 7 mm. longa, anthera minuta cordata, filamentum prope basin affixo. Ovarium glabrum totum c. 7 mm. longum, stipite c. 3 mm. longo, stylo curvato c. 2 mm. longo stigmatem vix distincte capitato, uniovulatum. Fructus ovoideus c. 7 cm. longus, 4.5—5 cm. crassus, fere lignosus indehiscens glaber. Semen unicum (in specimine nostro nondum maturum) c. 2.5 cm. longum.

Hab. Surinam: Herb. forest. n. 61 blühend am. 15 Mai 1907, fruchttragend am 27 Jan. 1906.

Einheimischer Name: „*Roode Kabbes*“.

Die Art weicht u. m. durch ihre grossen, lederigen Blätter von allen bisher beschriebenen Arten der Gattung ab. Die Beschreibung der Blüte ist angefertigt worden nach in Alkohol conserviertem Material.

Leguminosae-Caesalpinoideae.

Cynometra Schomburgkiana Klotzsch (nomen) in Schoimb. Flor. et Faun. Guyana 1035.

Surinam: Am oberen Pikien Rio bei Datra Soela: J. Tresling n. 300 bl. am 6 Aug. 1908.

Verbr.: Britisch-Guyana. (n. 1533 Rich. Schomburgk Ufer des Fl. Barama, Oct. 1843, womit das surinamische Exemplar sehr gut übereinstimmt; nur die Blätter sind ein Wenig kleiner).

Crudia spicata Bth. Flora Bras. XV. 2 p. 238 (non Griseb).

Apalatoa spicata Aubl. Plant. Guyan. t. 147.

Surinam: am unteren Pikien Rio bei Dekweh: J. Tresling n. 212 bl. am 23 Juli 1908.

Verbr.: Französisch- und Britisch-Guyana.

Bauhinia Eilertsi Pulle nova spec. 1)

Rami juniores angulati, superne ferrugineo hirsuti demum glabrati. Stipulae trigonae, acutae, hirsutae, persistentes, c. 4 mm. longae, 2,5 mm. latae. Petioli 5,5—6 mm. longi ut caulis ferrugineo-hirsuti apice incrassati densius tomentosi. Folia magna, 19—21 cm. longa 15—16 cm. lata, apice usque ad $\frac{1}{3}$ longitudinis anguste obtu-

1) Die Art ist benannt nach Herrn J. Eilerts de Haan, Führer der Surinam-expedition 1908.

siuscule incisa, lobis rotundatis valde approximatis, basi profundissime angusteque cordata, supra glabra, subtus praecipue ad nervos molliter hirsuta, 13-nervia, nervis supra impressis, subtus valde prominentibus, distincte reticulatis, nervo mediano 7—9 cm. longo, ultra marginem c. 3 mm. longe producto, nervulis nervos primarios connectentibus subparallelis. Inflorescentia terminalis brevissima biflora, pedunculo communi fere obsoleto. Flores pedicellati, pedicello c. 1 cm. longo, basi bractea bracteolisque 2 approximatis subconformibus acutis c. 5 mm. longis suffulto. Alabastra ignota. Calyx anguste campanulatus basi angustatus, tubo c. 2 cm. longo, 5-lobatus lobis linearibus 9—10 cm. longis, c. 4 mm. latis, extus hirsutis per anthesin revolutis adhaerentibus. Petala majuscula, linearia subspathulata, glabra 10—12 cm. longa prope apicem 6—8 mm. lata, obtusa, nervo mediano crasso rubro, ceterum alba. Filamenta 10, basi c. 1 cm. longe connata, glabra, omnia antherifera, 5 majora multo crassiora c. 9.5 cm. longa, 5 minora tenuiora 5—7 cm. longa, anthera in sicco convoluta, c. 1 cm. longa. Ovarium c. 1.5 cm. longum ferrugineo-tomentosum, applanatum c. 15-ovulatum, stipite 3 cm. longo suffultum; stylus 6 cm. longus, superne glabratus, stigmate bilobo, incrassato 5 mm. longo, 4 mm. lato. Legumen ignotum.

Hab. Surinam; am Suriname-fluss bei Dotti; J. Tresling n. 86. bl. am 9 Juli 1908.

Die Art gehört zur Sektion *Pauletia*.

Die Beschreibung der Blüte ist angefertigt worden nach in Alkohol konserviertem Material.

Swartzia tomentosa D.C. (Cf. Pulle, Enumeration p. 220).

Surinam: Herb. forest n. 24a, blühend im November und Dezember, fruchttragend im März. Grosser Baum;

das Holz wird als Möbelholz benutzt. Einheimischer Name: „*Gandoe*“ oder „*IJzerhart*“.

Die Hülse dieser Art ist soweit mir bekannt, noch nicht beschrieben worden. Sie ist dicklederartig einsamig, und dann c. 7 cm. lang oder 2-samig und dann c. 11 cm. lang, mit einem c. 2 cm. langen Stiele versehen, der am Ende die Kelchblätter trägt. An der Basis ist sie stark verschmälert am Gipfel plötzlich zugespitzt, im Ganzen etwa 3.5 cm. breit; aussen rotbraun behaart und in der Länge mit starken, mehr oder weniger netzartig verbundenen Rippen versehen. Die Samen sind nierenförmig, glänzend braun, etwa 3 cm. lang und 1.5 cm. breit, mit einem langen dünnen gekrümmten Stiel angeheftet und an der einen Seite von einem fleischigen, kerbig eingeschnittenen Arillus versehen. Ein Nährgewebe ist nicht vorhanden.

Meliaceae.

Guarea Gomma Pulle nova spec.

Arbor c. 20 m. alta, ramis crassis cortice cinnamomeo obtectis; folia 5—9-juga, petiolo crasso prope basin antice canaliculato c. 20—35 cm. longo, minute fulvo-tomentello vel glabrato; foliola plerumque opposita c. 5 mm. longe petiolulata, utrinque glabra in sicco brunnea, oblongo lanceolata vel lanceolata, 15 cm. longa, 5.5 cm. lata vel 20 cm. longa, 4 cm. lata, saepius majora, basi rotundata vel vix cuneata, apice obtuse acuminata, nervis in pagina superiori impressis, in pagina inferiori valde prominentibus, secundariis utrinque c. 15. Flores in paniculas axillares elongatas dispositi, paniculae ad 25 cm. longae, 3 cm. latae, pedunculo communi robusto, minute adpresseque fulvo-tomentoso, ramis secundariis abbreviatis in axillis bractearum minutarum c. 1 mm. longarum, apice acutarum plerumque 3-floris. Bractee florales acute trigonae, minimae. Pedicellus c. 2 mm. longus, bracteolis 2 minimis

vel fere obsoletis instructus. Calyx gamosepalus per anthesin irregulariter incisus saepius 2-lobatus, lobis apice breviter incisus, extus minute ferrugineo-hirsutis. Petala 5, extus dense albido-tomentosa, per anthesin revoluta, apice acuta c. 11 mm. longa, 3—3.5 mm. lata. Tubus stamineus c. 9 mm. longus, apice c. 4 mm. latus, extus glaber vel pilis sparsis hirsutus; stamina 10, c. 1 mm. infra os ad tubum affixa, antherae 1 mm. longae. Ovarium fere globosum hirsutum, c. 2.5 mm. diam., discum c. aequilongum apice annulum prominentem formantem insidens; loculis 5. Stylus c. 4 mm. longus stigmatate applanato c. 1.5 mm. lato coronatus. Fructus (nondum perfecte maturus) lignosus c. 2.5 cm. longus, 2 cm. latus, apice rotundata apiculatus, basi abrupte in stipitem annulatum 5 mm. longum angustatus, extus fulvo-tomentosus indistincte sulcatus. Semina 5 laevia, c. 13 mm. longa, 6 mm. lata.

Hab. Surinam: Herb. forest. n. 70 blühend am 24 April 1906, fruchtragend am 25 Mai 1907.

Grosser Baum, mit breiter Krone und stark rissiger Rinde. Einheimischer Name: „*Gomma*“.

Das Holz wird nicht benutzt.

Die Art steht in der Nähe der *Guarea Sprucei* C.D.C. und *Guarea longifoliola* C.D.C.

Die Beschreibung der Blüten und Frucht is angefertigt worden nach in Alkohol konserviertem Material.

***Trichilia cuneifolia* Pulle** nova spec.

Arbor ramis junioribus minute fusco-tomentellis, striatis; folia impari-pinnata, petiolo commune c. 12—17 cm. longo in foliis junioribus cinnamomeo dense minuteque tomentoso, in foliis vetustioribus rugulosa glabra. Foliola alterna vel rarius opposita, 4-juga, glabra, ovato-oblonga vel ovato-lanceolata, 4—6 mm. longe petiolulata, superiora 16—17 cm. longa, 7—8 cm. lata, inferiora gradatim mi-

nora. Foliolum terminale basi valde cuneatum, foliolorum ceterorum basis acuta; omnia apice abrupte acuteque acuminata, nervis supra valde impressis, subtus distincte prominentibus, nervis lateralibus utrinque c. 13—14, rete venarum vix conspicuo. Foliola infima 2 multo minora fere orbiculata c. 1.5 cm. longa basi inaequaliter cordata apice rotundata.

Inflorescentiae axillares laxè paniculatae, totae minute cinnamomeo-tomentosae, c. 15 cm. longae, ramis secundariis basalibus distantibus valde ramosis elongatis, c. 5 cm. longis, apicalibus approximatis multo minoribus, minus ramosis, bracteis bracteolisque subnullis. Flores c. 2 mm. longe pedicellati, calyce patelliforme margine integerrima, c. 2 mm. lato extus dense breviter tomentoso. Petala 4 extus intusque tomentosa, versus apicem sensim angustata acuta, c. 4 mm. longa, basi c. 2.5 mm. lata. Tubus stamineus petalis fere aequilongus, basi dilatata, apice valde angustata, extus tomentosus, intus pilis longis albis hirsutus, margine denticulata; antherae 8 inter dentes ad apicem filamentorum brevissimorum c. 0.75 mm. longae. Ovarium depresso-globosum, sessile (disco nullo), c. 1 mm. longum, 1.5 mm. latum, dense adpresseque hirsutum, 4-loculare, ovulis 2 in loculo collateralibus. Stylus glabratus c. 1.25 mm. longus, apice stigmatate rotundato non dilatato instructus. Fructus ignotus.

Hab. Surinam: Herb. forest. n. 78 blühend am 15 Dez. 1906.

Einheimischer Name: *Basra Bruinhart*. Die Art ist mit *Trichilia Pöppigii* C.D.C. und *T. subsessilifolia* C.D.C. am nächsten verwandt, unterscheidet sich von letzterem u. m. durch den nicht geteilten Kelch, von ersterem u. m. durch die 4-paarigen Blätter und den abgerundeten, nicht 3-zähni-

gen Stempel. Die Beschreibung ist angefertigt worden nach in Alkohol konserviertem Material.

Trigoniaceae.

Trigonia hypoleuca Griseb. *Linnaea* XXII, p. 30.

Alle Specimina aus Surinam, sind in meiner „Enumeration of the vascular plants from Surinam“ auf S. 249 irrtümlich als *Trigonia villosa Aubl.* bestimmt worden.

Vochysiaceae.

Vochysia obscura Warm. *Fl. Bras.* XIII, 2 p. 73 t. 13.

Surinam: In der Patricksavanne: W. A. van Asbeck n. 82 blühend am 25 Juli 1907.

Einheimischer Name: „*Kwarrie*“. Baum 20—25 m. hoch mit glatter hellbrauner Rinde. Das Holz wird nicht benutzt.

Verbr.: Nord-Brasilien.

Euphorbiaceae.

Jatropha urens L.

var. **genuina Müll. arg.** in *D.C. Prodr.* XV. 2. p. 1100.

Surinam: am oberen Gran Rio: J. Tresling n. 483. blühend im September 1908.

Verbr.: Nord-Brasilien, Guyana.

Tiliaceae.

Apeiba glabra Aubl. *Plant. Guyan.* I. 543 t. 215.

Surinam, am Pikien Rio bei Dekweh: J. Tresling n. 210 bl. am 23 Juli 1908.

Verbr.: Französisch-Guyana.

Lühea rugosa Pulle nova spec.

Arbor ramis vetustioribus crassiusculis glabris, junioribus pilis rufis dense molliterque hirsutis, folia petiolo brevi ferrugineo-tomentoso, lamina oblonga basi rotundata, apice rotundata vel emarginata margine integra, supra

glabrata vel pilis stellatis dispersis suffulta, subtus rugosa, ferrugineo-tomentosa trinervia, nervis supra leviter impressis, subtus valde prominentibus.

Inflorescentia paniculata axillaris et terminalis in dichasia triflora desinens, bracteis oblongis satis diu persistentibus, pedunculis ferrugineo-hirsutis; flores brevissime pedicellati, bibracteolati, involucro parvo, foliis involucri in tubo extus hirsuto, intus villosus 8—9-dentato coalitis; sepala crassa ad basin coalita, extus indumento brevi suffulta, intus glabra; petala oblongo-lanceolata obtusa sepalis aequilonga et conformia, libera; stamina numerosa stricte monadelpha, parte inferiore in tubo crasso extus hirsuto coalita, parte superiore libera; staminodia filiformia quam stamina breviora; thecae ad basin connatae, versus apicem liberae, acuminatae; pistillum stamina multo superans, ovario hirsuto, ovoideo, 5-loculare, ovulis in loculo 4 collateralibus; stylo crasso, in parte inferiori hirsuto versus apicem glabrato; stigmatibus dilatato parvo. Fructus ignotus.

Baum mit starken krummen Zweigen, die jüngeren mit brauner, die älteren mit grauer Rinde bedeckt; die Borke der letzteren ist stark rissig. Die Blattstiele sind 1 cm. lang, die Blätter deren Nervatur unterseits sehr stark hervortritt sind 13 bis 17 cm. lang, 6.5 bis 8 cm. breit, unterseits rostbraun behaart. Die Inflorescenzen sitzen achselständig oder entständig an entblätterten Seitenzweigen, ihre Hauptachse ist im unteren Teile meist noch einmal verzweigt, trägt aber in ihrem oberen Teile die kurzgestielten 3-blütigen Dichasien. Die Hauptachse der Inflorescenz ist höchstens 11 cm. lang, die Stiele der Dichasien 5 mm. während der Blütenstiel nur 1—2 mm. lang ist. Der ganze Blütenstand ist dicht rostbraun behaart. Die bleibenden Bracteen sind 3 mm. lang und 2 mm. breit, die Bracteolen höchstens 1 mm. lang. Das verwach-

senblättrige Involucrum ist 9 mm. lang, die Zähne meistens 9 an der Zahl höchstens 1.5 mm. Der Kelch ist 13 mm. lang, die Sepalen 5 mm. breit, die rosaroten Petalen sind ein wenig breiter als die Kelchblätter aber gleich lang. Der freie Teil der Staubblätter ist 5 mm. lang, die Staminalehre nur 2 mm.; die Staminodien sind dünne, gekrauste Faden. Das Ovarium ist 1.5 mm. lang, der Griffel 4 mm. lang, in jedem Fache des Ovariums sitzen 4 Samenanlagen neben einander.

Surinam: Herb. forest n. 88 blühend am 6 März 1908.

Einheimischer (Indianischer) Name: „*Koesewiran*“.

Die Art unterscheidet sich von allen bisher beschriebenen Lúhea-arten durch das kleine und verwachsenblättrige Involucrum.

Die Beschreibung der Blüten ist angefertigt worden nach in Alkohol konserviertem Material.

Malvaceae.

Wissadula spicata Prsl. Reliq. Hänk. II. 117

Surinam: Am oberen Tapanahoni-flusse beim Teeboe-berge: G. M. Versteeg n. 790 bl. und fr. am 10 August 1904.

Verbreitung: Amazonas-Gebiet, Britisch-Guyana, Ecuador, Nicaragua, Cuba.

Sterculiaceae.

Büttneria scabra Löfl. Ryser ed. Germ. 402 n. 313, var. *α. typica* K. Schum. Flora Bras. XII. 3. p. 87.

Surinam: am Coeroepinakreek: Wüllschlägel n. 461.

Verbr.: Guyana, Amazonas-gebiet, Venezuela, Peru.

Theobroma speciosum Spreng. Syst. veget. III. 332.

Surinam: am oberen Marowijne-fluss in der Nähe des Placer R. Awa de la Compagnie des Mines d'Or de la Guyane Hollandaise: J. Despaux, bl. im Juli 1908.

Verbr.: Amazonas-gebiet, Französisch-Guyana.

Es liegen mir von dieser Art getrocknete beblätterte Zweige und in Alkohol konservierte Blüten, Blütenstände und Früchte vor. Nach Angabe des Herrn J. Despaux ist der Baum c. 12 m. hoch. Die Blüten sind dunkelrot, c. 3 cm. im Durchmesser; die Frucht ist c. 11 cm. lang und 7.5 cm. breit. Die Blätter sind sehr polymorph. Ihre Länge variiert zwischen 22 und 33 cm., ihre Breite zwischen 10 und 17 cm. An der Basis sind sie meistens stumpf, es kommen aber auch Blätter mit mehr oder weniger zugespitzter Basis vor. Der Blattstiel ist wie bei den Varietäten 1 bis 1.5 cm. lang.

Quiinaceae.

Quiina silvatica Pulle nova spec.

Rami teretes graciles verruculosi vetustiores glabri cortice cinereo obtecti, juniores ferrugineo-tomentosi nodis incrassatis. Folia quaternatim verticillata petiolo 2—4 cm. longo suffulta, petiolus striatus basi bulloso-incrassatus. Lamina coriacea utrinque vix lucida, supra grisea, subtus brunnea lanceolato-elliptica, basi valde cuneata apice longe acuteque subabrupte acuminata, sed acumine saepe obsoleto, ad. 27 cm. longa, 11 cm. lata, utrinque glabra, margine revoluta integra vel indistincte undulata, nervis lateralibus 19—22 patentibus, versus marginem curvatis subtus cum costa valde prominentibus supra leviter immersis, nervulis inconspicuis; stipulae acutae, c. 4 mm. longae, 1 mm. latae. Inflorescentia in axillis foliorum ad. 15 cm. longa pedunculo communi cum pedicellis dense ferrugineo-hirsuto, ramis primariis saepissime quaternatim verticillatis, iis verticilli inferioris elongatis pedunculo communi similibus, ceteris abbreviatis spurie dichotomis 5 mm. longis, ramis ultimis flores solitarios gerentibus. Bractea late triangulae acutae c. 2 mm. longae,

1.5 mm. latae. Flores unisexuales pedicellati, pedicello 4 mm. longo ad basin bracteolis 2 minimis suffultis. Sepala 4, 2 exteriora fere orbicularia valde concava intus glabra, extus ferrugineo-hirsuta, coriacea c. 3 mm. longa, margine squamis minutis rotundatis fimbriatis donata; sepala 2 interiora glabra, patentia exterioribus aequilata sed duplo longiora minus concava, apice obtusa. Petala 4 vel 5, patentia sepalis majoribus similia. Stamina ad 30, filamentis glabris in floribus perfecte evolutis ad 6 mm. longis, anthera minuta connectivo dilatato, thecis rotundatis. Flores feminei et fructus ignoti.

Surinam: Herb. forest n. 2 B, blühend am 28 Nov. 1906.

Die Art ist am nächsten verwandt mit *Quiina macrostachya Tul.* unterscheidet sich u. m. durch den viel längeren unten blasenartig angeschwollenen Blattstiel, die länger zugespitzte Spreite, das Vorkommen von 5 Petalen, die viel kleineren Nebenblätter etc.

Wenn 4 Petalen vorkommen, stehen sie den Kelchblättern gegenüber, meistens findet man jedoch 5 Petalen, in diesem Falle sieht es aus alsob eins der 4 verdoppelt ist; es sind dann 2 Kronenblätter schmäler als die 3 übrigen und diese 2 stehen züsammen einem der inneren Kelchblätter gegenüber.

Die Beschreibung der Blüten ist angefertigt worden nach in Alkohol conserviertem Material.

Guttiferae.

Marila saramaccana Pulle nova spec.

Arbor c. 6 m. alta, ramis junioribus striatis complanatis brunneis indumento brevissimo furfuraceo vestitis, vetustioribus teretibus glabris cortice cinereo obtectis. Folia opposita, petiolo c. 13 mm. longo, nigro, lamina oblongo-

lanceolata, apice acute cuspidato-acuminata, basi cuneata, c. 22 cm. longa, 8 cm. lata in sicco supra brunnea subtus cinnamomea, glabra, punctulis vel striis brevissimis nigris suffulta, nervis supra vix impressis subtus valde prominentibus, nervo mediano et nervis primariis subtus minute furfuraceo-puberulis, nervis primariis utrinque 16 cum nervo mediano angulum 60° — 70° formantibus, nervo marginali undulatum cinctis, venis subtus distinctis parallelis. Flores in racemos simplices axillares elongatos fere glabros, racemis c. 20 cm. longis, c. 25-floris, bracteis minimis, acutis, trigonis vix $\frac{1}{3}$ mm. longis, pedicellis 5 mm. longis, ebracteolatis. Sepala 5, aestivatione imbricata, 2 exteriora coriacea extus brevissime puberula, 2 interiora membranacea glabra, sepalum quintum dimidia parte exteriori coriacea puberula, parte interiori membranacea glabra, omnia oblonga obtusa 8 mm. longa, 5 mm. lata. Petala 5 membranacea, glabra, margine irregulariter crenulata, lanceolata, apice dilatata 8 mm. longa basi vix 1.5 mm. lata, prope apicem 3 mm. lata. Stamina numerosissima multiseriata filamentis seriei interioris c. 4 mm. longis, basi connatis, iis serierum exteriorum liberis gradatim brevioribus, adpresse pilosis. Antherae vix 1 mm. longae, thecis inaequalibus introrsis, connectivo dilatato apice appendice lineari clavata anthera saepe aequilonga donato. Gynaeceum 7 mm. longum, ovario 4 mm. longo 1.5 mm. lato, glabro, 3-loculare, ovulis numerosis in placentam bifidam prominentem sessilibus pluriseriatim deorsum imbricatis. Stylus crassus 2 mm. longus stigmatibus obtuse-conico 1 mm. longo coronato. Fructus ignotus.

Surinam: am oberen Saramacca-fluss im Uferwalde: A. Pulle n. 228 blühend am 16 März 1903.

Da die Frucht unbekannt ist, war es nicht leicht diese Art bei einer der Gattungen der Guttiferae unterzubringen.

Dass sie in der Gruppe der *Kielmeyeroideae* gehört wird nach der Beschreibung wohl nicht zweifelhaft sein. Zu den *Caraïpeae* kann sie der vielsamigen Fächer des Fruchtknotens wegen nicht gehören; es bleiben also nur die Gattungen *Kielmeyera*, *Marila* und *Mahurea* übrig. Von diesen ist *Kielmeyera* auszuschliessen, da bei dieser Gattung die Samenanlagen zweireihig sind. *Mahurea* hat abwechselnde mit Nebenblättern versehene Blätter, grosse Brakteolen und Brakteen, terminale Blütenstände und eine napfförmige Drüse am Connectiv, Merkmale die bei unserer Art nicht vorkommen. Von den bis jetzt beschriebenen Arten der Gattung *Marila* weicht sie aber ab durch ihren 3-fächerigen Fruchtknoten und die geteilte Placenta, sie stimmt aber habituell mit *Marila racemosa* Sw. ausgezeichnet überein. Von letzterer Art stand mir ein von Dr. J. Boldingh in Juli 1906 auf der Insel Saba gesammeltes Exemplar zur Verfügung. Als ich Querschnitte durch den Fruchtknoten dieses Exemplares untersuchte, stellte sich die überraschende Tatsache heraus, dass auch hier die Placenten gespalten sind. Da Swartz in seiner Originaldiagnose die Placenten nicht erwähnt, schickte ich das Saba'sche Specimen nach dem Britischen Museum in London, wo sich der Typus der Art befindet. Messrs. J. Britten und A. B. Rendle waren so freundlich mir eine Blüte und ein Präparat mit Querschnitten des Fruchtknotens zuzuschicken. Daraus geht hervor das im Swartzschen Original die Placenta wirklich ungeteilt ist, dass aber das Saba'sche specimen wie Dr. Rendle mir mitteilte in allen anderen Merkmalen mit dem Typus übereinstimmt. Da mir keine genügende Zahl Specimina der *Marila racemosa* zur Verfügung steht, kann ich nicht feststellen ob diese abweichende Bau der Placenta öfters bei dieser Art auftritt, ich bleibe daher die Pflanze von Saba *Marila racemosa* Sw. nennen und kann die neue Art auch zur Gattung rechnen.

Nur kann in der Gattungsdiagnose *Marila* nicht mehr ihrer einheitlichen Placenta wegen den Gattungen *Kielmeyera* und *Mahurea* gegenübergestellt werden.

Wie schon gesagt, ist die neue Art der *Marila racemosa* Sw. sehr ähnlich, unterscheidet sich jedoch durch die viel breiteren Blätter, durch den 3-fächerigen Fruchtknoten, das viel längere Anhängsel der Antheren und die schwarzen Punkte auf der Blattunterseite, während bei *M. racemosa* schwarze Striche vorkommen.

Melastomataceae.

Ernestia rubra Pulle nova spec.

Herba erecta ad 50 cm. alta, caule ramoso rubro-fusco, pilis densis glanduligeris viscoso, tereti usculo; ramis erectis elongatis ad basin defoliatis, versus apicem folia gerentibus. Folia parva, breviter petiolata, petiolo 5—7 mm. longo, lamina 1.5—2 cm. longa, 7—9 mm. lata, apice acuta basi vix attenuata, utrinque dense glanduloso-hirsuta margine minute serrulata, 3—5-nervia. Inflorescentia terminalis et axillaris in axillis duorum parum foliorum superiorum, valde dichotome cymosa, flores ad ultimos ramulos spicas secundas more Appendiculariae formantes, tota c. 8 cm. longa 6 cm. lata; pedunculi tetragoni glanduloso-pilosi; internodii ramorum ultimorum c. 5 mm. longi, bracteae minimae acutae triangulae c. 0.75 mm. longae, 0.5 mm. latae. Flores brevissime pedicellati, pedicello vix 0.5 mm. longo. Flos 4-merus, calycis tubus elongato-campanulatus basi acutus, nervis 8 distincte costatus, pilis glanduligeris hirsutus, 3.5 mm. longus, 2 mm. latus, segmenta triangula acuta 1 mm. longa ac lata. Petala ovata, apice rotundata c. 7 mm. longa 4 mm. lata, violacea. Stamina 8 alternatim inaequalia, filamentis glabris. Staminum majorum antherae subulatae c. 4 mm. longae apice 1-porosae, connectivo infra loculos graciliter c.

0.75 mm. longe producto, ad insertionem filamenti antice in setas duas simplices basi valde dilatatas mutato, postice obtuse calcarato, calcare uno pilo glanduligero suffulto. Antherae setaeque erectae, connectivo arcuato. Filamenta c. 4 mm. longa. Stamina minorum filamenta iis staminum majorum fere aequilonga sed antheris brevioribus, connectivo minus producto, setis brevioribus, calcare minore non piloso. Ovarium glabrum, c. 2.25 mm. longum vix 1 mm. latum 4-loculare. Stylus c. 8 mm. longus arcuatus stigmatem punctiformi. Calyx fructifer c. 7 mm. longus apice 2.5 mm. latus, maturitate intense ruber hirsutus, valde 8-costatus, segmentis erectis. Capsula elongata, tota in tubo calycis inclusa, apice valvis 4 dehiscens. Semina numerosa cochleata rubro-fusca, dense tuberculata.

Surinam, am Ufer des oberen Tapanahoni-flusses: G. M. Versteeg n. 733, bl. und fr. am 3 August 1904; auf dem Gipfel des Teeboeberges am oberen Tapanahoni-flusse: G. M. Versteeg n. 770 bl. und fr. am 9 August 1904.

Diese Art stellt gewissermaassen einen Übergang dar zwischen den Gattungen *Ernestia* und *Appendicularia*.

Die grösste Übereinstimmung mit *Appendicularia* findet sich im Blütenstand, dessen einseitwendige ährenförmige, sich unten zu dichotomen Cymen vereinigende Abschnitte die neue Art mit *Appendicularia* gemein hat. Auch befinden sich, wie bei *Appendicularia* an den äussersten Zweigenden immer zwei gegenüberstehende Brakteen, deren jedoch nur eine die Blüte trägt. Mit *Appendicularia* stimmt auch der Kelch überein, dessen Segmente zwar nicht abgerundet, aber doch erheblich kürzer sind wie die Kelchröhre, und der ganz kahle Fruchtknoten. Von *Appendicularia* abweichend und mehr mit *Ernestia* übereinstimmend sind die 4 Fächer des Fruchtknotens und der stumpfe

Sporn hinten am Connectiv, welcher bei *Appendicularia* fehlt.

Die Art ist ausgezeichnet durch die stark klebrige Behaarung an Stengel, Blütenstielen und Kelch; diese fehlt in den inneren Blütenteilen, tritt jedoch am Sporne der grösseren Staubblätter in der Form eines einzigen Drüsenhaares auf.

Nach Versteeg's Notizen sind die Petalen und die Filamenten lila, und sind die Stengel und die Fruchtkelche intensiv rot gefärbt, was auch an der getrockneten Pflanze noch deutlich hervortritt.

Mouriria anomala. Pulle nova spec. ined. 1)

Surinam: Herb. forest n. 31, blühend und fruchttragend am 31 Oct. 1905.

Einheimischer Name: *Spijkerhout* (= Nagelholz). Das Holz wird als Bauholz benutzt. Die Frucht wird gegessen.

Mouriria Plasschaerti Pulle nova spec. 2)

Arbor satis parva, ramis vetustioribus teretibus plus minusve nodosis, cortice cinereo obtectis, junioribus angulatis levibus atrofuscis basi prophyllis 2 parvis oppositis triangulis c. 3 mm. longis donatis. Folia subcoriacea glabra oblonga c. 10 cm. longa, 4 cm. lata apice breviter acuteque acuminata, basi rotundata in petiolo brevissimo c. 3 mm. longo abrupte angustata, uninervia et distincte penninervulosa, nervo mediano robusto supra non vel vix impresso, subtus valde prominente, nervis lateralibus satis distantibus utrinque leviter prominentibus. Inflorescentiae in axillas foliorum vel ad ramos vetustiores post delapsus foliorum; pedunculi fasciculati, brevissimi, vix

1) Cf. A. Pulle, *Mouriria anomala*, eine neue und morphologisch interessante Form der Melastomataceae aus Surinam in *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Suppl. III p. 123.*

2) Die Art ist benannt nach Herrn Oberförster E. K. Plasschaert in Parimaribo.

1 mm. longi, 1-flori vel dichasiale ramosi 3-flori; bracteae bracteolaeque trigonae, acutae c. 1 mm. longae, pedicelli graciles 3 mm. longi, bracteolis c. 3 mm. a basi floris remotis. Flos 5-merus calyce glabro luteo in sicco atrofusco, tubo elongato campanulato basi satis attenuato et acuto, c. 5 mm. longo, lobis latis brevissimis rotundatis. Petala dilute rosea c. 4 mm. longa, 5 mm. lata ungui elongato ad faucem calycis tubi affixa; lamina petali triangula vel sagittata plus minusve conduplicata, apice acuta integrae, basi valde crispata et irregulariter remoteque dentata. Stamina 10 filamentis 6—7 mm. longis, antheris suberectis vix curvatis elongatis c. 3 mm. longis, connectivo inter thecas incrassato sed non gibboso, medio glandula ovata donato; thecis suberectis apice rimis 2 brevissimis dehiscentibus. Ovarium biloculare, ovulis c. 8 in loculo; stylus crassus c. 15 mm. longus leviter arcuatus, apice attenuatus, stigmatibus punctiformi. Bacca ignota.

Surinam: Herb. forest n. 31a, bl. am 22 Sept. 1905; am oberen Pikien Rio bei Aloesadam: J. Tresling n. 282 bl. am 4 August 1908.

Einheimischer Name: *Spijkerhout* (= Nagelholz). Das Holz wird als Bauholz benutzt.

Diese Art gehört ihres langen Kelchtubus und ihrer fast geraden Antheren und Thecae wegen in der nächsten Verwandtschaft der *Mouriria princeps* Naud. und *Mouriria grandiflora* D.C. Wie bei diesen Arten ist das Connectiv nicht oder kaum ausserhalb der Thecae verlängert. Sie unterscheidet sich jedoch von den beiden genannten Arten durch die kleineren Blüten, den zweifächerigen Fruchtknoten und die auffallend kleinen Kelchabschnitte.

Die Beschreibung der Blüten ist angefertigt worden nach in Alkohol conserviertem Material.

Sapotaceae.

Sideroxylon guyanense A.D.C. in D.C. Prodr. VIII. 182.
Surinam: Herb. forest. n. 32 bl. am 29 Sept. 1905
und am 18 Juli 1907, fr. am 5 Febr. 1906.

Einheimischer Name: *Riemhout* (= Ruderholz), oder
Lo-hoedoe. Das Holz wird auf Rudern verarbeitet.

Verbr.: Französisch-Guyana.

Pouteria guyanensis Aubl. Pl. Guyan. 85, t. 33 excl. fruct.
Surinam: Herb. forest. n. 27 bl. am 15 Nov. 1907, fr.
am 31 Jan. 1906.

Einheimischer Name: „*Jan Snijder*“.

Hoher (20—25 m.) Baum, mit geradem Stamme, mit
Brettwurzeln und grauer bis brauner Rinde.

Das Holz wird als Bauholz benutzt.

Gentianaceae.

Neurotheca loeselioides Bth. et Hook.

Octopleura loeselioides Spruce mss. ex. Progel Fl. Bras.
VI. 1. p. 212.

Surinam: Savanna bei Berlijn: Wullschlägel.

Verbr.: Guyana, Brasilien, trop. Afrika.

Apocynaceae.

Ambelania acida Aubl. Plant. Guyan. I. 265, t. 104.

Surinam: Marowijne-fluss bei Poeloegoedoe: G. M. Ver-
steeg n. 626 fr. im August. 1904; in Savannen-wäldern:
Herb. forest. n. 10, bl. am 8 Nov. 1906, fr. am 31 Mai 1907.

Einheimischer Name: „*Mampa*“.

Ziemlich grosser Baum. Der Milchsaft wird oft der
Balata beigemischt; die Frucht wird von den Buschnegern
gegessen.

Verb.: Französisch-Guyana.

Couma guyanensis Aubl. Plant. Guyan. Supp. 39, t. 392.
Surinam: Herb. forest. n. 55, fr. am 19 Dec. 1905,
blühend am 20 Juni 1907.

Einheimischer Name: „*Pera*”.

Grosser Baum; das Holz wird nicht benutzt.

Plumiera bracteata A.D.C. Prodr. VIII 394.

Surinam: in Savannenwäldern in der Patricksavanne:
W. A. van Asbeck n. 79 bl. am 25 Juli 1907.

10—15 m. hoher Baum mit weissen, wohlriechenden
Blüten.

Verbr.: Bahia.

Ich habe zwar kein Exemplar dieser Art gesehen, den-
noch stehe ich nicht an dieses Exemplar zu *P. bracteata*
zu bringen, da es ausgezeichnet übereinstimmt mit der
Beschreibung und Abbildung in Flora Bras. VI. 1 p. 36 t. 9 f. 2.

Dipladenia surinamensis Pulle nova spec.

Frutex scandens; rami paulo angulati, ad nodos hirsuti,
ceterum glabri, cortice cinnamomeo-rubro tecti, vetustiores
defoliati, juniores folia gerentes, ad nodos inter folia appen-
dicibus brevibus c. 0.2 cm. longis (an stipulis?) donati.
Folia opposita petiolata, petiolis 0.8—2 cm. longis, ovata,
c. 4—7 cm. longa, 2—3.5 cm. lata, latitudine maxima
supra medium, apice obtuse acuminata vel rotundata, basi
truncata vel vix cordata, omnino glabra, penninervia, nervis
utrinque c. 11 nervo marginali connatis, supra subtusque
vix prominulis. Inflorescentiae breves c. 2—4 cm. longae,
racemosae, 3- 5-florae caules laterales breves foliatos termi-
nantes. Flores mediocri in axillis bractearum minutissima-
rum, acutarum pedicellati; pedicelli c. 9—12 mm. longi; calyx
profunde 5-partitus, lacinae lanceolatae acutae 5 mm.
longae, 1 mm. latae, glabrae, intus ad basin squamis
numerosis donatae. Corolla extus glabra, alba vel dilute-

rosea, intus ad faucem dilute flava; pars inferior tubi 21—23 mm. longa, 2 mm. lata, intus in parte superiori dense lanata, ceterum glabra; pars superior tubi campanulato-dilatata, c. 13—15 mm. longa; lobi dextrorsum convoluto-imbricati, valde inaequilateri, uno latere truncati, altero latere semicirculares c. 25 mm. longi, 17 mm. lati. Stamina inclusa ad basin partis dilatatae tubi inserta, filamenta brevissima c. 1 mm. longa intus lanata, anthera longe acuteque acuminata 6.5 mm. longa, basi biloba, lobis obtusis convergentibus, parte dimidia superiore pollinifera. Ovaria glabra 1 mm. longa, 0.75 mm. lata, parte libera styli 0.1 mm. longa, stylus totus c. 12 mm. longus; stigma conicum, 5-sulcatum, acutum, subtus pilosum. Lobi disci 0.5 mm. longi ac lati, apice truncati. Fructus (completus non suppetit) glaber c. 14 cm. longus, folliculus apertus expansus c. 1 cm. latus. Semina ignota.

Surinam: Auf dem nördlichen Gipfel des Berges Knopaiamoi am oberen Litanie-fluss in c. 250 m. Meereshöhe: G. M. Versteeg n. 302, bl. und fr. im Dez. 1903; auf einem Berge am oberen Gran Rio: J. Tresling n. 487 bl. im October 1908.

Das von Versteeg gesammelte Exemplar ist von mir früher irrthümlich unter den Namen *Dipladenia illustris* Müll. arg. in meiner „Enumeration“ p. 383 publiziert worden. Die neue Art scheint am nächsten mit *D. fragrans* A.D.C. verwandt zu sein.

Convolvulaceae. 1)

* *Evolvulus alsinoides* L. Spec. plant. Ed. II. 392.
var. **Grisebachianus** Meissn.

1) Die mit * bezeichneten Arten sind von Herrn H. Hallier f. in Leiden bestimmt worden.

(*Evolvulus tenuis* Mart; Pulle, Neue Beiträge z. Fl. Surinams I, p. 137)

Surinam; am oberen Litanie-fluss: G. M. Versteeg n. 362, bl. im Nov. 1903.

Verbr.: Tropisches Amerika.

Evolvulus filipes Mart. in Flora XXIV. Beibl. II. 340.
Surinam: am oberen Tapanahoni-fluss: G. M. Versteeg n. 657 bl. und fr. am 24 Juli 1904.

Verbr. Nord-Brasilien, Britisch-Guyana.

* **Ipomoea setifera** Poir. Encycl. VI. 17.

Surinam: bei Paramaribo: F. Went n. 359 bl. am 24 Sept. 1901, n. 540 bl. am 12 Nov. 1901.

Verbr.: Guyana.

* **Ipomoea stolonifera** Gmel. Syst. 345.

(*Ipomoea acetosaeifolia*, Pulle Enum. p. 391; *Ipomoea halophila* Miq. Linnaea XVIII p. 598.)

Surinam: am Suriname-fluss beim Vredenburgerkreek: Focke 690, fl. Oct. 1842.

Verbr.: In den Tropen.

* **Operculina surinamensis** Meissn. Flora Bras. VII. 214.

(*Ipomoea sericantha* Miq., Stirp. Surin. Select. p. 131; Pulle Enum. p. 392.)

Surinam: Marowijne-fluss bei Albina: Kappler, ed. Hohenacker n. 1864 bl. im Aug. 1844; G. M. Versteeg n. 545 bl. am 8 Juli 1904.

Scrophulariaceae.

Micranthemum orbiculatum Michx. Fl. Bor. Am. I. 10 t. 2.

Surinam: am oberen Nickerie-fluss beim Van Eeden-fall: J. E. Tulleken n. 396 H. L. B. n. 903, 322—1089 bl. am 25 Sept. 1900.

Verbr.: Tropisches und subtropisches Amerika.

Gesneriaceae.

Tussacia rupestris Bth. in Hook. Lond. Journ. V. p. 364.

Surinam am oberen Gran Rio: J. Tresling n. 470 bl. am 20 Sept. 1908; am oberen Tapanahoni: G. M. Versteeg n. 760 bl. am 8 August 1904.

Verbr.: Britisch-Guyana.

Acanthaceae.

Ruellia geminiflora H.B.K. Nov. Gen. et Sp. II. 240.

Surinam: Hostmann 1254.

Verbr.: Tropisches Amerika.

Blechum Brownei Juss. Ann. Mus. Hist. nat. IX. 270.

Surinam: bei Paramaribo: F. Went n. 261 bl. und fr. am 16 Aug. 1901.

Verbr.: Antillen.

Cucurbitaceae.

Anguria Treslingiana Pulle nova spec.

Caulis scandens satis gracilis in sicco striatus, glaber internodiis 8—10 cm. longis. Folia 2.5 cm. longe petiolata nervis primariis subtus sub lente sparse breviterque pilosis exceptis glabra, utrinque verruculosa, in sicco laete viridia latiora quam longiora, ad 18 cm. lata, 13 cm. longa, margine integerrima, profunde 5-lobata, sinibus rotundatis, lobo mediano c. 10 cm. longo, ad basin vix 2 cm. lato, versus apicem dilatato, 4—5 cm. lato, acute acuminato, lobis lateralibus superioribus mediano subsimilibus, lobis lateralibus inferioribus multo minoribus, longitudine 2 cm. haud superante vel obsoletis, apice rotundatis. Folia basi truncata vel vix emarginata, 5-nervia, nervis subtus prominentibus, supra planis, iis loborum minorum hori-

zontalibus prope insertionem petioli 0.5 cm. longe marginalibus. Cirrhi simplices. Flores c. 15 ad apicem pedunculi robusti glabri 13—16 cm. longi sessiles, dense spicati; spica sine floribus c. 8 mm. longa. Calyx floris ♂ viridis, subcylindricus extus minute sparseque hirsutus, striatus, c. 1 cm. longus prope basin c. 2 mm. latus intus glaber prope apicem 1 mm. latus, intus villosus; lobi calycis acuti c. 1 mm. longi, 0.75 mm. lati. Petala rubra, obovata, obtusa, basi constricta dense breviterque tomentosa, in floribus evolutis c. 5 mm. longa, 3 mm. lata, nervis crassis distinctis. Antherae rectae, c. 3 mm. longae, appendice obtusa minima fere obsoleta, loco insertionis in medio antherae c. 3 mm. a basi calycis remoto. Flores feminei et fructus ignoti.

Hab. Surinam, am oberen Pikien Rio bei Komoprati: J. Tresling n. 252 bl. am 27 Juli 1908.

Compositae.

Neurolaena lobata R. Br. in Trans. Linn. Soc. XII. (1817). 120.

Surinam: Hostmann n. 257.

Verbr.: Antillen, Mexico, Columbia.

UTRECHT, Botanisches Institut der
Universität, im Sept. 1909.

VERZEICHNISS DER PFLANZENNAMEN.

- Acrodiclidium Canella Mez.
Acrodiclidium copenamense Pulle.
Alternanthera brasiliiana O.Ktze,
Amarantus caudatus L.
Ambelania acida Aubl.
Andira coriacea Pulle.
Anguria Treslingiana Pulle.
Apalatoa spicata Aubl.
Apeiba glabra Aubl.
Apinagia divertens Went.
Apinagia Goejei Went.
Apinagia perpusilla Went.
Apodanthes surinamensis Pulle.
Aspidium plantagineum Griseb.
Asplenium anisophyllum Kze.
Asplenium cuneatum Lam.
Asplenium lunulatum Sw.
Aydendron Canella Meissn.
Bauhinia Eilertsi Pulle.
Blechum Brownei Juss.
Bocagea Asbecki Pulle.
Büttneria scabra Löfl.
 var. *typica* K. Schum.
Celosia argentea L.
Clematis dioica L.
 var. *brasiliiana* Eichl.
Couma guyanensis Aubl.
Coussapoa angustifolia Aubl.

- Crudia spicata* Bth.
Cynometra Schomburgkiana Klotzsch.
Dipladenia illustris Müll. arg.
Dipladenia surinamensis Pulle.
Diplazium marginatum Diels.
Drosera pusilla H.B.K.
Dryopteris protensa C. Chr.
Duguetia longifolia Baill.
Ernestia rubra Pulle.
Erythrina Corallodendron L.
Evolvulus alsinoides L.
 var. *Grisebachianus* Meissn.
Evolvulus filipes Mart.
Evolvulus tenuis Mart.
Guarea Gomma Pulle.
Ipomoea acetosaefolia R. et S.
Ipomoea halophila Miq.
Ipomoea sericantha Miq.
Ipomoea setifera Poir.
Ipomoea stolonifera Gmel.
Iresine polymorpha Mart.
Jatropha urens L.
 Var. *genuina* Müll. arg.
Lonchocarpus negrensis Bth.
Lühea rugosa Pulle.
Marila saramaccana Pulle.
Micranthemum orbiculatum Michx.
Mouriria anomala Pulle.
Mouriria Plasschaerti Pulle.
Myrosma polystachya Pulle.
Neurolaena lobata R. Br.
Neurotheca loeselioides Bth. et Hook.
Octopleura loeselioides Spruce.
Oenoue Imthurnii Göb.

- Oenone longifolia* Tul.
Oenone marowijnensis Went.
Oenone Treslingiana Went.
Oenone Versteegiana Went.
Oncidium Versteegianum Pulle.
Operculina surinamensis Meissn.
Petiveria alliacea L.
Pfaffia iresinoides O.Ktze.
Phytolacca decandra L.
Phytolacca rivinoides Kth. et Bouché.
Plumiera bracteata A.D.C.
Pouteria guyanensis Aubl.
Quiina sylvatica Pulle.
Ruellia geminiflora H.B.K.
Saccoloma inaequale Mett.
Sideroxylon guyanense A.D.C.
Stenorrhynchus goninensis Pulle.
Swartzia tomentosa D.C.
Theobroma speciosum Spreng.
Trichilia cuneifolia Pulle.
Trichomanes rigidum Sw.
Trigonia hypoleuca Griseb.
Trigonia villosa Aubl.
Tristicha hypnoides Spreng.
Tussacia rupestris Bth.
Vochysia obscura Warm.
Wissadula spicata Prsl.



Fig. 1.



Fig. 2.

Fig. 4.

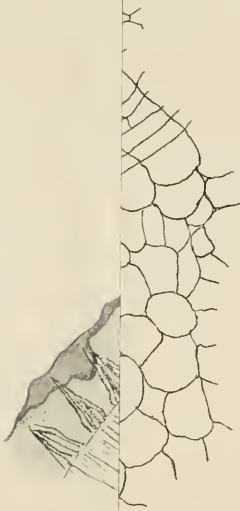
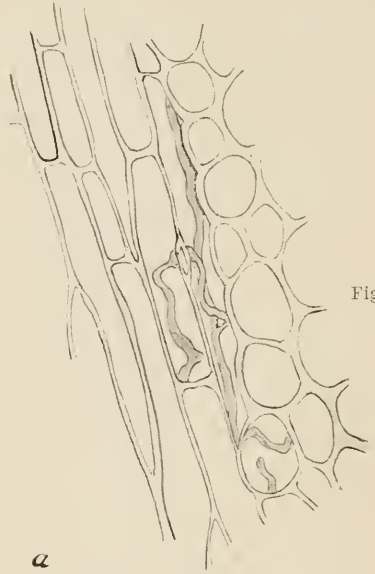


Fig. 5.



a

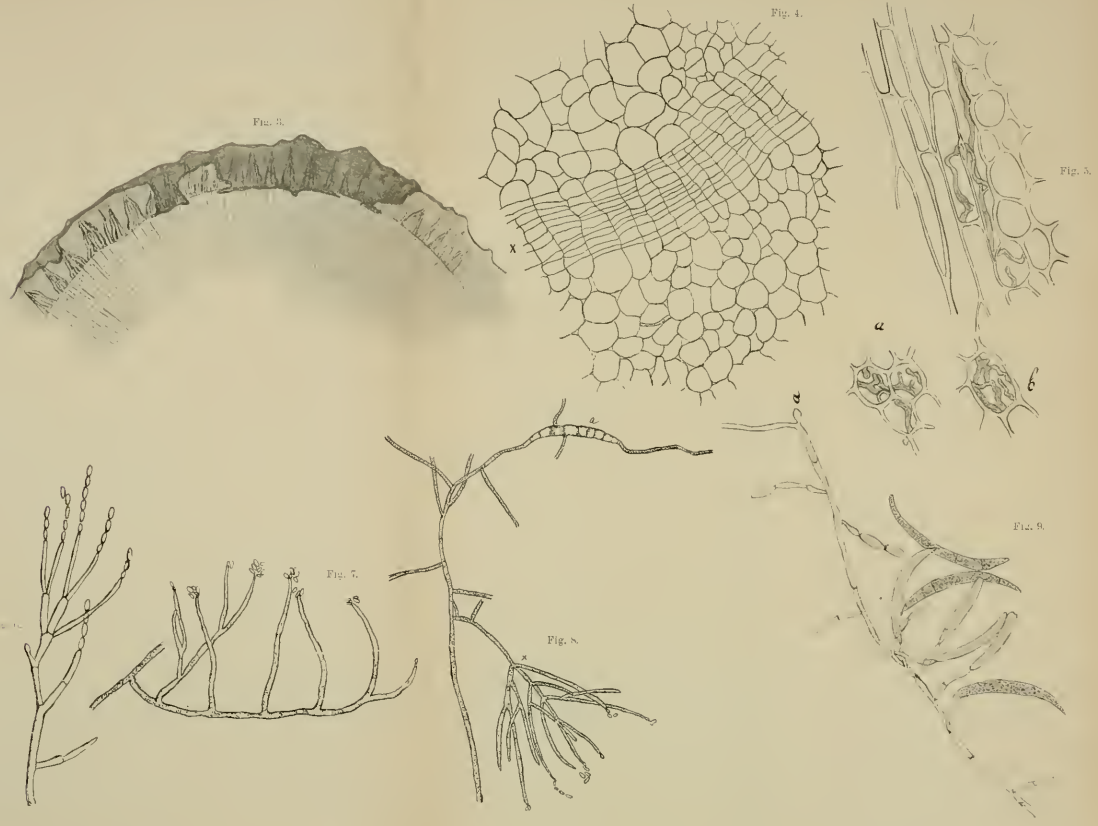


Fig. 9.

a

Fig. 6.





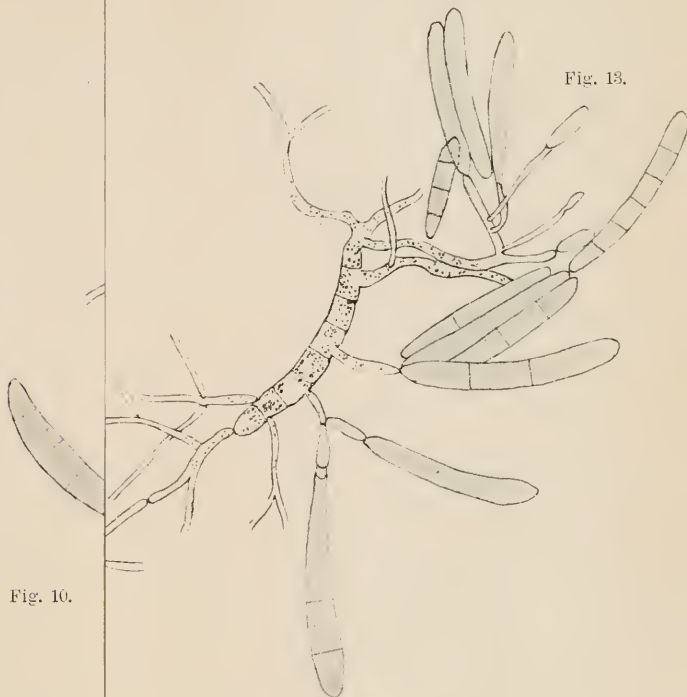


Fig. 13.

Fig. 10.



Fig. 17.



Fig. 10.



Fig. 11.

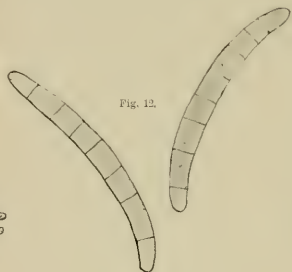


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



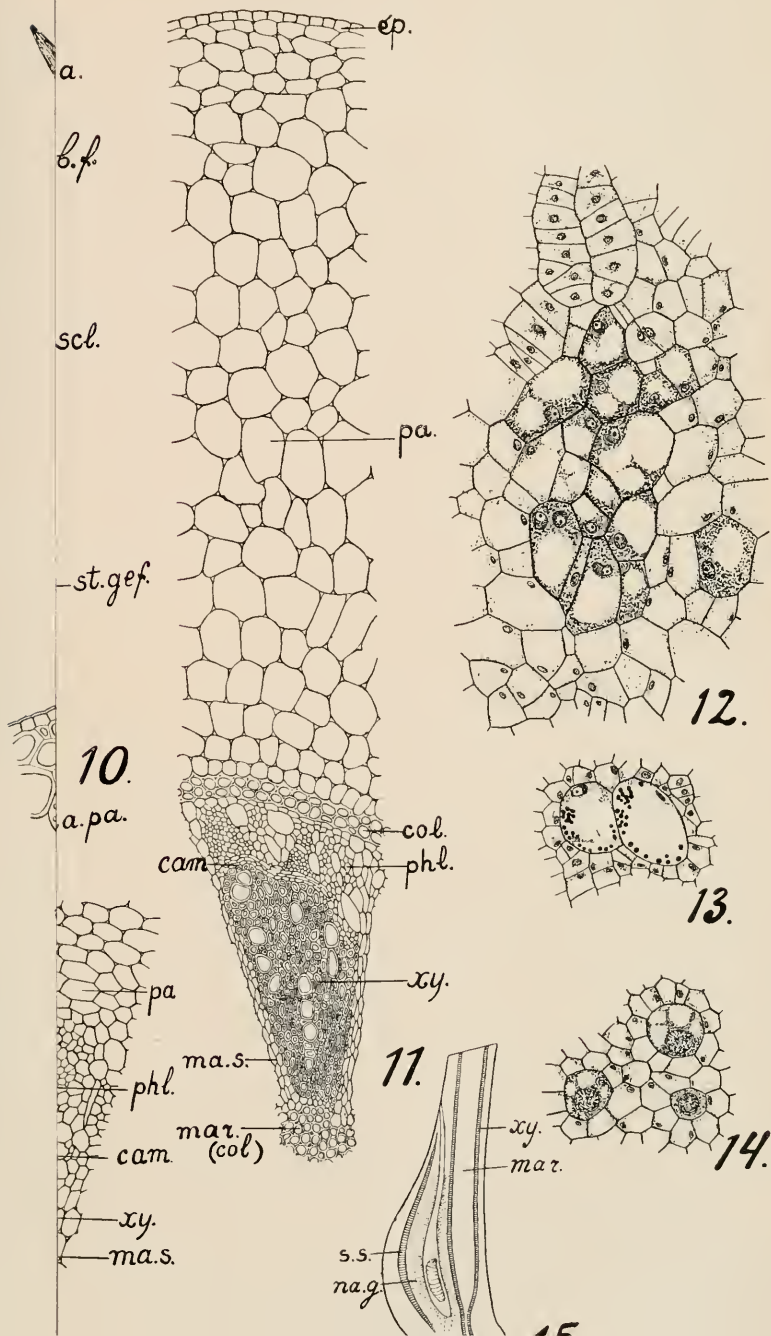
Fig. 15.

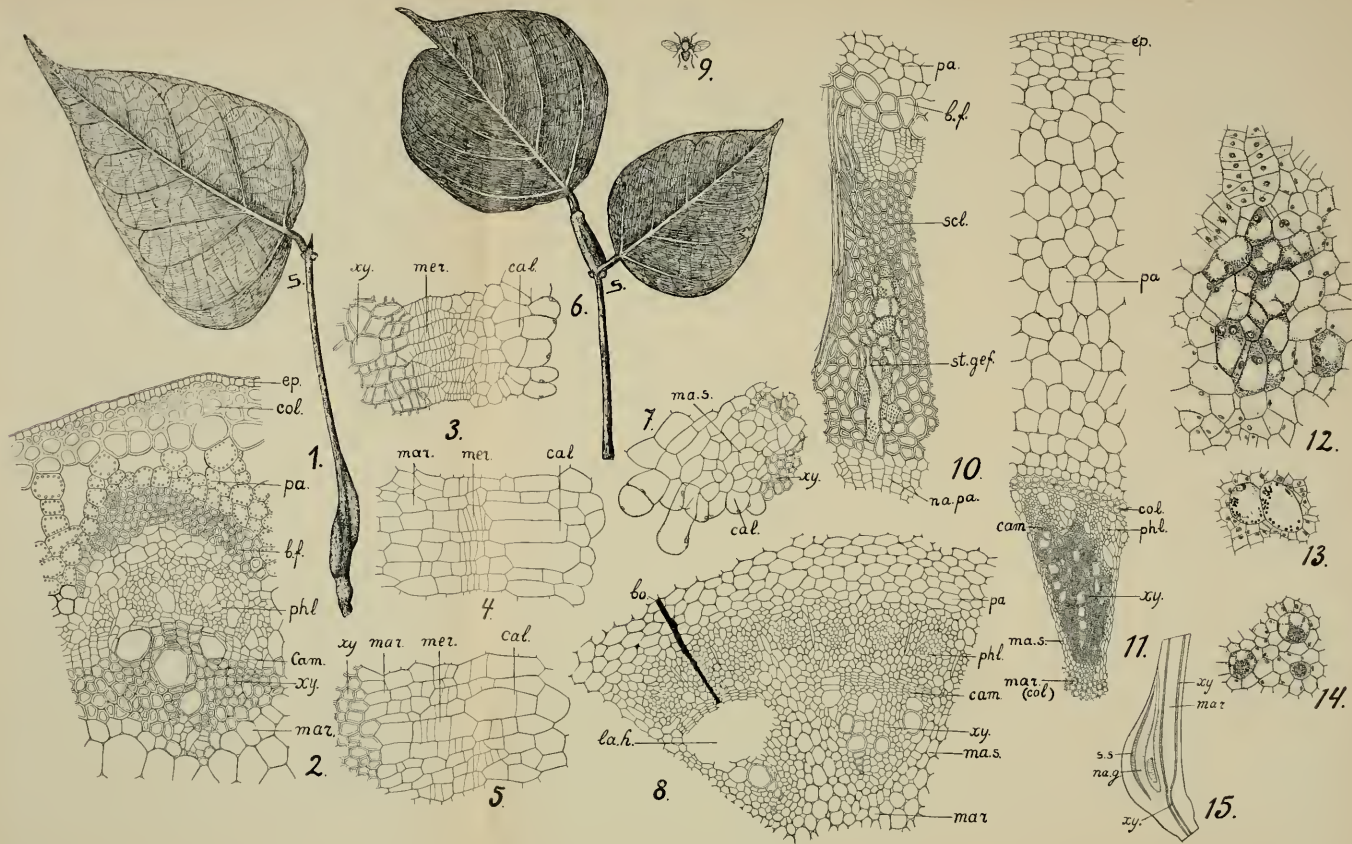


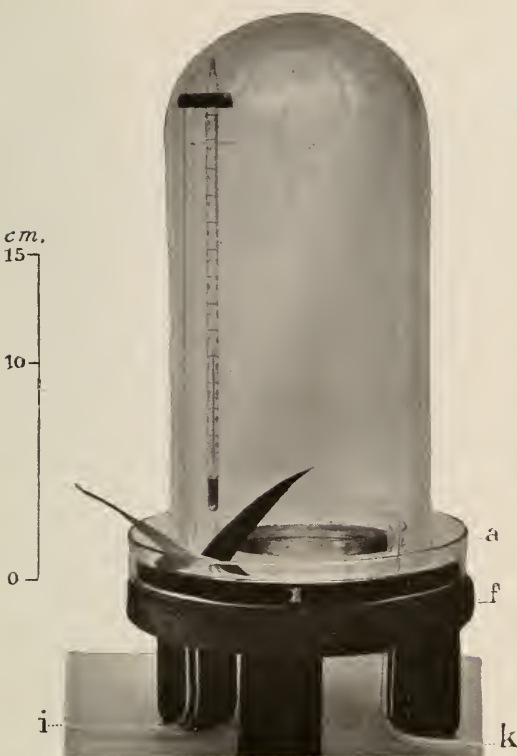
Fig. 16.



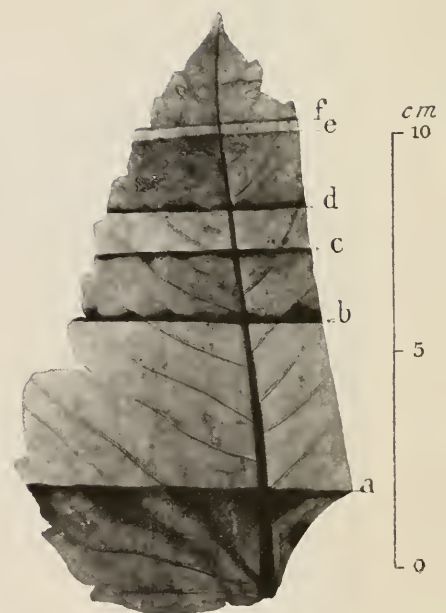
Fig. 17.



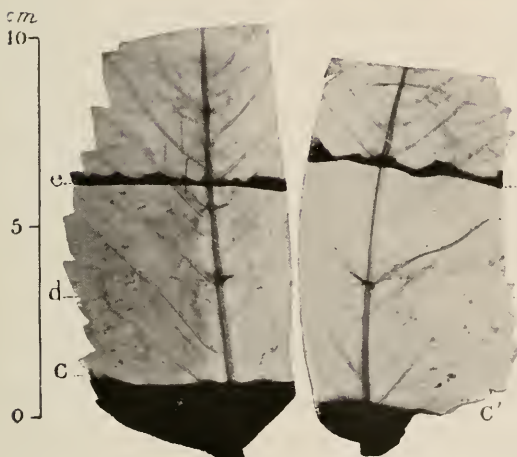




1



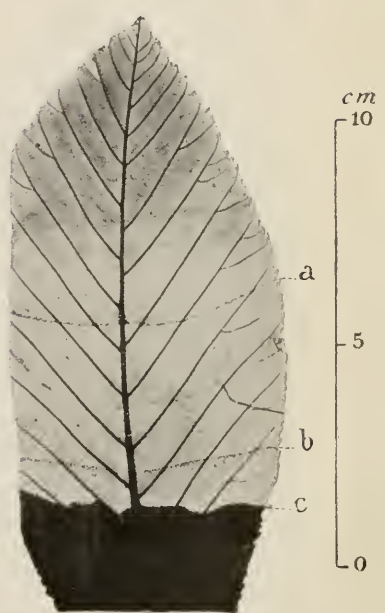
2



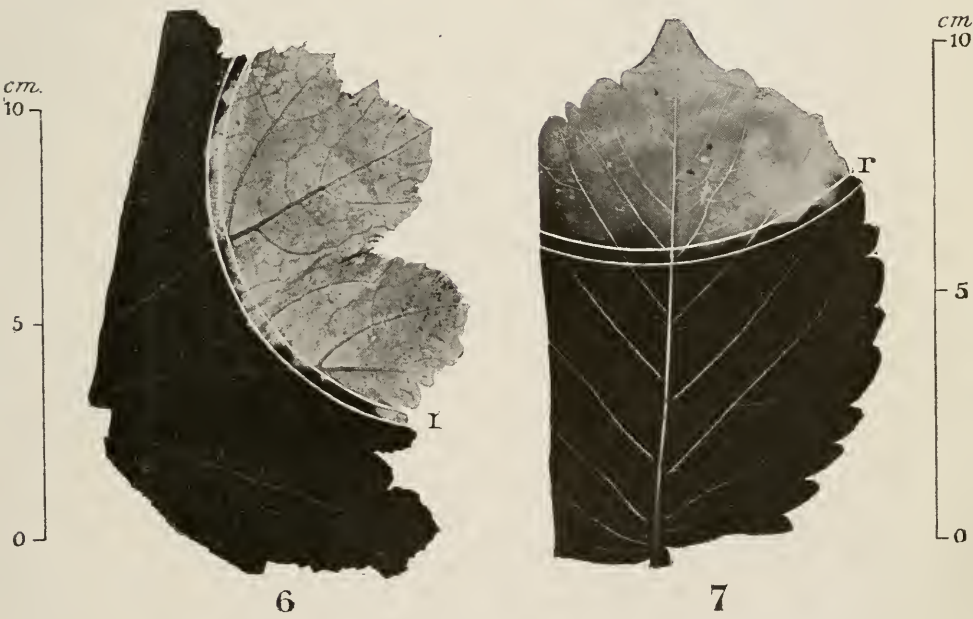
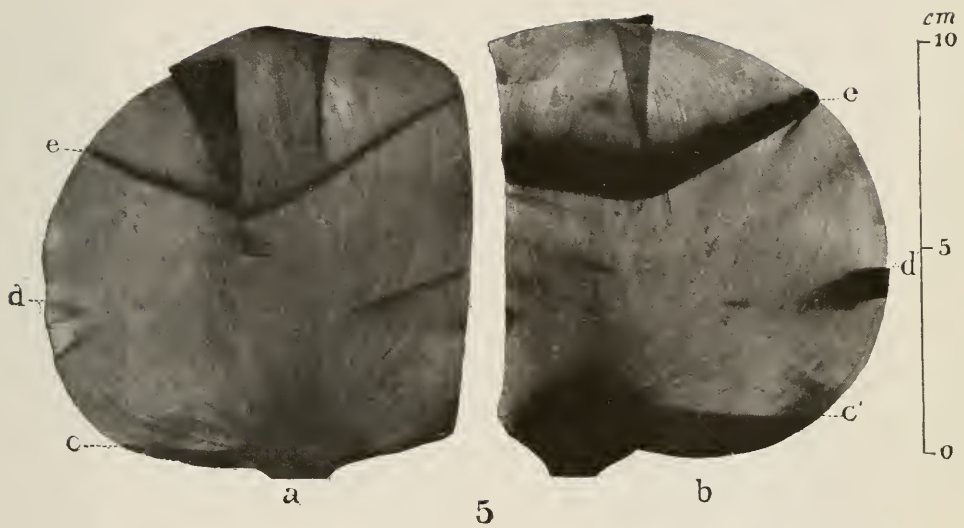
a

3

b



4



Vol. VI. 1909.

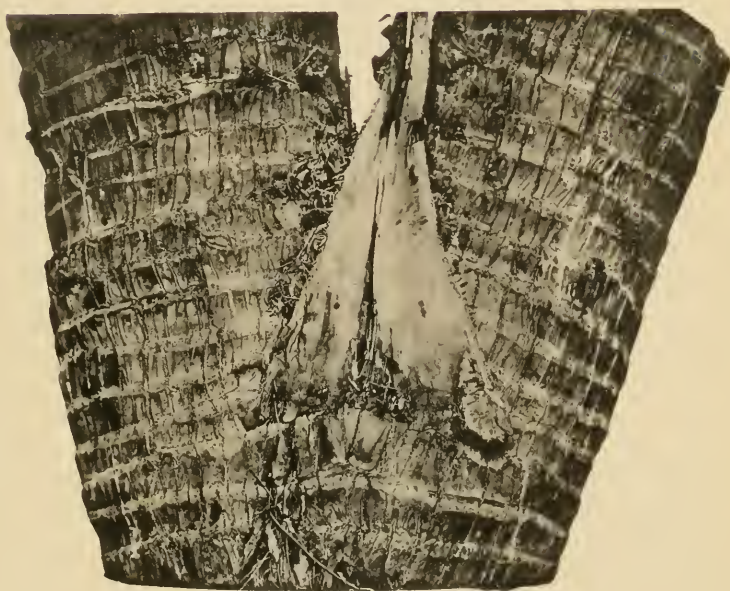


Photo. Jac. Veenhoff.

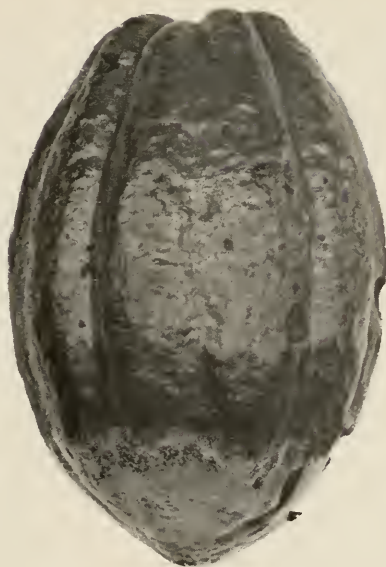


Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 1.

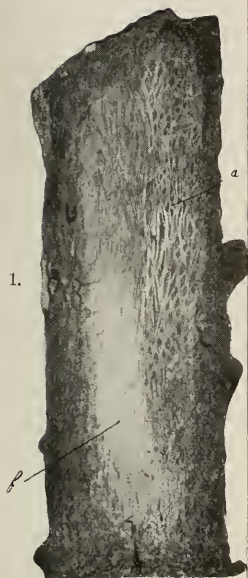


Fig. 10.



Fig. 6.



Fig. 11.



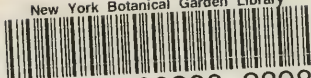


SOMMAIRE.

Articles:

- I. BOLDINGH. A Contribution to the Knowledge of the Flora of Anguilla (B. W. I.) 1
- A. E. DE JONGE. Canker of Cacao. With 3 Plates 37
- J. C. COSTERIUS. Raspberries on a bifurcate thalamus 63
- W. und J. DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN. Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java. Ueber die Anatomie und Entwicklung der Galle auf *Erythrina lithosperma* Miquel von einer Fliege, *Agromyza erythrinae* de Meyere gebildet. Mit Tafel IV. 67
- K. ZIJLSTRA. Kohlensäuretransport in Blättern. Mit Tafel V und VI. 99
- J. C. SCHOUTE. Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. Mit Tafel VII. 211
- A. E. DE JONGE and A. W. DROST. The Die-back Disease of Cacao trees and the „Brown rot” of Cacao Fruits, caused by *Diplodia cacaoicola*. With Plate VIII and IX. 233
- A. PULLE. Neue Beiträge zur Flora Surinams II. 252
-

New York Botanical Garden Library



3 5185 00280 2898

