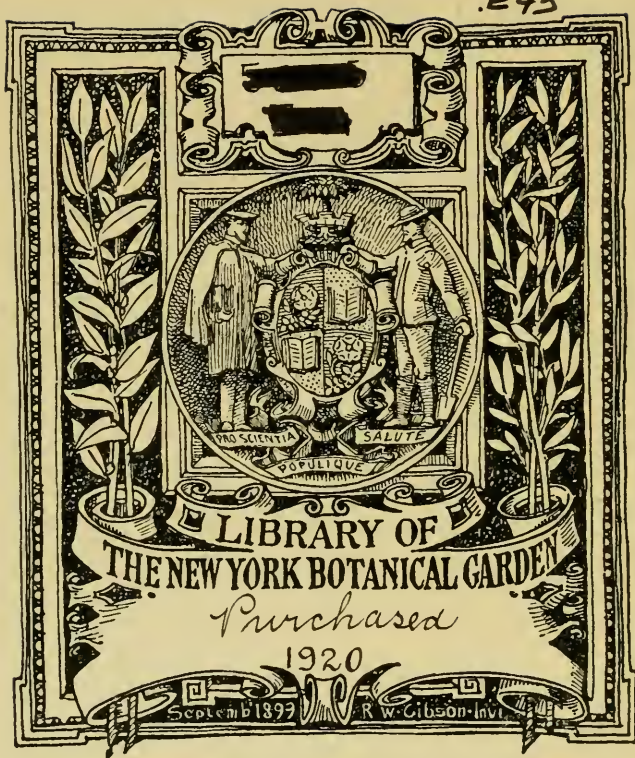


X2
E43



LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

Purchased
1920

September 1899

R. W. Gibson. Inv.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN

ZWÖLFTER JAHRGANG

MIT 167 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 5 TAFELN

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

E43
V. 12
1920

SEITZSCHMIEDT
FÜR BOTANIK

VERLAG VON
FRANZ VON SIEBER
LEIPZIG



LEIPZIG

Autoren- und Sach-Register.

I. Originalaufsätze.

- André, H., Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes 177.
- Burgeff, H., Über den Parasitismus des Chaetocladium und die heterokaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen 1.
- Correns, C., Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtlicher Pflanzen 49.
- Dahlgren, K. V. Ossian, Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermabildung 481.
- Fischer, J., Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte 113.
- Harder, R., Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität 353.
- Hirmer, M., Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten I 657.
- Neef, F., Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen 225.
- Noack, Kurt, Untersuchungen über lichtkatalytische Vorgänge von physiologischer Bedeutung 273.
- Simon, S. V., Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern 593.
- Stoppel, R., Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität 529.

II. Abbildungen.

a) Tafeln.

- Taf. I zu Burgeff, H., Über den Parasitismus des Chaetocladium und die heterokaryotische Natur der von
- Zeitschrift für Botanik. XII.

ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen.

- Taf. II zu Fischer, J., Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte.
- Taf. III u. IV zu André, H., Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes.
- Taf. V zu Hirmer, M., Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten I.

b) Textfiguren.

- André, H., Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. Fig. 1 203, Fig. 2 210.
- Burgeff, H., Über den Parasitismus des Chaetocladium und die heterokaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. Fig. 1 5, Fig. 2 6, Fig. 3—4 7, Fig. 5 8, Fig. 6—7 a 9, Fig. 7 b 10, Fig. 8 11, Fig. 9 12, Fig. 10 13, Fig. 11 14, Fig. 12, 16, Fig. 13 17, Fig. 14—16 18, Fig. 17—19 19, Fig. 20—27 23.
- Correns, C., Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen. Fig. 1—2 57.
- Dahlgren, K. V. Ossian, Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermabildung. Fig. 1—6 483, Fig. 7—9 484, Fig. 10—14 485, Fig. 15 bis 18 487, Fig. 19—20 490, Fig. 21 bis 24 492, Fig. 25—28 494, Fig. 29 bis 30 496, Fig. 31—32 497, Fig. 33 bis 40 499, Fig. 41—45 501, Fig. 46 bis 49 502, Fig. 50—53 504, Fig. 54 bis 55 505, Fig. 56 506.
- Fischer, J., Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte. Fig. 1 116, Fig. 2 119, Fig. 3—4 120, Fig. 5—7 121, Fig. 8 122, Fig. 9—10 125, Fig. 11 127, Fig. 12—13 128, Fig. 14 130, Fig. 15—16 131, Fig.

- 17—18 132, Fig. 19 133, Fig. 20 134, Fig. 21—22 135, Fig. 23—25 136, Fig. 26 138.
- Harder, R.**, Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Fig. 1 370, Fig. 2 410, Fig. 3 414, Fig. 4 417, Fig. 5 422, Fig. 6 441.
- Hirmer, M.**, Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten I Fig. 1—8 669, Fig. 9—10 672.
- Lehmann, E.**, Neuere Oenotherenarbeiten II. Fig. 1 64, Fig. 2 65, Fig. 3—4 66, Fig. 5 67, Fig. 6—7 71, Fig. 8 72, Fig. 9 73, Fig. 10 74, Fig. 11 75, Fig. 12 76, Fig. 13 77, Fig. 14 79.
- Neef, F.**, Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen. Fig. 1 230, Fig. 2 231, Fig. 3 233, Fig. 4 235, Fig. 5 238, Fig. 6—9 240, Fig. 10 242, Fig. 11—15 246, Fig. 16—19, 247, Fig. 20 249.
- Simon, S. V.**, Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Fig. 1 612, Fig. 2 613, Fig. 3 619, Fig. 4 620.
- Biedermann, W.**, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VII. Dringen Verdauungsfermente in geschlossene Pflanzenzellen ein? 219.
- , Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VIII. Die Verdauung pflanzlichen Zellinhalts im Darm einiger Insekten 221.
- Birch-Hirschfeld, L.**, Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze 578.
- Boas, F.**, Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen (*Aspergillus niger*). I. Teil. 647.
- Bolte, Elisabeth**, Über die Wirkung von Licht und Kohlensäure auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmzellen 686.
- Boresch, K.**, Über den Eintritt und die emulgierende Wirkung verschiedener Stoffe in Blattzellen von *Fontinalis antipyretica*. (Mit besonderer Berücksichtigung der Alkaloide.) 646.
- Bornemann, F.**, Kohlensäure und Pflanzenwachstum 168.
- Bourquin, H.**, Starch Formation in *Zygnema* 577.
- Brenner, Widar**, Studien über die Empfindlichkeit und Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Säuren und Basen 577.
- Buder, J.**, Zur Biologie des Bakterio-purpurins und der Purpurbakterien 106.
- Burger, O. F.**, Sexuality in *Cunninghamella* 518.
- Collins, E. J.**, Sex Segregation in the Bryophyta 685.
- Correns, C.**, Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Tri-nia glauca*) 86.
- , Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* und *chlorina* 675.
- , Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären 678.
- Darnell-Smith, G. P.**, The Gametophyte of *Psilotum* 89.
- Denny, F. E.**, Permeability of certain plant membranes to water 643.
- , Permeability of membranes as related to their composition 645.

III. Originalmitteilungen und Sammelreferate.

- Lehmann, E.**, Neuere Oenotherenarbeiten II. 61.

IV. Besprechungen.

- Bachmann, E.**, Der Thallus der Kalkflechten mit *Chroolëpus*-, *Scytonema*-, und *Xanthocapsa*-Gonidien 172.
- Barthel, Christ.**, Beitrag zur Kenntnis der Nitrifikation des Stallmiststickstoffs in der Ackererde 102.
- , —, und **Sandberg, E.**, Weitere Versuche über das Kasein spaltende Vermögen von zur Gruppe *Streptococcus lactis* gehörenden Milchsäurebakterien 104.
- Bensaude, Mathilde**, Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes 173.
- Biedermann, W.**, Der Lipoidgehalt des Plasmas bei *Monotropa hypopitys* und *Orobanche (speciosa)* 108.

- Engler, Arnold, Untersuchungen über den Einfluß des Waldes auf den Stand der Gewässer 587.
- Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff 255.
- Fitzpatrick, H. M., The Development of the Ascocarp of *Rhizina undulata* Fr. 520.
- , Sexuality in *Rhizina undulata* Fr. 520.
- Florin, R., Zur Kenntnis der Fertilität und partiellen Sterilität des Pollens bei Apfel- und Birnensorten 687.
- Gäumann, E., Über die Formen der *Peronospora parasitica* (Pers.) Fries. Ein Beitrag zur Speziesfrage bei den parasitischen Pilzen 516.
- Gertz, O., Untersuchungen über die Haustorienbildung bei *Cuscuta* 684.
- Gothan, W., *Potoniés* Lehrbuch der Palaeobotanik 348.
- Graves, A. H., Chemotropism in *Rhizopus* 471.
- Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung. 5. Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse 640.
- Jaccard, P., Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres 162.
- Jørgensen, J., s. Stiles, W., 643.
- Johnson, Duncan S., The Fruit of *Opuntia fulgida*. A Study of Perennation and Proliferation in the Fruits of certain Cactaceae 582.
- Kidston, R., and Lang, W. H., On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire 583.
- Kniep, Hans, Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung 173.
- Knudson, L., and Smith, R. S., Secretion of amylase by plant roots 648.
- Kräusel, R., Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs 585.
- Küster, E., Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit 267.
- Lang, W. H., s. Kidston, K., 583.
- Lawson, A. Anstruther, The Prothallus of *Tmesipteris tannensis* 89.
- , The Gametophyte Generation of *Psilotaceae* 89.
- Lehmann, E., Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca* 87.
- Lieske, R., Zur Ernährungsphysiologie der Eisenbakterien 10.
- Loeb, Jacques, Influence of leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a hormone theory of these processes 469.
- , Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in *Bryophyllum calycinum* 470.
- Meyer, A., Morphologische und physiologische Analyse der Zelle, der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle. Erster Teil: Allgemeine Morphologie des Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma 637.
- Miehe, H., Taschenbuch der Botanik, I. Teil. Morphologie, Anatomie, Fortpflanzung, Entwicklungsgeschichte, Physiologie 254.
- Münch, E., Naturwissenschaftliche Grundlagen der Kiefernharzung 635.
- Nathansohn, Alexander, Über kapillarelektrische Vorgänge in der lebenden Zelle 471.
- Nathorst, A. G., Zur Devonflora des westlichen Norwegens 99.
- , Tertiäre Pflanzenreste aus Ellesmereland 100.
- , Neuere Erfahrungen von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen und einige darauf besonders für Mitteldeutschland basierte Schlußfolgerungen 100.
- Neger, F. W., Die Krankheiten unserer Waldbäume und wichtigsten Gartengehölze 349.
- Oelkers, J., Jahrring und Licht 165.
- Onslow, M. Wheldale, Practical Plant Biochemistry 636.
- Osterhout, W. J. V., Does the temperature coefficient of permeability indicate that it is chemical in nature? 642.
- Reinau, E., Kohlensäure und Pflanzen 168.
- Richter, Osw., Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika 260.

- Rippel, A., Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von *Sinapis alba* L. und die sich daraus ergebenden physiologischen und entwickelungsgeschichtlichen Fragen 465
- Rose, R. C., After-Ripening and Germination of Seeds of *Tilia*, *Sambucus* and *Rubus* 650.
- Roth, August, Die Vegetation des Walensegebietes 268.
- Sakamura, T., Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe, und Zahl der Chromosomen 640.
- Sandberg, E., s. Barthel, Christ., 104.
- Sande Bakhuyzen, H. L. van de, Photogrowth reaction and disposition to light in *Avena sativa* 257.
- Schoute, J. C., Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. III. Die Verästelung einiger baumartiger Liliaceen 166.
- Schweizer, J., Die kleinen Arten bei *Bremia Lactucae* Regel und ihre Abhängigkeit von Milieueinflüssen 516.
- Seward, A. C., Fossil plants 92.
- Simons, H., Eine saprophytische Oscillarie im Darm des Meerschweinchens 682.
- Sinnott, Edm., W. Factors Determining Character and Distribution of Food Reserve in Woody Plants 650.
- Smith, R. S., s. Knudson, L., 648.
- Snow, Laetitia, M. Diaphragms of Water plants. II. Effect of certain factors upon development of air chambers and diaphragms 683.
- Söderberg, E., Über die Pollenentwicklung bei *Chamaedorea coralina* Karst. 88.
- Stahl, E., Zur Physiologie und Biologie der Exkrete 261.
- Sterzel, J. T., Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz 39.
- Stiles, W., and Jörgensen, I., Quantitative measurement of permeability 643.
- Stomps, Th. J., Gigas-Mutationen mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl 36.
- , Über zwei Typen von Weißbrandbunt bei *Oenothera biennis* L. 680.
- Stopes, M. C., New Bennettitean cones from the british cretaceous 98.
- Strasburger, E., Das kleine botanische Praktikum für Anfänger 85.
- Ubisch, G. von, II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste 171.
- Ulbrich, E., Deutsche Myrmekochoren. Beobachtungen über die Verbreitung heimischer Pflanzen durch Ameisen 469.
- Ungerer, Emil, Die Regulationen der Pflanzen. Ein System der teleologischen Begriffe in der Botanik 253.
- Vries, Eva de, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula* 169.
- Wartenweiler, Alfred., Beiträge zur Systematik und Biologie einiger Plasmopara-Arten 516.
- Weir, J. R., Experimental investigations on the genus *Razoumofskya* 652.
- Weston, W. H., Repeated Zoospore Emergence in *Dictyuchus* 521.
- Wisselingh, C. van, Über Variabilität und Erblichkeit 463.
- Zikes, H., Über den Einfluß der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. I. Teil. 101.
- , Über den Einfluß der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. II. Teil. 576.
- Zollikofer, Clara, Über das geotropische Verhalten entsträrkter Keimstängel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen 258.

V. Verzeichnis der Autoren, deren Schriften nur dem Titel nach angeführt sind.

- Åbderhalden, E. 522.
- Adams, J. 653.
- Åkerman, Å. 589.
- Allard, H. A. 43.
- Allen, E. R. 45.
- Allgén, C. 270.
- Alway, F. J., Mc. Dole, G. K. and Trumbull, R. S. 41.
- Anders, J. 271.
- André, H. 350.
- Appel, O. 352.
- , u. Westerdijk, J. 45. 47.
- Arber, A. 44. 522.

- Arber, E. A. N., and Lawfield, F. W. 527.
- Arrhenius, O. 46.
- Asarnoj, S. 523, 525.
- Asplund, E. 655.
- B**ach, S. 475.
- Bachmann, E. 45, 223.
- , u. Fr. 45, 271.
- , Fr. 45.
- Bächer, J. 269.
- Bailey, J. W. 473, 653.
- Baker, E. G., u. Salmon, C. E. 520.
- Bakke, A. L. 474.
- Bassler, H. 479.
- Baule, B. 474.
- Baur, E. 222.
- Beach, W. S. 45.
- Beck, O. 352.
- Becking, L. B. 43.
- Belyea, H. C. 474.
- Bergmann, H. F. 522.
- Berkhout, T. van 224.
- Bernard, C. 270, 272.
- Bernbeck, 522.
- Bertsch, K. 46, 524.
- Bexon, D. 527.
- Beythien, A., Hartwich, C., und Klimmer, M. 592.
- Bezssonof, N. 270.
- Biedermann, W. 42, 588.
- Birch-Hirschfeld, L. 522.
- Bisby, G. R. 476.
- Bitter, G. 591.
- Blaauw, A. H. 41, 269.
- Blakestea, A. 476.
- Bleiß, M. C. 478.
- Blum, G. 110.
- Blunk, G. 270.
- Boas, F. 42, 47, 653, 654.
- , Langkammerer, H., u. Leberle, H. 655.
- Bögel, J. 654, 655.
- Bokorny, Th. 42, 175, 222, 223, 653.
- Bolte, E. 522.
- Bonaparte, Le Prince 46.
- Bonazzi, A. 474.
- Boresch, K. 110.
- Borgesen, F. 524.
- Bornmüller, J. 224.
- Boshart, K. 176.
- Bower, F. O. 41.
- Brandt, K. 524.
- Branhofner, K., u. Zellner, J. 209, 479.
- Branscheidt, P. 474.
- Brause, G. 271, 478.
- Bredemann, G. 47.
- Brenner, W. 222.
- Bristol, B. M. 524, 654.
- Brown, E. D. W. 478.
- , J. G. 476, 527.
- , N. F. 526, 655.
- Buchholz, J. T. 41, 478, 526.
- Buder, J. 269, 350.
- Bürgi, E., u. Trasczewski, C. F. von 175.
- Burgeff, H. 111, 112.
- Burger, O. F. 476.
- C**ampbell, D. 11, 525.
- Candolle, C. de 591.
- Cardot, H. 475, 476.
- Carpentier, A. 527.
- Carter, N. 44.
- Castle, W. E. 475.
- Chaborski, G. 222, 223.
- Chamberlain, C. J., 46 526.
- Chirtroin, M. 176.
- Chodat, R. 175, 176, 224.
- Christiansen, M. 522.
- Church, A. H. 476.
- Clayton, E. E. 474.
- Cohen-Stuart, C. P. 48, 592.
- Colin, H. 42, 522.
- Conn, H. J. 476, 480.
- Correns, C. 43, 222, 200.
- Coulter, M. C. 523.
- Coupin, H. 42.
- Cribbs, J. E. 474.
- Crisanaz, A. 476, 480.
- Curtis, O. F. 522.
- , R. E. 45, 476.
- Czapek, F. 269, 588.
- D**ahlgren, K. V., O. 43, 655.
- Dalbey, N. 477, 480.
- Dalla Torre, K. W. 655.
- Daniel, L. 42.
- Davidson, J. 42.
- Davis, A. R. 42, 45.
- , A. W. 480.
- , J. J. 656.
- Denis, M. 522, 527.
- Derschau, M. von 473.
- Deuss, J. J. B. 48.
- Dichtl, G. 270.
- Dietel, P. 45, 525.
- Dieterich, O. 269.
- Digby, L. 45.
- Dixon, H. N. 478, 525.

- Docters van Leeuwen, W. 47, 268, 271, 272.
 Dodge, C. W. 476.
 Doflein, F. 41.
 Doidge, E. M. 479.
 Dopscheg-Uhlár, J. 478.
 Dorety, H. A. 478.
 Dorsey, M. J., u. Weiss, F. 522.
 Douin, C., et Trabut, L. 525.
 Drechsler, C. 476.
 Dreyer, J. 46.
 Driesch, H. 110.
 Drude, O. 46.
 Ducellier, F. 476.
 Dudgeon, W. 478.
 Duff, G. H. 525.
 Dufrenoy, J. 478.
 Duggar, B. M., and Davis, A. R. 42, 45.
 —, —, A. W. 480.
 Dupler, A. W. 478, 526.
 Duysen, F. 479.
- E**ichwald, P. E., u. Fodor, A. 42.
 Elfving, F. 350, 351, 588.
 Emoto, Y. 523.
 Engler, A. 526.
 —, u. Gilg, E. 112, 527.
 —, u. Krause, K. 526.
 Eriksson, J. 270, 476.
 Esmarch, F. 109, 112.
 Euler, H., u. Svanberg, O. 42, 175, 588.
 —, von, u. Asarnoj, S. 523, 525.
 —, u. Heinze, S. 269.
 Evans, A. T. 478.
 —, A. W. 478.
- F**alck, R. 352.
 Familler, I. 655.
 Fels, E. 592.
 Fischer, Ed. 590, 592.
 —, H. 48, 110, 224, 269, 350, 351, 352, 474, 654, 523, 592.
 Fitting, H. 110, 592.
 Fleischer, M. 271.
 Florin, R. 271, 588, 589, 590, 591, 592.
 Fodor, A. 42.
 Francé, R. H. 223, 653.
 Frankhauser, K. 653.
 Franzen, H., u. Wagner, A. 588.
 Fred, E. B. 42.
 Freeman, G. F. 43.
 Freudenberg, K. 653.
 Friedberger, E., u. Pfeiffer, R. 476.
- Friederichs, K. 223.
 Fries, Th. C. E. 110, 112, 271.
 Frisch, K. von, 44.
 Fritsch, K. 110, 268.
 —, R. 474.
 Fromme, F. D., and Murray, T. J. 479.
 Fruwirth, C. 475.
 Fulmek, L., u. Stift, A. 528.
 Furlani, J. 476.
- G**äumann, E. 351.
 Galloe, O. 590.
 Gardiner, R. F. 48.
 Gardner, N. L. 590.
 Garjeanne, A. J. M. 45.
 Garter, E. G. 48.
 Gatin, V. 520.
 Gauger, M. 269, 523.
 Gautier, C. 476.
 Geisenheyner, L. 224.
 Gentner, G. 272.
 Gerhardt, K. 110, 224, 524.
 Gerke, O. 521, 653.
 Gertz, O. 45, 112, 524.
 Giannoni, K. 48.
 Gibbs, L. S. 591.
 Gicklhorn, J. 270.
 Gierisch, W. 112.
 Gilg, E. 112, 527.
 —, u. Schuster, J. 528.
 Ginzberger, A. 655.
 Gleisberg, W. 224, 524.
 Godfery, M. J. 526.
 Goebel, K. 109, 110, 224.
 Goldthorpe, H. C. 48.
 Goor, A. C. J. van 524.
 Graebner, P. 656.
 —, Medlewska, E., u. Ziuz, A. 352.
 Graf, J. 224.
 Gräfe, V. 523.
 Gray, J., and Peirce, G. J. 42.
 Greaves, J. E., Garter, E. G., and Goldthorpe, H. C. 48.
 Green, H. H., and Kestell, N. H. 476.
 Greger, J. 223.
 Greisenegger, J. K. 222, 224.
 —, u. Vorbuchner, K. 224.
 Greve, R. 352.
 Grigoriew, R. 175, 176.
 Groenewege, J. 654.
 Grosbüsch, 222, 223.
 Growes, J. 476.
 Grüß, J. 223.
 Guérin, P. 46.
 Guggenheim, M. 269.
 Guillaumin, A. 527.

Guilliermond, A. 41. 111, 522.
Guttenberg, H. von 653.

Haaß, A. R. C. 42.
Haberlandt, G. 41, 268, 272.
Haecker, V. 654.
Haehn, H. 175.
Haerdtl, H. 589.
Hagem, O. 525.
Hager, H. 659.
Hahmann, C. 351, 528, 588, 592.
Hallgren, C. B. 591.
Hansen, A. 41, 588.
—, W. 592.
Harder, R. 589.
Harms, H. 527.
Hartman, R. E. 479.
Hartmann, O. 44.
Hartwich, C. 592.
Harvey, H. Le Roy 479.
—, R. B. 222, 223, 523.
Hastings, S. 525.
Hauch, L. A. 42.
Haupt, A. W. 478, 525.
Hawkins, L. A., and Harvey, R. B. 222, 223.
Hayata, B. 478.
Hayden, A. 41, 44.
Hayek, A. von, 527.
Heiduschka, A., u. Lüft, K. 49.
Heinricher, E. 351, 475, 954.
Heinze, B. 654, 659.
—, S. 269.
Hendricks, H. V. 474.
Heribert-Nilson, N. 589.
Herrig, Fr. 111.
Hertwig, O. 222.
—, P. 524.
Herzog, A. 352.
—, Th. 40, 590, 655.
—, und Paul, H. 655.
Heß, C. von 42.
Hesselmann, H. 44, 591.
Hessing, J. 475.
Hieronymus, G. 49.
Hill, J. B. 478.
Hilton, A. E. 470.
Hirmer, M. 350, 351.
Hirsch, J. 175.
Hoagland, D. R. 474.
Hodgetts, W. J. 524.
Höhn, W. 49.
Höhnel, F. 477.
—, von 111, 525.
Hollrung, M. 112.
Holmberg, O. R. 520.

Holmgren, J. 41, 40.
Hopffe, A. 42, 45.
Huber-Pestalozzi, G. 44.
Hunziker, J. 591.
Hurd, A. M. 589.
Hurst, C. P. 478.
Hutchinson, A. H. 475.

Iversen, K. 475.

Jaccard, P. 42.
Jahn, E. 269.
Jaholz, M. 110.
Janchen, E. 47, 351, 529, 655.
Jauch, B. 224.
Jeffrey, E. C. 522.
Johansson, K. 526.
Johnson, D. S. 224.
—, J., and Hartman, R. E. 479.
Jones, D. F. 475.
—, H. A. 474.
—, F. R. 479.
Jorgensen, H. 526.

Kaalaas, B. 11, 112.
Kästner, M. 591.
Kanda, M. 475.
Kaufmann, F. 45, 477.
Kerb, J. 175.
Keißler, K. von 223, 224.
Kempton, F. E. 477.
Kestell, N. H. 476.
Killermann, S. 47.
Killian, K. 112, 272.
Kirstein, K. 591.
Klebahn, H. 524.
Klimmer, M. 592.
Klöcker, A. 42.
Kniep, H. 175, 176, 592.
Knudson, L., and Smith, R. G. 474.
Kochs, J. 352.
Köck, G. 479.
Kögel, P. R. 110.
Köhler, E. 478, 653, 655.
Kohlbrugge, J. H. F. 43.
Kolkwitz, R. 111, 480, 653.
Kondo, M. 352.
Kooiman, H. N. 43, 44.
Koorders, S. H. 47.
Kränzlin, Fr. 655.
Kräpelin, K. 41, 475.
Krasser, F. 47.
Krause, E. H. L. 224.
—, K. 526, 591.
Kraybill, H. R. 475.
Kryz, F. 42, 659.

- Kubart, B. 47, 112.
 Küster, E. 112, 521.
 Kufferath, H. 474.
 Kuwada, Y. 522.
 Kyliu, H. 269.
- L**ämmermayr, L. 42, 44, 527.
 Laibach, F. 271.
 Lakon, G. 351.
 Lang, W. 352.
 Langdon, M., La Dema 592, 653, 655.
 Lange, A. 527.
 Langkammerer, H. 655.
 Lansberg, L. M. 525.
 Lappalainen, H. 350, 351, 589.
 Laubert, R. 351.
 Lauritzen, J. I. 474, 477.
 Lauterbach, C. 479, 527.
 Lawfield, F. W. 527.
 Leberle, H. 655.
 Lek, H. A. A. van der 479.
 Lehmann, E. 524.
 Lemmermann, O. 352.
 —, u. Wichers, L. 222.
 Lemoigne, F. 476.
 Lester-Garland, L. V. 527.
 Levine, M. 45, 477.
 —, M. N. 477.
 Liesegang, R. E. 270.
 Lindau, G. 591.
 Lindhard, E., u. Iversen, K. 475.
 Lindner, P. 270.
 Lingelsheim, A. 270, 526.
 Linossier, G. 477.
 Linsbauer, K. 110, 588.
 Lipschitz, W. 474.
 Lister, G. 477.
 Lloyd, F. E. 42.
 Lohmann, H. 47.
 Lohr, J. P. 41.
 Lorch, W. 271.
 Losch, H. 479.
 Ludwig, R. E. 179.
 Lüft, K. 46.
 Lüstner, G. 47.
 Lutman, B. F. 42.
 Luyk, A. van 525.
 Lyle, L. 521.
- M**'Lean, J. 46.
 Mac Caughey, V. 656.
 Mac Dougal, D. T. 653.
 —, Richards, H. W. and Spoehr,
 H. A. 44, 474.
 Mac Millian, H. G. 479.
 Maire, R. 474, 477.
- Malinowski, E. 524.
 Malmström, C. 501.
 Malta, N. 478.
 Mangelot, G. 45, 477.
 Marel, J. P. van der 350.
 Marklund, G. 589.
 Martini, E. 109.
 Marzell, H. 46.
 Mascré, 43.
 Mazé, P. 474.
 Mc Atee, W. L. 44.
 Mc Dole, G. R. 41.
 Mc Dougall, W. B. 477.
 Mc Lean, R. C. 589.
 Mc Murphy, J., and Peirce, G. J. 475.
 Mc Rostie, G. P. 480.
 Medlewska, E. 352.
 Meisenheimer, J. 42.
 Meißner, O. 653.
 Mereschkovsky, C. 45.
 Merrill, E. D. 591.
 Merkel, F. 112.
 Metzner, P. 474, 523.
 Meyer, A. 222, 268, 269.
 —, D. 656.
 —, F. J. 522.
 Mez, C. 656.
 —, u. Kirstein, K. 591.
 Michel-Durand, E. 42.
 Mieke, H. 109, 521.
 Miller, H. G. 43.
 —, W. L. 478.
 Minod, M. 224.
 Mitscherlich, E. A. 474, 475.
 Möbius, M. 271, 653.
 Möller, A. 352, 592.
 Mörner, C. Th. 526, 591.
 Mogensen, A. 475.
 Molisch, H. 43, 175, 269, 522, 523.
 Moll, F. 525.
 Molliard, M. 477.
 Molz, E. 656.
 Montfort, C. 44.
 Müller, K. 48.
 —, u. Rohlf's, H. 528.
 — - Thurgau, H., u. Osterwalder, A.
 47, 480.
 Münster Strom, K. 589, 590.
 Münter, F. 654, 656.
 Murbeck, S. 111.
 Murr, J. 655.
 Murray, T. J. 479.
- Nagai, I. 46.
 Nalepa, A. 47.
 Nathansohn, A. 110.

- Naumann, E. 44. III, 270, 272.
 Neef, F. 474.
 Neger, F. W. 224, 351.
 —, u. Kupka, Th. 474.
 Nestler, A. 474.
 Neuberg, C. 175.
 —, u. Hirsch, J. 175.
 Neuhoff, W. 46.
 Nevola, J. 527.
 Nicolas, G. 523.
 Niklas, H. 352.
 Nilsson-Ehle, H. 589.
 Nipkow, F. 590.
 Noack, K. 523.
 Nordhausen, M. 110, 350.
 Nordstedt, O. 527.
 Nothnagel, M. 478.
 Noyes, H. A., u. Weghorst, J. H. 523.
 Nüesch, E. 655.
- O**ddo, B. 653.
 Oehlkers, F. 269.
 Olsen, C. 525.
 Oschmann-William, A. 222.
 Ostenfeld, C. H. 47.
 Osterhout, W. J. V. 480.
 Osterwalder, A. 47, 480.
 Østrup, E. 590.
 Ostwald, W. 175.
 Ottley, A. M. 478.
 Overeem, C. van 270.
 Overholser, E. L., u. Taylor, R. H. 523.
- P**abisch, H. 592.
 Palmer, J. E. 591.
 Pantanelli, E. 43.
 Patschovsky, N. 110, 653.
 Paul, H. 655.
 Paulsen, O. 44.
 Paulson, R., and Hastings, S. 525.
 Peirce, G. J. 42, 475.
 Pekelharing, C. A. 350.
 Perušek, E. 43.
 Peter, J. 526, 588, 591.
 —, K. 175.
 —, M. 45, 48.
 Petrak, F. 525.
 Pfeiffer, A. 474.
 —, H. 111, 271, 351, 526, 653.
 —, N. E. 478.
 —, R. 476.
 Phillips, T. G. 474.
 Pichler, F. 112.
 Pietsch, A. 523.
 Pilger, R. 111, 351, 500.
- Plüß, B. 47.
 Pollacci, G. 653.
 —, e Oddo, B. 653.
 Porshild, A. E. 654, 656.
 Posternak, S. 43.
 Power, F. B. 43.
 Prankerd, F. L. 653.
 Pratje, A. 473.
 Pflibram, E. 223.
 Pringsheim, E. G. 175, 270, 524.
 —, H. 653, 654.
 Pütter, A. 475, 523.
 Pugsley, H. W. 526.
 Putter, E. 270.
- R**adlkofer, L. 479, 527.
 Rahn, O. 223.
 Ramaley, F. 479, 527.
 Ramarn, E. 48.
 Rant, A. 476.
 Rasmuson, H. 589.
 Rasmusson, J. 589.
 Raum, J. 475.
 Raunkiaer, E. 46.
 Record, S. J. 41, 474.
 Regnier, R. 480.
 Reinau, E. 269, 654.
 Renner, O. 524.
 Reverdin, L. 44.
 Rexhausen, L. 524, 589.
 Richards, H. M. 474.
 —, H. W. 44.
 Richet, Ch., et Cardot, H. 475, 476.
 Ricken, A. 525.
 Rickett H. W. 525.
 Riehm, E. 592.
 Rietz, G. E. du 524.
 Rigg, G. B., and Thompson, T. G. 475.
 Rigotard, M. 527.
 Rippel, A. 350, 654.
 Rock, J. F., 526.
 Röhmman, F. 175.
 Rocmer, T. 528.
 Rohlf's, H. 528.
 Romell, L. G. 111, 588.
 Rose, D. H. 480.
 —, Kraybill, H. R., and Rose, R. C. 475.
 —, R. C. 475.
 Rosen, F. 589, 591.
 Rosenbaum, J., u. Sando, Ch. E. 525, 528.
 Rosenthaler, I. 43.
 Roß, H., u. Boshart, K. 176.
 Rost, E. 352.

- Roth, A. 47.
 Roux, W. 588.
 Rübel, E. 269.
 Rueß, J. 351.
 Rumbold, C. 523.
 Ryx, G. von 592.
- S**abalitschka, T. 352.
 Sahni, B. 526.
 Sakamura, T. 522.
 Salisbury, E. J. 524.
 Salkowski, E. 270, 590, 592.
 Salmenlinna, S. 589.
 Salmon, C. E. 526.
 Sampson, H. C. 475.
 Samuelsson, G. 591.
 Sande Bakhuyzen, H. L., van de 43, 523.
 Sando, Ch. E. 525, 528.
 Sanner, F. W. 476, 477, 480.
 Sántha, L. 525.
 Sargent, C. S. 479.
 Sasner, M., u. Haerdtl, H. 589.
 Savelli, R. 526.
 Sayre, Z. D. 589.
 Schäckel, A. 588, 591.
 Schaede, R. 588, 590.
 Schaffnit, E. 477, 480.
 —, u. Lüstner, G. 47.
 Schanz, F. 110, 523.
 Schaxel, J. 41, 109.
 Schellenberg, G. 111, 479.
 Schenck, E. 45.
 Schertz, F. M. 479.
 Schierlinger, L. 176.
 Schindler, H. 48.
 Schips, M. 653.
 Schlechter, R. 47, 655, 656.
 Schley, E. O. 589.
 Schmidt, A. 590.
 —, E. W. 223.
 —, G. 223, 271.
 —, J. 589.
 —, W. 47.
 Schmitz, H. 477.
 Schneider, C. 46.
 Schneidewind, W., Meyer, D. u. Münster, F. 656.
 Schröder, B. 479.
 —, H. 110, 111, 589.
 Schubert, O. 111.
 Schüepf, O. 41, 523.
 Schürhoff, P. N. 111, 655.
 Schulz, A. 224.
 —, F. N. 43.
 Schulze, P. 48.
- Schuster, J. 528.
 Schwarz, E. 590.
 Schwede, R. 522.
 Schweizer, J. 45.
 Seeliger, R. 109, 112.
 Seifriz, W. 524.
 Setchell, W. A., and Gardner, N. L. 590.
 Severini, G. 525.
 Seward, A. C. 47.
 Sharp, L. W. 478.
 Shaw, W. R. 590, 592.
 Sherff, E. E. 655.
 Shimbo, I. 480.
 Shirley, J. J. 45.
 Shull, C. A. 523.
 Sieben, H. 176.
 Siebert, A. 589.
 Sierp, H. 222.
 Simon, J. 352.
 —, S. V. 593.
 Simons, H. 223.
 Sinnott, E. W. 475.
 Skupiński, F. N. 476.
 Small, J. 591.
 Smith, E. Ph. 528.
 —, R. S. 474.
 —, R. W. 525.
 Snow, L. M. 522.
 Söderberg, E. 111, 588.
 Söhngen, N. L. 176.
 Sölla, R. F. 479.
 Solla, R. F. 653.
 Spengler, H. 41, 46.
 Sperlich, A. 222.
 Spoehr, H. A. 44, 474.
 Spratt, A. V. 528.
 Sprecher, A. 526.
 Stäbfelt, M. G. 43.
 Stachelin, M. 110.
 Stakman, E. C., and Levine, M. N. 477.
 Stapp, C. 270.
 Steil, W. N. 478.
 Steinberg, R. A. 477.
 Steinecke, F. 47.
 Steiner, J. 45, 478.
 Stephenson, T., und T. A. 526.
 —, T. A. 526.
 Stern, K. 43, 269.
 Stevens, F. L. 477.
 —, and Dalby, N. 477, 480.
 Stewart, E. G. 43.
 Stift, A. 528.
 Stoklasa, J. 654.
 Stoller, J. 47.
 Stomps, T. J. 524.
 Stopes, M. C. 527.

- Stoppel, R. 43. 654.
 Stout, A. B. 475.
 Streicher, M. 111.
 Stutzer, A. 528.
 Süssenguth, A. 656.
 —, K. 654.
 Svanberg, O. 42, 110, 111, 175, 476, 588.
 Svensson, J. 591.
 Sydow, H. 528.
 —, u. P. 45. 525.
 —, P. 45. 525.
- T**alma, E. G. C. 43.
 Tanaka, T. 477.
 Tausz, J., u. Peter, M. 45. 48.
 Taylor, A. M. 525.
 —, R. H. 523.
 Tedin, H. 589.
 Tehon, L. R. 477.
 Tengwall, T. A. 591.
 Thaxter, R. 477.
 Theißen, F. 45.
 Thompson, T. G. 475.
 —, W. P. 474.
 Thomson, J. A. 43.
 Tiegs, E. 223.
 Tiffang, H. 476.
 Tischler, G. 175.
 Tison, A. 526.
 Tjèbbes, K., en Kooiman, H. P. 44.
 Toepffer, A. 224.
 Trabut, L. 525.
 Transeau, E. N. 475, 476.
 —, and Tiffang, H. 476.
 Trascewski, C. F. von 175.
 Troll, W. 176.
 Trumbull, R. S. 41.
 Tschermak, E. 44, 110, 475.
 Tubeuf, C. von 351.
- Ü**bisch, G. von 351.
 Ulbrich, E. 591.
 Ulehla, V. 523.
 Ursprung, A., u. Blum, G. 110, 523.
- Valeton, T. sr. 271.
 Verkade, O. E., u. Söhngen, N. L. 176.
 Verzár, F., u. Bögel, J. 654, 655.
 Vestal, A. G. 479.
 Vierhapper, F. 47.
- Vorbuchner, K. 224.
 Vries, E. de 110.
- W**aal, J. J. de 654.
 Waentig, P., u. Gierisch, W. 112.
 Wagner, A. 588.
 Waksman, S. A. 45.
 —, and Curtis, R. E. 45, 476.
 Walker, L. B. 477.
 —, Z. B. 590.
 Walster, H. L. 475.
 Walter, H. 654, 655.
 Walther, J. 656.
 Wangerin, W. 44, 47, 591.
 Warburg, O. 175, 654.
 Warén, H. 351, 590.
 Warming, E. 479, 591, 656.
 Warnstorf, C. 271.
 Waterman, W. G. 475.
 Weatherwax, P. 44, 474, 479.
 Weaver, J. E., and Mogensen, A. 475.
 Weber, F. 350, 654.
 Weese, J. 223.
 Weghorst, J. H. 523.
 Weir, J. R. 475.
 Weiss, F. 522.
 Weiß, A. 654.
 Welten, H. 111.
 Westerdijk, J. 45, 47.
 Wettstein, F. von 44, 351.
 —, R. 527.
 Wichers, L. 222, 654.
 Wiedemann, E. 473.
 Wieland, G. R. 526.
 Wiesner, J. 588.
 Wilhelmii, H. 522.
 Will, H. 223.
 Wille, N. 269, 270, 271, 272.
 Wilson, O. T. 590, 592.
 Winkler, H. 223.
 Winterstein, E. 43, 110.
 Wisselingh, G. van 223, 524, 580.
 Witte, H. 44.
 Wöber, A. 475, 589, 592.
 Wohlgemuth, J. 175.
 Woker, G. 175.
 Wolk, P. C. van der 110.
 Wollenweber, H. W. 351.
 Wolley-Dod, A. H. 527.
 Woo, M. L. 479.
 Wright, G. 478.
 Wünsche, O. 527.
- Y**ampolsky, C. 524.
 Yendo, K. 476.

Zade, 591.
Zahlbruckner, A. 351.
Zellner, J. 110, 269, 479, 523.
Zenari, S. 527.
Zinz, A. 352.
Zörnig, H. 528.

VI. Personalmeldungen.

Boas, Fr. 480.
Guttenberg, H. von 48.
Hansen, Adolph, 480.
Küster, E. 656.

Montfort, C. 656.
Noack, Konrad 592.
Pfeffer, W. 48.
Renner, O. 352.
Stahl, E. 48.
Stomps, Th. J. 48.
Tröndle, A. 176.

VII. Notizen.

Abgabe von Sonderabdrücken al-
logischer Arbeiten 528.



ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 1

MIT 24 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

Inhalt des ersten Heftes.

I. Originalarbeit.

Seite

- H. Burgeff, Über den Parasitismus des *Chaetocladium* und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. Mit 24 Abbildungen im Text und Tafel I 1

II. Besprechungen.

- Stomps, Th. J., Gigas-Mutationen mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl 36
- Sterzel, J. T., Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz 39

III. Neue Literatur 41

IV. Personalnachrichten 48

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Die Lieferung meiner Verlagswerke erfolgt ab 23. Jan. 1920 mit nachstehenden Preiszuschlägen:

1. Teuerungszuschlag des Verlags
für die bis Ende 1916 erschienenen Werke 100%
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke 50%
für die 1919 erschienenen Werke 25%
2. Teuerungszuschlag der liefernden Buchhandlung.

Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet

Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Jena

Gustav Fischer, Verlagsbuchhandlung.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Simon Newcomb's Astronomie für Jedermann. Eine allgemeinverständliche Darstellung der Erscheinungen des Himmels. Nach der Übersetzung von F. Gläser, bearbeitet von Prof. Dr. **R. Schorr**, Direktor, und Prof. Dr. **K. Graff**, Observator der Hamburger Sternwarte. Dritte Auflage. Mit einem Titelbild, 3 Tafeln, 3 Sternkarten und 79 Abbildungen im Text. (XII, 385 S. 8^o.) 1920. Preis: fest brosch. 9 Mark. geb. 13 Mark.

Inhalt:

- | | |
|---|--|
| I. Teil: Der Himmel und seine Bewegung. | IV. Teil: Die Planeten und ihre Trabanten. |
| II. Teil: Die astronomischen Instrumente. | V. Teil: Kometen und Meteore. |
| III. Teil: Sonne, Erde und Mond. | VI. Teil: Die Fixsternwelt. |

Über den Parasitismus des Chaetocladium und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen.

Von

H. Burgeff.

Mit Tafel I und 24 Abbildungen im Text.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die Feststellung der Heterocaryose bei den Mucorineen¹ legte die Frage nach der Verbreitung der Erscheinung nahe. Die Verhältnisse bei den parasitischen Mucorineen, insbesondere bei dem durch die klassischen Arbeiten Brefelds bekannten Chaetocladium, zeigten Momente, die zunächst eine zytologische Untersuchung des Pilzes und seiner merkwürdigen Mucorgallen wünschenswert erscheinen ließen.

Bei Beginn der Infektion legt sich, nach Brefeld², der Keimschlauch der Chaetocladiumspore einer Hyphe des Mucor an, schwillt an der Berührungsstelle und tritt nach Auflösung der aneinanderstoßenden Membranen in offene Kommunikation mit dem Mucormycel.

Eine solche offene Kommunikation zwischen zwei ganz verschiedenen, noch dazu polyenergidigen Pilzen gab zu denken; wie mochten sich Plasma und Kerne der feindlichen Organismen an der Verbindungsstelle verhalten?

Chaetocladium war mir aus früheren Kulturen wohl bekannt. Bereits in den ersten Auslagen von Pferdemit, die im Februar 1919 in Geisenheim vorgenommen wurden, erschien ein Chaetocladium neben Piptocephalis auf den wachsenden Mucorineen. Nach der Isolierung wurde es mit den aus der Literatur bekannten Formen verglichen.

¹) Burgeff, H., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze. Flora. 1914. N. F. 7, 259.

²) Brefeld, O., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig. 1872. 1, 32—33.

Chaetocladium spec. erinnert weitgehend an *Chaetocladium* *Brefeldi* (Van Tieghem und Le Monnier [*Ch. Jonesii* Brefeld]) unterscheidet sich im fixierten Zustand durch größere Konidien (4,5—6,2 μ gegen 1,8—3,3 μ bei *Ch. Brefeldi*) und hat kürzere, weniger haarähnliche, sterile Trägerspitzen.

Es gedeiht zum Unterschied von *Ch. Brefeldi* saprophytisch auf Malzextraktagar sehr verschiedener Konzentration und entwickelt dichte Rasen von fruktifizierenden Lufthyphen. Parasitisch wächst es auf verschiedenen Mucorineen, so *Mucor mucedo*; *Thamnidium elegans* und *Rhizopus nigricans*, verändert sich aber bei dem Wuchs auf letzterem nicht in der Farbe, wie Brefeld dies bei *Ch. Brefeldi* beobachtet hat. Physiologisch verhält es sich also ähnlich wie das *Chaetocladium* »*Fresenianum*« Brefelds¹ (*Chaetocladium Jonesii* Fresenius), mit dem es aber morphologisch keine Ähnlichkeit hat.

Bringt man eine Spore auf einen Malzextraktagar (2% + 5% Saccharose), so vergrößert sie ihr Volumen, wirft dabei die sie umschließende Sporangienhaut ab und keimt dann mit einem Keimschlauch, der sich verzweigt und einzelne Äste unter das Substrat entsendet, während andere an der Oberfläche weiterwachsen.

Der Wuchs ist ein bedeutend langsamerer, wie der anderer Mucorineen. In 5 Tagen hat das Mycel unter dem Substrat einen Durchmesser von 25—27 mm erreicht, auf dem Substrat ist das Wachstum des Oberflächenmycels mit 11 mm Durchmesser fast stehen geblieben. Dafür sind von ihm ausgehend zahlreiche Lufthyphen (Stolonen, Träger) entwickelt, die einen Kreis von etwa 40 mm Durchmesser bilden.

Diese Stolonen wachsen vom Substrat zunächst aufwärts, neigen sich dann, in radialer Richtung fortwachsend, ihm zu und berühren es, um dann wieder aufwärts und weiter zu wachsen. An den Berührungsstellen erzeugen sie rhizoidenähnliche verzweigte und am Ende verbreiterte Seitenzweige, die sich dem Boden anschmiegen und als aufnehmende Organe fungieren. Die Fruktifikation beginnt frühzeitig an Seitenzweigen der Stolonen und bedeckt die Kultur mit einem graublauen, locker wolligen, 3—4 mm hohen Filz. Von der zentralen

¹) l. c. S. 1.

oberflächlichen Mycelscheibe aus wächst also der Pilz mit seinen Stolonen über die ganze Platte. Das Mycel unter dem Substrat wächst langsamer nach.

Trifft *Chaetocladium* mit einem *Mucor* zusammen, so geht es zur parasitischen Lebensweise über, es werden sowohl an den *Mucor*hyphen im Substrat, wie an den Trägern die bekannten Gallen erzeugt. Die aus ihnen herauswachsenden Stolonen sind kräftiger, wie die nur saprophytisch ernährten, die Stellen parasitischer Ernährung auf der Platte sind durch stärkere und höhere Fruktifikation gekennzeichnet.

Diese Dinge sind von Brefeld ausführlich geschildert und mit wundervollen Zeichnungen erläutert, von van Tieghem und Le Monnier berichtet und ergänzt, so daß hier wohl von einer Wiederholung des einwandfrei festgestellten abgesehen werden kann. Die Entwicklungsgeschichte des Pilzes soll hier gleich im Zusammenhang mit den zytologischen Verhältnissen geschildert werden.

Methode der Untersuchung.

Als Untersuchungsobjekt diente *Chaetocladium* in Verbindung mit einem zu gleicher Zeit isolierten *Mucor mucedo*, etwas abweichender Form¹, der durch seine großen Ausmaße besonders geeignet schien. Zur Untersuchung der ersten Stadien bewährte sich am besten die Methode, die Kniep beim Studium der Schnallenfusionen der Basidiomyceten verwandte. Reine, sterile Objektträger werden in flüssigen Malzagar getaucht, wieder herausgenommen und in Schalen gelegt, wo sie, da sie an beiden Seiten mit Agar bedeckt sind, ankleben. Nach dem Erstarren des Agars werden Sporen von *Mucor* und *Chaetocladium* in entsprechender Verdünnung mit sterilem Wasser ausgesät. Das Wachstum der Mycelien wird bei umgedrehter Schale beobachtet und im gewünschten Stadium mit dem schwachen Flemmingschen Gemisch fixiert.

¹) *Mucor mucedo-dependens*. Hyphen in Kultur bis 8 cm hoch, anfänglich aufrecht, später überhängend und außerhalb des Umfanges der Kultur das Substrat berührend. An den Berührungsstellen erhabene Mycelhaufen aus keimenden Sporen. Columella groß, 150—180 μ lang, 100—150 μ breit, birnförmig mit kurzer Krause, Kristallnadeln der Sporangienwand sehr kurz. Inhalt der Columella gelblich, Sporen 8—14 μ lang, 5—9 μ breit. Stets ohne Zwergsporangien auf dem Substrat.

Die Methode hat den Vorzug, daß die jungen Gallen ganz zur Beobachtung kommen, den Nachteil, daß infolge ihrer relativen Dicke die cytologischen Details schwerer erkennbar sind.

Infolgedessen erschien es zweckmäßig, auch einfache Plattenaussaaten durch aufgegossenen heißen 3proz. Juel-Agar¹ zu fixieren, dann geeignete Stellen herauszuschneiden und die halb aus dem Agar der Platte, halb aus Juel-Agar bestehenden Blöcke nach etwa 48stündigem Verweilen in Juel, in üblicher Weise eingebettet mit dem Agar parallel zur Oberfläche der Platte zu schneiden.

Ebenso werden die Trägergallen fixiert, nur hier die Schnitte der Längsrichtung der Träger parallel geführt.

Zur Färbung erwies sich P. Mayersches Haemalaun mit und ohne Essigsäure als ungeeignet wegen der zu starken Färbung des Plasmas. Die Heidenhainsche Eisenalaun-Haematoxylinmethode war, allerdings nach mehrfach wiederholtem tagelangen Beizen und Färben und Differenzieren für bestimmte Zwecke brauchbar. Mit dem besten Erfolg wurde eine Kombination beider Methoden angewandt.

Die Schnitte kamen 24 Stunden in die Beizlösung (2,5 g Eisenoxydammonsulfat, 100 ccm Wasser), wurden abgewaschen und 24 Stunden gefärbt in alter Haematoxylinlösung (1 g Haematoxylin 10 ccm Alkohol, 90 ccm Wasser), der 5% Kalialaun zugefügt war, sodann mit Eisenalaun differenziert².

Wirts- und Parasitenkerne.

Da wir im folgenden häufig in die Lage kommen werden, Kerne des Parasiten von denen des Wirtes zu unterscheiden, wird es zweckmäßig sein, mit den Unterschieden dieser, soweit sie sich bei der Färbung ergeben, anzufangen. Vergleichen wir auf einer jungen Objektträgerkultur die Spitzen der wachsenden Hyphen von *Mucor* und *Chaetocladium* zunächst bei guter Ernährung.

¹) Der Agar wird gewogen, dann in Wasser gequollen und dem Juelschen Gemisch zugefügt, sodann durch Kochen zur Lösung gebracht und durch Watte filtriert. Aus dem erstarrten Agar geschnittene Blöcke werden unter frischem Juelschen Gemisch aufbewahrt, zum Gebrauch in genügender Menge im Reagenzglas oder Kolben erwärmt und auf die Platte ausgegossen.

²) Optische Mittel zur Untersuchung: Winkel Homog. Fluorit Imm. 1,8 mm, N. A. 1,34 mit den Compens. Ocularen; Zeiß Apochrom. Imm. 3 mm N. A. 1,4 und 2 mm N. A. 1,4 mit Compens. Ocularen, Zeichnungen sämtlich mit Zeichenapparat.

Da fällt zunächst bei verschieden langer Differenzierung auf, daß, wenn beim Mucormycel die Färbung des Plasmas vollständig zurückgegangen ist und nur noch die Kerne schwach gefärbt sind, bei *Chaetocladium* das Plasma noch starke Blaufärbung zeigt.

Dieser Umstand ermöglicht, auch ohne genaues Betrachten der Kerne und bei kleinen Hyphenfragmenten von Schnitten, die Unterscheidung der Hyphen beider Pilze. Auf den Zeichnungen wird das *Chaetocladium*plasma durch dichtere Punktierung angedeutet. (Abb. 1 a und b.)

Die Kerne beider Pilze sind sehr klein. Man unterscheidet einen stark färbbaren zentralen Teil, der bei *Chaetocladium* etwas größer ist und den man nicht ohne weiteres als Nucleolus bezeichnen kann, da er auch das Chromatin zu enthalten scheint, und eine peri-



Abb. 1. Objektträgerkultur: a=Wachsende Hyphenspitze von *Chaetocladium*. b=Wachsende Hyphenspitze von *Mucor*. 1 mm = 1,123 μ .

phere deren Färbbarkeit nur in besonderen Fällen die des Plasmas übersteigt. Bei gut genährten Kulturen ist der Durchmesser des Zentralkörpers sehr groß, so beträgt er bei den länglichen Kernen des *Chaetocladium* (Abb. 1 a) mehr als die Hälfte, bei den mehr kugeligen des *Mucor* $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ des Durchmessers. Der eigentliche Umfang des Kerns ist durch eine hyaline Zone gegeben, die sich vom Plasma abhebt, aber nur bei besonders guter Differenzierung und an günstigen Stellen beobachtet wird. Eine Kernmembran ist bei der Kleinheit der Kerne nicht sicher zu erkennen, der Umfang des Kernes wird daher auf den Zeichnungen als punktierte Linie dargestellt. Wo diese nicht sichtbar ist, kommen nur die Zentralkörper zur Darstellung. Die Spitzen der Hyphen enthalten bei beiden Mucorineen einige Kerne, die schmalere Zentralkörper aufweisen (Abb. 1 a und b),

die besonders bei *Mucor* spindelförmig gestreckt erscheinen, so daß man in ihnen wohl Teilungsformen vermuten kann. Die Neubildung scheint also in der wachsenden Spitze des Mycels vor sich zu gehen. Ob auch an anderen Stellen Teilungen auftreten, läßt sich nicht sicher entscheiden. In einiger Entfernung von der Spitze treten zuerst kleine, dann größere Vakuolen auf, die bei *Mucor* immer mehr verlängert und verschmälert zwischen sich schließlich die Hyphen der Länge nach durchlaufende Plasmastreifen übrig lassen.

Wenig gut genährte Kulturen, also dichte Aussaaten auf dünnem Nährboden des Objektträgers geben ein ganz anderes Bild (Abb. 2 a, 2 b). Man glaubt deutlich die Kernmembran zu sehen. Bei *Mucor* und *Chaetocladium* sind die Zentralkörper

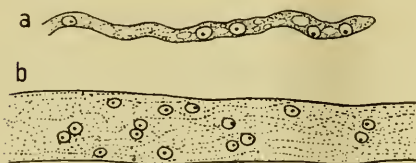


Abb. 2. Objektträgerkultur: a = *Chaetocladium*hyphne aus dichter Sporenaussaat, Hungerform. b = Stück einer *Mucor*hyphne aus dichter Sporenaussaat, Hungerform. 1 mm = 1,123 μ .

kleiner, häufig exzentrisch liegend und nukleolusartig.

Ob die Wand selbst gesehen wird, oder ob sie durch die schärfere Begrenzung des stärker lichtbrechenden Kerns in dem weniger dichten Plasma der Hungerkultur vorgetäuscht wird, wage ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls sieht man an der Verbreiterung

der Plasmabänder an den Stellen, wo Kerne in ihnen liegen, daß es sich nicht um »Schrumpfungshöfe« handeln kann, die die Zentralkörper umgeben, sondern um feste Körper (Abb. 2b). Die Kerne des *Mucor* erscheinen etwas kleiner, als die von *Chaetocladium*.

A. Die parasitische Entwicklung des *Chaetocladium*, untersucht am fixierten Material.

1. Infektion des *Mucormycels* und Entstehung der Mycelgalle.

Läßt man *Chaetocladium*-Sporen mit *Mucor*-Sporen auf derselben Platte, oder demselben agarhautüberzogenen Objektträger keimen, so eilt der rascher keimende *Mucor* im Wuchs

dem *Chaetocladium* voraus. Nach 24 Stunden bei Zimmertemperatur ($20-21^{\circ}$) sind die Mycelien des *Mucor* durch ihre starke

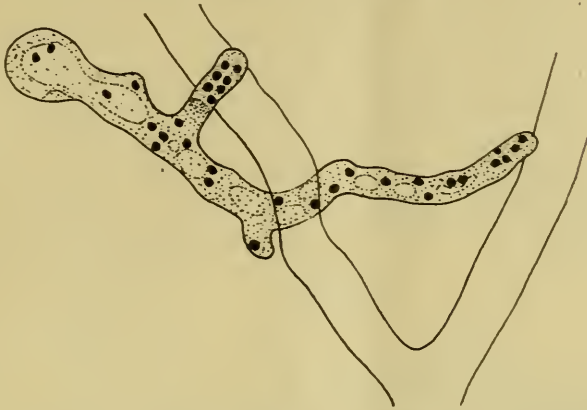


Abb. 3. Objektträgerkultur: Keimmycel von *Chaetocladium* vor der Infektion in Berührung mit dem *Mucormycel*. Am linken Infektionsast haben sich Kerne in der Hyphenspitze gesammelt, diese Ansammlung ist durch eine hyaline Zone im Plasma abgegrenzt. $1 \text{ mm} = 1,123 \mu$.

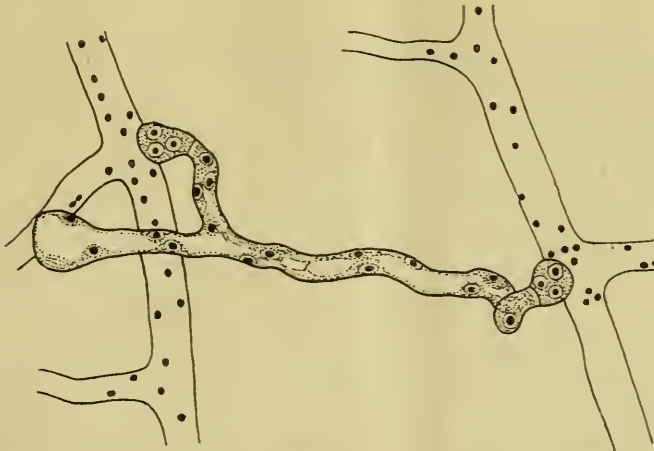


Abb. 4. Objektträgerkultur: Keimmycel von *Chaetocladium* mit zwei infizierenden Ästen nach deren Abgliederung durch die Querwand. Kerne in den Schröpfkopfzellen vergrößert, mit verkleinerten Nukleolen (oder zu Nukleolen reduzierten Zentralkörpern). $1 \text{ mm} = 1,123 \mu$.

Verzweigung kreisförmig geworden und haben einen Durchmesser von etwa 3 mm erreicht, die *Chaetocladium*-Mycete sind

erst 0,18—0,25 mm lang, unverzweigt oder mit wenigen kurzen Ästen.

Die Spitzen des Chaetocladiummycels und seiner Abzweigungen wachsen auf die Mucorhyphen zu und legen sich an sie an (Abb. 3). Diese erleiden keine Veränderung, insbesondere tritt keine Hervorwölbung auf. Man bemerkt eine Ansammlung von 3—8 Kernen in der Chaetocladiumspitze, die zunächst noch dieselbe Größe und Gestalt haben, wie die übrigen. Vor der Kernansammlung entsteht eine hyaline Zone, nach der Chaetocladiumhyphe zu eine dichtere Ansammlung von Plasma und endlich eine Querwand (Abb. 4).

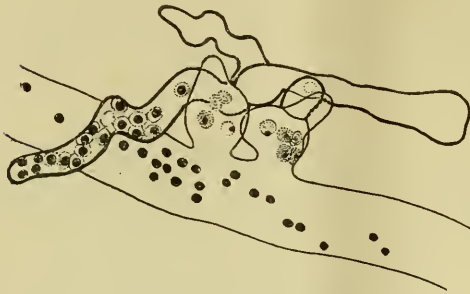


Abb. 5. Objektträgerkultur: Junge Schröpfkopfzellen nach der Fusion mit dem Mucor. Stark überfärbtes Präparat. Vergrößerte Chaetocladiumkerne mit Nukleolen in den primären Gallenzellen, die im Auswachsen begriffen. Mucorkerne in den Aussackungen der Galle nicht gefärbt. Die Kerne im Chaetocladiummycel nur teilweise gezeichnet.

1 mm = 1,123 μ .

hyalinen Hof, dessen Abgrenzung nach außen jedenfalls die Kernmembran bildet. Ihre Zentralkörper nehmen nach Bildung der Querwand an Größe ab. Nun tritt zwischen dem abgegliederten Stück des Chaetocladium und der Mucorhyphe durch Resorption einer Stelle der aneinander liegenden Wände die Fusion ein. Mit der Fusion geht eine bedeutende Änderung der fusionierenden Zelle vor sich. Sie wächst heran; die Außenschicht ihres Plasmas verliert die starke Chaetocladium eigene Färbbarkeit, das Plasma wird dicht, so daß die Kerne nur bei langer Färbung und starker Differenzierung

zurückzuführen ist. Die dem Mucor anliegende Hyphenspitze wird also mit verhältnismäßig vielen Kernen beschickt und abgegliedert. Brefeld hat diese Abgliederung durch eine Wand nicht beobachtet, was wohl auf die seinerzeit weniger vollkommenen Hilfsmittel der Untersuchung zurückzuführen ist.

Die Kerne im abgegliederten Stück haben sich abgerundet. Sie zeigen einen deutlichen

zu beobachten sind. Sie sind stark gewachsen und haben an Färbbarkeit zugenommen. Das Chromatin scheint in das Kernplasma übergegangen. Der ehemalige Zentralkörper ist noch weiter verkleinert und entzieht sich häufig der Beobachtung. Er macht jetzt den Eindruck eines Nukleolus (Abb. 5). Die abgegliederte Zelle, die wir die Gallenzelle nennen wollen, sitzt jetzt scheinbar am Mucormycel. Der Übergang der Mucorwandung in die ursprünglich von *Chaetocladium* erzeugte ist nicht mehr bemerkbar.



Abb. 6. Objektträgerkultur: Aus einer Hungerkultur (dichte Aussaat auf dünner Agarschicht). *Chaetocladium*-Kernmycel nach der Infektion. In den jungen Gallenzellen *Chaetocladium* und Mucorkerne. Beginn des Auswachsens der Galle.

1 mm = 1,123 μ .

Die Gallenzelle schwillt blasig an und bekommt eine Anzahl

von Auftreibungen, die zu kurzen keuligen oder schlauchförmigen Hyphen werden, auch wieder blasenförmig anschwellen können. Sowohl in der primären Galle, wie in ihren Auftreibungen bemerkt man bei vorsichtiger Differenzierung neben den dicken, meist länglichen *Chaetocladium*-Kernen kleinere, runde, schwerer färbbare Kerne mit sehr kleinen Zentralkörpern oder Nukleolen.



Abb. 7a. Objektträgerkultur: Aus einer Hungerkultur (dichte Aussaat auf dünner Agarschicht). Weiterfortgeschrittenes Stadium. Kerne im *Chaetocladium* nicht gezeichnet. 1 mm = 1,123 μ .

Bei schlecht ernährten (dicht ausgesäten) Kulturen (Abb. 6, 7a) unterscheiden sie sich nicht von den Mycelkernen des *Mucor*. Bei gut ernährten (Abb. 7a) sind die Zentralkörper der hier weniger häufigen Mucorkerne viel größer. Bilder, wie Abb. 6, lassen

die Herkunft der kleinen Gallenkerne nicht zweifelhaft erscheinen, sie sind aus dem Mucormycel eingewanderte Mucorkerne, die mit der Einwanderung ihre Struktur etwas geändert und ihre Färbbarkeit teilweise verloren haben.

Ihre vorzugsweise periphere Lagerung in den Spitzen der Gallenzweige läßt bereits darauf schließen, daß sie dort beim Wachstum der Galle wesentliche Funktionen zu erfüllen haben und Teilungen unterliegen, während das bei den ebenfalls in die Verzweigungen der Galle einwandernden (Abb. 8) und zentral



Abb. 7b. Schnitt durch Chaetocladiummycel, junge Gallenzelle und Mucorhyphle. In der Gallenzelle zwei Chaetocladiumkerne mit dichter Peripherie oder von Chaetocladiumplasma umgeben, in den wachsenden Spitzen Mucorkerne, auf der linken Seite Kerne nach der Teilung. Ferner drei Kerne von unsicherer Zugehörigkeit. Mucorhyphle schlecht differenziert. 1 mm = 0,73 μ .

gelagerten Chaetocladiumkernen nicht nachgewiesen werden kann. Die eigentümliche opake Färbung der Chaetocladiumkerne scheint daher zu rühren, daß sie von einer zwar dünnen, aber dichten Protoplasmahaut umgeben sind. Auf Abb. 7a, die nach einem Schnitt und unter Verwendung der 2 mm Apochromatimmersion gezeichnet ist, sieht man den hellen Kern sich rund von der dunklen Umgebung abheben. Daß ein artfremder Kern sich im Plasma des Wirts mit einer Haut eigenen Plasmas umgibt, wäre nicht verwunderlich. Die ungewöhnliche Größe

und Form der *Chaetocladium*-kerne in der Galle wäre damit verständlich.

In etwas älteren Stadien erscheint der Inhalt der Galle durch Vakuolen gelockert. Die wachsenden Endglieder der Zweige enthalten beide Arten von Kernen, doch nicht immer in einem bestimmten Verhältnis miteinander gemischt. Es überwiegen manchmal *Mucor*- (Abb. 12a), manchmal *Chaetocladium*-kerne (Abb. 12b). Ihre Differenzierung ist jetzt gleichmäßiger, sie führen beide einen anscheinend normalen Nukleolus und in Körner verteiltes Chromatin. Die *Chaetocladium*-kerne unterscheiden sich

durch ihre mehr als doppelte Größe und meist zentrale Lagerung, die *Mucor*-kerne finden sich hauptsächlich in der Peripherie der Gallenblasen.

In der Nähe der Fusionsstellen mit der *Mucor*-hyphe sieht man, besonders bei älteren Gallen, häufig größere Ansammlungen der *Mucor*-kerne, die den normalen *Mucor*-Myzelkernen ähneln, sie sind aus dem *Mucor*-mycel eingewandert und degenerieren.

Die in der Galle häufigen Eiweißcrystalloide scheinen aus degenerierenden Kernen zu entstehen. Genauer wird die Erscheinung bei den Trägergallen besprochen werden, wo sie häufiger beobachtet wird¹.

¹) In manchen Fällen findet man den *Chaetocladium*-kernen ähnliche längliche

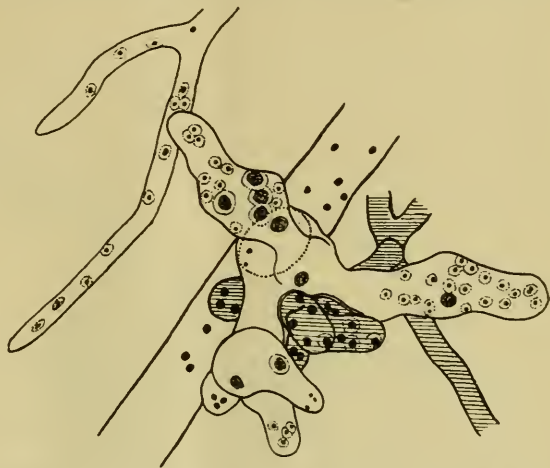


Abb. 8. Objektträgerkultur: *Mucor*-hyphe mit weiter entwickelter, von *Chaetocladium* ungewöhnlich schwach umwachsener Galle. Stark überfärbt. *Chaetocladium*- neben *Mucor*-kernen in die Sprossungen der Galle hineinwandernd. Daneben Saughypphenspitze des *Mucors* mit denen in der Galle ähnelnden Kernen aus demselben Präparat.

1 mm = 1,123 μ .

Während des Wachstums der Galle hat sich auch das ursprüngliche Chaetocladiummycel verzweigt, die Zweighyphen wachsen zwischen den Gallenzweigen hindurch, es kommt sowohl mit den Mucorhyphen, wie auch seltener mit einzelnen Ästen der Galle zu neuen Fusionen, bei denen jedesmal ein neuer Teil des Chaetocladiummycels abgegliedert zu einem Teil der Galle wird und Chaetocladiumkerne in diese hineingelangen. (Abb. 9.) Bei der weiteren Entwicklung der Galle treten Fusionen nur noch selten auf.

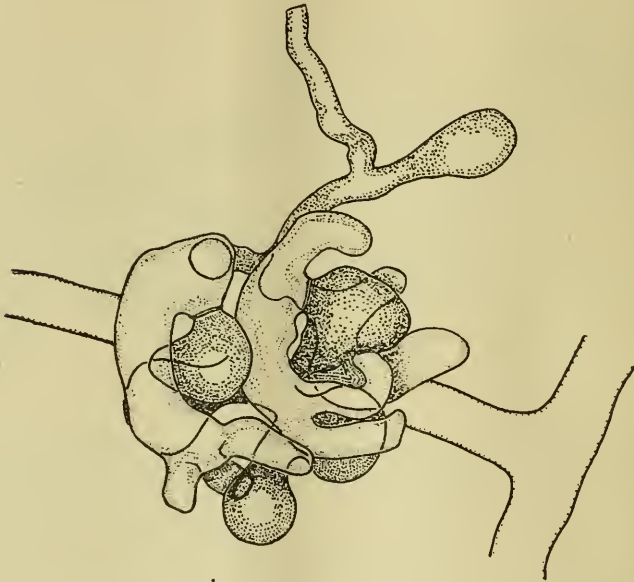


Abb. 9. Objektträgerkultur: Ältere Galle mit fünf Austreibungen, von denen drei durch sekundäre Infektion entstanden sind. Die chaetocladiumeigenen Trennungswände sind doppelt gezeichnet. 1 mm = 1,123 μ .

Das durch die parasitische Lebensweise gekräftigte Chaetocladium wächst mit stärkeren Hyphen bogig oder hackig um die keuligen oder blasigen, sich immer weiter verzweigenden Gallenteile herum und legt sich dicht an diese an. Es entstehen Klumpen, die jedoch eines deutlichen Nukleolus entbehren, meist auch größer sind wie die Chaetocladiumkerne (Abb. 12, g). Ob sie aus degenerierenden Mucor- oder Chaetocladiumkernen hervorgehen, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden.

dicht verfilzte, bis 0,5 mm große blumenkohlähnliche Gallen an der Oberfläche des Substrats, an denen man bei äußerlicher Betrachtung die Zugehörigkeit der Hyphen zur Galle oder zu *Chaetocladium* nicht leicht unterscheiden kann. Erst im Schnitt kann man die Elemente sicher voneinander trennen. In der älteren Galle trifft man einzelne Hyphen von *Chaetocladium*, die durch sehr stark färbbaren Inhalt eiweißähnlicher Stoffe und besonders im Zellsaft liegende bläschenförmige Eiweißgebilde

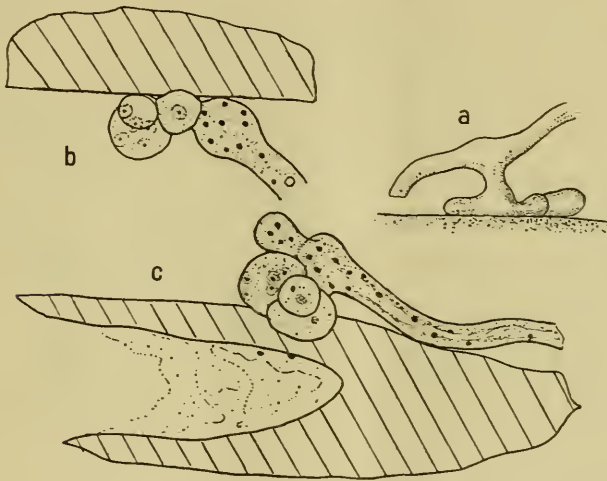


Abb. 10. a = *Chaetocladium*-Lufthyphie an der Wand eines Trägers, Apressorien bildend. 1 mm = c. 3 μ . b = Schnitt durch den Träger mit anliegenden Schröpfkopfzellen und der von ihnen durch eine Wand getrennten *Chaetocladium*-Lufthyphie; vor der Fusion mit dem Träger. c = Dasselbe, ein Keil aus der Trägerwand herausgeschnitten. 1 mm = 1,5 μ .

ausgezeichnet sind. Sie lösen sich aus dem dichten Gallengeflecht und gelangen zur Fruktifikation in der von Brefeld beschriebenen Weise.

2. Die Infektion des Mucorträgers und die Entwicklung der Trägergalle.

Da sich die Infektion des Trägers in der Luft abspielt, ist die Beobachtung ungleich schwerer, als bei dem im Substrat verlaufenden Mycel. Bei direkter Beobachtung lassen sich bloß

schwache Systeme benutzen. Für die Feststellung der feineren Vorgänge bedarf es des Fixierens und Schneidens. Schnitte geben aber keine so übersichtlichen Bilder, auch ist ihre Herstellung mit Schwierigkeiten verknüpft, sofern die Schnittebene mit der Längsrichtung der Mucorträger zusammenfallen soll, zumal eine Orientierung der Träger vor dem Einbetten, ohne sie zu beschädigen, nicht möglich ist, und ein Stück der ganzen Kultur geschnitten werden muß.



Abb. 11. Annähernd tangentialer Schnitt durch die Basis einer Trägergalle. Rechts angeschnittener Träger. Die von dem Träger in die Galle führenden Fusionslöcher offen liegend. Fensterplatte. In den Austreibungen der Gallenzelle Chaetocladiumkerne und Mucorinkristalloide. Mucorkerne nicht gefärbt. In den die Galle umklammernden Chaetocladiumhyphen sehr zahlreiche Kerne und Eiweißbläschen.
1 mm = 2,246 μ .

Die relativ dicken Luftstolonen des Chaetocladium entsenden feine Seitenzweige, die mit den Trägern in Berührung kommend, sich an diese anlegen. Meistens tritt sofort eine Verzweigung auf (Abb. 10a). Die Fusion erfolgt in der gleichen Weise nach Abgliederung von Hyphenstücken des Chaetocladiums meist gleichzeitig an mehreren Stellen des Trägers. Einfachere Verhältnisse (Abb. 10b und c) sind seltener.

Die primären Gallenzellen haben sehr dichtes undurchsichtiges Plasma, in manchen Fällen sind aber die vergrößerten *Chaetocladium*-kerne mit ihren kleinen Nukleolen deutlich sichtbar. (Abb. 10, b, c.) In älteren Stadien (Abb. 11) sind primäre Galle und die sekundären Zweige stärker vakuolisiert und vollkommen durchsichtig. Die zahlreichen Vakuolen enthalten im lebenden Zustande teilweise Öl, das beim Einbettungsverfahren verschwindet. Von Kernen sind mit mittleren Systemen (bis zur gewöhnlichen Immersion) nur die mehr vereinzelt, vergrößerten *Chaetocladium*-kerne deutlich erkennbar, während sich die kleineren Mucorkerne nur mit der Apochromatimmersion, 2 mm, Num. Ap. 1,4 sicher feststellen lassen. Auch hierbei scheinen Teilungsstadien zuweilen der Beobachtung zu entgehen.

Die sich den Gallenschläuchen anschmiegenden *Chaetocladium*-hyphen sind voll von den stark gefärbten Zentralkörpern zahlreicher Kerne. Es bedarf hier nicht einmal der stärkeren Plasmafärbung bei *Chaetocladium* zur Unterscheidung zwischen seinen Elementen und denen der Galle.

Die Lufthyphen des *Chaetocladium*, sowie alle erstarrten Teile des Pilzes in der Galle enthalten außer den Kernen die schon genannten bläschenförmigen Gebilde, die wenigstens teilweise sicher im Zellsaft liegen¹.

Bei der Trägergalle gehen die Mucorkerne in der Galle aus Mucorträgerkernen hervor, während sie bei der Mycelgalle von Mucormycelkernen herkommen. Die Trägerkerne sind nun aber, wie auch bei anderen Mucorineen (*Phycomyces*) etwas verschieden von denen des Mycels, oder differenzieren sich wenigstens verschieden unter dem Einfluß der in den Träger hineingepropften Reservestoffmassen. Sie zeigen gröbere Chromatinkörner und zuweilen keinen deutlichen Nukleolus.

Diese Eigenschaften schwinden beim Übergang in die Galle (Abb. 13). Zwei neue Kernformen treten auf. Das Chromatin vereinigt sich um den Nukleolus zum Zentralkörper, oder bleibt

¹ Gefärbt ist bei ihnen nur die Peripherie, das Innere scheint aus einer wesentlich dünneren oder beim Einbettungsverfahren löslichen Masse zu bestehen. Bei schlechter Fixierung zeigen die Eiweißbläschen oft Dellen. Ihre Entstehung aus degenerierenden Kernen des *Chaetocladium* ist ebensowohl möglich wie die der im folgenden beschriebenen Kristalloide aus den Mucorkernen.

in feinerer Verteilung um den Nukleolus, so bei den beim Wachstum der Gallenhyphenspitzen beteiligten Kernen. An Mitosen erinnernde Bilder (Abb. 12, c) sind nicht selten.

Die andere Sorte ist in einer Art von eiweißartiger Degeneration begriffen. Man beobachtet ihren eckigen Nukleolus in allen Übergängen mit den vom Haematoxylin stark gefärbten Eiweißkristalloiden. Außer den später eingewanderten Trägerkernen scheinen auch Abkömmlinge der sich vermehrenden

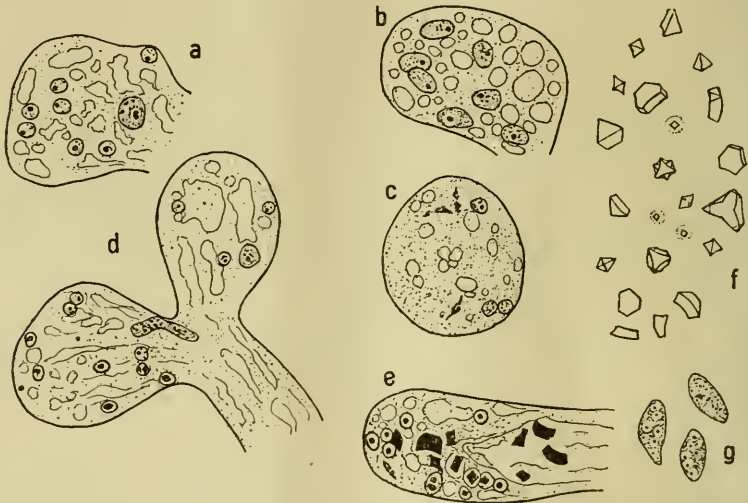


Abb. 12. Schnitte: a = Mucorkerne und Chaetocladiumkerne in einer Gallenblase. b = Chaetocladiumkerne in einem Teil der Galle. c = in Teilung begriffene Mucorkerne. d = verzweigter Teil der Galle mit normalen und degenerierenden Mucorkernen. e = Austreibung an einer älteren Galle mit Mucorkernen und den vielleicht aus ihnen bei der Degeneration entstehenden Kristalloiden. f = Mucorin-Kristalloide. g = Degenerierende Kernmassen unbestimmter Zugehörigkeit. 1 mm = 0,97 μ .

Gallenspitzenkerne dieser Umwandlung zu verfallen. Am deutlichsten läßt sich das an einzelnen, besonders stark mit Kristalloiden gefüllten Gallenhyphen beobachten (Abb. 12, e). An der Spitze der Hyphe sieht man wenige Mucorkerne mit auffallend eckigen Zentralkörpern, eine Mitose, und nach hinten zahlreiche kleinere und größere Kristalloide, die zum Teil noch vom Kernplasma umgeben scheinen.

Kristalloide¹ liegen auch zahlreich im infizierten Mucor-träger und besonders an den Fusionsstellen, wo sich eine dichtere Plasmaansammlung im Träger befindet. Manche Träger bleiben infolge frühzeitiger starker Infektion kurz, die Sporangienbildung unterbleibt; in solchen können die Kerne auf Kosten der Kristalloide vollständig verschwunden sein.

Die *Chaetocladium*-kerne liegen meist einzeln in der Mitte der Gallenbläsen, wie auch in den inneren Teilen der Galle. Ihre Teilung ist nicht mit Sicherheit zu beobachten. Bilder, wie sie der untere der beiden *Chaetocladium*-kerne auf Abb. 12, d, gibt, könnten als Mitose gedeutet werden.

Chaetocladium-kerne dringen nie durch die Fusionsstelle in den Mucor-träger ein. Die Degeneration der Mucor-kerne im Träger hat innere Ursachen oder

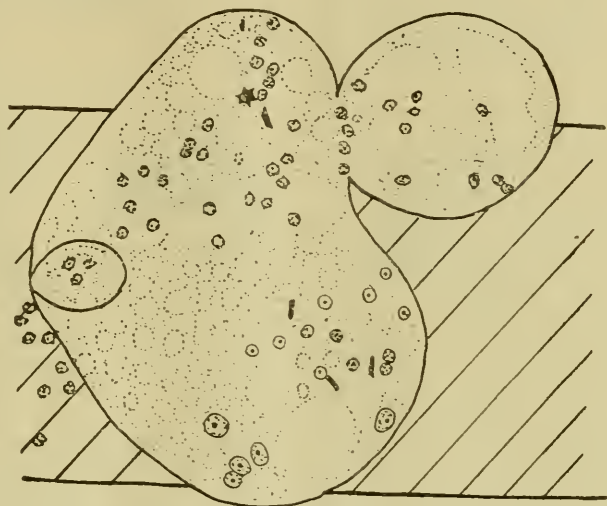


Abb. 13. Träger mit angeschnittener junger Galle. Einwanderung der Trägerkerne in die Galle. *Chaetocladium*-kerne und metamorphe Gallenmucorkerne. Kristalloide. 1 mm = 1,123 μ .

ist durch Toxine oder Stoffwechselprodukte des *Chaetocladium* bedingt.

Die Stelle der Fusion beansprucht an älteren Gallen noch in anderer Beziehung Interesse. Die Lösung der zusammenstoßenden Wände findet bei der Trägerinfektion nicht auf der ganzen Fläche statt, sondern es bleiben schmale brückenförmige

¹) Diese mit Hämatoxylin stark gefärbten, nicht doppelbrechenden Kristalloide aus einer eiweißartigen Substanz, dem »Mucorin«, bestehend, hat van Tieghem (Ann. Sc. Nat. 6. série, Bot. T. I (1875), p. 24 ff.) von vielen Mucorineen beschrieben. Nur erscheinen sie bei dem vorliegenden Objekt noch bedeutend vielgestaltiger.

Reste der Trägerwand zwischen den Fusionslöchern stehen. Diese Brücken werden stark verdickt und färben sich sehr dunkel, so daß kleinere fensterförmige oder größere siebplattenähnliche Gebilde entstehen, die der Wand vielleicht die nötige Festigkeit geben, die großen und schweren Gallengebilde zu tragen. In ähnlicher Weise werden auch die nach innen gerichteten Falten der Gallenwand zwischen den basalen Teilen der Gallenblasen teilweise strebenähnlich verdickt. Bei jungen Gallen ist der Übergang zwischen verdickten und nicht verdickten Teilen der Wand ein allmählicher, bei älteren scheinen beide scharf begrenzt (Abb. 11).

Die Wiederholung der Infektionsvorgänge ist an den Träger-

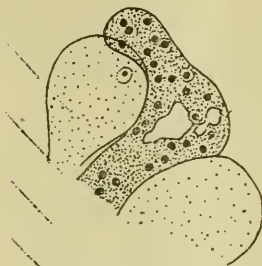


Abb. 14.



Abb. 15.



Abb. 16.

Abb. 14. Schnitt: Stadium vor sekundärer Infektion an der Trägergalle.
1 mm = 1,123 μ .

Abb. 15. Schnitt: Beginn der Wandbildung.

Abb. 16. Schnitt: Doppelte Infektion; rechts vor der Membranbildung, links Membran gebildet, Plasma zurückgewichen. 1 mm = 1,123 μ .

gallen weniger häufig als an den jungen Mycelgallen, doch kommt sie hier und da in etwas modifizierter Form auch an alten Gallen vor.

Eine der hackenförmigen, eine Gallenblase umwachsenden Hyphen (Abb. 14), sammelt Kerne in der Spitze an (Abb. 15). Die Spitze ist mit mehr durchsichtigem Plasma gefüllt. Die Zentralkörper der Kerne erscheinen zunächst ein wenig vergrößert. An der Grenze der hyalinen Zone erfolgt die Wandbildung, die das Spitzenstück des Chaetocladiumschlauchs abschneidet (Abb. 15 und 16). Etwas später werden die Wände zwischen der abgegliederten und der Gallenzelle an meist eng

begrenzter Stelle gelöst, die Fusion tritt ein (Abb. 17). Die *Chaetocladium*kerne wandern in die Gallenblase (Abb. 18).

Die abgegliederte Zelle wächst nun anscheinend nicht mehr aus, die Sache verhält sich also etwas anders, als bei der primären Infektion. Es dürfte darauf

ankommen, neue *Chaetocladium*kerne in die Galle hineinzuschaffen. Die eingewander-

ten *Chaetocladium*kerne sehen auch etwas anders aus, als die bei der primären Infektion ausgestoßenen. Sie haben meist eckige

Form und die dem exzentrischen Zentralkörper oder Nukleolus gegenüberliegende Seite scheint stark gefärbt. Das Bild auf Abb. 19 deutet auf eine mehrfach wiederholte Gliederung an der *Chaetocladium*hyph, die Trennungswände zwischen *Chaetocladium* und der Galle sind nur unvollkommen perforiert.

Abb. 19. Schnitt: Doppelte Abgliederung von Teilen des *Chaetocladium*mycels; lokal begrenzte Lösung der Fusionswand. 1 mm = 1,123 μ .

aus den vergrößerten und erstarkten Gallen lösen sich auch hier wieder dicke *Chaetocladium*hyphen los, deren Seitenzweige fruktifizieren. Durch ihr, zu dichten längsverlaufenden Bündeln fädiger Massen zusammen-

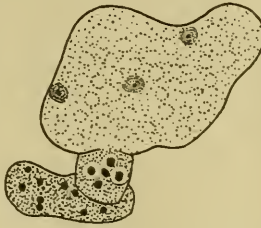


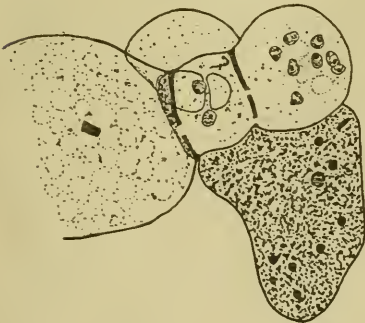
Abb. 17.

Abb. 17. Schnitt: Fusion der Schröpfkopfzelle bei sekundärer Infektion. Einzelne *Chaetocladium*kerne in der Galle. 1 mm = 1,123 μ .



Abb. 18.

Abb. 18. Dasselbe: *Chaetocladium*kerne abweichender Struktur und ein Eiweißbläschen in die Galle übergetreten. 1 mm = 1,123 μ .



Eiweißbläschen kann man sie auch stückweise im Schnitt sofort erkennen. Auch in der Galle haben die zu ihnen hinleitenden Verbindungen dieselben Eigenschaften. Die Kerne der fruktifizierenden Träger sind sehr klein und nur die Zentralkörper deutlich sichtbar. Nach der Anlage der Sporangien wandert je ein Kern, unter Verringerung seines Durchmessers, durch das Sterigma in das Sporangium ein, die einzige Spore wird durch Teilung 4kernig, seltener bleibt sie auf der Zweikernstufe stehen, oder zeigt mehr als 4 Kerne.

B. Vergleichende Beobachtung am Lebenden.

Nachdem die zytologischen Verhältnisse im wesentlichen klargestellt waren, wurde zur Beobachtung am lebenden Material geschritten, um festzustellen, wieweit sich die Vorgänge der Infektion des *Mucors* durch das *Chaetocladium* hier verfolgen und ergänzen lassen und wie der zeitliche Ablauf der Erscheinungen ist.

Feuchte Kammern aus Glasplatte mit eingeschliffener ringförmiger Vertiefung und aufsetzbarem Glasring werden hergerichtet; nach Füllung der Vertiefung mit sterilem Wasser der Ring mit wenigen Tropfen flüssigen Agars aufgeklebt. Abgeflamnte Deckgläser überschüttet man an der Pinzette mit Agar, läßt sie ablaufen, legt sie sodann in eine Schale mit der Schichtseite nach oben. (Deckgläser und Agarschicht müssen sehr dünn sein, um eine Beobachtung mit der Immersion zu gestatten.)

Nun wird eine Verdünnung von *Mucor*- und *Chaetocladium*-sporen hergestellt, bei der in eine Platinöse der Impfnadel etwa 1—2 *Mucor*sporen und etwa ein Dutzend *Chaetocladium*sporen kommen, und von dieser Verdünnung je eine Öse pro Deckglas ohne Zerreißung der Agarschicht aufgetragen. Die beschickten Gläser kommen dann in üblicher Weise auf die Ringe der feuchten Kammern, wo sie vermöge der Agarschicht luftdicht schließen. Die sonst gebrauchte Verschmierung des Randes der Kammer mit Vaseline ist zu vermeiden, da leicht schädliche Stoffe aus ihr in den Agar diffundieren, was sich dann durch abnormen Wuchs der Mycelien äußert.

Die Sporen des *Mucors* keimen bei Zimmertemperatur (20°)

nach 8—10 Stunden, die des *Chaetocladiums* nach Abwerfung der sie umschließenden Haut des einsporigen Sporangiums in 15—16 Stunden. Nach etwa 22—24 Stunden haben die *Mucor*-mycelien mehrere Millimeter Durchmesser, die *Chaetocladien* sind bereit zur Infektion. Die der Infektion vorhergehenden Phänomene bedürfen einer besonderen Behandlung:

1. Chemotropische Anziehung zwischen Wirt und Parasit.

Die Hyphen des wachsenden *Mucors* können durch in der Nähe liegende Keimmycelien des *Chaetocladiums* stark beeinflußt werden (Abb. 20a). Eine Seitenhyphe des *Mucors*, die normal einen spitzen Winkel mit der Haupthyphye bildet, verzweigt sich mehrmals unter dem Einfluß des *Chaetocladium*-mycels; der eine der neuen Myceläste wächst zunächst in einer der ursprünglichen entgegengesetzten Richtung, stellt dann sein Wachstum ein (Abb. 20b) und wendet sich einem zweiten *Chaetocladium*mycel zu, um unter nochmaliger Verzweigung unter diesem durchzuwachsen.

Mucor wird also von *Chaetocladium* chemotropisch angezogen. *Chaetocladium* reagiert zunächst überhaupt nicht auf *Mucor*, die Richtung seiner Keimachse steht in keiner Beziehung zur Lage der *Mucor*hyphen, nur die in nächste Nähe der *Mucor*hyphye gelangenden Spitzen der Seitenhyphen, seltener der Haupthyphen wenden sich ihr zu (Abb. 20a, unteres Keimmycel) und legen sich an sie an, um Schröpfköpfe auszubilden (Abb. 20b, S).

Erhöht sich die Konzentration des Nährbodens, so wird die Anziehung, die *Chaetocladium* auf den *Mucor* ausübt, ausgesprochener. Ganze Hyphenbündel können auf das *Chaetocladium*mycel zuwachsen (Abb. 21). Läßt man die mit einer Agarhaut (7% Malzextrakt, 3% Dextrose) versehenen Deckgläser vor dem Beschicken mit Sporen etwas an der Luft, so daß die Konzentration eine hohe wird, so reagiert der *Mucor* durch ein scharf in Haupthyphen und zuerst dicke, dann fein verästelte Seitenhyphen differenziertes Wachstum. Das Mycel wird nicht kreisförmig, sondern läßt einzelne Sektoren des Substrates frei. Dieses wird also nicht mehr systematisch durch-

wachsen und ausgenutzt. In diesem letzten Falle ist die Anziehung des *Chaetocladiums* auf den *Mucor* am stärksten:

Die jungen *Chaetocladium*mycelien werden von den sich stark verzweigenden *Mucor*hyphen spiralig umwachsen, man könnte fast sagen umrindet (Abb. 22) und bilden schließlich dicke Mycelknäuel.

Chaetocladium reagiert auf diese Umwachsung überhaupt nicht aktiv, sondern entwickelt sich ebenso wie ohne sie, insbesondere führt der innige Kontakt nicht zur Ausbildung von Schröpfköpfen über die normale Zahl hinaus.

Außer der chemotropischen Reizung, die auf eine gewisse Entfernung hinaus wirksam ist, üben die *Chaetocladium*hyphen noch einen besonderen Reiz bei Berührung aus. Wächst eine *Mucor*hyphe in entgegengesetzter Richtung an einer *Chaetocladium*hyphe vorbei, so berühren sich beide häufig gleichzeitig an verschiedenen Stellen. An diesen Stellen treten wohl unter dem Einfluß des *Chaetocladiums* oder seiner Enzyme leichte Verklebungen ein (Abb. 23). Die *Mucor*hyphe verlangsamt ihr Wachstum und regeneriert korrelativ unterhalb der Berührungsstelle Seitenzweige. Bei *Chaetocladium* sind die Berührungsstellen, die am normalen fortwachsenden Mycel immer vorhandenen Buckel. Bei *Mucor* werden die korrespondierenden Buckel bei der Berührung erzeugt, bleiben aber nicht in Kontakt, sondern werden durch das schwache interkalare Wachstum der Hyphenspitze etwas gegeneinander verschoben und anfänglich wieder gelöst. Die Folge ist eine verbeulte Form der *Mucor*hyphe. Die Schröpfköpfe entstehen später an den zu Seitenzweigen auswachsenden Buckeln des *Chaetocladium*. An größeren Mycelien werden die Spitzen der Haupthyphen nie mehr zu Schröpfköpfen umgebildet, als solche funktionieren immer Seitenorgane.

2. Die verschiedenen Formen der Infektion.

Die wachsende Spitze einer jungen *Chaetocladium*hyphe oder eines *Hyphenastes* einer älteren kann im infektionsbereiten Stadium *Mucor*hyphen an Stellen verschiedenen Alters treffen.

Im Grenzfall trifft sie mit der Spitze auf die Spitze einer *Mucor*hyphe. Die Vorgänge spielen sich in zeitlicher Reihenfolge wie folgt ab: (vgl. Taf. I, Abb. 24).

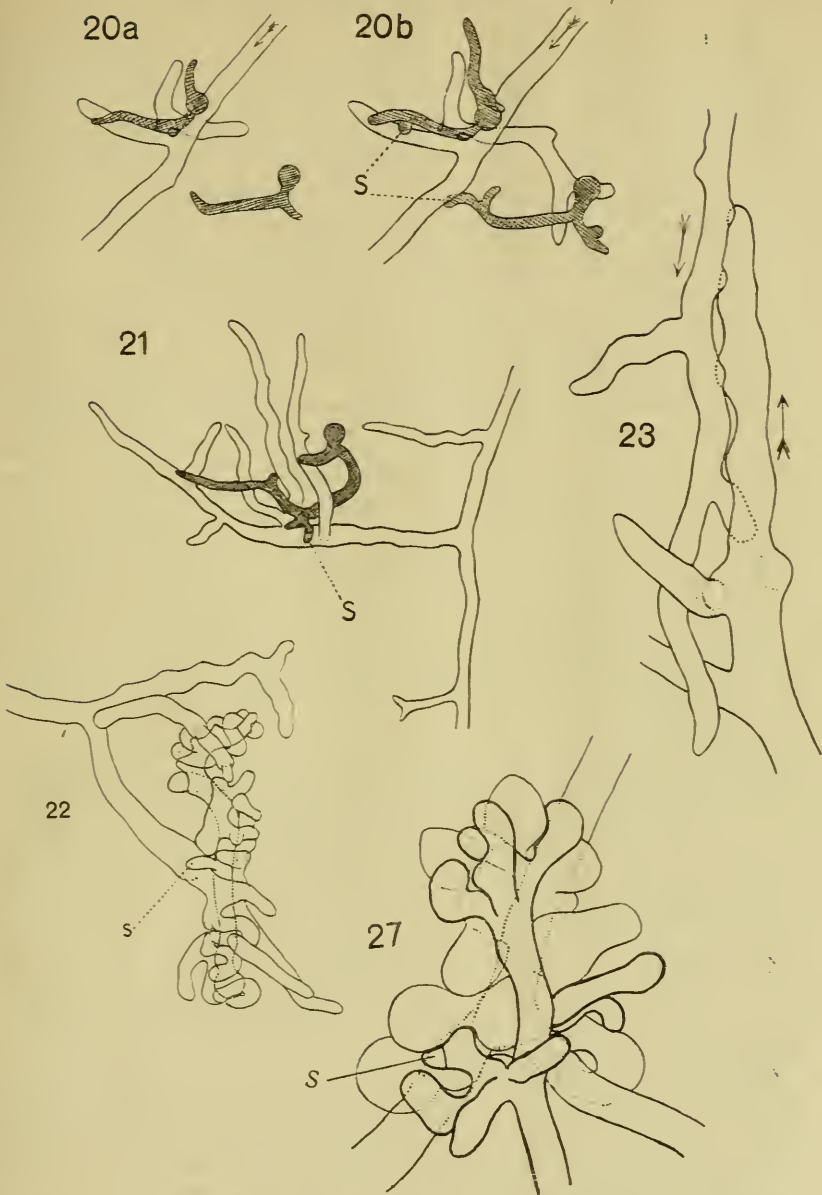


Abb. 20a und b. Nach dem Lebenden: Zwei aufeinanderfolgende, zeitlich um 10 Minuten differierende Stadien zeigen die gegenseitige chemotropische Anziehung von *Mucor* und *Chaetocladium*. 1 mm = 5,32 μ .

Abb. 21. Nach dem Lebenden: Hyphenbüschel vom *Mucormycel* auf *Chaetocladium* zuwachsend. 1 mm = 5,32 μ .

Abb. 22. Nach dem Lebenden: Von *Mucorhyphen* berindetes *Chaetocladium*-Keimmycel. 1 mm = 4,14 μ .

Abb. 23. Nach dem Lebenden: Beeinflussung einer wachsenden *Mucor*-hyphe durch eine entgegenkommende *Chaetocladium*-hyphe. 1 mm = 2,02 μ .

Abb. 27. Nach dem Lebenden: Jüngere Mycelgalle mit sekundärem Schröpfkopf. 1 mm = 2,02 μ .

- 3.47^h. Der Kontakt tritt ein.
- 3.57^h. Die Mucorhypse ist weitergewachsen, stellt aber jetzt allmählich ihr Wachstum ein. In ihrem Inneren geraten die Grana in der Nähe der Berührungsstelle und mit ihnen das Plasma in heftigste Zirkulation. Im Chaetocladium sind wegen des ganz hyalinen Plasmas keine Bewegungen festzustellen.
- 4.07^h. Die Bewegung im Mucor ist zeitweise fast ganz sistiert.
- 4.17^h. Die Chaetocladiumhypse ist über die Mucorhypse hinübergewachsen und hat sich nach unten gebogen. Ihr Plasma wird vakuolig und ist in starker Bewegung. Eine hyaline Zone tritt auf am Ort der späteren Trennungsmembran. Die Mucorhypse hat ihr Wachstum eingestellt. Vakuolen sind in ihr aufgetreten. Die Chaetocladiumhypse zeigt mehrere Buckel, sie hat sich interkalar verlängert und da ihre Ausgangsstelle am Chaetocladium-Hauptmycel und ihre Spitze am Mucor fixiert sind, etwas mehr verkrümmt.
- 4.22^h. Die Querwand tritt rasch zwischen den mehr opaken Zonen des Plasmas auf, zuerst als ganz feine, schließlich als deutliche Linie. Vakuolen im Chaetocladium sind in steter Veränderung, meist in Form langgestreckter Bänder von der Querwand in die Hyphe hineinlaufend.
- 4.42^h. Das Stadium bleibt unverändert. Der der Kopfzelle am nächsten liegende Chaetocladiumbuckel wölbt sich hervor.
- 4.55^h. An der Mucorhypse zeigt sich der erste Beginn der Durchbrechung der im Verhältnis zum Beobachter seitlichen Wand. Der Chaetocladiumbuckel ist zur Verzweigung ausgewachsen.
- 5.00^h. Die Wand der Mucorhypse ist auf breiter Basis gelöst, die Ränder klaffen etwas nach außen. Die nunmehr mit dem Mucor in Verbindung stehende Kopfzelle beginnt rapid zu wachsen.

Taf. I, Abb. 25 stellt einen zweiten Fall dar. Die Infektionshyphye des *Chaetocladium* trifft auf eine ältere *Mucor*hyphye in der Nähe einer Verzweigungsstelle. Eine an ihr entstandene Abzweigung tritt etwa gleichzeitig in Kontakt mit dem Ast der *Mucor*hyphye (5.45^{h.}). Das Wachstum dieser Abzweigung drängt nun die ganze *Chaetocladium*hyphye mit anhängender (nicht sichtbarer) Spore vom *Mucor*ast weg, und aus der annähernd parallelen in eine mehr senkrechte Richtung (6.05^{h.}). Dabei wird aber die Verbindung der Hauptspitze mit dem *Mucor* nicht gelöst. Es ist somit zweifellos, daß an der Hauptspitze, vielleicht auch an der Abzweigung eine Verklebung mit dem *Mucor* eingetreten ist, die hier dem ausgeübten Zug entgegenwirkt. 6.35^{h.} sind beide Spitzen etwa gleich lang. Bei der Geschwindigkeit, mit der sich manche Prozesse abspielen, kann nur noch die obere Spitze beobachtet werden. 6.35^{h.} ist sie von einer langgestreckten Vakuole durchsetzt, die in der Nähe der zukünftigen Membran verzweigt erscheint. Kurz darauf sieht man die im Innern des Kopfteils verlaufende Vakuolenspitze sich zurückziehen oder abtrennen, dann eine kaum merkliche Membran in der hyalinen Zone auftreten, die sich sehr rasch verstärkt und 6.38^{h.} ihre definitive Stärke bereits erreicht hat. Die Reste der Vakuolen haben sich auf beiden Seiten der Membran abgerundet und liegen isoliert. Es folgt eine Zeit der Ruhe.

Das Plasma im abgeschnittenen Hyphenkopf wird etwas dichter (6.50^{h.}). Noch etwas später (7:10^{h.}) zeigen sich dunkle oder stark lichtbrechende Körnchen, die einen kreisförmigen Fleck der dem *Mucor* zugekehrten Membran umlagern. Ob sie im *Mucor* liegen oder im *Chaetocladium*, ist schwer zu entscheiden¹. 7.25^{h.} wird die Erscheinung noch einmal vergrößert dargestellt. Es ist die Lösung der Membranen an der kreisförmigen Stelle im Werk, deren genauer Moment sich aber hier nicht auf die Minute festlegen läßt. 7.35^{h.} ist die Membran zweifellos gelöst. Der kreisförmige Umriß ist deutlich erkennbar, die Körner verändern ihre Lage in vertikaler Richtung. Das Anschwellen der Kopfzelle ist sofort nach der Lösung zu bemerken. Die Verbindung von Kopfzelle und *Mucor*hyphye wird in der Folge (7.35—7.45—8.30^{h.}) stark erweitert.

¹) Nach Fall 3 vgl. S. 27 jedenfalls im *Mucor*.

Schon 7.10^h. hat die Chaetocladiumhyphe, wohl veranlaßt durch die Sistierung des Wachstums an der Spitze, einen Seitenzweig unterhalb der Trennungsmembran gebildet, der auf die Kopfzelle zuwächst. 8.30^h. ist an seinem basalen Ende ein zweiter Seitenweg entstanden, dessen Spitze dieselbe Richtung hat. Auch die Kopfzelle entsendet jetzt einen Fortsatz. Dieser und andere radiäre der Kopfzelle, die wir jetzt besser primäre Gallenzelle nennen, ausstrahlenden Gallenäste werden nun von den Abzweigungen der Chaetocladiumhyphe umwachsen und es kommt das Gebilde zustande, das wir bereits aus der zytologischen Untersuchung der Galle kennen, das sich aber im Lebenden wegen seiner großen Dicke nicht mit der Immersion beobachten läßt.

In einem dritten Falle (Taf. I, Abb. 26) trifft der Chaetocladiumkeimschlauch eine ältere Mucorhyphe mit großen Vakuolen (5.18^h), und zwar liegen die Achsen beider Organe in derselben Ebene. Die Chaetocladiumhyphe bildet ein Knie, das durch das Spitzen- und vordere Interkalarwachstum von der Mucorhyphe weggeschoben wird. Dieser Prozeß dauert bis zwischen 5.45 und 6.00^h, bis das Knie an einen Seitenzweig der Mucorhyphe anstößt und durch die Hemmung der Spitze ermöglicht wird, einen gewissen Druck auf die Mucorwand auszuüben. Dieser Moment scheint der Bildung der Membran unmittelbar vorauszugehen. 5.45^h sieht man eine doppelte langgestreckte Vakuole nach der hyalinen Spitze des Chaetocladiums verlaufen. 5.50 bis 5.55^h vereinigen sich beide. An ihrem oberen Ende sind sie in dauernder Veränderung, Teilvakuolen lösen sich los, wandern auf- und abwärts, verbreiten sich in der Gegend der späteren Wand. 5.55^h ist ein terminaler, nach unten konisch zulaufender Plasmapropf in der Spitze abgegliedert. Die unmittelbar mit der ersten Spur der Wand auftretende Trennungsvakuole schneidet den unteren Zipfel des Konus ab¹. 4 Minuten später, um 6.00^h, ist die Wand in voller Stärke gebildet, über

¹) Von dem Übrigbleiben einer Plasmaverbindung, wie man es nach den Beobachtungen A. Mayers (Bot. Zeitg. 1902. 60, 145) erwarten sollte, wird nichts bemerkt. Auch tritt die Wand nicht unter ringförmiger Abschnürung des Plasmas von außen nach innen auf, sondern spontan auf dem ganzen Querschnitt. Trotzdem ist das Vorhandensein von Plasmaverbindungen nicht ausgeschlossen.

ihr liegen noch einige kleine Vakuolen, die allmählich in dem nun dichter werdenden Plasma verschwinden. Es folgt die Zeit der Ruhe, während der die Lösung der die Kopfzelle von dem Mucorplasma trennenden Membranen vorbereitet wird.

Diese Ruhe ist jedoch nur eine scheinbare. Es lassen sich nämlich bei dieser günstigen Lage der *Chaetocladium*kopfzelle in ihr lebend und ohne Färbung einzelne Kerne beobachten, die in dauernder Umlagerung begriffen sind. 6.35^h und 6.42^h bemerkt man eine Vertiefung in der Wand des Mucors, die des *Chaetocladiums* wird nicht getrennt wahrgenommen. 6.46^h ist die Verdünnung breiter geworden. Die Grana des zirkulierenden Plasmas in der Mucorhype rutschen nicht mehr hemmungslos an der bedrohten Stelle vorbei, sondern verweilen häufig eine Weile vor ihr. Endlich, 6.50^h, ist der große Moment gekommen: Das erste Granum marschiert aus dem Mucor in die Kopfzelle.

Das Wachstum der Gallenzelle beginnt, die Kerne treten auseinander. Neue Grana und Mucorplasma wandern ein. Unterhalb beginnen die die Galle umwachsenden Hyphen zu sprossen.

Man unterscheidet also bei dem Vorgang der Infektion zwei getrennte Phasen; die erste dauert vom Augenblick der ersten Berührung der Mucorhype durch die *Chaetocladium*hyphen-spitze bis zur Abschnürung der Spitze in den drei Fällen, 35, 33 und 38 Minuten, ist also annähernd dieselbe. Die zweite ist bestimmt durch die Zeit von der Wandbildung bis zur Lösung der Membranen am Mucor. Sie dauert 33, 57 und 54 Minuten. Die Differenz zwischen dem ersten Fall und den beiden folgenden ist verständlich, wenn man beachtet, daß im ersten Fall die dünne Wand einer jungen Hype, in den beiden anderen die dickere der älteren Hype durchbrochen werden muß. Bei der Trägerinfektion dürfte die zweite Phase noch länger dauern.

3. Entwicklung der Galle nach der Infektion.

Die weitere Verfolgung der Galle bietet, soweit sie möglich ist, gegenüber den schon im zytologischen Teil geschilderten Verhältnissen keine Besonderheiten, nur schließen die Hyphen der älteren Galle ungleich fester zusammen, als es bei dem

fixierten Material den Anschein hat, bei dem sich nach Aufhebung des Turgors der Hyphendurchmesser verringert. Abb. 27 gibt das nicht ganz auflösbare Bild einer jungen Galle und zeigt, wie die Chaetocladiumhyphen die verzweigte Gallenzelle umschließen und bei S zu einer sekundären Fusion schreiten. Auch an den Brefeldschen Bildern¹ kann man an der Form der die Gallen zusammensetzenden Hyphen einzelne zu Chaetocladium oder zur Galle gehörigen Teile unschwer unterscheiden, wenn Brefeld auch von der zwiefachen Natur der Gallenelemente nichts wußte, so hat er sie doch abgebildet.

Bei älteren Gallen wird die Beobachtung immer schwerer, weil die Stärke der optischen Systeme mit dem vergrößerten Bedarf an Objektabstand sinkt, doch kann man die gelbliche Färbung der Gallenteile wahrnehmen, die von eingeschlossenen Öltröpfen herrührt, während Chaetocladium keine merklichen Mengen von Öl speichert.

In diesem Stadium ist die Galle an einem Wendepunkt angelangt. Diente sie bisher als Speicherorgan, so beginnt jetzt der Abbau des Gespeicherten. Einzelne, die Gallenblasen umwachsende Hyphen von Chaetocladium, verlieren ihre Tendenz zum Umwachsen der Galle oder diese ihre Anziehungskraft, und wachsen, unter Reduktion ihres Durchmessers, frei aus dem Substrat und in die Luft, um sich dort zu verzweigen und die bekannten wirteligen Fruchtstände zu bilden. Die Galle wird dabei fast vollkommen entleert. Es bleiben nur wenige gelbliche Öltröpfen und aus dem Stoffwechsel ausgeschiedene Kristalle.

C. Die Deutung der Beziehungen zwischen Chaetocladium und Mucor.

1. Der Weg des Stoffaustausches.

Von vorwiegender Bedeutung für die Beurteilung des Verhältnisses eines Parasiten zu seinem Wirt sind vor allem die zwischen beiden vermittelnden Organe. Das Haustorium des Chaetocladiums, der Schröpfkopf, wie man dieses Organ wegen seiner entfernten Analogie mit dem betreffenden Instrument nennen kann, verdient in erster Linie Beachtung. Man vergewärtige sich die Vorgänge, die zu seiner Bildung führen:

¹) Brefeld, O., Bot. Untersuch. über Schimmelpilze. Lpzg. 1872. 1. T. III. Fig. 8.

Ein junges *Chaetocladium*mycel übt eine anziehende Kraft auf die in seiner Nähe wachsenden Hyphen des *Mucors* aus (erste Anziehung). Seine Mycelspitzen geraten dabei zunächst passiv in die Nähe der *Mucor*hyphen und legen sich an sie an (zweite Anziehung, die nur auf kürzeste Distanz wirksam ist). Die Hyphenspitze verklebt mit der Wand der *Mucor*hyphe. Der Kontakt wirkt als Reiz. Die Reaktion besteht in der schwachen Verdickung der Hyphenspitze, in der Ansammlung von Kernen, in der Einstellung des Wachstums und endlich in der Abschnürung der Spitze durch eine Membran. Der Schröpfkopf ist fertig. Die Verzweigung der *Chaetocladium*hyphe hinter dem Schröpfkopf kann zunächst als Korrelationserscheinung verstanden werden. Die eigene, sowie die angrenzende *Mucor*membran werden nun vermutlich unter Mitwirkung der eingeschlossenen *Chaetocladium*kerne gelöst. Sowie sie durchbrochen, treten Plasma und Kerne des *Mucors* in die Schröpfkopfzelle oder primäre Gallenzelle ein, die sofort mit dem Wachstum beginnt und sich verzweigt. Die vom *Chaetocladium* erzeugte primäre Gallenwand wird vom *Mucor* übernommen. Die Funktionen der *Chaetocladium*kerne in der Galle sind, da sich ihre Teilung und Vermehrung nicht nachweisen läßt, wohl nur sekretorische. Die Gallenzelle wächst und verzweigt sich. Sie ist heterokaryotisch oder, was dasselbe heißt, zur Mixochimäre geworden, und steht mit dem homokaryotischen *Mucor* in offener Verbindung. Von *Chaetocladium* ist sie durch eine *chaetocladium*-eigene Membran getrennt oder mit ihm verbunden: Das *Chaetocladium*plasma in der Galle könnte durch Plasmodesmen mit dem Plasma seiner Stammpflanze in Verbindung stehen, wenn auch die Form der Wandbildung nicht gerade dafür spricht. Jedenfalls bildet die Trennungswand zwischen *Chaetocladium* und der Galle eine Stelle, die für den Stoffaustausch zwischen Wirt und Parasit besonders günstig scheint.

Quetscht man den Inhalt einer Galle durch aufgelegte Deckglasfragmente in die *Mucor*hyphe hinüber, so sollte man bei der Mixochimärenatur des Plasmas eine Gallenregeneration an anderer Stelle der Hyphe erwarten. Dieser allerdings nur mit älteren Gallen gemachte Versuch ergab ein negatives Resultat. Die mit Gallenplasma erfüllten Teile der *Mucor*hyphe starben

ab, während sonst abgetrennte Teile dickerer Hyphen Sporangien zu regenerieren pflegen. Der Versuch wird wiederholt werden. Jedenfalls kann der Mißerfolg darauf beruhen, daß das Chaetocladiumplasma, losgelöst von der Verbindung mit der Mutterhyphne, nicht selbständig lebensfähig, auch das Mucorplasma an der Regeneration verhindert.

Wenn dies stimmte, hätten wir hier eine komplizierte Form der Aussaugung des Mucors gewissermaßen durch plasmatische kernhaltige Fortsätze; in ähnlicher Weise, wie dies bei *Piptocephalis* der Fall ist, nur daß bei diesem obligaten Parasiten dem Hyphenappressorium feine, aber deutlich sichtbare, vermutlich kernlose, plasmatische Haustorien entspringen, die in den Mucor eindringen, wenn es sich nicht um feine Hyphen handelt, wie man sie bei *Syncephalis* auf den Van Tieghemschen Zeichnungen zu sehen glaubt.

Indessen ist die ganze Deutung der Trennungswand als Brücke und der Aussaugung des Mucors durch protoplasmatische Fortsätze des Chaetocladiums wahrscheinlich unrichtig. Erstens sieht man nichts von diesen, zum andern erfährt das Chaetocladiumwandfenster in der Gallenmembran bei der weiteren Entwicklung der Galle keine spezifische Ausbildung. Die Stelle ist überhaupt nicht mehr aufzufinden, da sie durch das Auswachsen der Gallenzelle und des angrenzenden Chaetocladiumastes zu einem Teil der berührenden Wände zwischen parallelen Organen zu werden scheint.

Wir brauchen sie auch gar nicht, denn es besteht eine andere weit ausgedehntere Möglichkeit der Diffusion zwischen Chaetocladium und der Galle:

Die unterhalb des Schröpfkopfs entsprossenen Chaetocladiumhyphen wachsen nämlich auf die Abzweigungen der Galle zu (dritte Anziehung) und zwischen ihnen hindurch. Dabei schmiegen sie sich eng an jene an, sie hackig umwachsend und vergrößern so die Berührungsfläche. Am Ende bilden sie einen festen Körper mit der Galle. Ohne Zweifel ist die Diffusionsmöglichkeit hier in weitem Maße zwischen beiden Elementen gegeben.

Auf der anderen Seite findet zwischen Mucor und Chaetocladium keine Berührung statt, die auf einen Stoffaustausch schließen ließe, wie etwa zwischen Mucor parasiticus Bainier

und seinen Wirten, wo blasige Anschwellungen des Parasiten von handförmig verzweigten Hyphen des Wirts umwachsen werden, denen der hier scheinbar passive Parasit Stoffe entnimmt¹.

Nur auf der mixochimären Galle vermag *Chaetocladium* zu parasitieren und damit erhellt als Bedeutung dieser natürlichen Heterokaryose — sofern man von dem ebenfalls notwendigen, von *Piptocephalis* und *Mucor parasiticus* auch ohne Kernübertragung ausgeübten Reiz zur Gallenbildung absieht — die Funktion der Pionierkerne im artfremden Plasma:

Die Plasmahaut des *Mucor* permeabel zu machen für den Durchgang der benötigten Stoffe.

Wie die beiden Protoplasten miteinander gemischt sind und wie sich diese Mischung in der Zusammensetzung der Plasmahaut der Galle äußert, entzieht sich der Kenntnis. Gallen und *Mucor*plasma sehen sich in der älteren Galle vollkommen gleich. Auch Färbungen am Lebenden und Toten ergaben noch keine sicheren Resultate.

Außer der Beeinflussung der Plasmahaut durch die *Chaetocladium*kerne könnte man auch die unter ihrem Einfluß bewirkte Änderung der chemischen Zusammensetzung der Membran für möglich halten. Umfangreiche Prüfungen mit zahlreichen Farbstoffen und Reagentien ergaben bis jetzt, daß die Membranen von *Chaetocladium*, *Mucor* und Galle bezüglich ihrer chemischen Konstitution identisch sind. Sie bestehen aus Pilzzellulose und Pektinstoffen ohne besondere Schichtung. Die Gallenwand ist aber weitaus die dünnste. Auch die Verstärkungsbalken der Gallenbasis zeigten keine besondere Reaktion, doch deutet ihre starke Färbbarkeit auf einen eiweißartigen Bestandteil.

2. Eine andere Bedeutung des Schröpfkopfes.

Vergleicht man den fakultativen Parasitismus des *Chaetocladiums* mit dem obligaten der hauptsächlich von Brefeld und van Tieghem beschriebenen Gattung *Piptocephalis*, so läßt sich bemerken, daß sich auch bei ihr unterhalb der Appressorien eine Galle entwickelt, aber nur, solange die befallenen Hyphen jung und wachstumsfähig sind. Beeinflußt durch die

¹) Vgl. Bainier, Bull. soc. myc. de France, T. XIX, S. 153, zitiert nach Lendner, A., Les Mucorinées de la Suisse, Berne. 1908. S. 70, 71. Fig. 24.

außerordentlich feinen protoplasmatischen Fäden oder Haustorien (ob es sich um sehr feine Hyphen handelt, ist nicht sicher), die von den Haftscheiben ausgehen, verzweigt sich die Mucorhyphne und bildet zahlreiche kurze Äste, die jedoch nicht blasenförmig anschwellen. An den kutinisierten Sporangienträgern, die von Appressorien vollsitzten können, unterbleibt die Gallenbildung.

Aus diesem Vergleich erhellt, daß man dem Schröpfkopf auch die Bedeutung zuerkennen muß, den kutinisierten Trägern des Mucors an der Stelle der Infektion gewissermaßen embryonales Gewebe hineinzutransplantieren, das vom Mucorplasma als arteigen angenommen wird und vermöge dessen der Träger auch an nicht mehr wachstumsfähigen Stellen auswachsen kann.

An Trägern, die vom Substrat gelöst, seitlich neue Träger regenerieren, beobachtet man eine Aufreißung der kutinisierten Membran.

Könnte man bei der Infektion nach der Lösung der Mucor-membran *Chaetocladium* vom Schröpfkopf trennen, so würde man am Träger eine Galle erhalten, die schließlich dem Aufhören des Einflusses der wenigen *Chaetocladium*-kerne zu einem Bündel sekundärer Träger auswachsen müßte. Leider erscheint der Versuch technisch kaum möglich.

3. Heterokaryotische Spaltung.

Die sekundären Infektionen der fertigen Galle sind leicht verständlich, wenn man sich die vegetative Spaltung vor Augen hält, die bei den künstlichen und auch bei natürlichen (neutralen Mycelien) Mixochimären des *Phycomyces* beobachtet wurde, und wie sie zwischen den Kernen der homothallischen Mucorineen bei der Zygotenbildung vielleicht regelmäßig auftritt. In manchen Ästen des heterokaryotischen Mycels kann sich die eine Kernsorte sammeln und der Ast als homokaryotische Variation auswachsen. Wenn also an der Galle ein reiner Mucorast entsteht — und daß er entsteht, ist bei der geringen Zahl der *Chaetocladium*-kerne verständlich —, so erlischt seine Permeabilität für die anliegende *Chaetocladium*-hyphne; eine reine Mucorhyphne reizt *Chaetocladium* auf eine unbekannte Weise zur Infektion, durch diese wird der anormale Zustand der Galle

behaben und durch neuinjizierte Kerne samt Plasma die Heterokaryose wiederhergestellt.

Tatsächlich wurde in einem Fall in einer feuchten Kammerkultur eine Galle beobachtet, die vom *Chaetocladium* durch einen normalen Schröpfkopf gebildet, aber nicht von Hyphen umwachsen wurde. Die Gallenäste waren ungewöhnlich verlängert und wenig verzweigt. Leider gelang es nicht, die Galle zu isolieren.

Chaetocladium scheint sich aus der Vereinigung nicht selbständig machen zu können. Ob hieran die vielleicht mangelnde Teilungsfähigkeit seiner Kerne, oder ein anderer Umstand schuld ist (stellt es doch nur den kleinsten Teil des Plasmakörpers der Galle), kann nicht entschieden werden.

Die Sporen des *Mucors* und die aus ihnen hervorgehenden Mycelien sind immer *chaetocladium*frei, wie schon Brefeld, zuerst von der anderen Ansicht ausgehend, konstatierte. Es gibt hier keine mykoplasmatistische Übertragung des Parasiten auf die nächste Sporengeneration, die bei einer Mixochimäre wohl denkbar wäre. Diesen Gipfel des Raffinements hat *Chaetocladium* trotz seines sonst so merkwürdigen Verhaltens noch nicht erstiegen.

4. Die mögliche Entstehung des sikyotischen¹ Parasitismus.

Chaetocladium tritt mit *Mucor* in Verbindung durch eine Fusion nach vorhergegangener Querwandbildung. Die Fähigkeit zur Bildung von Fusionen ist bei *Mucorineen* wenig verbreitet. Ein seltener Fall ist von van Tieghem bei *Chaetocladium* beobachtet. Regelmäßig treten sie auf bei *Mortierella* und *Syncephalis*. Alle diese Fusionen gehören zur Kategorie der Zweigbrücken und Berührungsbrücken. Wenn dabei — so bei *Asco-* und *Basidiomyceten* eine Querwand gebildet wird, so geschieht dies nach der Fusion. Bei den *Mucorineen* ist über die Querwandbildung nichts genaueres bekannt.

Vor der Fusion, wie beim Schröpfkopf von *Chaetocladium*, bilden ihre Wand die Fusionszweige der *Hymenomyceten* bei der Schnallenbildung². Es folgt auch hier nach Lösung der

¹) Von *σικυα* = Schröpfkopf.

²) Kniep, H., Zeitschr. f. Bot. 1915. 7, 369.

Membranen ein Kernübertritt. Doch steht die Erscheinung hier im Zusammenhang mit der Kernverteilung im diploiden Mycel und kann mit den Vorgängen bei *Chaetocladium* wohl kaum verglichen werden.

Da wir bei den vegetativen Fusionen keine Analoga finden, müssen wir bei den sexuellen suchen gehen.

Die Progametangien der Mucorineen entstehen aus einander berührenden haptotropisch gereizten Hyphen; diese schwellen an und platten ihre Spitzen aneinander ab. Diese Spitzen werden durch Wände abgeschnitten und so zu Gametangien. Die trennende Membran unterliegt der Auflösung von der Mitte her. Plasma und Kerne werden in der Zygospore vereinigt.

Betrachtet man die Sache von der Seite des $+$ - oder $-$ -Ästes allein, so tritt die vollkommene Homologie mit den Infektionsvorgängen bei *Chaetocladium* zutage. Nur werden hier Kerne und Plasma in den Mucor hineintransplantiert und nicht in die Zygospore, auch hier wächst ein Teil der Hyphenwand aus, wenn auch zur Galle.

Bei dem $+$ - und $-$ -Mycel einer heterothallischen, bei den $+$ - und $-$ -Zweigen einer homothallischen Art müssen wir feine chemisch-physiologische Differenzen zwischen beiden Geschlechtern voraussetzen, die, wie bekannt, selbst zwischen verschiedenen Arten zur Geltung kommen und zur teilweisen¹ oder vollständigen² Kopulation führen können. Selbst zwischen weit entfernten Arten und Gattungen bestehen diese Versuche sexueller Betätigung auslösenden Qualitäten. Kann man doch mit den beiden Geschlechtern einer Mucorinee eine ganze Reihe anderer Arten und Gattungen, oder sogar den Sexualästen einer homothallischen, auf ihre $+$ - oder $-$ -Qualität prüfen³.

Ähnliche innere Unterschiede und Verwandtschaften bestehen aber auch zwischen Wirt und Parasit. So wächst *Chaetocladium Brefeldi* nur auf *Mucor mucedo* und *Rhizopus nigricans*,

¹) Blakeslee, Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Ac. of Arts and Sciences. 1904. 40, 305.

²) Saito, K., und Naganishi, H., Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen Mucor-Arten. Bot. Mag. Tokyo. 1915. 29, 149—154. Ref. Bot. Centralbl. 132, 344—345.

³) Blakeslee, l. c. und Science. 1913. N. S. 37, 880.

dagegen nicht auf zahlreichen anderen Mucorarten; *Chaetocladium Jonesii* auf den meisten Mucorarten und Rhizopus, aber nicht auf *Phycomyces nitens*¹.

Maßgebend sind hier für den Eintritt der Infektion wie dort für den der Kopulation Unterschiede in der Konstitution der Protoplasten, denn *Chaetocladium* parasitiert nicht auf sich selbst, auch Verwandtschaften, denn *Chaetocladium* parasitiert nur auf Mucorineen und trifft unter diesen noch eine Auswahl.

Ob nun diese hypothetischen sexuellen Stoffe mit dem den Parasitismus auslösenden teilweise identisch sind, oder ob es sich bei den den Parasitismus auslösenden nur um Nährstoffe handelt, die bei den nicht befallenen Arten mit Schutzmitteln kombiniert sein könnten, ist heute nicht zu entscheiden, die Möglichkeit anzudeuten, ist schon gewagt. Aufklärung würde man vielleicht erhalten, wenn man die beiden Geschlechter des vermutlich heterothallischen *Chaetocladiums* mit den beiden Geschlechtern des *Mucors* kombinieren könnte.

Bestände eine Beziehung, derart, daß das *Chaetocladium* +- oder --Mycel nur auf einem der beiden Mucorgeschlechter parasitieren könnte, so wäre es wenigstens nicht mehr verwegen, die Möglichkeit der Entstehung des sikyotischen Parasitismus auf dem Wege der Sexualfunktion anzudeuten.

Anmerkung. Die Behandlung der chemisch-physiologischen Seite der Beziehungen zwischen *Chaetocladium* und seinen Wirten wird in einer späteren Publikation erfolgen.

Ein Teil dieser Arbeit entstand im Frühjahr 1919 in Geisenheim, als ich durch die Besetzung des Brückenkopfes Mainz an der Ausreise verhindert war. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Wortmann und Herrn Prof. Dr. Lüstner bin ich für die Gewährung der Arbeitsmöglichkeit an der pathologischen Abteilung der Preußischen Lehranstalt für Obst- und Weinbau zu besonderem Danke verpflichtet. Der Verfasser.

Tafelerklärung.

Abb. 24. Nach dem Lebenden: Aufeinanderfolgende Stadien der Infektion. Mucor- und *Chaetocladium*hyphre treffen mit der Spitze aufeinander; genauere Erklärung im Text. 1 mm = 2,02 μ .

Abb. 25 und 26. Nach dem Lebenden: *Chaetocladium*hyphen mit der Spitze auf ältere Hyphen treffend. Weiteres im Text. 1 mm = 2,02 μ .

¹) Brefeld, l. c. und Schimmelpilze. 1881. 4, 56.



Besprechungen.

Stomps, Th. J., Gigas-Mutationen mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl.

Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre. 1919. 21, 65—90. 3 T. 4 F.

In der vorliegenden Arbeit sucht der Verf. eine neue Stütze für die de Vriessche Auffassung der mutativen Entstehung der Gigas-Formen beizubringen. Gates hat die Ansicht ausgesprochen, daß die Entstehung solcher Gigas-Formen auf einer zufälligen Verdoppelung der Chromosomenzahl beruhe und daß derartige Pflanzen, dem Boverischen Gesetz über das Verhältnis zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße entsprechend, einen stärkeren Wuchs zeigen sollen. Die Merkmale der Eltern treten in verstärktem Maße auf, neue Eigenschaften sollen solche Pflanzen jedoch nicht besitzen. Demgegenüber bleibt de Vries auf der zuerst vom Verf. vertretenen Auffassung bestehen, nach der die Entstehung der Gigas-Formen auf einer echten Mutation beruht. Die aus solchen mutierten Gameten entstehenden Pflanzen sollen gegenüber der Stammart neue Eigenschaften zeigen. Diese Auffassung gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Beobachtung des Verf.s, nach der bei *Oenothera* Gigas-Mutationen mit und ohne Chromosomenverdoppelung vorkommen sollen. Verf. will nun durch den vorliegenden Befund seine Annahme weiter stützen. Der Tatbestand ist folgender: »Ungefähr 1880 hatte Herr Joh. Segers, Blumenzwiebelzüchter in Lisse, Holland, in seinem Garten ein Beet mit *Narcissus poeticus poetarum*, herrührend von Gebrüder de Graaff in Leiden. Er erntete die Samen, säte sie aus und ungefähr 1885 gelangten die Pflanzen zur Blüte. Künstliche Bestäubung war nicht vorgenommen worden, aber Herr Segers ist ganz sicher, daß nirgends in der Umgebung andere Narzissen gezüchtet wurden. Unter den blühenden Pflanzen beobachtete Herr Segers verschiedene Neuigkeiten.« Drei dieser Sorten, die die Namen Albion, Glory of Lisse und Orange Cup führen, zeichnen sich von der gewöhnlichen *Narcissus poeticus* durch bedeutend stärkeren Wuchs und größere Blüten aus. Wenn allerdings Verf. hier auf Mutationen schließt, so steht diese Auffassung nach Ansicht des Ref. auf recht schwachen Füßen. Es ist

wohl kaum zu bezweifeln, daß in der Progenies schon in Leiden Kreuzungen vorgekommen sein dürften und daß es sich bei dem Auftreten der neuen Formen in Lisse um Aufspaltung in der zweiten oder dritten Filialgeneration handeln kann. Auch die eigenartigen Fertilitätsverhältnisse bei diesen drei Varietäten stimmen mit dieser Annahme gut überein.

Zur Untersuchung der Zytologie wurden außer den angegebenen neuen Formen¹ drei Varietäten der gewöhnlichen *Narcissus poeticus* herangezogen, sowie die *Narc. biflorus*, welche vermutlich einen Bastard zwischen *Narc. poet.* und *Narc. tazetta* darstellt. Die diploide Chromosomenzahl der gewöhnlichen *poet.*-Varietäten, an Wurzelquerschnitten untersucht, beträgt 16. 14 Chromosomen haben einander ähnliche Form und Größe, während zwei sehr kurz sind. Diese beiden kleinen Chromosomen stehen mit zwei größeren in ähnlicher Beziehung, wie sie Nawashin für die Trabanten-Chromosomen von *Galtonia* festgestellt hat. In einigen Fällen haften die kleinen Chromosomen an den größeren, ohne daß jedoch Verbindungsfäden, wie sie Nawashin bei *Galtonia* fand, mit Sicherheit festgestellt werden konnten; in anderen Fällen lagen sie frei in der Nähe der größeren Chromosomen. Da bisweilen in manchen Kernen mit aller Deutlichkeit nur 14 Chromosomen festgestellt werden konnten, so schließt Verf. hieraus, daß die Verschmelzung der Trabanten mit den zugehörigen großen Chromosomen, die bei *Galtonia* während der Prophase der Reduktionsteilung festgestellt wurde, hier bereits in vegetativen Zellen zustande kommen kann.

Die Verschiedenheit der Chromosomen bei *Narcissus* legt Verf. als Zwischenrassenmerkmal aus, welches nicht gegen die Regel der Chromosomenzahlkonstanz zu sprechen brauche. Er vergleicht diese Art des Auftretens der Chromosomen im Diplonten mit den Zahlen, die Winkler für *Solanum Lycopersicum* fand. Die Tatsache, daß Winkler hier neben der typischen Zahl 24 auch 25, 26 und 27 Chromosomen feststellen konnte, erklärt er durch das Auftreten vereinzelter Querteilungen von Chromosomen, die offenbar ganz allgemein bei der Entstehung der Arten von *Solanum* eine gewisse Rolle gespielt haben. Im Anschluß hieran polemisiert der Verf. gegen die Auffassung Winklers über die Entstehung der tetraploiden Gigas-Formen bei *Solanum*-Pflöpfingen auf Grund der Mieheschen Kernmigration. Die Möglichkeit derartiger Kernmigrationen wird verworfen, da Verf. ähnliche Bilder, wie die von Miede angegebenen, fand, hervorgerufen durch Verschleppung von Kernen zwischen verletzten Zellen. Die

¹) Über die zytologischen Befunde der Form *Orange Cup* finden sich im Verlauf der Arbeit keine Angaben, sie wird lediglich in morphologischer und anatomischer Hinsicht mit den anderen Varietäten verglichen.

Winklerschen Chromosomenverdoppelungen werden auf das Auftreten syndiploider Kerne zurückgeführt, die im Kallusgewebe besonders häufig vorkommen sollen. Auch bezweifelt der Verf., daß die auf vegetativem Weg entstandenen Gigas-Formen bei *Solanum* mit den echten Gigas-Mutationen bei *Oenothera* u. a. auf eine Stufe gestellt werden dürfen. Auf diese Auseinandersetzung näher einzugehen, würde hier zu weit führen.

Besonders interessant ist bei den Kernen von *Narcissus* das Auftreten auffallender Gestaltsunterschiede zwischen den einzelnen Chromosomen. Es wurden innerhalb jedes Kerns acht verschiedene Chromosomenformen festgestellt und mit Namen belegt, die sich deutlich voneinander unterscheiden. Jede Form tritt in zwei Exemplaren auf, von denen das eine wohl vom väterlichen, das andere vom mütterlichen Kern stammt.

Die Vergleichung der äußeren Merkmale ließ die Vermutung aufkommen, daß die Varietät *Glory of Lisse* eine Semigigas-Form und *Albion* eine Gigas-Form darstelle. Als besondere Stütze für diese Ansicht wird die weitgehende Selbststerilität der *Glory of Lisse* herangezogen, während die Form *Albion* sich durchaus fertil zeigte, Eigenschaften, die schon von den Gigas und Semigigas-Formen bei *Oenothera* bekannt sind. Danach müßte die erstere 24, die zweite 32 Chromosomen in ihren somatischen Zellen aufweisen. Die Untersuchung der Kerne ergab jedoch für beide die Zahl 16, die auch für die gewöhnliche *Narc. poet.* gefunden worden war. Nach Auffassung des Verf.s besteht trotz dieser Übereinstimmung der Chromosomen-Zahlen kein Grund, von der Annahme abzugehen, daß es sich bei *Glory of Lisse* und *Albion* um Semigigas- bzw. Gigas-Formen handle. Die eigenartigen Fertilitätserscheinungen werden in erster Linie hierfür angeführt. Als zweite Stütze dieser Auffassung werden Messungen der Zellgrößen bei den verschiedenen Formen herangezogen. Den Größenunterschieden in der äußeren Form entsprechen verschiedene Dimensionen der Pollenkörner, der Stomata und der Epidermiszellen. Als drittes Argument werden die Befunde bei der *Narc. biflorus* angeführt, die schon äußerlich wesentlich kräftiger ist als *poet.* Hier wurden in den vegetativen Zellen 24 Chromosomen gefunden und zwar traten auch hier wieder die angeführten 8 Chromosomenformen zutage, nur war jede Form 3mal in jedem Kern vertreten; die Pflanze erwies sich also als triploid. Die *Narc. biflorus* wird dementsprechend als Bastard zwischen einer *Narc. poet. mut. gigas* mit verdoppelter Chromosomenzahl und einer *Narc. tazetta* aufgefaßt, mit welcher Annahme sich die völlige Sterilität der *Narc. biflorus* gut in Einklang bringen läßt. Das Vorkommen von Gigas-Mutationen mit und ohne Chromosomenverdop-

pelung bei *Narc. poet.* wird auf diese Weise, wie Verf. selbst hervorhebt, zwar nicht direkt bewiesen, da hierzu die Herkunft der untersuchten Formen zu unsicher ist, aber doch wahrscheinlich gemacht.

Konrad Noack.

Sterzel, J. T., Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz.

Abhandl. math.-phys. Kl. kgl. sächs. Ges. Wiss. 1918. 35, 203—315, T. 1—15.

In dem in dieser Zeitschrift 1910, S. 187ff. erschienenen palaeobotanischen Sammelreferat ist die vorliegende wichtige Arbeit, deren Erscheinen der 1914 verstorbene, namentlich um die Erforschung der fossilen palaeozoischen Flora Sachsens hochverdiente Verf. nicht mehr erleben sollte, nicht mit enthalten, da sie dem Ref. zur Zeit der Abfassung des Manuskripts noch nicht vorlag. Der Verf. gibt darin einen zusammenfassenden und abschließenden Überblick über die von ihm während seines ganzen Lebens mit besonderer Liebe gepflegte Erforschung der Chemnitzer fossilen Flora, die sowohl aus Abdrücken wie aus strukturbietenden Stücken besteht, für die das Chemnitzer Rotliegende ja schon seit Cordas und Cottas Zeiten einen Weltruf besitzt.

Verf. behandelt nach einer kurzen Darstellung der Fauna, unter der auch die Fayolien aufgeführt sind, zunächst die Kulmflora von Chemnitz-Hainichen, auf die hier näher einzugehen sich erübrigt. Es sind darin besonders bemerkenswert außer einigen neuen Arten das Auftreten von *Sphenophyllum cuneifolium*, wohl der älteste Fund dieser Art, sowie das Auftreten aufrechter *Lepidodendren* im Zusammenhang mit *Stigmaria*, was bei *Lepidodendron* bisher kaum beobachtet, obwohl infolge des Zusammenvorkommens angenommen war.

Aus der Rotliegendflora werden zunächst die strukturbietenden, verkieselten Pflanzenreste besprochen. Unter den Psaronien ist interessant der Fund einiger *Psaronius-Caulopteris*-Stämme ohne Wurzelmantel mit *Caulopteris*-Narben; ein solches wurde auch vom Ref. vor einiger Zeit erworben. Die Aufmerksamkeit des Verf.s ermöglichte es, an einer Stelle einen $5\frac{1}{4}$ m langen *Psaronius* zu erhalten, bevor dessen einzelne Stücke in Sondersammlungen verschwanden.

Bei der Aufsammlung der Chemnitzer verkieselten Fossilien zeigte sich mehrfach, daß dabei zu wenig auf die Erhaltung der Außenfläche der vielfach in situ und aufrecht stehend eingebetteten Stämme usw. Rücksicht genommen ist; die verkieselten Reste stecken vielfach in einer »Tuffröhre«, die, obwohl die äußeren Rindengewebe geschwunden sind und überhaupt das Fossil den Hohlraum nicht mehr vollständig

ausfüllt, an der Innenwand noch sehr deutlich die Beschaffenheit der Rindenoberfläche zur Schau trägt. Durch Herstellung eines Ausgusses mit Guttapercha, Wachs usw. kann man das Äußere des Stammes dann leicht sichtbar machen. Verf. hat auf diese Weise das äußere Aussehen von Calamiten (*Arthropitys*) restauriert, die Rippung zeigen, ferner von *Medullosa Solmsi*, die quincuncial gestellte Blattnarben erkennen läßt, und von versteinerten Koniferenstämmen und Ästchen. Von *Medullosa* macht Verf. ein Stück bekannt, an dem noch acht Blattstiele ansitzen, die Myeloxylonstruktur zeigen; von Myeloxylon gibt er ein gabelig verzweigtes Stück an; eine solche Verzweigung ist ja auch von den als *Aulacopteris* bekannten, zu *Neuropteris* u. a. *Cycadofilices* gerechneten kohlig erhaltenen Spindeln bekannt, so daß auch hierin mit Myeloxylon Übereinstimmung besteht. Bemerkenswert neues über die Anatomie wird nicht mehr angeführt. Die Koniferenholzstämmen von dort, vom Verf. als *Araucarioxylon saxonicum* zusammengefaßt, zeigen teils *Artisia*-Mark, teils *Tylodendron*-Mark, von denen eines der letzteren eine scheinbare Diaphragmenbildung zeigt, also *Artisia* vortäuscht. Die oben erwähnte äußere Oberfläche dünnerer Äste zeigt spiralig verteilte »Polster« nach Art unserer *Pinus*-Arten. Dann bespricht Verf. noch näher das Vorkommen der verkieselten Pflanzen und den Verkieselungsvorgang, der nach ihm ja dort schon zum Teil bei Lebzeiten der Pflanzen begonnen und diese dabei zum Absterben gebracht haben soll. Es folgt dann die Flora des bekannten Altendorfer »Madensteins« mit *Scolecopteris* u. a., worüber keine neuen Ergebnisse mitgeteilt werden. Zuletzt kommen die Abdrücke aus dem Porphyrtuff, die ebenfalls manches interessante Neue geliefert haben. Verf. beschreibt eine Anzahl neuer Arten, die die Liste der Flora von dort bereichern. Unter diesen sind zweifellos am wichtigsten die Mittellungen über *Noeggerathia zamitoides* n. sp., eine Form, die sich an die böhmische *N. intermedia* Feistm. anschließt. Man konnte bisher für die letztere an die Zugehörigkeit zu *Rhacopteris* denken, Verf. hat aber von seiner neuen *Noegg.* auch fruktifizierende Exemplare gefunden, die im ganzen sich dem für *Noegger.* durch Stur und Weiß bekannten Fruktifikationstypus anschließen. Er stellt wie Potonié die Pflanze zu den *Cycadofilices* und erblickt darin eine Übergangsform. In Wirklichkeit kann man aber wohl durch die Stellung zu den *Pteridospermen* (oder *Cycadof.*) von einer Übergangsform nicht sprechen, da man nach den bei den *Pteridosp.* erreichten Ergebnissen diese als echte *Gymnospermen* ansehen muß. Wichtig ist aber noch die Bemerkung des Verf.s über die Ähnlichkeit der vorliegenden *Noegg.* mit den als *Plagiozamites* bezeichneten

Blattformen, die bisher mehr den Cycadophyten angenähert wurden; es scheint, als ob diese vielleicht nur verkappte Noeggerathien waren. Betreffs *Gomphostrobus* lehnt Verf. mit Recht die Beziehungen zu *Psilotales* ab (Potonié), es besteht vielleicht eine viel engere Verwandtschaft mit *Walchia*, als man denkt; die sterilen *Gomphostrobus*zweige sind von *Walchien* ja gar nicht zu unterscheiden. Dies möge aus dem reichen Inhalt der letzten Arbeit Sterzels genügen.

W. Gothan.

Neue Literatur.

Allgemeines.

- Bower, F. O., *Botany of the living plant*. Macmillan & Co., London. 1919. 580 S.
 Doflein, F., *Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei Pflanzen und Tieren*. Verl. G. Fischer, Jena. 1919. 126 S.
 Kräpelin, K., *Einführung in die Biologie*. 4. Aufl., bearbeitet von C. Schäffer. Leipzig. 1919. 339 S.
 Sehaxel, J., *Über die Darstellung allgemeiner Biologie*. (Abhandlg. zur theoretischen Biologie. 1919. 1, 1—61.)

Zelle.

- Guilliermond, A., *Mitochondries et symbiotes*. (C. R. Soc. Biol. Paris. 1919. S2, 309—312.)
 Haberlandt, G., *Zur Physiologie der Zellteilung*. IV. Mitt. (Sitzgsber. preuß. Ak. Wiss. 1919. 39, 721—733.)
 Holmgren, J., s. unter *Angiospermen*.

Gewebe.

- Hayden, A., *The ecologic foliar anatomy of some plants of a prairie province in central Iowa*. (Amer. Journ. Bot. 1919. 6, 69—85.)
 —, *The ecologic subterranean anatomy of some plants of a prairie province in central Iowa*. (Ebenda. 87—105.)
 Lohr, P. J., *Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen*. (Rec. trav. bot. néerl. 1919. 16, 1—59.)
 Record, S. J., *Storied or tier-like structure of certain dicotyledonous woods*. (Bull. Torrey Bot. Club. 1919. 46, 253—273.)

Morphologie.

- Buchholz, J. T., *Studies concerning the evolutionary status of polycotyledony*. (Amer. Journ. Bot. 1919. 6, 106—119.)
 Hansen, A., *Goethes Morphologie*. Verl. Töpelmann, Gießen. 1919. 200 S.
 Schüepp, O., *Die Formen des Laubblattes, ihre Entstehung und Umbildung*. (Natw. Wochenschr. 1919. 18. N. F. 585—592.)
 Spengler, H., *Die verschiedenen Typen im Korollenbau von Lithospermum*. (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 109—123.)

Physiologie.

- Alway, F. J., Me Dole, G. R., and Trumbull, R. S., *Relation of minimum moisture content of subsoil of prairies to hygroscopic coefficient*. (Bot. Gaz. 1919. 67, 185—207.)

- Biedermann, W.**, Bemerkung zu Wohlgenuths und Sallingers Einwänden gegen meine Versuche über Autolyse der Stärke. (Fermentforschung. 1919. **3**, 70—72.)
- Blaauw, A. H.**, Licht, groei en kromming. (Werken Genootsch. Bevord. Nat., Genees- en Heelk. Amsterdam. 1919. 2. **9**, 173—174.)
- Boas, F.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Bokorny, Th.**, Bindung des Formaldehyds durch Enzyme. (Biochem. Zeitschr. 1919. **94**, 69—77.)
- , Neuester Stand der Forschungen über organische Pflanzenernährung. (Landw. Jahrb. 1918. **51**, 141—173.)
- Colin, H.**, L'inuline chez les végétaux genèse et transformation [suite]. (Rev. gén. bot. 1919. **31**, 179—195, 229—250. A suivre.)
- , Utilisation du glucose et du lévulose par les plantes supérieures. (C. R. Ac. Sc. Paris. 1919. **168**, 697—699.)
- Coupin, H.**, Sur le lieu d'absorption de l'eau par la racine. (Ebenda. 1005—1008.)
- Daniel, L.**, Recherches sur le développement comparé de la laitue au soleil et à l'ombre. (Ebenda. 694—697.)
- Davidson, J.**, Do seedlings reduce nitrates? (Journ. Biol. Chem. 1919. **37**, 143—148.)
- Duggar, B. M.**, and **Davis, A. R.**, s. unter Pilze.
- Eichwald, P. E.**, und **Fodor, A.**, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. Mit einer Einführung in die Grundbegriffe der höheren Mathematik. J. Springer, Berlin. 1919. 510 S.
- Euler, H.**, und **Svanberg, O.**, Über einige Versuche zur Temperaturanpassung von Hefezellen. (Fermentforschung. 1919. **3**, 75—80.)
- Fred, E. B.**, The effect of certain organic substances on seed germination. (Soil Sc. 1918. **6**, 333—350.)
- Gray, J.**, and **Peirce, G. J.**, The influence of light upon the action of stomata and its relation to the transpiration of certain grains. (Amer. Journ. Bot. 1919. **6**, 131—155.)
- Haas, A. R. C.**, Effect of anesthetics upon respiration. (Bot. Gaz. 1919. **67**, 377—404.)
- , Respiration after death. (Ebenda. 347—365.)
- Hauch, L. A.**, Bemaerkninger om klimaets indflydelse paa traevæksten i Danmark. (Bot. Tidsskr. 1919. **36**, 323—328.)
- Heß, C. von.**, Messende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Heliotropismus der Pflanzen und den Lichtreaktionen der Tiere. (Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 481—507.)
- Hopffe, A.**, s. unter Bakterien.
- Jaccard, P.**, Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une théorie physiologique à leur croissance concentrique et excentrique. Lausanne et Genève, Payot & Cie. 1919. 200 S.
- Klöcker, A.**, Recherches sur les organismes de fermentation IV. Contribution à la connaissance de la faculté assimilatrice de douze espèces de levure vis-à-vis de quatre sucres. (Compt. rend. lab. Carlsberg. 1919. **14**, 1—40.)
- Kryz, F.**, Über den Einfluß von Ultramarin auf Pflanzen. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1919. **29**, 161—166.)
- Lämmermayr, L.**, Können Licht und Wärme — als ökologische Faktoren — im Leben der grünen Pflanzen sich gegenseitig vertreten? (Monatsh. f. natw. Unterr. 1918. **11**, 26—31.)
- Lloyd, F. E.**, The origin and nature of the mucilage in the cacti and in certain other plants. (Amer. Journ. Bot. 1919. **6**, 156—166.)
- Lutman, B. F.**, Osmotic pressures in the potato plant at various stages of growth. (Ebenda. 181—202.)
- Meisenheimer, J.**, Die stickstoffhaltigen Bestandteile der Hefe. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1919. **104**, 229—283.)
- Michel-Durand, E.**, Variation des substances hydro-carbonées dans les feuilles. [fin.] (Rev. gén. bot. 1919. **31**, 251—268, 287—317.)

- Miller, H. G.**, Relation of sulphates to plant growth and composition. (Journ. Agr. Res. 1919. 17, 87—102.)
- Molisch, H.**, Über die Kunst, das Leben der Pflanze zu verlängern. (Vorträge Ver. verbr. natw. Kenntn. Wien. 1919. 59, 59—88.)
- Pantanelli, E.**, Alterazioni del ricambio e della permeabilità cellulare a temperature prossime al congelamento. (Atti r. Acc. Lincei Roma. 1919. 5. 25, 205—209.)
- Perušek, E.**, Über Manganspeicherung in den Membranen von Wasserpflanzen. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. mat.-natw. Kl. Abt. I. 1919. 125, 21 S.)
- Posternak, S.**, Sur la constitution du principe phospho-organique de réserve des plantes vertes. (C. R. Ac. Sc. Paris. 1919. 169, 37—39.)
- Power, F. B.**, The distribution and characters of some of the odorous principles of plants. (Journ. industr. and engineer. chem. 1919. 11, 344—365.)
- Rosenthaler, L.**, Beiträge zur Blausäure-Frage. (Schweiz. Apoth.-Ztg. 1919. 57, 267—270, 279—283, 295—297, 307—313, 324—329, 341—346.)
- Sande Bakhuyzen, H. L. van de**, Photo-growth reaction and disposition to light in *Avena sativa*. (Proc. Kgl. Akad. Wet. Amsterdam. 1919. 22, 1—16.)
- Schulz, F. N.**, Über die Wirkung der Speichelase auf Stärkelösung. (Ferntforschung. 1919. 3, 72—75.)
- Stäbfelt, M. G.**, Über die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von *Pisum sativum*. (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 61—71.)
- Stern, K.**, Über elektroosmotische Erscheinungen und ihre Bedeutung für pflanzenphysiologische Fragen. (Zeitschr. f. Bot. 1919. 11, 561—614.)
- Stewart, E. G.**, Mucilage or slime formation in the cacti. (Bull. Torrey Bot. Club. 1919. 46, 157—166.)
- Stoppel, R.**, Leitfähigkeit und Ionengehalt der Atmosphäre im geschlossenen Raum bei konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen. (Nachr. k. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl. 1919. 19 S.)
- Talma, E. G. C.**, The relation between temperature and growth in the roots of *Lepidium sativum*. (Rec. trav. bot. néerl. 1918. 15, 366—423.)
- Winterstein, E.**, Über eine einfache Darstellung von Rohrzucker aus pflanzlichen Objekten. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1919. 104, 217—219.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Allard, H. A.**, Gigantism in *Nicotiana Tabacum* and its alternative inheritance. (Amer. Nat. 1919. 53, 218—233.)
- Becking, L. B.**, Some numerical proportions in panmictic populations. (Rec. trav. bot. néerl. 1918. 15, 337—366.)
- Correns, C.**, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella bursa pastoris* albovariables und carina. (Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. 1919. 585—610.)
- , Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. (Ebenda. 34, 585—610.)
- , Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung der Geschlechtsverhältnisse. (Ebenda. 1918. 50, 1175—1200.)
- Dahlgren, K. V. O.**, Erbliehkeitsversuche mit einer dekandrischen *Capsella bursa pastoris* (L.). (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 48—61.)
- Freeman, G. F.**, The heredity of quantitative characters in wheat. (Genetics. 1919. 4, 1—93.)
- Kohlbrugge, J. H. F.**, De erfelijkheid van verkregen eigenschappen. (Genetica. 1919. 1, 347—386.)
- Kooiman, H. N.**, Overzicht over enkele Oenotheraproblemen. Samenvattend referaat. (Ebenda. 134—148.)
- Mascré**, Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. (C. R. Ac. Sc. Paris. 1919. 168, 1214—1216.)
- Thomson, J. A.**, The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. (Trans. R. Soc. Edinburgh. 1919. 52, 399—433.)

- Tjebbes, K.**, en **Kooiman, H. N.**, Erfelijkeidsonderzoekingen bij boonen. (*Genetica*. 1919. **1**, 323—346.)
- Tschermak, E.**, Beobachtungen über anscheinend vegetative Spaltungen an Bastarden und über anscheinende Spätspaltungen von Bastardnachkommen, speziell Auftreten von Pigmentierungen an sonst pigmentlosen Deszendenten. (*Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1919. **21**, 216—232.)
- Wangerin, W.**, Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich. (*Schrift. natf. Ges. Danzig*. 1919. N. F. **15**, 12—13.)
- Weatherwax, P.**, The ancestry of maize — a reply to criticism. (*Bull. Torrey Bot. Club*. 1918. **46**, 275—278.)
- Wettstein, F. von**, Vererbungserscheinungen und Systematik bei Haplonten und Diplohaplonten im Pflanzenreich. (*Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1919. **21**, 233—246.)
- Witte, H.**, Själfbefruktningens inverkan på afkommans utveckling hos timotejen (*Phleum pratense* L.). [Über den Einfluß der Selbstbefruchtung auf die Entwicklung der Nachkommenschaft beim Timotheegrass (*Phleum pratense* L.). [V. M.]. (*Sverig. Utsädesför. Tidskr.* 1919. **29**, 86—90.)
- , Über weibliche Sterilität beim Timotheegrass (*Phleum pratense*) und ihre Erbllichkeit. (*Svensk bot. Tidskr.* 1919. **13**, 32—43.)

Ökologie.

- Arber, A.**, On heterophylly in water plants. (*Amer. Nat.* 1919. **53**, 272—278.)
- Frisch, K. von**, Über den Geruchssinn der Biene und seine Bedeutung für den Blumenbesuch. II. Mitt. (*Verh. zool.-bot. Ges. Wien*. 1918. **68**, 129—144 der Sitzber.)
- Hayden, A.**, s. unter Gewebe.
- Hesselman, H.**, Iakttagelser över skogsträds-pollens spridningsformaga [Beobachtungen über die Verbreitungsfähigkeit des Waldbaumpollens]. (*Medd. Stat. Skogsför-söksanst.* 1919. **16**, 27—60. Schwed. u. Deutsch.)
- Lämmermayr, L.**, Die grüne Vegetation steirischer Höhlen. (*Mitt. natw. Ver. Steiermark*. 1918. **54**, 53—88.)
- Mac Dougal, D. T., Richards, H. W., and Spoehr, H. A.**, Basis of succulence in plants. (*Bot. Gaz.* 1919. **67**, 405—416.)
- McAtee, W. L.**, Summary of notes on winter blooming at Washington, D. C. (*Proc. Biol. Soc. Washington*. 1919. **32**, 129—132.)
- Montfort, C.**, Tatsachen und Probleme der Moorökologie. (*Sitzgsber. natw. Abt. niederrhein. Ges. Bonn*. 1919. 14—20.)
- Naumann, E.**, Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons III. (*Biol. Centralbl.* 1919. **39**, 337—346.)
- Paulsen, O.**, s. unter Algen.

Algen.

- Carter, N.**, Studies on the chloroplasts of Desmids. I. (*Ann. of Bot.* 1919. **33**, 215—254.)
- Hartmann, O.**, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß höherer Temperatur auf Morphologie und Zytologie der Algen. (*Arch. f. Entw.-Mech. Organ.* 1918. **44**, 590—642.)
- Huber-Pestalozzi, G.**, Morphologie und Entwicklungsgeschichte von *Gloeotacnium Loitlesbergerianum* Hansgirg. (*Zeitschr. f. Bot.* 1919. **11**, 401—472.)
- Paulsen, O.**, Plankton and other biological investigations in the sea around the Faeroes in 1913. (*Meddelelser fra Kommissionen for Havundersogelser. Serie Plankton*. 1918. No. 13. **1**, 27 S.)
- Reverdin, L.**, Etude phytoplantonique, expérimentale et descriptive des eaux du Lac de Genève. (*Arch. scienc. phys. et nat.* 1919. **1**, 95 S.)
- , *Le Stephanodiscus minor* nov. spec. et revision du genre *Stephanodiscus*. (*Bull. soc. bot. Genève*. 2. sér. 1918. **10**, 17—20.)

Bakterien.

- Allen, E. R., Some conditions affecting the growth and activities of *Azotobacter chroococcum*. (Ann. Missouri Bot. Gard. 1919. 6, 1—44.)
- Hopffe, A., Bakteriologische Untersuchungen über die Zelluloseverdaung. (Centralbl. f. Bakt. I. Abt. 1919. 83, 374—386.)
- Tausz, J., und Peter, M., Neue Methode der Kohlenwasserstoffanalyse mit Hilfe von Bakterien. (Bakt. Centralbl. II. Abt. 1919. 49, 497—556.)
- Waksman, S. A., and Curtis, R. E., The occurrence of *Actinomyces* in the soil. (Soil. Sc. 1919. 6, 309—319.)
- , s. unter Pilze.

Pilze.

- Appel, O., und Westerdijk, J., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Beach, W. S., Biologic specialization in the genus *Septoria*. (Amer. Journ. Bot. 1919. 6, 1—33.)
- Dietel, P., Über *Puccinia obscura* Schröt. und einige verwandte Puccinien auf *Luzula*. (Ann. Mycol. 1919. 17, 48—58.)
- Duggar, B. M., and Davis, A. R., Studies in the physiology of the fungi. I. Nitrogen fixation. (Ann. Missouri Bot. Gard. 1919. 3, 413—437.)
- Kaufmann, F., Die in Westpreußen gefundenen Pilze der 3 schwarzbraunsporigen Blattpilzgattungen *Hypholoma*, *Psilocybe*, *Psathyra*. Schutz vor Pilzvergiftung. (Ber. westpreuß. bot.-zool. Ver. 1919. 41, 1—22.)
- Levine, M., Further notes on the sporadic appearance of nonedible mushrooms in cultivated mushroom beds. (Mycologia. 1919. 11, 51—54.)
- Mangenot, G., Sur la formation des asques chez *Endomyces Lindneri* (Saito). (C. R. Soc. Biol. Paris. 1919. 82, 477—479.)
- Schenck, E., Die Fruchtkörperbildung bei einigen *Bolbitis*- und *Coprinus*-arten. Diss. Heidelberg. 1919. 61 S.
- Schweizer, J., Die kleinen Arten bei *Bremia Lactucae* Regel und ihre Abhängigkeit von Milieu-Einflüssen. (Verh. thurg. natfor. Ges. 1919. 17—59.)
- Sydow, H. und P., Mykologische Mitteilungen. (Ann. Mycol. 1919. 17, 33—48.)
- Theiß, F., Neue Originaluntersuchungen von Ascomyceten. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1919. 69, 1—24.)
- Waksman, S. A., Studies on the proteolytic enzymes of soil fungi and *Actinomyces*. (Journ. of Bact. 1918. 3, 509—530.)

Flechten.

- Bachmann, E., Der Thallus der Kalkflechten mit *Chroolepus*-, *Scytonema*- und *Xanthocapsa*-Gonidien. (Nova Acta. Ver. kais. Leop. Carol. deutsch. Akad. der Naturforsch. Halle. 1919. 105.)
- , und Fr., Litauische Flechten (Anfang). (Hedwigia. 1919. 61, 308—320.)
- Digby, L., On the archesporial and meiotic mitoses of *Osmunda*. (Ann. of Bot. 1919. 33, 135—172.)
- Steiner, J., Flechten aus Transkaukasien. (Ann. Mycol. 1919. 17, 1—33.)
- , *Buellia* novae. (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 141—165.)
- Mereshkovsky, C., *Le Parmelia canusadalis* existe-t-il? (Ebenda. 303—307.)
- , Contribution à la flore lichénologique des environs de Kazan (Schluß). (Ebenda. 225—241.)
- Shirley, J. J., The thallus of the genus *Parmelia*. (Pap. and Proc. R. Soc. Tasmania. 1919. 53—68.)

Moose.

- Garjeanne, A. J. M., Gemmen bei *Gymnocolea inflata* Dum. (Hedwigia. 1919. 61, 300—302.)

- Herzog, Th.**, Die Laubmoose der II. Freiburger Molukkenexpedition. (Hedwigia. 1919. **61**, 286—299.)
- Nagai, I.**, Induced adventitious growth in the gemmae of Marchantia. (Bot. Mag. Tokyo. 1919. **33**, 99—109.)

Farnpflanzen.

- Bonaparte, Le Prince**, Notes ptéridologiques. Fasc. V. Paris. 1917. 131 S.
- , Notes ptéridologiques. Fasc. VII. Paris. 1918. 414 S.
- Hieronymus, G.**, Bemerkungen zur Kenntnis der Gattung *Angiopteris* Hoffm. nebst Beschreibungen neuer Arten und Varietäten derselben. (Hedwigia. 1919. **61**, 242—285.)
- M'Lean, J.**, The anatomy and affinity of certain rare and primitive ferns. (Trans. R. Soc. Edinburgh. 1919. **52**, 363—397.)
- Neuhoff, W.**, *Equisetum ramosissimum* Desf. aus Westpreußen. (Ber. westpreuß. bot.-zool. Ver. 1919. **41**, 29—30.)

Gymnospermen.

- Chamberlain, C. J.**, The living Cycads. (Chicago, Univ. Press. 1919. 172 S.)

Angiospermen.

- Gertz, O.**, Proliferation av Lonhänge hos *Alnus glutinosa* (L.) J. Gaertn. (Svensk bot. Tidskr. 1919. **13**, 71—75.)
- Guérin, P.**, Développement de l'anthère et du pollen des Labiées. (C. R. Ac. Sc. Paris. 1919. **168**, 182—185.)
- Heiduschka, A.**, und **Lüft, K.**, Das fette Öl der Samen der Nachtkerze (*Oenothera biennis*) und über eine neue Linolensäure. (Arch. der Pharm. 1919. **256**, 33—69.)
- Holmgren, J.**, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. (Kgl. svenska Vet.-Ak. Handl. 1919. **59**, 1—118.)
- Marzell, H.**, Zur Kulturgeschichte des Schellkrautes. (Natw. Wochenschr. 1919. **18**, N. F. 601—604.)
- Raunkiaer, E.**, Über Homodromie bei Gramineen. (Biol. Medd. kgl. dansk Vid. Selsk. 1919. **1**, 32 S.)
- Schneider, C.**, Notes on American willows. III. A conspectus of American species and varieties of sections *Reticulatae*, *Herbaceae*, *Ovalifoliae* and *Glaucæ*. (Bot. Gaz. 1919. **67**, 27—64.)
- , Notes on American willows. IV. (Ebenda. 309—346.)
- , Notes on American willows. V. The species of the *Pleonandreae* group. (Journ. Arnold Arboretum. 1919. **1**, 1—32.)
- Spengler, H.**, s. unter Morphologie.

Pflanzengeographie. Floristik.

- Arrhenius, O.**, Försök till en ny metod för analys av växtsambällen. (Svensk bot. Tidskr. 1919. **13**, 1—21.)
- Bertsch, K.**, Pflanzengeographische Untersuchungen aus Oberschwaben. (Jahrb. Ver. nat. Natk. Württemberg. 1918. **74**, 69—172.)
- Dreyer, J.**, Die Moore Kurlands nach ihrer geographischen Bedingtheit, ihrer Beschaffenheit, ihrem Umfange und ihrer Ausnutzungsmöglichkeit. (Veröffentl. geogr. Inst. Hamburg. 1919. **8**, 261 S.)
- Drude, O.**, Die Elementar-Assoziation im Formationsbilde. (Ber. freien Ver. Pflanzengeogr. f. 1917/1918. 1919. 45—82.)
- , Formationen und Relikt-Standorte des Kulm- und Diabas-Durchbruches an der oberen Saale. (Ebenda. 160—179.)
- Höhn, W.**, Über die Flora und Entstehung unserer Moore. (Mitt. natw. Ges. Winterthur. 1918. **12**, 29—65.)

- Janchen, E., Beitrag zur Floristik von Ost-Montenegro, Fortsetzung. (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 166—179.)
- Killermann, S., Die Herkunft des Kalmus (*Acorus calamus* L.). (Natw. Wochenschr. 1919. 18. N. F. 633—637.)
- Koorders, S. H., Beitrag zur Kenntnis der Flora von Java. Nr. 10—12 und 15—20. Mit Inhaltsübersicht von Beitrag Nr. 1—20. (Bull. Jard. bot. Buitenzorg. 1919. 3. 1, 136—189.)
- Lohmann, H., Die Besiedelung der Hochsee mit Pflanzen. (Votr. Gesamtgeb. Bot. 1919. 30 S.)
- Ostenfeld, C. H., Bemaerkninger om danske traers og buskes systematik og udbredelse. I. Vore Aelme-Arter. (Taxonomic and distributional remarks on Danish trees and shrubs. I. Our elmspecies. (Dansk Skovfor. Tidsskr. 1918. 421—442.)
- Plüß, B., Unsere Bäume und Sträucher. 8. und 9. Auflage. Herdersche Verlagsbuchh. Freiburg i. B. 1919. 132 S.
- , Unsere Getreidearten und Feldblumen. 1919. Ebenda. 202 S.
- Roth, A., Die Vegetation des Walensegebietes. (Beitr. zur geobot. Landesaufnahme. 7. Beigel. d. Ber. schweiz. bot. Ges. 1919. 58 S.)
- Schlechter, R., Die Orchideenflora der südamerikanischen Kordillerenstaaten. I. Venezuela. (Rep. spec. nov. regni veget. 1919. Beih. 6, 100 S.)
- Schmidt, W., Die meteorologischen Verhältnisse in nächster Nähe der Pflanzen. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1919. 69, 14—17.)
- Steinecke, F., Die Zehlau, ein staatlich geschütztes Hochmoor. (Naturdenkmäler. 1919. 2, 47 S.)
- Vierhapper, F., *Allium strictum* Sch. im Lungau. (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 124—141.)
- Wangerin, W., Die montanen Elemente in der Flora des nordostdeutschen Flachlandes. (Schrift. natf. Ges. Danzig. 1919. N. F. 15, 43—85.)

Palaeophytologie.

- Krasser, F., Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzerschichten: Makrosporophylle. (Anz. Ak. Wiss. Wien. 1919.)
- Kubart, B., Ein tertiäres Vorkommen von *Pseudotsuga* in Steiermark. (Ebenda. 50—51.)
- Seward, A. C., Fossil plants Bd. 4, Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. Cambridge. 1919. 543 S.
- Stoller, J., *Hydrocotyle natans* Cyrillo aus dem Altdiluvium bei Hannover. (Zeitschr. f. Bot. 1919. 11, 507—510.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Appel, O., und Westerdijk, J., Die Gruppierung der durch Pilze hervorgerufenen Pflanzenkrankheiten. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1919. 29, 176—186.)
- Boas, F., Beiträge zur Kenntnis des Kartoffelabbaues. (Ebenda. 171—176.)
- Bredemann, G., Beobachtungen über Weinschädlinge in Obermesopotamien. (Ebenda. 166—171.)
- Docters van Leeuwen, W., Über eine Galle an *Kibessia azurea* D. C., irrtümlich angesehen für eine Frucht einer anderen *Kibessia*-Art: *Kibessia sessilis* Bl. (Bull. Jard. bot. Buitenzorg. 1919. 3. 1, 131—135.)
- Müller-Thurgau, H., und Osterwalder, A., Versuche zur Bekämpfung der Kohlhermie. (Landw. Jahrb. Schweiz. 1919. 33, 1—22.)
- Nalepa, A., Revision der auf den Betulaceen Mitteleuropas Gallen erzeugenden Eriophyes-Arten. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1919. 69, 25—50.)
- Schaffnit, E., und Lüstner, G., Bericht über das Auftreten von Feinden und Krankheiten der Kulturpflanzen in der Rheinprovinz — 1916 und 1917. (Veröffentl. Landw. Kammer Rheinprovinz Bonn. 1919. 3.)

Schulze, P., Das Verhalten artfremder und artgleicher Gallen beim räumlichen Zusammentreffen und andere Mitteilungen über Gallen. (Sitzber. Ges. natw. Freunde Berlin. 1918. 371—379.)

Angewandte Botanik.

- Cohen-Stuart, C. P., A basis for tea selection. 1. (Bull. Jard. bot. Buitenzorg. III. Ser. 1919. 1, 193—320.)
- , Proeven over het dekapeteeren van theeloten I. (Med. Proefstat. voor thee. 1919. 65, 3—45.)
- Deuss, J. J. B., De bodem in verband met den plantengroei. (Teysmannia. 1919. 30, 49—65, 97—114. Wordt verv.)
- Fischer, H., Fortschritte in der Frage der Kohlensäuredüngung. (Gartenwelt. 1919. 23, 397—399.)
- Gardiner, R. F., Solubility of lime, magnesia, and potash in such minerals as epidote, chrysolite, and muscovite, especially in regard to soil relationships. (Journ. Agr. Res. 1919. 16, 259—261.)
- Giannoni, K., Naturschutzbestrebungen in Österreich. (Schriften Ver. Verbr. natw. Kenntn. Wien. 1918. 58, 27—62.)
- Greaves, J. E., Garter, E. G., and Goldthorpe, H. C., Influence of salts on the nitric-nitrogen accumulation in the soil. (Journ. Agr. Res. 1919. 16, 107—135.)
- Müller, K., Bericht der Hauptstelle für Pflanzenschutz in Baden an der landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Augustenburg für 1915—1918. E. Ulmer, Stuttgart. 1919. 63 S.
- Ramann, E., Der Boden und sein geographischer Wert. (Mitt. Geogr. Ges. München. 1918. 13. 1. 14 S.)
- Schindler, H., Die mikroskopische Unterscheidung alpwirtschaftlich wichtiger Gräserarten im blütenlosen Zustande. (Zeitschr. landw. Versuchsw. Deutsch-Österr. 1919. 22, 131—151.)

Technik.

Tausz, J., und Peter, M., s. unter Bakterien.

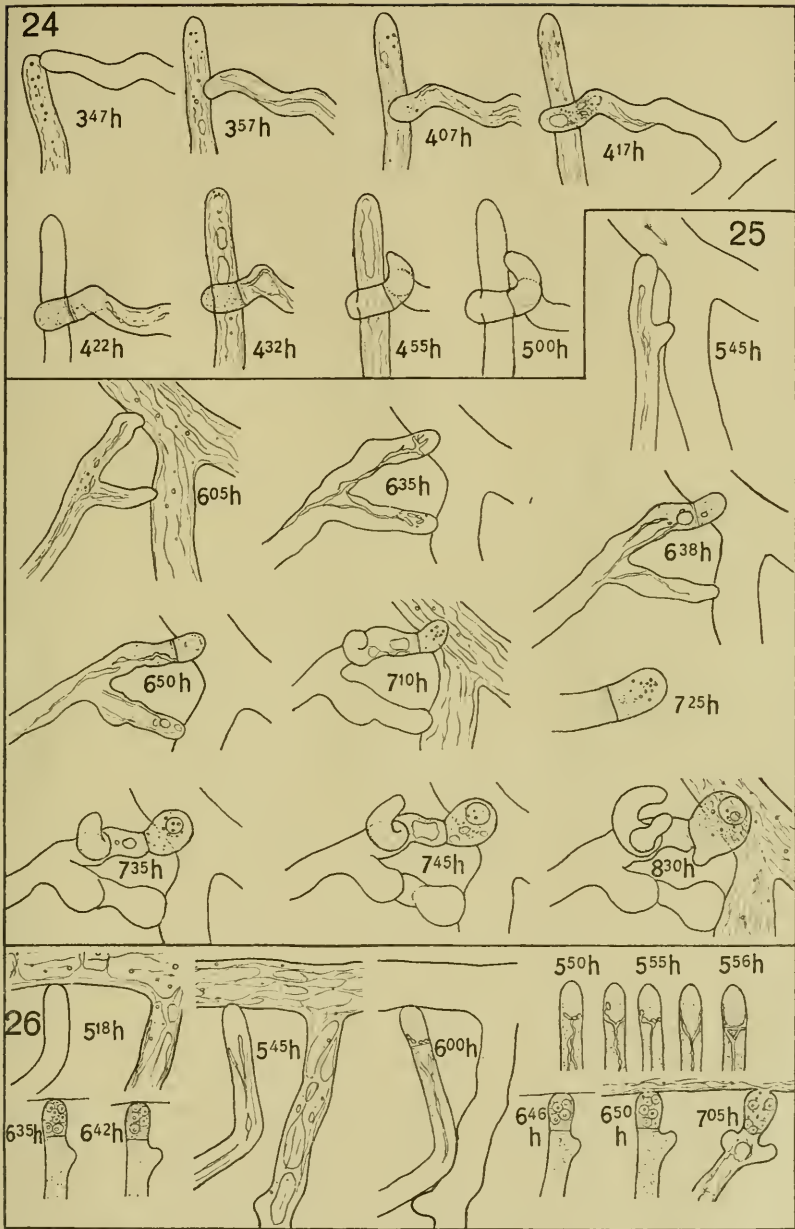
Personalmeldungen.

Als Nachfolger von Hugo de Vries wurde Prof. Dr. Th. J. Stomps zum ordentlichen Professor an der Universität Amsterdam ernannt.

Der Privatdozent Prof. Dr. H. von Guttenberg in Berlin wurde zum a. o. Professor ernannt.

In Jena starb am 3. Dezember 1919 Prof. Dr. Ernst Stahl.

Am 31. Januar verschied in Leipzig Prof. Dr. W. Pfeffer.





Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Die angegebenen Preise erhöhen sich durch die auf
Seite 2 des Umschlages angegebenen Teuerungszuschläge*

Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur „Organographie der Pflanzen“. Von Dr. **K. Goebel**, Prof. an der Universität München. Mit 239 Abbildungen im Text. Herausgegeben mit Unterstützung der Alb. Samsonstiftung bei der Bayer. Akademie der Wissenschaften. (VII, 483 S. gr. 8^o) 1920. Preis: 40 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Art der Entfaltung. 3. Entfaltungsbewegungen der Sprosse (Sproßnutationen). 4. Blattentfaltung. 5. Entfaltungsdrehungen (Morphologie des Asymmetrischen). 6. Resupination der Blüten. 7. Entfaltungsfolge. 8. Entfaltungs- und Reizbewegungen in Blüten. 9. Die Sensitiven. 10. Schlafbewegungen. — Namen- und Sachregister.

Das vorliegende Buch ist den mit eigenartigen Organbildungen im Zusammenhang stehenden Entfaltungsbewegungen gewidmet, über welche zwar viele Einzeluntersuchungen und Deutungen vorliegen, die aber niemals eine zusammenfassende vergleichende Besprechung gefunden haben.

Auf Grund eigener Untersuchungen versucht der Verfasser hier, ohne auf die speziell physiologischen Probleme einzugehen, die Art und Weise der Entfaltungsbewegungen zu schildern und namentlich die Frage zu prüfen, ob diese — wie das meist als selbstverständlich vorausgesetzt wurde — als Anpassungserscheinungen zu betrachten sind oder nicht.

Um diese Frage beantworten zu können, war es nötig, kurz darauf einzugehen, weshalb uns die teleologische Betrachtungsweise so im Blute liegt, daß wir glücklich sind, sie irgendwie auch wissenschaftlich rechtfertigen zu können. Die verschiedenen geschichtlichen Mitteilungen, welche der Darstellung beigegeben sind, zeigen, daß die in der Einleitung vertretene Ansicht, es handle sich dabei um einen bewußten Anthropomorphismus, zutrifft.

Wenn der Verfasser zu dem Ergebnis kam, daß eine Anzahl teleologischer Deutungen der Entfaltungsbewegungen nach unseren jetzigen Kenntnissen als unrichtig oder unbewiesen zu betrachten ist, so ist damit keineswegs gesagt, daß bessere Einsicht nicht auch für diese Bewegungen noch eine Nützlichkeitsdeutung finden könne. Diese müßte aber experimentell erwiesen und nicht nur vermutet sein. Im übrigen handelt es sich bei den folgenden Darlegungen nicht um das Zustandekommen der Anpassungen, sondern um das Problem der Mannigfaltigkeit; an einer Reihe von Beispielen wird ausgeführt, daß die Auffassung des Zustandekommens der Anpassungen unhaltbar geworden ist.

Eine große Anzahl von vorzüglichen Bildern erhöht den Wert des Buches, das allen Botanikern und Biologen willkommen sein wird.

Die Seidenraupenzucht in Venetien. **Zugleich ein Beitrag zur Schlafkrankheit und einer neuen Trypanosomidenkrankheit der Seidenraupen.** Von Prof. Dr. **W. Harms**, Marburg a. L. Mit 12 Abbildungen im Text und 35 Abbildungen auf 20 Tafeln. (VII, 125 S. gr. 8^o) 1920. Preis: 16 Mark.

Die Abhandlung gibt einen Überblick über die Erfolge der unter deutscher Leitung aufrechterhaltenen Seidenraupenzucht im besetzten Italien in den Jahren 1917/18. Daneben aber werden die mit sehr großem Material vorgenommenen Versuche über die Raupenzucht verschiedener Rassen und Kreuzungen sowohl wie auch über die Seidenraupenkrankheiten behandelt. Für eine Wiederbelebung des in früheren Jahrhunderten stets gescheiterten deutschen Seidenbaues wird seit einigen Jahren und auch heute noch stark Propaganda gemacht, und zwar durch den „Deutschen Seidenraupenverband“, wie auch durch die Tageszeitungen. Das Buch wird dazu beitragen, daß die Grenzen der Möglichkeiten einer Seidenzucht wie auch ihre unumgänglich nötigen Vorbedingungen in Deutschland klar gezogen werden, und daß vor allem auch die vielen Schwierigkeiten und Gefahren einer Zucht, selbst in günstigen Gegenden Deutschlands, erkannt werden.

Einführung in die botanische Mikrotechnik. Von **Hubert Sieben**, Techniker am botan. Institut d. Universität Bonn. Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 22 Abbildungen im Text. (IX, 114 S. kl. 8^o). 1920. Preis: 5 Mark, geb. 7 Mark.

Dr. Eduard Strasburger

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

- Histologische Beiträge.** 7 Hefte. Preis: 64 Mark 50 Pf.
- Heft 1: **Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche**, nebst einem Anhang über Befruchtung. Mit 3 lithogr. Tafeln. (XVIII, 258 S. 8^o.) 1888. Preis: 7 Mark.
- Heft 2: **Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute.** Mit 4 lithogr. Tafeln (XIV, 186 S. 8^o.) 1899. Preis: 7 Mark
- Heft 3: **Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen.** Mit 17 Abb. im Text u. 5 lithogr. Tafeln. (XXXII, 1000 S. 8^o.) 1891. Preis: 24 Mark.
- Heft 4: **Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.—Schwärmosporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.** Mit 3 lithogr. Tafeln. (X, 158 S. 8^o.) 1892. Preis: 7 Mark.
- Heft 5: **Über das Saftsteigen. — Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße.** (VIII, 124 S. 8^o.) 1893. Preis: 2 Mark 50 Pf.
- Heft 6: **Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.** Mit 4 lithogr. Tafeln. (XX, 224 S. 8^o.) 1900. Preis: 10 Mark 50 Pf.
- Heft 7: **Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.** Mit 3 lithogr. Tafeln. (XVI, 124 S. 8^o.) 1909. Preis: 6 Mark 50 Pf.

Über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. Rede, gehalten beim Eintritt in die philosoph. Fakultät der Univ. Jena am 2. Aug. 1873. (30 S. 8^o.) 1874. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Studien über Protoplasma. Mit 2 Tafeln. (Abdruck aus „Jenaische Ztschr. f. Naturw.“ N. F. Bd. III. 56 S. 8^o.) 1876. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmosporen. (Abdruck aus „Jenaische Ztschr. f. Naturw.“ N. F. Bd. V. (75 S. 8^o.) 1878. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Die Angiospermen und die Gymnospermen. Mit 22 Tafeln. (VIII, 173 S. 8^o.) 1879. Preis: 25 Mark.

Zellbildung und Zellteilung. Dritte, völlig umgearb. Aufl. Mit 14 Tafeln und einem Holzschnitt. (XII, 392 S. 8^o.) 1880. Preis: 15 Mark.

Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Mit 8 Tafeln. (XV, 264 S. 8^o.) 1882. Preis: 10 Mark.

Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Mit 2 lithogr. Tafeln. (XI, 176 S. 8^o.) 1884. Preis: 5 Mark.

Das Protoplasma und die Reizbarkeit. Rede, gehalten zum Antritt des Rektorates der Rhein. Friedrich Wilhelm-Universität in Bonn am 18. Oktober 1891. (38 S. 8^o.) Preis: 1 Mark.

Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe, nebst anschließenden Erörterungen. (Abdruck aus der „Festschrift zum 70. Geburtstag von Ernst Haeckel“.) Mit 2 Tafeln. (16 S. gr. Fol.) 1904. Preis: 4 Mark.

Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. (VIII, 68 S. 8^o.) 1905. Preis: 2 Mark.

Streifzüge an der Riviera. Dritte, gänzlich umgearbeitete Auflage. Illustr. von Louise Reusch. Mit 85 farbigen Abb. im Text. (XXVI, 582 S. 8^o.) 1913. Preis: elegant broschiert 10 Mark, in Leinen gebunden 15 Mark.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 2

MIT 16 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

Inhalt des zweiten Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
C. Correns, Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischgeschlechtiger Pflanzen. Mit 2 Abbildungen im Text	49
II. Sammelreferat.	
Lehmann, Ernst, Neuere Oenotherenarbeiten. II. Mit 14 Abbildungen im Text	61
III. Besprechungen.	
Barthel, Christ, Beitrag zur Kenntnis der Nitrifikation des Stallmiststickstoffs in der Ackererde	102
—, und Sandberg, E., Weitere Versuche über das Kasein spaltende Vermögen von zur Gruppe <i>Streptococcus lactis</i> gehörenden Milchsäurebakterien	104
Biedermann, W., Der Lipoidgehalt des Plasmas bei <i>Monotropa hypopitys</i> und <i>Orobancha (speciosa)</i>	108
Buder, J., Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien	106
Correns, C., Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (<i>Trinia glauca</i>)	86
Darnell-Smith, G. P., The Gametophyte of <i>Psilotum</i>	89
Lawson, A. Anstruther, The Prothallus of <i>Tmesipteris tannensis</i>	89
—, The Gametophyte Generation of <i>Psilotaceae</i>	89
Lieske, R., Zur Ernährungsphysiologie der Eisenbakterien	105
Lehmann, E., Über die Selbststerilität von <i>Veronica syriaca</i>	87
Nathorst, A. G., Zur Devonflora des westlichen Norwegens	99
—, Tertiäre Pflanzenreste aus Ellesmerland	100
—, Neuere Erfahrungen von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen und einige darauf besonders für Mittelddeutschland basierte Schlussfolgerungen	100
Seward, A. C., Fossil plants	92
Söderberg, E., Über die Pollenentwicklung bei <i>Chamaedorea corallina</i> Karst.	88
Stopes, M. C., New Bennettitean cones from the british cretaceous	98
Strasburger, E., Das kleine botanische Praktikum für Anfänger	85
Zikes, H., Über den Einfluß der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. I. Teil	101
IV. Neue Literatur	
	109



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Populäre biologische Vorträge

Von

Hans Molisch

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität Wien.
Mit 63 Abbildungen. (IV, 280 S. gr. 8^o.) 1920.

Preis: 16 Mark, geb. 20 Mark.

Inhalt: 1. Goethe als Naturforscher. 2. Eine Wanderung durch den javanischen Urwald. 3. Reiseerinnerungen aus China und Japan. 4. Das Leuchten der Pflanzen. (Mit 8 Abbild.) 5. Warmbad und Pflanzentreiberei. (Mit 4 Abbild.) 6. Ultramikroskop und Botanik. (Mit 1 Abbild.) 7. Das Erfrieren der Pflanzen. (Mit 7 Abbild.) 8. Über den Ursprung des Lebens. 9. Das Radium und die Pflanze. 10. Der Naturmensch als Entdecker auf botanischem Gebiete. 11. Der Scheintod der Pflanze. 12. Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur. 13. Biologie des atmosphärischen Staubes (Aëroplankton). 14. Die Wärmeentwicklung der Pflanze. 15. Über die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. 16. Über die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern. 17. Botanische Paradoxa.

Molisch hat in den letzten 20 Jahren bis in die neueste Zeit an verschiedenen Orten und bei verschiedenen Anlässen eine Reihe von populären Vorträgen gehalten, die hier gesammelt in einem Bande erscheinen. Die verschiedenen Themen verraten den reichen Inhalt des vielfach auf eigenen neuen Forschungen fußenden Buches. Die Form der Darstellung ist im wahren Sinne des Wortes allgemeinverständlich. Das Buch wendet sich also nicht bloß an den Biologen, sondern an jeden gebildeten Laien mit naturwissenschaftlichen Interessen, da es keine besonderen Vorkenntnisse voraussetzt.

Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen.

Von

C. Correns.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Der wesentliche Unterschied zwischen einer gemischtgeschlechtigen (zwitterigen oder einhäusigen) und einer getrenntgeschlechtigen höheren Pflanze besteht darin, daß bei der gemischtgeschlechtigen beide Potenzenkomplexe¹, der männliche und der weibliche, gleich entfaltungsfähig sind und entfaltet werden, wenn auch — von Mißbildungen abgesehen — beim einzelnen Organ jedesmal nur einer zum Vorschein kommt, während bei der getrenntgeschlechtigen eine Zustandsänderung, eine Unterdrückung des einen Komplexes für das ganze Individuum eintritt, und sich nur der andere entfaltet.

Als ich meine Bastardierungsversuche mit der getrenntgeschlechtigen *Bryonia dioica* und der gemischtgeschlechtigen

¹) Um keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, sei hinsichtlich der Terminologie bemerkt, daß im folgenden unter »Potenzen« mit Driesch und Klebs alle Fähigkeiten zusammengefaßt werden, die der Organismus unter den verschiedenen möglichen äußeren Bedingungen überhaupt zeigen kann. Unter »Tendenz« verstehe ich dann den Teil der Potenzen, der unter den gegebenen Bedingungen wirklich entfaltet wird. Mit »Valenz« endlich bezeichne ich die Stärke der Tendenz, die Größe der Überlegenheit der sich entfaltenden oder entfaltungsfähigen Potenzen gegenüber denen einer anderen Keimzelle (Correns, 1917, S. 691). Ein Beispiel: Die männliche und die weibliche Pflanze der *Bryonia dioica* haben beide genau die gleichen männlichen und weiblichen Potenzen, ebenso ihre Keimzellen. Jede Zelle der diploiden und haploiden Phase hat aber eine bestimmte Tendenz, eine männliche oder weibliche. Ob sich die beiderlei Keimzellen der haploiden Phase des heterogametischen männlichen Geschlechtes durch ihre verschiedene (männliche oder weibliche) Tendenz unterscheiden (Correns), oder bei gleicher (männlicher) Tendenz nur durch ihre verschiedene Valenz den Keimzellen des weiblichen Geschlechtes gegenüber (Noll, Strasburger), ist noch strittig.

JUN 24 1925

B. alba zur experimentellen Lösung des Problems der Geschlechtsbestimmung ausführte, schien es mir bei der letzteren, einhäusigen Art ganz unmöglich, daß für die generativen Kerne der Pollenkörner und für die Eizellen eine andere Geschlechtstendenz in Frage kommen könnte, als die, wieder einen gemischtgeschlechtigen, einhäusigen Organismus hervorzu- bringen (1907, S. 16). Ebenso natürlich schien es mir, für die entsprechenden Keimzellen einer zwittrigen höheren Pflanze die Tendenz anzunehmen, einen zwittrigen Organismus zu geben. Daß er beides, sowohl Staubgefäße als Fruchtblätter, hervorbringt, muß erblich in ihm festgelegt sein. Das ist seine zwittrige Tendenz. Es sind alle geschlechtlichen Potenzen, männliche und weibliche, entfaltungsfähig. Dazu muß aber auch die Folge, in der die Organe ausgebildet werden, erblich fixiert sein. Die Vorgänge, die dann bestimmen, ob sich bei einer zwittrigen Pflanze ein Zellhöcker zu einem Staubgefäß oder einem Fruchtblatt entwickelt, bei einer monöcischen Pflanze eine Blütenanlage zu einer männlichen oder weiblichen Blüte wird, eine Infloreszenz männliche oder weibliche Blüten hervor- bringt, schienen mir diese Tendenz, die in den einzelnen auf- bauenden Zellen und damit auch in den Keimzellen steckt, nicht zu treffen. — Die Eizelle und die generative Zelle des Pollenkorns einer Erbse oder einer Tulpe würden, meiner Meinung nach, auch für sich allein in echter Parthenogenese entwickelt, eine zwar haploide, aber normal zwittrige — nicht eine weibliche oder eine männliche — Erbsen- oder Tulpenpflanze geben. Nach der erst seitdem geprägten Johannsenschen Terminologie könnte man von einer rein phaenotypischen Bestimmung der Organe einer Zwitterblüte sprechen.

Mit dieser Ansicht über die Geschlechtstendenz der Keim- zellen zwittriger höherer Pflanzen bin ich nun vielfach auf Widerspruch gestoßen. Ich sehe davon ab, die abweichenden Ansichten im einzelnen zu besprechen und verweise auf Stellen, wo das geschehen ist (1913, S. 50, 1916, S. 14). Nur eine andere Annahme scheint mir noch diskutierbar.

Der Zustand, der durch die normale Vereinigung der beiderlei Keimzellen entsteht, beweist an sich für ihre Tendenz vor dieser Ver- einigung nichts. Wissen wir doch durch die ausgezeichnete Fort-

setzung, die El. und Em. Marchal den Versuchen Pringsheims und Stahls gegeben haben, daß die diploide Phase (der Sporophyt) der Laubmoose gemischtgeschlechtig ist, auch wenn die haploide Phase (der Gametophyt) und ihre Keimzellen getrennten Geschlechtes sind. Denn daran ist wohl nicht zu zweifeln, daß die Eizelle und das Spermatozoon eines diözischen Moooses, etwa des *Bryum argenteum* oder *caespiticium*, für sich zur Weiterentwicklung gebracht, ein weibliches und ein männliches Protonema und daran beblätterte, weibliche und männliche Stämmchen geben würden (obwohl sie beiderlei Potenzen enthalten). Die Vermehrung durch einzelne Keimzellen würde gewiß kein anderes Resultat geben, wie die durch Brutorgane, und für diese ist ja, besonders durch die auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen Nolls (zitiert bei O. Schultze, 1903, S. 220) und der Marchals (1906, S. 27 des S. A.), bekannt, daß sie das Geschlecht der Pflanze, die sie hervorgebracht hat, getreu weitergeben.

So könnte der zwittrige Zustand einer Erbsen- oder Tulpenpflanze auch aus der Vereinigung zweier Keimzellen mit verschiedener Tendenz, einer mit männlicher und einer mit weiblicher, hervorgehen. Da es sich aber nicht um ein regelloses Mosaik handelt, wie es etwa weißbunte Blätter zeigen¹, sondern die männlichen und weiblichen Organe oder Blüten in ganz bestimmter Folge gebildet werden, müßte auch hier noch für jede gemischtgeschlechtige Blütenpflanze ein besonderer, vererbbarer Mechanismus angenommen werden, der diese Folge bestimmte.

Der Unterschied der beiden Verhalten, des eben besprochenen und des oben erwähnten, liegt darin, daß bei dem ersten sowohl die männliche als die weibliche Keimzelle einer zwittrigen oder einhäusigen Pflanze alle Potenzen in entfaltungsfähigem Zustande in den Embryo brächte, bei dem zweiten die beiden Keimzellen sich gegenseitig ergänzten, indem die männliche Keimzelle nur die männlichen, die weibliche nur die weiblichen Potenzen entfaltungsfähig auf den Embryo übertrüge. Bezeichnen wir die männlichen Anlagen mit M, die

¹) Und wie es offenbar auch bei den Regeneraten aus den Seten diözischer Moose wenigstens teilweise auftritt.

weiblichen mit W und drücken die Tendenz, den entfaltungs-fähigen Zustand, durch fetten Druck aus, so wären im ersten Fall die Keimzellen M_1W_1 und M_2W_2 und die zwittrige Pflanze $M_1M_2W_1W_2$, im zweiten die Keimzellen M_1W_1 und M_2W_2 und die zwittrige Pflanze $M_1M_2W_1W_2$.

Trifft die erste Annahme zu, so ist es ohne weiteres verständlich, daß in jede männliche und weibliche Keimzelle wieder beide Anlagenkomplexe in gleich entfaltungsfähigem Zustand eintreten. Bei der zweiten müßte aber irgendwo während des Entwicklungsganges (wie bei einem diözischen Moose) die Zwitter-tendenz der diploiden Phase bei der haploiden wieder in die getrenntgeschlechtige Tendenz übergeführt werden. Bei den Moosen kennen wir seit Strasburgers Untersuchungen an *Sphaerocarpus* diesen Vorgang und auch den Zeitpunkt genau: es ist die Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen, die zwei Sporen mit männlicher und zwei mit weiblicher Tendenz (gewiß nicht mit männlicher und weiblicher Potenz) den Ursprung gibt. Bei einer zwittrigen Blütenpflanze kommt dieser Prozeß (die Reduktionsteilung) für die Geschlechtsbestimmung selbst — ob männliche oder weibliche Keimzellen gebildet werden — nicht mehr in Betracht. Denn wenn ein Gewebehöcker zu einem Staubblatt oder einem Fruchtblatt auswächst, ist damit schon bestimmt, daß die eine oder die andere Sorte Keimzellen gebildet wird. Es könnte sich bei der Reduktions-teilung nur noch darum drehen, daß bei den schon physio-logisch geschlechtlich bestimmten Sporen, Embryosack und Pollenkorn, genetisch die zwittrige Tendenz in die einge-schlechtige (getrenntgeschlechtige) geändert würde.

Handelte es sich um die saubere Scheidung der zwei bei der Befruchtung vereinigten Tendenzen, wie wir sie bei den diözischen Moosen finden, so müßten wenigstens zweierlei Pollen-körner gebildet werden. Daß das nicht der Fall ist, läßt sich experimentell zeigen (Correns 1916). Es könnte also nur die Unterdrückung je einer Hälfte der Potenzen in Frage kommen, ohne einen Verlust an Keimzellen, und diese Unterdrückung würde vollkommen abhängig sein von der vorher vollzogenen Bestimmung des ganzen Organes, also schon durch diese mit-bestimmt. Beim Staubgefäß würden stets die weiblichen Po-

tenzen, beim Fruchtblatt stets die männlichen unterdrückt. Denn nur so könnte die Anthere ausschließlich Keimzellen mit der männlichen, das Fruchtblatt solche mit der weiblichen Tendenz bilden. Es wäre das ein Vorgang, für den keinerlei Notwendigkeit einzusehen wäre, da ja die Entscheidung über das Geschlecht, die Rolle, die die Keimzellen bei der Fortpflanzung übernehmen, längst vorher gefallen ist.

Es läßt sich nun leicht zeigen, daß von dem Moment an, wo bei einer zwitterigen Blütenpflanze die Entscheidung über das Geschlecht eines Sporophylls oder einer Blüte getroffen ist, bis mindestens zu dem Moment, wo die Reduktionsteilung einsetzt, die zwitterige Tendenz beibehalten ist, trotzdem das Organ männliche oder weibliche Keimzellen hervorbringt.

Um darüber Aufschluß zu erhalten, könnte man die vegetative Vermehrung zu Hilfe nehmen. Beyerinck (1912, S. 80), der in der Bildung der männlichen und weiblichen Sprosse einer monözischen Pflanze eine »organbildende Mutation« sieht, schlägt vor, aus der männlichen und weiblichen Region Stecklinge zu machen, die, falls es sich wirklich um einen solchen Vorgang handeln würde, ihr Geschlecht beibehalten müßten. Er hält es für möglich, auf diese Weise die Eiche in ein männliches und ein weibliches Individuum zu zerlegen. Solche Versuche hatte ich schon einige Jahre vorher wiederholt mit *Bryonia alba* angestellt, bei der jeder blühende Sproß erst eine Anzahl männlicher Blütenstände und dann eine Anzahl weiblicher hervorbringt. Die Stecklinge ließen sich aber nicht auf die Dauer am Leben erhalten, geschweige denn zur weiteren Entwicklung bringen. Ich habe deshalb seinerzeit auch nichts davon erwähnt.

Was bei solchen Versuchen herauskommen würde, läßt sich außerdem mit aller Sicherheit aus dem Verhalten der apogamen Blütenpflanzen sagen. Sind sie ursprünglich Zwitter (*Alchimilla*, *Taraxacum*), so geben sie aus der diploiden Eizelle wieder zwitterige Nachkommen, sind sie getrenntgeschlechtig, also weiblich (*Antennaria*), wieder weibliche. Ebenso verhalten sich Pflanzen mit Nuzellarembryonen (*Citrus*, *Hosta* zwitterig, *Coelebogoyne* weiblich). So würden auch ganz gewiß aus den Stecklingen des männlichen und des weiblichen Abschnittes eines

Sprosses der *Bryonia alba* wieder früher oder später gemischtgeschlechtige, einhäusige Pflanzen hervorgehen.

Bei den Blütenpflanzen ließe sich nur dann noch näher an das Problem herankommen, wenn es gelänge, wenigstens bei einer befruchtungsbedürftigen Eizelle Parthenogenese auszulösen und so den Einwand auszuschalten, bei der Reduktionsteilung (die ja bei Apogamie ausfällt), oder später während der haploiden Phase, würde doch noch der eine Potenzenkomplex unterdrückt.

Der Vorgang, der bei einem gemischtgeschlechtigen Laubmoos bestimmt, ob ein Gametangienstand Antheridien oder Archegonien bilden wird, ist eine völlige Parallele — in physiologischer Hinsicht — zu dem Vorgang, der bei einer einhäusigen Blütenpflanze den einen Blütenstand männlich, den anderen weiblich werden läßt. Bei dem Moose schiebt sich aber zwischen ihn und die Keimzellen nicht noch eine Reduktionsteilung ein.

Es läßt sich nun beweisen, daß selbst die Schwesterzellen von Spermatozoen und Eizellen noch die **gemischtgeschlechtige** Tendenz besitzen, und damit gewiß diese Keimzellen selbst auch, obwohl sie eine männliche oder weibliche Rolle bei der Fortpflanzung übernommen haben.

Ganz neuerdings hat G. Schellenberg gezeigt (1919, S. 34 des S. A.), daß bei *Funaria* der sonst weiblich werdende Seitenproß (S. 55) durch Entgipflung des männlichen, der ihn hervorbringt, männlich gemacht werden kann.

Einige einschlägige Versuche hatten schon El. und Em. Marchal (1909, S. 1257) mit dem einhäusigen *Amblystegium serpens* gemacht. Sie haben aus Stengelstücken, die zwischen zwei Antheridienständen lagen, und aus Stengelblättern und Hüllblättern (*feuilles bracteales*) Protonema und daran normale, also gemischtgeschlechtige Pflanzen erhalten. Dagegen läßt sich aber immer noch einwenden, daß die Änderung der zwittrigen in die männliche und weibliche Tendenz erst später, bei der Anlage der Antheridien und Archegonien, erfolge.

Ich hatte früher (1899, S. 420) gefunden, daß annähernd reife, aber noch nicht entleerte Antheridien der *Funaria hygrometrica* und Stücke von solchen Protonema aus den Wandzellen bildeten, ohne daß ich damals die weitere Ent-

wicklung hätte verfolgen können. Hier knüpften die neuen Versuche an: der negative Erfolg der ersten konnte, nachdem einmal Protonema gebildet worden war, nur an den ungünstigen Bedingungen für die Entstehung der beblätterten Pflänzchen liegen.

In der Tat gaben 1909 *Physcomitrium pyriforme*, 1911 das nordamerikanische *Ph. turbinatum*, das ich zufällig benutzen konnte, und 1915 *Funaria hygrometrica* die erwarteten Resultate. Ich gehe hier nur auf den letzten, ausgedehntesten Versuch ein.

Die Geschlechterbildung ist bei allen drei unter sich ja verwandten Arten im wesentlichen die gleiche. Sie ist schon in der *Bryologia europaea* richtig dargestellt und neuerdings nochmals von Boodle (1906) für *Funaria* eingehend erörtert worden, dessen Angaben El. und Em. Marchal (1911, S. 751) und G. Schellenberg (1919) bestätigt haben.

Die am Protonema entstehenden beblätterten Stämmchen schließen mit einem großen, scheibenförmigen Antheridienstand ab. Von den Astanlagen des Stämmchens wächst meist nur eine aus und schließt dann gewöhnlich mit einem knospenförmigen Archegonienstand ab, zuweilen aber ebenfalls mit einem Antheridienstand, und erst ein daran entspringender Sproß bildet den Archegonienstand. Inzwischen hat, wie wir schon sahen, G. Schellenberg (1919, S. 34 des S. A.) gezeigt, daß man durch Entgipfeln des männlichen Sprosses den sonst weiblich werdenden Seitensproß auch männlich machen kann. Gelegentlich habe ich — bei *Physcomitrium turbinatum* — Äste beobachtet, die, ungewöhnlich hoch am primären Sproß entspringend, Antheridien und Archegonien im selben Stand enthielten.

Es wurden aus nicht zu alten Ständen folgende Teile präpariert, und nach sorgfältigster mikroskopischer Kontrolle auf fein gesiebte Erde gebracht:

1. Hüllblätter der Antheridienstände,
2. Paraphysen der Antheridienstände,
3. noch grüne, aber annähernd reife Antheridien,
4. Hüllblätter der Archegonienstände,
5. annähernd und ganz reife Archegonien, einzeln auch befruchtete.

Die Töpfe selbst waren vor dem Beschicken mit Erde im Heißluftsterilisator auf etwa 150° erhitzt worden, die gefüllten wurden im Dampftopf sterilisiert und mit sterilisierten Hälfen von Petrischalen zugedeckt. Die Bewässerung erfolgte von unten mit abgekochtem Wasser. Die Kulturen standen in einem neuen Versuchsgewächshaus, in dem noch keine Moose gepflegt worden waren.

Die Paraphysen, Antheridien und Archegonien waren aus dem offenen Präparat mit einer jedesmal wieder sterilisierten Kapillare gefischt, in einen kleinen Tropfen sterilen Wasser auf sterilen Objektträger übertragen, mikroskopisch untersucht und dann mit etwas sterilem Wasser auf die Erde geschwemmt worden. Da diese Kulturen nicht gestört werden durften, das Wiederfinden der Objekte auf der Erde auch kaum möglich gewesen wäre, die Anfänge der Protonemabildung aber genauer verfolgt werden sollten, wurden noch Kontrollversuche angelegt, bei denen die Objekte in Uhrschildchen mit verdünnter Knoopscher Nährlösung gebracht wurden.

Die Versuche gaben nun alle das gleiche Endergebnis: Es wurden normale, einhäusige Pflänzchen von dem schon geschilderten Aufbau gebildet. Verschieden war nur der Zeitpunkt ihres Auftretens: das Protonema der Hüllblätter hatte sie am raschesten, die Archegonien zuletzt gebildet, vielleicht nur zufällig später als die Antheridien.

Die mikroskopische Untersuchung der Kontrollversuche lehrte, daß bei den bekannten, keulenförmigen Paraphysen der Antheridienstände¹ nicht die großen, kugeligen, chlorophyllreichen Endzellen ausgewachsen waren, wie man hätte erwarten können, sondern in der früher (1899, S. 419) beschriebenen Weise darunterliegende Zellen (Abb. 1, A, B)². Bei den Antheridien hatten, wie ebenfalls schon früher ermittelt worden war (l. c. S. 420), Wandzellen, hier und da auch der Antheridienstiel, das Protonema gebildet (Abb. 1, C, D). Bei jungen, noch geschlossenen oder eben geöffneten Archegonien kann wohl jede

¹) Z. B. Sachs, 1874, S. 368, Fig. 253.

²) Auch De Forest Heald (1898, S. 182) hatte aus den Basalzellen der Paraphysen der *Funaria* Protonema erhalten, aber nur solange sie im Zusammenhang mit dem Stämmchen geblieben waren.

oberflächlich gelegene Zelle auswachsen (Abb. 2, B). Bei älteren, embryohaltigen sah ich ganz überwiegend Zellen des dann vergrößerten Stieles¹, gewöhnlich an der Abtrennungsstelle, ihre Chloroplasten vergrößern und Protonema bilden (Abb. 2, A), einzeln auch Zellen des Halses, soweit sie noch am Leben waren.

Vergegenwärtigt man sich die Entwicklungsgeschichte des

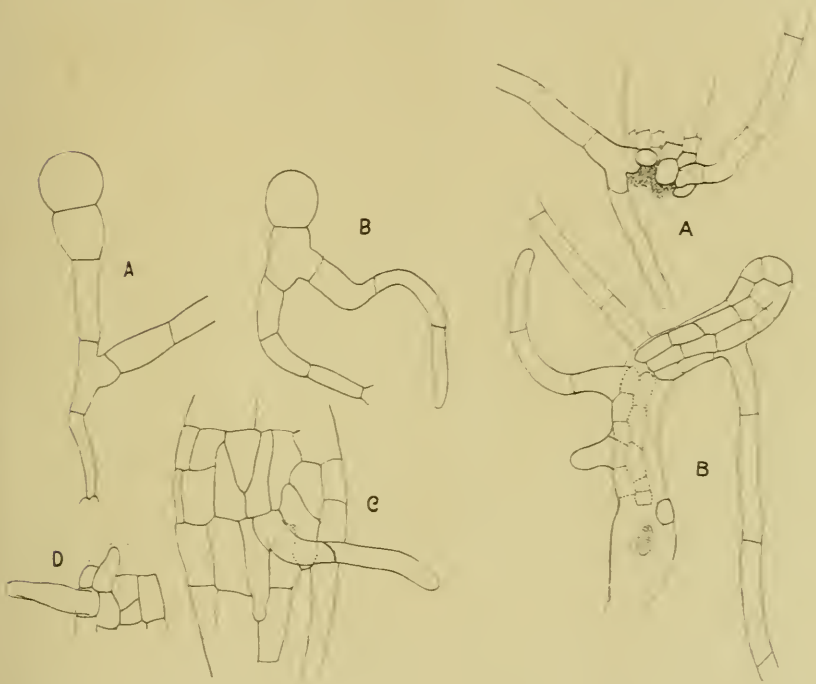


Abb. 1. *Funaria hygrometrica*. A, B abgelöste, protonemabildende Paraphysen eines Antheridienstandes. C, D Antheridien, deren Wand Protonema bildet. (¹⁸⁰/₁, aus 1800, Fig. 187.)

Abb. 2. *Funaria hygrometrica*. Protonemabildung eines jungen Archegoniums. B, und des Stieles eines alten, befruchteten, A. (¹⁸⁰/₁.)

Antheridiums, so sieht man, daß Nachkommen der Schwesterzellen der Spermatozoen-Urmutterzellen das gemischtgeschlechtige Protonema gegeben haben. Das junge Antheridium wächst

¹) Auf die Bedeutung des Stieles als Nährgewebe für den Embryo hat Göbel (1915, S. 532) aufmerksam gemacht.

ja, wie wir seit Leitgeb's Untersuchungen wissen, mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Jedes Segment wird durch eine (radiale) Längswand in zwei nebeneinanderliegende Zellen geteilt, und nun trennt eine periklinale Wand jedesmal eine äußere und eine innere Zelle ab. Die äußere trägt durch Teilungen zum Aufbau der Antheridienwand bei und bringt in unserem Versuch das Protonema hervor; die innere bildet eine Anzahl Spermatozoen. Diese (periklinale) Teilung entscheidet also, ob die folgenden Teilungen vegetative oder Keimzellen geben. Bei den Archegonien liegen die Dinge im wesentlichen ebenso, trotz des abweichenden Aufbaues.

In der freien Natur kommt etwas, was unseren Versuchen entspricht, bei der Fissidentacee *Conomitrium Julianum* vor: Sproßbildung an kurzen Protonemafäden, die aus der Außenfläche (Schimper, 1876, S. 122) oder Innenfläche (Göbel, 1882, S. 390) der Haube, also aus einem Teil des Archegoniums, entspringen¹. Die Sprosse schreiten nach Göbel sehr bald zur Bildung von Geschlechtsorganen; in dem abgebildeten Falle zeichnet er eine terminal stehende weibliche Blüte. Das Moos ist nach Limpricht einhäusig, mit achselständigen »Blüten«, oft männlichen und weiblichen Knospen in derselben Blattachsel, während Schimper sagt: *flores monoici, in ramulis lateralibus plus minus elongatis, feminei terminales, masculi axillares*.

Meine Versuche, diese Beobachtungen zu wiederholen, schlugen fehl: die prinzipielle Frage, wegen deren ich sie begann, ist durch die Versuche mit den *Funaria*-Archegonien gelöst.

Es ist kaum nötig zu betonen, daß Mittelbildungen zwischen Archegonien und Antheridien, wie sie wiederholt bei Lebermoosen und Laubmoosen beschrieben worden sind (von (Janczewski, Hy, Holferty, R. Meyer, vgl. Göbel, 1915,

¹) Schimper sagt: *Facilis in aquariis colitur fructusque numerosissimos profert. Calyptrae plantarum hoc modo cultarum haud raro proliferae reperiuntur, ita ut fructus coronulam plantarum juniorum ferentes conspiciuntur. Calyptrae nempe e pariete sua exteriori radículas brunneas emittunt, e quibus turiones nascuntur sine prothallio praemisso.*

S. 135), für unsere Frage belanglos sind. Denn sie beweisen nur — was wir schon wußten —, daß Antheridium und Archegonium die gleichen Potenzen besitzen, ob es sich nun um gemischtgeschlechtige oder getrenntgeschlechtige (homothallische oder heterothallische) Arten handelt.

Durch diese Versuche sind wir mit der Regeneration so nahe an die Keimzellen eines Laubmooses, und damit an die einer Kormophyte überhaupt herangekommen, als es zurzeit möglich ist. Nur die ungeschlechtliche Vermehrung direkt aus Spermatozoen und Eizellen würde uns noch weiter führen. Wir haben gefunden, daß noch die Schwesterzellen der Spermatozoen und Eizellen bei einem gemischtgeschlechtigen Laubmoose gemischtgeschlechtige — nicht männliche oder weibliche — Tendenz haben, und damit diese Keimzellen selbst sicher ebenfalls. Spermatozoen und Eizellen einer *Funaria hygrometrica* würden, für sich allein weiter entwickelt, gemischtgeschlechtiges Protonema und daran einhäusige Pflänzchen hervorbringen.

Damit wäre ein Beispiel für den früher ausgesprochenen Satz gegeben, daß das physiologische Verhalten einer Keimzelle — ob sie als Spermatozoon männlich oder als Eizelle weiblich funktioniert — unabhängig ist von der in ihr steckenden genetischen Geschlechtstendenz, die ja erst nach der Funktion der Keimzelle, bei der Zygote, dem Nachkommen, eine Rolle spielen wird. Es muß dann auch für die Keimzellen der Blütenpflanzen, bei denen man nicht so nahe an die Keimzellen selbst herankommen kann, mit derselben Unabhängigkeit gerechnet werden dürfen.

Das Verhalten der gemischtgeschlechtigen Laubmoose spricht also für die gemischtgeschlechtige Tendenz auch der Keimzellen einhäusiger und zwittriger Blütenpflanzen.

Berlin-Dahlem, den 4. Dezember 1919.

Literaturverzeichnis.

- Beijerinck, M. W., Mutation bei Mikroben. *Folia microbiologica* I. Delft. 1912
- Boodle, L. A., The Monoecism of *Funaria hygrometrica* Sibth. *Ann. of Bot.* 1906. **20**, 293.
- Correns, C., Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. *Jena.* 1899.
- , Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. *Berlin.* 1907.
- , Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. *Biol. Centralbl.* 1916. **26**.
- , Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Sitzsber. d. Kön. preuß. Akad. d. Wissensch.* 1917. S. 685.
- , und Goldschmidt, R., Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. *Berlin.* 1913.
- Göbel, K., Die Muscineen. *Handbuch der Botanik.* Bd. II. Breslau. 1882.
- , *Organographie der Pflanzen.* II. Aufl. 1913. **1**, 1915. **2**.
- Heald, F., A Study of Regeneration, as exhibited by Mosses. *Botanical Gazette.* 1898. **26**, 169.
- Marchal, É. l. et É. m., Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques. *Mem. couronn. publ. par la Classe des sciences de l'Académie royale de Belgique.* Deux. Série. 1906. **1**.
- , Aposporie et sexualité chez les mousses. I. *Bull. del' Acad. roy. de Belgique (Classe des sciences).* No. 7. 1907.
- , II. *Ebenda.* No. 12. 1909.
- , III. *Ebenda.* No. 9—10. 1911.
- Sachs, J., *Lehrbuch der Botanik.* 4. Aufl. Leipzig. 1874.
- Schellenberg, G., Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. *Beihefte z. Bot. Centralbl.* 1919. **37**.
- Schimper, W. Ph., *Synopsis muscorum europaeorum*, Ed. II. Stuttgart. 1876.
- Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. *Archiv f. mikr. Anat.* 1903. **63**.



Besprechungen.

Neuere Oenotherenarbeiten.

(Sammelreferat II.)

Von

Ernst Lehmann.

Mit 14 Abbildungen im Text.

Die Hauptfragen auf dem Gebiete der Oenotherenforschung waren von Anfang an die beiden folgenden:

1. Ist *O. Lamarckiana* ein Bastard oder eine reine Art?
2. Worauf beruht das Zustandekommen der Mutationen und damit die Neubildung von Arten in der Gattung *Oenothera*?

In meinem ersten, in dieser Zeitschrift erschienenen Sammelreferat über neuere Oenotherenarbeiten (1917, 10, 517) habe ich die wichtigsten Fortschritte, welche die Forschung der letzten Jahre in der Klärung dieser Fragen gemacht hatte, dargestellt. Seitdem sind wieder zahlreiche weitere Arbeiten auf diesem Gebiete veröffentlicht worden. Sie bringen zunächst die erste Frage nach der Bastardnatur der *O. Lamarckiana* zu einem gewissen Abschluß und führen die zahlreichen, auf der eigentümlichen genotypischen Struktur der Oenotheren beruhenden anschließenden Probleme im Experiment und in der Diskussion weiter. Sie tragen aber sodann auch wesentlich zur Klärung der Problemstellung in der zweiten Hauptfrage bei, wengleich eine Lösung hier noch nicht in greifbare Nähe gerückt erscheint.

Es soll nun im folgenden wiederum im Zusammenhange über diese neuesten Oenotherenarbeiten berichtet werden. Von vornherein muß dabei darauf hingewiesen werden, daß es bei der Fülle des in diesen Arbeiten behandelten Stoffes nur möglich ist, die allerwichtigsten Gesichtspunkte herauszuheben und daß viel des Interessanten, vor allem natürlich die Erklärung von Einzelkombinationen, hier unberücksichtigt bleiben muß. Auch konnte ausländische Literatur zumeist nur insofern herangezogen werden, als die Autoren die Freundlichkeit hatten, mir die Arbeiten zuzusenden. Von besonderer Bedeutung aber erschien es mir, die Hauptdaten dieser neueren Oenotherenarbeiten einmal in über-

sichtlicher Weise zur graphischen Darstellung zu bringen und die Fragen der Mutantenbildung und Komplextheorie im Zusammenhang mit dem Mendelismus noch weiter als im ersten Sammelreferat kritisch zu beleuchten.

Schon sehr früh hatte Davis begonnen, durch Kreuzung verschiedener *Oenothera*-arten die *O. Lamarckiana* künstlich herzustellen, um auf diese Weise die Frage nach der Bastardnatur dieser Pflanze einwandfrei zu beantworten. Seine Versuche, welche ihn zu verschiedenen, *Lamarckiana*-ähnlichen, aber nicht gleichen Formen geführt hatten, hat er bis in die neueste Zeit fortgesetzt (1916 [3]). Er berichtet über eine Kreuzung zwischen *O. franciscana* und *biennis*, aus der ihm eine Form hervorging, die in ihrem Erscheinungsbilde der *O. Lamarckiana* ähnlich ist, auch durch das Auftreten von Zwillingsbastarden mit anderen Arten zu ihr Beziehungen zeigt, indessen nicht mit dem für *Lamarckiana* typischen Mutationsvermögen ausgestattet ist und auch sonst in manchen Punkten, wie vor allem der Fruchtbarkeit, erheblich von ihr abweicht. Der von Davis für seine Form eingeführte Name *Neo-Lamarckiana* dürfte demnach wohl kaum voll berechtigt sein. Wie weit aber solche Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen *Oenothera*-arten fernerhin berufen sein werden, zur Klärung des *Oenothera*- und insonderheit des *Lamarckiana*-problems beizutragen, das wird sich aus den folgenden Darstellungen von selbst ergeben.

Sodann hat sich an die früher besprochenen Arbeiten von Heribert-Nilsson (Lit. s. Ref. I) eine umfangreiche Diskussion angeschlossen, über welche im letzten Referat noch nicht berichtet wurde. Heribert-Nilsson faßte ja bekanntlich *O. Lamarckiana* als einen Sammeltypus verschiedener Biotypen, als eine Kollektivart auf, die Mutanten aber sollten durch Mendelspaltung nach Kreuzung dieser Biotypen entstanden sein und immer von neuem wieder entstehen. Die Schwierigkeiten, die sich durch Abweichungen in dem Auftreten der Mutanten von dem nach Mendel zu Erwartenden ergaben, sollen durch die Hypothesen der Reduplikation und Polymerie, durch Heterogamie und homozygotisch letale Verbindungen (Prohibition) behoben werden. Hiergegen haben Bartlett (1915), de Vries (1916) und in besonders eingehender Weise Kranichfeld (1917) Stellung genommen und die verschiedensten Einwendungen gegen die Gedankengänge Heribert-Nilssons gemacht, vor allem aber auf den hypothetischen Charakter der Prohibitionshypothese hingewiesen. Gerade für diese Hypothese in ihren allgemeinen Grundlagen sind indessen durch die neueren Untersuchungen Renners, sowohl was die Kenntnis der tauben Samen, als der sterilen Pollenkörner anbelangt, nicht unerhebliche neue Stützen beigebracht worden

und wir werden sehen, daß sich Renner, je mehr er von seiner ursprünglichen Komplexhypothese abkommt, um so mehr der Heribert-Nilssonschen Auffassung der Koppelung zur Erklärung der Mutanten, die ja übrigens schon bei Leclerc du Sablon in der Theorie vorlag, nähert. Daß diese Erklärung aber einerseits noch rein hypothetisch ist, betont Heribert-Nilsson (1917, S. 978), und wird auch in Renners Ausführungen verschiedentlich bemerkt, daß sie aber letzten Endes nicht auf mendelistischem Boden steht, daß wir im Gegenteil gerade hier streng zwischen Mendelismus und Nichtmendelismus zu scheiden haben, und daß damit eine Brücke zu den ursprünglichen Anschauungen von de Vries geschlagen wird, das soll weiter unten ausgeführt werden. Im einzelnen auf die Arbeit Kranichfelds hier näher einzugehen, erübrigt sich, da sich in den letzten Jahren die Grundlagen unserer Oenotherenuntersuchungen so sehr verändert haben, daß eine kritische Betrachtung auf erhebliche Schwierigkeiten stoßen würde.

Auf diese Grundlagen unserer neuzeitlichen Kenntnisse der Vererbungs Vorgänge in der Gattung *Oenothera* wurde teils schon im letzten Sammelreferat, teils in früheren Einzelbesprechungen näher eingegangen. Es seien hier nur die wichtigsten Schritte nochmals kurz zusammengestellt.

1. Die Untersuchungen von de Vries über die Bastardierungserscheinungen in der Gattung *Oenothera*.

a) Die Feststellung der Heterogamie.

b) Die Zwillingbastarde.

2. Honings Untersuchungen über die Bastardnatur der *O. Lamarckiana* auf anatomischer Grundlage.

3. Heribert-Nilssons Untersuchungen über den Rotnervenfaktor und die Lebensunfähigkeit seiner homozygotischen Verbindung

4. Bartletts Untersuchungen über Massenmutationen an *O. pratensis*.

5. Renners Feststellung der tauben Samen und des selektiven Pollenschlauchwachstums.

6. Die Untersuchungen über Chromosomenvermehrung bei *gigas*- und *lata*-Formen von Lutz, Gates, Stomps u. a.

Wir fragen nun weiter zunächst: Welches sind die heutigen Anschauungen über die Bastardnatur der *O. Lamarckiana*, ist *O. Lamarckiana* ein Bastard oder nicht? Schon nach den im letzten Sammelreferat mitgeteilten Tatsachen konnte kaum noch ein Zweifel an der Bastardnatur der *O. Lamarckiana* bestehen bleiben. Die Untersuchungen Renners hatten hier wohl die letzten Bedenken beseitigt. Die neueren Versuche führen aber noch ein gutes Stück weiter. Wollen

wir diese aber möglichst verständlich machen, so wird es sich bei der so umfangreich und wenig übersichtlich gewordenen Oenotherenliteratur empfehlen, die wichtigsten früheren Daten hier im Schema kurz zu wiederholen, um so mehr, als solche Schemata in der mir zugänglichen Oenotherenliteratur noch ganz fehlen.

Beginnen wir mit den Untersuchungen Bartletts. Er sah aus einem Stamm von *O. pratincola*, einer Art, welche sonst nur vereinzelte Mutanten hervorbrachte, plötzlich einen konstanten abweichenden Typus in Menge hervorgehen.

Zur Erklärung dieses Vorganges dachte er sich einzelne Gameten in einer oder mehreren Eigenschaften mutiert. Diese mutierten Gameten verbinden sich dann mit normalen zu einer Heterozygote, der de Vries'schen Halbmutante, welche dann ihrerseits durch Aufspaltung neben dem alten Typus Heterozygoten und Homozygoten, diese als sogenannte Massenmutationen in großer Anzahl, hervorbringt. Das folgende Schema soll das verdeutlichen.

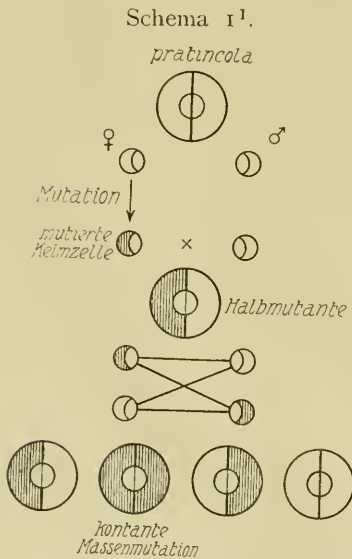


Abb. 1. Bildung von Halbmutante und Massenmutation aus *O. pratincola* nach Bartlett.

De Vries übertrug diese Bildung von Massenmutationen und ihre Erklärung zunächst auf *O. grandiflora* (Ber. 1917, 128, 1918 [15], S. 30—31, 1918 [17]). (Schema 2.) Dort soll, wie schon mitgeteilt (S. R. I, S. 537) die Keinzellmutation in *ochracea* von-statten gegangen, die mutierte Keimzelle aber mit einer nichtmutierten zusammengetreten sein. Außerdem wird, wie de Vries (1918 [15], S. 30) mitteilt, nach dem Vorgange von Morgan an *Drosophila*, die mutative Entstehung eines an den *grandiflora*-, nicht aber den *ochracea*-Komplex gebundenen letalen Faktors angenommen, welcher im homozygotischen Zustande die nunmehrige Lebensunfähigkeit homozygotischer *grandiflora*-Pflanzen erklären soll.

¹) Zu den Schemata: Der Halbring bzw. Ring bedeutet Fehlen eines letalen Faktors; alle Kombinationen ohne Ring sind homozygotisch nicht lebensfähig. Die großen Kreise umfassen die Diplonten, die kleinen die Haplonten.

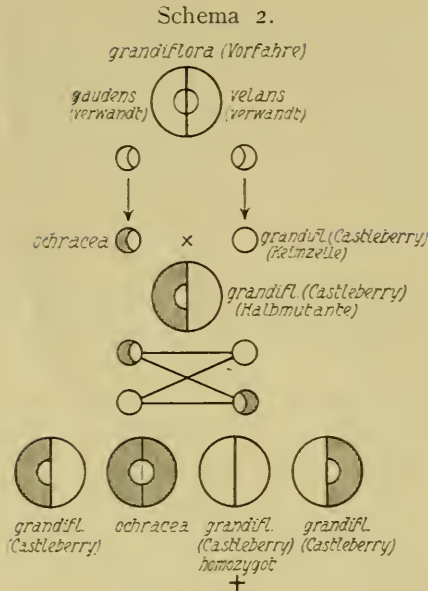


Abb. 2. Bildung von Halbmutante, Massenmutation und homozygotisch letaler Kombination aus *O. grandiflora*.

Bei *O. Lamarckiana* wird ganz entsprechend neben der mutativen Entstehung des *velutina* (*velans*)-Komplexes aus dem typischen (*gaudens*)-Komplex die Entstehung zweier letaler Faktoren gefordert, welche zur Bildung der doppelten Anzahl letaler Kombinationen führen sollen.

Daß auf diese Weise mehrere, genotypisch ungleichwertige *grandiflorae* bzw. *Lamarckianae* zustande kommen müssen, und daß dadurch viel Verwirrung angerichtet wurde, hat Lotsy (1917, S. 233) dargestellt und geht aus Schema 2 und 3, in welchen die sich aus den späteren Darlegungen ergebenden Erklärungen schon in Klammern beigelegt sind, hervor. Der Halbmutante *Lamarckiana*, ohne letale Faktoren, bzw. taube Samen (*perficiens-levans* siehe später), habe ich, um weitere Verwechslungen auszuschließen, den Namen *de Vriesii* beigelegt.

Ohne die Feststellung der tauben Samen bei *O. Lamarckiana* und ihre Klärung als genotypisch bedingt durch Renner, wären die Deutungen von *de Vries* aber einmal rein hypothetischer Natur geblieben und andererseits wohl auch nicht in dieser bestimmten Weise hervorgetreten. Es ist das nach der ursprünglich scharf ablehnenden Stellung von *de Vries* (1916) besonders hervorzuheben. Es war deshalb von ausschlaggebender Bedeutung, daß Renner zweierlei Typen entwicklungs-

unfähiger Samen in den Früchten der *O. Lamarckiana* auffand. Die einen sind ansehnliche Samen mit wohlausgebildeter Testa und wenigstens

anfangs gut kenntlichem Embryo und Endosperm. Daß diese auf Befruchtung zurückgehen, wird durch häufig im Nucleusgewebestreckende Pollenschläuche erwiesen. Die anderen entwicklungsunfähigen Samen sind einfach unbefruchtet gebliebene, vertrocknete Samenanlagen. Die ersteren stellen die im laeta-velutina-Faktor homozygotischen, entwicklungsunfähigen Kombinationen dar.

Im Anschluß an die Entdeckung der tauben Samen hat Renner dann weiter vielerlei Unklarheiten beseitigt, durch Benennung der Haplonten erheblich zum Verständnis beigetragen und durch zahlreiche Bastardierungen der *Lamarckiana* mit verschiedenen Arten gezeigt, daß es keine Bastarde mit *O. Lamarckiana*, sondern nur mit den Komplexen *velans* und *gaudens* gibt. In schematische Darstellung gebracht, sieht die *Lamarckiana* mit ihren Nachkommen im Sinne der ursprünglichen Rennerschen Darstellung dann aus, wie folgt.

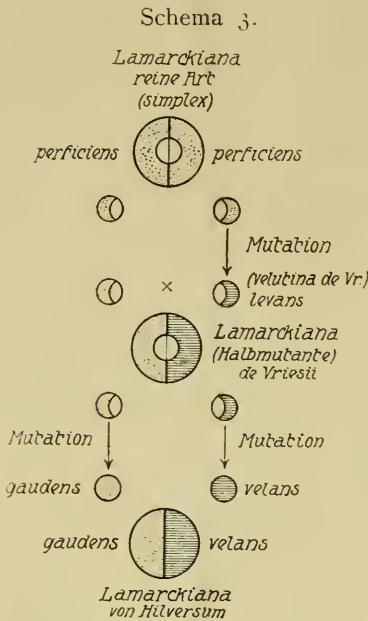


Abb. 3. Entstehung der Halbmutante *O. Lamarckiana* und der *Lamarckiana* von Hilversum (nähere Erklärung im Text auf S. 67 ff.).

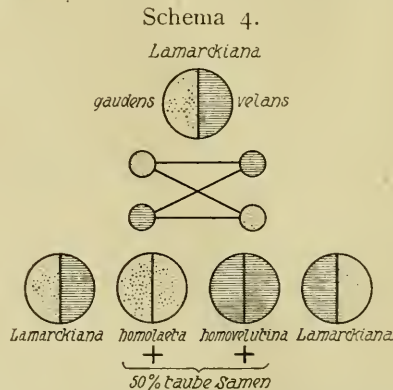
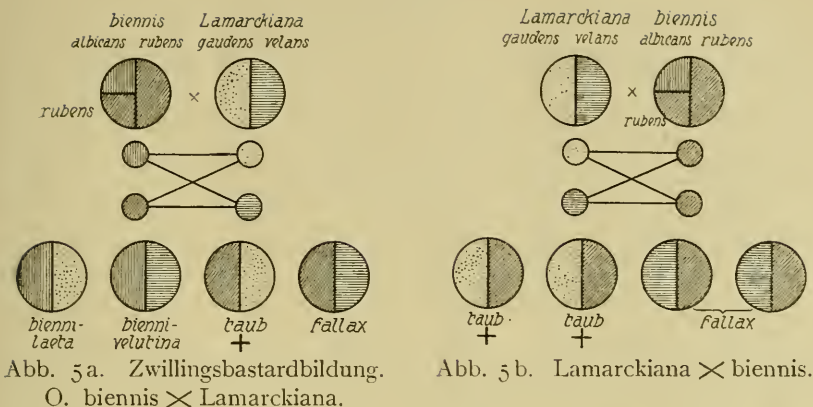


Abb. 4. *O. Lamarckiana* und Nachkommen.

Die Zwillingsbastarde *biennis* \times *Lamarckiana* und die Kreuzung *Lamarckiana* \times *biennis* würden die folgenden Schemata darstellen.

Schema 5.



Von prinzipieller Bedeutung und vor allem von Wichtigkeit für das Verständnis früherer Arbeiten von de Vries, in erster Linie der gruppenweisen Artbildung, ist aber, daß durch die gametische Erklärung der O. Lamarckiana und ihrer Bastarde, vor allem der Zwillingsbastarde, die Konzeption des labilen Pangens, wie es de Vries wohl ein Führer bei zahlreichen Untersuchungen gewesen ist, aber dem Verständnis des Ganzen, wenigstens in der ursprünglich von ihm gegebenen Form, nicht förderlich war, hinfällig wird und von de Vries selbst in letzter Zeit aufgegeben wurde. Denn das bedeutet doch wohl der Satz (1918, S. 378): »This conception evidently may be applied to O. Lamarckiana and make some previous Hypotheses superfluous. (Grppw. Artb. S. 111).« Dabei müssen wir allerdings im Auge behalten, daß, wenn auch das labile Pangen in seiner ursprünglichen Fassung fällt, das nicht der Fall mit der Labilität der Keimplasmen zu sein braucht. Wir kommen darauf noch zurück.

Noch in den letzten der hier vorher besprochenen Arbeiten aber hatte de Vries die Bastardnatur der O. Lamarckiana nicht restlos anerkannt. Es sollte ja, wie oben besprochen, in O. Lamarckiana die Mutation einer Sexualzelle in velutina stattgefunden haben, und die mutierte Sexualzelle sollte mit einer unmutierten kopulieren, woraus erst der Bastard oder die Halbmutante entstand, ganz so, wie es in dem vorhergehenden Schema zur Darstellung gebracht wurde. Es gehört nun wohl zu den bemerkenswertesten Ergebnissen der neuesten Oenotherenarbeiten, daß de Vries darin mit den bisherigen unklaren Vorstellungen bricht und nun selbst die Bastardnatur der O. Lamarckiana einräumt und sogar die Arten, aus denen sie hervorgehen soll, beschreibt. Der ausschlaggebende Passus lautet (1919 [19], S. 102):

»Ich stelle mir nun vor, daß diese ganze Gruppe (*velutina*) einmal als einheitliche Mutation in einer Sexualzelle entstanden ist, und daß diese durch Kopulation mit einer typischen Gamete eine Halbmutante lieferte. Diese würde sich dann in ihrer Nachkommenschaft alljährlich in drei Typen spalten. Nehmen wir nun die weiteren Mutationen an, welche die beiden letalen Faktoren lieferten, so würden dadurch wohl die typischen (*laeta*) als die *velutina*-Keime getötet werden, da jeder von ihnen denselben letalen Faktor von beiden Seiten erhielt. Dieses würde einerseits die anscheinende Konstanz der Art, andererseits den Gehalt an etwa 50% leeren Samen erklären. Nur die durch gemischte Befruchtung entstandenen Keime würden am Leben bleiben und nur aus diesen erhält sich die Art.« Diese Art aber ist eben *Lamarckiana*. Wenn aber *Lamarckiana* aus *laeta* \times *velutina* bestehen soll, und *velutina* irgendwann einmal durch Mutation in einer Sexualzelle hervorgegangen sein soll, so ist eben die Mutation nicht in *Lamarckiana*, sondern irgendwann einmal früher, heute durchaus hypothetisch wann, vor sich gegangen und *Lamarckiana* ist dann der Bastard zwischen den sogenannten typischen Keimzellen und den in *velutina* mutierten, oder *Lamarckiana* ist, um mich der Worte von de Vries zu bedienen — wobei ich allerdings ein späteres Ergebnis schon mit vorausnahme — (1919 [18], S. 67), »wenn man sich so ausdrücken darf, durch Kreuzung wiederhergestellt worden«.

Schon in der jüngsten der in meinem ersten Referat hier besprochenen Arbeiten hatte aber weiterhin de Vries den besonders wichtigen Fund mitgeteilt, er habe den bisher nur im heterozygotischen Zustand lebensfähigen Zwilling, der sich durch Kreuzung von *O. Lamarckiana* mit verschiedenen anderen Arten erhalten läßt, *velutina*, auch im homozygotischen Zustand lebensfähig gefunden, wobei derselbe keine tauben Samen mehr zeigte. Diese Form, welche de Vries bei ihrem ersten Entstehen als *blandina* bezeichnet hatte, nannte er nun auch *velutina*. Die Entstehung dieser *blandina-velutina* erklärt er in der Weise, daß von dem Komplex, welcher sonst in den *velutina*-aufbauenden (*velans*)-Gameten enthalten ist, der letale Faktor, der die homozygotische Verwirklichung verhindere, und das Zustandekommen der tauben Samen veranlasse, durch Mutation abgespalten sei, so daß dann *blandina-velutina* die Homozygote (*velans* ohne letalen Faktor)·(*velans* ohne letalen Faktor) sei.

In neuester Zeit (1919 [18]) beschreibt de Vries dann eine weitere, als *simplex* bezeichnete Mutante, die ebenfalls keine oder nahezu keine tauben Samen enthält und die Gameten *typica* von de Vries oder *gaudens* von Renner im homozygotischen Zustande, also wiederum

ohne letalen Faktor, verwirklicht zeigen und mit anderen Arten stets nur die laeta-Zwillinge hervorbringen soll. Im Gegensatz zu blandina besitzt simplex noch Mutationsvermögen, wie Lamarckiana. de Vries beschreibt eine ganze Reihe solcher Mutanten (1919 [18]), deren interessanteste die velutina-Mutation aus simplex darstellt. Ist in einer Gamete von simplex diese Mutation in velutina aufgetreten, und vereinigt sich eine solche mutierte Gamete dann mit einer normalen simplex-Gamete, so kommt eine Lamarckiana gleiche Pflanze zustande, die nach der weiter unten gegebenen Nomenklatur velans · perficiens sein dürfte und von de Vries als secunda bezeichnet wird (1919 [18], S. 72).

Simplex \times blandina in beiden Richtungen sollen dann wieder O. Lamarckiana ergeben. Damit aber wäre der Schlußstein der Beweisführung für die Bastardnatur der O. Lamarckiana von de Vries selbst erbracht, indem die beiden Ursprungsarten zur Lamarckiana zusammengefügt werden.

Ehe wir diese höchst wichtigen Ergebnisse weiter verfolgen, müssen wir uns in Kürze etwas mit der von de Vries verwendeten Nomenklatur befassen, welche nicht in jeder Weise klar ist, und wie Renner (1918 [11]) zeigte, auch im vorliegenden Falle zu mancherlei Mißverständnissen geführt haben dürfte.

de Vries bezeichnet mit dem Namen velutina offenbar sehr verschiedenartige Dinge. Die ursprüngliche Verwendung von velutina galt dem Zwilling, welcher neben laeta von biennis und anderen Arten aus Lamarckiana abgespalten werden sollte. Sodann werden die Keimzellen mit dem gleichen Namen velutina belegt und neuerdings wird nun auch die Homozygote velans · velans und die Heterozygote (velans mit letalem Faktor · velans ohne letalen Faktor) als velutina bezeichnet. Dies muß zu Irrtümern führen und hat das auch bei de Vries selbst nicht selten getan (vgl. Renner 1918 [11]). Auch ich bin dieser Namensverwirrung in meinem letzten Referat insofern einmal zum Opfer gefallen, als ich im Anschluß an de Vries Angaben dem (es muß heißen einem) Zwillinge velutina ebenso wie der velutina-blandina vollen Sameninhalt zugeschrieben habe. Der Name velutina muß, jedenfalls im Sinne seiner bisherigen Verwendung durch de Vries als Name für einen Zwillingbastard der Lamarckiana, und zwar für die Verbindungen der velans-Gameten, der Name laeta für solche der gaudens-Gameten mit anderen Arten vorbehalten bleiben, wie das Renner in seinen Arbeiten auch durchführt. Es ist dann

$$\text{Lamarckiana} \times \text{biennis} = \begin{matrix} (\text{velans} \cdot \text{rubens}) \\ (\text{gaudens} \cdot \text{rubens}) \end{matrix} = \begin{matrix} \text{biennivelutina} \\ \text{biennilaeta} \end{matrix}$$

Man kann infolgedessen auch nie von velutina-Keimzellen reden, da diese ja gar nicht existieren, indem velutina und laeta nur Bezeichnungen sind, welche angeben, ob die Kreuzung mit den den velans- oder den gaudens-Komplex der Lamarckiana enthaltenden Keimzellen zustande gekommen ist. Wenn wir aber auch davon absehen wollten, so könnte naturgemäß die homozygotische de Vriessche »velutina« nicht als solche bezeichnet werden, ebensowenig wie die sie aufbauenden Gameten als velans · velans. Denn die Gameten velans müssen sich ja verändert haben, sie müssen mindestens den letalen Faktor verloren haben, sonst könnten sie ja nicht plötzlich homozygotisch realisierbar sein, was sie früher nicht waren. Wie sich aus den Versuchen von de Vries ergibt und wie Renner hervorhebt, zeigen sie aber zudem bei Kreuzungen mit anderen Arten, beispielsweise muricata, anderes Verhalten als die velans-Gameten. Renner nennt die die homozygotische »velutina« zusammensetzenden Gameten denn auch anders und bezeichnet sie als levans; für die homozygotische »velutina« von de Vries aber greift er auf den ursprünglichen de Vriesschen Namen blandina zurück. Blandina wäre demnach levans · levans. Aber auch dieser Name ist von de Vries, wie Renner wahrscheinlich macht, nicht ganz eindeutig gebraucht worden, sondern einmal für die Homozygote levans · levans, zum anderen für die Heterozygote levans · velans. Renner beseitigt diese Inkonsequenz dadurch, daß er nur die Homozygote levans · levans als blandina, die Heterozygote levans · velans aber als semiblandina bezeichnet. Wir werden uns dieser Namengebung anschließen, heben aber hervor, daß die semi-blandina, da sie ja levans · velans ist, ganz entsprechend wie biennivelutina (albicans · velans) blandinivelutina genannt werden kann. Die simplex-Gameten werde ich im folgenden mit dem Namen perficiens bezeichnen, ein Name, der auf die Vollendung des Lamarckianaproblems durch die Entdeckung der simplex hinweisen soll. Wenn de Vries für die zu laeta führenden Keimzellen den Namen typica benutzt hat, so mußte das zu der falschen Vorstellung verleiten, daß diese Keimzellen gegenüber den velans-Keimzellen als die typischen aufzufassen seien, während letztere die mutierten Keimzellen darstellen sollen. Jetzt, da de Vries sowohl für die zu simplex (perficiens) als die zu blandina (levans) führenden Keimzellen eine Mutation annimmt, ergibt sich, daß eine solche Bezeichnung nicht haltbar ist.

Wir betrachten nun im Schema die nicht ganz einfachen Verhältnisse.

Schema 6.

Mutation der Lamarckiana in simplex und blandina und deren Aufspaltung.

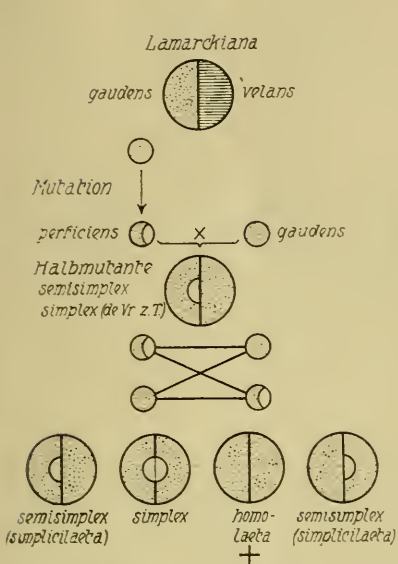


Abb. 6a. Mutation der O. Lamarckiana in simplex und deren Aufspaltung.

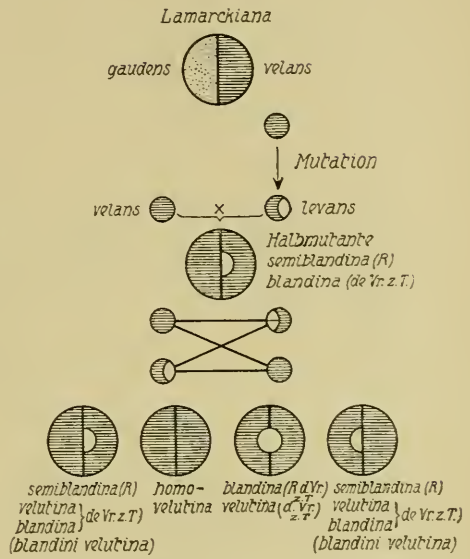


Abb. 6b. Mutation der O. Lamarckiana in blandina und deren Aufspaltung.

Schema 7.

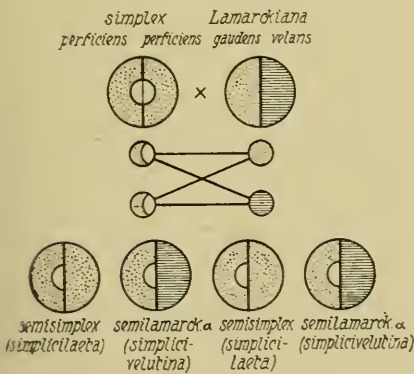


Abb. 7a. simplex x Lamarckiana.

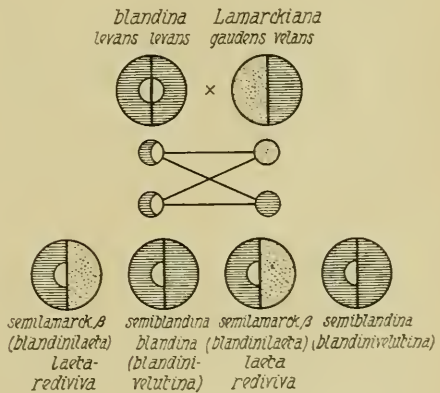
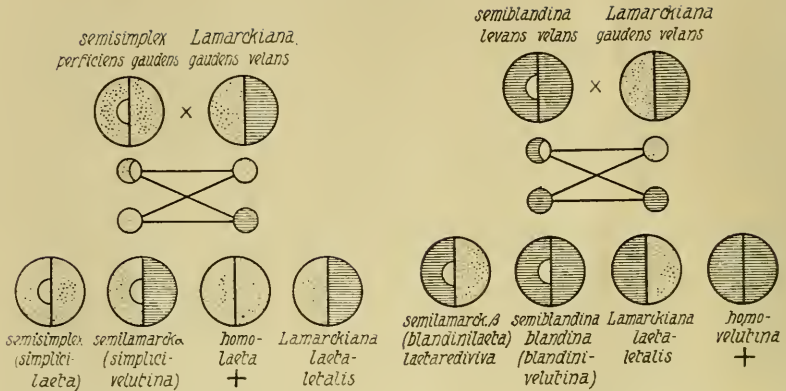


Abb. 7b. blandina x Lamarckiana.

Schema 8.

Abb. 8a. semisimplex \times Lamarckiana. Abb. 8b. semiblandina \times Lamarckiana.

Bei dieser schematischen Übersicht bleibt aber mancherlei zu bedenken. Zunächst dürfen wir nicht vergessen, daß manches an den Deutungen noch hypothetisch und experimentell zu klären bleibt, wie Renner selbst hervorhebt. Ebenso betont Renner (1918 [11], S. 448) mit Recht, daß es ja nicht sicher, ja kaum wahrscheinlich ist, »daß die Veränderung, die aus dem hypothetischen homozygotisch existierenden Komplex den uns bekannten Komplex velans gemacht hat, bei der Bildung von levans genau rückgängig gemacht worden ist«. Und de Vries teilt ja auch mit, daß die Lamarckiana simplex \times blandina nicht in allen Punkten der ursprünglichen Lamarckiana völlig gleich. Vor allem fehlen die sonst der Lamarckiana besonders charakteristischen Buckel auf den Blättern, wie auch, was ja durch Wegfallen des letalen Faktors selbstverständlich wird, der Keimgehalt ein vollständiger geworden ist. Nun sehen wir ja aber O. Lamarckiana bisher schon bei den verschiedenen Autoren nicht immer in demselben Kleid auftreten, so daß wir diesen Tatsachen wohl vorläufig bei unseren Betrachtungen keine allzugroße Bedeutung werden beizulegen haben.

Von besonderem Interesse wird dann natürlich eine nähere Untersuchung der simplex selbst werden, die ja, trotz Homozygotie ihre Mutationsfähigkeit bewahrt hat, was aber nach der ursprünglichen Rennerschen Deutung recht auffallend ist (vgl. 1917, 451, wo es heißt: »Die Form enthält zwei verschiedene Anlagenkomplexe, zwischen denen wohl Faktoren ausgetauscht werden können und sollte deshalb

mutieren. Hier sind die beiden Anlagenkomplexe nach de Vries identisch, die Form mutiert aber trotzdem«. Ich habe auf ähnliche Verhältnisse schon früher hingewiesen (vgl. S. R. I, S. 541) und de Vries (1919 [19], S. 104) tut es neuerdings in nachdrücklicher Weise. Auf allerlei Einzellheiten, wie Differenzen in den Kreuzungsfolgen zwischen Lamarckiana und biennis bzw. muricata, welche sich den de Vriesschen und Rennerschen Versuchen nach ergeben, kann an dieser Stelle natürlich nicht eingegangen werden.

Von allergrößter Bedeutung aber ist eine nähere Betrachtung der laeta rediviva. Wir haben sie zunächst rein nach den Voraussetzungen und Umkombinationen der Komplextheorie entwickelt. Nach de Vries Versuchen und Renners Deutungen müssen sich nun aber bei der Keimzellbildung höchst bedeutsame Vorgänge abspielen, die nunmehr zur näheren Beleuchtung kommen sollen.

Wollten wir die laeta rediviva, wie es nach der Komplextheorie Renners mit unabhängiger Umkombination der Komplexe zu erwarten wäre, weiter behandeln, so müßte sich ergeben:

Es wären dann also $\frac{1}{4}$ blandina-samen (levans · levans), $\frac{2}{4}$ Lamarckiana β (levans · gaudens) und $\frac{1}{4}$ taube Samen (gaudens · gaudens). Gefunden aber wird von de Vries zunächst blandina, dazu im Rest

1. 50% laeta intermedia (Phäenotypus der rediviva oder Lamarckiana β der F_1):

2. 25% laeta rot (braunrot und niedriger Wuchs der blandina):


3. 25% laeta grün (hochwüchsig und grünblättrig).

Diese Verhältnisse werden von Renner wie folgt erklärt: »Augenscheinlich geht ein normal mendelndes Gen, das ich als Br. bezeichnen

möchte (für braunrot und zugleich für brevis), von levans auf gaudens über. Br.-levans · br.-gaudens und br.-levans · Br.-gaudens sind laeta intermedia, Br.-levans · Br.-gaudens ist laeta rot, br.-levans · br.-gaudens ist laeta grün. Die Keimzellbildung in laeta rediviva wäre also schematisch die folgende:

Schema 9.

laeta rediviva
(nach Komplextheorie)

levans  gaudens

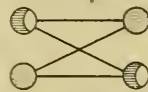


Abb. 9. Spaltung der laeta rediviva nach der Komplextheorie.

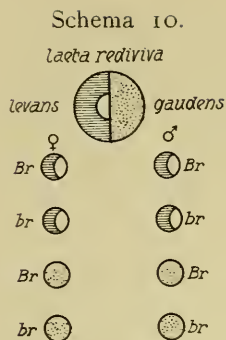


Abb. 10. Spaltung der *laeta rediviva* nach den Versuchsergebnissen.

Die 16 Kombinationen, die dann zu den Formen *laeta intermedia*, *laeta rot*, *laeta grün*, *blandina* usw. führen, kann sich jeder selbst herstellen.

Diese Erklärung, welche den Sachverhalt zunächst zu treffen scheint, ist aber, so einfach sie im ersten Augenblick anmutet, grundstürzend bezüglich aller bisherigen Voraussetzungen.

1. Man kann hier natürlich nicht, wie Renner tut, von einem normalmendelnden Gen sprechen. Denn normal mendelnde Gene, die auf antagonistische Komplexe überspringen, kennen wir nicht. Dadurch, daß wir etwas normal mendelnd nennen, wird es im mendelistischen Sinne noch nicht erklärt.

2. Die ursprünglich als einheitlich und mendelnd gedachten Komplexe werden zerrissen. Wir haben nun nicht mehr zwei verschiedene Gameten in der Komplexheterozygote, sondern vier. Wie das Zerreißen der Komplexe zustande kommt, ist ein durchaus neues Problem.

3. Nach de Vries fehlen die tauben Samen fast ganz. Renner muß $\frac{1}{16}$ tauber Samen annehmen, wenn nicht, wie ja nicht ausgeschlossen, diese Differenzen auf anderem Wege, wie durch selektives Pollenschlauchwachstum usw. zu überbrücken sind.

Jedenfalls sind Vorgänge, wie sie Renner hier zur Erklärung der überraschenden Verhältnisse annimmt, nicht mit unseren bisherigen Kenntnissen über Mendelismus abgetan.

Wir werden auf die wichtigen, hier behandelten Gesichtspunkte später noch zurückzukommen haben.

Während nun, wie wir gesehen haben, Renner bemüht ist, die verschiedenen Typen rein auf Umkombination zurückzuführen, hält de Vries an den wiederholt auftretenden Mutationen fest, wobei er allerdings, die einmal stattgefundene Mutation vorausgesetzt, seine Erklärungen immer mehr und mehr auf kombinatorischem Wege sucht.

Von besonderem Interesse ist dabei zunächst die Arbeit über *Rubrinervis*, a half-mutant (1919 [20]). Hier werden *rubrinervis*, *oblonga* und *nanella*, also drei der ältesten de Vriesschen Mutationen auf sogenannte Massenmutationen zurückgeführt, also auf eine Halbmutante

zurückgehend. Die Erklärungen, welche de Vries darüber gibt, sind von besonderer Bedeutung und sollen hier ausgeführt werden.

Die Grundlage zu diesen Erklärungen liegt in dem Befunde, daß *O. rubrinervis*, nicht wie früher immer angegeben wurde, einheitlich ist, sondern eine zweiförmige Nachkommenschaft hervorbringt. Der zweite Typ ist allerdings der eigentlichen *Rubrinervis* außerordentlich ähnlich und unterscheidet sich in der Hauptsache nur durch etwas breitere Blätter. Dieser Typ wird als *deserens* bezeichnet. Seine Herkunft erklärt de Vries wie folgt.

Anfänglich sei eine Mutation in *Lamarckiana* aufgetreten, welche die eine Keimzellenform (*typica* oder *gaudens*) in *deserens* verändert habe, und durch Verbindung dieser mit den unverändert in der *Lamarckiana* verbliebenen *velutina* (*velans*)-Keimzellen sei *rubrinervis* hervorgegangen. Da *deserens* der letale Faktor fehle, sei *deserens* homozygotisch entwicklungsfähig und der ganze Vorgang sei nun der folgende:

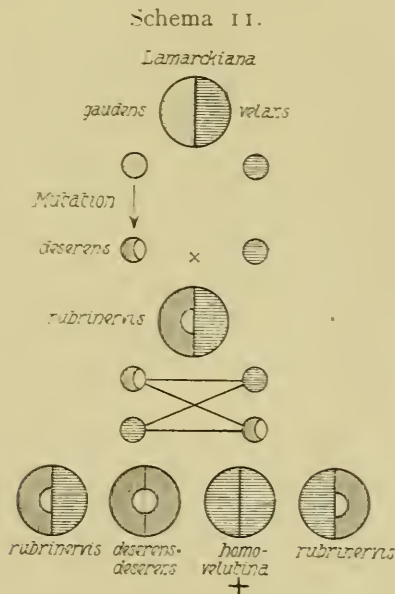


Abb. II. Bildung von *O. deserens* und *rubrinervis* aus *O. Lamarckiana*.

Ebenso sei *oblonga* durch eine andere Mutation aus den *gaudens* (*typica*)-Keimzellen hervorgegangen. Da aber der mutierte Charakter im vorliegenden Fall im Pollen nicht lebensfähig sei, so kommt das folgende Schema zustande, welches die Konstanz von *O. oblonga* erklärt.

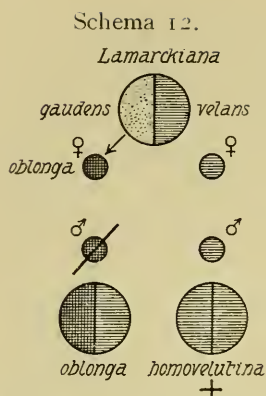


Abb. 12. Bildung von *O. oblonga* aus *O. Lamarckiana*.

In ganz entsprechender Weise sei *nanella* aus *velutina* durch Mutation hervorgegangen. Die Aufführung eines Schemas erübrigt sich. Durch Kreuzungen werden alle diese Annahmen nach verschiedenen Richtungen geprüft, worauf einzugehen hier natürlich nicht der Ort ist.

Für das Zustandekommen der *O. rubrinervis*, welche ja von Renner in ihrem Verhalten bei Kreuzungen usw. ebenfalls eingehend untersucht wurde, gibt dieser eine etwas andere Erklärung als de Vries. Es soll uns hier nicht darauf ankommen, beide Erklärungen in direkte Beziehung zueinander im einzelnen zu bringen. *Rubrinervis* ist ja von allen Autoren, welche sich mit der Pflanze beschäftigten, so vielförmig

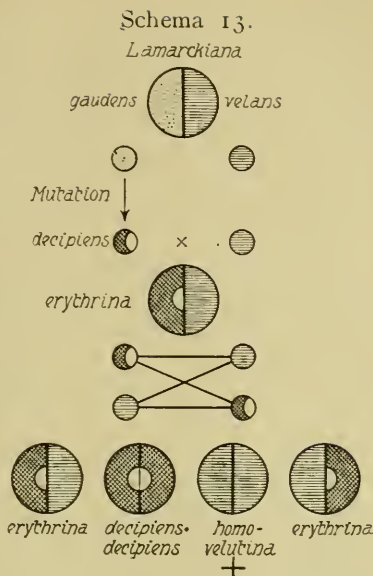
gefunden worden (Heribert-Nilsson, Gates, de Vries, Renner usw.), daß das zunächst auch ein fruchtloses Bemühen sein dürfte. Von uns ist an dieser Stelle von Bedeutung, wie sich Renner das Zustandekommen seiner *rubrinervis*-Komplexe vorstellt. Nach ihm soll *rubrinervis* im männlichen und weiblichen Geschlecht zwei Komplexe ausbilden, den einen, der an Stelle des *velans*-Komplexes der *Lamarckiana* vorhanden sein soll, nennt er wegen seiner nahen Beziehungen zu diesem Komplex *paenevelans*, den anderen, für *gaudens* vorhandenen, der ebenfalls zu *velans* Beziehungen hat, *subvelans*. Über die Entstehung dieser Komplexe sagt er 1917 [8], S. 167: „Die Vermutung liegt also nahe, daß *subvelans* einem Faktorenaustausch zwischen *velans* und *gaudens* die Entstehung verdankt. Vergleichen wir diese Anschauung von Renner mit der von de Vries, so spricht Renner von einem Faktorenaustausch, der zu *subvelans* führt, de Vries von einer Mutation, die von *velans* zu *deserens* führt. Wenn wir uns überlegen, daß auch de Vries Mutationen häufig bei der Keimzellbildung stattfinden läßt, so ist wohl kaum zu bezweifeln, daß beide Auffassungen einander recht nahe stehen. Wir kommen darauf noch zurück.

Ganz entsprechend, wie *rubrinervis* usw. sollen nach de Vries (1919 [19]) die Verhältnisse auch bei der neuentstandenen Mutante *erythrina* liegen, welche sich von *deserens* · *deserens* nur durch das Fehlen der Sprödigkeit der Stengel unterscheidet und ebenfalls aus *rubrinervis* abgeleitet wird. Der Sachverhalt ist aus dem folgenden Schema klar genug zu ersehen.

Nur kurz sei dann noch einiger anderer Arbeiten gedacht. So hat de Vries (1918 [16]) die Zwillingsbastardbildung von Lamarckiana und grandiflora mit *O. Hookeri*, welche sich durchaus an die sonst bekannten Fälle von Zwillingsbastardbildung anschließt, näher untersucht. Prinzipiell das gleiche Verhalten fand de Vries auch bei Kreuzungen von *O. franciscana* und *Hookeri*. Durch vielfache Kreuzungen von *Hookeri* und *franciscana* mit *biennis*, *muricata* und *suaveolens* wird sodann die schon früher durch de Vries festgestellte Heterogamie dieser Arten immer von neuem wieder bestätigt. Dabei ergeben sich indessen scheinbar noch verschiedenerlei Nebenspaltungen, auf welche aber zurzeit noch nicht näher eingegangen wird. Auffallend war weiter die Einförmigkeit der Kreuzung Lamarckiana \times *suaveolens*, die doch bei der Heterogametie der Lamarckiana Zwillinge geben müßte und dies nach Renner auch tut. Nicht uninteressant ist sodann auch die monohybride Spaltung der Blütengrößen bei Kreuzung von *grandiflora* \times *Hookeri* und *suaveolens* \times *Hookeri*. Während aber im ersten Falle die großen Blüten dominierten, waren sie im zweiten rezessiv. Schließlich wird noch eine plötzlich auftretende *aurea*-Mutante beschrieben, welche sich als durchaus konstant erwies.

Im Zusammenhange mit dieser Arbeit von de Vries muß auch noch kurz eine im letzten Referat nicht berücksichtigte wichtige Arbeit von Davis (3) erwähnt werden. Diese beschäftigt sich auch mit Kreuzungen zwischen Lamarckiana, *biennis* und *franciscana* und ist schon 1916 erschienen. Hier wird zunächst, wie das ja auch Renner tat, mit Nachdruck auf die Notwendigkeit, bei Kreuzungen alle Samen zur Keimung zu bringen, hingewiesen. In den Kreuzungen werden ähnliche Resultate wie von de Vries erzielt und daraus geschlossen, daß Mendelspaltung eine bedeutende Rolle spielt.

Wenn aber in neueren Arbeiten von de Vries und Lotsy noch über Mendelsche Zahlenverhältnisse in der F_2 gesprochen wird, oder



wenn Heribert-Nilsson und Kranichfeld für und wider bestimmte Anschauungen mit Zahlenverhältnissen operieren, ohne daß alle bei Bestäubung und Befruchtung in Frage kommenden Faktoren berücksichtigt werden, so kann das zu keinem sicheren Ende mehr führen. Nach den Untersuchungen von Correns und Renner, nach denen das Pollenschlauchwachstum in den Griffeln verschiedener Biotypen verschieden schnell vor sich geht, wodurch die Zahl der Befruchtungen verschoben wird, nach den Erkenntnissen über Pollensterilität bei *Oenothera* und der Unsicherheit, welche Faktoren in die absterbenden Pollenkörner gehen, können solche Angaben natürlich nicht mehr als stichhaltig bezeichnet werden. Auf die bedeutsamen Untersuchungen Renners über diese Fragen wie auch über das Sichtbarwerden der Spaltung im Pollen, die ja den Lesern dieser Zeitschrift zur Verfügung stehen (1910, 305), gehe ich hier nicht näher ein. Alle Zahlenverhältnisse müssen jetzt mit viel größerer Vorsicht, als früher anzunehmen war, behandelt werden, frühere Angaben erfordern Nachprüfungen. Ohne eine scharfe Erfassung der Zahlenverhältnisse aber ist eine Entscheidung, ob im einzelnen Falle die Mendelschen Regeln ihre Anwendung finden können oder nicht, nicht zu treffen.

Die neue Arbeit von Atkinson über Kreuzungen zwischen *nutans* und *pyncocarpa* stand mir nicht zur Verfügung. Bezüglich der früheren Angaben über diese Kreuzung vgl. S. R. I 528. Wie aus Renners Referat hervorgeht, dürften sich diese Kreuzungen den übrigen *Oenothera*-Kreuzungen nicht schwer anschließen lassen.

Kernchimären.

Schon in meinem letzten Referat wurde des von Lotsy geschaffenen Begriffes der Kernchimären gedacht. Das Wesen dieser Kernchimären besteht, um es noch einmal kurz zu wiederholen, darin, daß bei ihnen während der Reduktionsteilung die von den beiden Eltern eingeführten Chromosomen, wie sie eingebracht wurden, auch gemeinsam wieder auf die neuen Gameten zurückgegeben werden — *les gamètes, qui forment ces »hybrides« sont les mêmes que celles, qui leur ont donné naissance* (Lotsy 1917, S. 328) —, während ja bekanntlich nach der Mendelschen Regel ein Austausch der beiderseitigen Chromosomen nach den Gesetzen des Zufalls stattfinden soll. Das folgende Schema soll das noch kurz anschaulich machen.

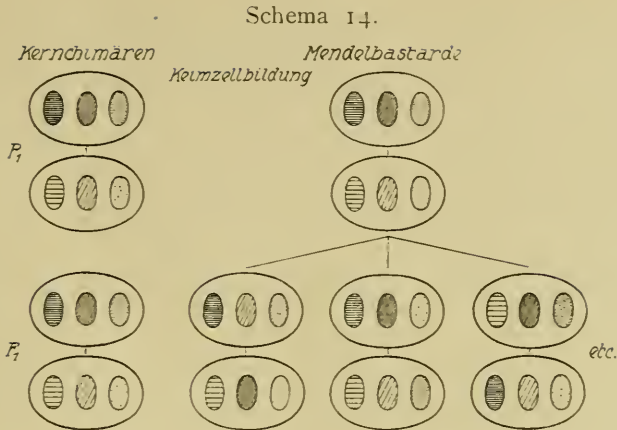


Abb. 14. Keimzellbildung bei Kernchimären und Mendelbastarden.

An Stelle der Gesetze des Zufalls wird also hier eine neue, uns ganz unbekannte Kraft eingeführt, welche die beiderseitigen Chromosomen zum Komplex oder den Chimärenkomponenten zusammenfaßt und veranlaßt, zusammen zu bleiben.

Das ist dem Wesen nach ganz dasselbe als das, was Renner als Komplexheterozygote bezeichnet. Das Wort hat aber den Vorteil, daß es diese Vorstellung anschaulich in das Gebiet der Kernverhältnisse überführt. Zugleich wird dadurch zuerst mit aller Schärfe darauf hingewiesen, daß eine solche Komplexheterozygote im ursprünglich Rennerschen Sinne oder eine Kernchimäre im Sinne Lotsys eben nicht einfach den Mendelschen Regeln folgt, sondern nur der Spaltungsregel, nicht der Unabhängigkeitsregel, eine Tatsache, auf die ich ja auch schon in meinem ersten Sammelreferat mit allem Nachdruck hingewiesen habe, die aber meiner Meinung nach von Renner nicht scharf betont wurde. Das folgende Zitat (1917, S. 285) erweist das wohl zur Genüge: Die experimentelle Vererbungsforschung hat den Wunsch, »nur die eine Gesetzmäßigkeit der klaren Mendelspaltung in allen Kreuzungserscheinungen zu finden. Und tatsächlich haben die überzeugten Mendelianer . . . wenigstens bei den Oenotheren mit ihrer zuversichtlichen Erwartung Recht behalten . . . Die Erscheinungen der Spaltung werden nur verdunkelt durch verschiedene Formen der auf Kreuzung folgenden Sterilität.«

Natürgemäß würde aber die Bezeichnung Kernchimäre nicht mehr sein als eine anschauliche Bezeichnung, in ihr würde eine neue Problemstellung gegeben sein, eine Klärung, warum die beiderseitigen Chromo-

somen bei der Reduktionsteilung immer beisammen bleiben, wäre natürlich, wie Lotsy (1917, S. 336) selbst sagt, durchaus nicht erbracht.

Der Begriff der Kernchimären setzt nun natürlich voraus, daß die grundlegende Annahme zu Recht besteht, und die Verteilung der beiderseits eingeführten Chromosomen wirklich in Komplexen oder wie Renner auch sagt, durch Chromosomenkuppelung, oder aber nach Lotsy durch Auseinandergehen der Chimärenkomponenten vor sich geht. Gegen diese Komplextheorie, welche ja ihre Wurzel in den Arbeiten von de Vries selbst hat, erhoben sich nun gleich anfangs nicht geringe Bedenken (vgl. Sammelreferat 1, Einwände). In seinen neueren Arbeiten kommt Renner von der Komplextheorie immer mehr und mehr ab. Hat ja vor allem die in dieser Zeitschrift publizierte Abhandlung: Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren gezeigt, daß offenbar zumeist mehr als zwei verschiedene Gameten gebildet werden, von denen dann einzelne in den männlichen Haplonten zugrunde gehen. Auch haben die Züchtungsversuche immer mehr und mehr nahegelegt, daß neben der Hauptspaltung in die beiden Hauptkomponenten Nebenspaltungen auftreten. de Vries und Renner haben mehrfach Beispiele kennen gelehrt, wo in F_2 nicht geringe Spaltungen auftreten, welche dann, oftmals mehr vorläufig und durchschnittlich, unter die Haupttypen aufgenommen wurden.

Wenn aber der Begriff der Komplexe, also die durch irgendeine vorläufig geheimnisvolle Anziehungskraft verursachte Zusammenhaltung der beiderlei Chromosomen bzw. Kernkomplexe nicht zutrifft, dann wird natürlich die Bezeichnung Kernchimäre hinfällig, das Wort Komplexheterozygote aber könnte einen gewissen, wenn auch ganz anders zu fassenden und beschränkteren Sinn behalten. Den weiteren Fassungen des Wortes Chimäre durch Lotsy im Sinne von Chromosomenchimäre oder homozygotischer Kernchimäre kann ich ebenso wie Renner (vgl. Ref. S. 184) nicht folgen, kann jedenfalls den Wert einer solchen Bezeichnung nicht einsehen.

Die Frage der Entwicklung hat die Gattung *Oenothera* in den Mittelpunkt des Interesses gerückt und es ist nun die Frage, welches sind die Fortschritte, die unsere Kenntnisse über Entwicklung im Pflanzenreich durch die *Oenotheren*studien der letzten Jahre gemacht haben. de Vries faßte als Grundlage einer progressiven Mutation die Entstehung eines neuen Pangens, also die Entstehung eines mutierten Pangens aus einem typischen. Die Mutation soll in reinen Linien auftreten, die Mutante selbst aber ein Bastard zwischen einer mutierten

und einer nicht mutierten Sexualzelle sein. Daher auch der Begriff der Halbmutante, die ja jetzt im Prinzip dasselbe ist wie die Komplexheterozygote und die Kernchimäre. Die tauben Samen sollen aber durch Entstehung letaler Faktoren und Zusammenkommen gleicher solcher Faktoren in der Homozygote hervorgerufen werden.

Ganz anders stellt sich Renner das Zustandekommen der Komplexheterozygotie vor. Er sagt (1917 [9], S. 21): »Statt mit de Vries anzunehmen, daß die Komplexheterozygotie, wie ich die besondere gametische Konstitution dieser Formen nenne, durch spontane Mutation ins Leben getreten ist, stelle ich die naheliegende Hypothese auf: die ersten komplexheterozygotischen Arten der Gattung *Oenothera* sind durch Kreuzung homozygotischer Arten entstanden; durch Spaltungsvorgänge, durch Neukombination von Faktoren sind die primär vereinigten Anlagenkomplexe so verändert worden, daß sie homozygotisch nicht mehr verwirklicht werden können; gelegentlich tritt im Gefolge dieser Veränderungen noch Geschlechtsbegrenztheit der Komplexe auf, d. h. die Komplexe erwerben die Eigentümlichkeit der Heterogamie.« (Vgl. Näheres auch 1917 [8], S. 282.)

Wir wollen diese Hypothese einmal einer näheren Betrachtung unterziehen. Wir können Renner zunächst wohl folgen, wenn wir uns denken, daß die komplexheterozygotischen Arten durch Kreuzung zweier homozygotischer Arten zustande gekommen sind. Anders ist die Frage zu beantworten, ob Spaltungsvorgänge und Neukombinationen der Faktoren zur Erklärung der weiteren Vorgänge genügen. Wenn wir allerdings das Wort Kombination im weitesten Sinne fassen und annehmen, daß stoffliche Veränderungen überhaupt nur durch Umkombinationen zustandekommen können, so könnten wir Renner Folge leisten. Damit würden wir aber nicht viel gewinnen. In der Vererbungslehre hat man bisher unter Kombination immer Umgruppierung von Erbinheiten verstanden, wobei die Gesetze des Zufalls für diese Umgruppierung verantwortlich sind, und unter Spaltung verstand man, wenigstens im Mendelschen Sinne, bisher immer die reine Abspaltung unveränderter Gene nach Bastardierung.

Wie stimmt das aber zusammen mit der Bildung von komplexheterozygotischen Arten aus homozygotischen oder von *O. Lamarckiana* aus *O. simplex* und *blandina*? Wir können uns selbstverständlich nach der Komplextheorie die Vorstellung machen, daß dadurch die Kombination *perficiens · levans*, die Heterozygote, die ich *de Vriesii* nannte, zustande kommt. Wie aber aus diesen Komplexen dann die Komplexe *gaudens* und *velans* werden, das können wir im Rahmen von Mendelismus und Komplextheorie nicht verstehen; hier muß eine nichtmendelistische Ursache hinzutreten. Das wird natürlich durchaus nicht anders, wenn

wir vielleicht andere homozygotische Arten in Kreuzungen dazwischen-treten lassen, etwa eine hypothetische Art *A-flaventia* oder *A-albicantia*. Tritt Unverträglichkeit ursprünglich verträglicher gleicher Komplexe auf, so müssen sich diese Komplexe natürlich verändert haben. Es muß auf irgendwelche Weise eine Störung der Komplexe, also des noch völlig ungeklärten Zusammenhanges der antagonistischen Chromosomen-gruppen auftreten, hiermit aber etwas, was durchaus außerhalb des mendelistischen Geschehens liegt. Nennen wir das nun mit Renner Reaktion, Austausch unabhängiger mendelscher Gene, Abreißung von Faktoren oder wie wir wollen, alles das sind natürlich nur verschiedene Namen für vorläufig durchaus unbekannte Vorgänge, deren Unterschied von dem, was de Vries als Mutation bezeichnete, erst noch zu erweisen wäre. Jedenfalls sehe ich zur Zeit auf dem Boden der Komplex-theorie keine andere Möglichkeit, als an den Anfang des Entstehens heterozygoter Arten aus homozygoten etwas von der Art zu setzen, was bisher als Mutation bezeichnet wurde. Dasselbe gilt natürlich für Lotsys Kernchimären. Wollten wir aber, was natürlich in der Theorie auch möglich wäre, annehmen, in der Vorfahrenschaft der komplex-heterozygoten *Oenotheren* seien gar keine homozygotischen Formen gewesen — Renner deutet etwas Derartiges an (1917 [8], S. 282) —, so würde damit eine neue Hypothese eingeführt, die allerdings, solange homozygotische Formen, wie *Hookeri* und de Vries' neue Formen *blandina* und *simplex*, nicht als solche widerlegt sind, keine allzugroße Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Nun hat aber Renner, wie schon oben gesagt, verschiedentlich betont, daß er heute zweifelt, ob Komplexheterozygoten im strengen Sinne möglich sind. (Vgl. dazu diese Zeitschrift 1919, S. 372.) Das verschiebt natürlich das Problem wieder grundsätzlich. Renner denkt heute an Austauschbarkeit einzelner gleichwertiger Chromosomen, Übergang von Chromosomenstücken oder Faktoren im Anschluß an Morgans crossing over usw., Vorstellungen, über welche sich der Leser dieser Zeitschrift an Ort und Stelle selbst unterrichten kann. Das sind interessante neue Hypothesen, die aber die zunächst recht einfach erscheinende Entstehung der sogenannten Komplexheterozygoten wieder recht problematisch werden lassen. Zudem sind das doch auch wieder ganz andere als rein mendelistische Gedankengänge, wie sie etwa Heribert-Nilsson 1912, S. 213 im folgenden ausdrückt: »Eine Instabilität des Keimplasmas braucht man nicht anzunehmen und das ganze Mutationsphänomen dürfte unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte der Mendelschen Neukombination eingeordnet werden können.«

Daß wir soweit noch lange nicht sind, das hebt ja auch Renner andererseits mehrfach hervor. In seinem letzten Referat betont er ausdrücklich, daß die neueren Oenotherenuntersuchungen zunächst zu einer scharfen Problemstellung geführt haben. Auch mir erscheint diese Aufrollung der eigentlichen Probleme auf dem Gebiete der Oenotherenforschung das wichtigste zu sein. Nur sehe ich die Fragestellung erst dann klar und deutlich, wenn sie lautet: Wieweit liegen der Mutantenbildung rein mendelistische oder nichtmendelistische Vorgänge zugrunde. Eine solche scharfe Fragestellung aber vermisste ich bei Renner bislang. Es sei das noch durch das folgende Beispiel belegt.

Lotsy (1919) hat den Ausdruck Mutanten durch Segregonten ersetzt und meint damit Wesen, welche durch Spaltung nach Kreuzung hervorgebracht werden. Wenn nun Renner (Ref. über Lotsy) glaubt, diesen Ausdruck dem von Heribert-Nilsson geprägten Worte Kombinanten gleichsetzen zu dürfen, so kann ich ihm dabei durchaus nicht folgen. Es beruht dies meiner Meinung nach auf demselben Grundirrtum, wie der Gedanke, es sei möglich, das Zustandekommen der Komplexheterozygoten rein auf dem Wege der Mendelkombination zu erklären. Der Ausdruck Kombinate bezieht sich nur auf unabhängig spaltende Gene. Und wenn Heribert-Nilsson die Reduplikationshypothese zur Erklärung der Kombinanten zu Hilfe nimmt und dadurch ein nichtmendelistisches Moment in die Erklärung mit einführt, so bezieht er doch sinngemäß die Bezeichnung nur auf die unabhängig voneinander erfolgende Kombination der in ungleicher Anzahl gebildeten Gameten, vernachlässigt aber die Ursachen dieser ungleichen Ausbildung der Gameten durchaus. Bei Lotsys Segregonten wird aber ausdrücklich bemerkt, daß der Übergang von ganzen Chromosomen von einem Keimplasma aufs andere, oder der Übergang von Genen oder Genkomplexen von einem Chromosom auf das antagonistische an der Bildung der Segregonten beteiligt sein soll. Was hat das noch mit Mendelscher Umkombination nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit, was hat das überhaupt noch mit Mendelspaltung zu tun? Hier müssen andere ursächliche Kräfte mitspielen, über deren Wirkung wir nicht im geringsten unterrichtet sind, die aber mit den Mendelschen Regeln wenigstens in dem Sinne, in welchem sie seit ihrer Wiederentdeckung bis heute gebraucht wurden, nicht das geringste zu tun haben. Wollen wir hier von Mendelismus sprechen, so verschleiern wir das Problem, statt es zu klären.

Die ganze Chromosomenbetrachtung aber, wie sie neuerdings scheinbar auf mendelistischer Basis durch Renner und andere in die Oenotherenbetrachtung wieder eingeführt wird, unterscheidet sich kaum erheblich von der von Gates vertretenen Anschauung, daß Mutationen

zu definieren seien als discontinuous germinal changes, die er sich in Veränderungen der chromosomalen Ausbildung der Keimzellen vorstellt. Vielleicht tritt neuerdings die Tendenz mehr in den Vordergrund, daß diese Keimänderungen durch Kreuzungen ausgelöst werden, während früher hierauf weniger der Nachdruck gelegt wurde und die verschiedensten Ursachen für diese angenommen wurden. Damit aber sind wir wieder bei der Labilität der Keimplasmen angelangt.

So ist denn auch hier wieder die bemerkenswerte Tatsache zu konstatieren, daß die ursprünglich scheinbar weit getrennten Forschungsrichtungen in ein gemeinsames Bett einzumünden beginnen. Durch eine scharfe Problemstellung aber, die in erster Linie auf strenger Scheidung mendelistisch verständlicher und wenigstens derzeit nicht verständlicher Vorgänge hinauszulaufen hat, werden die weiteren Fortschritte nach der Seite der Entwicklungsfragen zu erzielen sein. Über den Begriff des Mendelismus habe ich mich aber in einer in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre (1920, 22, S. 236) erscheinenden Abhandlung ausgesprochen, worauf ich hier nur verweisen möchte.

Literatur-Verzeichnis.

1. Atkinson, G. F., Quadruple hybrids in the F_1 generation from *Oenothera nutans* and *Oenothera pycnocarpa*, with the F_2 generations and the back-and-inter-crosses. *Genetics*. 1917. **2**, 213—259. Referat Renners in *Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1919. **21**, 186.
2. Bartlett, Mass Mutation in *Oenothera pratincola*. *Bot. Gazette*. 1915. **60**, 2, 425.
3. Davis, B. M., Hybrids of *Oenothera biennis* and *Oenothera franciscana* in the first and second generations. *Genetics*. 1916. **1**, 197—221. Referat Klebahns in *Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1919. **21**, 136.
4. —, *Oenothera Neo-Lamarckiana*, hybrid *O. franciscana* Bartlett \times *O. biennis* Linnaeus. *The American Naturalist*. 1916. **50**, 688—696. Referat Klebahns in *Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1919. **21**, 138.
5. Kranichfeld, Die Einwände Heribert-Nilssons gegen die Mutationslehre von Hugo de Vries und sein Versuch, die bei der *Oenothera Lamarckiana* beobachteten Mutations- und Kreuzungserscheinungen auf den Mendelismus zurückzuführen. *Biol. Centralbl.* 1917. **37**, 61—98.
6. Lotsy, L'Oenothère de Lamarck et la quintessence de la théorie du croisement. *Arch. Néerl. des sc. exact. et nat.* 1917. III B. 324.
7. —, De *Oenotheren* als Kernchimären. *Genetica*. 1919. **1**, 7. Referat Renners in *Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1919. **21**, 183.
8. Renner, O., Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. *Ebenda*. 1917. **18**, 121.
9. —, Artbastarde und Bastardarten in der Gattung *Oenothera*. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1917. **35**, (21).
10. —, Weitere Vererbungsstudien an *Oenotheren*. *Flora*. 1918. **111/112** (Stahl-Festschrift), 641.

11. Renner, O., Bemerkungen zu der Abhandlung von Hugo de Vries: Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mut. *velutina*. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 446.
12. —, Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen einiger *Oenotheren*. Ebenda. 1919. **37**, 128.
13. —, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger *Oenotheren*. Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 305.
14. Vries, Hugo de, Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*. Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1916. **16**, 239.
15. —, Krenzungen von *Oenothera Lamarckiana* mut. *velutina*. Ebenda. 1918. **19**, 1.
16. —, Twin hybrids of *Oenothera Hookeri* T. and G. Genetics. 1918. **3**, 397.
17. —, Mass Mutations and Twin hybrids of *Oenothera grandiflora* Ait. Bot. Gaz. 1918. **65**, 377.
18. —, *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex*. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 65.
19. —, *Oenothera Lamarckiana erythrina*, eine neue Halbmutante. Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1919. **21**, 91.
20. —, *Oenothera rubrinervis*, a Half-Mutant. Bot. Gaz. 1919. **67**, 1.

Strasburger, E., Das kleine botanische Praktikum für Anfänger.

8. Aufl., bearbeitet von M. Koernicke. X + 264 S. 136 Holzschnitte und 3 farbige Abb. 1919. Gustav Fischer, Jena.

Nach sechsjähriger Pause erscheint Strasburgers kleines botanisches Praktikum in 8. Auflage, zum zweitenmal in der Bearbeitung von Koernicke. Der Umfang des Buches ist genau der gleiche geblieben. Ebenso wurden an dem Inhalt des Buches keine wesentlichen Änderungen vorgenommen. Neu ist der durch eine weitere farbige Abbildung erläuterte Hinweis auf die Zellen der Ligusterfrucht, die mit ihrem gefärbten Zellsaft und dem relativ dicken protoplasmatischen Wandbelag ein entschieden sehr instruktives Objekt zur Untersuchung der Plasmolyse darstellen. Begrüßenswert ist auch die Einfügung eines Holzschnittes, der dem Anfänger das Durchziehen von Flüssigkeiten unter dem Deckglas mittels Filtrierpapier besser als Worte klar macht. Um das mikroskopische Studium in den Wintermonaten ergiebiger zu gestalten, wurden die in dieser Jahreszeit geeigneten Untersuchungsobjekte besonders vermerkt. Die nach Möglichkeit durchgeführte Einfügung der deutschen Pflanzennamen neben den wissenschaftlichen wird vielen Anfängern willkommen sein. Weggefallen ist der Abschnitt über Amitose und die zugehörige Abbildung, ebenso, und dies ist wohl zu bedauern, der Abschnitt über die Bakterienfärbung nach Gram. Die Ausstattung des Buches ist ausgezeichnet geblieben und gereicht dem Verlag zu aller Ehre. So wird auch diese Auflage ihren Zweck, Anfänger in der mikroskopischen Botanik zur selbständigen Untersuchung anzuleiten, in vollem Maß erfüllen.

Kurt Noack.

Correns, C., Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Trinia glauca*).

Biol. Centralbl. 1919. 39, 105—122.

Ausgehend von der Tatsache, daß beim Menschen die Sterblichkeit im männlichen Geschlecht im allgemeinen größer ist als im weiblichen, wobei sich während der verschiedenen Lebensalter Abweichungen im einzelnen bemerkbar machen, tritt Verf. der Frage der Sterblichkeit beider Geschlechter bei getrenntgeschlechtlichen Pflanzen näher. Bei Hanf und Melandrium, wo, wie im ersteren Falle, Versuche aus früherer Zeit von anderen Autoren vorlagen, oder, wie im zweiten, vom Verf. zudem selbst Versuche angestellt wurden, läßt sich etwas Bindendes über verschiedene Sterblichkeit in beiden Geschlechtern nicht aussagen.

Dagegen zeigte *Trinia glauca*, welche anfänglich zu Versuchen über die Vererbung gelegentlich auftretender Zwitter Verwendung fand, interessante Differenzen in der Sterblichkeit beider Geschlechter. Bis kurz vor Beginn der Blütezeit ist die Sterblichkeit der von Anfang an in genau gleicher Anzahl vorhandenen Männchen und Weibchen gleich groß. Die Feststellung dieser Tatsache ließ sich dadurch ermöglichen, daß sich das Absterben nicht gleichmäßig über die einzelnen Versuche und Beete erstreckte, sondern daß hier mehr, dort weniger Pflanzen eingegangen waren. Würde das männliche Geschlecht auch in diesem Abschnitt der Entwicklung eine größere Sterblichkeit besessen haben als das weibliche, so müßten an den Stellen der Beete, die viel Lücken aufweisen, relativ mehr Weibchen vorhanden sein, als an den noch dicht besetzten Stellen. Dies erwies sich aber nicht als zutreffend, wie Verf. durch eingehende Zahlenbelege feststellt. Mit Beginn der Blütezeit aber gehen nach und nach fast alle Männchen durch Abfaulen am Wurzelkopfe ein, meist lange vor dem Abblühen, oft schon im Knospenzustande, während nur einzelne Weibchen ergriffen werden. Auf ein Weibchen, das abstirbt, kommen ungefähr 10 absterbende Männchen, ein Verhältnis, welches nahezu während der ganzen Blütezeit das gleiche bleibt.

Verf. betont, daß die größere Sterblichkeit der Männchen nicht mit erledigter Funktion in direkter Beziehung stehen kann, sondern dadurch bedingt sein dürfte, daß die Männchen schon kurz vor der Blüte und während dieser für äußere Schädigungen, vermutlich eine Infektion, mehr empfänglich sind als die Weibchen, was wahrscheinlich in erster Linie Altersveränderungen zuzuschreiben ist.

Versuche an wildwachsenden, unter natürlichen Bedingungen vorkommenden Pflanzen sollten, wie Verf. hervorhebt, seine Kulturversuche ergänzen.

Lehmann.

Lehmann, E., Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*.

Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1918. **21**, 1—17.

Verf. hat schon früher festgestellt, daß *Veronica syriaca* selbststeril ist. Er hat jetzt aus einer blau und aus einer rosa blühenden Pflanze eine F_1 -Generation hergestellt und hat an dieser die Selbststerilität in sehr exakter und eingehender Weise studiert. Er konnte freilich nicht wie Correns bei *Cardamine* diese F_1 -Generation mit den Eltern rückkreuzen, doch konnte er an den Kreuzungen der F_1 -Pflanzen untereinander dieselben Tatsachen feststellen wie Correns, nämlich:

1. Alle erzeugten Pflanzen sind selbststeril.

2. Bei Kreuzungen unter den Geschwistern ergeben diese vier Klassen. Jede Klasse erweist sich steril mit allen Angehörigen der gleichen Klasse, dagegen fertil mit den Angehörigen der drei anderen Klassen.

Diese Ergebnisse wurden zunächst an 32 beliebig herausgegriffenen Pflanzen gewonnen, bei denen alle überhaupt möglichen Kreuzungen ausgeführt waren. Sieht man von den »Versagern« ab, d. h. den Kreuzungen, die Erfolg erwarten ließen, aber tatsächlich doch nicht hatten, so ergeben sich nur $1,1^0/0$ Fehler, d. h. $1,1^0/0$ Bestäubungen, die Sterilität erwarten ließen, ergaben Samenansatz. — In zweiter Linie hat dann Verf. alle anderen gewonnenen Pflanzen mehr kursorisch auf ihre Zugehörigkeit zu einer der vier Klassen geprüft. Es zeigte sich, daß auch sie ohne Schwierigkeit in denselben Klassen untergebracht werden können. Ganz so reinlich wie im ersten Fall ist hier das Ergebnis freilich nicht. Die Pflanze 120 z. B., die zur vierten Klasse gerechnet wird, zeigt das, so weit ich sehe, 52mal eindeutig, aber sie gibt andererseits 21mal auch ein unerwartetes Resultat. Daraus wird man doch wohl den Schluß ziehen müssen, daß weitere Studien, die der Verf. in Aussicht stellt, eine Komplikation der Erscheinungen bringen dürften.

Bekanntlich hat Correns den Versuch gemacht, die Tatsachen durch die Annahme von »Hemmungstoffen« zu erklären, die jeder »Linie« eigentümlich sein sollten und die sich nach einfachem Mendelschen Schema vererben. Gegen diese Deutung sind schon von Correns selbst und von anderen Autoren Bedenken erhoben worden. Auch Verf. zeigt, daß Schwierigkeiten bestehen und daß man ohne Hilfsannahmen mit der einfachen Mendelschen Annahme nicht auskommt. Eine bessere Erklärung vermag aber auch er nicht an die Stelle der Corrensschen zu setzen.

Jost

Söderberg, E., Über die Pollenentwicklung bei *Chamaedorea corallina* Karst.

Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 204—211.

Die Arbeit verdient aus zwei Gründen eine besondere Erwähnung. Einmal bringt Verf. in der im Titel genannten Palme ein weiteres Beispiel dafür, daß auch bei Monokotylen der »Dikotylientyp« der Pollenentwicklung sich einfinden kann, d. h. die Wände um die jungen Pollenzellen sich simultan und nicht sukzedan ausbilden. Dann aber findet sich eine sehr fleißige Zusammentragung aller Daten über Pollenausbildung der Monokotylen überhaupt, die die fragliche Erscheinung berühren. Wir ersehen daraus, daß außer für diese erste karyologisch untersuchte Palme auch bei Liliaceen (*Tofieldia*: Afzelius 1918; *Asphodelus*: Strasburger 1880; *Anthericum*: Täckholm und Söderberg 1918; zahlreichen Alonineen: Guignard 1915), der einzigen bisher studierten Juncacee, nämlich *Luzula* (Täckholm und Söderberg 1918) und ebenso der einzigen Dioscoreacee, nämlich *Dioscorea quinqueloba* (Täckholm und Söderberg 1918), sämtlichen Iridaceen (Hofmeister 1861 und Guignard 1915), der einzigen untersuchten Cyperacee *Carex* (Juel 1000) und einigen Orchisarten (Guignard 1882 u. a.) der gleiche Modus beschrieben ist. Somit ist jetzt schon erwiesen, daß sich dieser Typus noch bei einer ganzen Reihe von Familien völlig oder doch in einzelnen Abteilungen, manchmal vielleicht auch nur in einzelnen Spezies erhalten hat. Und eine Weiterforschung könnte unter Umständen auch für die Systematik der Monokotylen fruchtbar werden.

Ref. sei es erlaubt, darauf hinzuweisen, daß das Umgekehrte, nämlich Erscheinen der »sukzedanen Wandbildung« bei Dikotylen gerade in den Reihen der Ranales, Proteales und dann wieder gewisser Sympetalen beschrieben ist. Auch hier würde sich also das Merkmal systematisch verwerten lassen, besonders wenn wir gewisse »Übergangsformen« bei Magnoliaceen usw. berücksichtigen. —

Zum Schluß möchte Ref. noch bedauern, daß Verf. sich in vorliegender Arbeit gar nicht über das etwaige Vorkommen eines Periplasmodiums geäußert hat. Gerade die Palmen müssen, wie Ref. (1914) näher ausführte, für den Systematiker in dieser Hinsicht besonders wertvoll sein. Sollten sie sich, ebenso wie in der Bildung des Pollens selbst, anders wie die Araceen verhalten, so dürfte die Wahrscheinlichkeit steigen, daß die alte Reihe der »Spathiflorae« unnatürlich ist und Warming sowie Engler recht daran taten, diese aufzuteilen und für die Palmen eine selbständige Reihe zu begründen. Die Spathaentwicklung würde dann nur als Konvergenzerscheinung angesehen werden können.

G. Tischler.

Lawson, A. Anstruther, The Prothallus of *Tmesipteris tannensis*.

Transact. of the R. Soc. of Edinburgh. 1917. 51. III. 785—794. 3 Taf.

Darnell-Smith, G. P., The Gametophyte of *Psilotum*.

Ebenda. 1917. 52, 79—91. 2 Taf.

Lawson, A. Anstruther, The Gametophyte Generation of *Psilotaceae*.

Ebenda. 93—113. 5 Taf.

Als eine der noch ausstehenden Aufgaben botanischer Entwicklungsgeschichte lockte die Besucher Malesiens und Australiens die Aufdeckung der Entwicklung der *Psilotaceen* *Tmesipteris* in Australien—Neuseeland und der verschiedenen *Psilotum*arten im tropischen Teil des Archipels und des subtropischen Australien. Ein wesentlicher Teil dieser Aufgabe ist in den genannten drei Arbeiten gelöst.

Die Prothallien sind winzig kleine, unterirdisch und völlig saprophytisch lebende, mit Mykorrhiza völlig durchsetzte Gebilde, die ihrer Kleinheit und der vom Substrat sich nicht abhebenden Färbung wegen den eifrigen Nachforschungen sich solange entziehen konnten. Die beiden Gattungen verhalten sich im wesentlichen gleich, so daß sie hier gemeinsam beschrieben werden können.

Die Keimung der Sporen konnte in der zweiten genannten Arbeit an *Psilotum* (offenbar *triquetrum*) beobachtet werden. Die im Laboratorium wie im Freien unter den notwendigen Vorsichtsmaßregeln ausgesäten Sporen keimten nach etwa vier Monaten. Die bohnenartig geformten Sporen von $6,8 \times 3,4 \mu$ Größe sind vom gleichen spezifischen Gewicht des Wassers, mit dem sie fortgetragen und in Bodenritzen eingeschwemmt werden; sie haben auf der konkaven Seite eine Furche, welche die beiden Enden verbindet und über $\frac{3}{4}$ der Länge verläuft. Die Ränder der Furche sind lippenartig aufgewölbt und lassen am Grunde der Furche einen Spalt erkennen, aus dem bei der Keimung die Intine austritt. Am Scheitel der sich dabei vorwölbenden Zelle sind einige gelbliche Leukoplasten sichtbar, im Inneren ist der Kern und Tröpfchen (vermutlich Öltropfen) zu erkennen. Bald tritt die erste Zellteilung ein und, während die Leukoplasten mehr und mehr verblassen und das Öl verbraucht wird, hat der Keimling die kritische Zahl von fünf Zellen erreicht. Der Scheitel ist durch zwei schräg gegeneinander geneigte Wände der Figur nach zu einer Art zweisehnidiger Scheitelzelle geworden.

Inzwischen ist schon der Mykorrhizapilz in die Zellen eingedrungen und das Prothallium wächst nun zu einem kleinen Zellkörper von

zylindrischer Form heran, der überall aus seinen Oberflächenzellen lange Rhizoiden aussondert und ausgesprochenes Spitzenwachstum besitzt. Nachdem es eine geringe Länge erreicht hat, pflegt es sich zu verzweigen in höchst unregelmäßiger Weise, meist in zwei auseinander strebende, selbständig weiterwachsende Äste von durchschnittlich 468 bis 655 μ Durchmesser; die gesamte Länge beträgt dann etwa 2457 μ , also 2,5 mm. Die Mykorrhiza, die ihrer unseptierten Hyphen wegen den Phycomyceten zugeschrieben wird, durchwächst das gesamte Prothallium. Der Pilz dringt wohl durch die Rhizoiden ein, in denen er ein gutes Stück zu verfolgen ist und verschont nur den Scheitel und die Oberflächenlage, im übrigen ist er in allen vegetativeren Zellen — bisweilen sogar in Archegonien — zu finden.

Die Keimung von *Tmesipteris* ist nicht direkt beobachtet, dürfte aber wohl ähnlich verlaufen. Die Untersuchungen bauen sich natürlich meist auf gesammelten älteren und jüngeren Prothallien auf, die teils auf den Stämmen der Baumfarne, häufiger noch in Ritzen und Spalten des Bodens gefunden werden konnten. Dabei sind *Tmesipteris* und *Psilotum* an verschiedene Standorte gebunden. *Tmesipteris* wächst in feuchteren Schluchten, in Höhlungen der überhängenden Felsen oder in vor dem Winde geschützten Orten in Gesellschaft von *Dicksonia*, *Alsophila* und *Todea*. *Psilotum* dagegen findet sich zwischen den Sandsteinklippen in der nächsten Umgebung von Sydney an der Sonne und dem Wind ausgesetzten Plätzen, wo sie ihrem xerophytischen Baue gemäß auszuhalten vermag. Dem entsprechen auch die Fundorte der Prothallien. Feuchtigkeit ist für beide notwendig und an Stellen, wo zahlreiche junge Pflänzchen zusammen stehen, finden sich dann meist auch reichlich Prothallien. Der Boden solcher Stellen wurde aus der Tiefe von 12—30 mm sorgfältig ausgehoben und im Laboratorium mit Lupen und Binocularen sorgfältig durchsucht, und so fanden sich die Prothallien häufig zu vielen beisammen, zumeist an den, die Bodenteilchen festhaltenden langen Rhizoiden zu erkennen. Alle Prothallien sind von zylindrischer Form, rings mit Rhizoiden besetzt und vielfach gekrümmt, gewunden und dichotom oder sonstwie verzweigt. Die zuerst gefundenen Exemplare waren bei *Tmesipteris* etwa bis 3 mm lang. später fanden sich weit größere bis zu 12, ja einzelne bis 18 mm Länge. Ähnliche Größenverhältnisse wurden auch bei *Psilotum* beobachtet. In allen Fällen war ausgeprägtes Spitzenwachstum der Zweige zu beobachten, was Lawson — nach der angegebenen Figur ziemlich unwahrscheinlich — auf eine Scheitelzelle zurückführt, vielleicht weil in den ersten Stadien der Sporenkeimung eine solche wohl vorhanden sein mag.

Die vom Sande sorgfältig gereinigten Prothallien ließen dann Archegonien und Antheridien in überraschender Menge erkennen, die nicht auf bestimmte Stellen der Prothallien beschränkt, sondern über die gesamte Oberfläche verteilt waren. Die Antheridien entstehen an allen Seiten des Prothalliums aus Oberflächenzellen, die sich durch Wachstum hervorwölben; eine Oberflächenschicht mit kleineren Kernen sondert sich von einem sehr großkernigen zunächst ein-, zwei- dann bald vielzelligem Gewebe von Spermatozoid-Mutterzellen ab und erhebt sich schließlich völlig kugelig gerundet über die Prothalliumoberfläche. Die Bildung der Spermatozoiden ist nur soweit verfolgt, daß man in den letzten Stadien vor der Reife den Kern sich krümmen sieht, die umgebende Plasmaschicht schwindet mehr und mehr und schließlich sind kurze, von beiden zugespitzten Enden eingerollte, besonders auf der konvexen Außenseite mit zahlreichen Zilien besetzte Spermatozoiden gebildet. Ihre Bewegung scheint nicht beobachtet zu sein.

Ebenso wie die Antheridien sind die Archegonien allseitig vorhanden. Ihre Bildung ist nicht genauer verfolgt. Sie dürften ebenfalls, wie auch sonst überall, aus Oberflächenzellen hervorgehen. Ihre fertige Struktur zeigt einen aus vier Reihen von Zellen gebildeten, rechtwinkelig und gerade aus dem Prothallium hervorragenden Hals und einen in das Prothallium eingesenkten Bauchteil mit großer Eizelle. Die Wände der Bauchzelle und die Innenwände der Halszellen sind auffallend dick. Der Hals ist mit einer nicht genau festgestellten Zahl von Halskanalzellen gefüllt. Eine Bauchkanalzelle ist nicht beobachtet, dürfte aber wie in allen bisher bekannten Fällen, wo sie zunächst ebenfalls oft übersehen ward, kaum fehlen.

Die Länge des Halses ist bei *Tmesipteris* aus vier, bei *Psilotum* aus sechs Zellschichten gebildet. In beiden Fällen treten die Archegonien in der Größe hinter den Antheridien zurück.

Eigenartig ist die Öffnung der Archegonien und daraus ist auch erklärlich, daß Hals- und Bauchkanalzellen nicht eingehender beobachtet werden konnten. Zunächst ist, bei *Tmesipteris* deutlicher als bei *Psilotum*, zu sehen, daß der Halskanal in der untersten Lage sich erheblich verengt, während er oben ziemlich viel weiter ist. Bei den befruchtungsreifen Archegonien ist nun stets der ganze obere Hals »fort«, nur die unterste enger schließende Lage bleibt erhalten. Bei *Psilotum* finden sich meist die beiden unteren Lagen noch vor. Die Verff. geben keine Erklärung dafür. Mir scheint, daß die Hals- und die vorausgesetzten Bauchkanalzellen die oberen Stockwerke bei Reife der Eizelle durch Quellung infolge reichlicher Wasseraufnahme absprenge werden, denn anders wäre dies völlig regelmäßige Vorkommen kaum zu erklären.

Vielleicht ist die Fähigkeit, sich zu öffnen, von den oberen Halszellen noch nicht erworben. Damit ist dann der Zugang zur Eizelle freigelegt. Es sind von den Verff.n auch einzelne sich stärker färbende Bestandteile (Spermatozoiden?) in dem Archegonoplasma gefunden.

Die sehr ähnliche Entwicklung von *Tmesipteris* und *Psilotum* zeigt nur geringe Differenzen. Bei *Tmesipteris* ist die Zahl der Archegonien, bei *Psilotum* diejenige der Antheridien um eine erhebliche Menge größer. Außerdem sind die Zellen, besonders der Sexualorgane und ihre Sexualkerne bei *Tmesipteris* etwa doppelt so groß wie bei *Psilotum*, woraus die doppelte Größe der ganzen Antheridien und Archegonien sich ergibt.

Die Beschreibung des Embryo behält Lawson einer weiteren Arbeit vor. Nur in der erst genannten Veröffentlichung ist ein ziemlich weit entwickelter Embryo gezeichnet. Er liegt mit einem dick angeschwollenen (Stamm)-Teil gegen die Archegonmündung und ist unten gespalten in drei Lappen, die auseinanderspreizen. Die Frage ihrer Bedeutung muß offen bleiben. Ob ein Suspensor vorhanden, ob eine Wurzel bei den später völlig wurzellosen *Psilotaceen* angelegt wird, welcher Lappen etwa dem *Kotyledon* entspricht, muß einstweilen unentschieden bleiben.

Da die Unterschiede der Gametophytenentwicklung gegen die *Lycopodiaceen* wie *Equisetaceen* gleich groß erscheinen, neigen die Verff. dahin, eine gesonderte, dem Stamme der *Sphenophyllaceae* nächststehende Gruppe in den *Psilotaceae* zu vermuten, worüber erst die Embryologie Aufschluß geben wird.

G. Karsten.

Seward, A. C., Fossil plants.

1917. 3. XVIII + 656 S. 629 Abb. -- 1919. 4. XVI + 543 S. 818 Abb. Cambridge, Univers. Press.

Von dem vorliegenden Handbuch sind bisher die einzelnen Bände in großen Abständen erschienen (Bd. 1 1898, Bd. 2 1910). Dagegen ist Band 4 dem 3. Bande rasch gefolgt. Das Werk ist damit abgeschlossen. Ein weiterer Band, der sich mit generellen Betrachtungen, phylogenetischen Erwägungen und allgemeinen Betrachtungen ökologischer und sonstiger Natur befassen wird, soll später als besonderes Buch erscheinen.

Es ist nicht zu bedauern, daß der dritte, Zeiller gewidmete und mit einem Porträt dieses ganz hervorragenden Forschers als Titelbild geschmückte Band erst 7 Jahre nach Band 2 erschienen ist. Insbesondere deswegen, weil bei der darin behandelten Sippe der *Cycadophyten*, und insbesondere bei den *Bennettitales*, auch in diesem Zeitraum sich die Kenntnis beträchtlich gesteigert hat.

Verf. schickt mit Rücksicht auf die Beziehungen der folgenden *Gymnospermengruppen* zu den *Cycadales* (auch den *Pteridospermen*

und Cordaitales) eine Übersicht über diese voraus, was sicher auch von botanischer Seite begrüßt werden wird, da diese Gruppe als in der heutigen Flora untergeordnet, auch in den botanischen Lehrbüchern oft etwas stiefmütterlich behandelt wird und jedenfalls viele Einzelheiten, die gerade beim Vergleich mit den Fossilien eine Rolle spielen, wie die Samenstruktur, auch die Anatomie sonstiger Organe, die äußere Organographie, erst mit Mühe aus Spezialwerken zusammengelesen werden müssen.

An diese Einleitung schließen sich die Pteridospermen. Verf. nimmt eine Scheidung zwischen dieser Gruppe und den Cycadofilices vor. Unter den ersteren behandelt er diejenigen Formen, bei denen ein Zusammenhang zwischen den vegetativen, z. T. farnartigen Organen und den entsprechenden Fruktifikationen, in erster Linie den Samen, bekannt ist; unter Cycadofilices werden dann solche behandelt, die, wie es Potonié ursprünglich meinte, auf Grund der Anatomie vegetativer Organe Charaktere von Farnen und Gymnospermen zeigen. Es wäre wenig hiergegen einzuwenden, wenn eine solche Trennung sich säuberlich durchführen ließe. Aber einerseits befinden sich unter den vom Verf. unter Pteridospermen behandelten Formen genug solche, bei denen ein wirklicher Zusammenhang zwischen Samen und Stamm bzw. Laub nur angenommen wird, wie bei einem Teil der Medulloseen, bei Heterangium, oder bei denen über dieselben ebensowenig bekannt ist, wie bei den anderen. Außerdem hatte aber Potonié bereits Lyginodendron, Medullosa und Heterangium, die jedenfalls allgemein auch von Scott und Oliver als veritable Pteridospermen angesehen werden, unter seinen Cycadofilices mitbegriffen. In Wirklichkeit läßt sich eine Scheidung zwischen Pteridospermen und Cycadofilices wohl gar nicht ausführen, auch wenn man letztere als gewissermaßen noch unvollkommener bekannte, den vegetativen Organen nach charakterisierte Formen auffaßt. Die Namen bedeuten schon rein äußerlich dasselbe, nur daß die gleichsinnigen Wörter in umgekehrter Stellung die Namen zusammensetzen. Beide Namen tendieren zum selben Ziel, kamen nur von ganz verschiedenen Ausgangspunkten her, der ältere von den anatomischen Verhältnissen der vegetativen Organe, der neue von den reproduktiven Organen, den Samen. Ref. hat deshalb in der Neubearbeitung des Potoniéschen Lehrbuches beide Namen völlig gleichsinnig gebraucht.

Die Einteilung der Pteridospermen ist beim Verf. ungefähr dieselbe wie bei Scott. Sie werden in die Gruppen der Lyginopteriden und Medulloseen eingeteilt, denen Verf. noch die Steloxyleen anschließt. Verf. akzeptiert den Namen Lyginopteris Pot., an Stelle von Lyginodendron, was auch vielleicht richtiger ist, obwohl man auch

den anderen Namen konservieren kann. Bemerkenswert erscheint Ref., daß Seward nicht so ganz von der Zugehörigkeit der Dudley-Crossotheken, die die männlichen Organe von *Lyginodendron* sein sollen, überzeugt zu sein scheint; Ref. hatte sich für die Nichtzugehörigkeit ausgesprochen, und mindestens sollten sich die Lehrbücher in dieser Beziehung reserviert verhalten. Sonst gehört ja *Lyginopteris oldhamia*, bei der zuerst der Zusammenhang mit Samen nachgewiesen wurde, zu den vollständigst bekannten Pteridospermen, und man kann wohl kaum eine umfassendere und bessere Darstellung dieser Pflanze finden als die vorliegende. Die zweite wichtige Form der Gruppe ist hier wie bei Scott und anderen Autoren *Heterangium*.

Bei den Medulloseen, deren anatomische Kenntnis durch die Funde von Medullosen im englischen Karbon vervollständigt worden ist, während früher nur permische strukturbietende Stücke bekannt waren, nimmt Verf. mit den meisten Autoren den Zusammenhang mit Neuropterideen und Alethopterideen für erwiesen an, und behandelt deren Fruktifikationen im Zusammenhang mit den Medulloseen. In der Tat unterliegt ja diese Zugehörigkeit kaum noch einem Zweifel. Die *Trigonocarpes*, als Samen dazu gerechnet, stehen ebenfalls in diesem Kapitel. Anhangsweise folgen dann allerhand problematische Formen mit Fruktifikationen, wie *Schützia*, *Whittleseyia*, *Dolerophyllum* u. a., die man vielleicht besser aus dem Zusammenhang der Medulloseen herausnimmt. Andere auf die anatomische Struktur vegetativer Organe gegründete Formen, wie *Colpoxylon*, *Rhexoxylon* und *Sutcliffia*, die in demselben Abschnitt behandelt werden, zeigen jedenfalls mehr Beziehungen zu der Gruppe als jene. Anhangsweise ist das eigenartige *Steloxylon* Solms behandelt. Ein kleines Kapitel ist solchen weiteren Pteridospermenblattresten gewidmet, die im Zusammenhang mit Samen oder in häufiger Gesellschaft solcher gefunden sind, wie *Pec. Pluckeneti* und *Eremopteris artemisiaefolia*. Was dann noch von *Cycadofilices* übrig bleibt, ist in dem als »*Cycadofilices*« überschriebenen Kapitel zusammengefaßt. Wir finden hier *Megaloxylon*, *Rhetinangium*, *Stenomyelon*, *Calamopitys*, *Cladoxylon*, *Protopitys* und einige andere, mit den beiden letzten also auch solche, deren Zugehörigkeit zu den *Cycadofilices* keineswegs feststeht.

Das nächste Kapitel, die *Cordaïtales* betreffend, schickt sehr passend die *Poroxyloae* als Bindeglied zu den vorausgehenden *Cycadofilices* voran; hinter den erschöpfenden Mitteilungen über *Cordaïtes* bringt Verf. *Mesoxylon*, *Noeggerathiopsis* und die mesozoischen cordaïtoïden Blattformen, die unter dem neuen Namen *Pelourdea* zusammengefaßt werden; es sind dies die bisher als »*Yuccites*« bekannten

Formen des Buntsandsteines und Keuper, ferner die als *Phyllotenia*, *Krannera* u. a. bezeichneten Stücke. Ob es praktisch war, dieses Sammelgenus so weit zu fassen, erscheint fraglich; man hätte dafür wohl auch den Namen *Desmiophyllum* Solms genügen lassen können. Die *Pitys*-Arten und sich daran anschließende Typen werden in einem weiteren Kapitel unter den *Cordaïtales* mitgefaßt. Praktischer wäre es vielleicht gewesen, da Verf. *Poroxyton* den *Cordaïtales* voranschickt, diese Formen als ebenfalls noch den *Cycadofilices* nächstehend mit voranzuschicken. Durch die Einbeziehung all dieser Typen hat Verf. dem Sinn von *Cordaïtales* auch eine bei anderen Autoren noch nicht vorhandene bedeutende Erweiterung gegeben.

Das nächste Kapitel behandelt die fossilen, palaeozoischen Samen, deren Zugehörigkeit man ja im einzelnen meist noch nicht kennt und die daher eine Gruppierung für sich erfahren haben. Die ungeheure Literatur hierüber hat Verf. in dankenswerter Weise hier verarbeitet: sie werden in den 3 Gruppen der *Lagenostomales*, *Trigonocarpales* und *Cardiocarpales* untergebracht, und soweit dies nicht möglich, anhangsweise dargestellt. Das u. a. durch Arber und Nathorst vertretene Bestreben, die kohlig erhaltenen und strukturbietenden Samen getrennt zu benennen, wird auch vom Verf. mit Recht befolgt, da die Identifikation beider Erhaltungsformen oft nicht möglich ist. Einheitlichkeit ist in diesem Bestreben aber noch nicht erreicht.

Verf. geht dann zu den *Cycadophyten* über und bespricht zunächst in ausführlicher Weise die *Bennettiales*. *Cycadeoidea* und *Bennettites* werden vereinigt, und ein triftiger Unterschied zwischen beiden läßt sich wohl auch nicht finden. Bis auf die Wielandsche Flora von der *Mixteca-Alta* in Mexiko, von der Verf. nur die vorläufige Mitteilung von 1913 berücksichtigen konnte, hat Verf. alle neueren Mitteilungen über diese wichtige Gruppe mit verarbeitet, so auch die neuesten von Stopes im *Catalogue Brit. Mus.* (1915) und von Thomas über *Williamsoniella* (1915). Besonders dankenswert ist die ausführliche Darstellung von *Williamsonia gigas*, über die auch einige jüngst publizierte Ergebnisse von Thomas mitgeteilt werden. Klar ist aber der wirkliche Blütenbau dieser vielumstrittenen Form immer noch nicht. Verf. wendet sich dann zu den Stämmen der *Cycadophyten*, soweit sie nicht unter den *Bennettiteen* mit behandelt sind, und den Fruktifikationen von *Cycadophyten*, die mehr *Cycadeen*-Charakter tragen, wie *Beania*, *Zamiostrobus*, *Cycadospadix* und *Androstrobus*, letztere männliche *Cycadeen*-Blüten umfassend. Der Band schließt mit einer umfassenden Darstellung der z. T. schwierigen *Laubreste* von *Cycadophyten*, wobei auch die zahlreichen Resultate der von Nathorst,

Halle, Thomas und Bancroft u. a. ausgeführten Epidermisuntersuchungen mitgeteilt werden und bekannte Zusammenhänge mit Cycadophytenblüten usw. berücksichtigt werden. Als eine besondere Gruppe werden vom Verf. mit Nathorst, Thomas u. a. die Nilssonien angesehen, über die ja in neuerer Zeit gerade interessantes Licht verbreitet worden ist. Sehr zu billigen ist die Absonderung der Sphenozamiten und Plagiozamiten als ganz unsicherer Verwandtschaft; gerade für letzteren hat Sterzel ja die Möglichkeit einer Zugehörigkeit mit *Noeggerathia* bewiesen. Ein ausführliches Literaturverzeichnis beschließt auch den III. Band dieses Handbuches.

Band 4 enthält den Rest der fossilen Gymnospermen und beginnt mit der Behandlung der fossilen Ginkgogewächse, der Verf. ein einleitendes Kapitel über *Ginkgo biloba* vorausschickt. Da ihm die generische Zusammengehörigkeit der fossilen Ginkgoblätter zu dem lebenden Genus selbst bei den tertiären Formen (*G. adiantoides*) unsicher scheint, so benennt er die Blätter zu *Ginkgoites* um. Ich glaube nicht, daß Verf. damit bei den Paläobotanikern viel Gegenliebe finden wird. Es ist selbst für eine Anzahl der älteren »*Ginkgoites*«-Blätter des Jura nicht von Vorteil, eine weitgehende Separation vorzunehmen, da die Blätter doch auch der Epidermisstruktur nach, den Sekretgängen nach usw. so weitgehend mit *G. biloba* übereinstimmen. Es scheint, daß Verf. die Skepsis, so angebracht sie oft ist, etwas zu weit treibt; in früheren Publikationen folgte er dem allgemeinen Gebrauch. Er beläßt ja übrigens sowohl *Ginkgo* wie *Baiera* bei den *Ginkgoales*, die doch gerade auf die lebende Art gemünzt sind. Auch *Eretmophyllum* Thomas bringt er wegen der Blattstruktur ohne Einschränkung hier unter, trotz der ganz abweichenden Form. Anhangsweise folgen die mit geringerer Sicherheit hier einzureihenden Gattungen, wie *Ginkgodium*, *Czekanowskia*, und nach Art von *Eretmophyllum* bandförmige Typen, wie *Feildenia*, *Phoenicopsis* (und *Desmiophyllum*). In einem weiteren Kapitel gibt er dann eine Übersicht über eine Anzahl anderer Formen, wie *Psymphyllum*, *Rhipidopsis*, u. a. auch *Dicranophyllum* und *Trichopitys*, ferner *Sewardia* (*Withamia*). Vielleicht hätte man diese besser als *Gymnospermae* unsicherer Stellung behandelt.

Der Rest des Buches (340 Seiten) ist bis auf einen kleinen Schlußteil den Koniferen gewidmet; ein umfangreiches Einleitungskapitel behandelt zunächst die rezenten »*Coniferales*«. Das erste Kapitel bringt die fossilen Koniferenhölzer; Ref. kann sich — von Einzelheiten abgesehen — mit den Darstellungen des Verf.s über diesen schwierigen Gegenstand

im allgemeinen einverstanden erklären. Verf. bietet ein etwas modifiziertes »System«, in dem er einige Gruppen weiter faßt als Ref., andere etwas verändert. Im ganzen ist noch in keinem paläobotanischen Handbuch eine so gute Übersicht über die fossilen Koniferenhölzer gegeben worden wie hier. Interessant war Ref., daß Verf. ebenfalls die revoltierenden Tendenzen der Jeffreyschen Schule über die Koniferenphylogense ablehnt.

Verf. wendet sich dann zu den Laub- und Zapfenresten der fossilen Koniferen, ein ausgedehntes Kapitel, das er mit den Araucarien beginnt. Verf. hat auch hier einige Abänderungen in der Benennung mancher Fossilien getroffen, die man aber nur z. T. gutheißen kann. An die Araucarien schließt er einige zweifelhafte Gruppen an, die gern mit ihnen in Verbindung gebracht werden, wie *Walchia*, *Ulmannia*, außerdem aber auch *Gomphostrobus*, *Swedenborgia*, *Voltzia* und *Albertia*. Besonders betreffend *Voltzia* erscheint dies wenig glücklich, da diese nach allgemeiner Annahme mehrsamige Schuppen hat. Bei den Cupressineen hat Verf. in seinem an sich oft recht passenden Sammelgenus *Cupressinocladus* auch *Libocedrus salicornioides* untergebracht; Ref. bezweifelt, daß er damit Beifall finden wird. Auch *Brachyphyllum* findet man unter den Cupressineen, obwohl es — wenigstens größtenteils — spiralig stehende Blätter hat. Er hat allerdings auch *Taxodium distichum* u. a. in diese Verwandtschaft gebracht und es von *Sequoia* losgerissen. Er verwendet statt *Taxodium* usw. Namen wie *Taxodites* und *Sequoiites*, wo doch die generische Übereinstimmung wenigstens gewisser tertiärer Formen mit den lebenden allgemein angenommen wird. Was vorn betreffend *Ginkgoites* gesagt wurde, gilt hier in erhöhtem Maße. Verf. richtet eine Scheidewand zwischen den Fossilien und lebenden Formen auf, die in Wirklichkeit nicht besteht. Für andere Fälle ähnlicher Art ist dasselbe zu sagen. Andererseits hat Verf. seine Sammelgenera oft zu weit gefaßt, so daß offenbar heterogene Elemente in eine »Gattung« zusammengeraten. Dies gilt z. B. auch für seine Fassung von *Pityostrobus*, worin er alle Abietineenzapfen zusammenfaßt, so daß sich Formen wie *Pityostrobus palaeostrobus* Ettgsh. sp. mit den cedroïden Formen der Unterkreide zusammenfinden.

Wenn Ref. also auch in mancher Beziehung dem Autor nicht folgen kann, so bietet trotzdem auch der 4. Band eine mit weitem Überblick und kaum zu übertreffender Literaturkenntnis zusammengetragene Übersicht über das fossile Material der behandelten Gruppen; man kann dem Verf. nur Dank wissen, daß er sich dieser Sisyphusarbeit unterzogen hat. Man wird kaum einen wichtigen Typ vermissen und jedenfalls zu weiteren Arbeiten die vom Verf. gebotenen Darlegungen zu-

grunde legen können. An die Koniferen schließt Verf. ein Kapitel, in dem die Podozamiten (mit *Cycadocarpidium*) behandelt sind, bei denen er eher an koniferoide als an cycadoide Verwandtschaft glaubt: auch *Nageiopsis* figuriert hier. Das Buch schließt mit einem Kapitel über die Gnetales, von denen aber keine fossilen sicheren Reste vorliegen. Mit Berry weist Verf. auf die Möglichkeit hin, daß unter den alten Kreide-Dikotylenblättern sich solche von Gnetales-Verwandtschaft befinden können. Die Angiospermen hat Verf. nicht mitbehandelt; er fühlt sich dazu »very inadequately equipped«. Ein reiches Literaturverzeichnis, ein Spezialregister für Band 4 und Gattungsregister für Band 1—4 schließt das Werk, das für lange ein Standardwerk für die Paläobotanik bleiben dürfte.

Ist es doch das einzige, das von den vorhandenen großen Handbüchern noch nicht veraltet ist und auf modernem Boden steht, und das nicht wie z. B. die Scottschen Studies nur ein Teilgebiet des Gegenstandes behandelt. Die unerreichte Literaturkenntnis des Verf.s, seine Studienreisen im In- und Auslande und seine publizistische Tätigkeit auf fast allen Gebieten der Palaeobotanik haben ihm ermöglicht, in den meisten Kapiteln selbst kritisch einzugreifen und zu sichten. Daß man in Einzelheiten anderer Meinung sein kann als der Verf., ist auf einem Gebiet, wie die Palaeobotanik, nicht erstaunlich und für den Wert des Buches von geringerer Bedeutung.

W. Gothan.

Stopes, M. C., New Bennettitean cones from the british cretaceous.

Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1918. B. 208, 389—440. 24 Textfig. T. 19—24.

Verf. beschreibt zwei z. T. schon in der Literatur erwähnte Bennettiteen-Blüten. *Bennettites albianus* n. sp. aus dem Albien von Folkestone ist die größte Benn.-Frucht, die bekannt ist (7 cm Durchmesser), mit 600 oder mehr Samen. Das Eigentümlichste in der Struktur sind die röhrenförmigen dünnen Schläuche, die jeden Samen umhüllen; nach Verf. waren sie vielleicht wasserspeichernde Organe, die zusammen mit der äußersten fleischigen Integumentschicht vielleicht das ganze Innere der Frucht naß erhalten haben, während ein Wasserverlust durch die enge Verwachsung der steinharten interseminalen Hochblattköpfe (des »Panzer«) verhindert wurde. An die Parthenogenesis von *B. Morierei* (Lignier) glaubt Verf. nicht, da das die Mikropyle verstopfende Gewebe nucellogen ist und nach der Befruchtung hineingewachsen sein kann. Die Frucht ist auch einer der jüngsten Bennettiteen und isoliert gefunden.

Der andere *Bennettites maximus* Carruth. stammt von dem gleichen Ort und Horizont wie *B. gibsonianus*; es ist ein großes Stammstück mit noch jungen, ganz versenkten Blüten. Es ist jedoch von dem (reifen) *B. gibsonianus* verschieden durch das Fehlen der Gummikanäle und das Vorkommen einer Art Transfusionsgewebe. Außerdem war der Zapfen zweifellos zweigeschlechtig, was zwar für *B. gibsonianus* vermutet wurde, aber nicht nachweisbar ist. Die männlichen Organe sind zwar nicht erhalten, aber nach dem ganzen Befund an *Cycadeoïdea*-Stücken kann der basale Leitbündelring bei *B. maximus* nur als von solchen herrührend aufgefaßt werden. Bisher waren sicher bisporangiate Bennettiteen aus der englischen Kreide noch nicht bekannt.

W. Gothan.

Nathorst, A. G., Zur Devonflora des westlichen Norwegens.

Mit einer Einleitung: Das Vorkommen der Pflanzenreste.

Von Carl Fred. Kolderup.

Bergens Mus. Aarbok. 1915. No. 9. 34 S. 8 Taf.

Diese Arbeit wurde in dem paläobotanischen Sammelreferat (a. a. O. 1919, S. 187) noch nicht besprochen, gleich den beiden folgenden desselben Verf.s. Wir greifen hier nur die interessanteren Typen heraus. Die in devonischen Ablagerungen schon oft beobachteten blatt- und überhaupt anhangsorganlosen Stengel faßt Verf. als *Aphylopteris* sehr passend zusammen (sonst meist als *Hostimella*, *Haliserites* usw. benannt). Es verbergen sich unter diesen Objekten sicher mehrere Typen, die aber wohl alle irgendwelche primitiven Pteridophyten vorstellen. Als *Thursophyton* (n. g.) *Milleri* (Salter) bezeichnet Verf. längere gleichbreite Stengel mit Verzweigungen, die mit kleinen, aufwärts gerichteten blattähnlichen steifen »Dörnchen« bedeckt sind; trotz einiger Abweichungen wird die Pflanze wohl mit *Psilophyton* verwandt sein. Ein recht interessantes Fossil ist *Bröggeria norvegica* n. g. et sp., verzweigte (?beblätterte) Stengelreste mit einer Ähre aus länglichen Sporangien. Am wichtigsten sind die als *Hyenia sphenophylloïdes* n. g. et sp. bezeichneten Reste, büschelförmig angeordnete Sprosse, die mit anscheinend quirlständigen gegabelten Blättern besetzt waren; jeder Quirl besaß mindestens vier Blätter, die superponiert gewesen zu sein scheinen; wirkliche Nodiallinien, wie bei den späteren »Articulaten«, sind aber noch nicht nachzuweisen. Die Pflanze darf als eine Art Vorläufer der Sphenophyllen (und Equisetales?) angesehen werden und ist jedenfalls die älteste dieser Art. Ein *Psymphyllum Kolderupi* n. sp. bildet eine Art Vorläufer der oberdevonischen *Psymphyllen*. Der Höhe der Organisation der Pflanzen nach steht diese Flora, die in

dem Gebiet zwischen Sogne- und Nord-Fjord gesammelt wurde, gewissermaßen zwischen der Röragen- und der oberdevonischen Flora, sie wird daher vom Verf. auch dem Alter nach dazwischen gesetzt. In einem Nachtrag macht Verf. dann noch einige Mitteilungen über einige Psilophyten mit ebenfalls dornig-steifen Blättchen im Sandstein des Bulandgebietes, ebenfalls im obigen Gebiet gelegen. Prof. Kolderup, dem wesentlich die Auffindung der Fossilien zu danken ist, hat in der Einleitung die geologischen Verhältnisse näher beschrieben. W. Gothan.

Nathorst, A. G., Tertiäre Pflanzenreste aus Ellesmereland.

Report II. Norweg. Arct. Exped. in the »Fram«. 1898—1902. No. 35.
16 S. T. I, II. Kristiania 1915.

Verf. gibt zunächst etwas über das Vorkommen der Pflanzen an, die aus einer kleinen Seitenbucht des Baumann-Fjordes, dem Steinkohlenfjord, stammen. Zunächst sind zahlreiche Zweiglein von *Sequoia Langsdorffi* bemerkenswert, die Verf. heil aus dem Schieferthon herauschlammte, und von cf. *Glyptostrobus Ungerii*, bei denen jedoch die Frage offen bleibt, daß es kurzblättrige der vorigen Art gewesen sein können, wie sie von Miß Eastwood an alten Bäumen der rezenten Parallelart von *S. Langsdorffi*, *S. sempervirens* angegeben wurden. Trotz der schönen Herausschlammung des Materials aus dem Gestein konnte Verf. keine rechten Kutikularpräparate herstellen, da diese, anscheinend durch Bakterien- oder sonstige Pilzwirkung, stark zersetzt waren. Verf. fand nämlich in den Kutikularfetzen vortrefflich erhaltene fadenförmige Pilzhyphen und knollenförmige Haustorien von Blattpilzen, von denen er einige abbildet. Nach Prof. Lagerheim handelt es sich vielleicht u. a. um einen zur Gattung *Asterina* gehörigen Blattpilz; er hat aber seine Absicht, die Pilze näher zu beschreiben, noch nicht ausführen können. Es scheinen drei Pilzformen vertreten zu sein. Außer den vorgenannten kommen am Steinkohlenfjord noch einige Dikotylenblätter (*Populus arctica* Heer?) und kohlige Hölzer vor, an denen Ref. aber nicht viel sehen konnte (*Cupressinoxylon*struktur). W. Gothan.

Nathorst, A. G., Neuere Erfahrungen von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen und einige darauf besonders für Mitteldeutschland basierte Schlußfolgerungen.

Geol. Fören. Förhandl. 1914. 36, 267—307. 3 Fig. (Engler zum 70. Geburtstag gewidmet.)

Die Schrift ist wesentlich eine Kritik der von Brockmann-Jerosch auf Grund der Untersuchung der Kaltbrunner »Glazialflora« aufgestellten Hypothesen, wonach die Eiszeit ein ozeanisches Klima gehabt haben

und wesentlich durch größere Niederschläge hervorgerufen sein soll: die Dryasflora soll nach ihm nicht größere Areale bedeckt haben, sondern nur nahe dem Gletscherrand gelebt haben, weiterhin aber durch wärmebedürftigere Pflanzen, Waldbestände usw., abgelöst worden sein. Verf. weist zunächst darauf hin, daß die Flora von Kaltbrunn überhaupt keine Glazialflora, sondern eine Interglazialflora ist, wie auch Penck und C. A. Weber annehmen; ferner, daß die von ihm vertretene Anschauung der glazialen Tundrenflora gar nicht von ihm selbst herrührt, wie Brockmann annimmt, der sie »Natherstsche Hypothese« nennt, sondern schon von Forbes, Darwin, Heer, Areschoug u. a. stammt. Er weist darauf hin, daß bei der allgemeinen Verbreitung der Dryasflora in Schonen, Dänemark, Mitteldeutschland die Annahme Brockmann-Jeroschs von der Beschränkung dieser Flora auf die Nähe des Gletscherrandes unmöglich sei und zieht dabei neben seinen eigenen Arbeiten die neueren von Weber (Zeitschr. f. Bot. 1919. S. 198), von Szafer und Zmuda (a. a. O.), von Sukatscheff u. a. heran: diese befassen sich zum guten Teil mit Lokalitäten nahe der Südgrenze der Vereisung und bieten eine wesentliche Ergänzung unserer Kenntnisse der weiten Verbreitung der Dryasflora. Von besonderem Interesse sind sie, weil sie im Gegensatz zu den nördlicheren Vorkommnissen das Zusammenvorkommen von Wassergewächsen milderer Klimate mit der Dryasflora zeigen (bei gleichzeitig völliger Baumarmut). Jenen Umstand hat schon Wesenberg-Lund dadurch erklärt, daß an südlicheren Punkten die Sonnenbestrahlung eine intensivere ist, so daß »die monatliche mittlere Temperatur in der Litoralregion der Binnenseen während des Sommers . . . höher ist als die der Luft. Ist aber dies stichhaltig, dann ist es auch ganz natürlich, daß man in derselben Ablagerung eine Landflora findet, die eine niedrige Temperatur erfordert, und eine Wasserflora, die einer bedeutend höheren bedarf.« Man kann also aus dem gleichzeitigen Vorkommen von solchen Wasserpflanzen mit der Dryasflora für letztere keine höhere Temperatur in Anspruch nehmen. Die Dryasflora hat jedenfalls oberhalb (bzw. außerhalb) der Baumgrenze existiert. Die noch dazu unrichtig gedeuteten Verhältnisse der kleinen Einzellokalität Kaltbrunn sind von Brockmann-Jerosch zu Unrecht weittragend generalisiert worden. W. Gothan.

Zikes, H., Über den Einfluß der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. I. Teil.

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1919. 49, 353 ff.

Die Einwirkung der Temperatur auf die verschiedensten Lebensäußerungen der Hefe sind wiederholt Gegenstand mehr oder weniger

eingehender Untersuchungen gewesen, zumal Hansen seinerzeit in der Verschiedenheit der Abhängigkeit des Wachstums, der Sporen- und Kahmbildung usw. wichtige Artmerkmale gefunden hatte. Zikes will in der hier vorliegenden ersten Hälfte seiner aus dem pflanzenphysiologischen Universitätsinstitut in Wien hervorgegangenen Arbeit, gestützt auf die Untersuchungen seiner Vorgänger und seine eigenen, ein Bild geben von den Wechselbeziehungen zwischen der Temperatur einerseits und Wachstum, Sproßvermögen und Generationsdauer, Sporen- und Hautbildung, Fett- und Glykogenbildung andererseits, wobei er sich übrigens keineswegs auf Hefen im engeren Sinne beschränkt. Die Behandlung des Einflusses der Temperatur auf andere Vorgänge, insbesondere auf die Gärung selbst, auf die Zellgestalt, Farbstoffbildung usw. wird einer Fortsetzung vorbehalten.

Die Ergebnisse Zikes sind geeignet, die seiner Vorgänger zu ergänzen. Von den von ihm untersuchten Hefen zeigte sich *Logos* am meisten eurytherm, indem sie noch bei $+2\frac{1}{2}^{\circ}$ und $+42^{\circ}$ wuchs. Von den stenothermeren Formen wuchsen nur *Schizosaccharomyces Pombe* und *Saccharomyces termantitonum* noch bei 42° , Hefe Froberg, eine Preßhefe B und *Saccharomyces ellipsoideus*, allerdings erst nach längerer Gewöhnung, noch bei $2\frac{1}{2}^{\circ}$. Die Temperatur, bei der die Aussaathefe vorher gezüchtet wurde, ist überhaupt in hohem Grade bestimmend für das Gelingen der Züchtung bei verschiedenen Temperaturen. Bei höheren Temperaturen sind die entstehenden Sproßverbände lockerer als bei niederen. Die Optimaltemperaturen der Sporenbildung liegen den Maximaltemperaturen allgemein viel näher als die Optimaltemperaturen des Wachstums. Bei niederer Temperatur gezogene Hefe (*S. pastorianus*) schickt sich leichter und rascher zur Sporenbildung an als warm gezogene. Wie Wachstum, Sporen- und Hautbildung, so sind auch Fett- und Glykogenbildung von der Temperatur weitgehend abhängig. Das Optimum für die Fettspeicherung lag für die untersuchten Formen (Froberg, *Mycoderma cerevisiae*, *Chalara mycoderma*, *Torula alba*, *Willia anomala*) zwischen 20 und 30° . Behrens.

Barthel, Christ., Beitrag zur Kenntnis der Nitrifikation des Stallmiststickstoffs in der Ackererde.

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1919. 49, 382 ff.

Barthel suchte im bakteriologischen Laboratorium der schwedischen Zentralanstalt für landwirtschaftliches Versuchswesen auf Experimental-fältet bei Stockholm zu ermitteln, ein wie großer Teil des Stallmiststickstoffs (Stallmist, gesammelt unter Abscheidung von Harn und Jauche)

in verschiedenen Ackerböden unter im übrigen für die Nitrifikation günstigen Verhältnissen in Salpeterstickstoff übergeht. Die verwendeten beiden Ackerböden waren ein steifer, reichlich gedüngter, humusreicher Lehmboden hoher Kultur von neutraler Reaktion gegenüber Lackmus und ein anderer leichterer, gegenüber Lackmus ausgeprägt saurer Lehmboden, der auch nach der Trougschen Methode — Kochen mit Zink-sulfid — durch Freiwerden von Schwefelwasserstoff seine saure Reaktion bestätigte. Bei der Christensenschen Azotobakterprobe ergab dieser Boden denn auch im Gegensatz zu dem neutralen Lehmboden keine Azotobakterentwicklung, während beide Böden ein recht kräftiges Nitrifikationsvermögen besaßen. Je 5 kg der Böden wurden ohne und mit Zusatz von Dünger (20, 40, 100 g Stallmist, 2 g Ammonsulfat auf das kg Boden) in Glastöpfe gefüllt, die dann behufs Ausschließung von Verdunstungsverlusten mit Korkstopfen verschlossen wurden, die durch eine kurze mit Watte verstopfte Glasröhre durchbohrt waren. Die Töpfe wurden bei 15—20° aufbewahrt. Von Zeit zu Zeit wurden Proben entnommen und untersucht mit folgenden Ergebnissen:

1. Der in den ersten 4—5 Monaten gebildete Salpeterstickstoff entsprach nur einem — größeren oder geringeren — Teile des ursprünglich im Stallmist vorhandenen Ammoniakstickstoffs, der also keineswegs restlos in Salpeter übergeht. Somit darf man

2. die Stickstoffwirkung des Stallmistes im ersten Vegetationsjahr höchstwahrscheinlich nur seinem Ammoniakgehalt zuschreiben, ohne daß doch der Ammoniakgehalt als Maß der Stickstoffwirkung des Stallmistes betrachtet werden könnte, da ja nicht der ganze Ammoniakstickstoff in Salpeter übergeht, und da ferner die Nachwirkung des Stallmistes anderen Stickstoffverbindungen zuzuschreiben ist.

3. In derselben Versuchsreihe war das prozentische Verhältnis des aus dem Ammoniakstickstoff des Stallmistes gebildeten Salpeterstickstoffs zum Ammoniakstickstoff des Düngers ziemlich gleich und unabhängig von der absoluten Menge des gegebenen Stallmistes.

4. In Ackererde guter Kultur, aber ausgeprägt saurer Reaktion, kann die Salpeterbildung ebenso kräftig und sogar kräftiger vor sich gehen als in neutralem Boden.

5. Bestätigt wurde die bereits von anderen gemachte Beobachtung, daß der Stickstoff von Ammonsulfat in sauren Böden viel schlechter nitrifiziert wird als der Stickstoff des Stallmistes oder organischer Stickstoff. Verf. ist geneigt, das auf die leider zur Zeit noch nicht befriedigend feststellbare Zunahme der Wasserstoffionenkonzentration zurückzuführen, die bei der Nitrifikation von Ammonsulfat in saurem Boden eintreten muß.

Behrens.

Barthel, Chr., und Sandberg, E., Weitere Versuche über das Kasein spaltende Vermögen von zur Gruppe *Streptococcus lactis* gehörenden Milchsäurebakterien.

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1919. 49, 392 ff.

Die Verf. bringen neues Beweismaterial für die schon früher von einzelnen Forschern (z. B. Freudenreich, Orla-Jensen) verfochtene Annahme, daß die Milchsäurebakterien eine wesentliche Rolle bei der Käsereifung spielen. Von 44 z. T. früher von Barthel, z. T. hier untersuchten, aus Milch, Säureweckern und Käse isolierten Stämmen von Laktokokken (Milchsäurebakterien der Gruppe *Streptococcus lactis*, wie sie in der Bakterienflora des frischen Käses vorwalten) zeigte eine große Anzahl sich sofort befähigt, Kasein zu spalten und einen Teil des Kaseinstickstoffs in Lösung überzuführen. Die Menge des in 2 Monaten in Kreidemilchkulturen löslich gemachten Stickstoffs schwankte zwischen 0 und 23,21% des Gesamtstickstoffs. Bei Weiterzüchtung in Kreidemilchkulturen erwies sich das Vermögen der Spaltung von Kasein bei demselben Stamm nahezu beständig, ging aber bei längerer Kultur in Milch ohne Kreidezusatz schließlich fast vollständig zurück. Von der Konzentration des gebildeten löslichen Stickstoffs ist der erreichte Spaltungsgrad bei ein und demselben Bakterienstamme unabhängig. Die Verf. bestätigen ferner Orla-Jensens Beobachtung, wonach die Laktokokken, auch Stämme, die an sich Kasein nicht nennenswert spalten, die proteolytische Wirkung des Labs außerordentlich steigern, was auf der Milchsäurebildung durch die Bakterien beruht. Außerdem vermögen nach Barthel und Sandberg an sich Kasein nicht spaltende Laktokokken im Verein mit Lab eine kräftige Bildung von Aminosäuren herbeizuführen, was weder die Bakterien noch das Lab, jedes für sich allein, zu bewirken vermögen. Möglichst aseptisch — durch Fällung mit Alaun und Waschen in Molken, also in Abwesenheit von Lab — hergestellter und mit Reinkulturen von Laktokokken versetzter Käse zeigte nach zweimonatlicher Lagerung im Zimmer deutliche Zeichen von Reife und bei der chemischen Untersuchung eine nicht unbedeutende Spaltung des Kaseins, wie sie für die Laktokokken typisch ist. Wenigstens war das in zweien der Versuchskäse der Fall, in denen die Wasserstoffionenkonzentration ebenso hoch war, wie sie van Dam im frischen Edamerkäse und Allemann im frischen Emmenthalerkäse gefunden hat. Nur in einem dritten Versuchskäse, wo die Wasserstoffionenkonzentration abnorm niedrig war, war auch die Kaseinspaltung ziemlich unbedeutend.

Behrens.

Lieske, R., Zur Ernährungsphysiologie der Eisenbakterien.

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1919. 49, 413 ff. Mit 1 Taf.

Lieske, der sich seit Jahren mit den Eisenbakterien beschäftigt hat, teilt hier die außerordentlich anregenden und wichtigen Ergebnisse seiner Erfahrungen über die Bedeutung der Eisen- oder Manganspeicherung bei *Leptothrix ochracea* mit, deren Reinkultur ihm nach dem Aussterben einer früher nach dem Verfahren Molischs erhaltenen und nach vielen zunächst vergeblichen späteren Versuchen durch Aussaat möglichst reinen Materials von natürlichen Fundorten auf einem sehr reichen Nährboden (10 g Agar und 0,1 g Manganazetat auf 1 Liter Aqua destillata) verhältnismäßig leicht gelang. Auf diesem Nährboden wurde der Organismus auch weiter gezogen. Auf den üblichen reichen Nährböden der bakteriologischen Laboratorien wächst *Leptothrix ochracea* überhaupt nicht, die also augenscheinlich ganz besondere Ansprüche an die Ernährung stellt. Saure Reaktion ist ihr ganz unzutraglich. Bei den Untersuchungen über den Einfluß des Eisens oder Mangans auf das Wachstum erwiesen sich Eisensalze wegen ihrer leichten Veränderlichkeit in den Konzentrationen, die den natürlichen Verhältnissen einigermaßen entsprechen, als wenig handlich. Am besten gelingt die Kultur bei Zusatz des Eisens in Form von metallischem Eisen (Drehspäne), von dem sich genügende Mengen lösen. Bei weitem handlicher sind die Mangansalze, am besten Mangankarbonat, das wenig löslich ist und auch im Überschuß zugesetzt werden kann. Als Nährlösung wurde zunächst eine Peptonlösung verwendet, wobei sich bereits als bemerkenswertes Ergebnis herausstellte, daß Kulturen mit Manganspeicherung in den Scheiden eine bessere Entwicklung zeigten, als solche ohne Manganspeicherung. Dabei ist wesentlich, daß die Manganablagerung sich erst zeigte, wenn in den Parallelkulturen ohne Manganzusatz kein merkliches Wachstum mehr stattfand, wenn also die Nährlösung bereits stark erschöpft war. Indessen erwiesen sich Peptonlösungen keineswegs als besonders geeignet zur Aufklärung der Verhältnisse, da in ihnen die *Leptothrix* außerordentlich empfindlich war. Weit deutlicher war die günstige Wirkung der Eisen- oder Manganspeicherung, wenn statt des Peptons sehr viel geringwertigere Nährstoffe verwendet wurden, z. B. sehr verdünnte Abkochungen von Torf, Heu, alten vertrockneten Blättern usw. Daß diese Wachstumsförderung nicht Folge einer Reizwirkung des Mangans ist, sondern mit der Ablagerung des Mangans in den Scheiden zusammenhängt, geht deutlich daraus hervor, daß die Förderung aufhört, sobald alles Mangan aus der Lösung gefällt, in den Scheiden gespeichert ist, daß sie sich aber durch Zusatz von reinem Mangansalz sofort wieder herstellen läßt.

In den bisher geprüften Nährlösungen standen *Leptothrix* immerhin weit reichlichere Mengen organischer Nährstoffe zur Verfügung als bei dem natürlichen Vorkommen in Eisenquellen, wo organische Substanz sich überhaupt im Wasser nicht nachweisen läßt. Es gelang denn auch nach vielen mißlungenen Versuchen, gutes Wachstum von *Leptothrix ochracea* in rein anorganischen Nährlösungen zu erhalten (0,001 % Natriumbikarbonat, 0,001 % Ammonsulfat, Spuren Kaliumphosphat und Magnesiumphosphat, gelöst in einer aufs 10fache verdünnten Lösung von Manganbikarbonat). Allerdings ist die Zahl der gelungenen Kulturversuche bei Verwendung solcher Nährlösungen noch immer sehr gering gegenüber der Zahl der Mißerfolge, ohne daß es möglich wäre, über die Ursache des häufigen Mißlingens irgend etwas auszusagen. Immerhin bleibt die Tatsache bestehen, daß mehrfach gutes Wachstum von *Leptothrix ochracea* in rein anorganischer Nährlösung beobachtet worden ist. Bei Kontrollkulturen ohne Mangan blieb das Wachstum stets aus. Jedenfalls hat die alte Winogradskysche Anschauung von der ernährungsphysiologischen Bedeutung der Eisen- oder Manganspeicherung für die Eisenbakterien durch Lieskes Beobachtungen eine neue sehr beachtenswerte Stütze erhalten: Möglicherweise wird in der Tat von *Leptothrix*, wenigstens in der anorganischen Nährlösung, CO_2 assimiliert. Die Entscheidung der wichtigen Frage ist von weiteren Untersuchungen zu erhoffen. Um so bedauerlicher ist es, daß Lieske augenblicklich nicht in der Lage ist, seine Arbeiten über den Stoffwechsel der Eisenbakterien fortzusetzen.

Behrens.

Buder, J., Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1919. 58, 525—628.

Wenn ein Verfasser seine Veröffentlichung beschließt mit dem Satze: »Auf die übliche kurze Zusammenfassung der Ergebnisse habe ich verzichtet, da ein großer Teil der vorstehenden Erörterungen für eine solche wenig geeignet ist und über eine Gruppe der rein experimentellen Resultate schon an anderer Stelle kurz berichtet wurde (Ber. d. d. bot. Ges. 36, 103)«, so ist es auch für einen Referenten schwer, eine übersichtliche Darstellung und kritische Beleuchtung der Untersuchungen zu bringen.

Unter dem Einfluß des bekannten Stahl'schen Buches »Zur Biologie des Chlorophylls« und der Gedankengänge Engelmanns über die biologische Bedeutung der Pflanzenpigmente ist Buders Versuch entstanden, der Färbung der Purpurbakterien eine ökologische Deutung zu geben. Verf. geht bei seinen Betrachtungen von der Tatsache aus,

daß sich die Purpurbakterien im Mikrospektrum in bestimmten Streifen ansammeln. Verglichen mit dem Absorptionsspektrum des Chlorophylls fällt auf, daß die Bakterienstreifen ziemlich regelmäßig mit den Absorptionsbändern des Chlorophylls abwechseln. Es scheinen demnach für die Purpurbakterien jene Strahlen von besonderer physiologischer Bedeutung zu sein, die beim Durchgang durch die Chloroplasten der grünen Pflanzen am wenigsten geschwächt werden. Die hierin liegenden Beziehungen sucht Verf. aufzudecken. Er tut das weniger durch neue Experimente, als durch eine sehr umfangreiche, kritische und scharfsinnige Diskussion der Literatur. Dadurch gewinnt die Arbeit fast den Charakter einer Monographie und regt zur experimentellen Lösung einer großen Zahl der beleuchteten und nur theoretisch behandelten Fragen an. Neue experimentelle Untersuchungen macht Verf. im wesentlichen nur auf dem Gebiete der Ansammlung der Purpurbakterien im Spektrum, worüber das wesentliche bereits in seiner eingangs erwähnten Mitteilung in den Ber. d. d. bot. Ges. wiedergegeben ist; ferner hinsichtlich der Bedeutung des durch ein Chlorophyllfilter gegangenen Lichtes für die Entwicklung der Purpurbakterien und schließlich auch über den Farbstoffkomplex der Purpurbakterien und die Absorption des Lichtes durch ihn und seine Komponenten. Alles andere wird fast ausschließlich theoretisch besprochen. So eine (z. T. gegen Molisch gerichtete) Erörterung der Frage, ob das, was wir heute als Purpurbakterien bezeichnen, eine einheitliche Gruppe darstellt. Weiter vor allem eine sehr eingehende kritische Diskussion über die Bedeutung des Lichtes für den aufbauenden Stoffwechsel der Purpurbakterien, in deren Verlauf Verf. zur Wiederaufnahme der Engelmannschen Kohlensäureassimilationstheorie, allerdings in modifizierter Form, kommt. Die neuen und alten Ergebnisse werden auf die vom Verf. selbst und anderen Autoren in der Natur beobachteten Lebensverhältnisse der Purpurbakterien angewandt. Aus der Beziehung zwischen der Absorption der Strahlen verschiedener Wellenlänge durch das Bakterio-purpurin und der Reizbewegungen, die sie auslösen, aus der Bedeutung, welche Verf. der Absorption für die Ernährung der Purpurbakterien zuschreibt und anderem mehr, folgert er, daß sowohl Thiorhodaceen wie Athiorhodaceen Organismen mit ausgezeichneter ökologischer Anpassung sind. Sie können sowohl in freien Gewässern, wie auch an Lokalitäten gedeihen, an denen das Himmelslicht durch auf dem Wasser schwimmende Pflanzendecken geschwächt und verändert ist, und vermöge ihres bei der vom Verf. angenommenen Kohlensäureassimilation frei werdenden Sauerstoffs können sie Örtlichkeiten besiedeln, die den farblosen Konkurrenten nicht zugänglich sind. Eine wiederum theo-

retische Erörterung über den gegenwärtigen Stand der bekannten Hypothesen Stahls und Engelmanns schließt die Arbeit ab. In bezug auf die Einzelheiten ist es bei dem Stoffreichtum der Arbeit ausgeschlossen, an dieser Stelle etwas anderes zu bringen, als einen Hinweis auf das Original. Wenn manche der Folgerungen des Verf.s auch noch durch das Experiment zu beweisen bleiben, so ist es doch dankenswert, daß der Verf. es unternommen hat, die verschiedenerelei bei den Purpurbakterien bekannt gewordenen physiologischen Erscheinungen von einem allgemeinen Gesichtspunkt aus zusammenzufassen. Wohl kein Leser wird die Arbeit aus der Hand legen, ohne Anregungen aus ihr gewonnen zu haben — wer allerdings auf dem Standpunkt steht, daß eine Tatsache mehr wert ist als drei Hypothesen, der wird von dem Inhalt mancher Paragraphen der Arbeit nicht ganz befriedigt sein. Weitere Versuche werden zeigen müssen, wieweit die vom Verf. geäußerten Ansichten richtig sind. R. Harder.

Biedermann, W., Der Lipoidgehalt des Plasmas bei *Monotropa hypopitys* und *Orobancha (speciosa)*.

Flora. N. F. **13.** Erstes und zweites Heft. Jena 1919. Erschienen am 22. September 1919.

In einer früheren Mitteilung (Flora. 1918. N. F. **11**, 560) hatte der Verf. für *Elodea* gezeigt, daß die Chloroplasten außer den Pigmenten reichlich lipoide Substanzen enthalten, die sich mit Osmiumtetroxyd schwärzen, und daß nicht nur die Stromasubstanz der Chromatophoren, sondern auch das Zytoplasma selbst beträchtliche Mengen fettartiger Stoffe enthält, welche es bedingen, daß das Zytoplasma von Trypsin erst dann restlos gelöst wird, nachdem die Zellen mit Alkohol, Äther und Chloroform extrahiert worden sind. Es erschien wünschenswert, auch Pflanzen im Hinblick auf Lipoide zu untersuchen, welchen das Chlorophyll ganz oder nahezu ganz fehlt. Die vorliegenden Studien sind nun mit den Stengelschuppen und Bracteen der im Titel genannten Pflanzen ausgeführt, mit Hilfe von Methoden, die im wesentlichen mit den in der ersten Arbeit angewendeten übereinstimmen. Kurz zusammengefaßt handelt es sich darum, daß bei plasmolysierten Zellen im Laufe längerer Zeit an den Plasmaballen ein Entmischungsvorgang sichtbar wird, welcher darin besteht, daß sich an der Peripherie des ursprünglich ganz homogenen Klumpens Vakuolen und Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Substanz ausscheiden. Das Innere des Ballens hellt sich immer mehr auf, und die Sonderung in einen stark lichtbrechenden Anteil und in eine Substanz vom Aussehen gewöhn-

lichen Plasmas wird immer deutlicher. Eau de Javelle und Chloroform geben ungefähr dieselben Resultate. Mit Osmiumtetroxyd treten dunkle Tropfen auf, eventuell kann man im Beginn der Einwirkung noch ungefärbte Myelinfiguren beobachten. Verf. hebt hervor, daß die Osmiumsäure eine von der Schnittgrenze der abgetrennten Schuppe ausgehende, in das Innere des Blattes übergreifende tiefschwarze Demarkationszone bildet, während der Rest der Schuppe unregelmäßig schwarzfleckig wird. Im Stengelparenchym wurden Lipoidkörper beobachtet, welche Zellkernen täuschend ähnlich sehen, aber auch in Mehrzahl, oder durch feine Tröpfchen ersetzt, vorkommen. Die chemische Untersuchung ergab, daß in *Monotropa* reichlich Phosphatide nachzuweisen sind, die offenbar mit den mikrochemisch festgestellten Lipoiden zusammenhängen.

Es fällt auf, daß der Verf. seine Beobachtungen ausschließlich auf Plasmalipide bezieht, und nirgends die Frage berührt, daß auch bei *Monotropa* und *Orobanch*e die Plastiden als Träger von Lipoiden in Frage kommen können. Die Beschreibung und die Tafelfiguren legen es sogar nahe, daß die Plastiden auch bei *Monotropa* die hauptsächlichen Lipoplasma führenden Zellorgane sind.

Ref. fügt noch hinzu, daß man bei *Spirogyra* wunderschöne Myelinformen aus den Chloroplasten erhält, wenn man ein Gemisch von Amylenhydrat, Wasser und Alkohol im Verhältnis 2:10:1 etwa $\frac{1}{2}$ Stunde lang einwirken läßt. Auch Propylalkoholwasser 3:8 gibt ähnliche Bilder. Die Myelinformen sind oft groß und gleichen kleinen Traubeschen Zellen in ihrem Wachstum. Czapek.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Miehe, H., Taschenbuch der Botanik I. Teil, 2. Aufl. Verl. W. Klinkhardt, Leipzig. 1919. 167 S.

Schaxel, J., Ernst Haeckel und die Biologie seiner Zeit. (Naturw. Wochenschr. 1920. 19. N. F. 49—52.)

Gewebe.

Esmarch, F., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Seeliger, R., Untersuchungen über das Dickenwachstum der Zuckerrübe (*Beta vulgaris* L. var. *rapa*. Dum.). (Arb. biol. Reichsanst. f. Land- und Forstwirtschaft. 1920. 10, 149—193.)

Morphologie.

Goebel, K., s. unter Physiologie.

Martini, E., Die Zahlenkonstanz im Aufbau des biologischen Zellenstaates. (Zellkonstanz.) (Naturwissensch. 1919. 1002—1004.)

Physiologie.

- Boresch, K.**, Über den Eintritt und die emulgierende Wirkung verschiedener Stoffe in Blattzellen von *Fontinalis antipyretica*. (Biochem. Zeitschr. 1919. **101**, 110—159.)
- Driesch, H.**, Studien über Anpassung und Rhythmus. (Biol. Centralbl. 1919. **39**, 433—462.)
- Fischer, H.**, Die Stärke — Assimilationsprodukt? (Naturw. Wochenschr. 1920. **19**, N. F. 24—26.)
- Fitting, H.**, Untersuchungen über die Aufnahme und über anormale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1919. **59**, 1—169.)
- Gerhardt, K.**, Die Exkretion und ihre Bedeutung im Leben der Pflanze. (Naturwissensch. 1920. **8**, 41—43.)
- Goebel, K.**, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. 483 S.
- Jaholz, M.**, Über den Formaldehyd als Übergangsstufe zwischen der eigentlichen Assimilation und der Kohlenhydratbildung in der Pflanze. (Biochem. Zeitschr. 1919. **101**, 1—7.)
- Kögel, P. R.**, Über die Photosynthese des Formaldehyds und des Zuckers. (Ebenda. **95**, 313—317.)
- Linsbauer, K.**, Methoden der pflanzlichen Reizphysiologie: I. Geotropismus. (Handb. d. biochem. Arbeitsmeth. 1919. 186—248.)
- Nathansohn, A.**, Über kapillarelektische Vorgänge in der lebenden Zelle. (Colloidchemie, Beihefte. 1919. **11**, 261—321.)
- , Die physiologische Verbrennung als elektrolytischer Oxydationsprozeß. (Naturwissensch. 1919. 909—912.)
- Nordhausen, M.**, Die Saugkraftleistungen abgeschnittener, transpirierender Sprosse. Eine Entgegnung. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 443—450.)
- Patschovsky, N.**, Über eine Möglichkeit des außernormalen Entstehens von pflanzlichem Kalziumoxalat. (Biol. Centralbl. 1919. **39**, 481—489.)
- Schanz, F.**, Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 430—443.)
- Schroeder, H.**, Quantitatives über die Verwendung der solaren Energie auf Erden. (Naturwissensch. 1919. 676—681.)
- Staehelein, M.**, Die Rolle der Oxalsäure in der Pflanze. Enzymatischer Abbau des Oxalations. (Biochem. Zeitschr. 1919. **96**, 1—50.)
- Svanberg, O.**, s. unter Bakterien.
- Ursprung, A.**, und **Blum, G.**, Zur Kenntnis der Saugkraft III. 4. *Hedera helix*. Abgeschnittenes Blatt. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 453—463.)
- Winterstein, E.**, Über das Vorkommen von Jod in Pflanzen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1919. **104**, 54—59.)
- Zellner, J.**, Über die chemische Zusammensetzung der *Agave americana* L. nebst Bemerkungen über die Chemie der Sukkulente im allgemeinen. (Ebenda. 2—11.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Fries, Th. C. E.**, s. unter Pflanzengeographie und Floristik.
- Tschermak, E. von**, Beobachtungen bei Bastardierung zwischen Kulturhafer und Wildhafer. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. 1919. **6**, 207—209.)
- Vries, E. de**, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. (Rec. trav. bot. néerl. 1919. **16**, 63—203.)
- Wolk, P. C. van der**, Eine neue Phase der experimentellen Entwicklungslehre. (Umschau. 1920. 63—66.)

Ökologie.

- Fritsch, K.**, Blütenbiologische Studien an einigen Pflanzen der Ostalpen. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. Abt. I. 1919. **128**, 36 S.)
- Goebel, K.**, s. unter Physiologie.

- Kolkwitz, R.**, Über die Standorte der Salzpflanzen IV. *Erythraea linariifolia*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37, 420—427.)
- Naumann, E.**, Några synpunkter angående limnoplanktons ökologi med särskild hänsyn till fytoplankton. (Einige Gesichtspunkte betreffs der Ökologie des Limnoplanktons mit besonderer Rücksicht auf das Phytoplankton. (Svensk bot. Tidskrift. 1919. 13, 130—164.)
- Murbeck, S.**, Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. I. Vorkommen und Bedeutung von Schleimabsonderung aus Samenhüllen. (Lunds Univ. Årskr. N. F. Avd. 2. 1919. 15, 36 S.)
- Schellenberg, G.**, Eine sonderbare neue Wirtspflanze der *Lathraea Squamaria* L. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37, 427—430.)
- Schroeder, H.**, Die Pflanze im Wechsel der Jahreszeiten. (Naturw. Wochenschr. 1920. 19. N. F. 52—59.)
- Welten, H.**, Die Pflanze im Bündnis. (Kosmos. 1920. 5—8.)

Algen.

- Naumann, E.**, s. unter Ökologie.

Bakterien.

- Guilliermond, A.**, Haben die Bakterien einen Kern? (Mikrokosmos. 1919/1920. 53—58, 82—87.)
- Schubert, O.**, Über Koloniebildung der Bakterien. (Centralbl. f. Bakt. I. Abt. 1920. 84, 1—12.)
- Svanberg, O.**, Über die Wachstumsgeschwindigkeit der Milchsäurebakterien bei verschiedenen H-Konzentrationen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1919. 108, 120—147.)

Pilze.

- Burgeff, H.**, Über den Parasitismus des *Chaetocladium* und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 1—35.)
- Höhnelt, F. von**, Fragmente zur Mykologie. XXI. und XXII. Mitt. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. Abt. I. 329—395 und 549—635.)

Moose.

- Kaalaas, B.**, s. unter Pflanzengeographie. Floristik.

Angiospermen.

- Herrig, Fr.**, Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37, 450—453.)
- Pfeiffer, H.**, Über die Stellung der Gattung *Caustis* R. Br. im natürlichen System. (Ebenda. 415—420.)
- Pilger, R.**, Das System der Blütenpflanzen mit Ausschluß der Gymnospermen. 2. Aufl. Sammlung Göschen, Nr. 393. 1919. 140 S.
- Romell, L. G.**, Notes on the embryology of *Salsola Kali* L. (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 212—215.)
- Schürhoff, P. N.**, Die Befruchtung bei den Blütenpflanzen. (Mikrokosmos. 1919/1920. 14—17, 45—49.)
- Söderberg, E.**, Über die Pollenentwicklung bei *Chamaedorea corallina* Karst. (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 204—212.)
- Streicher, M.**, Zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens der Birke. (Denkschr. Ak. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. 1918. 95, 12 S.)

Pflanzengeographie. Floristik.

- Engler, A.**, und **Gilg, E.**, Syllabus der Pflanzenfamilien. 8. Aufl. Verl. Bornträger Berlin. 1919. 395 S.
- Fries, Th. C. E.**, *Antennaria alpina* (L.) Gaerth. och dess skandinaviska elementarter. (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 178—194.)
- Kaalaas, B.**, Einige Bryophyten aus dem südlichsten Sibirien und dem Urjankalande. (Contribuciones ad floram Asiae interioris pertinentes, edidit H. Printz.) (Kgl. norsk. Vidensk. Selsk. Script. 1918. Nr. 2. 13 S.)
- Pichler, F.**, Das Aëroplankton von Wien. (Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. Abt. I. 1918. 95, 35 S.)

Palaeophytologie.

- Kubart, B.**, Über den Verfall paläobotanischer Forschung in den Ländern deutscher Zunge. (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 233—237.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Burgeff, H.**, s. unter Pilze.
- Esmarch, F.**, Beiträge zur Anatomie der gesunden und kranken Kartoffelpflanze. I. Anatomie der vegetativen Organe. (Landwirtsch. Jahrb. 1919. 54, 161—267.)
- , Die Phloëmkrose der Kartoffel. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37, 463—470.)
- Gertz, O.**, Ett för Skandinavien nytt zooecidium. *Perrisia alpina* F. Löw på *Silene acaulis* L. (Ein für Skandinavien neues Zooecidium *Perrisia alpina* F. Löw auf *Silene acaulis* L.) (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 215—221.)
- Hollrung, M.**, Die krankhaften Zustände des Saatgutes, ihre Ursachen und Behebung. Verl. P. Parey, Berlin. 1919. 35² S.
- Killian, K.**, Zur Anatomie des Kartoffelschorfes. (Landwirtsch. Jahrb. 1919. 54, 267—277.)
- Küster, E.**, Einige alte Gallenbilder. (Naturw. Wochenschr. 1919. 18. N. F. 766—769.)
- Seeliger, R.**, Die Abstoßung der primären Rinde und die Ausheilung des Wurzelbrandes bei der Zuckerrübe (*Beta vulgaris* L. var. *rapa* Dum). (Arb. biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. 1920. 10, 141—148.)

Angewandte Botanik.

- Hollrung, M.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Merkel, F.**, Berichte über Sortenversuche 1914. (Arbeiten d. d. Landwirtschafts-Ges. 1919. Heft 298. 300 S.)
- Waentig, P.**, und **Gierisch, W.**, Über Zelluloseverdauung in vitro zum Zwecke der Feststellung der Verdaulichkeit zellulosehaltiger Futtermittel. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1919. 107, 213—225.)
- , Nochmals die tierische Rohfaserverdauung. (Ebenda. 225—231.)



Die Lieferung meiner Verlagswerke erfolgt ab 23. Jan. 1920 mit nachstehenden Teuerungszuschlägen:

für die bis Ende 1916 erschienenen Werke	100%
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke	50%
für die 1919 erschienenen Werke	25%

Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet.

Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Jena

Gustav Fischer, Verlagsbuchhandlung.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschienen:

Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere

Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle
und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle.

Von

Dr. Arthur Meyer

o. ö. Prof. der Botanik an der Universität Marburg.

Erster Teil:

Allgemeine Morphologie des Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma.

Mit 205 Abbildungen. (XX, 629 S. gr. 8^o.) 1920.

Preis: 38 Mark.

Inhalt: 1. Die Zelle als Maschine. — 2. Der Protoplast eine Flüssigkeit. — 3. Der Protoplast als wässrige Lösung. — 4. Die nackte Zelle als Emulsion, Suspension, kolloide Lösung, molekular-disperse Lösung und einfache Flüssigkeit. — 5. Die Einteilung der mikroskopisch sichtbaren Formelemente der Zelle auf Grundlage ihrer Bedeutung für die Leistung der Zellmaschine und auf Grundlage ihrer Ontogenese. — 6. Die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten. — 7. Das Zytoplasma.

Das Buch ist für Botaniker wie für Zoologen und Anatomen von großer Bedeutung. — Der Verfasser behandelt Morphologie und Stoffkunde der Zelle in enger Verbindung. Er nennt seine Arbeit eine Analyse der Zelle, denn sie sucht die mikroskopisch erkennbaren Bestandteile der Zelle ihrer allgemeinen Bedeutung für die Lebenserscheinungen nach zu sichten und zu ordnen und ebenso die Stoffe, welche die Protoplasten zusammensetzen, ihrer chemischen, physikalischen und biologischen Natur und Bedeutung nach zu erforschen und zu bewerten. — In diesem ersten Teile des Buches ist außer allgemeinen Erörterungen über Chemie und Morphologie des Protoplasten zuerst die Analyse der wichtigsten ergastischen Gebilde der Pflanzenzelle und der genauer untersuchten ergastischen Gebilde der tierischen Zelle enthalten.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschienen:

Allgemeine Biologie

Von

Oscar Hertwig

Fünfte, verbesserte und erweiterte Auflage

bearbeitet von

Oscar Hertwig

und

Günther Hertwig

Direktor des anatomisch-biologischen
Instituts der Universität Berlin

Privatdozent der Anatomie an der
Universität Frankfurt a. M.

Mit 484 teils farbigen Abbildungen im Text. (XVI, 800 S. gr. 8^o.) 1920.

Preis: 45 Mark, geb. 52 Mark 50 Pf.

Inhalt: I. Die Zelle als selbständiger Organismus. 1. Geschichtliche Einleitung: (Zellentheorie, Protoplastentheorie.) 2.—3. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle. 4.—12. Die Lebenseigenschaften der Zelle: Stoffwechsel und formative Tätigkeit. Die Bewegungserscheinungen. Das Wesen der Reizerscheinungen. Untersuchung der einzelnen Reizarten. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung. (Der Prozeß der Kernteilung und seine verschiedenen Arten. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung.) Das Problem von der Urzeugung der Zelle. Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt. Die Kernplasmarelation. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung. (Die Befruchtung und Reifung der Geschlechtszellen im Tierreich. Befruchtung der Phanerogamen und der Infusorien. Die verschiedenen Form der Geschlechtszellen. Die Urformen der geschlechtlichen Zeugung. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen. [Die Parthogenese oder Jungferzeugung. Die Apogamie. Die Merogonie.] Die sexuelle Affinität. [Selbstbefruchtung. Bastardbefruchtung durch äußere Eingriffe.] 13. Die Zelle als Anlage eines Organismus. Geschichte der älteren Entwicklungstheorien. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorien. — Literatur zu Kap. 1—13. — II. Die Zelle im Verband mit anderen Zellen. 14. Die Individualitätsstufen im Organismenreich. 15. Artgleiche, symbiotische, parasitäre Zellvereinigung. 16. Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus. 17.—24. Die Theorie der Biogenese. Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung. 25. Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses. 26. Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexualitätsproblem. 27.—31. Hypothesen über die Eigenschaften des Idioplasma als des Trägers der Arteeigenschaften. Das Problem der Vererbung. Vererbung ererbter Eigenschaften. Die Kontinuität der Generationen. Vererbung neuerworbener Eigenschaften. Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung. Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenese. Zusammenfassung der wesentlichen Grundsätze der Biogenesistheorie. — Literatur zu Kap. 14—31. — Register.

In der 5. Auflage der allgemeinen Biologie von Oscar Hertwig sind größere und kleinere Änderungen und Zusätze im Hinblick auf zahlreiche, neu erschienene mikroskopische und experimentelle Untersuchungen notwendig geworden. Damit durch dieselben der frühere Umfang des Buches nicht wieder vermehrt werden sollte, hat der Verfasser das 29., 31. und 32. Kapitel der vorausgehenden Auflagen weglassen lassen; er glaubte dies um so eher tun zu können, als die dort besprochenen älteren und neueren Entwicklungstheorien auch eine zusammenfassende Darstellung in des Verfassers neuestem Werk: „Das Werden der Organismen“ (2. Aufl. 1918), einem Buch, das sich in vielen Beziehungen an die „allgemeine Biologie“ anschließt, erfahren haben. Die Anzahl der Figuren wurde wiederum erhöht. An der Umarbeitung hat sich der auf gleichem Wissenschaftsgebiet tätige Sohn des Verfassers, Privatdozent Dr. Günther Hertwig, Assistent der Anatomie in Frankfurt a. M. beteiligt.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH ÖLTMANN

12. JAHRGANG

HEFT 3

MIT 26 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23**

Inhalt des dritten Heftes.

	Seite	
I. Originalarbeit.		
Julius Fischer, Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte. Mit 26 Abbildungen im Text und Tafel II	113	
II. Besprechungen.		
Bachmann, E., Der Thallus der Kalkflechten mit Chroolepns-, Scytonema- und Xanthocapsa-Gonidien	172	
Bensaude, Mathilde, Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes	175	
Bornemann, F., Kohlensäure und Pflanzenwachstum	168	
Jaccard, P., Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres	162	
Kniep, Hans, Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung	173	
Oelkers, J., Jahrring und Licht	165	
Reinau, E., Kohlensäure und Pflanzen	168	
Schoute, J. C., Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. III. Die Verästelung einiger baumartiger Liliaceen	166	
Ubisch, G. v., II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste	171	
Vries, Eva de, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung Primula	169	
III. Neue Literatur		175
IV. Personal-Nachricht		176



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Bedeutung der humanistischen Bildung für die Naturwissenschaften. Vortrag, gehalten in der Ortsgruppe Würzburg der Freunde des humanist. Gymnasiums. Von Dr. **Wilhelm Lubosch**, Prof. der Anatomie. (V, 25 S. gr. 8°) 1920. Mark 2.—

Dynamische Weltanschauung.

Von Prof. Dr. **Emil Frh. von Dungen**. (31 S. gr. 8°) 1920. Mark 3.—

Der durch seine biologischen Forschungen bekannte Verfasser bringt in dieser kleinen Schrift seine eigenartige Weltanschauung. Er glaubt an die Einheitlichkeit der Naturvorgänge, zwar nicht im Sinne der physikalischen Anschauung, welche das Weltgeschehen als einen Ablauf energetischer Vorgänge auffaßt, sondern findet die Grundlage der Naturvorgänge in den Kräften, nachweisend, daß die Energie allein nicht ausreicht. Durch dieses physikalische, aber in gewissem Sinne auch vitalistische Prinzip wird der Unterschied zwischen der physikalischen und der biologischen Welt aufgehoben. Die Abhandlung wird jedem Philosophen und Naturforscher, aber auch dem gebildeten Laien, eine Fülle von Anregungen bringen.

Der sozialdemokratische Staat im Lichte der Darwin-Weismannschen Lehre. Von Professor Dr. **Friedrich Dahl**, Falkenhagen W. (Ost-havelland). Mit 6 Abbild. im Text. (42 S. gr. 8°.) 1920. Mark 3.—

Die Darwin-Weismannsche Lehre, die als integrierenden Faktor den Kampf ums Dasein in sich schließt, wird von dem Verf. der vorliegenden Schrift in ihrer ganzen Bedeutung für die Welt der Organismen behandelt. Ein Gesetz aber, das allem Geschehen in der Organismenwelt zugrunde liegt, muß auch der Mensch anerkennen und aus ihm die einfachsten, notwendigen Konsequenzen auf das Wirtschaftsleben zu ziehen imstande sein.

Die Natur korrigieren zu wollen, wie es Kommunisten und Sozialisten in erster Linie versuchen, muß notwendigerweise zu verhängnisvollen Störungen eines Staats- und Wirtschaftslebens führen. Die Forderung der Arbeitslosenunterstützung, die Ablehnung der Akkordarbeit, die Sozialisierung aller Produktionsmittel sind alles Grundsätze, die mit dem Naturgesetz der Naturlauslese in Widerspruch stehen. Diese und noch eine Reihe anderer Fragen von grundsätzlicher Bedeutung werden hier objektiv, lediglich vom Standpunkt naturwissenschaftlicher Erkenntnis heraus, abgehandelt. Jedem gebildeten Laien wird diese Schrift eine Fülle willkommener Anregungen bieten.

Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte.

Von

Julius Fischer.

Mit Tafel II und 26 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Wie sehr die vergleichend-morphologische Forschung, ausgehend von der Metamorphosenlehre und besonders nachdrücklich gefördert durch die Braun-Schimper'sche Spiraltheorie, unsere Kenntnis der Anordnung seitlicher Organe an radiären Achsen gefördert und auf einheitliche Grundlagen gebracht hat, ist allgemein bekannt. Wir wissen aber heute auch, daß die vergleichend-morphologische Forschung ihre Grenzen hat, jenseits deren sie uns nicht tiefer in das Verständnis der pflanzlichen Gestaltung einzuführen vermag. Ja wir haben nicht selten gesehen, daß eine einseitige Wertung der formalen, vergleichenden Morphologie zu einer falschen Beurteilung der Beobachtungstatsachen geführt hat, indem man diesen einen gewissen Zwang antat, um sie mit den bestehenden Tatsachen in Einklang zu bringen. Besonders augenfällig wurde dies nicht selten bei der Zurückführung von Blütengestaltungen auf die genetische Spirale. Aus diesen Gründen strebte man vor allem immer mehr danach, die Ursachen für die so mannigfaltigen Gesetzmäßigkeiten der pflanzlichen Gestaltungsverhältnisse aufzufinden, die durch die formale Morphologie erschlossen worden waren. Wir erinnern hier vor allem an Hofmeisters Lückensatz und an die mechanische Theorie der Blattstellung Schwendners, welche dann auf blütenmorphologischem Gebiet vorwiegend von Schumann ausgebaut worden ist. Es ist heute nicht mehr zu bezweifeln, daß diese Theorien keine allgemeine Erklärung

für die Anordnung seitlicher Organe liefern. Wenn wir auch im einzelnen gestaltende Einflüsse im Sinne der obigen Theorien nicht von der Hand weisen können, so wurde doch immer mehr erkannt, daß in erster Linie tiefer liegende, innere Ursachen für die Stellungsverhältnisse der Blätter am vegetativen Sproß und in der Blüte maßgebend sind. Über diese inneren Ursachen sind wir heute noch sehr wenig im klaren. Es wird aber, so scheint es uns, eine der wichtigsten Aufgaben weiterer morphologischer Forschung sein, frei von jeder formalen Vorstellung vom Typus und allgemeinen Theorien und unter voller Berücksichtigung der äußeren Bedingungen, durch spezialisierte Einzeluntersuchungen weitere Grundlagen für eine Klärung oder Zerlegung dieser oftmals recht komplexen, inneren Ursachen zu erbringen, und damit gleichzeitig nach Möglichkeit neue Untersuchungswege einzuschlagen.

Man hat solche Wege in den letzten beiden Jahrzehnten, wenn auch erst vereinzelt, schon mehrfach zu beschreiten begonnen. Es war zunächst Vöchting (1898), welcher verschiedene *Linaria*-arten in ihrer Blütenentwicklung unter solchen Gesichtspunkten eingehend untersuchte.

In seiner bedeutsamen Arbeit über Blütenanomalien konnte Vöchting zeigen, wie die Blütenentwicklung innerhalb der Gattung *Linaria* in recht verschiedenartiger Weise zustande kommt. Sodann war es neben Muth (1899) vor allem Lang (1906), welcher durch eingehende Studien an Labiaten-, Verbenaceen und Plantaginaceenblüten zu dem bedeutsamen Satz kam: »Auch für die Verbenaceen und Plantaginaceen gilt die Regel, daß jeder der untersuchten Arten ihre besondere Entwicklung zukommt, eine Regel, welche höchstwahrscheinlich ganz allgemeine Geltung hat. Diese Entwicklung mit ihren meistens bis ins kleinste gehenden Verschiedenheiten ist für die Art ebenso charakteristisch wie die fertige Form, die selbst ja nur ein Glied in der großen Entwicklungsbewegung darstellt.« Auch von anderen Seiten liegen in neuerer Zeit ähnliche Arbeiten vor. Ich nenne beispielsweise Krafts (1917) entwicklungs-geschichtliche Arbeit über Caryophyllaceen.

Durch solche Untersuchungen wird zweifellos der Blick in die eigentlichen Gestaltungsvorgänge erheblich vertieft; vor

allem wird gezeigt, wie die mannigfaltigen Verschiedenheiten nächst verwandter Blütengestaltungen, ja wie sogar manchmal anscheinend durchaus gleichartige fertige Blütengestalten nächst verwandter Arten auf eigenem Entwicklungswege erlangt werden.

Des weiteren hat uns die Neuzeit immer mehr mit der Variabilität der früher oft für so konstant gehaltenen Blüten-gestaltungen bekannt gemacht und gezeigt, daß die aufgestellten Blütentypen oft nur als Mittelwerte anzusehen sind von Formen, die innerhalb mehr oder weniger enger Grenzen sich um diesen Typus gruppieren.

Lehmann (1918 [4]) hat vor kurzem zu zeigen versucht, wie Variabilitätsstudien verschiedener Richtungen für blütenmorphologische Fragen nutzbar zu machen sind. Und so werden auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen die Variabilität innerhalb der Art zu berücksichtigen haben. Auch auf diesem Gebiete ist Vöchting bei *Linaria* vorangegangen. Aus neuerer Zeit ist in dieser Richtung vor allem Murbecks Arbeit über Rosaceen zu nennen.

In den letzten Jahren sind nun den Blütenverhältnissen in der Gattung *Veronica* Untersuchungen unter verschiedenen Gesichtspunkten gewidmet worden, vor allem vom Standpunkt der Variabilität und Vererbung aus. Es erschien deshalb aussichtsreich, die *Veronicablüte* auch unter entwicklungsgeschichtlich-morphologischen Gesichtspunkten näher zu betrachten.

Zunächst war es die Mannigfaltigkeit der Blütenvariationen, welche zu einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung anregte. Lehmann (1917) hatte bei *V. syriaca* und *Tournefortii* sehr variantenreiche Rassen, sowohl was Petalen- als Sepalen-zahl anbelangt, gefunden. Es lag nahe, den Entwicklungsgang dieser Varianten einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Weiterhin erhob sich die Frage, in welchem Verhältnis die genannten Varianten in aufeinanderfolgenden Blütenkreisen ihre Entwicklung vollziehen, was zu entwicklungsgeschichtlichen Korrelationsuntersuchungen aufforderte.

Sodann war bisher der Entwicklung des hinteren Kelchblattes in der Gattung *Veronica* noch keine nähere Aufmerksamkeit geschenkt worden, und gerade diese Frage gewann im

Laufe der Untersuchungen ganz besonders an Wichtigkeit. Bei der Bedeutung, welche der Reduktion des hinteren Kelchblattes in der Phylogenie der Scrophulariaceen und verwandter Familien, insbesondere in Verbindung mit dem Auftreten der Zygomorphie zukommt, ist die Frage auch über die Gattung *Veronica* hinaus von allgemeinem Interesse.

Immer mehr trat sodann im Laufe der Untersuchungen die Verschiedenartigkeit des Entwicklungsganges bei der Blütenentwicklung des scheinbar so einheitlichen Blütentypus der verschiedenen *Veronica*arten hervor und führte zu einer Untersuchung möglichst verschiedener Arten. Auch auf die Darstellung dieser Tatsachen wird ein besonderer Nachdruck zu legen sein. In mancher Richtung bot dann weiterhin die Frage der Weiterentwicklung der Blütenphyllome zum Teil in Verbindung mit Variations- und Vererbungsstudien Angriffspunkte zu näherer Untersuchung.



Abb. 1. Diagramm von *Veronica*.

Ehe wir an die Betrachtung der eigenen Untersuchungen herangehen, werfen wir zunächst einen kurzen Blick auf die fertige *Veronicablüte* und betrachten die bisherigen Angaben über ihre Entwicklungsgeschichte.

1. Die fertige *Veronicablüte*.

Der »Typus« der *Veronicablüte* weist bekanntlich vier Kelchblätter, vier Kronblätter, zwei Staubblätter und zwei Fruchtblätter auf nach obigem Diagramm (Abb. 1). Zu den vier Kelchblättern tritt bei vielen Arten regelmäßig oder ausnahmsweise noch ein fünftes median hinten stehendes Kelchblatt hinzu. In der Krone ist die Verdoppelung des hinteren Kronblattes, welche zur Fünzfähigkeit der Korolle führt, seltener. Andere Varianten in Kelch und Krone treten gelegentlich auf. In Andröceum und Gynäceum sind die Varianten noch weniger häufig.

Immer ist die Blüte zygomorph in mehr oder weniger ausgeprägter Weise, und auch ausnahmsweise sind radiärsymmetrische *Veronicablüten* nicht bekannt geworden. Hierauf hat schon Freyhold (1874, S. 13, Anm. 3) hingewiesen.

2. Bisherige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte.

Für die Veronicablüte finden wir die Grundzüge der Entwicklung in Payers Organogénie (1857). Dort wird die Entwicklung der normalen Blüte von *Veronica speciosa* und *V. Buxbaumii* (Tournefortii) beschrieben, und durch die bekannt schönen Abbildungen erläutert.

Eingehendere Studien widmet Noll (1883) der Entwicklungsgeschichte der Blüte von *V. longifolia*. Er kommt zu einigen von Payer abweichenden Ergebnissen, vor allem bei Untersuchung des Gynäceums.

An derselben Art suchte Muth (1899) die Gültigkeit der mechanischen Anschlußtheorie Schwendners nachzuprüfen. Es konnte gezeigt werden, daß die Stellungsverhältnisse mit der Kontakttheorie durchaus nicht harmonieren. Auf Taf. 35, Abb. 8 und 9 stellt er Fälle mit 5 zähligen Kelchen dar. Diese sind insofern interessant, als die Blumenblätter und Kelchblätter hier nicht alternieren, sondern sich teilweise voreinander stellen.

Aus den betrachteten Untersuchungen ergibt sich für die Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte die folgende allgemeine Darstellung:

Ein im Querschnitt elliptisches Blütenprimordium, das in der Achsel eines Deckblattes steht, bildet zuerst die dem Deckblatt zu gelegenen Kelchblätter aus, denen dann alsbald die beiden hinteren folgen. Auf die Kelchblätter folgt der Kronblattkreis, und zwar tritt zuerst das vordere Kronblatt auf, dann die beiden seitlichen, und zuletzt das hintere, welches dann durch stärkeres Wachstum die anderen überholt. Gleichzeitig mit dem hinteren Kronblatt entstehen die Antheren, die infolge sehr schnellen Wachstums alle andern Teile bald an Größe überflügeln; als letztes Gebilde entwickelt sich dann das Gynäceum als runder Wall, dessen Ränder später oben zusammenschließen.

II. Entwicklungsgeschichtliche eigene Untersuchungen.

1. Material und Methode.

Das Material zu meinen Untersuchungen entstammt einmal Pflanzen, deren Samen aus verschiedenen botanischen Gärten

bezogen worden waren, und dann im botanischen Garten in Tübingen ausgesät wurden. Weiterhin kamen Pflanzen in Betracht, die bereits im botanischen Garten in Tübingen vorhanden waren und solche, die in der Umgebung von Tübingen gesammelt wurden; schließlich wurden Pflanzen verwendet, die den Kulturen von Professor Lehmann entnommen wurden.

Die Untersuchungen wurden teils an frischen Pflanzen vorgenommen, meistens aber wurde das Material vorher in Carnoyscher Fixierflüssigkeit fixiert. Die einzelnen Stadien wurden mit Hilfe zweier Nadeln unter dem Zeißschen Binocular-Mikroskop von der Achse wegpräpariert, und dann mit Kaliumhypochlorit aufgehell, was sich für die weiteren Untersuchungen als besonders geeignet herausstellte.

Bei der Darstellung der Einzelergebnisse wurde das Verhalten der Antheren während der Entwicklung zur Anordnung in den Vordergrund gestellt, da deren Anlage und Wachstum bei den verschiedenen Arten wesentliche Unterschiede aufweisen. Die systematische Reihenfolge ist dabei in manchen Punkten durchbrochen worden; auf die Beziehungen von Entwicklungsgeschichte und Systematik werden wir gelegentlich zu sprechen kommen.

2. Einzeldarstellungen.

Veronica hederifolia.

In der fertigen Blüte kann der Kelch etwas verschiedene Verhältnisse aufweisen. Nicht selten sind alle Sepalen gleich groß; in anderen Fällen sind die vorderen Sepalen größer als die hinteren, in noch andern tritt das für den Veronicakelch ungewöhnliche Verhalten auf, daß das hintere Kelchblattpaar das größere, das vordere das kleinere ist. In einzelnen Fällen sind die Unterschiede gut erkennbar, in anderen führt nur sorgfältige Messung zum Ergebnis. Worauf diese Unterschiede zurückzuführen sind, ließ sich nicht feststellen. So geringfügig sie auch sein mögen, so haben sie für unser Problem doch ein gewisses Interesse. Das Schwanken in der Bevorzugung von Vorder- und Hinterseite der Blüten, welches bei *Veronica*, wie ja auch, wie wir noch näher darlegen werden, bei allen verwandten Gattungen und Familien hervortritt, kommt auch hierin

zum Ausdruck; zum andern ist es nicht ausgeschlossen, daß diese Schwankungen genotypischer Natur sind. Es wird das nach Betrachtung der Kelche von *V. Tournefortii* deutlich werden. Die Krone ist kaum größer als der Kelch. Ihre Gestalt zeigt wenig ausgesprochene Zygomorphie und geringe Unterschiede in der Größe von vorderem und hinterem Kronblatt. Abweichungen vom Typus wurden in dem untersuchten Material weder in Kelch noch in Krone beobachtet, während Dedecek (1873) und Camus (1886) solche Abweichungen verschiedentlich angeben.

Wenden wir uns nun zur Entwicklungsgeschichte. Der Vegetationspunkt mit seinen jüngsten Blütenanlagen zeigt dasselbe Bild wie der von *V. syriaca*, von welchem weiter unten eine Abbildung folgt (Abb. 4). Die Primordien stehen dicht unterhalb des Scheitels und sind anfänglich wesentlich kleiner wie dieser, ragen auch später nie über denselben vor. Die Deckblätter nehmen nach ihrer Anlage rasch an Größe zu, und neigen dann über dem Sproßscheiden zusammen. Die jungen Blütenprimordien, die als höckerartige Gebilde in der Achsel des Deckblattes sitzen, nehmen bald im Querschnitt elliptische Gestalt an (Abb. 2) mit der großen Achse in der Transversalebene. Die im Medianschnitt zuerst symmetrische kuppelförmige Gestalt, zeigt bald ungleichmäßige Form, indem das Primordium dem Deckblatt zu mehr oder weniger abschüssig wird, eine Erscheinung, die wir in verschieden starkem Maße bei allen untersuchten Arten angetroffen haben. Die Entwicklung der Blütenphyllome beginnt mit der Abgliederung der Antheren. Durch eine Furche wird der obere Teil des Primordiums in 2 rundliche Höcker zerlegt (Abb. 1, Taf. II), die die Anlage der Staubblätter darstellen, welche nun sehr rasch zu mächtigen Gebilden heranwachsen (Abb. 2, Taf. II). Unterdessen beginnt am Grunde des Primordiums ein ringförmiger Gewebewulst die Anlage der Kelchblätter einzuleiten, die dann alsbald als solche deutlich hervortreten. Ob dabei die dem Deckblatt zu gelegenen Sepalen etwas früher erscheinen, als die der Achse zu gelegenen,

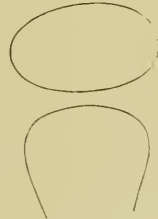


Abb. 2.

habe ich nicht mit Sicherheit ermitteln können; jedenfalls dürfte aber der zeitliche Unterschied ein sehr geringer sein. Der Entwicklungsgang der Petalen schließt sich durchaus an die oben dargestellten Befunde der früheren Autoren für *Veronica* an, nach denen das vordere, später kleinere Kronblatt, vor dem hinteren, später größeren Kronblatt auftritt. Die zeitlichen



Abb. 3. Kelch von *V. syriaca* mit hinterem 5. Kelchblatt.

Differenzen zwischen der Anlage der einzelnen Kronblätter sind nicht sehr groß. Die Entstehung des Gynäceums wurde so befunden, wie sie Noll für *V. longifolia* beschreibt. Die große Differenz gegenüber den früheren Untersuchungen an *Veronicablüten* besteht in dem sehr frühzeitigen Auftreten der Staubblätter.

Veronica syriaca.

Die ausgebildete Blüte von *V. syriaca* unterscheidet sich von *V. hederifolia* nicht unerheblich. Der Kelch gleicht dem von *V. hederifolia* zwar insofern, als er ebenfalls das für den *Veronica*-kelch sonst ungewöhnliche Verhalten zeigt, daß das vordere und hintere

Sepalenpaar nahezu gleich groß ist; er ist aber im Vergleich zur Krone klein. In manchen Rassen fanden wir in wechselnder Häufigkeit (bis zu 30%) 5—7 blättrige Kelche. Die überzähligen Kelchblätter können hinten, vorne, ausnahmsweise



Abb. 4. Vegetationskegel mit seinen jüngsten Blütenanlagen von *V. syriaca*.

auch seitlich auftreten; sie sind im Verhältnis zu den übrigen Kelchblättern klein (s. Abb. 3). Die Krone ist dem Typus nach vierblättrig, das vordere Kronblatt viel kleiner als das breite hintere und die breit vorgezogenen seitlichen. Auch hier können mancherlei Varianten auftreten, z. T. in sehr hohen Prozentsätzen (Lehmann 1917, S. 611).

Der Entwicklungsgang schließt sich trotz der nicht uner-

heblichen Differenzen in der fertigen Blüte ziemlich eng an den bei *V. hederifolia* beschriebenen an. Über die Verhältnisse am Vegetationspunkt braucht nach dem bei *V. hederifolia* Gesagten nichts mehr hinzugefügt zu werden (s. Abb. 4).

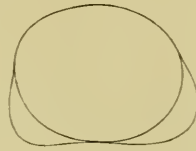
Die jungen Blütenprimordien, die dicht oberhalb ihres Deckblattes aus dem Stamm entspringen, und dann allmählich in die Achsel des Deckblattes rücken, zeigen zuerst im Querschnitt im Gegensatz zu *V. hederifolia* mehr rundliche Gestalt (Abb. 5), die sich dann aber bald in ein Viereck mit abgerundeten Ecken umwandelt (Abb. 6). In manchen Fällen ziehen sich dann zunächst die dem Deckblatt zu gelegenen Ecken etwas mehr aus, und müssen damit als die Anlage der vorderen Kelchblätter betrachtet werden, denen dann alsbald die hinteren Kelchblätter nachfolgen. Während aber der zeitliche Unter-



Abb. 5.



Abb. 6.

Abb. 7. Primordium von *V. syriaca* mit vorderen Kelchblättern.

schied des Auftretens von vorderem und hinterem Kelchblatt-paar in der Mehrzahl der Fälle kaum, oder überhaupt nicht festzustellen ist, kann er manchmal auch deutlich bemerkbar werden, wie Abb. 5, Taf. II und Abb. 7 zeigen. Zur Zeit der zur Kelchbildung führenden Umänderungen am Grunde des Primordiums, ändert sich auch die kuppelförmige Form des oberen Teiles, indem fast dieser ganze Teil in der Bildung von zwei mächtigen Höckern, den Antheren aufgeht. Die Antherenanlagen erscheinen manchmal später, manchmal gleichzeitig, hier und da auch früher als die Kelchblätter. Indessen ist eine Entscheidung über die Reihenfolge der Anlage von Kelch und Antheren nicht immer zu treffen; in manchen Fällen aber treten die Unterschiede klar hervor. Vergleicht man die Abb. 3, 4 und 5 auf Taf. II, so zeigt sich, daß die Antheren der Abb. 4

offensichtlich vor den kaum erkennbaren Kelchblättern erschienen sind, während Abb. 5 ein Stadium darstellt, das noch keine Staubblätter erkennen läßt, obgleich die Kelchblätter schon deutlich hervortreten; Abb. 3 läßt Kelchblätter und Antheren als gleichzeitig auftretende Gebilde erkennen. Das relative Auftreten von Kelch und Antheren ist demnach wie das von vorderem und hinterem Sepalenpaar nicht geringen Schwankungen unterworfen. Bei der Entwicklung der einzelnen Petalen sind keine Besonderheiten zu bemerken. Das vordere Kronblatt dürfte wohl nahezu gleichzeitig mit den Antheren und Kelchblättern sich bilden (Abb. 6, Taf. II), wobei es allerdings nicht gut möglich ist, von einer bestimmten Reihenfolge in der Entstehung der einzelnen Organe zu reden, da sich hier die ganze Entwicklung stark zusammendrängt; jedenfalls aber fand ich das vordere Kronblatt nie vor den Antheren angelegt.



Abb. 8. Anlage des medianen hinteren Kelchblattes von *V. syriaca*.

Als letztes Glied der Blüte tritt dann das Gynäceum auf, wobei keine abweichenden Erscheinungen zu beobachten sind. Hiermit ist die Entwicklung für typisch vierzählige Blüten in Kelch und Krone abgeschlossen.

Betrachten wir nun zunächst das Verhalten beim Auftreten eines fünften Kelchblattes. Das fünfte Kelchblatt entsteht erst, nachdem sämtliche Teile der Blüte angelegt sind, und sich bereits weit entwickelt haben, so daß es zuerst ein sehr unscheinbares Gebilde zwischen den anderen schon eine ziemliche Größe besitzenden Kelchblättern darstellt; es ist besonderer Nachdruck auf die Beobachtung solcher Stadien gelegt worden, bei denen dieses fünfte Kelchblatt sich eben zu entwickeln beginnt, und es sind diese Fälle auch verhältnismäßig oft gefunden worden (s. Abb. 8).

Ob in einem bestimmten Fall ein fünftes Kelchblatt auftreten kann, ist schon auf einem frühen Stadium zu erkennen. Die Möglichkeit seiner Ausbildung ist nur vorhanden, wenn die beiden Kelchblätter, zwischen denen es auftritt, gleichgiltig ob das die vorderen oder die hinteren sind, einen gewissen Raum zwischen sich lassen, also mit ihrer Basis nicht dicht zusammenschließen; wenn dies stattfindet, so tritt niemals ein fünftes

Kelchblatt auf. Im andern Falle kann das unverbrauchte Zellmaterial dieses Zwischenraums dann zur Bildung von einem oder mehreren überzähligen Kelchblättern führen. Aber auch wenn ein Zwischenraum vorhanden ist, muß es nicht notwendigerweise immer zur Entstehung weiterer Kelchblätter kommen, sondern deren Entwicklung kann auch unterbleiben. Es ist also zweifellos, daß nicht nur der mangelnde Raum das Unterbleiben der Ausbildung der überzähligen Kelchblätter bedingt, auch nicht etwa ein auf dieser Stelle ruhender Druck die Ursache des Ausbleibens sein kann, wie Schumann dies für die ähnlichen Verhältnisse von *Melampyrum* annimmt. Es ließ sich nicht der geringste Anhaltspunkt finden, wie so die Druckverhältnisse im Falle der Pentasepalie und Tetrasepalie verschieden sein sollten, zumal die Verschiedenheiten einmal an der Vorderseite, das andere Mal an der Hinterseite des Primordiums hätten auftreten sollen. Näher wird hierauf bei Betrachtung der Korrelationen einzugehen sein.

Die Entstehung der abweichenden Kronen, von denen allerdings nur solche Stadien zur Beobachtung gelangten, bei denen das vordere oder hintere Kronblatt gespalten war — die anderen treten zu selten auf — zeigte nicht viele Besonderheiten. Immer trat die Spaltung sogleich bei der Anlage hervor; es wurden also, wie dies ja im allgemeinen Regel ist, die einzelnen Kronblätter von Anfang an gespalten angelegt, und dann entweder bei unvollkommener Spaltung gemeinsam oder vollkommen getrennt emporgehoben.

Veronica Tournefortii.

In der ausgebildeten Blüte läßt der Kelch deutliche Unterschiede in der Größe von vorderem und hinterem Sepalenpaar erkennen; die vorderen Sepalen sind erheblich größer als die hinteren. Auch hier findet man neben den vier typischen Kelchblättern in rassenweise sehr verschiedener Häufigkeit noch ein hinteres fünftes Kelchblatt, dessen relative Größe später noch genau betrachtet werden wird. (Näheres s. Lehmann 1909, 1914, 1918.) Ein vorderes fünftes Kelchblatt, wie bei *V. syriaca* wurde hier nie gesehen. Die vierblättrige, ausgesprochene Tellerform besitzende Krone mit sehr kurzer Kron-

röhre, zeigt keine Besonderheiten; nicht selten finden sich aber auch hier Variationen in der Zahl, auf welche indessen an dieser Stelle noch nicht näher eingegangen werden soll.

Die Entwicklungsgeschichte wurde, wie schon erwähnt, bereits von Payer untersucht, doch gibt dieser Autor von seiner Untersuchung nur zwei Abbildungen ziemlich weit entwickelter Stadien ohne erläuternden Text, so daß sich der Entwicklungsgang danach nicht verfolgen läßt.

Ich habe zunächst eine nahezu vierblättrige Rasse aus der Umgebung von Tübingen untersucht. Das Ergebnis meiner Untersuchungen ist folgendes: Der Vegetationspunkt mit seinen jüngsten Blütenanlagen zeigt dasselbe Bild wie der von *V. syriaca*. Das im Querschnitt rundliche Primordium nimmt allmählich elliptische Gestalt an, mit der großen Achse in der Transversalebene, und gliedert nun an seiner Vorderseite die beiden vorderen Kelchblätter aus (Abb. 7, Taf. II) und dann zeitlich deutlich getrennt die beiden hinteren; gleich darauf folgen die Antheren und das vordere Kronblatt (Abb. 8, Taf. II), dem dann die seitlichen und zuletzt das hintere nachfolgen; als letztes Gebilde entsteht auch hier wieder das Gynäceum. Unseren seither betrachteten Fällen gegenüber ist also auffallend einmal das zeitlich deutlich getrennte Auftreten der beiden Kelchblattpaare, und weiterhin das relativ spätere Auftreten der Antheren. Außer dieser vierblättrigen Art wurde noch eine Form von *V. Tournefortii* subspecies *tubingensis* untersucht, die aus den Vererbungsversuchen von Prof. Lehmann stammt und über 90% fünfblättrige Kelche aufweist (vgl. Lehmann, 1918 [5]).

Das fünfte, stets median hintenstehende Kelchblatt ist nur wenig kleiner wie die beiden Sepalen, zwischen denen es sich befindet. Die Entstehung dieses fünften Kelchblattes ist von ganz besonderem Interesse. Während bei *V. syriaca* das fünfte Kelchblatt stets sehr spät angelegt wurde, zu einer Zeit, wo die ganze Blüte schon recht weit entwickelt war, tritt es hier in der Entwicklung der Blüte bedeutend früher auf. In der Mehrzahl der Fälle erscheint es allerdings auch hier noch als fünftes Kelchblatt (Abb. 9, Taf. II), also nach Anlage der übrigen vier, aber unmittelbar nachdem diese angelegt wurden, so daß die Größendifferenz der fünf Kelchblätter nach ihrer Anlage relativ

klein ist. Außerdem wurden aber auch solche Fälle beobachtet, wo das hintere Kelchblatt nicht mehr als fünftes, sondern gleichzeitig mit den andern (Abb. 10, Taf. II) oder sogar als drittes, hervortrat (Abb. 11, Taf. II). Wir werden auf diese Verschiedenheiten bei der zusammenhängenden Betrachtung des fünften Kelchblattes in der Gattung *Veronica* später zurückkommen.

Veronica polita, *arvensis*, *glauca*, *chamaedrys*, *Beccabunga*.

Bei all diesen recht verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Gattung angehörenden Arten geht die Entwicklung ziemlich gleichmäßig vonstatten. Von den bisher betrachteten Arten zeigen sie aber wesentliche Unterschiede. Vor allem macht sich hier eine große zeitliche Differenz in der Entstehung von vorderem und hinterem Sepalenpaar bemerkbar, wodurch zu Anfang ein bedeutender Größenunterschied hervortritt (Fig. 12, 13a und b, Taf. II), der gegenüber *Veronica Tournefortii* stark in die Augen



Abb. 9. Primordium von *V. tubingensis*, hinteres, medianes (m) Kelchblatt zeigend.



Abb. 10. Vegetationskegel von *V. Beccabunga*.

Im einzelnen fiel bei *V. Beccabunga* die etwas länglichere Form des Vegetationskegels auf, wie beifolgende Abbildung (10) zeigt.

Veronica gentianoides.

Für die fertige Gestalt ist die etwas längere Blumenkronröhre hervorzuheben.

springt, was besonders für *V. polita* bei ihrer nahen Verwandtschaft mit *V. Tournefortii* bemerkenswert ist. Durch diese große zeitliche Differenz kommt es dazu, daß zwischen die Anlage der vorderen und hinteren Kelchblattpaare bereits die der Antheren und Kronblätter einschaltet, während das Gynäceum auch hier zuletzt seine Entwicklung beginnt.

Die Entwicklung dieser Blüte schließt sich dem zuletzt behandelten Typus von *V. chamaedrys* an. Auch hier eilt der vordere Teil des Blütenprimordiums dem hinteren Teil besonders stark voran, so daß die vorderen Kelchblätter und das vordere Blumenblatt schon deutlich ausdifferenziert sind, wenn die hinteren Kelchblätter noch vollkommen fehlen. Die Verhältnisse wurden aber dadurch noch auffallender, daß die Antheren noch etwas später erscheinen und somit nur die vorderen Kelchblätter und das vordere Blumenblatt am Primordium in gewissem Stadium ausgegliedert sind, während die Antheren noch vollkommen fehlen können (Abb. 19, Taf. II).

Veronica teucrium, *prostrata*, *austriaca*, *multifida*
und *armena*.

Während bei den bisher betrachteten Arten die Vierblättrigkeit des Kelches das gewöhnliche, die Fünfblättrigkeit das seltenere war, tritt bei den zur Sektion »Pentasepala« zusammengefaßten Arten die Fünfblättrigkeit besonders häufig auf, so häufig, daß sie ja der Sektion den Namen gab. Wir finden allerdings fast auf jeder Pflanze auch vereinzelt vierblättrige Kelche, und hochprozentige tetrasepale Rassen sind in der Sektion keine Seltenheit (vgl. Watzl [1910] und Juel [1891]). Auch im Alpinum des botanischen Gartens in Tübingen wurde beispielsweise eine *V. prostrata* gefunden, an der nur 30–40% fünfblättrige Kelche gezählt werden konnten. Die Größe des fünften Kelchblattes ist relativ wesentlich geringer als bei *V. Tournefortii*.

Die Krone besitzt Tellerform, eine Spaltung im hinteren Kronblatt ist in unserem Material bei *V. teucrium* nur einmal beobachtet worden, während von anderer Seite Blüten mit hinterem gespaltenen Kronblatt hier mehrfach angegeben werden (Duchartre [1856], Dedecek [1874]); dagegen zeigte sich häufig eine geringe Einbuchtung. Bei *V. armena* und *multifida* sind aber in unserem Material Spaltungen und vollkommene Teilungen im hinteren Kronblatt oftmals beobachtet worden.

Die Entwicklung stimmt in der Hauptsache mit der von *Tournefortii* überein, nur entstehen die Antheren noch etwas

später und auch das fünfte Kelchblatt wird später angelegt. Die nähere Feststellung der Zeit des Auftretens des fünften Kelchblattes stieß hier indessen auf größere Schwierigkeiten als bei *V. syriaca* und bei *V. tubingensis*. Bei diesen Arten war dies insofern leichter, als das fünfte Kelchblatt bei der einen sehr spät, stets nach Anlage aller andern Blütenteile, bei der andern relativ früh, oft als drittes Kelchblatt auftrat. Bei *V. teucrium* aber lagen, wie wir noch sehen werden, die Verhältnisse weniger klar, was zu dem folgenden Vorgehen führte.

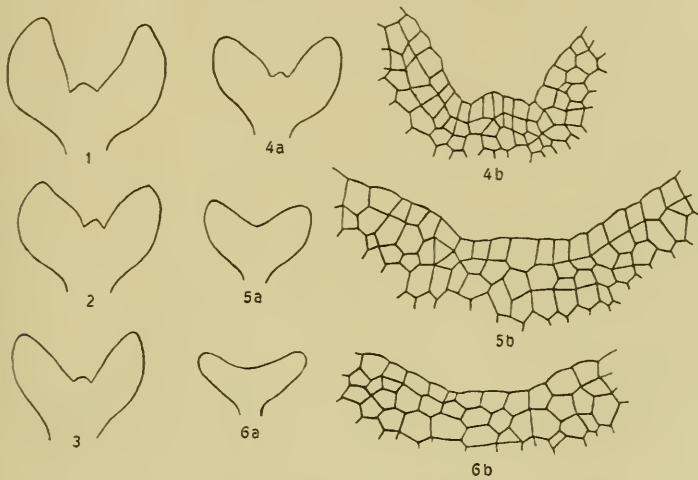


Abb. 11. Entwicklung des fünften Kelchblattes von *V. teucrium* in aufeinanderfolgenden Stadien. Die Abb. 4b, 5b und 6b stellen stärkere Vergrößerungen von 4a, 5a und 6a dar.

Von einem gewissen Punkte der Achse an unterhalb des Scheitels wurden sämtliche Blüten, die in der Richtung auf den Scheitel zu aufeinander folgten, untersucht, so daß man von älteren zu immer jüngeren Blüten fortschritt. Der Punkt, von dem ausgegangen wurde, war so gewählt, daß die dort sich befindenden Blüten bereits ziemlich weit entwickelt waren, so daß also auch das fünfte Kelchblatt hier schon vorhanden war, sofern es sich überhaupt bildete. Je mehr man nun gegen die Spitze der Traube vorschritt, desto mehr nahm auch die Größe des fünften Kelchblattes ab, und zwar proportional der

Größenabnahme der andern Kelchblätter; schließlich gelangte man zu einem Stadium, bei dem es ganz verschwunden war und sich auch bei den noch folgenden Blüten nicht mehr zeigte, so daß also die Blüte, bei der es zuletzt eben noch bemerkbar war, als diejenige angesehen werden konnte, bei der die Entwicklung des fünften Kelchblattes gerade einsetzte. Da eine größere Anzahl solcher Reihen betrachtet wurde, konnte der Zeitpunkt der Entstehung einwandfrei festgestellt werden (siehe Abb. 11). Immer ergab es sich, daß das hintere Kelchblatt nach den andern Sepalen auftrat. Die zeitliche Differenz war dabei aber weit geringer als bei *V. syriaca*, größer als bei *V. tubingensis*, wodurch also die besondere Schwierigkeit bei unserer



Abb. 12 a und b. Kelche von Rasse I (b) und Rasse II (a) von *V. fruticans*.



Abb. 13. Vegetationskegel (v) von *V. fruticans* mit zwei Blütenanlagen.

Untersuchung erklärlich wird, was zusammen mit den nicht seltenen tetrasepalen Kelchen in dem zur Untersuchung benutzten Material zu dieser reihenweisen Untersuchung veranlaßte. Abbildung 11 zeigt die reihenweise Untersuchung und die Stadien, bei denen das hintere Kelchblatt zuerst auftrat. Wir erkennen deutlich, daß die Größendifferenzen der drei hinteren Kelchblätter gleich beim Auftreten des fünften Kelchblattes erheblich größer sind, als bei *V. tubingensis*.

Veronica fruticans.

Es lagen zur Untersuchung zwei verschiedene Formen vor, welche beide dem botanischen Garten in München entstammten und in Tübingen ausgesät wurden. Die Unterschiede bezogen

sich auf Kelch und Blumenkrone. Beide Rassen hatten fünfblättrige Kelche, Rasse I zirka 90%, Rasse II weniger. Besonders auffallend aber war die Größendifferenz der hinteren medianen Kelchblätter von Rasse I und II. Bei Rasse I war das fünfte Kelchblatt etwa halb so lang als die übrigen, wenn auch erheblich schmaler, es zeigte also den bisher betrachteten Pentasepalen gegenüber keine auffallende Verschiedenheit (siehe Abb. 12b). Bei Rasse II dagegen war das hintere Kelchblatt immer nur in Gestalt eines ganz kleinen, immerhin mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbaren Läppchens vorhanden, welches auf dem Grunde eines breiten Bogens sich befand (siehe Abb. 12a). Daß daneben die Blüten der Rasse I rosa, die der Rasse II blau waren, ist für uns naturgemäß von untergeordneter Bedeutung.

Gehen wir nun zur Entwicklungsgeschichte über und betrachten zuerst die hier besonders eigenartigen Verhältnisse am Vegetationspunkt. Der Sproßscheidung ist von auffallend geringer Größe gegenüber dem der seither besprochenen Arten, und wird bei der Abgliederung der Blütenhöcker zu einem großen Teile aufgebraucht. Schon die zweitälteste Blüte übertrifft ihn um ein beträchtliches an Größe, und ragt deshalb auch ziemlich weit über ihn hinaus (s. Abb. 13). Die Entwicklung der Blüten unterscheidet sich in den meisten Punkten von der Blütenentwicklung bei *V. teucrium* kaum. Rasse I gleicht ihr auch in der Kelchentwicklung; um so auffallender ist die Besonderheit in der Kelchentwicklung von Rasse II. Das kleine oben erwähnte hintere Kelchblättchen dieser Rasse entsteht bemerkenswerterweise sehr frühzeitig, in extremen Fällen als 3. Kelchblatt (Abb. 14, Taf. I), in andern etwa gleichzeitig mit den seitlichen oder wenig später, im allgemeinen also so, wie das entsprechende Kelchblatt von *V. tubingensis*, obgleich doch dort das 5. Kelchblatt nahezu so groß ist, wie die hinteren seitlichen. Auf die Bedeutung dieser Besonderheit kommen wir weiter unten zurück.

Veronica Ponaë.

Diese Art, zu welcher der Samen ebenfalls aus dem botanischen Garten in München bezogen wurde, besitzt eine tellerförmige Krone (eine Spaltung im hinteren Kronblatt ist ver-

schiedene Male beobachtet worden) mit wenig ausgesprochener Zygomorphie. Der Kelch wurde meist bei makroskopischer Untersuchung vierblättrig gefunden, ab und zu wurde ein hinteres medianes Kelchblatt beobachtet in der Größe dem von *V. teucrium* gleichend. Dieses meint wohl Walpers (1845 S. 354), wenn er sagt: „Calyx 4—5 partitus, dente quinto minimo“. Bei der Feststellung der Entwicklungsgeschichte, die als mit der von *V. teucrium* übereinstimmend gefunden wurde, fiel nun aber bald auf, daß die beiden hinteren Kelchblätter fast stets durch einen breiten Zwischenraum getrennt waren, ohne daß hier vorerst ein weiteres Kelchblatt sich entwickelt hätte. Erst bei der Untersuchung älterer Blüten zeigte sich, daß die Zellen dieses Zwischenraums sich hervorzuwölben begannen, um ein manch-

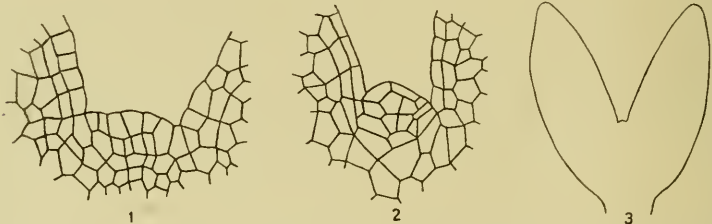


Abb. 14. Abb. 1 zeigt den breiten Zwischenraum an der Basis der beiden hinteren seitlichen Kelchblätter von *V. Poniae*. Abb. 2 zeigt das stark reduzierte fünfte Kelchblatt von *V. Poniae*, ebenso Abb. 3 bei geringerer Vergrößerung.

mal nur aus wenigen Zellen bestehendes Rudiment eines fünften Kelchblattes zu bilden (s. Abb. 14). Dieses winzige Kelchblättchen konnte nun bei Untersuchung der fertigen Kelche sehr häufig (in über 50 %) beobachtet werden. Zwischenstufen zwischen diesem kleinen Kelchblatt und dem viel seltener auftretenden großen Kelchblatt konnten nicht gefunden werden, so daß es zweifellos als eine besondere Bildung aufzufassen ist. Ob das große 5. Kelchblatt ebenfalls so spät angelegt wird, wie das kleine, konnte infolge der Seltenheit, mit der es sich findet, nicht festgestellt werden. Was Größe und Anlagezeit anbelangt, stellt dieses Kelchblattrudiment das größte Extrem in der Reduktion dar, das beobachtet worden ist.

Veronica pectinata.

Die Pflanzen, die zur Untersuchung dienten, stammen aus dem Alpinum des botanischen Gartens in Tübingen. Der Kelch ist durch das Vorhandensein von meist fünf Kelchblättern ausgezeichnet; das hintere fünfte Kelchblatt ist verhältnismäßig ziemlich groß (s. Abb. 15). Die Krone besitzt eine etwas längere Röhre als die ausgesprochen tellerförmigen Arten, wie z. B. *V. Tournefortii*.



Abb. 15. Kelch von *V. pectinata*.

Die Entwicklung des Kelches zeigt entsprechendes Verhalten, wie wir es bei *V. teucrium* gesehen haben, das fünfte Kelchblatt beginnt aber seine Entwicklung im allgemeinen ein wenig früher. Die Entwicklung der Antheren, die bei dieser Art etwas später angelegt werden, scheint einige Besonderheiten zu zeigen, konnte aber infolge Mangels an Material nicht genau festgestellt werden.



Abb. 16. Vegetationskegel mit Blütenanlagen von *V. longifolia*.

Veronica longifolia, spicata.

Diese beiden Arten unterscheiden sich im fertigen Zustand von den bisher betrachteten sehr auffallend durch die lange Blumenkronröhre.

Wie wir sahen, wurden die Blüten von *V. longifolia* schon von Noll und Muth eingehend in ihrer Entwick-

lung untersucht. Ich kam bei meinem, aus dem botanischen Garten in Tübingen stammenden Material, im wesentlichen zu demselben Resultat wie diese Autoren. Der Scheitel des Sprosses fällt gegenüber dem der seither betrachteten Arten durch seine bedeutende Größe und die große Anzahl der gleichzeitig sich in Entwicklung befindenden Blüten auf (s. Abb. 16). Bezüglich der Entstehung des Primordiums könnte man nach

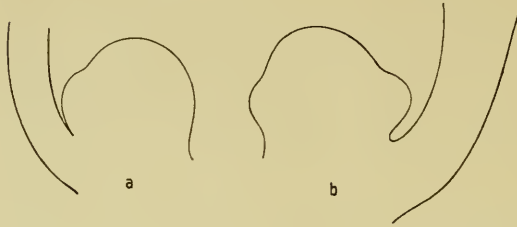


Abb. 17 a und b. Primordium von *V. longifolia*. a mit vorderen Kelchblättern. b mit vorderen und hinteren Kelchblättern.

dem Längsschnitt, den Noll in Abb. 1, Taf. I abbildet, schließen, daß es aus dem Grunde des Deckblattes entspringe. Nach meinen Untersuchungen stimmt dies nicht. Das Primordium entsteht vielmehr dicht oberhalb des Deckblattes am Stamme und rückt dann allmählich zwischen Deckblatt und Stamm. Fernerhin konnte ich auch kein Stadium finden, das mit der Abb. IV übereinstimmen würde, bei der vordere und hintere Kelchblätter gleich groß entwickelt sind; stets waren sie, wenn beide Paare vorhanden waren, deutlich in der Größe verschieden (Abb. 17 b). Ich habe aber auch Stadien gefunden, bei denen nur die vorderen vorhanden waren, und von den hinteren Sepalen noch gar nichts zu sehen war (Abb. 17 a).

Bei *V. spicata* ist dieser Unterschied in der Anlage des vorderen und hinteren Sepalenaars noch erheblich ausgesprochener; die vorderen Kelchblätter sind oft schon auffallend groß, während die hinteren noch gar nicht angelegt sind (Abb. 18). Die Angaben Nolls über Krone, Antheren und Gynäceum stimmen mit meinen Untersuchungen überein. Gegenüber den Befunden an den bisher betrachteten Arten ist hervorzuheben, daß die Antheren besonders spät angelegt werden, und zur Zeit, wenn

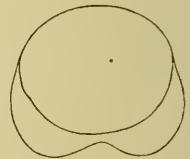


Abb. 18. Blütenprimordium von *V. spicata* mit vorderen Kelchblättern.

die letzten Organe der Blüte auftreten, noch sehr wenig mächtig sind. Es ist dieses Verhalten der Staubblätter im allgemeinen, wie wir noch sehen werden, und wie es andeutungsweise schon bei *V. gentianoides* hervortritt, bei Blüten mit längerer Blumenkronröhre gefunden worden. Auch das bei *V. longifolia* nicht allzu häufig auftretende fünfte Kelchblatt zeigte dieselbe Entwicklung wie bei *V. teucrium*.

Die Blütenentwicklung, der der Sektion *Hebe* angehörenden *V. Andersoni* schließt sich an die von *V. longifolia* an. Andere zu dieser Sektion gehörende Arten konnten nicht untersucht werden.

Veronica maritima, grandis.

Auch diese Arten gehören zu denen mit langer Blumenkronröhre aus der Verwandtschaft von *V. longifolia*. Die Ent-

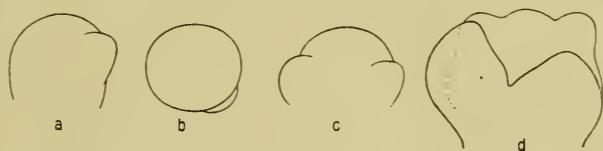


Abb. 19a bis d. Blütenprimordium von *V. maritima*. a und b: mit nur einem vorderen Kelchblatt von vorn und von oben gesehen. c: mit zwei vorderen Kelchblättern. d: etwas älteres Stadium, vordere Kelchblätter ungleich groß.

wicklung zeigt aber eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit im Kelch, die besonders bei *V. maritima* ausgeprägt ist. Hier geht die Kelchanlage nicht bei jeder Blüte auf dieselbe Art und Weise vor sich. Der Kelch kann entweder in ganz derselben Weise entstehen, wie bei den vorausgehenden Arten Abb. 19c oder aber so, daß von den vorderen Kelchblättern das eine früher auftritt, als das andere, so daß man auf ganz jungen Entwicklungszuständen nur ein einziges Kelchblatt vorfindet (Abb. 19a und b). Dieser dadurch bedingte Größenunterschied in den beiden Kelchblättern zeigt sich auch noch auf älteren Stadien (Abb. 19d), gleicht sich dann aber aus, da er bei der fertigen Blüte nicht mehr aufzufinden war. Auch die hinteren Kelchblätter zeigen manchmal, wenn auch seltener, eine Größen-differenz. Ob diese ebenfalls durch ungleichzeitiges Entstehen

hervorgerufen wird, oder durch Wachstumsunterschiede, konnte nicht festgestellt werden; ebenso sind die Antheren manchmal auf gewissen Entwicklungszuständen ungleich groß, so daß auf eine ungleichseitige Entwicklung der Blütenprimordien zu schließen sein dürfte. Bei weitem nicht so ausgeprägt fand sich eine ungleichzeitige Entwicklung der vorderen Kelchblätter bei *V. grandis*. Hier zeigt sich das eine Kelchblatt in der Entwicklung manchmal dem andern vorausgehend (Abb. 20); ich konnte jedoch nicht einwandfrei feststellen, ob dies ebenfalls auf einer ungleichzeitigen Anlage oder auf verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit beruht. Bei beiden Arten können aber auch die beiden vorderen Sepalen gleichzeitig entstehen, und zwar ist dies der häufigere Fall.

Veronica incana.

Die Entwicklung dieser ebenfalls zu den mit langer Blumen-



Abb. 20. Primordium von *V. grandis* mit ungleich großen vorderen Kelchblättern.

kronröhre gehörenden Arten aus der Verwandtschaft von *V. longifolia* ist wiederum ausgezeichnet durch das Verhalten des Kelches. An dem kugelige Blütenhöcker entstehen wieder die vorderen Kelchblätter zuerst, die sofort sehr stark wachsen und bedeutende Größe erreichen. Das Wachstum ist bei dieser Art in besonders auffallender Weise auf den vorderen Teil des Blütenprimordiums verlegt, und so erscheint auch das vordere Blumenblatt vor den

hinteren Kelchblättern wie bei *V. gentianoides* (Abb. 20, Taf. II). Die nun sich entwickelnden hinteren Kelchblätter sind daher sehr viel kleiner wie die vorderen (Abb. 21, Taf. II). Der starke Größenunterschied bleibt vorerst noch bestehen, gleicht sich aber dann später mehr aus, so daß im fertigen Zustand der Unterschied kein so großer mehr ist. Nun folgen die anderen Kronblätter, und dann, wenn diese ebenfalls schon ziemlich groß sind, die Antheren und zuletzt das Gynäceum. Charakteristisch ist das weitere Verhalten des Kelches gegenüber den übrigen Blütenwirteln. Der Kelch eilt im Wachstum den letzteren außerordentlich stark voran, so daß diese bald als kleine Teile in einer großen von den Kelchblättern gebildeten Hülle liegen (Abb. 22, Taf. II).

Veronica virginica.

Die Blumenkronen dieser zur Sektion »Leptandra« gehörenden Art sind ebenfalls mit langen Röhren versehen. Der Kelch ist stets pentasepal; Nuttall (1818, S. 7) sagt für die Gruppe Leptandra »calyx 5 parted«. Auch Rafinesque und Juel fanden dies. Juel (1891, S. 9). Merkwürdigerweise schreibt Bentham in De cand. Prodr. »Calyx saepissime 4-fidus«. Wir haben aber die Materialien aus einer



Abb. 21. Kelch von *V. virginica*.

ganzen Reihe von botanischen Gärten und von zahlreichen Herbarpflanzen studiert, und stets Pentasepalie festgestellt. Das 5. Kelchblatt ist im fertigen Zustand nahezu ebenso groß wie die beiden hinteren seitlichen Sepalen (s. Abb. 21).

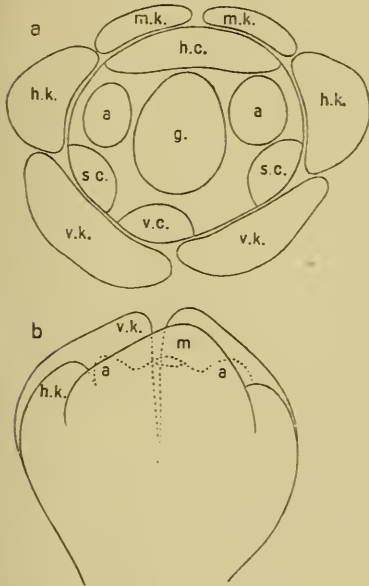


Abb. 22 a und b. a: Blütenprimordium von *V. virginica* mit sämtlichen Blütenphyllomen angelegt (zwei mediane Kelchblätter). b: entsprechende Blüte von hinten gesehen (Buchstabenerklärung s. I-II).

Zu den Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte wurden Exemplare des botanischen Gartens in Tübingen verwendet. In der Entwicklung sind die vorderen Kelchblätter auch hier wieder die zuerst erscheinenden Glieder. Nun folgt aber das mediane hintere Kelchblatt (Abb. 16, Taf. II) und erst hierauf, wenn auch zeitlich nur wenig später, bilden sich die beiden seitlichen hinteren Kelchblätter, wobei wieder eine ungleichzeitige Entstehung vorzuliegen scheint derart, daß das eine früher angelegt wird als das andere (Abb. 17, Taf. II), dies konnte

allerdings nicht sicher festgestellt werden, da kein Stadium gefunden wurde, bei dem nur das eine dieser beiden seitlichen Kelchblätter vorhanden gewesen wäre. Das mediane hintere Kelchblatt eilt

nun eine Zeit lang im Wachstum den beiden seitlichen voraus, so daß es zuerst deutlich größer ist wie diese (Abb. 18, Taf. II), und erst später wird es von ihnen eingeholt und ist dann im ausgewachsenen Zustand um ein geringes kleiner. Hier ist also in der Kelchentwicklung ganz auffallend ein großer Nachdruck auf die Hinterseite des Primordiums gelegt. (Vgl. Lehmann, 1918 [5]) und wir haben in *V. virginica* ein Extrem der Kelchentwicklung innerhalb der Gattung vor uns; als das andere Extrem in dieser Hinsicht könnte *V. incana* gelten.

Die Kronentwicklung bietet nichts Besonderes. Die Antheren erscheinen nach den Kronblättern und entwickeln sich am langsamsten von allen untersuchten Arten (Abb. 22 a und b).



Abb. 23. Kelch von *V. Paederota*.



Abb. 24. Primordium von *V. Paederota* mit vorderen und medianen Kelchblättern.

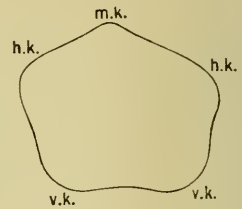


Abb. 25. Blütenprimordium von *V. Paederota* von oben gesehen.

Veronica (Paederota) Churchillii.

Die Krone der fertigen Blüte besitzt ebenfalls eine lange Blumenkronröhre und gleicht hierin den vorausgehenden Arten. Der Kelch besteht aber stets aus fünf Kelchblättern und zwar ist das fünfte median hinten stehende Kelchblatt ebenfalls kleiner wie die beiden seitlichen, die wiederum kleiner sind als die beiden vorderen Sepalen, also Verhältnisse, wie wir sie bei den meisten *Veronica*-arten ebenfalls fanden (s. Abb. 23). Der junge Blütenhöcker ist zuerst im Querschnitt elliptisch und nimmt auch die nach vorne zu abschüssige Gestalt an. Darauf entstehen auch hier zuerst die vorderen Kelchblätter und nun folgen hinteres und seitliche gleichzeitig nach, wobei aber das hintere eventuell etwas früher entstehen kann (Abb. 24). Hierauf entstehen die Kronblätter und zwar ebenfalls aufsteigend, dar-

auf folgen die Antheren und zuletzt das Gynäceum. Der Querschnitt des Primordiums zeigt im Laufe dieser Entwicklung an der Hinterseite eine immer größere Breitenzunahme (Abb. 25), auch wachsen die seitlichen Kelchblätter sehr schnell, so daß sie nach einiger Zeit größer sind als die vorderen Kelchblätter, (Abb. 23, Taf. II) und erst später überholen dann die vorderen Sepalen wieder die hinteren.

3. Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen.

Gesamtscheitel.

Die Teile der plastischen Masse des Vegetationspunktes, welche die abgegliederten Blütenanlagen von vornherein einnehmen, sind bei den einzelnen Arten ungemein verschieden. Während in dem einen Extrem (*V. fruticans*) die jungen Blütenanlagen gleich bei der Entstehung die Hälfte und mehr des Vegetationspunktes aufbrauchen, ist der in einer Blütenanlage aufgehende Teil des Vegetationspunktes im andern Extrem, beispielsweise bei *V. longifolia* verschwindend klein (Abb. 16). Dazwischen liegen alle Übergänge (vgl. die Bilder für *Tournefortii*, *syriaca* und *Beccabunga*). Die Folge von diesem wechselweisen Verhalten ist die Tatsache, daß im ersten Extrem nur wenige Blütenanlagen gleichzeitig miteinander im Wachstum begriffen sind, im letzten Extrem dagegen sehr viele. Diese weitgehenden Verschiedenheiten bei der Abgliederung der Knospenanlagen vom Vegetationspunkt sind von Interesse, wenn wir sie mit einigen neuerlichen Untersuchungen Schuepp's (1917) vergleichen. Dieser Autor hat die vegetativen Vegetationspunkte einer größeren Anzahl von Pflanzen daraufhin untersucht, den wievielten Teil seines Materials ein Vegetationspunkt jeweils an das junge Sproßglied verliert. Er unterscheidet als Extreme den *Elodea*-Typus, wo jeweils nur $\frac{1}{10}$, den *Mesembryanthemum*-Typ, wo jeweils $\frac{9}{10}$ des Materials in der jungen Anlage aufgehen. Wir können hier im reproduktiven Vegetationspunkt einer Gattung ähnliche, wenn auch nicht ganz soweit gehende Extreme unterscheiden.

Betrachten wir weiterhin die gegenseitige Lage von Gesamtscheitel und Scheitel der jungen Knospen, so ist diese

ebenfalls wieder und wohl in Verbindung mit den eben besprochenen Verhältnissen Verschiedenheiten unterworfen. Wir sehen in den meisten der untersuchten Fälle den Gesamtscheitel die jüngsten wie die ältesten Blütenanlagen überragen. Besonders instruktiv zeigt sich das bei *V. longifolia* und Verwandten, bei *Beccabunga* und anderen. Ganz anders aber liegen die Verhältnisse wiederum bei *V. fruticans*. Hier überragen die jungen Knospen gar bald den Vegetationspunkt und während sich sonst erst die späteren Deckblätter über den Vegetationspunkt legen, krümmt sich hier schon das zweite Deckblatt über den Gesamtscheitel hinüber.

Blütenprimordium-Gesamtbild.

Die Blütenprimordien selbst finden wir, zunächst von oben



Abb. 26. Blütenprimordium von *V. Beccabunga* im Medianschnitt.

betrachtet, annähernd kreisrund bis elliptisch. Im letzteren Falle liegt die größte Achse in der Transversale. Die Länge dieser großen Achse schwankt sowohl von Art zu Art, als auch innerhalb derselben Art, so besitzt z. B. *V. hederifolia* eine verhältnismäßig lange Achse, während bei *V. syriaca* der Querschnitt des Primordiums nur wenig von der Kreisform abweicht. Irgendwelche Beziehungen in dieser Hinsicht zu der Gestalt der fertigen Blüte festzustellen, ist mir nicht gelungen. Von einer schlüsselförmigen Vertiefung des Blütenbodens zur Zeit

der Kelchanlage, wie Schumann (S. 424) dies annimmt, habe ich nie etwas gesehen: das Primordium stellt um diese Zeit einen kugeligen Höcker dar, an dessen Grunde die Sepalen abgegliedert werden. Seitlich betrachtet hat das Primordium zunächst eine gleichmäßig gewölbte Gestalt. Dieselbe geht nach und nach in eine dem Deckblatt zugeneigte abschüssige Wölbung über, so daß man im Medianschnitt das folgende Bild bekommt (s. Abb. 26). Bei manchen Arten ist die Neigung größer, bei manchen weniger groß, auch hier natürlich mit Varianten innerhalb der Species. Die Erscheinung der Zygomorphie ist also bereits in der Gestalt des Primordiums ausgeprägt, eine Tatsache, auf die Schumann großen Nachdruck legt; er schreibt

darüber S. 394: »Wie ich schon bei einer früheren Gelegenheit auseinandergesetzt habe, liegt der wesentlichste Faktor, welcher die Entstehung zygomorpher Blüten bedingt, darin, daß der Blütenboden abschüssig wird. (Nur in der Achsel eines Blattes werden diejenigen Bedingungen geboten, welche einen abschüssigen Vegetationskegel zu Wege bringen.)« Einen direkten Zusammenhang zwischen der Größe der Abschüssigkeit und dem Grad der Zygomorphie konnte ich nicht feststellen.

Kelchentstehung.

Betrachten wir zunächst die Entstehung des vierblättrigen Kelches. In der Mehrzahl der Fälle war eine zeitlich mehr oder weniger stark schwankende Differenz im Auftreten von vorderen und hinteren Kelchblättern zu beobachten, derart, daß die vorderen deutlich vor den hinteren zur Anlage kommen. Die zwischenliegende Zeit war eine verschieden große. Den größten Unterschied zeigte *V. incana*, an die sich dann *V. gentianoides*, *spicata* u. a. anschließen. Im Gegensatz dazu ist eine zeitliche Differenz im Auftreten des vorderen und hinteren Sepalenpaares kaum festzustellen bei *V. hederifolia* und *syriaca*. Die zahlreichen Zwischenglieder sind aus den Einzeldarstellungen zu entnehmen.

Nicht unerheblich kompliziert wird die Anlage des Kelches durch das Auftreten des fünften Kelchblattes, welches zeitlich in sehr verschiedenem Verhältnis zu den anderen Kelchblättern entstehen kann. Auf die nähere Beschreibung dieser Entstehung werden wir aber später im Zusammenhang noch zurückkommen.

Kronblattentstehung.

Das Entstehen der Kronblätter wurde ganz allgemein als aufsteigend gefunden; vgl. auch Noll, Payer und Muth. Auch hier aber ist der Unterschied der zeitlichen Aufeinanderfolge vom vorderen und hinteren Kronblatt verschieden stark ausgeprägt. Die beiden seitlichen Kronblätter erscheinen stets zwischen vorderem und hinterem Kronblatt. Die Kronblätter sind gleich nach ihrer Anlage durch eine zusammenhängende Gewebeschicht miteinander verbunden. Die Kronröhre entsteht erst sehr spät, zum Teil kurz vor dem Aufblühen, wie dies

schon Noll festgestellt hat. Wenn Spaltungen in den Kronblättern auftreten, so sind diese schon gleich bei der Entstehung zu beobachten.

Staubblätter und Fruchtknoten.

Die Antheren und Carpelle entstehen stets unter sich gleichzeitig. Irgendwelche Besonderheiten sind hierbei nicht zu bemerken; mehr als zwei Antheren konnten in der Entwicklung nicht beobachtet werden, da diese Fälle verhältnismäßig selten sind.

Zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Blütenwirtel.

In der zeitlichen Aufeinanderfolge der Blütenglieder der verschiedenen Wirtel läßt sich die allergrößte Mannigfaltigkeit feststellen. Die regelmäßige Aufeinanderfolge der einzelnen Wirtel, welche bisher in der Literatur für *V. speciosa* und *longifolia* festgestellt wurde, ist keineswegs die einzige realisierte Möglichkeit. Die Einzeldarstellungen haben erkennen lassen, wie verschiedenartig die zeitliche Aufeinanderfolge der Glieder der einzelnen Wirtel bei verschiedenen Arten sein kann. Es sei hier außerdem nochmals auf einige Punkte verwiesen. Ganz besonders schwankend wurde das Verhältnis des Auftretens der Antheren zu den übrigen Blütenphyllomen gefunden. Als das eine Extrem in dieser Hinsicht wäre *V. hederifolia* zu nennen, bei welcher Art die Antheren die sich zuerst entwickelnden Glieder der Blüte darstellen, die dann auch weiterhin durch ein sehr starkes Wachstum ausgezeichnet sind; als das andere Extrem wäre *V. longifolia* oder *V. virginica* zu nennen, bei welchen die Antheren nach den Blumenblättern entstehen und nur als kleine Höcker innerhalb der Blütenhülle liegen. Eine allgemein starke Usurpation des Raumes am Blütenprimordium durch die Staubblätter, wie dies Schumann (S. 487) auch für *Veronica* annehmen will, ist also nicht vorhanden. Je früher die Antheren entstehen, einen desto größeren Raum nehmen sie in der Blüte in Anspruch, so daß man etwa bei *Veronica hederifolia* mit Schumann übereinstimmen könnte, wenn er sagt, die Mächtigkeit der beiden Antheren lasse die

Entwicklung weiterer Staubblätter nicht zu. Ganz anders verhält sich dies aber z. B. bei *V. virginica*; hier beanspruchen die beiden Antheren so wenig Raum des Blütenbodens, daß für weitere Anlagen noch genügend Platz vorhanden wäre (Abb. 22a), wie auch schon Muth für *V. longifolia* festgestellt hat. Im allgemeinen war die Regel zu erkennen, daß die Antheren bei langröhrigen Blumenkronen relativ spät, bei Kronen mit kurzer bis nahezu fehlender Blumenkronröhre relativ früh auftraten. Dies ist nicht ohne Bedeutung, da die Länge der Blumenkronröhre von systematisch besonderer Wichtigkeit ist. Vielleicht läßt sich später auf quantitativem Wege diese Beziehung noch schärfer herausarbeiten.

III. Untersuchungen über die inneren Bedingungen der Blütengestaltung der Gattung *Veronica*.

In einem weiteren Teile wollen wir nun noch versuchen, unsere entwicklungsgeschichtlichen Befunde in Verbindung zu setzen mit mancherlei Daten, welche über Morphologie und Variabilität sowie Vererbung der Veronicablüte bekannt geworden sind, um dadurch nach Möglichkeit die inneren Bedingungen, welche die Blütengestaltung von *Veronica* beherrschen, weiter zu zerlegen.

Die wichtigste Rolle beim Zustandekommen der für *Veronica* eigentümlichen Blütengestaltung spielt, wie überhaupt in der Familie der Scrophulariaceen und deren Verwandten, das Zustandekommen der Zygomorphie mit dem im Bunde in erster Linie die Reduktion des median hinteren Kelchblattes, der zwei hinteren Blumenblätter und offenbar auch der Staub- und Fruchtblätter steht.

1. Das Zustandekommen von Zygomorphie und der Reduktionen im Kelch.

Am Zustandekommen der Zygomorphie der Veronicablüte hat zunächst die Reduktion des hinteren Kelchblattes einen hervorragenden Anteil. Mit der phylogenetischen Bedeutung dieser Reduktion, dem Übergang von der Pentasepalie zur Tetrasepalie in der Gattung *Veronica* hat sich in neuerer Zeit

besonders eingehend Lehmann beschäftigt (1914, 1918 [5]). Wir werden an dessen Untersuchungen hier anzuknüpfen haben. Vorerst müssen wir aber zu diesem Zweck auf die Untersuchungen einiger früherer Autoren eingehen.

Schon im Jahre 1826 hat Duvau, dessen Ausführungen aber bis heute ganz in Vergessenheit geraten sind, auf das verschiedenartige Verhalten des Kelches bei *Veronica* hingewiesen. Er sagt (S. 172): »Le calice des *Véroniques* est de forme très variable. Il se compose de quatre et quelquefois 5 sépales réunis à leur base, souvent inégaux. . . Jusqu'à présent, cet organe assez homogène dans la première section, ne m' a offert que des caractères d' espèces, ou tout au plus, de groupes comme celui de *V. latifolia*, *austriaca*, *prostrata* etc. et celui des *Buxbaumii*, *agrestis*, *arvensis*, *verna*, *biloba* etc.« Duvau zeigt also, wie im Bau des Kelches von *Veronica* ein Hin- und Herschwanken zwischen den verschiedenen Zahlen 4 und 5 zu beobachten ist.

Besonders bemerkenswert ist dann später in erster Linie die bekannte Stelle in Eichlers Blütendiagrammen (I, 1875, S. 209). Dort heißt es: »Der Kelch der *Scrophulariaceen* ist dem Typus nach allerwärts fünfzählig, mit dem genetisch 2. Teile der Abstammungsachse zugekehrt. Doch schwindet dieses 2. Glied nicht selten. Bei manchen Arten von *Pedicularis* und *Veronica* (z. B. *V. latifolia*) noch als kleines Zähnchen wahrnehmbar, wird es bei anderen Arten dieser Gattungen spurlos unterdrückt. Die diagonale Kelchstellung jedoch . . . lassen das wahre Verhalten ebenso bestimmt erkennen, als wenn das unterdrückte Blättchen noch wahrnehmbar wäre. Hätten wir einen wirklich vier-, d. h. $2 + 2$ zähligen Kelch, so müßten 2 von dessen Teilen median, 2 quer fallen.«

In scharfen Gegensatz zu Eichlers Ausführungen stellt sich Schumann. Ich führe dazu die folgenden Äußerungen an: »Der unpaare Kelchzipfel kommt bei *Veronica* in den meisten Fällen nicht, bei *Melampyrum* aber überhaupt nicht zur Entwicklung; erscheint er nur ausnahmsweise bei der ersten Gattung, so mußte man aller Erfahrung nach schließen, daß er als das letzte auch eine von den oberen beiden Kelchabschnitten beiderseits gedeckte innere Stellung haben dürfte. Wenn ihm also Eichler in seinem Diagramm von *Veronica* (Abb. 119 D) eine

äußere Stellung gab, so geschah dies nur zugunsten einer Theorie, nicht aber auf Grund von Schlüssen, die aus wirklichen Beobachtungen gewonnen waren.« Und weiter findet sich auf Seite 493 folgende Stelle: »Ich habe oben den Bauplan der Scrophulariaceen genauer beleuchtet und gezeigt, daß es genug Blüten in dieser Familie gibt, welche dem Bauplan oder Typus nur noch in sehr bescheidenem Maße entsprechen, endlich existieren einige wie *Calceolaria* und *Veronica*, die bis auf den Bau des Fruchtknotens überhaupt kein Merkmal des Bauplans mehr aufweisen.«

Umgekehrt bekennt sich wieder Muth (S. 283) durchaus zu den Anschauungen Eichlers, wenn er sagt: »Verfasser dieser Zeilen muß bekennen, daß er, je länger er sich mit dem Studium der Entwicklung der Blüte der Scrophulariaceen beschäftigt und je öfter er die jungen Stadien miteinander verglichen hat, um so mehr Eichler darin beipflichten mußte, daß bei den Scrophulariaceen ein einheitlicher Bauplan zugrunde liegt. Was nun gerade die Gattung *Veronica* betrifft, so läßt uns z. B. das bei *V. longifolia* häufige Auftreten von fünf Kelchblättern, fünf Blumenblättern, drei und mehr Staubgefäßen vermuten, daß auch die Veronicablüte auf das gemeinsame fünfzählige Scrophulariaceen-Diagramm zurückzuführen ist.«

Ganz auf dem Boden dieser Anschauung steht dann aber weiter auch Juel. In seinen Studien über die Veronicablüten, die uns schon mehrfach beschäftigt haben, betont auch er die teils Vier-, teils Fünfblättrigkeit der Veronicakelche und führt dazu eine Reihe weiterer, teils fast vergessener älterer Angaben über Pentasepalie in Veronicakelchen auf, und beschreibt selbst bisher noch nicht Bekanntes. Sodann verfolgt er vor allem den Gefäßbündelverlauf im Kelch, wobei er bei anscheinend rein vierblättrigen Kelchen Rudimente der zuleitenden Gefäßbündelstränge auffindet. Wenn er aber für *V. chamaedrys*, die er stets vierblättrig findet, aus dem Fehlen eines solchen Rudimentes auf völligen Verlust der Fähigkeit fünfblättrige Kelche auszubilden, schließt, so muß dies ein Irrtum sein, denn Deceek (1874) und Camus (1886) sahen auch in dieser Art mehrfach Pentasepalie. Auch wir haben zwar, wie Juel, *V. chamaedrys* fast stets mit nur vier Kelchblättern gefunden, in einem

Falle wurde aber doch auch Pentasepalie angetroffen; es dürfte eben auch hier pentasepale und tetrasepale Rassen geben.

Die Kenntnis der Zahl der Arten mit fünfblättrigen Kelchen ist schließlich durch Lehmann noch erweitert worden (1909, 1914, 1918), so daß heute kaum ein Verwandtschaftskreis innerhalb der Gattung *Veronica* bekannt ist, in dem nicht pentasepale Arten oder Rassen aufgefunden worden wären.

Vor allem aber konnte Lehmann zeigen, wie zwischen Pentasepalie und Tetrasepalie eine Reihe von Übergängen zwischen-rassenartig auftreten, so daß also Pentasepalie und Tetrasepalie in reiner Form durch Übergänge verbunden sind, in denen beide Formen in verschiedenem Prozentgehalt nebeneinander vorkommen.

Hiernach ist zunächst nicht mehr daran zu zweifeln, daß der Kelch in der ganzen Gattung *Veronica* zwischen dem Typus der Vier- und Fünfblättrigkeit hin- und herschwankt, daß der Übergang von dem einen in den andern Typus ein komplexer Vorgang ist, dessen Zerlegung teils durch die Zwischenrassen angebahnt wurde, zum Teil aber noch weiterer Aufklärung bedarf. Durch meine Untersuchungen konnten hierfür insbesondere nach zwei Richtungen weitere Fortschritte erzielt werden. Einmal konnten Verschiedenheiten in der Entwicklungsgeschichte festgestellt werden, zum anderen waren es Größendifferenzen, welche aufgefunden wurden.

2. Entwicklungsgeschichte und Größe des hinteren Kelchblattes.

Wie aus den obigen Einzeldarstellungen hervorgeht, entsteht das hintere Kelchblatt im Vergleich zu den übrigen Kelchblättern und den anderen Blütenphyllomen zu sehr verschiedenen Zeiten. Wir sehen zunächst bei *Leptandra* das hintere Kelchblatt nach den zwei vorderen als drittes auftreten; es folgen die beiden seitlichen relativ schnell darauf, doch bleibt das hintere noch im Wachstum eine Zeitlang gefördert, so daß es an Größe die beiden seitlichen vorerst überragt. Erst nach und nach überholen die beiden seitlichen Kelchblätter das hintere, welches im fertigen Kelch schließlich wenig kleiner ist als diese. Hier bei *Leptandra* liegt also ein besonderer Nach-

druck der Kelchentwicklung auf der Hinterseite des Blütenprimordiums und *Leptandra* schließt sich insofern an andere *Scrophulariaceen* (*Linaria*, *Digitalis*) an (vgl. dazu Lehmann 1918), ein phylogenetischer Anschluß, welchen Juel auch aus anderen Gründen für *Veronica* sucht (1891, S. 18).

Ähnlich, wenn auch nicht so ausgeprägt in der frühzeitigen Entwicklung des hinteren Kelchblattes liegen die Verhältnisse bei *Paederota*, deren Herleitung von Juel in ähnlicher Weise versucht wird.

Betrachten wir dann zunächst das andere Extrem in der Entstehung des hinteren Kelchblattes bei *Veronica*, so sehen wir in *V. ponae* diejenige Art, die das am weitesten reduzierte fünfte Kelchblatt aufweist, das häufig nur noch bei mikroskopischer Untersuchung zu erkennen war, und oft nur noch eine Ausbuchtung der Zellen des Zwischenraumes zwischen den beiden hinteren Kelchblättern darstellte. Unterblieb auch diese Ausbuchtung vollends, so ließ doch der breite Raum zwischen der Basis der beiden Kelchblätter, der häufig im entwickelten Kelch zu beobachten war, erkennen, daß hier die Anlage des fünften Kelchblattes vorbereitet worden war, dessen Ausbildung aber dann nicht erfolgt ist. Die Entwicklung dieses Kelchblattrudimentes beginnt, wie zu erwarten war, sehr spät, wenn die gesamten Blütenteile schon weit im Wachstum vorgeschritten sind.

Zwischen diesen beiden Extremen finden sich zahlreiche Zwischenglieder, von denen hier beispielsweise nochmals genannt seien die Gruppe um *Teucrium*, bei denen das fünfte Kelchblatt sich noch in die Entwicklung der anderen Blütenteile einschleibt, die pentasepale Rasse von *Veronica Tournefortii* (*tubingensis*), die aber bereits den Übergang zu *V. virginica* bildet, da hier das fünfte Kelchblatt zwischen einer Stelle als fünftes und drittes Organ der Blüte schwankt, ebenso *V. fruticans*, auf deren Besonderheiten wir gleich noch näher zu sprechen kommen werden.

Wie sich dann das fünfte Kelchblatt im Verhältnis zu den übrigen Blütenphyllomen im einzelnen immer wechselnd einschleibt, soll hier nicht nochmals erörtert werden. Ich verweise dazu auf die Einzeldarstellungen. Aus den gesamten ent-

wicklungsgeschichtlichen Ergebnissen geht aber hervor, wie zweifellos das Zusammenwirken von verschiedenerlei Faktoren das Hervortreten des hinteren Kelchblattes beeinflußt.

Besonders deutlich wird dies in dem Fall von *V. fruticans*. Wir sahen hier zwei Rassen, von denen die eine (Rasse I) das fünfte Kelchblatt noch verhältnismäßig groß anlegte, die andere (Rasse II) dagegen nur noch ein sehr kleines Läppchen ausbildete. Während das große Kelchblatt von Rasse I spät angelegt wurde, begann das kleine von Rasse II schon sehr früh seine Entwicklung. Es ist dies insofern noch besonders außer gewöhnlich, als wir im allgemeinen finden, daß die endgültige Größe ungefähr der Zeit der Anlage entspricht, d. h. je größer das fünfte Kelchblatt im Vergleich zu den anderen Kelchblättern ist, desto früher wird es auch angelegt; auch, sonst ist dies ja gewöhnlich der Fall, vgl. z. B. Göbel (1884, S. 186). Wenn nun hier das Verhalten ein gerade umgekehrtes ist, das später sehr klein bleibende Kelchblatt sehr früh angelegt wird, so läßt das doch kaum eine andere Auslegung zu, als daß Zeit der Anlage und endgültige Größe, die sonst parallel gehen, von verschiedenen Faktoren beeinflußt werden, deren wechselweise Kombinationen zu der hier betrachteten auffallenden Erscheinung führt.

Nicht ganz ohne Interesse ist in diesem Zusammenhang auch, daß Juel für seine vierblättrige *V. alpina* angibt, daß im Kelch noch Reste der Gefäßbündelstränge des fünften Kelchblattes vorhanden sind.

Ganz entsprechende Differenzen beschreibt Juel (S. 11) wohl auch für *V. bellidioides*. Er sagt: »Bei *Veronica bellidioides* habe ich teils Blumen mit einem wohl ausgebildeten fünften Kelchblatt gesehen, teils mit einem bemerkbaren Rudiment dieses Blattes, teils mit nur vierblättrigem Kelch.« Ob die Verschiedenheiten auf verschiedene Individuen oder gar Rassen verteilt waren, gibt Juel nicht an. Bei unserem Material war nicht zweifelhaft, daß die eine Form des hinteren Kelchblattes nur in der einen, die andere nur in der anderen Rasse auftrat.

Eingehend wurden dann die Größenverhältnisse der fünften Kelchblätter bei den von Lehmann untersuchten Rassen von

V. Tournefortii und deren Bastarden studiert, was zu bemerkenswerten Ergebnissen führte.

Lehmann (1918 [5]) hatte verschiedene Unterarten von V. Tournefortii beschrieben, welche sich teilweise auch durch den Gehalt an pentasepalen Kelchen voneinander unterscheiden. Es kamen drei Sorten zu näherer Untersuchung. So besaß die V. tubingensis 92—98% pentasepale Kelche, V. Aschersoniana in der zu der in Frage kommenden Kreuzung benützten Rasse zirka 10% pentasepale Kelche, V. Corrensiana 1 bis 2% pentasepale Kelche. Bei der Kreuzung zwischen V. tubingensis und Aschersoniana dominierte in F_1 die Vierblättrigkeit, und auch in F_2 spalteten nur wenig höher prozentige Formen heraus. In der Kreuzung V. tubingensis und Corrensiana dominierte die Fünfblättrigkeit, in F_2 spaltete die Fünfblättrigkeit zum Teil heraus. Es fiel nun zunächst auf, daß die fünften Kelchblätter von V. tubingensis größer waren als die fünften Kelchblätter von V. Aschersoniana und Corrensiana. Eine eingehende Messung, welche nur bei tubingensis und Aschersoniana angestellt wurde, bestätigte den Augenschein in weitgehendem Maße. Es wurden zunächst von beiden Eltern und den Bastarden eine größere Anzahl Kelchblätter gemessen, und zwar wurde stets das mediane fünfte Kelchblatt und eines der beiden seitlichen hinteren Kelchblätter gemessen, und festgestellt, wievielmals dieses seitliche Kelchblatt länger und breiter war, als das fünfte Kelchblatt. Das Ergebnis zeigt folgende Tabelle:

	Längenverhältnis vom medianen zum seitlichen Kelchblatt						Breitenverhältnis vom medianen zum seitlichen Kelchblatt									
	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-5	Mittelwert	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-4,5	4,5-5	5-7	Mittelwert
V. tubingensis	58	6	—	—	—	1,25	43	18	3	—	—	—	—	—	—	1,35
V. Aschersoniana	9	33	13	5	4	1,95	6	10	16	12	4	3	3	6	4	2,90
Bastarde	1935	8	5	3	1	—	1,7	3	4	4	3	2	—	—	—	2,3
	1936	5	11	2	—	—	1,6	2	8	6	2	—	—	—	—	1,99
	1937	6	9	3	—	—	1,58	3	4	5	4	1	—	—	—	2,26
	1938	9	7	3	—	—	1,56	5	6	2	2	3	1	—	1	2,1

Die Durchschnittswerte sollen nochmals übersichtlich zusammengestellt werden:

	Längen- ver- hältnis	Breiten- ver- hältnis
<i>V. tubingensis</i>	1,25	1,35
<i>V. Aschersoniana</i>	1,95	2,90
Bastarde	1935	1,70
	1936	1,60
	1937	1,58
	1938	1,56
Durchschnitt der Bastarde	1,61	2,10

Aus den Zahlen ist zu entnehmen, daß die pentasepale arme Rasse kleine, die pentasepale reiche Rasse große fünfte Kelchblätter besitzt, und daß in F_1 und F_2 die Größe der fünften Kelchblätter intermediär ist. Das ist um so auffallender, als das Prozentverhältnis der fünften Kelchblätter in F_1 und F_2 nicht intermediär ist, sondern im Gegenteil den armen Elter *Aschersoniana* nahezu gleicht. Dieses Ergebnis weist wiederum besonders deutlich darauf hin, wie mancherlei Faktoren bei dem Auftreten des fünften Kelchblattes eine Rolle spielen dürften, eine Tatsache, die uns ja auch schon bei Betrachtung des fünften Kelchblattes von *V. fruticans* begegnet ist. Hier im Zusammenhang mit den Vererbungsuntersuchungen von *V. Tournefortii* ist dieser Befund aber von besonderer Wichtigkeit. Die eigentümlichen wechselnden Dominanzverhältnisse der Pentasepalie werden auf diese Weise immerhin dem Bereich einer morphologisch-entwicklungsmechanischen Erklärung näher gebracht, indem der Übergang von der Vierblättrigkeit zur Fünfblättrigkeit auch morphologisch als komplexer Vorgang erscheint, und somit für den anfänglich scheinbar einheitlichen Übergang von der Fünf- zur Vierblättrigkeit mehr Faktoren, die natürlich in ihrem gegenseitigen Dominanzverhältnis wechselnd sein können, verantwortlich zu machen sind.

3. Die Blumenkrone.

Auch in der Blumenkrone bietet ja die Gattung *Veronica* die mannigfaltigsten Anhaltspunkte zur Beobachtung des Überganges von der radiären zur bilateralen Symmetrie. Am ein-

fachsten ist der Sachverhalt dargestellt im Anschluß an Eichlers Blütendiagramme. Eichler sagt daselbst bei Gelegenheit der Besprechung der Blüte (S. 220): »Die Corolle (der Scrophulariaceen) ist allgemein fünfzählig, wenigstens dem Typus nach, durch Verschmelzung der beiden oberen Glieder wird sie jedoch nicht selten scheinbar vierzählig (Veronica). Ihre Teile stehen im letzteren Falle quermedian, der obere zeigt sich dabei gewöhnlich breiter, zuweilen ausgerandet oder zweispaltig und läßt hierdurch die Zusammensetzung aus zwei Blättchen erkennen. Aber auch da, wo er den übrigen nahezu oder ganz gleichgestaltet ist, macht die Stellung die Annahme einer Zusammensetzung notwendig.«

Nach der Eichlerschen Darstellung steht also die Krone der Veronicae in der Regel in der Mitte zwischen Vier- und Fünfzähligkeit im Gegensatz zum Kelch, wo in der Regel entweder Vier- oder Fünfzahl vorhanden ist, die Übergangsbildungen aber zurücktreten. Im Prinzip ganz dasselbe findet sich bei Celakovsky (1894, S. 36).

Noch viel näher studiert aber wurde die Krone schon im Jahre 1826 durch Duvau in seiner schon bei Gelegenheit der Kelchbesprechung erwähnten, aber später, wie dort schon gesagt, seither ganz unberücksichtigten Arbeit.

Duvau zeigt, daß das hintere Kronblatt von Veronica, anatomisch betrachtet, verschieden beschaffen sein kann. Es kann einmal seine Genese aus zwei Einzelblättern durch zwei gesondert eintretende Gefäßbündeläste noch dokumentieren; in anderen Fällen tritt nur noch ein Gefäßbündelstrang ins Kronblatt ein. Die Krone ist dann typisch vierzählig geworden. Die Untersuchungen Duvaus wurden an zahlreichen Arten ausgeführt, ich verweise auf das Original. Auf die Untersuchungen Duvaus kommt dann Moquin-Tandon in einer Diskussion der französischen botanischen Gesellschaft im Gefolge eines Vortrags von Duchartre (1855, S. 355) zurück und bestätigt dieselben. Chatin dagegen sucht diese Theorie auf Grund dessen zu widerlegen, daß er bei seinen entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen niemals zwei Höcker für das hintere Kronblatt gefunden habe.

Noll in seiner Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte kommt weder auf Duvau noch auf Chatin zurück. Auch

sonst scheint Duvau vollkommen vergessen zu sein, wengleich das gleiche Problem, wie wir sofort sehen werden, unterdessen mehrfach eingehend erörtert wurde; sagt doch Goebel (1884, S. 291): »Es ist möglich, daß hier die Oberlippe schon von Anfang an als ein Blatt erscheint, wenigstens ist es so bei Veronica, wo im fertigen Zustande (abgesehen von dem bei manchen Arten vorhandenem fünften Kelchblatt) nur die bedeutende Größe des einen Blumenblattes darauf hindeutet, daß es eigentlich als Ersatz für zwei zu betrachten ist«. Und weiter Velenovsky (1910, III, S. 870): »Durch die Verwachsung von zwei Kronblattzipfeln entstand die einfache Oberlippe bei der Gattung Veronica. Hier verweist kein Umstand auf diese Verwachsung. Aber es kommen häufig Blüten dieser Gattung vor, welche faktisch die Oberlippe der Krone in zwei Zipfel geteilt zeigen«. Juel (1891) stellt im Prinzip ganz dasselbe wie Duvau von neuem fest, ohne letzteren zu kennen. Dabei wird indessen eine noch größere Anzahl von Veronicae studiert und eingehender als von Duvau auf die Wichtigkeit dieses Merkmals zur Gruppenbildung innerhalb der Gattung hingewiesen; zahlreiche Abbildungen illustrieren das Ganze. Schon Juel teilt aber für einige Arten mit, daß teils zwei, teils nur ein Nerv in das hintere Kronblatt eintritt, so daß also die ganze Krone dann teils fünf-, teils viernervig, oder aber der Anlage nach teils fünf-, teils vierblättrig ist. Wir würden also dann abermals eine weitere Zerlegung des Übergangs von radiärer zu bilateraler Symmetrie in einer zwischenrassenartigen Form vor uns haben. Ich war ursprünglich, ohne die anmerkungsweise gegebenen Daten Juels nach dieser Richtung beachtet zu haben (vgl. auch Lehmann 1918), zu demselben Ergebnis gekommen. So fand ich bei *Veronica teucrium* in einem Falle unter 28 studierten Kronen 19 Kronen mit hinten zwei, und neun Kronen mit hinten einem Nervenstamm. Mehr Blumenkronen konnte ich an der betreffenden Rasse nicht studieren, da sie zu damaliger Zeit am Verblühen war. Bei einer von einem anderen Standort stammenden *V. teucrium* waren alle Kronen stets mit hinten zwei Nervenstämmen.

Ähnlich lagen die Verhältnisse bei einer Rasse von *V. longifolia*. Von 72 Kronen mit fünfblättrigem Kelch hatten 47 einen

Nervenstamm und 25 zwei Nervenstämme im hinteren Kronblatt, dagegen wurde bei 220 Kronen mit vierblättrigem Kelch stets nur ein Nervenstamm gefunden. Näher werden wir diese Fälle noch bei Betrachtung der Korrelationen beschreiben. Von *V. syriaca* sind zwei Rassen zur Untersuchung gelangt, bei der einen Rasse, die eine blaue Krone besaß, wurde nur ein Nervenstamm im hinteren Kronblatt gefunden, bei der anderen mit weißer Blumenkrone traten sowohl zwei als ein Nervenstamm auf.

So sehen wir also schon in der normal vierzähligen Veronicablumenkrone ein Schwanken vom Typus der Vier- zu dem der Fünzfähligkeit.

Sehr häufig finden wir nun aber auch das hintere Kronblatt geteilt, so daß fünf Kronblätter zustande kommen. Durchaus fünfzählige Blumenkronen mit wirklich geteiltem hinterem Petalum finden wir ja allerdings als Artcharakter nur bei einigen wenigen neuseeländischen Veronicae (vgl. Wettstein in Englers Pflanzenfamilien). Schon Duvau (1826, S. 169) hatte aber dann darauf hingewiesen, daß bei verschiedenen Veronicaarten das obere Kronblatt gelegentlich geteilt ist, und im Laufe der Jahre machen dann zahlreiche Forscher bei verschiedenen Veronicaarten darauf aufmerksam. Es ist aber kaum zu bezweifeln, daß diese fünfblättrigen Kronen mit zwei hinteren Petalen den eigentlichen Ausdruck des normalen Scrophulariaceentypus darstellen.

War nun aber beim Kelch bisher nur ausnahmsweise ein vorderes Kelchblatt aufgefunden worden, noch seltener aber Spaltungen der seitlichen Sepalen, so liegen die Verhältnisse bei der Blumenkrone ganz anders. Vor allem wurde hier eine Verdoppelung des vorderen Kronblattes recht häufig gefunden; außerdem aber auch Spaltungen und Veränderungen in der Korolle in den verschiedensten anderen Richtungen und bei den verschiedensten Arten beschrieben (vgl. dazu Penzig 1890, Lehmann 1909, Bateson und Pertz 1898, Klebs 1906, S. 143).

Nach den Vererbungs- und Korrelationsversuchen von Lehmann ist aber kein Zweifel, daß die Verdoppelung des hinteren Kronblattes und die übrigen Varianten auf verschiedener geno-

typischer Grundlage beruhen und auch mit den mannigfachen Formen der Pentasepalie in verschiedener korrelativer Verknüpfung stehen; auf letztere werden wir gleich noch zurückzukommen haben.

Über die Variabilitätsverhältnisse in *Andröceum* und *Gynäceum* liegen vorläufig keine neueren Untersuchungen vor. Wir wollen deshalb die Einzelbeobachtungen auf diesem Gebiet aus früherer Zeit hier auch nicht heranziehen.

6. Korrelationen.

Bei den zahlreichen in den verschiedenen Blütenwirteln auftretenden Varianten in der Anzahl der einzelnen Glieder lag es nahe, die Frage des gegenseitigen Verhaltens beim Auftreten dieser Varianten näher zu untersuchen. Im allgemeinen wird angenommen, daß Varianten in aufeinanderfolgenden Blütenwirteln gleichartig, also in Korrelation zueinander, entstehen, wenngleich mancherlei Abweichungen von dieser Regel beobachtet wurden (vgl. Lehmann 1918, S. 24 ff.). Wie dann auch weiterhin aus Lehmanns Untersuchungen sowohl an *V. Tournefortii* wie *syriaca* hervorgeht, kann von einer vollen Abhängigkeit, also absoluten Korrelation zwischen den Varianten in den einzelnen Blütenblattkreisen keine Rede sein. Wir wollen dieses Verhalten der verschiedenen Blütenblattkreise nunmehr im einzelnen studieren.

Fruchtblattkreis.

Die Variationen der Anzahl der Fruchtblätter bei *Veronica* sind nicht gerade häufig. Immerhin tritt bei verschiedenen Arten gelegentliche Vermehrung der Fruchtblätter auf (vgl. Penzig). Über den Zusammenhang dieser relativ seltenen Variationen mit solchen in anderen Wirteln liegen keine statistischen Angaben vor. Bei *V. opaca* hat Lehmann eine Rasse mit sehr zahlreichen mehrkarpelligen *Gynäceen* als plurikarpellat beschrieben. Trotz des manchmal fast 100proz. Auftretens von Plurikarpellie war im *Andröceum* keine Veränderung zu bemerken, und im Petalkreis traten nur ganz selten die auch ohne Plurikarpellie gewohnten Varianten auf. Im Kelch, wo ja bei den *V. agrestes* die Pentasepalie in sehr

hohen Prozentsätzen besonders häufig ist, kamen nur ganz vereinzelte fünfzählige Varianten vor. Als Beispiel seien die folgenden Zahlen angeführt: Es entfielen auf Blüten mit

Karpellen:	2	3	4	5
vierblättrige Kelche	218	1321	287	43
fünfblättrige Kelche	—	8	—	—

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß mit der Plurikarpellie durchaus nicht etwa eine erhöhte Sepalenzahl Hand in Hand geht. Eine Korrelation liegt nicht vor. Aber auch eine einseitige Abhängigkeit der Staubblattzahl von der Karpellzahl oder umgekehrt ist nicht zu konstatieren.

Andere Fälle mit hohem Gehalt plurikarpellater Gynäceen sind mir nicht bekannt geworden, so daß keine Gelegenheit zu weiteren Studien geboten war.

Staubblattkreis.

Im Andröceum wird die Zweizahl der Staubblätter im allgemeinen sehr streng beibehalten. Sie bleibt auch dann zumeist bestehen, wenn in den anderen Kreisen noch so weitgehende Variabilität vorhanden ist. Derselbe Eindruck äußert sich auch in den Worten Dedeceks (1872, S. 20): »Auffallend ist, daß genannte anomalietragende *Veronica*arten, ihrem Staminapaar so treu verharrend, auch diesen Kreis nicht zu vermehren trachten. Welch ein verborgener Trieb des Zellgewebes mag wohl solches verursachen?«

Und doch treten, vielleicht auch unter bestimmten, uns durchaus unbekanntem Bedingungen, korrelative Einflüsse zwischen Andröceum und den übrigen Blütenwirteln hervor. Wenn Bateson (1891, S. 397) mitteilt, er habe bei seinen Blüten von *V. Tournefortii* mit drei Petalen in einem Falle auch drei Staubblätter gefunden, so kann man da noch nicht von Korrelation sprechen, da diesem einen Falle sowohl in Batesons als in Lehmanns Kulturen viele Tausende dreiblättriger Kronen mit zwei Staubblättern gegenüber stehen und andererseits auch vierblättrige normale Kronen mit drei Staubblättern vorkommen. Immerhin habe auch ich mehrfach mit dreiblättrigen Kronen drei Staubblätter zusammen gefunden. Sodann aber berichtet

auch Schlechtendal (1846, S. 493) für *V. longifolia* über vermehrte Bildung von Staubblättern (3—4), bei oft gleichfalls vermehrter Bildung von Perigonteilen (5—6), welche aber auch in ihrem gewöhnlichen Verhältnis mit vermehrten Staubgefäßen vorkamen. Dasselbe teilt mir auch Prof. Lehmann von einer am Bienitz bei Leipzig gefundenen Rasse von *V. prostrata* mit, welche sehr zahlreiche Anomalien in Kelch und Krone aufwies, und dabei häufig auch Vermehrung im Andröceum zeigte. Es ist also wohl möglich, daß in manchen Fällen auch hier die starre Zweizahl korrelativ oder einseitig beeinflußt durch Veränderung in den anderen Kreisen mit variiert. Worauf diese Verhältnisse beruhen, bleibt derzeit noch ungeklärt.

Kron- und Kelchblattkreis.

Ganz offenbar aber wurden die Korrelationen zwischen Kelch- und Blumenblattkreis in Lehmanns Untersuchungen bei *V. Tournefortii* und *syriaca*, über welche in vorläufiger Form 1917 und 1918 [5] berichtet wurde. Bei *V. Tournefortii*, wo ein vorderes überzähliges Kelchblatt nicht beobachtet wurde, zeigte sich im besonderen eine enge Korrelation zwischen Auftreten von hinterem Kelchblatt und Verdoppelung des hinteren Kronblattes, bei *V. syriaca* zeigte sich eine ähnliche Korrelation auch zwischen Verdoppelung des vorderen Kronblattes und einem vorderen fünften Kelchblatt. Bei der variantenreichen Rasse von *V. syriaca* sind diese Korrelationen besonders auffallend, da die allgemeinen Beziehungen zwischen Sepal- und Petalvariationen in dieser Rasse sehr geringe sind. »Obgleich Blüten mit zwei vorderen Kronblättern in vierblättrigen Kelchen dieser Rasse mehr als fünfmal so häufig sind, als Blüten mit zwei hinteren Kronblättern (1509, 279), ist in Blüten mit hinterem fünften Kelchblatt umgekehrt das hinten verdoppelte Kronblatt $2\frac{1}{2}$ mal so häufig, als das vorn verdoppelte Kronblatt (30:75).« (Der betreffende Passus ist im Original falsch gedruckt.)

Nach den früher geläufigen Anschauungen wäre ja nun zunächst zu bedenken gewesen, ob rein mechanische Druck- oder ähnliche Verhältnisse die Korrelation zustande bringen könnten. Man konnte ja denken, daß die Anlage des fünften Kelchblattes auf die Anlage des hinteren bzw. vorderen Kronblattes einen

Druck ausübte, und so eine Teilung der Anlage desselben zustande brächte, etwa, wie man es sich beim Zustandekommen der Zweikieligkeit des Gramineenvorblattes vorstellt. Ganz allgemein wäre zwar dabei zu überlegen, daß in der ganzen Sektion Pentasepala das hintere fünfte Kelchblatt in der Regel vorhanden ist, eine regelmäßige Teilung des hinteren Kronblattes aber durchaus nicht stattfindet. Nun ist das hintere Kelchblatt bei *V. teucrium* und Verwandten aber zumeist relativ klein; es wäre denkbar, daß die Anlage hier nicht genügte, um die Teilung hervorzubringen. Bei *V. syriaca* und *Tournefortii*, oder überhaupt in den Fällen, wo Teilung des hinteren Kronblattes zustande kommt, lägen die Verhältnisse aber aus irgendwelchen Gründen anders. Bei weiterer Verfolgung dieser Frage fiel zunächst sehr häufig am hinteren Ende des Kronblattes von *V. teucrium* eine Einbuchtung auf. Man konnte denken, daß etwa diese in kausalem Zusammenhang mit der Anlage des fünften Kelchblattes gebracht werden könnte. Um der Sache näher zu treten, wurden bei einer Rasse, welche teils vier-, teils fünfblättrige Kelche besaß, die Anzahl der eingebuchteten Kronblätter, welche auf Blüten mit tetrasepalen und solche mit pentasepalen Kelchen entfielen, untersucht.

	Kelch vierblättrig	Kelch fünfblättrig
hinteres Kronblatt mit Einbuchtung	17	19
ohne Einbuchtung	35	42

Wie aus der Tabelle hervorgeht, konnte ein Zusammenhang der Einbuchtung mit der Pentasepalie nicht ermittelt werden.

Die weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung lehrte aber dann noch eindringlicher, daß so primitive Zusammenhänge mechanischer Natur sicher nicht statthaben können. So sehen wir bei *V. virginica* stets fünf Kelchblätter auftreten. Das median hintenstehende Kelchblatt wird schon sehr früh angelegt, bereits als drittes Organ der Blüte, und ist schon ziemlich groß, wenn die Kronblätter sich zu entwickeln beginnen. Trotzdem wurden aber bei den von mir untersuchten Blüten nie Spaltungen oder Teilungen im hinteren Kronblatt beobachtet.

Bei *V. teucrium* und *syriaca* liegen die Verhältnisse gerade

umgekehrt. Das fünfte Kelchblatt erscheint erst nach Anlage der Kronblätter, so daß also eine etwaige Teilung im hinteren oder vorderen Kronblatt bereits zu beobachten ist zu einer Zeit, wo das fünfte Kelchblatt noch gar nicht angelegt ist, so daß die Teilung also unmöglich direkt durch das fünfte Kelchblatt hervorgebracht werden kann.

Um aber dann gar keine Zweifel aufkommen zu lassen, wurden bei solchen Formen, wo, wie bei *V. syriaca* einmal vier- und einmal fünfblättrige Kronen auftraten, die gegenseitigen Zeitverhältnisse des Auftretens von fünfpetalen-, bzw. vierpetalen- und fünf-, bzw. viersepalen Kronen untersucht. Man hätte ja denken können, daß die zeitliche Anlage vom fünften Kelchblatt und hinteren Kronblatt sich verschob, daß, wenn ein fünftes Kelchblatt auftrat, und dazu Fünfpetaligkeit, das Kelchblatt vielleicht früher entstände oder das Kronblatt später, als wenn eine vierpetalige Krone auf einen pentasepalen Kelch folgt. Anhaltspunkte in dieser oder einer ähnlichen Richtung, welche auf mechanische Beeinflussung hätten schließen lassen, wurden aber trotz großer, auf solche Untersuchungen verwandter Mühe nicht erlangt. Bei *V. syriaca*, wo diese Frage besonders eingehend verfolgt wurde, wird das fünfte Kelchblatt stets erst als letztes, immer erst nach der Anlage des oder der hinteren Kronblätter angelegt, und, sofern zwei hintere Kronblätter auftreten, sind die beiden Anlagen für diese schon vorhanden, wenn das hintere Kelchblatt noch gar nicht zu bemerken ist.

Aber auch die gegenseitige Lage von Kelch- und Kronblättern sprechen durchaus gegen eine einfache mechanische Beeinflussung beider Kreise, da die Kelchblätter tiefer am Primordium stehen, und die Entfernung zwischen dem fünften Kelchblatt und dem entsprechenden Kronblatt bei der Anlage so groß ist, daß an gegenseitige mechanische Beeinflussung nicht gedacht werden kann. Die die Korrelation der Zahlenverhältnisse in Kelch und Krone bedingenden Ursachen sind sicher nicht rein mechanischer Natur, sondern liegen erheblich tiefer. Das erhellt auch aus den Nervaturverhältnissen der Krone in ihrer Beziehung zum Kelch.

Wir sahen, daß die Zweinervigkeit der hinteren Kronblätter bei einzelnen Arten nicht immer konstant zu sein braucht, daß

ein Umschlagen von Zweinervigkeit in Einnervigkeit hier und da zu beobachten ist. Ich habe nun auch ihm Kelch bei von der Fünf- zur Vierzahl umschlagenden Rassen in einigen Fällen die Anzahl der auf vier- und der auf fünfblättrige Kelche entfallenden vier- und fünfnervigen Kronen festgestellt. Das Ergebnis ist aus folgender Tabelle zu ersehen.

		Kelch vierblättrig	Kelch fünfblättrig
V. teucrium	Einnervigkeit	9	0
..	Zweinervigkeit	9	10
V. longifolia	Einnervigkeit	220	47
..	Zweinervigkeit	0	25

Enge korrelative Beziehungen zwischen Penta-sepalie und Fünfnervigkeit der Krone sind nach diesen Zusammenstellungen nicht zu bezweifeln. Daß hier mechanische Einflüsse ausgeschlossen sind, liegt ja auf der Hand. Wir werden auch diese korrelativen Beziehungen also ohne Zweifel in unbekanntem, inneren Bedingungen zu suchen haben.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die einzelnen Untersuchungen ergaben, daß die Blütenentwicklung bei den verschiedenen Arten der Gattung Veronica in wechselnder Weise zustande kommt. Der bisher von Payer und Noll beschriebene Entwicklungstypus ist nicht der einzige. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Phyllome in den einzelnen Wirteln ist erheblichen Schwankungen unterworfen und die morphologisch scheinbar so einheitliche Veronicablüte kommt auf recht verschiedenen Wegen zustande. Die Einzelheiten sind aus der Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zu ersehen.

Die Ausbildung der Zygomorphie und die damit zusammenhängende Reduktion des hinteren Kelchblattes geht stufenweise vor sich. Es ist kein einziger Schritt von der Vierblättrigkeit zur Fünfblättrigkeit. Die verschiedensten Zwischenstadien zwischen der Vier- und Fünfblättrigkeit lassen sich bei verschiedenen Arten und Rassen beobachten. Sowohl die zeitliche Anlage des fünften Kelchblattes, seine endliche Ausbildung, als der Prozentgehalt

des Auftretens, sind erheblichen erblichen Unterschieden unterworfen. Es läßt sich also die Abwandlung des Blütentypus und damit die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Veronica-Blüte auf innere Bedingungen erblicher Natur zurückführen.

Auch die zweifellos vorhandenen Korrelationen der Varianten in den einzelnen Blütenwirteln sind, wie durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen außer Zweifel gestellt wurde, nicht auf mechanische Ursachen zurückzuführen. Auch hier weisen unsere Untersuchungen auf tiefer liegende innere Bedingungen hin, deren Klärung weiteren Studien vorbehalten bleiben muß.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut in Tübingen ausgeführt unter Leitung von Herrn Prof. Lehmann. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Lehmann meinen herzlichen Dank aussprechen für die vielen wertvollen Ratschläge bei den Untersuchungen, und die freundliche Unterstützung bei der Beschaffung des Materials.

Literatur-Verzeichnis.

- Bateson, W., On Variations in the floral Symmetry of certain Plants having irregular Corollas. Journ. of the Linnean Soc. 28. 1892. Botany. S. 386.
- Bateson and Pertz, Notes on the inheritance of Variations in the corolla of *V. Buxbaumii*. Proc. Cambr. Philos. Soc. 10. Pt. II. 1898. S. 78.
- Bentham, Scrophulariaceen in De Candolles Prodrömus. 10, 457.
- Braun, A., und Schimper, C., Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung nebst Andeutung der hauptsächlichlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maße. Flora. 1835. 1, 145.
- Bruh'n, Th. A., Teratologische Beiträge. Verh. d. k. k. zool. botan. Gesellschaft in Wien. 1867. 17.
- Camus, Les Véroniques et leurs altérations morphologiques. Revue de Bot. 1886.
- Celakovsky, Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplotemonie. Sitzsber. k. böhm. Ges. 1894.
- Chatin, Sur l'organogénie de l'androcée des Scrophularinées. Bull. soc. bot. France. 1873. 20. Compt. rend. 1874.
- Dedecek, Botanische Betrachtungen im Jahre 1873. Österr. bot. Zeitschr. 1874. 24, 174.
- Duchartre, Note sur des fleurs monstrueuses de *Veronica teucrium*. Bull. soc. bot. France. 1856. 3, 365.

- Duvau, Considérations générales sur le genre Veronica et sur quelques genres des familles ou sections voisines. Ann. sc. nat. Bot. 1826. 8. I. Sér.
- Eichler, Blütendiagramme. 1875.
- Freyhold, Über Symmetrieverhältnisse und Zygomorphismus der Blüten. Jahresber. über die höhere Bürgerschule zu Eupen. 1874.
- Goebel, Organographie. 1898; 2. Aufl., 1913—1915.
- , Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenks Handbuch der Botanik. 1884.
- Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. 1868.
- Juel, O., Studier öfver Veronica Blomman. Acta horti Bergiani. 1891.
- Klebs, Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. 42.
- Kraft, Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceenblüten. Flora. 1917. 109, 283.
- Lang, Zur Blütenentwicklung der Labiaten, Verbenaceen und Plantaginaceen. Bibl. Bot. 1906. Heft 64.
- Lehmann, E., 1. Über Zwischenrassen in der Veronicagruppe agrestis. Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1909.
- , 2. Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronicagruppe agrestis. Ebenda. 1914.
- , 3. Vererbungsversuche mit Veronica syriaca Roem u. Schultes. Ber. d. d. bot. Ges. 1917.
- , 4. Variabilität und Blütenmorphologie. Biol. Centralbl. 1918. 38.
- , 5. Die Pentasepalie in der Gattung Veronica und die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918.
- Murbeck, Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte.
- Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüte. Inaug.-Dissertation. Fünfstücks Beiträge z. wissensch. Bot. 1899. 3.
- Noll, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte. Inaug.-Dissertation. Marburg. 1883.
- Nuttal, Genera of Amer. Plants. Philadelphia. 1818.
- Payer, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. 1857.
- Penzig, Pflanzenteratologie. 1890, 1894.
- Rafinesque, Ann. Génér. des Sciences phys. 6, 97.
- Schlechtendal, Monstrositäten. Bot. Zeitg. 1846. S. 492.
- Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. 1890.
- Schuepp, Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel des Vegetationspunktes. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. 57.
- Schwendner, Mechanische Theorie der Blattstellung. 1878.
- Trachsel, Botanische Bemerkungen. Flora. 1827. S. 481.
- Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 1910.
- Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. 31, 391.
- Walpers, Repert. Botanices system. 1845. 3, 354.
- Watzl, V. prostrata, tencrium u. austriaca S. Abh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. 1910. 5.
- Wettstein, Scrophulariaceen in Engler-Prantls Nat. Pflanzenf.

Tafelerklärung.

Die in der Tafel gebrauchten Buchstaben sind folgendermaßen zu deuten:

v. k. = vordere Kelchblätter.

h. k. = hintere Kelchblätter.

m. k. = medianes Kelchblatt.

v. c. = vorderes Kronblatt.

a = Anthere.

g = Gynäceum.

Abb. 1. Blütenprimordium von *V. hederifolia*; Antheren treten schon stark hervor, die Kelchblätter beginnen sich anzulegen.

Abb. 2. Eine etwas weiter entwickelte Blüte von *V. hederifolia*; sämtliche Teile der Blüte sind bereits angelegt.

Abb. 3, 4 und 5. Drei gleichalte Entwicklungsstadien von *V. syriaca*, das verschiedene Verhalten von Antheren und Kelchblättern in der Entwicklung zeigend.

Abb. 6. Blütenprimordium von *V. syriaca* von der Seite gesehen.

Abb. 7. Blütenprimordium von *V. Tournefortii* mit vorderen Kelchblättern.

Abb. 8. Blütenprimordium von *V. Tournefortii* mit vorderen und hinteren Kelchblättern, Antheren und vorderem Blumenblatt.

Abb. 9. Primordium von *V. tubingensis* von oben gesehen mit vorderen und hinteren Kelchblättern.

Abb. 10. Primordium von *V. tubingensis* von oben gesehen mit vorderem und medianem Kelchblatt.

Abb. 11. Primordium von *V. tubingensis* von oben gesehen mit vorderen und medianem Kelchblatt.

Abb. 12. Blütenprimordium von *V. chamaedrys*, die vorderen Kelchblätter (hintere waren noch nicht vorhanden) und Antheren zeigend.

Abb. 13a und 13b. Eine etwas weiter entwickelte Blüte von *V. chamaedrys* von der Seite und von vorne gesehen.

Abb. 14. Blütenprimordium von *V. fruticans*, Rasse II, mit vorderen und medianem Kelchblatt.

Abb. 15. Blütenprimordium von *V. fruticans*, Rasse I, mit vorderen und hinteren Kelchblättern.

Abb. 16. *V. virginica* mit vorderen und medianem Kelchblatt.

Abb. 17. *V. virginica* mit vorderen, hinteren und medianem Kelchblatt.

Abb. 18. Dasselbe Stadium von der Seite gesehen.

Abb. 19. Primordium von *V. gentianoides* mit vorderen Kelchblättern und vorderen Kronblättern.

Abb. 20. Primordium von *V. incana* mit vorderen Kelchblättern und vorderen Kronblättern.

Abb. 21. Primordium von *V. incana* mit vorderen und hinteren Kelchblättern und vorderen Kronblättern.

Abb. 22. Primordium von *V. incana* mit sämtlichen Blütenteilen; Kelch eine große Hülle bildend.

Abb. 23. Kelch von *Paederota Churchillii*.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
 1. Die fertige Veronicablüte.
 2. Bisherige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte.
- II. Entwicklungsgeschichtliche eigene Untersuchungen.
 1. Material und Methode.
 2. Einzeldarstellungen: *V. hederifolia*. — *V. syriaca*. — *V. Tournefortii*. — *V. polita*, *arvensis*, *glauca*, *chamaedrys*, *beccabunga*. — *V. gentianoides*. — *V. teucrium*, *prostrata*, *austriaca*, *multifida*, *armena*. — *V. fructicans*. — *V. Ponae*. — *V. longifolia*, *spicata*. — *V. maritima*, *grandis*. — *V. incana*. — *V. virginica*. — *V. (Paederata) Churchillii*.
 3. Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen: Gesamt-scheitel. — Blütenprimordium-Gesamtbild. — Kelchentstehung. — Kronblatt-entstehung. — Staubblätter und Fruchtknoten. — Zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Blütenwirtel.
- III. Untersuchungen über die inneren Bedingungen der Blütengestaltung der Gattung *Veronica*.
 1. Das Zustandekommen von Zygomorphie und der Reduktionen im Kelch.
 2. Entwicklungsgeschichte und Größe des hinteren Kelchblattes.
 3. Die Blumenkrone.
 4. Korrelationen: Fruchtblattkreis. — Staubblattkreis. — Kron- und Kelchblattkreis.
- IV. Zusammenfassung.

Besprechungen.

Jaccard, P., Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une théorie physiologique de leur croissance concentrique et excentrique.

Lausanne u. Genf. 1919. Gr. 4^o. 200 S. 32 Taf., 23 Tabellen, 75 Textfig.

Der Verf. hat in seinem Buche die zum Teil bereits früher in einzelnen Aufsätzen veröffentlichten Ergebnisse der Arbeit mancher Jahre im Zusammenhang dargestellt. Der Grundzug des Ganzen liegt in dem Bestreben, Eigenheiten, wie die Verschiedenheit der Zuwachsgrößen in den verschiedenen Querschnitten des Baumstammes, die Exzentrizität, die Bildung des Rothholzes und der sogenannten Zug- und Druckfasern aus der direkten Einwirkung funktioneller Reize, wie der Wasserbewegung und der Ernährungsverhältnisse zu erklären, selbstverständlich mit Beachtung der durch die spezifische Struktur gegebenen Grenzen. Versuche in dieser Richtung sind schon früher gemacht worden (Preßler 1865, Wieler 1892, R. Hartig u. a.) und Klebs (1914) ist näher auf die für die periodischen Veränderungen der Kambiumtätigkeit maßgebenden ernährungsphysiologischen Einflüsse eingegangen. Verf. legt das Hauptgewicht auf Änderungen im osmotischen Verhalten der Kambiumzellen, wie solche bedingt seien durch den wechselnden Anteil, den der von der Wurzel herkommende Mineralwasserstrom und der von der Krone stammende Strom organischer Stoffe auf den verschiedenen Niveaus des Stammes am Stoffwechsel der Zellen nehmen; auch Geschwindigkeitsänderungen des Zustroms durch Biegungen und andere experimentelle Einwirkungen (s. unten) werden herbeigezogen. Zu den osmotischen Verhältnissen gesellen sich dann Verschiedenheiten in der Durchlässigkeit der Membranen und in der Teilungsgeschwindigkeit der Kambiumzellen. Übrigens geht Verf. auf die chemische und physikalische Seite dieser heiklen Probleme nicht weiter ein. Diesbezügliche Versuche fehlen. Seine Theorien ruhen ganz auf dem Studium der anatomischen Beschaffenheit normaler und experimentell behandelter Stämme und Äste verschiedener Laub- und Nadelhölzer, abgesehen von Versuchen Dr. Rübels in Zürich mit Sonnen-

blumen, welche wieder die Erfahrung bestätigen, daß zwischen dem Bau des Holzkörpers und der Größe der transpirierenden Blattfläche Beziehungen bestehen. Fehlt somit der Theorie auch manche nötige Stütze, so wird doch der Leser der Arbeit durch eine Menge von Gedanken und Tatsachen entschädigt, welche eine anregende Förderung unseres Wissens bedeuten.

Der erste Teil des Buches bringt eine eingehende Kritik der Metzgerschen Theorie, welche im astfreien Schaft des Baumes, und zwar zunächst der Fichte, einen Träger gleichen Widerstandes gegen die biegende Kraft des Windes erblickt. In Sonderfällen mag dies zutreffen, aber vom Verf. untersuchte Fichtenschäfte weichen erheblich von der mathematischen Form des Trägers gleichen Widerstandes ab. Auch konnte Verf. einen tatsächlich vorkommenden Fichtenschaft ohne jede Bezugnahme auf die Biegefestigkeit mathematisch konstruieren unter der Annahme, daß der Baumschaft einen Körper gleicher Leitungskapazität für Wasser darstelle. Verf. begründet diese Annahme durch eine genaue Untersuchung der Wasserleitungsfähigkeit der einzelnen Schaftquerschnitte, die er aus Abmessung und Bau des letzten Jahresringes oder der fünf letzten Ringe herleitet. Er fand, daß die Querschnittsfläche dieser letzten Ringe drei, vier, auch mehr Meter oberhalb der Stammbasis ein Minimum erreicht. Von da wächst sie unmerklich bis zur Basis der Krone, um dann im beasteten Teil des Baumes bis zu seiner Spitze fortschreitend abzunehmen. Das erwähnte Minimum ist zugleich die Stelle, wo die wahren Stammdurchmesser von der einem Träger gleichen Widerstandes zukommenden Größe am meisten nach unten hin abweichen. Auf einem weiter oben gelegenen Stammniveau stimmen sie damit überein, um dann über sie hinauszugehen. Bis zu jenem Minimum ist also der Stamm dünner, weiter oben aber stärker als ein Träger gleichen Widerstandes sein würde. Nach Verf.s Annahme müßte die leitende Ringfläche sich eigentlich wenigstens von jenem Minimum ab bis zur Kronenbasis gleich bleiben und dann im Verhältnis des Wasserverbrauches der Äste sich nach der Baumspitze zu vermindern. Zur Erklärung der Abweichungen werden Änderungen der Wachstumsbedingungen im forstlichen Betrieb, namentlich aber der Einfluß einwachsender Trockenäste an der Kronenbasis herbeigezogen, welche die Leitungsfähigkeit der letzten Ringe beeinträchtigen und so eine stärkere Zunahme der Ringfläche nötig machen. Die größere Leitungsfähigkeit im Wurzelanlauf wird aus der dort infolge der Richtungsänderung des von den Wurzeln kommenden Stromes eintretenden Verlangsamung erklärt. Differenzen zwischen seinen Feststellungen und den Bestimmungen A. v. Guttenbergs, der bei der Fichte meist eine konstante Abnahme des Querflächenzuwächses am Stamm von

unten nach oben, nicht selten aber auch ein fast völliges Gleichbleiben desselben im mittleren Stammteile fand (Österr. Vierteljahrsschrift für Forstwesen. 1915 und 1917), sucht Verf. auf Abweichungen in der Methode zurückzuführen. Das Minimum der leitenden Ringfläche bringt Verf. mit einem ernährungsphysiologischen Gegensatz zwischen dem Mineralstoffe liefernden Wurzelpol und der organische Substanz bereitenden Krone in Beziehung. Das Minimum liegt da, wo das Verhältnis $\frac{m \text{ (Eau minéralisée)}}{o \text{ (substance organique)}}$ für die Teilungstätigkeit der Kambiumzellen den ungünstigsten Wert hat. Die relative Enge und Dickwandigkeit der Holzelemente der Äste andererseits soll auf ihrer Entfernung von dem wasseraufnehmenden Wurzelpol beruhen. Etwas ungerecht verfährt Verf. gegen die Anhänger der Metzgerschen Theorie, indem er sie als *mecano-finalistes* bezeichnet. Die Annahme, daß die Form der Fichtenschäfte in erster Linie auf mechanischen Gesetzen beruht, trägt sich ganz gut damit, daß man in ihr die direkte Wirkung von Reizen erblickt.

Ein weiterer Teil der Arbeit ist der Exzentrizität der Äste und Stämme gewidmet, die Verf. ebenfalls auf den direkten Einfluß funktionseller Reize zurückzuführen sucht. Einseitig wirkende Ursachen, wie Schwerkraft, Wind, Pressungen, Zug, Drehungen, mögen sie rein mechanisch wirken (*action mécanique*) oder als Reize im engeren Sinn (*action d'orientation moléculaire*), auch Licht und Wärme, beeinflussen die Ernährung und damit die osmotischen Eigenschaften der Kambiumzellen, von denen wieder deren Wandbeschaffenheit und Teilungsgeschwindigkeit abhängen. Das größte Rätsel auf diesem Gebiet ist die durchgehende Hypertrophie der Nadelholzweige gegenüber der Epitrophie der Laubholzäste. Verf. sucht die Lösung in den Gegensätzen des anatomischen Baues beider Gruppen, welche Unterschiede in der Wasserströmung und der Versorgung mit Reservestoffen bedingen. Die langsamere Bewegung der Baustoffe bei den Koniferen, meint er, wenn ich ihn recht verstehe, begünstigt hier den mechanischen Einfluß der Schwere auf ihre Masse und fördert so ihren Zufluß zur Zweigunterseite. Von besonderem Werte scheint mir der experimentelle Teil der Arbeit, der etwa die Hälfte der Seiten füllt (S. 101—168). Mit Hilfe besonderer Apparate hat Verf. junge Laub- und Nadelhölzer in verschiedenen Intervallen Biegungen nach entgegengesetzten Richtungen ausgesetzt und Sprosse abwechselnd horizontal gelegt und wieder aufgerichtet. Ferner wurden Sprosse belastet, zu Kreisen und S-Figuren eingerollt, bandagiert, um seitlichen Druck hervorzurufen, wiederholt gedreht und künstlich in gewissen Lagen festgehalten. An Wurzeln wurde der Einfluß eines

Zugs parallel der Längsachse untersucht. Endlich legte Verf. dem Saftstrom Hindernisse in den Weg in Gestalt von Biegungen, Ringelung, Einschnitt, lokaler Entblätterung und Einführung von Glasstäbchen in die Sprosse als künstlicher Trockenäste. Ein und derselbe periodisch gebogene und wieder aufgerichtete Sproß kann nahe seiner Basis hypoxyl, weiter oben amphixyl und in seinem obersten Teil epixyl, alles in der Biegungsebene, werden (*Robinia Pseudacacia*). Wenn die bei den periodischen Biegungen auftretenden Zugspannungen und Pressungen die Elastizitätsgrenze überschreiten, bildet sich eine Art von Gelenk mit abnormem Holz, verminderter Verholzung, verlangsamter Zellteilung und erheblicher Verstärkung der Rinde in der Biegungsebene durch Parenchymbildung unter Reduktion der sklerenchymatischen Elemente. Bemerkenswert ist weiter, daß ein abwechselnd während des Tages und der Nacht in gegensätzlich verschiedenen Krümmungslagen gehaltener Sproß nur seiner Taglage entsprechend sich geotropisch krümmte.

Hervorgehoben seien noch die zahlreichen schönen Mikrophotographien, welche die Variationen des Holzbaues unter dem Einfluß der verschiedenen behandelten Faktoren veranschaulichen. Unterschiede zwischen unter dem Einfluß des Geotropismus an plagiotropen Organen gebildetem Holz und Zug- und Druckholz hat Verf. nicht gefunden.

Verf.s Buch ist von der Stiftung Schnyder von Wartensee in Zürich zusammen mit der schon 1918 im Buchhandel erschienenen Preisschrift von Arnold Engler über »Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume« mit einem gleichen ersten Preise gekrönt worden. Die Stiftung hat sich durch die Herausgabe der beiden Werke, deren jedes in seiner Eigenart unser Wissen bereichert, ein großes Verdienst erworben. Die Ausstattung befriedigt alle Ansprüche.

Büsgen.

Oelkers, J., Jahrring und Licht.

Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. J. Springer, Berlin. 1914, S. 455; 1917, S. 371, 526; 1918, S. 248, 493.

Lichtmessungen im Walde sind für den Forstmann von größter Bedeutung, weil die Helligkeitsverhältnisse eines Bestandes derjenige Faktor unter den vielen Standortseigenschaften sind, den er vermittle der Durchforstungen nach Belieben verändern kann. Er fragt sich, welcher Helligkeitsgrad muß im Bestande herrschen, wenn er in der Ausbildung des Jahresrings, d. h. in der Holzerzeugung das höchste leisten soll. Von dieser Fragestellung ausgehend, gelangt Verf. zu Angaben über den günstigsten Durchforstungsgrad für 60—65jährige Buchen- und Fichtenflächen auf dem Buntsandsteinboden südhanoverischer

Bergwälder. Der Wert der Arbeit für den Botaniker liegt in ihrer Methodik. Verf. hat Wärmestrahlung, Helligkeitsstrahlung und photographische Strahlung untersucht und sich dabei von ihm für seine Zwecke besonders montierter und geaichter Apparate bedient: des Radiometers, des Ritchiekeils und der Silbersalzpapiere. Alle Fehlerquellen sind eingehend besprochen, so daß, wer sich mit Lichtmessungen im Freien beschäftigt, manchen nützlichen Wink in der Arbeit finden wird.

Büsgen.

Schoute, J. C., Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. III. Die Verästelung einiger baumartiger Liliaceen.

Recueil des travaux botaniques néerlandais. 1918. 15, 263—335.

Die zu besprechende Arbeit über die Verästelung einiger baumartiger Liliaceen stellt die Fortsetzung der Untersuchungen des Verf.s über die Verästelung bei monokotylen Bäumen dar. Der Verf. weist auch hier, wie in den einschlägigen früher veröffentlichten Untersuchungen über die Verästelung von Pandanus (Ann. de Buitenzorg. 1905) und von Hyphaene (Rec. trav. bot. néerlandais. 1909) zunächst darauf hin, daß in dem Fehlen des sekundären Dickenwachstums für die Verästelung der monokotylen Bäume bedeutende Schwierigkeiten liegen, die zu überwinden besonders schwer ist bei Pflanzen mit sympodialelem Stammbaum, insofern als hier die Seitenknospe denselben Durchmesser wie der Stamm bzw. Tragast, welchen sie fortsetzt, besitzen muß und insofern, als auch der Gipfel des Stammes bzw. Tragastes (in der Regel die terminale Infloreszenz) zur Seite geschoben werden muß. Dies wird erreicht durch möglichst hohe Anlage der Knospen am Vegetationskegel und ihre möglichst frühzeitige und starke Entwicklung.

Trotzdem die durch sekundäres Dickenwachstum ausgezeichneten baumförmigen Liliaceen für die Verästelung besser geeignet scheinen als andere monokotyle Pflanzen, insofern als Seitenäste einer nachträglichen Verstärkung fähig sind, so herrscht dennoch eine große Ähnlichkeit mit der vom Verf. bisher betrachteten lateralen Verästelung bei Monokotylen ohne sekundäres Dickenwachstum. Es bleibt Regel, daß die an den freien oberirdischen Stammteilen austreibenden Knospen sehr bald nach der Anlage zur Entwicklung gelangen, und daß bereits die primären Gewebe dieser Knospen eine bedeutende Entwicklung erfahren, so daß sie zunächst einer besonderen Verstärkung an der Basis durch etwaige sekundäre Gewebebildung nicht bedürfen.

Es ergibt sich die Frage, nach der Art der Anpassungen, die den baumförmigen Liliaceen die besonders großen Seitenknospen ermöglichen.

Die zu besprechenden Formen zeigen durchwegs Verästelung mittels

lateralen Knospen; echte Dichotomie, wie sie Verf. bei *Hyphaene* festgestellt hat, findet sich nirgends.

Yuccaceae. Durch die Blütenbildung werden stets die Knospen in den Achseln eines oder mehrerer Laubblätter nahe der Sproßspitze zu stärkerem Wachstum angeregt; von ihnen treiben eine oder zwei aus. Kiele und Wülste des Vorblattes geben dem aus der Knospe hervorgehenden Sproß eine größere Insertionsbreite. Der Infloreszenzstiel wird nicht zur Seite gebogen. Somit kann auch (bei Austreiben einer einzigen Knospe) von eigentlicher Sympodiumbildung nicht die Rede sein, da der seitliche Ast »in etwas unglücklicher Weise« dem Hauptast anhängt.

Dracaeneae. Die Verästelung erfolgt auf zwei verschiedene Weisen.

1. Dikotyloide Verzweigung. Sie wird erreicht durch dünne, aus Achsel sprossen hervorgehende Zweige, die durch sekundäre Gewebebildung an der Basis nachträglich verbreitert werden. (Arten von *Calodracon*, *Cordyline*, *Dracaena*.) 2. Monokotyloide Verzweigung: Verzweigung mittels dicker Seitenäste. Auch hier ist die Ausbildung großer Achselknospen wieder durch die Blütenbildung bedingt; eine oder zwei Knospen treiben aus; die übrigen in den Achseln der benachbarten Blätter befindlichen, gleichfalls noch geförderten Knospen liefern etwas größere schlafende Augen. Bei Austreiben einer Knospe ähnelt die Sympodiumbildung der bei *Pandanus*: der anfangs aufrecht stehende Infloreszenzstiel wird in seinen höheren Teilen von der sich entwickelnden Seitenknospe zur Seite gedrängt. Seine Insertion bleibt zentral. Die Schiefstellung der terminalen Infloreszenzachse wird auch noch erreicht durch zunächst stärkeres Wachstum an der Tragblattseite. Bei Austreiben von zwei Knospen schließt sich *Dracaena* ganz an *Pandanus* an.

Aloinae. Auch hier finden sich wieder die beiden bei den *Dracaeneae* erwähnten Verzweigungsarten: 1. Die dikotyloide: Unmittelbar an der Basis und in größerer Höhe des Stammes entstehen aus Achselknospen und Beiknospen in der Achsel abgestorbener Blätter reichlich Sprosse. 2. Monokotyloide Verzweigung mittels früh austreibender Knospen. Veranlassung der frühen Entwicklung ist wieder im allgemeinen das Auftreten der Blütenbildung. Die Seitensprosse gehen aus den mächtig entwickelten Achselknospen des letzten und bisweilen vorletzten Blattes hervor; vereinzelt kann auch ohne Auftreten von Blütenbildung eine Achselknospe sich am ungeändert fortwachsenden Stamme entwickeln (*Haworthia*). Bei Auftreten eines einzigen Seitensprosses wird der Infloreszenzstiel bereits bei seiner Ausbildung möglichst zur Seite gedrängt und erhält bei fast allen Arten eine zweiseitige, schmale Insertionsbasis. Die Verbindung der beiden Teile des ent-

stehenden Sympodiums ist eine vollkommene. (Ausnahme *Aloe ciliaris* mit runder Infloreszenzbasis.) Bei Auftreten von zwei Seitensprossen ist die Insertion des Infloreszenzstieles eine dreikantige bei spiraliger Blattstellung, eine zweischneidige bei disticher Blattstellung. Indem noch besonders zwischen den beiden Sprossen das Gewebe der Hauptachse emporwächst, ist hier die Verbindung von Hauptachse und Seitensprossen die vollkommenste.

Die drei untersuchten Gruppen bilden, wie aus den Ausführungen hervorgeht, eine aufsteigende Reihe in Hinblick auf die Vervollkommnung des Einsatzes der Knospen und der Fortsetzung des sie tragenden Sprosses durch sie. Während bei *Yucca* noch die terminale Infloreszenz die Richtung des Sprosses fortsetzt und der oder die aus den Knospen hervorgehenden Äste der Hauptachse seitlich eingefügt sind, findet sich bei *Dracaena* bereits sekundär eine Zurseitedrängung der Infloreszenz durch die sich entwickelnde Seitenknospe, bis jene schließlich bereits primär in ihrer Anlage zur Seite gedrängt wird und somit der vollkommenste Knospenanschluß an die Sproßachse erreicht ist.

Max Hirmer.

Bornemann, F., Kohlensäure und Pflanzenwachstum.

Parey, Berlin. 1920.

Reinau, E., Kohlensäure und Pflanzen.

Knapp, Halle a. S. 1920.

Beide Bücher gehen auf das gleiche Ziel hinaus, zu zeigen, daß und warum erhöhter Kohlensäuregehalt der Luft nicht nur erhöhte Assimilation, sondern auch höhere Pflanzenerträge, vielfach auch geförderte Blühwilligkeit zur Folge hat.

Bornemann greift auf die älteste Literatur zurück; der Gedanke ist wiederholt aufgetaucht, aber immer wieder vergessen worden: noch heute kann man die grundfalsche Behauptung hören und lesen, die Natur liefere der Pflanze schon genug Kohlensäure, jedes Mehr sei überflüssig. Doch hat z. B. schon 1885 Kreuzler gezeigt, daß bei gleichem CO_2 -Druck aus der doppelten Luftmenge wenig mehr als aus der einfachen assimiliert wird, aber umgekehrt weit mehr aus der gleichen CO_2 -Menge, wenn sie im einfachen, als wenn sie im doppelten Luftraum verteilt ist. Verf. legt besonderen Wert auf das aus humosem Boden aufsteigende CO_2 , in dem er mit Recht den Hauptvorteil organischer Düngung sieht. Aus den eigenen Versuchen Bornemanns sei angeführt: Bei Getreidepflanzen eine weit stärkere Bestockung, rund doppelt soviel Halme aus einem Korn, und von Zuckerrüben eine Mehrernte im Verhältnis 100 : 181, dazu letztere mit 1,5 v. H. höherem

Zuckergehalt. Sehr wichtig ist die Feststellung, daß der Wind nicht die günstige Wirkung auf die Assimilation hat, die man ihm, wegen der Lufterneuerung, zuzuschreiben geneigt war; daß er vielmehr die CO_2 -Ausnützung stark beeinträchtigt, weil schon ein mäßiger Wind eine viel raschere Bewegung hat, als die Diffusionsgeschwindigkeit der CO_2 -Moleküle bei ihrer Einwanderung in das Blattinnere.

Reinau geht der Frage auf breiter theoretischer Grundlage zu Leibe, vorwiegend auf Arbeiten von Brown und Escombe und von Blackman und Matthaei gestützt, dazu auf eine große Zahl mit vieler Sorgfalt zusammengetragener Luftanalysen. Er kommt zu dem Schluß, die 30:100000 CO_2 , die durchschnittlich gefunden werden, seien nicht die dem Pflanzenreich zur Verfügung stehende, sondern die unter gewöhnlichen Bedingungen nicht mehr ausnützbare Menge: »Kohlensäureresttheorie«. Der CO_2 -Innendruck im Blatt komme jenen 30:100000 schon so nahe, daß nur besonders günstige Umstände eine stärkere Ausnützung ermöglichen, daß aber schon eine geringe Steigerung des Außendruckes, von 30 auf 31, wesentlich geförderte Assimilation bewirken müsse. Es sei ganz unwesentlich, wieviel Billionen Kilogramm die Lufthülle der Erde an CO_2 enthält, nur die relative Konzentration sei für die Pflanzenernährung wesentlich. Die Auffassung ist sicher wenigstens teilweise berechtigt, wenn auch die Grundlagen, auf denen Reinau seine weitgehenden Berechnungen aufbaut, vielleicht noch genauerer Feststellung bedürfen. Es ist z. B. darauf hinzuweisen, daß die raschere oder verzögerte Ableitung der Assimilate (letzteres z. B. an abgeschnittenen Blättern oder Zweigen) sehr wesentlich für den Fortgang der Assimilation ist. Unter günstigen Assimilationsbedingungen dürfte der CO_2 -Innendruck doch wesentlich herabsinken. Den CO_2 -Gehalt der Atmosphäre regule vorwiegend der Verbrauch der grünen Pflanzen und die Erzeugung aus dem Boden (dabei auch aus den Schornsteinen), dem Meer komme dabei nicht die Rolle zu, die Schlösing ihm zugeschrieben hat. — Es ist sehr zu wünschen und vielleicht mit einigem Grund zu hoffen, daß das hier bearbeitete Problem endlich die seiner wissenschaftlichen wie praktischen Bedeutung entsprechende Beachtung finde!

Hugo Fischer.

Vries, Eva de, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*.

Rec. trav. bot. Néerlandais. 1919. 16, 63—205. Taf. I—II.

Die Gattung *Primula* ist seit langem für den Blütenbiologen wegen der hier vorhandenen Heterostylie besonders interessant geworden und man hat die Frage eingehend untersucht, mit welchen Mitteln die

Pflanze hier eine Selbstbestäubung verhindert. Viel weniger ist in der letzten Zeit die Frage geprüft worden, wie weit denn nun tatsächlich die Fertilität leidet, wenn man künstlich eine illegitime Bestäubung herbeiführt. Die alten Angaben von Darwin, Scott und Hildebrand gehen auf die 60er Jahre des vorigen Jahrhunderts zurück und bedurften dringend einer Verifizierung und Erweiterung im Sinne neuerer Erbliehkeitsforschung. Dieser Aufgabe hat sich Verf.n im Institut von A. Ernst in Zürich unterzogen und sie hat daneben auch etliche Kreuzungen zwischen verschiedenen Spezies angestellt. Aus ihren Resultaten ist folgendes von allgemeinerem botanischen Interesse:

Primula acaulis, bei der nach Ausschluß von Insektenbesuch Selbstbestäubung nie zu beobachten war, ließ bei legitimer Kreuzung der beiden Formen stets leicht Früchte ansetzen, bei illegitimer dagegen war die langgriffelige Form entschieden im Vorteil. Sie konnte zu ca. $\frac{1}{4}$ der vorgenommenen Bestäubungen gute Früchte erzeugen, während die kurzgriffelige auf 150 Bestäubungen nur eine einzige Frucht ergab.

Primula elatior zeigte im Gegensatz zu voriger gelegentlich spontane Selbstbestäubung, häufiger an der kurz- als an der langgriffeligen Form. Während legitime Bestäubung wieder sehr leicht gute Früchte ergab, traten diese bei illegitimer viel seltener auf. Die individuellen Eigenschaften der zum Versuch benutzten Pflanzen schienen hierbei eine große Rolle zu spielen. Und die von Verf.n erhaltenen Zahlen waren denn auch ganz andere als die seinerzeit von Darwin mitgeteilten. Hier scheint es dem Ref. angezeigt, in Zukunft weiter zu forschen, um über die Gründe des Nichtgelingens des Fruchtausatzes im einen, des Gelingens im anderen Fall ins Reine zu kommen.

Primula Auricula endlich ließ sowohl spontane Selbstbestäubung, wie jeglichen Fruchtausatz bei illegitimer Befruchtung vermissen, während die legitime gut gelang.

Von Bastardisierungen berichtet Verf.n zunächst über solche von *Pr. acaulis* mit *Pr. Sibthorpii*, *Pr. elatior* und *Pr. Juliae*. Die Kreuzungen gelangen im allgemeinen gut, der Fruchtausatz war reichlicher als bei illegitimer Artbestäubung und übertraf weit die illegitime Artkreuzung, die bei *Pr. acaulis* \times *elatior* hergestellt wurde. Die Hybriden konnten auch mit Erfolg zu Rückkreuzungsversuchen mit einem der Eltern verwendet werden. Am schlechtesten war die Frucht- und Samenbeschaffenheit bei *Pr. acaulis* \times *elatior*. Und ganz ähnlich verhielt sich auch die Verbindung *Pr. Sibthorpii* \times *elatior*, wogegen *Pr. elatior* \times *Juliae* ebenso wie ihre F_1 -Generation gut fruchtbar waren und schöne Samen ergaben. Von Kreuzungen aus der Untergattung *Auri-*

culastrum sei noch auf die (legitime) zwischen *Pr. hirsuta* und *Auricula* verwiesen, die gute Früchte und Samen ergab.

Die Verf.n hat noch sehr eingehende Zählungen und Wägungen über die bei den einzelnen Versuchen erhaltenen Samen vorgenommen. Das würde namentlich Bedeutung bekommen, wenn Verf.n ihre Studien weiter fortsetzen würde und die jeweils nächsten Generationen aus diesen Samen aufzöge. Vorläufig sind nur einige anatomische Details gegeben, die indessen über die alten Angaben Gärtners (1849) in seiner »Bastarderzeugung« nicht hinaus führen.

Mustergültig ist die Sorgfalt, mit der Verf.n ihre Versuche ansetzte. Die Beschreibung der technischen Mittel, der »Materialbehandlung« usw., werden jedem *Primula*-Experimentator von großem Nutzen sein. Um so mehr bedauert man, daß die Verf.n sich ihre Ziele zunächst noch ziemlich enge steckte. Ihre schönen Hybriden müßten bei Aufzucht weiterer Generationen sicherlich viele interessante Resultate für die allgemeine Erblchkeitslehre ergeben. Hoffentlich entschließt sich die Verf.n. mit diesen Bastarden noch weiter zu arbeiten. G. Tischler.

Ubisch, G. v., II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste.

Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1919. 20, 65.

Schon in zwei früheren Arbeiten hat Verf.n über Kreuzungsanalysen der Gerste berichtet (vgl. Referat dieser Zeitschr. 1916, 8, 382 und 1917, 9, 563). Sie ging aus von Untersuchungen (1916), welche die Brüchigkeit der Spindel auf zwei Faktoren (B und R) zurückführten. Diese treten nur bei gemeinsamen Vorhandensein in Wirkung, spalten in F_2 nach 9:7 auf und lassen sich mikroskopisch in verschiedenem Bau der brüchigen und nichtbrüchigen Spindeln nachweisen. Während für die Wildformen beide Faktoren als gemeinsam vorhanden angenommen wurden, ermangeln die Kulturformen des einen oder anderen Faktors und sind deshalb nichtbrüchig. 1916 waren aber noch keine Kreuzungen mit Wildformen angestellt worden, die Ergebnisse waren aus zwischen Kulturformen ausgeführten Kreuzungen abgeleitet worden, bei denen die Brüchigkeit dann hervortrat.

$$(BBrr \times bbRR = BBRR) \\ \text{(nichtbrüchige Kulturformen)(brüchige Wildform)}$$

Das wird nun nachgeholt und es werden Kreuzungen zwischen Kulturgersten und Wildgerste hergestellt, welche ebenso wie die Nachkommenschaftsgenerationen aus den ursprünglichen Kreuzungen der Kulturformen, die unterdessen erzogen wurden, mit den früher dargelegten Schlußfolgerungen übereinstimmen. Zu bemerken ist allerdings, daß die Zahlenverhältnisse häufig recht schwierig zu erhalten

der Hymenomyzeten (I—V, Zeitschr. f. Bot. Bd. 5, 7—9) glaubte man über die Herkunft der Kernpaare in ihrem Myzel genügend unterrichtet zu sein. Die beiden hier vorliegenden Arbeiten zeigen aber, daß da noch manche Probleme physiologischer und zytologischer Art ihrer Lösung harren.

Die französische Forscherin hat ihre Untersuchungen in, durch die Kriegsverhältnisse bedingter, Unkenntnis der Kniepschen Arbeiten III—V angestellt. Deshalb mußte sie die Beziehungen der konjugierten Kernteilungen zur Schnallenbildung noch einmal neu entdecken. Um so interessanter ist es, daß sie ganz unabhängig von Kniep auch auf den Gedanken verfällt, daß die Schnallen der Hutpilze und die Haken der Askomyzeten homologe Gebilde seien. Was sie neues bringt, ist, abgesehen von mancherlei zytologischen Einzelheiten, folgendes: Sie ist auf den glücklichen Gedanken gekommen, Kulturen aus einzelnen Sporen zu ziehen. Dabei hat sich bei *Coprinus fimetarius* gezeigt, daß Einspormyzelien im allgemeinen keine Schnallen bilden und dementsprechend auch keine Paarkerne enthalten. Wenn man dagegen zwei Einspormyzelien miteinander vereinigt, so bildet sich sofort ein Schnallenmyzel mit Paarkernen. Die Verf. schließt daraus, daß die Hutpilze heterothallisch sind, wie die Mucorineen Blakeslees und Burgeffs. Nur wenn Myzelien verschiedenen Geschlechtes in Berührung kommen, können sie kopulieren und auf diese Weise aus zwei Einkernmyzelien ein Paarkernmyzelium bilden. Zytologisch hat Bensaude diese Kopulation nicht verfolgt, meint aber, daß der von Kniep nur selten gefundene Modus der Kernpaarentstehung durch Anastomosenbildung bei den heterothallischen Formen die Regel sei.

Es ist zu hoffen, daß wir über diese Fragen in absehbarer Zeit durch Kniep selber endgültige Aufklärung erfahren werden. Denn er teilt mit, daß er schon seit längerer Zeit Einspormyzelien von einer größeren Anzahl Hymenomyceten in Kultur hat. Auch er hat die zytologische Untersuchung des Kopulationsvorganges bei Mischkulturen noch nicht vornehmen können. Wichtig ist seine Feststellung, daß auch auf Einspormyzelien mit ausschließlich haploiden Zellen normale Fruchtkörper entstehen können. Die Fruchtkörperbildung ist also nicht notwendig an die Paarkernhyphe gebunden. Auch die jungen Basidien solcher Fruchtkörper haben ursprünglich nur einen Kern, und demgemäß findet bei den beiden die Basidiosporenkerne liefernden Teilungen keine Chromosomenreduktion statt. Dieser Fall — es handelt sich um *Schizophyllum commune* — schließt sich also an die Verhältnisse bei einigen Endophyllumarten an, bei denen nach den Untersuchungen von Moreau und Poirault auch die ganze Entwicklung haploid verläuft.

Kniep hat seine Einspormyzelien hauptsächlich benutzt, um die sehr interessanten Erblichkeitsverhältnisse zu studieren. Es geht daraus bisher hervor, daß die Geschlechtsdifferenz auf mehr als ein Anlagepaar zurückzuführen ist. Eine genauere Faktorenanalyse stellt der Verf. für später in Aussicht.

Nienburg.

Neue Literatur.

Allgemeines.

- Molisch, H., Populäre biologische Vorträge. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. 278 S.
 Peter, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Verl. J. Springer, Berlin. 1920. 323 S.

Gewebe.

- Chodat, R., La panachure et les chimères dans le genre *Funkia*. (Compt. rend. soc. phys. hist. nat. Genève. 1919. 36, 81—84.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Chodat, R., s. unter Gewebe.
 Kniep, H., Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. (Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. 1919. 18 S.)
 Tischler, G., Über die sogenannten »Erbsubstanzen« und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. (Biol. Centralbl. 1920. 40, 15—28.)

Physiologie.

- Bokorny, Th., Beitrag zur Kenntnis der chemischen Natur der Enzyme. (Biochem. Zeitschr. 1919. 100, 100—113.)
 Bürgi, E., und Trasczewski, C. F. von, Über die biologischen und pharmakologischen Eigenschaften des Chlorophylls. (Ebenda. 98, 256—283.)
 Euler, H., und Svanberg, O., Zur Kenntnis der Pektasewirkung. (Ebenda. 100, 271—278.)
 Grigoriev, R., s. unter Verschiedenes.
 Haehn, H., Die Melaninbildung im autolyisierenden Kartoffelpreßsaft. (Biochem. Zeitschr. 1919. 100, 114—129.)
 Kerb, J., Über eine Verbindung der Stärke mit Phosphorsäure. (Ebenda. 3—14.)
 Neuberg, C., Die physikalisch-chemische Betrachtung der Gärungsvorgänge. (Ebenda. 289—303.)
 —, und Hirsch, J., Die dritte Vergärungsform des Zuckers. (Ebenda. 304—322.)
 Ostwald, W., Physikalisch-chemische Bemerkungen zu Neubergs Gärungstheorie. (Ebenda. 279—288.)
 Warburg, O., Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. (Ebenda. 230—270.)
 Wohlgemuth, J., Über den vermeintlichen Abbau der Stärke durch Formaldehyd. (Ebenda. 98, 316—319.)
 Woker, G., Zur Theorie der Diastasewirkung. (Ebenda. 307—316.)

Bakterien.

- Pringsheim, E. G., Symbiose bei Bakterien. (Naturwiss. 1920. 8, 101—103.)
 Röhmann, F., Zur Frage nach der Entstehung und Spezifität bakteriolytischer Immunkörper. (Biochem. Zeitschr. 1919. 100, 15—28.)

Pilze.

Kniep, H., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Ludwig, R.-E., Etude de quelques levures alpines. Diss. Genf. 1918. 35 S.

Verkade, O. E., und **Söhngen, N. L.**, Die Angreifbarkeit von cis-transisomeren ungesättigten Säuren durch Pilze. (Centrabl. f. Bakt. II. 1920. 50, 81—88.)

Angiospermen.

Chirtroiou, M., Recherches sur les Lacistémacées et les Symplocacées. Diss. Genf. 1918. 50 S.

Pflanzengeographie. Floristik.

Troll, W., Xerotherme Einwanderer in die Münchener Flora. (Mitt. bayr. bot. Ges. 1920. 3, 512—517.)

Angewandte Botanik.

Chodat, R., Ferments et médicaments. (Journ. suisse d. pharmacie. 1919. 57, 4 S.)

Roß, H., und **Boshart, K.**, Deutschlands Gewürzpflanzen. Beschreibung, Anbau, Verwendung. Verl. J. F. Lehmann, München. 1920. 48 S.

Schierlinger, L., Harznutzung der Föhre. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1919. 17, 281—365.)

Technik.

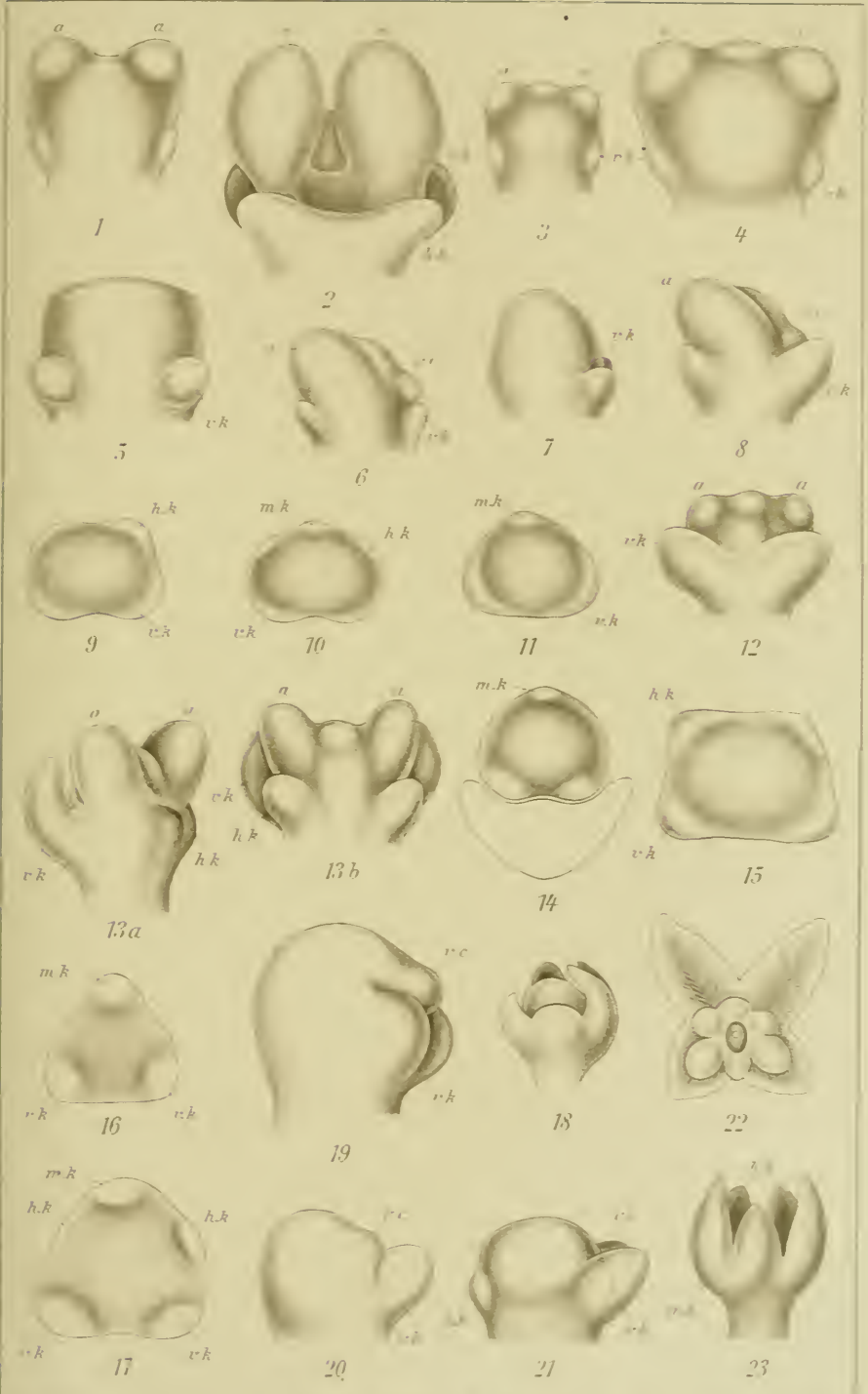
Sieben, H., Einführung in die botanische Mikrotechnik. 2. Aufl. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. 114 S.

Verschiedenes.

Grigoriew, R., Über die blutbildenden Eigenschaften des Chlorophylls. (Biochem. Zeitschr. 1919. 98, 284—293.)

Personalnachricht.

Am 27. Februar verstarb in Zürich der Privatdozent der Botanik Dr. A. Tröndle.





Neuerscheinungen
aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche

Von

Dr. Hans Winkler

o. Professor der Botanik an der Hamburgischen Universität

(VI, 231 S. gr. 8^o.) 1920.

Mark 18.—

Zunächst werden unsere gegenwärtigen Kenntnisse von den Ursachen der Parthenogenesis bei Tieren und Pflanzen kritisch dargelegt und dabei besonders die neue Theorie von Ernst über „Bastardierung als Ursache der Parthenogenesis“ berücksichtigt. Sie wird als nicht genügend begründet abgelehnt, besonders auch im Hinblick darauf, daß sie nicht auf die tierische Parthenogenesis anwendbar erscheint. Für diese weist Verf. nach, daß sie entgegen der Annahme der meisten Zoologen bei vielen Tieren aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen als alleinige Fortpflanzungsweise besteht, und mehr als die Hälfte des Werkes ist der ausführlichen kritischen Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse bei den Rädertieren, Wasserflöhen, Blatt-, Gall- und Schlupfwespen, Bienen, Blatt- und Schildläusen und anderen Tiergruppen gewidmet. — Als Interessenten kommen Biologen, Botaniker wie Zoologen in gleicher Weise in Betracht.

Weitere Schriften desselben Verfassers:

Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche

Mit 14 Abbildungen im Text. (Abdruck aus „Progressus rei botanicae“. Bd. II.)
(166 S. gr. 8^o.) 1908. Mark 4.40 (+ 100% Teuerungszuschlag)

Untersuchungen über Pflanzbastarde

Erster Teil:

Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pflanzsymbionten

Mit 2 Abbildungen im Text. (VIII, 186 S. gr. 8^o.) 1912.

Mark 6.— (+ 100% Teuerungszuschlag)

Inhalt: Einleitung. A. Definition des Begriffes Bastard. — B. Einteilung der Bastarde. I. Teil: Die Modifikations-Pflanzbastarde. — I. Beeinflussung des einen Pflanzsymbionten durch den anderen. 1. Vermittelte spezifische Änderungen. A. Änderungen in der Quantität der Nahrungszufuhr: (Änderungen in der Wasserversorgung, in der Zufuhr von Bodensalzen, in der Versorgung mit organischer Nahrung). — B. Änderungen in der Qualität der Nahrungszufuhr: a) Änderungen in der Zufuhr von Bodensalzen. (Das Fehlen oder die Neuaufnahme gewisser anorganischer Substanzen. Änderungen in der prozentualen Zusammensetzung der Nährlösung.) b) Änderungen in der Zufuhr organischer Stoffe. (Die Wanderung organischer Stoffe bei der Pflanzung. Kohlenhydrate. Farbstoffe. Glykoside. Alkaloide. Das „Virus“ der infektiösen Panaschüre. Epiphyllum-Körper. Geschmackbildende Stoffe. Die morphogene Wirkung der übergewanderten Stoffe. Die Gallen. Deformationen durch Parasiten. Einfluß der Wirtspflanze auf die spezifische Gestaltung des Parasiten. Die Flechten.) — 2. Unvermittelte spezifische Änderungen. A. Änderungen in der Blattgestalt. — B. Änderungen in der Fruchtform. — C. Änderungen in den Zeitmerkmalen. (Vegetationsdauer. Periodizität.) — D. Änderungen in der Kälteresistenz. — E. Änderungen in der Resistenz gegen Parasiten. — II. Beeinflussung der Nachkommenschaft des Reises durch die Unterlage. — Schluß.

Die ausführliche Darlegung der Untersuchungen wird in drei Teilen erscheinen, von denen der erste die durch Modifikation, der zweite die durch Chimärenbildung, und der dritte die durch Zellverschmelzung entstandenen Pflanzbastarde zum Gegenstand haben sollen. Der vorliegende erste Teil beschäftigt sich eingehender, als das bis jetzt irgendwie geschehen ist, mit der Frage nach der direkten gegenseitigen spezifischen Beeinflussung zweier Pflanzsymbionten.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Sobald erschienen:

Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei

Von

Dr. Hans Molisch

o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität Wien

Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde

Dritte, neubearbeitete Auflage

Mit 145 Abbildungen im Text. (XI, 326 S. gr. 8^o.) 1920. Mk. 20.—, geb. Mk. 25.—

Inhalt: I. Ernährung. 1. Die Wasserkultur. 2. Die unentbehrlichen Aschenbestandteile. 3. Die entbehrlichen Aschenbestandteile. 4. Stickstoff. 5. Der Boden. 6. Die Düngung. 7. Die Kohlensäureassimilation. 8. Das Wasser und seine Bewegung (Stoffaufnahme. Wurzeldruck. Lokaler Stammdruck. Das Holz, die eigentliche Wasserbahn. Negativer Druck der Gefäßluft. Kapillarität. Die Transpiration). 9. Die Transpiration und der Transpirationsstrom in Beziehung zu gärtnerischen Arbeiten (Abhärtung. Begießen. Welken abgeschnittener Sprosse). 10. Die Wanderung der Assimilate (Stärke, Zucker, Fett und Eiweiß. Der absteigende Assimilationsstrom. Künstliche Förderung der Fruchtbarkeit durch Stauung des Assimilationsstroms: Zirkelschnitt oder das Ringeln. Stammschlinge. Fruchtgürtel. Zwergunterlage. Drehen und Brechen der Zweige. Fruchtholzchnitt). 11. Die Ernährung der Pilze. Die Champignonzucht. 12. Ernährungsweisen besonderer Art (Die Mykorrhiza. Die Orchideenmykorrhiza und die Anzucht von Orchideen aus Samen. Die insekten- und fleischfressenden Pflanzen). — II. Atmung. Die Wärmeentwicklung durch Atmung. Die Heizung von Warmbetten durch Pilze. Atmung, Drainage und Blumtopf. III. Wachstum. 1. Allgemeines. 2. Wachstum und Außenbedingungen (Temperatur, Licht). 3. Wachstumsbewegungen (Geotropismus. Trauerbäume. Heliotropismus. Aerotropismus). 4. Organbildung (Polarität. Schwerkraft und Licht. Das Zweigsystem unter dem Einfluß innerer und äußerer Kräfte. Die Bedeutung der Neigung und Krümmung des Zweiges für das Wachstum. Das Verhalten aufrechter und geneigter Zweigsysteme. Der Baumschnitt). 5. Ruheperiode, Treiberei und Laubfall. — IV. Vom Erfrieren und Gefrieren der Pflanzen. — V. Die Fortpflanzung. 1. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung: Ausläufer, Wurzelstöcke (Rhizome), Knollen, Zwiebeln. Ableger und Steckling. Veredelung oder Transplantation. Bedingungen eines guten Pfropferfolges. Beziehungen zwischen Reis und Unterlage. Vorteile, die die Stecklingszucht und Veredelung gewähren. 2. Die geschlechtliche Fortpflanzung: Farnkraut. Bedecktsamige Pflanzen. Parthenogenese. Parthenokarpie. Über Blüten- und Fruchtbildung in ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Ursachen. Gefüllte Blüten. Durchwachsung der Blüte. — VI. Die Keimung der Samen. Keimungsbedingungen. Dauer der Keimfähigkeit. Scheintod. — VII. Variabilität. Vererbung und Pflanzenzüchtung. — Sachregister.

Die vorliegende Pflanzenphysiologie trägt eine besondere Note. Das Buch bemüht sich, die Grenzen zwischen Theorie und Praxis zu verschmelzen und sucht den Tatsachen der Gärtnerei, die auf großartigen, vielhundertjährigen Massensexperimenten beruhen, die theoretische Grundlage zu geben, andererseits aber wieder die Theorie durch die gärtnerischen Erfahrungen zu stützen. Es ist die erste „Pflanzenphysiologie“, die den Physiologen in die Schule des Gärtners und den Gärtner in die Schule des Physiologen führt und daher nicht nur für den Pflanzenphysiologen vom Fach, sondern, weil es gemeinverständlich geschrieben, auch für den Gärtner, Land- und Forstwirt, ja für jeden Pflanzenfreund bestimmt. Die erste Auflage war kurz nach ihrem Erscheinen — 1916 — schon vergriffen; ebenfalls während der Kriegszeit — 1918 — erschien die zweite Auflage, und auch diese war wiederum in wenigen Monaten vergriffen. Diese Tatsache beweist, daß Molischs Buch, wie von der Presse vorausgesagt, bereits einen ehrenvollen Platz in der gärtnerischen und botanisch-fachwissenschaftlichen Literatur einnimmt.

Die 3. Auflage ist genau durchgesehen und durch ein Kapitel (über fleischfressende Pflanzen) und mehrere andere Einschaltungen erweitert.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 4

MIT 2 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23**

Inhalt des vierten Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
Hans André, Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. Mit Tafel III und IV und 2 Abbildungen im Text	177
II. Besprechungen.	
Biedermann, W., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VII. Dringen Verdauungsfermente in geschlossene Pflanzenzellen ein?	218
—, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VIII. Die Verdauung pflanzlichen Zellinhalts im Darm einiger Insekten	220
III. Neue Literatur	222



Neuerscheinung

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler**, Prof. der Zoologie an der techn. Hochschule in Stuttgart und der landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim. Mit einem Anhang: **Die Gehirne der Bienen und Ameisen.** Dritte, erweiterte Auflage. Mit 39 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. (VIII, 21 S. gr. 8°). 1920. Mk. 14.—, geb. Mk. 20.—

Inhalt: Einleitung. I. Die Tierpsychologie im Altertum. Die jonischen Philosophen und Heraklit. Die Atomisten. Die Pythagoräer und Empedokles. Plato und Aristoteles. Die Stoiker. Plutarch. Die Neuplatoniker. II. Der Instinktbegriff der Kirchenlehre. Der Ursprung der kirchlichen Instinktlehre. Zur Kritik des kirchlichen Instinktbegriffes. Die kirchliche Instinktlehre in neuerer Zeit. Anhang: Der Trichterwickler. III. Die Gegner der kirchlichen Lehre vom Instinkt. Montaigne, Rorarius, Thomasius Jenkin, Leibniz u. a. Die englische Aufklärung. Die französische Aufklärung. Neuere Gegner der Instinktlehre. IV. Der vitalistische Instinktbegriff. Anhang: Die modernen Neovitalisten. V. Darwin. VI. Die Lamarekisten. Haeckel, Preyer, Wundt, Semon u. a. Anhang: Der Neolamarckismus. VII. Die neuere Tierpsychologie. Weismann, Ziegler, Lloyd Morgan, C. O. Whitmann, K. Groos, zur Strassen u. a. Die Kenner der Insektenstaturen: A. Forel, Wasman, v. Buttel-Reepen, Escherich u. a. VIII. Die Unterschiede der instinktiven und der verstandesmäßigen Handlungen. Die Merkmale der Unterscheidung. Weitere Eigenschaften der Instinkte. Die Einteilung der Instinkte. Die Beschränktheit der Instinkte. IX. Die Frage des Bewußtseins und des Gefühls. Anhang: Das Bewußtsein des Zweckes. X. Die histologische Grundlage. Anhang: Die allmähliche Ausbildung der Bahnen des Gehirns bei weißen Ratten. XI. Die Unterschiede der Tierseele und der Menschenseele. Die Gehirne der Säugetiere. Der Verstand der Pferde und Hunde. Beobachtungen an einem Affen. Die Instinkte beim Menschen. Die Instinkte und das menschliche Glück. Die Ideen. Anhang: Die Gehirne der Bienen und der Ameisen. Register der Autoren-Namen und der Tiere.

Die 3. Auflage der Schrift ist in dem historischen Teil bedeutend erweitert, so daß sie die Grundzüge einer Geschichte der Tierpsychologie enthält, welche mit der allgemeinen Geschichte der Philosophie in Beziehung gesetzt ist. Ferner sind die neuesten Forschungen auf dem tierpsychologischen Gebiet berücksichtigt, insbesondere Beobachtungen an Pferden, Hunden und Affen. Wie in der vorigen Auflage, enthält die Schrift einen Anhang über die Gehirne der Bienen und Ameisen, welcher ebenfalls zeitgemäß erweitert wurde.

Aus der Heimat, 1911, Heft 1: Der Verfasser zeigt zunächst, wie im Wandel der Zeiten sich die Anschauungen über den Instinkt gestaltet haben und gibt zuletzt in breiterer Ausführung ein Bild von der neueren Tierpsychologie. Daran anschließend zeichnet er die Unterschiede der Tierseele und der Menschenseele, wobei er gemäß seinem wissenschaftlichen Standpunkt die Tierseele als die Urstufe der Menschenseele betrachtet und daraus folgert, daß die Tierpsychologie den Schlüssel zu der menschlichen Psychologie bilde. Das kleine Werk ist von letzterem Gesichtspunkt aus betrachtet schon für jeden Pädagogen des Studiums wert.

Archiv für Psychologie, Bd. XIX: . . . Zur Einführung wird das sich angenehm lesende Buch dem kritischen Leser gute Dienste leisten. E. Becher (Münster i. W.)

Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes.

Von

Hans André.

Mit Tafel III und IV und 2 Abbildungen im Text.

Ein Überblick über die bisherigen Theorien der Jahresringbildung¹ zeigt, daß man im wesentlichen drei Gruppen von Ursachen zu ihrer Erklärung heranzog:

1. physikalische Ursachen,
2. physiologisch-chemische, im Stoffwechsel wirksame Faktoren und
3. auslösende Ursachen oder »Reize«.

Als physikalische Ursachen der Strukturdifferenzen des Holzes zog man in Betracht:

1. einen periodisch veränderten Rindendruck,
2. einen verschieden hohen osmotischen Innendruck der Jungholz zellen bei annähernd gleich großer Wassermenge, oder bei annähernd gleichem osmotischen Druck eine verschieden große zur Verfügung stehende Wassermenge, die seine osmotische Energie in ein verschieden großes Äquivalent mechanischer Spannungsenergie überführt, oder eine verschieden große Dehnbarkeit der zu spannenden Membran.

Der einfache mechanische Erklärungsversuch der radialen Streckungsdifferenzen des Holzes durch einen verschieden stark darauf einwirkenden Rindendruck, ist durch die exakten Untersuchungen Krabbes bereits längst widerlegt. Krabbe maß den Rindendruck zu verschiedenen Zeiten des Jahres, indem er abgelöste und dabei sich kontrahierende Rindenstücke durch Gewichte auf ihre ursprüngliche Länge ausdehnte. Die Mes-

¹) Eine ausführlichere kritische Darstellung der bisherigen Theorien mit Berücksichtigung auch der allerneuesten Ergebnisse bringt ein Artikel von mir in »Die Naturwissenschaften«.

JUL 13 1920

sungen ergaben, daß der Rindendruck während des ganzen Jahres annähernd konstant ist. Also kann er für die verschiedenen Streckungsverhältnisse des jährlichen Holzzuwachses nicht verantwortlich gemacht werden. Aber auch der osmotische Druck in den Jungholzzellen erwies sich bei den von Wieler untersuchten Pflanzen als während der ganzen Wachstumsperiode nahezu konstant. Die stärkere Dehnung der Weitholzfasern im Frühjahr kann also auch nicht so einfach auf einen größeren Innendruck zurückgeführt werden. Hingegen scheinen nach den Untersuchungen von Lutz Wasserdifferenzen und Differenzen in der Dehnbarkeit der Membran die Streckungsdifferenzen kausal mitzubedingen.

Mit der Bestimmung solcher unmittelbar an der Streckungsmechanik beteiligten physikalischen Faktoren sind wir von einer kausalen Analyse der Wachstumsform der betreffenden Zellen natürlich noch weit entfernt. Die Dehnbarkeit der Membran ist selbst wiederum abhängig von ihrer physikalisch-chemischen Konstitution, die von den inneren Bedingungen des Protoplasmas abhängt. Im Gegensatz zu einer Maschine im engeren Sinne, wie sie die menschliche Technik gewöhnlich hervorbringt, ist das Maschinensystem der Pflanze ein vorwiegend chemisches System. Verschiebungen in den chemischen Gleichgewichtsverhältnissen, wie sie durch verschiedene Ernährungsverhältnisse bedingt sind, müssen für die Wachstumsformen von tiefgreifender Bedeutung sein. In Übereinstimmung mit Russow hält Wieler das Weitholz für das besser ernährte. Versuche mit Pflanzen von *Ricinus* und *Helianthus*, die teils im freien Land, teils in verschieden großen Töpfen kultiviert wurden, führten zum Resultat, daß die radiale Streckung der Elemente um so kleiner ausfiel, je geringer die Weite des Topfes, also je schlechter die Ernährung war. Wieler behauptet, daß in derselben Weise wie das künstlich erzeugte Herbstholz auch der normale Jahresring erklärt werden müsse. Zu Beginn der Vegetationsperiode findet eine lebhafte Entfaltung von Assimilationsorganen statt, welche eine reichliche Ernährung und daher die Ausbildung von Frühlingsholz zur Folge hat.

Im Gegensatz zur Ernährungstheorie oder wie man sie auch genannt hat, zur Theorie der Stoffübertragung, stellte Jost

eine neue eigene Theorie auf: die Theorie der Bewegungsübertragung. Jost untersuchte besonders den Einfluß der Transpiration und der Organbildung auf die Entstehung der Gefäße. Er fand, daß die Transpiration Qualität und Quantität der Gefäße beeinflussen kann, aber nicht die Ursache der Gefäßbildung ist. Er glaubt, daß die Gefäßbildung in direkter Beziehung zur Blattbildung steht und beruft sich auf eine ganz allgemein gehaltene Stelle bei Pfeffer in dem Abschnitt »die Bedeutung der Wechselwirkung von Organen für den Stoffwechsel«, wo dieser Forscher die Möglichkeit diskutiert, daß Bewegungszustände von einer Zelle auf die andere übertragen werden können, ohne daß materielle Teile übertreten müssen. Macht man also die Annahme, daß von jedem wachsenden Organ ein »Reiz« auf die unterhalb desselben befindlichen embryonalen Gewebe ausgehe, der in diesen die Ausbildung von Gefäßgängen veranlaßt, so sind zwar die Tatsachen noch nicht erklärt, aber doch wenigstens unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht, von dem weitere Untersuchungen werden ausgehen können« (Jost). Welche Tatsachen werden nun durch die Annahme dieses Reizes unter einen Gesichtspunkt gebracht? Augenscheinlich folgende:

1. daß das Cambium seine Tätigkeit beginnt, wenn die Knospen anfangen zu wachsen,
2. daß entsprechend der Bildung von Gefäßen in den Blättern auch solche vom Cambium gebildet werden,
3. daß das Tempo in der Streckung der Elementarorgane im Jungholz und in den wachsenden Blättern das nämliche ist, mit andern Worten, daß bei lebhafterem Wachstum der Blätter auch die Elemente des Jungholzes stärker radial gestreckt werden.

Wenn sich zeigen läßt, daß dieselben Erscheinungen auftreten, auch ohne Zusammenhang des Cambiums mit den wachsenden Organen, so erweist sich diese ganze Ansicht als unbegründet. Jost selbst hat darauf hingewiesen, daß es Holzbildung gibt, die nicht durch Blattbildung angeregt, sondern auch durch andere Einflüsse, z. B. Verwundung veranlaßt wird. Lutz hat gefunden, daß bei einer entnadelten Kiefer typisches Frühlingsholz gebildet wird. Jost selbst sieht sich daher gezwungen, seine Theorie etwas einzuschränken und gelangt zu dem Resultat, daß Organbildung zwar in vielen, nicht aber in

allen Fällen eine notwendige Bedingung für Gefäßbildung sei. Unseres Erachtens liegt die Annahme viel näher, daß beide Erscheinungen: das stärkere Wachstum der Blätter und die Frühholzbildung von einer gemeinsamen Ursache abhängen, da beide mit einer stärkeren Streckung der Zellen verbunden sind. Als gemeinsame Ursache kommt ganz natürlich und in erster Linie die vermehrte Wasserzufuhr einschließlich der vermehrten Nährsalzzufuhr in Betracht.

Die neuesten und umfangreichsten Untersuchungen über die Tätigkeit des Cambiums haben seine Reaktionsweise auf Zug- und Druckwirkungen zum Gegenstand. Nach Schwarz ist für die Entstehung des Spätholzes in erster Linie ein Druckreiz maßgebend. Er meint, daß im Frühjahr der mechanische Druckreiz »latent« bleibt, d. h., daß er durch die Wachstumsfaktoren gleichsam überwunden wird. Es dürften also auch hier die Ernährungsfaktoren eine Rolle spielen, insofern das stärkere oder geringere Wachstum von ihnen abhängt. Wenn im Herbst die Sache sich umkehrt, der Druckreiz in Tätigkeit tritt, so geschieht dies wahrscheinlich deshalb, weil das Wachstum infolge der Veränderung der Ernährungsverhältnisse schwächer wird.

Die Bedeutung der chemischen Gleichgewichtsverhältnisse des Stoffwechsels für die Wachstumsformen der embryonalen Gewebe hat Klebs hypothetisch folgendermaßen formuliert. Starkes vegetatives Wachstum der Vegetationspunkte und Weitholzbildung des Cambiums sind bedingt durch einen relativen Überschuß der N-Verbindungen im Vergleich zu den Kohlehydraten. Ein solcher Überschuß schließt optimale Wachstumsbedingungen in sich ein. Dagegen stellen die Blütenbildung und die Engholzbildung des Cambiums Hemmungsprozesse im Wachstum dar, die an eine Einschränkung in der Zufuhr der Stickstoffsalze (also an schlechte Ernährung) oder an eine starke Anhäufung der Kohlehydrate gebunden sind. Für das Wachstum der Vegetationspunkte hat Klebs die Richtigkeit seiner Theorie bei einigen Pflanzen dadurch bewiesen, daß er durch gute Nährsalzzufuhr (also durch optimale Bedingungen vegetativen Wachstums) die Blütenbildung jahrelang unterdrückte. Sobald aber die Nährsalze eingeschränkt wurden, trat Blütenbildung ein. Im Frühjahr 1914 veranlaßte mich Klebs, auch

das Problem der Jahresringbildung unter den Gesichtspunkten der von ihm aufgestellten Ernährungstheorie experimentell in Angriff zu nehmen. Ich sollte bei einem perennierenden Tabakbastard, der normal fortdauernd homogenes Holz erzeugte, die Wachstumsformen des Cambiums durch die Außenfaktoren modifizieren, also „künstliche“ Jahresringe erzeugen. Mit einer gewissen Skepsis ob des Gelingens trat ich an die Aufgabe heran. Aber sie gelang mir; die Pflanze reagierte vortrefflich. Ich fand bald darauf eine zweite Pflanze: *Lantana Camara* L., die sich für die kausale Klärung des Problems ebenfalls sehr geeignet erwies. Die begonnenen Versuche mußte ich bei Ausbruch des Krieges unterbrechen und konnte sie erst im Dezember 1918 wieder aufnehmen. Da Klebs im Oktober 1918 gestorben war, konnte ich in Heidelberg nicht weiter arbeiten. Mit den noch kümmerlich erhaltenen Resten meiner ehemaligen Versuchspflanzen siedelte ich nach Würzburg über, wo ich bei Herrn Professor Kniep für die weitere Durchführung meiner Versuche freundliches Interesse und wohlwollende Förderung fand. In Würzburg fand ich noch zwei weitere geeignete Versuchspflanzen, eine Tabakspecies: *Nicotiana wigandioides* C. Koch und *Sparmannia africana* L. *Lantana Camara* und die beiden Tabake erwiesen sich besonders geeignet zur künstlichen Erzeugung differenter Streckungszonen des Libriforms, bei *Sparmannia africana* konnte ich die Abhängigkeit der bei den Tropenpflanzen häufig vorkommenden Parenchymringe von den Außenfaktoren feststellen. Im Folgenden will ich meine Versuche und die sich daraus ergebenden Folgerungen für die Theorie der Jahresringbildung in gedrängter Zusammenfassung mitteilen. Meine Ergebnisse werden mir Veranlassung geben, auch das Problem der autogenen und der aitiogenen Periodizität am Schlusse zu erörtern.

A. Künstliche Erzeugung differenter Streckungszonen bei Pflanzen, die unter relativ konstanten Außenbedingungen homogenes Holz erzeugen.

I. Versuche mit *Nicotiana Tabacum* L. \times *tomentosa* Ruiz. et Pav. und *Nicotiana wigandioides* C. Koch.

Die erste Pflanze, mit der ich erfolgreich meine Versuche durchführte, war ein von Klebs erzeugter Bastard unseres ein-

heimischen Tabaks: *Nicotiana Tabacum* L. mit einer tropischen Art: *Nicotiana tomentosa* Ruiz. et Pav. Durch die Bastardierung war der Nachkomme perennierend geworden und wuchs unter normalen und relativ konstanten Bedingungen prächtig in die Dicke. Als erstes Objekt untersuchte ich ein mehrjähriges Exemplar: *Nicotiana Tabacum* \times *tomentosa* I, das eine untere Stammdicke von fast $4\frac{1}{2}$ cm hatte und einen fast baumartigen Habitus zeigte. Die Pflanze, die in einem großen Holzbottich kultiviert wurde, stand während des Winters im Warmhaus des Botanischen Gartens, wo sie normal begossen wurde. Der Querschnitt durch den Stamm zeigte durchgängig homogenes Holz von einer Struktur, wie sie auf Taf. III, Fig. 1, abgebildet ist. Es besteht aus normal gestreckten Librifasern und ziemlich regelmäßig angeordneten Gefäßen; die Markstrahlen sind als dunkle Linien erkenntlich. Die auffallend gleichmäßigen Streckungsverhältnisse der Librifasern brachte ich in Zusammenhang mit den relativ gleichmäßigen Kulturbedingungen. Aus dieser kausalen Verknüpfung ergab sich das Problem, ob nicht durch Veränderung der relativ gleichmäßigen Kulturbedingungen auch eine Veränderung der Streckungsverhältnisse zu erzielen wäre. Zunächst dachte ich im Anschluß an die Klebssche Theorie an den Einfluß des Nährsalzgehaltes des Bodens. Sollten nicht bei einer Kultur in Sand die Streckungsverhältnisse sich anders gestalten wie bei einer Kultur in gut gedüngter Gartenerde? Die Frage wurde entschieden an:

Nicotiana Tabacum \times *tomentosa* II

(aus dem Samen einer bastardierten Blüte von *Nic. Tab.*).

Kulturbedingungen:

15. III. 13. Erde, Warmbeet.

17. VI. 13. Sand, Topf von ca. 12 cm oberem Durchmesser, Kalthaus.

30. V. 14. In demselben Topf, Balkon.

25. VI. 14. Oberer Seitensproß abgeschnitten und untersucht, unterer Teil in Mistbeet (Freiland) umpflanzte.

25. VII. 14. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte drei scharf gegeneinander abgegrenzte Zonen:

1. einen inneren Weitholzring;
2. einen mittleren Engholzring;
3. einen äußeren Weitholzring (Taf. III, Fig. 2).

Mikrometermessungen.

(Die Messungen wurden, da im Querschnitt die maximale Streckung nur zufällig getroffen wird, bei den durch Mazeration isolierten Elementen vorgenommen.)

Innere Weitholzzone		Mittlere Engholzzone		Äußere Weitholzzone	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen
10,2—22	37,5—90	4,8—14,4	35,2—48	12,8—32	64—136
mikr.	mikr.	mikr.	mikr.	mikr.	mikr.

Deutung des Befundes: Der am 25. VI. 14 abgeschnittene obere Teil zeigte im Querschnitt Engholz bis zum Cambium. Der bei darauffolgender Kultur im Mistbeet gebildete Zuwachs muß also mit dem äußeren Weitholzring identisch sein. Seine weitesten Leitungsbahnen sind fast dreimal, seine weitesten Librifasern doppelt so weit wie die entsprechenden Elemente im Engholz. Durch Analogieschluß darf gefolgert werden, daß der innere Weitholzring sich unter ähnlich günstigen Bedingungen also während der Kultur im Warmbeet (vom 15. III. 13 bis zum 17. VI. 13) bildete. Auffallend ist, daß die Leitungsbahnen im äußeren Weitholzring bedeutend weiter sind als die Leitungsbahnen im inneren Weitholzring. Während der Bildung des äußeren Weitholzringes zeigte die Pflanze ein äußerst rapides Wachstum der Seitensprosse und Blätter. Ein ähnlich rapides Wachstum zeigten Topfexemplare, die nicht aus Sand, sondern aus Erde ins Mistbeet umgepflanzt wurden, nicht. Die vorausgehende, über ein Jahr lang dauernde Hungerperiode mußte also bei dem in Sand kultivierten Exemplar in den inneren Faktoren irgendwelche Veränderungen hervorgerufen haben, die den aufbauenden Stoffwechsel unter den an sich schon günstigen Bedingungen noch beschleunigten. Man kann entweder mit Klebs an einen fast völligen Verbrauch der Reservestoffe denken, mit dem eine starke Aktivierung der Fermente Hand in Hand ginge, oder mit Friedl Weber annehmen, daß während der Hungerperiode vorher im Organismus gebildete Selbstgifte aufgebraucht wurden, was ebenfalls den Stoffwechsel fördern mußte. Nach der Klebs'schen Auf-

fassung stand die Pflanze aber auch schon deshalb unter optimalen Wachstumsbedingungen, weil durch die reichliche Nährsalzaufnahme das Verhältnis der N-Verbindungen zu den C-Verbindungen zugunsten der ersteren verschoben sein mußte.

Wenn nun auch der äußere Weitholzring infolge der vorausgehenden Hungerperiode unter noch günstigeren Innenbedingungen gebildet worden wäre, wie der innere Weitholzring, so ist doch als allein wesentliches Moment in Betracht zu ziehen, daß in beiden Fällen Weitholz unter gleichen günstigen Außenbedingungen gebildet wurde: nämlich bei Freilandkultur in gutem, feuchtem Boden. Dagegen wurde Engholz während der Topfkultur in Sand gebildet.

Die Topfkultur unterschied sich von der Freilandkultur:

1. durch die verminderte Wasserzufuhr. Der Topf kann an sich schon nur eine sehr beschränkte Wassermenge fassen. Der Sand wurde mäßig begossen. Außerdem vermag er das Wasser infolge seines Mangels an Bodenkolloiden schlecht festzuhalten und zeichnet sich deshalb im Vergleich zu humusreicher Gartenerde durch relative Trockenheit aus. Der Unterschied bestand aber auch

2. in der verminderten Nährsalzzufuhr, da der Sand naturgemäß ja nährsalzarm war.

Es ist nun möglich, daß beide Faktoren für die radiale Streckung verantwortlich zu machen sind; es ist aber auch möglich, daß ein Faktor allein den Ausschlag gibt oder wenigstens einen bedeutenderen Einfluß auf die Streckung ausübt wie der andere. Um die Frage zu entscheiden, mußte einer der beiden Faktoren nach Möglichkeit ausgeschaltet werden. Da reichliche Nährsalzaufnahme, wie ich damals annahm, unzertrennlich verknüpft ist mit einer reichlichen Aufnahme des Wassers, das ja als Transportmittel dient, kann letztere nicht herabgesetzt werden, ohne zugleich die erstere einzuschränken, wohl aber konnte reichlich Wasser mit wenig Nährsalzen zur Verfügung gestellt werden. Ich kultivierte also einen weiteren Steckling:

Nicotiana Tabacum × *tomentosa* III

in sehr feucht gehaltenem nährsalzarmem Sandboden.

Kulturbedingungen:

19. XI. 18. Sand zur Bewurzelung

13. I. 19. Sand (Topf) }
 1. V. 19. Erde (Topf) } sehr feucht gehalten
 4. VI. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund:

Der Querschnitt zeigte:

1. einen inneren Weitholzring;
2. einen anschließenden schmalen Engholzring;
3. einen äußeren Weitholzring. (Taf. III, Fig. 3.)

Mikrometermessungen.

Radiale Streckung der Librifasern und Leitungsbahnen.

Im Engholz		Im Weitholz	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen
2,8—3 mikr.	bis 20 mikr.	13—28 mikr.	bis 84 mikr.

Deutung des Befundes:

Durch Messungen am unteren Stammquerschnitt war festgestellt worden, daß die Pflanze während der Kultur in Sandmäßig (fast $\frac{2}{3}$ mm) in die Dicke wuchs. Es schien mir unwahrscheinlich, daß dieser Zuwachs sich so einseitig auf die Rinde lokalisierte, daß der sehr schmale (ca. 35 μ breite) Engholzring als das einzige während der 3 $\frac{1}{2}$ monatigen Sandkultur gebildete Holz angesehen werden muß. Ähnliche Engholzringe werden von den später noch zu besprechenden *Lantana camara*-Stecklingen jedesmal während der Bewurzung gebildet, also zu einer Zeit, wo infolge des mangelhaften, sich erst allmählich regenerierenden Pumpsystems ein relativer Wassermangel in der Pflanze herrschte. In Analogie zu diesem Befunde hielt ich es für wahrscheinlich, daß auch der in Frage stehende Engholzring bei *Nicotiana tabacum* \times *tomentosa* III sich unter dem relativen Wassermangel während der Bewurzung bildete. Ich glaubte also, daß der anschließende Weitholzzuwachs schon während der Kultur in sehr feuchtem Sand begonnen hatte, als das Wurzelsystem sich bereits entwickelt und ausgebreitet hatte, um die zur stärkeren radialen Streckung erforderliche Wassermenge aufnehmen zu können. Mein Schluß erwies sich als ein Trugschluß. Ein etwas späterer Versuch, bei dem ich einen bewurzelten Steckling fast ebensolang (3 Monate) in sehr feuchtem Sand weiter kultivierte und dann untersuchte, zeigte, daß dieser

Steckling ebenfalls nur eine ganz schmale Zuwachszone von Engholz gebildet hatte, die sich direkt an das Cambium anschloß. Also konnte auch bei dem vorhergehenden Versuch während der feuchten Sandkultur kein Weitholz gebildet worden sein. Das Ergebnis ist also: Günstige Wasserzufuhr bei Nährsalzmangel reicht zur Weitholzbildung nicht aus. Damit war die Klebssche Auffassung bestätigt, daß gesteigerte Nährsalzzufuhr Vorbedingung für die Weitholzbildung ist und zwar deshalb, weil sie Vorbedingung für optimales Wachstum ist; das optimale Wachstum seinerseits dürfte an eine relative Zunahme der N-Verbindungen im Verhältnis zu den C-Verbindungen gebunden sein. Umgekehrt muß eine Einschränkung der Nährsalzzufuhr auch eine relative Abnahme der Stickstoffverbindungen im Vergleich zu den Kohlenstoffverbindungen bedingen, die ihrerseits zur Einschränkung oder Hemmung des Wachstums, d. h. zur Engholzbildung führt.

Dieses Ergebnis darf jedoch nicht zu der Meinung führen, daß nur Nährsalzmangel allein Engholzbildung bedingen kann. Bei dem besprochenen Versuch wurde der mittlere Engholzring bei Nährsalzmangel, das äußere Weitholz bei Nährsalzreichtum gebildet. Die Wasserversorgung war in beiden Fällen günstig. Ist nun nicht auch der Fall denkbar, wo günstige Nährsalzaufnahme mit ungünstiger Wasserversorgung verbunden ist? A priori scheint diese Möglichkeit ausgeschlossen, da Wasser ja das Transportmittel der Nährsalze darstellt. Aprioristische Erwägungen sind indessen in der Naturwissenschaft stets mit Vorsicht aufzunehmen und bedürfen stets der induktiven Bestätigung. Die Erfahrung zeigt gerade in unserem Falle vielfach das Gegenteil. Rippe (1919) konnte neuerdings feststellen, daß Trockenpflanzen von *Sinapis alba* einen relativ höheren Stickstoffgehalt in der Asche zeigten als Feuchtpflanzen. Beträchtlich höheren Stickstoffgehalt in Trockenpflanzen stellten u. a. auch Wilms und Seelhorst, Langer und Tollens, Pfeiffer, Mayer u. a. fest. Ähnlich verhielt es sich mit *Sinapis alba* mit den mineralischen Nährstoffen. Die Trockenpflanzen sind also in diesem Falle geradezu besser ernährt wie die Feuchtpflanzen. Steht aber diese Tatsache fest, dann ist der oben in Erwägung gezogene Fall, wo günstige Nährsalz-

aufnahme mit ungünstiger Wasserversorgung verbunden ist, auch bei *Nicotiana* durchaus denkbar. Er würde dann gegeben sein, wenn die Pflanze in gutem, aber trockenem Boden kultiviert wird. Welche Wachstumsformen zeigt das Cambium in diesem Falle?

Den Versuch, der diese Frage entscheiden sollte, führte ich sowohl bei dem Bastarden, als auch bei einer perennierenden Species: *Nicotiana Wigandeoides* durch. Durch zeitweilige Einschränkung der Wasserzufuhr konnte ich bei beiden eine starke radiale Verkürzung der Librifasern und Leitungsbahnen bewirken. Da beide Pflanzen sich prinzipiell gleich verhalten, teile ich nur das Ergebnis bei *Nicotiana wigandioides* genauer mit. Auch diese Pflanze bildet bei relativ konstanten Bedingungen ein ziemlich homogenes Holz. Ein im Botanischen Garten in Würzburg kultiviertes zwei Jahre altes Exemplar zeigte nur ganz schwache Differenzen der Streckungsverhältnisse, die offenbar auf die etwas wechselnden Bedingungen der Topfkultur zurückgeführt werden müssen.

Nicotiana wigandioides I.

Kulturbedingungen:

3. XII. 18. Sand zur Bewurzelung.

13. I. 19. Erde.

Ab 10. IV. 19. Trocken gehalten.

Ab 1. VI. 19. Wieder feucht.

29. VI. 19. Untersucht.

Während der Trockenhaltung verlor die Pflanze vier große Blätter; die übrigen Blätter zeigten kaum ein Wachstum. Bei Feuchthaltung ab 1. VI. 19 setzte das Wachstum wieder ein.

Anatomischer Befund:

Die oberen Querschnitte, bei denen das bei erneuter Feuchthaltung eintretende Dickenwachstum schon erfolgt war, zeigten drei Zonen:

1. einen inneren Weitholzring,
2. einen mittleren, sehr stark verkürzten Engholzring,
3. einen äußeren Weitholzring. (Taf. III, Fig. 4.)

Der äußere Weitholzring wird in den tieferen Querschnitten immer schmaler, bis er sich völlig verliert. (Taf. III, Fig. 5.)

Mikrometermessungen.
 Oberer Querschnitt. (Taf. III, Fig. 4.)

Innerer Weitholzring		Mittlerer Engholzring		Äußerer Weitholzring	
L. F. 12—28 mkr.	Leitungsbahnen bis 74 mkr.	L. F. 3—21 mkr.	Leitungsbahnen bis 36 mkr.	L. F. 14—29 mkr.	Leitungsbahnen bis 82 mkr.

Querschnitt in mittlerer Höhe. (Taf. III, Fig. 5.)

Innerer Weitholzring		Äußerer Engholzring		Anschließende Weitholzkappen	
L. F. 10—35 mkr.	Leitungsbahnen bis 84 mkr.	L. F. 2,5—15 mkr.	Leitungsbahnen bis 38 mkr.	L. F. 7—28 mkr.	—

Bemerkenswert ist, daß die Wanddicke der L. F. im Engholzring im Vergleich zum Weitholzring auf das doppelte zunimmt.

Wanddicke der Librifasern.

Im inneren Weitholzring	Äußerer Engholzring	In den anschließenden Weitholzkappen
1,5—2 mkr.	3,5—4 mkr.	1,8—2 mkr.

Deutung des Befundes: Der innere Weitholzring wurde während der Kultur in Erde und bei normaler Begießung gebildet. Der anschließende Engholzring unter dem Einfluß der Trockenhaltung. Er zeigt eine starke radiale Verkürzung und Membranverdickung der Elemente. Der äußere Weitholzring dringt, wie verschieden hohe Querschnitte zeigen, von oben nach unten vor. Bei dem Querschnitt aus mittlerer Höhe sitzen bereits die ersten Weitholzzuwachse kappenförmig auf. Das äußere Weitholz wurde nach erneuter Begießung gebildet.

Nehmen wir an, daß mit der Trockenhaltung zugleich eine Einschränkung der Nährsalzaufnahme verbunden war, dann ist nach der Klebsschen Vorstellung ohne weiteres begreiflich, daß kein Weitholz gebildet wurde. Denn diese Wachstumsform ist ja an optimale Wachstumsbedingungen geknüpft, die einen Überschuß der Nährsalze voraussetzen. Nach den oben dargelegten Ergebnissen Rippels ist es aber auch nicht ausgeschlossen, daß die trocken gehaltene Pflanze gut ernährt war. Dann fordert die Klebssche Theorie eine Ergänzung dahin,

daß zu den optimalen Wachstumsbedingungen außer den Nährsalzen auch günstige Wasserzufuhr gehört. Das ist ja eigentlich selbstverständlich, da das Wasser das unbedingt erforderliche Streckungsmittel ist und auch als Lösungsmittel und als chemische Verbindung bei Synthesen eine wichtige physiologische Rolle spielt. Klebs hat diese Selbstverständlichkeit nicht immer ausdrücklich betont, offenbar deshalb, weil er der Meinung war, daß reichliche Nährsalzaufnahme immer mit reichlicher Wasseraufnahme verbunden ist. Die Rippelschen Ergebnisse machten es notwendig, diesen Punkt nochmal eigens klarzustellen.

Auch bei *Nicotiana wigandioides* konnte ich den Einfluß des Nährsalzmangels in feuchter Sandkultur zeigen.

Nicotiana wigandioides II.

Kulturbedingungen:

- 3. XII. 18. Sand zur Bewurzelung.
- 13. I. 19. Erde.
- 16. IV. 19. Sand.
- 31. V. 19. Erde.
- 5. VIII. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund:

Die Pflanze zeigte einen ähnlichen Engholzring wie *Nicotiana tabacum* × *tomentosa* III, wenn auch nicht überall so scharf ausgeprägt. (Taf. III, Fig. 6 zeigt einen oberen Schnitt. Das zuletzt während der Kultur in Erde gebildete Holz hebt sich mit seinen stark erweiterten Gefäßen von der schmalen Engholzzone deutlich ab.)

II. Versuche mit *Lantana Camara*.

Ein mehrjähriges, über 1½ m hohes Exemplar der Pflanze zeigte auf seinem maximalen, fast 4 cm breiten Querschnitt durchweg homogenes Holz. Diese Pflanze, die in ihrer Heimat (wahrscheinlich unter ziemlich konstanter Wasser- und Nährsalzversorgung) nur gleichförmig gestrecktes Weitholz erzeugte (Taf. III, Fig. 7), kann experimentell in ganz beliebigem Rhythmus zur Engholzbildung veranlaßt werden. Die Versuche habe ich hier in noch größerem Stile durchgeführt, wie bei *Nicotiana*, weil das Reaktionsverhältnis dieser Pflanze zur Außenwelt noch

feiner ist. Um individuelle Besonderheiten als solche zu erkennen, wurden jedem Exemplar 4—5 Parallelexemplare zugeordnet, die unter gleichen Bedingungen kultiviert wurden. Außerdem wurde bei *Lantana* auch der Einfluß des organischen Materials auf die Streckungsverhältnisse festgestellt.

Methodische Richtlinien und prinzipielle Ergebnisse.

Um den Einfluß des Wassers und der Nährsalze festzustellen, wurde untersucht:

I. Wie das Cambium sich bei Einschränkung beider verhält. Diese kann erreicht werden

1. durch Bewurzelung von Stecklingen in Leitungswasser. Der abgeschnittene Sproß kann zunächst nicht soviel Wasser und Nährsalze aufnehmen, wie er im Zusammenhang mit dem Gefäß- und Wurzelsystem der Mutterpflanze aufnehmen konnte. Es bildet sich Engholz (Taf. III, Fig. 8).

2. Durch Kultur des bereits bewurzelten Stecklings in Nährlösung. Das Wurzelsystem bei *Lantana* bedarf zu seiner günstigen Entwicklung die Reizwirkung eines körnigen Mediums, also des Bodens. Wo diese Reizwirkung fehlt, also in Nährlösung, entwickelt es sich schlecht und führt infolgedessen der Pflanze auch nicht die ausreichende Menge Wasser und Nährsalze zu. Auch hier bildet sich Engholz (Taf. III, Fig. 9).

3. Durch Reduktion des Wurzelsystems bei einer normal kultivierten Pflanze. Es bildet sich ebenfalls Engholz. (Taf. III, Fig. 10.)

4. Durch Kultur relativ großer Exemplare in relativ kleinem Topf, dessen Nährsalze bald erschöpft sind und dessen Wassergehalt mit der fortschreitenden Verbreiterung der Transpirationsfläche für optimales Wachstum bald nicht mehr ausreicht. Auch hier bildet sich Engholz. (Taf. III, Fig. 11.)

In all diesen Fällen wurden also Engholzzonen gebildet. Um nun festzustellen, ob die Engholzbildung von schlechten Wachstumsbedingungen und diese von ungünstiger Nährsalzzufuhr abhängen, habe ich

II. untersucht, wie das Cambium sich bei der Kultur der Pflanze in nährsalzarmem, sandigem, aber sehr feucht gehaltenem Boden verhält. Relative Wasserarmut konnte dabei

nicht in Frage kommen, da der Sand sehr feinkörnig gewählt wurde, so daß er das Wasser kapillar festhalten mußte. Wäre nicht der Nährsalzmangel, sondern das Wasser für die Streckung ausschlaggebend, so müßte sich Weitholz bilden. Tatsächlich bildet sich Mittelholz, stellenweise sogar Engholz (Taf. III, Fig. 12); also ist die radiale Verkürzung auf nicht optimale Wachstumsbedingungen zurückzuführen, die auf einem Nährsalzmangel beruhen.

Damit ist nun nicht gesagt, daß das Wasser ganz ohne Einfluß auf die Streckung wäre. Wäre dem so, dann dürfte sich nur ganz typisches Engholz gebildet haben. Tatsächlich hat sich aber auch Mittelholz gebildet. Das reichlich vorhandene Wasser hat eben die Zellen soweit gestreckt, als es infolge des osmotischen Innendruckes und des Membranwiderstandes der schlecht ernährten Zellen möglich war. Daß es aber nicht zur maximalen Streckung kam, daran dürfte lediglich die schlechte Ernährung schuld sein. Um

III. zu zeigen, daß reichliche Nährsalzzufuhr die primäre Vorbedingung für die maximale Streckung ist, gewissermaßen das, was die Tendenz zur maximalen Streckung in den Zellen erst erzeugt, schränkte ich die der Pflanze gebotene Wassermenge ein, stellte ihr aber reichlich Nährsalze zur Verfügung. Das geschah durch eine Kultur in ganz grobkörnigem Quarzsand, der täglich mit wenig, aber relativ stark konzentrierter Nährlösung begossen wurde. Da das Wasser in dem grobkörnigen Sand kapillar kaum festgehalten wurde, sondern meist nur infolge der Adhäsion in dünner Schicht an der Oberfläche der Körnchen haftete, war relativer Wassermangel vorhanden. Dagegen enthielt die geringe Menge Wasser viel Nährsalz. Während der Kultur bildete das Cambium trotz der eingeschränkten Wasserzufuhr eine Zwischenform von Mittel- bis Weitholz. (Taf. IV, Fig. 1.) Wäre nur das sehr wahrscheinlich als mechanisches Streckungsmittel wirksame Wasser ausschlaggebend, so müßte sich im Vergleich zu dem vorhergehenden Versuch infolge des stärkeren Wassermangels Engholz bilden. Wird bei reichlich gebotenem Nährsalz die Wasserzufuhr fast ganz eingeschränkt, so entsteht naturgemäß Engholz, weil ja das unbedingt erforderliche Streckungsmittel fehlt. Dieser Fall

kann verwirklicht sein in gutem, aber trockenem Boden. (Taf. IV, Fig. 2.)

IV. versuchte ich auch den Einfluß des organischen Materials auf die Streckung festzustellen, indem ich bei guter Wasserzufuhr die Zufuhr organischen Materials zum Cambium hin einschränkte. Dies geschah 1. durch Entblätterung, 2. durch Beschattung, 3. durch Ringelung. In allen drei Fällen entstand dünnwandiges, aber weitgestrecktes Holz. (Taf. IV, Fig. 3, 4 und 6.) Die Dünnwandigkeit erscheint mir als eine Folge der verminderten Zufuhr organischen Materials, die maximale Streckung als eine Folge der Dünnwandigkeit, bzw. des durch sie verringerten Membranwiderstandes. Umgekehrt suchte ich auch die Zufuhr organischen Materials zu steigern, indem ich eine Reihe von Pflanzen während der heiteren Tage von Mitte August bis Mitte September in Freiland kultivierte. Die Pflanzen wuchsen kräftig, zum Teil exzentrisch, in die Dicke. An den Stellen des maximalen Zuwachses bildete sich typisches Weitholz (Abb. 1, Taf. IV, Fig. 8) mit relativ starken Membranen. Die Membranverdickung rührt meines Erachtens von der erhöhten Zufuhr organischen Materials her. An der Schmalseite des exzentrischen Zuwachses, also an der Stelle geringster Wachstumsintensität, wird die Teilungs- und Streckungsdauer der Zellen verzögert; es kann daher in der Zeiteinheit mehr organisches Material zuströmen und eine stärkere Membranverdickung, aber auch einen größeren Membranwiderstand, also Mittel- bis Engholzbildung mit zum Teil sehr stark verdickten Membranen (Abb. 1, Taf. IV, Fig. 7) bewirken. Die andere mögliche Annahme, daß die Membranverdickung die Folge eines durch die starke Transpiration bedingten Wassermangels war, dem bei langsamerer Dehnung der Membran eine in der Zeiteinheit größere Einlagerung der Membransubstanz entsprach, halte ich für unwahrscheinlich. Die Pflanzen wurden täglich so reichlich begossen, daß der Wasserbedarf sicherlich gedeckt war. Außerdem zeigen Engholzringe, die im Schatten bei Trockenhaltung der Pflanze — also bei relativem Wassermangel — gebildet werden, keine verdickte Membran (Taf. IV, Fig. 9); also ist hier nur der durch die eingeschränkte Assimilation bedingte Mangel an organischem Material an der Dünn-

wandigkeit schuld. Umgekehrt darf dann bei Membranverdickung, wenigstens bei Mittel- und Weitholzbildung, auf eine starke Zufuhr organischen Materials geschlossen werden.

Die näheren Angaben über die Kultur und die genaueren Beschreibungen der anatomischen Befunde der *Latana Camara*-Versuche gebe ich in Folgendem wieder.

I. Engholzbildung bei Nährsalzmangel und Wassermangel.

LI 1a.

Ein von einer normal kultivierten Pflanze abgeschnittener Sproß wurde am 15. III. 19 zur Bewurzelung in Leitungswasser gestellt. Am 5. IV. 19, nach mäßiger Bewurzelung, wurde die Pflanze untersucht. Der Querschnitt zeigte direkt an das Cambium angrenzend einen 4—5 Zelllagen breiten Engholzring.

Mikrometermessungen.

Inneres Weitholz		Anschließender äußerer Engholzring
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.
14—19	30—39 mikr.	2—6 mikr.

Deutung des Befundes: Das innere Weitholz wurde noch in Zusammenhang mit dem Gefäß- und Wurzelsystem der Mutterpflanzen gebildet, also bei normaler Wasser- und Nährsalzzufuhr. Die Engholzbildung ist primär eine Folge der nicht mehr optimalen Wachstumsbedingungen infolge des Mangels an Nährsalz. Sekundär kommt auch der Mangel an Wasser hinzu, der durch das Fehlen des Wurzelsystems bedingt ist.

Wie bei LI 1a wurde der gleiche Versuch bei einer Reihe von anderen abgeschnittenen Sprossen LI 1b, LI 1c, LI 1d, LI 1e durchgeführt. Das Reaktionsergebnis war prinzipiell das gleiche. LI 1e wurde nach der Bewurzelung in gutgedüngte Erde eingepflanzt und nach 6 Wochen untersucht. Der während der Bewurzelung gebildete Engholzring hob sich vom Weitholz sehr deutlich ab (Taf. III, Fig. 8).

LI 2a.

Kulturbedingungen:

10. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

11. III. 19. Nährlösung

auf 2 Liter Wasser H_2O ,

1 g KNO_3 ,

1 g $MgSO_4$

2 g $Ca(NO_3)_2$,

1 g KCl ,

1 g KH_2PO_4 , eine Spur $FeCl_3$

(während der Kultur in Nährlösung mäßiges Wachstum und Wurzelsystem von geringem Ausmaß).

28. IV. 19. Gute Erde (Topf); gutes Wachstum.

12. VI. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund:

Der Querschnitt zeigte drei ziemlich scharf gegeneinander abgegrenzte Zonen (Taf. III, Fig. 9):

1. einen Weitholzring;

2. einen Engholzring bis zu einer Dicke von 10 Libriformfaserreihen;

3. einen Weitholzring.

Mikrometermessungen.

1. Innerer Weitholzring		2. Engholzring		3. Äußerer Weitholzring	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen
9—14	30—41	3—5	16—38	12—35	33—61
mikr.	mikr.	mikr.	mikr.	mikr.	mikr.

Deutung des Befundes: Der Engholzring grenzt den an der Mutterpflanze gebildeten Weitholzring ab. Er wurde während der Bewurzelung und während der Kultur in Nährlösung gebildet. In letzterer entwickelte sich das Wurzelsystem nur sehr schwach, wohl infolge eines fehlenden (durch die Körnchen des Bodens ausgeübten) Wachstumsreizes. Infolge des schwach ausgebildeten Wurzelsystems war auch die Nährsalz- und Wasseraufnahme eine relativ geringe. Relativen Nährsalzmangel mache ich als primäre Ursache für die radiale Verkürzung verantwortlich, insofern durch ihn gar keine Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen erzeugt

wurde. Nach dem Umpflanzen in Erde (Topf) entwickelte sich das Wurzelsystem kräftig. Durch das größere Ausmaß der Wurzeln war aber auch eine größere Nährsalz- und Wasserzufuhr ermöglicht. Die Folge davon war eine bedeutend größere radiale Streckung der Elemente.

Der gleiche Versuch wurde mit prinzipiell denselben Ergebnissen noch bei zwei anderen Stecklingen LI 2b und LI 2c durchgeführt.

LI 3a.

Kulturbedingungen:

20. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

13. III. 19. Topf, Erde.

1. VI. 19. Wurzelsystem beschnitten; Pflanze in größeren Topf umgepflanzt und wegen des geringen Haltes im Boden an eine Stütze festgebunden.

2. VIII. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund und Deutung des Befundes: Die Pflanze zeigte den bekannten Bewurzelungsring und noch einen zweiten Engholzring (Taf. III, Fig. 10), der während der Regeneration des beschnittenen Wurzelsystems gebildet wurde. Während dieser Zeit herrscht relativer Wasser- und Nährsalzmangel.

Mikrometermessungen.

Äußerer Engholzring		Äußerer Weitholzring	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen
3—4 mikr.	bis 34 mikr.	19—35 mikr.	36—71 mikr.

Prinzipiell die gleichen Ergebnisse zeigten die Kontroll-exemplare LI 3b, LI 3c und LI 3d.

LI 4a.

Kulturbedingungen:

20. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

13. III. 19. Erde, kleines Töpfchen (oberer Durchmesser 7 cm), normal begossen.

20. VII. 19. Freiland, normal begossen.

2. VIII. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte aneinander-schließend:

1. eine innere Weitholzzone;
2. eine schmale Engholzzone;
3. eine Weitholzzone, die
4. in eine Engholzzone übergeht; an diese schließt
5. wieder eine schmale Weitholzzone an. (Taf. III, Fig. 11.)

Mikrometermessungen.

Mittlere Weitholzzone	Übergehend in Engholzzone
L. F. Rad. Streckung 21	L. F. 4 mikr.
bis	

Deutung des Befundes: Der innere Engholzring schließt die an der Mutterpflanze gebildete Weitholzzone ab. Die darauf gebildete Weitholzzone + äußere Engholzzone wurde bei normaler Begießung während der Kultur im Töpfchen gebildet. Mit der fortschreitenden Vergrößerung der Transpirationsfläche reichte die Wassermenge einschließlich der daran enthaltenen Nährsalze nicht mehr aus, um die Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen zu erzeugen, um die zur maximalen Streckung erforderliche Wassermenge zu liefern; durch diesen relativen Wasser- und Nährsalzmangel ist die Bildung der äußeren Engholzzone bedingt. Die daran anschließende schmale Weitholzzone wurde während der 12tägigen Kultur in Freiland, wo wieder genügend Wasser und Nährsalze zur Verfügung standen, gebildet.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontrollexemplare LI 4b, LI 4c und LI 4d.

II. Mittelholzbildung

bei Nährsalzmangel und Wasserreichtum.

LII 1a.

Kulturbedingungen:

- 28. XI. 18. Wasser zur Bewurzelung.
- 13. I. 19. Erde, Topf.
- 15. III. 19. Schlechte Erde, zu $\frac{2}{3}$ mit Sand gemischt, stark begossen.
- 27. IV. 19. Gute Erde.
- 15. V. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte aufeinanderfolgend:

1. einen inneren Weitholzring;
2. einen schmalen Engholzring;
3. eine äußere Weitholzzone, die von einer Mittelholzzone durchsetzt ist, die stellenweise nahezu in Engholz übergeht. (Diese äußere Zone ist auf Taf. III, Fig. 12 abgebildet.)

Mikrometermessungen.

Äußeres Weitholz	Eingeschaltene Mittelholzonen
L. F. 7—16 mikr.	L. F. 6—8 mikr.

Deutung des Befundes: Das zwischen das äußere Weitholz eingeschaltete Mittelholz, das stellenweise fast in Engholz übergeht, bildete sich während der Zeit des Nährsalzmangels im sandigen Boden. Da der Sand sehr feinkörnig gewählt war und täglich stark begossen wurde, muß angenommen werden, daß genügend Wasser zur maximalen Streckung vorhanden gewesen wäre. Aber es fehlte die Tendenz zur maximalen Streckung, die an reichliche Nährsalzzufuhr gebunden ist.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontrollexemplare LII 1b und LII 1c.

III. Mittelholzbildung

bei Nährsalzreichtum, aber Wassermangel.

Kulturbedingungen:

10. II. 19. Leitungswasser zur Bewurzelung.

4. III. 19. Bewurzelter Steckling in chemisch reinen Quarzsand gepflanzt, der täglich mit mehr Lösung begossen wird von folgender konstanter Zusammensetzung:

Auf 2 Ltr. H₂O
 1 g KNO₃
 1 g MgSO₄
 2 g Ca (NO₃)₂
 1 g KCl
 1 g KH₂ PO₄
 eine Spur FeCl₃

Der Quarzsand wurde in ein umgekehrt gestelltes bodenfreies Glasgefäß gebracht, über dessen Hals Glaswolle ausge-

breitet war, die das Durchfallen der Quarzkörner verhinderte und die überschüssige Lösung abtropfen ließ. Oben war das Gefäß mit mehreren Lagen Filtrierpapier abgeschlossen. Die Nährlösung wurde durch einen kleinen Trichter zugeführt. Durch Mikrometermessung wurde festgestellt, daß bis zum 2. V. 19 der Stengel sich fast um das Dreifache seines ursprünglichen Durchmessers verdickte.

2. V. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte aneinanderschließend

- | | |
|--|----------------------|
| 1. einen inneren Weitholzring; | } Taf. IV
Fig. 1. |
| 2. einen scharf markierten Engholzring; | |
| 3. einen Ring von mittlerer, radialer Streckung
der Elemente, die fast an Weitholz heranreicht. | |

Deutung des Befundes:

Der innere Weitholzring wurde gebildet, als der Sproß noch der Mutterpflanze angehörte. Der scharf markierte Engholzring entstand, als durch Lostrennung vom Gefäß- und Wurzelsystem der Mutterpflanze ein relativer Wasser- und Nährsalzmangel eintrat. Der Mittel- bis Weitholzring wurde nach der Bewurzelung während der Kultur in dem mit Nährlösung begossenen Quarzsand gebildet. Da das Wasser in dem grobkörnigen Sand kaum festgehalten wurde, sondern meist nur infolge der Adhäsion in dünner Schicht an der Oberfläche der Körnchen haftete, war relativer Wassermangel vorhanden. Dagegen enthielt die geringe Menge Wasser viel Nährsalz. Während der Kultur bildete das Cambium trotz der eingeschränkten Wasserzufuhr eine Zwischenform von Mittel- bis Weitholz. Wäre nur das mechanische Streckungsmittel: Wasser für die Streckungsverhältnisse, ausschlaggebend, so müßte sich im Vergleich zu dem vorhergehenden Versuch (LII 1 a) infolge des stärkeren Wassermangels Engholz bilden. Daß sich trotzdem Mittel- bis Weitholz bildet, liegt daran, daß durch die reichlich gebotenen Nährsalze die Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen erzeugt wurde. Daß es trotzdem nicht zur maximalen Streckung kam, liegt an dem relativen Wassermangel, der dadurch bedingt ist, daß der Quarzsand infolge seiner Grobkörnigkeit und infolge des Mangels an kolloidalen

wasserbindenden Bestandteilen das Wasser sehr schnell abfließen läßt.

Mikrometermessungen.

Innere Weitholzzone		Engholzzone	Mittel-Weitholzzone	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	L. F.	Leitungsbahnen
13—20	37—42	3—7	8—18	15—45
mikr.	mikr.	mikr.	mikr.	mikr.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontrollexemplare LIII 1b, LIII 1c, LIII 1d.

LIII 1a.

Kulturbedingungen:

10. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

4. IV. 19. Erde, normal begossen.

Ab 25. IV. 19. Trocken gehalten.

31. V. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte

1. einen inneren Weitholzring;

2. einen schmalen Engholzring;

3. einen Weitholzring, der

4. wieder in Engholz übergeht

} Taf. IV, Fig. 2.

Mikrometermessungen.

Äußeres Weitholz		Äußeres Engholz	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen
14—35	28—63	5—9	14—24
mikr.	mikr.	mikr.	mikr.

Deutung des Befundes: Der innere Engholzring grenzt den an der Mutterpflanze gebildeten Zuwachs ab. Der Übergang zu Weitholz geht Hand in Hand mit der Ausbreitung des Wurzelsystems und der vermehrten Wasseraufnahme. Der wiederanschließende Übergang in Engholz (Taf. IV, Fig. 2) wurde während der Trockenhaltung gebildet. Nehmen wir mit Rippel an, daß während der Trockenhaltung das aufgenommene Nährsalzquantum nicht wesentlich herabgesetzt worden wäre, daß also die Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen vorhanden gewesen wären, so mußte hier doch infolge der eingeschränkten Wasseraufnahme Engholz gebildet werden, daja hierdurch das unbedingt erforderliche Streckungsmittel fehlte.

Prinzipiell die gleichen Ergebnisse bei LIII 2 b u. LIII 2 c.

IV. Einfluß des organischen Materials.

a) Einschränkung der Zufuhr organischen Materials.

LIV 1a (Entblätterungsversuch).

Kulturbedingungen:

19. III. 19. Leitungswasser zur Bewurzelung.
 10. IV. 19. Erde.
 1. V. 19. Trocken gehalten.
 15. V. 19. Wieder feucht gehalten und entblättert (14 Blätter abgeschnitten, die Achselblättchen blieben stehen).
 30. V. 19. Nochmals acht Achselblättchen entfernt.
 12. VI. 19. Untersucht.
- Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte
1. einen inneren Weitholzring;
 2. einen relativ schmalen Engholzring;
 3. einen Weitholzring;
 4. wieder einen Engholzring, auf den
 5. eine Weitholzzone folgt mit relativ sehr dünnwandigen Elementen.

Taf. IV,
Fig. 3.

Mikrometermessungen.

Vorletztes Weitholz		Zuletzt gebildetes Weitholz	
L. F.	Leitungsbahnen	L. F.	Leitungsbahnen
13—17 mkr.	33—61 mkr.	21—34 mkr.	29—60 mkr.

Membrandicke der L. F.

Vorletztes Weitholz	Zuletzt gebildetes Weitholz
1,5—1,8 mkr.	Durchschnittlich ca. 1 mkr.

Deutung des Befundes: Zone 1—4 ist nach den bisherigen Versuchsergebnissen kausal ohne weiteres zu deuten. Die äußerste, sehr weitlumige und dünnwandige Weitholzzone wurde während der Entblätterung gebildet. Nach der Entblätterung traten einige Tage an den Schnittflächen helle Safttröpfchen aus, ein Zeichen, daß der Blutungsdruck relativ hoch war. Beim Querschnitt bei der anatomischen Untersuchung erwies sich die Schnittfläche ebenfalls sehr saftreich. Die durch die Entblätterung hervorgerufene bedeutende Einschränkung der Transpirations-

fläche und damit auch der Transpiration setzte den Wassergehalt des Stengels also keineswegs herab, wohl aber wurde durch die Entblätterung und der damit verbundenen Einschränkung der Assimilation auch die Zufuhr organischen Materials eingeschränkt. Infolgedessen bildeten sich sehr dünnwandige Fasern mit relativ geringem Membranwiderstand. Wurde auch nicht durch die sicher etwas eingeschränkte Nährsalzaufnahme die Intensität der maximalen Streckungstendenz, wie sie zur normalen Weitholzbildung erforderlich ist, erreicht, so bildete sich doch infolge des verringerten Membranwiderstandes der sehr dünnwandigen Fasern Weitholz.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontroll Exemplare LIV 1b, LIV 1c, LIV 1d und LIV 1e.

LIV 2a (Wachstum bei geringerer Lichtintensität).

Kulturbedingungen:

- 19. III. 19. Leitungswasser zur Bewurzelung.
- 10. IV. 19. Topferde, frei im Garten stehend.
- 20. VII. 19. In das große Gewächshaus gestellt, das durch Jalousien abgedunkelt war.
- 30. VIII. 19. Wieder ins Freie gestellt und trocken gehalten.
- 20. IX. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Die äußerste Zone zeigte ähnlich LIV 1a ebenfalls Weitholz, aus relativ sehr dünnwandigen Elementen bestehend. (Taf. IV, Fig. 4.) Im Freien bei der Trockenhaltung bildete sich der äußere Engholzring. Der Bewurzelungsring ist auf der Figur nicht mehr sichtbar, da der Schnitt ziemlich hoch geführt wurde.

Mikrometermessungen.

Im Freien gebildetes Weitholz		Im Schatten gebildetes Weitholz	
L. F.		L. F.	
Radiale Streckung 12—15 mikr.	Membrandicke 1,9—2,4 mikr.	Radiale Streckung 14—29 mikr.	Membrandicke 0,9—1,1 mikr.

Deutung des Befundes: Die während der Beschattung erfolgte Holzbildung lieferte dünnwandiges Weitholz. Die Ten-

denz zur Weitholzbildung war durch genügende Nährsalz- und Wasserversorgung garantiert. Daß die Streckung des bei Beschattung gebildeten Weitholzes, die des vorher im Freien gebildeten Weitholzes stellenweise übertrifft, beruht auf der Dünnwandigkeit der Membranen. Diese wiederum hat ihre Ursache in der durch Einschränkung der Assimilation bedingten Einschränkung der Zufuhr organischen Materials. Die Einschränkung der Assimilation ist durch die Einschränkung der Lichtintensität bedingt.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontroll Exemplare LIV 2b, LIV 2c und LIV 2d.

LIV 3a. (Ringelungsversuch.)

Der Ringelungsversuch wurde an einem älteren mir zur Verfügung gestellten Exemplar vorgenommen. Die Ringelung wurde ausgeführt am 30. IV. 19. Das Exemplar war normal ernährt und wurde normal begossen. Am 28. VIII. 19 wurde die Stelle oberhalb und unterhalb der Ringelung anatomisch untersucht. Oberhalb des Ringes war während dieser Zeit eine starke Verdickung eingetreten, die kegelförmig nach oben auslief. Unterhalb des Ringes war die Pflanze nur ganz mäßig in die Dicke gewachsen, wie ich durch Mikrometermessung feststellte etwas über $\frac{1}{2}$ mm.

Anatomischer Befund und Deutung des Befundes:

1. Oberhalb der Ringelungsstelle bildete sich infolge der starken Anhäufung organischen Materials Holz von eigentümlicher, verzerrter Struktur (Taf. IV, Fig. 5). Die Leitungsbahnen vermehrten sich, blieben aber meistens relativ eng, vielleicht infolge der relativ sehr schnellen Membranverdickung.

2. Unterhalb der Ringelungsstelle bildete sich dünnwandiges Weitholz. (Taf. IV, Fig. 6.) Die unterbundene Zufuhr organischen Materials gestattete nur aus noch vorhandenen Reservestoffen die Membranen zu bilden. Daher ihre Dünnwandigkeit und ihr geringer Widerstand, der mit zur maximalen Streckung beitrug.

Ein Kontrollringelungsversuch bei LIV 3b führte zu dem nämlichen Ergebnis.

b) Einfluß der vermehrten Zufuhr organischen Materials.

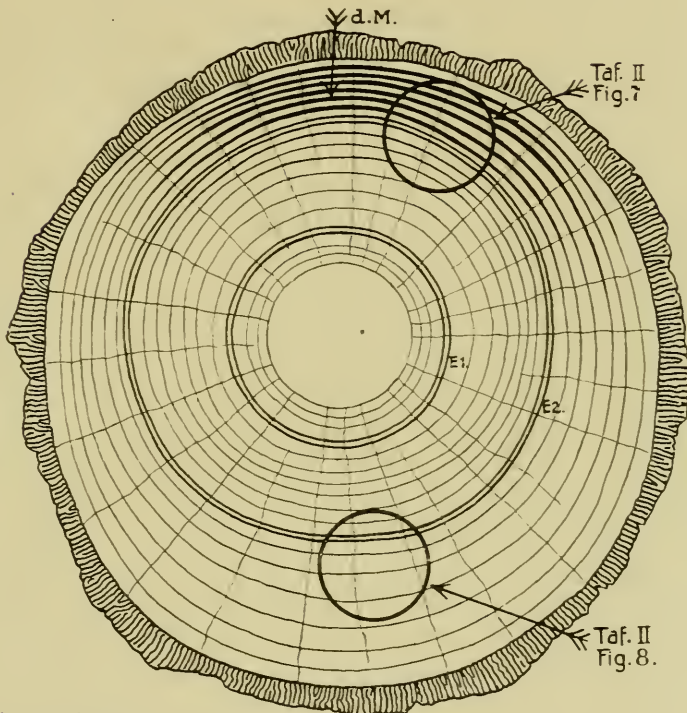
LIV 4a.

Kulturbedingungen:

28. IV. 19. Sand zur Bewurzelung.

30. V. 19. Topf. Erde.

25. VII. 19. Trocken gehalten.



d.M = Dickw. Mittelholz.
E1. u. E2. = Engholzringe.

Fig. 1

10. VIII. 19. Freiland, gut begossen.

28. IX. 19. Untersucht.

An den heiteren Tagen von Mitte August bis Mitte September war die Pflanze ziemlich gleichmäßiger intensiver Sonnenbestrahlung ausgesetzt. Der Querschnitt zeigte, wie Abb. 1 schematisch darstellt,

1. eine innere Weitholzzone;
2. einen darauffolgenden Engholzring:

3. eine anschließende Weitholzzone;
4. einen anschließenden Engholzring, auf den
5. eine exzentrische Zuwachszone folgt, die auf der breiten Seite typisches, wenn auch relativ starkwandiges Weitholz (Taf. IV, Fig. 8), auf der schmalen Seite stark dickwandiges Mittelholz (Taf. IV, Fig. 7) bildete.

Deutung des Befundes: Von Zone 1—5 ist die kausale Deutung aus den vorhergehenden Versuchsergebnissen ohne weiteres klar. Uns interessiert jetzt nur die äußerste exzentrische Zuwachszone, die im Freien bei intensiver Sonnenbestrahlung gebildet wurde.

Auf welchen Ursachen die Exzentrizität des Zuwachses beruht, ob man sie auf die Anordnung der Seitensprosse oder auf Reizwirkung infolge einseitiger Belastung zurückführen kann, blieb unklar. Jedenfalls steht fest, daß auf der Schmalseite der Zone die Bildung der Holzelemente (also die Teilung oder Streckung der Cambiumzellen oder beide zugleich) langsamer erfolgen mußte wie auf der Breitseite. Die Folge war, daß auf der Schmalseite in der Zeiteinheit auch mehr organisches Material zur Membranverdickung zufließen konnte wie auf der Breitseite; daher die relativ frühzeitige starke Membranverdickung und der größere Widerstand bei der osmotischen Streckung, der zur Mittelholzbildung führte. Auf der Breitseite hingegen konnte infolge der schnelleren Bildung der Elemente in der Zeiteinheit nicht so viel organisches Material zuströmen; daher die nicht so stark verdickte, wenn auch immerhin kräftige Membran. Es muß hier infolge der guten Wasser- und Nährsalzversorgung die Tendenz zur maximalen Streckung sehr stark gewesen sein, da sie trotz der kräftigen Membranen Weitholz bildete.

Mikrometermessungen.

Libriform der Schmalseite		Libriform der Breitseite	
Radiale Streckung 7—18 mikr.	Membrandicke 1,4—2,5 mikr.	Radiale Streckung 13—26 mikr.	Membrandicke 1,2—1,8 mikr.

Auffallenderweise sind die Leitungsbahnen im stark verdickten Mittelholz auf der Schmalseite bedeutend weiter wie die im Weitholz auf der Breitseite. Die Streckung der Leitungs-

bahnen läßt sich nicht so einfach kausal ableiten wie die des Libriforms. Es ist dies verständlich, da ihre prospektive Bedeutung entsprechend den jeweiligen Bedürfnissen der Wasserleitung variabel ist; infolgedessen müssen ihre Streckungsverhältnisse durch Reizvorgänge, denen komplizierte Regulationsreaktionen zugrunde liegen, determiniert werden. Beim Libriform sind die Verhältnisse infolge seiner untergeordneten ökologischen Bedeutung nicht so kompliziert; infolgedessen ist der Kausalzusammenhang durchsichtiger. Prinzipiell gleich wie LIV 4a verhielten sich die Kontrollexemplare LIV 4b und LIV 4e, bei denen ebenfalls eine exzentrische Zuwachszone gebildet wurde. LIV 4a und LIV 4c (Taf. IV, Fig. 9) zeigten gleichmäßige Weitholzringe mit kräftigen Membranen.

Bei LIV 4c suchte ich den Einfluß des organischen Materials noch weiter zu klären. Ich stellte mir die Aufgabe, den umgekehrten Rhythmus der gewöhnlichen Jahresringbildung dadurch zu erzwingen, daß ich zuerst die Bedingungen für dünnwandiges Engholz und dann für dickwandiges Weitholz schuf. Engholz zeigt unter normalen Verhältnissen immer etwas stärkere Membranen wie Weitholz, da infolge seiner langsamen Bildung in der Zeiteinheit mehr organisches Material zufließt. Schränkt man aber bei Trockenheit (also bei einer Bedingung für Engholzbildung) die Zufuhr organischen Materials ein, dadurch, daß man die Pflanze beschattet und die Assimilation herabsetzt, so bildet sich dünnwandiges Engholz (Taf. IV, Fig. 9). Umgekehrt darf man dann bei Membranverdickung, wenigstens bei Mittel- und Weitholzbildung, auf eine stärkere Zufuhr organischen Materials schließen.

Schlußfolgerungen aus den bisherigen Ergebnissen.

Fassen wir die wesentlichen Ergebnisse der experimentell erzeugten Wachstumsformen von *Nicotiana* und *Lantana Camara* nochmals kurz zusammen, so ergibt sich:

1. Von sich aus hat das Cambium die Fähigkeit, fortgesetzt weiter zu wachsen.
2. Unter relativ konstanter Wasser- und Nährsalzversorgung, bei nicht allzugroßen Unterschieden in der Intensität der Beleuchtung, bildet es homogenes Holz.

3. Gute Versorgung mit Nährsalzen ist primäre Vorbedingung für die Weitholzbildung; als sekundäre Bedingung kommt gute Wasserversorgung hinzu. Gute Wasserzufuhr bei wenig Nährsalzen vermag eine maximale Radialstreckung nicht herbeizuführen.

4. Einschränkung der Zufuhr organischen Materials bewirkt dünne Membranen, nicht nur beim Weitholz, sondern auch beim Engholz. Ist reichlich Wasser vorhanden, so werden dabei die Elemente stark radial gestreckt. Vermehrung der Zufuhr organischen Materials durch Verstärkung der Assimilation bewirkt Verdickung der Membranen, die mit einer radialen Verkürzung verbunden sein kann.

Meine Ergebnisse stimmen überein mit der Wachstumstheorie von Klebs, wonach optimale Wachstumsbedingungen (Bedingungen für Weitholzbildung) durch einen relativen Überschuß der anorganischen Salze im Verhältnis zu den Kohlenhydraten hergestellt werden; ergänzend muß hinzugefügt werden, daß die Verdickung der Membran und die damit zusammenhängenden Streckungsverhältnisse von der Zufuhr organischen Materials abhängen und daß selbstverständlich auch gute Wasserversorgung für maximale radiale Streckung erforderlich ist.

Die Klebssche Wachstumstheorie findet ihre Anwendung auf beide embryonale Wachstumszonen der Pflanzen: auf die Vegetationspunkte und auf das Cambium.

Was die Vegetationspunkte betrifft, so hat Klebs durch Kulturversuche mit tropischen Holzarten gezeigt, daß unzureichende Versorgung mit mineralischen Nährstoffen das Eintreten einer Ruheperiode bewirken kann, nachdem schon 1904 Berthold als möglichen Grund für den Eintritt der Ruhe bei Winterknospen einheimischer Bäume Mangel an Nährstoffen angegeben hatte. In Klebs' Versuchen bewirkte bei jungen Baumpflanzen, die in kleinen Töpfen erzogen zur Ruhe gekommen waren, die Zuführung neuer Erde Wiederaufnahme des Wachstums. Nährstoffzufuhr konnte sogar die den Eintritt von Wachstumsruhe hervorrufende Wirkung ungenügender

Beleuchtung aufheben. Bedingung für Wachstum ist ein bestimmtes Konzentrationsverhältnis zwischen Kohlehydraten und Mineralstoffen. Übermaß von Kohlehydraten hemmt das Wachstum. Verminderung des Überschusses durch Atmung oder langsame Fermentwirkung stellt das zum Wachstum nötige Konzentrationsverhältnis wieder her und führt so zur Aufgabe der Ruhe. Bei *Pithecolobium saman* (tropische Leguminose) konnte Klebs durch Entziehung und Zuführung von Nährstoffen den periodischen Wechsel von Ruhe und Wachstum mehrere Male hervorrufen.

Daß das Cambium als embryonales Gewebe die Fähigkeit zu fortgesetztem Wachstum hat, ist schon a priori wahrscheinlich. Sowohl bei *Nicotiana*, wie bei *Lantana* bestätigte sich diese Annahme auch durch die Erfahrung. Ebenso ist es a priori evident, daß das Cambium nicht von sich allein aus seine Wachstumsformen bestimmen kann, sondern daß dieselben abhängen müssen von den äußeren Faktoren, speziell von den Ernährungsverhältnissen und der Wasserversorgung. Meine Versuche haben ergeben, daß die Einschränkung der Nährsalzzufuhr eine Wachstumshemmung (Engholzbildung), wenn nicht gar völlige Ruhe bewirkt.

Mit dieser empirischen Feststellung ist ein wichtiges Problem: das Problem der sogenannten Tropenringe, seiner Lösung um vieles näher gebracht. Es ist eine Erfahrungstatsache, daß das spezifische Reaktionsverhältnis des Cambiums zu den Ernährungsbedingungen nicht bei allen Pflanzen das gleiche ist. *Datura arborea* zeigte keine Differenz in den Streckungsverhältnissen bei guter und schlechter Ernährung. Diese Pflanze wird auch in den Tropen stets homogenes Holz bilden. *Lantana camara* und die beiden perennierenden Tabake würden dagegen nur in relativ gleichmäßig feuchtem, tropischem Klima keine Streckungsdifferenzen aufweisen, vorausgesetzt, daß die Nährsalzmenge im Boden nicht beträchtlich schwankt. Denken wir uns nun Pflanzen, bei denen das Cambium in der Form seines Wachstums auf Nährsalzdifferenzen des Bodens noch feiner reagiert, wie *Nicotiana* und *Lantana*, so scheint bei diesen Pflanzen das Reaktionsverhältnis vorzuliegen, das den Tropenringen bei einem gleichmäßigen feuchten Klima zugrunde liegt.

Bekanntlich gibt es in den Tropen Pflanzen, besonders einige Baumarten, die trotz des gleichmäßigen Klimas einen periodischen Wechsel von Wachstum und Ruhe zeigen, der auch in den Wachstumsformen des Cambiums zum Ausdruck kommt. Daraus zog man und zieht noch heute den Schluß, daß dieser Rhythmus ein von der Außenwelt unabhängiger Vorgang sei. Schimper (1898) ging sogar so weit, die Auffassung zu verteidigen, daß es für die Natur der Pflanze allgemein notwendig sei; aus inneren Gründen zeitweilig zu ruhen. Meine Versuche mit *Lantana camara* und *Nicotiana* beweisen die Unrichtigkeit dieser Auffassungen. Vorausgesetzt, daß der Nährsalzgehalt des Bodens in einem Überschuß gehalten wird, wachsen die Pflanzen im Gewächshaus fortgesetzt weiter, allerdings unter den ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen des Winters langsamer. Man könnte nun einwenden, daß sich diese Erfahrungstatsachen, die sich gegen eine durchgreifende allgemeine Notwendigkeit der Ruheperiode richtet, doch nicht auch ihre spezielle Notwendigkeit bei ganz bestimmten Pflanzen ausschließt und könnte als Beispiel solcher notwendigen Ruheperiode jene Tropenpflanzen anführen, die trotz des gleichmäßigen Klimas einen Rhythmus des Wachstums in der Differenzierung zeigen. Diese Auffassung setzt aber voraus, was erst zu beweisen war, nämlich die völlige oder nahezu völlige Konstanz der Außenbedingungen. »Sie läßt unbeachtet, daß der Baum nicht bloß von Licht und Luft lebt, sondern mit seinem Wurzelsystem tief in den Boden dringt und aus ihm neben Wasser die Nährsalze saugt. Es wäre wirklich sehr merkwürdig, wenn der Nährsalzgehalt keinen Einfluß auf die Intensität des Wachstums haben sollte, da jeder Versuch im Laboratorium diesen Einfluß nachweisen kann. Deshalb liegt der Gedanke sehr nahe (vgl. auch Berthold 1904, S. 242), daß Schwankungen im Nährsalzgehalt des Bodens für den Eintritt vom Wachstum bzw. Ruhe entscheidend sein können. Man denke sich einen tropischen Baum in dem Zeitpunkt, wo er alle seine Blätter entfaltet auf Kosten der vorher etwa aufgespeicherten Nährsalze, sowie der direkt aus dem Boden bezogenen. Da der Gehalt an löslichen Nährstoffen auch in den Tropen ein begrenzter ist, so kann bei starkem Verbrauch

dieser Gehalt unter ein gewisses Minimum sinken, der Baum gerät allmählich in Ruhe. Langsam diffundieren die Salze aus tieferen Lagen nach dem erschöpften Boden, oder sie werden durch Zerstörung alter Blätter und Zweige frei. Der Nährsalzgehalt steigt über das Minimum, der Baum kann von neuem wachsen (Klebs 1913).« Meine Versuche mit *Lantana* legen diesen Gedankengang außerordentlich nahe. Bei dieser Pflanze zeigte zwar das tropische Exemplar homogenes Holz. Aber man braucht nur an ein Cambium zu denken, bei dem die für das Weitholz erforderlichen Wachstumsbedingungen noch an einen relativ größeren Überschuß von Nährsalzen gebunden sind, so dürften diese Bedingungen kaum während des ganzen Jahres verwirklicht sein und ein Übergang zur Engholzbildung ist unvermeidlich.

Ich konnte der Klebsschen Ansicht von der ausschlaggebenden Bedeutung der Nährsalze für die Wachstumsformen des Cambiums noch eine weitere Stütze verleihen durch meine Versuche mit *Sparmannia africana*.

III. Künstliche Ausschaltung, Verschmälerung oder Verbreiterung der Parenchymringe bei *Sparmannia africana*.

Sparmannia africana L., die bei uns beliebte Zimmerlinde, ist eine südafrikanische Pflanze. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist nach den Angaben von Rudolf Marloth (1908) der Knysnawald, eine größere Strecke Waldes in dem schmalen südafrikanischen Küstenstreifen, welcher am Südabhange der Outeniqua- und Zitzikammaberge von George bis Humansdorp verläuft. Zu den häufigeren Bestandteilen des sich an den Wald herandrängenden Buschwerkes gehört *Sparmannia*. Der Knysnawald liegt in einer Meereshöhe von 200—800 m, steigt an einzelnen Punkten etwas tiefer zur Küste hinab und zieht sich in den Bergschluchten mehrfach bis zu einer Höhe von 1000 oder selbst 1200 m in die Höhe. Das Gelände ist kreuz und quer von zahlreichen tief eingeschnittenen Flüssen und Bächen durchzogen, so daß das Ganze eigentlich ein von Wald bedecktes Berg- und Hügelland bildet. Das Klima ist im allgemeinen ein gleichmäßiges, mit einem feuchteren Sommer ohne Extreme der

Temperatur und Trockenheit. Die Regenmenge, welche sich fast gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt, ist ziemlich groß, nämlich 90 cm. Der Boden ist meistens sandig und arm an mineralischen Nährstoffen, wenn auch reich an Humus, wie die nachstehenden Zahlen, Mittel aus fünf Analysen, zeigen:

Stickstoff	0,205 ‰
Phosphorsäure	0,031 „
Kali	0,027 „
Kalk	0,060 „

Das Eigentümliche des Dickenwachstums bei *Sparmannia africana* besteht darin, daß sich zwischen das Holz in unbestimmtem Rhythmus Parenchymringe einschalten.

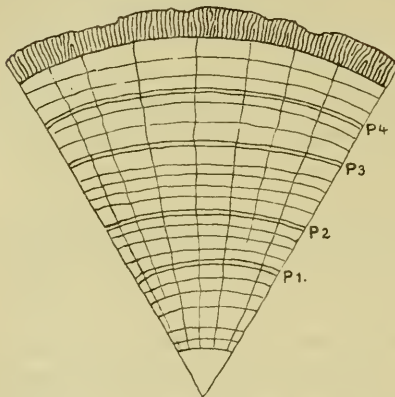


Fig. 2

P1.-4. = Parenchymzonen.

Abb. 2 zeigt schematisch die Parenchymzonen bei dem Querschnitt eines tropischen Exemplars.

Geiger (1915) hat zuerst die kausale Abhängigkeit solcher Parenchymbildungen von der Außenwelt durch vergleichend anatomische Untersuchungen bei *Tectona grandis* aufgezeigt. Die Wachstumszonen von *Tectona grandis* treten auf den geglätteten

Querscheiben im allgemeinen als geschlossene, scharf begrenzte und deutlich voneinander abgesetzte Ringe hervor. Der anatomische Bau der makroskopisch als helle, scharf markierte Linien sichtbaren Jahresgrenzen ist charakterisiert durch ein im Durchschnitt sechsschichtiges Parenchymband, in welchem die tangential gelagerten ersten »Weitholzgefäße« eingebettet sind. Die Breite des Parenchymbandes unterliegt oft an einer und derselben Grenze großen Schwankungen. So kann es von der enormen Mächtigkeit von 20 und mehr Zellen auf eine schmale, nur wenige Zellen breite Schicht herabsinken, ja häufig sogar ganz unterdrückt sein. Die schönste und regelmäßigste

Ausbildung der Jahresringe besitzen Querscheiben zweier Exemplare aus der Anpflanzung Petoeng (äußerstes Ost-Java, 113⁰ östliche Länge von Greenwich, mit ausgeprägtestem periodischem Klima). Bei den anderen Gruppen der aus Ost-Java stammenden Hölzer machen sich schon mehr oder minder große Unregelmäßigkeiten im anatomischen Aufbau bemerkbar, die aber bei den Querscheiben von dem gleichmäßig feuchten West-Java ganz besonders stark und in allen möglichen Variationen hervortreten. Vergleicht man die bei den verschiedenen Hölzern für die Größenverhältnisse gefundenen Werte miteinander, so ergibt sich, daß die auf gutem oder feuchtem Boden erwachsenen Hölzer die relativ zahlreichsten und weitesten Gefäße und die reichlichste Entwicklung des Holzparenchyms aufweisen.

Die tropische *Sparmannia* scheint in der Anordnung ihrer Parenchymringe sich dem westjavanischen Teakbaum zu nähern. Von Jahresringen kann bei dem von mir untersuchten Querschnitt des tropischen Exemplars kaum gesprochen werden. Aus den Ergebnissen der vergleichend anatomischen Untersuchungen Geigers ergab sich mir von selbst die Problemstellung für die experimentelle Behandlung der Frage. Sollte es bei *Sparmannia africana* durch Modifikation der Ernährungsverhältnisse gelingen, die Parenchymbildung zu unterdrücken oder zu fördern? Um diese Frage zu entscheiden, ging ich von zehn gleichaltrigen (einjährigen) Topfexemplaren aus. Zwei Exemplare (Sp. 1 und Sp. 2) ließ ich in dem (relativ kleinen) vorjährigen Topf, dessen Nährsalze wohl schon stark aufgebraucht waren, weiter wachsen bis zum September 1919. Zwei Exemplare (Sp. 3 und Sp. 4) pflanzte ich in Sand um (in großen Topf), begoß sie reichlich und ließ sie ebenfalls bis September 1919 weiter wachsen. Wieder zwei Exemplare (Sp. 5 und Sp. 6) hielt ich bis zu der genannten Zeit stark trocken; eines von diesen (Sp. 6) ging dabei ein. Die übrigen vier Exemplare pflanzte ich Ende Mai in Freiland um, und zwar in guten unverbrauchten Boden und begoß sie täglich reichlich. Sp. 1 und Sp. 2 wuchsen langsam weiter und erreichten im September 1919 nicht ganz das 1^{1/2}-fache ihrer ursprünglichen Dicke. Sp. 3 und Sp. 4 wuchsen spärlicher wie 1 und 2, am spärlichsten die trocken gehaltenen

Sp. 5. Dagegen wuchsen die ins Freiland umgepflanzten Exemplare (Sp. 7—10) rapid in die Dicke und erreichten in Sp. 9 am unteren Stammquerschnitt das $2\frac{1}{3}$ fache ihres Durchmessers zu Anfang des Jahres. Der anatomische Befund bestätigte die Geigerschen Ergebnisse in überraschender Weise. Bei Sp. 1—6 war die Parenchyembildung fast völlig unterdrückt, dagegen zeigten Sp. 7—10 eine sehr starke Unterdrückung der Holzbildung zugunsten mächtiger Parenchymentwicklung. In Taf. IV, Fig. 10 und 11 habe ich Querschnitte aus gleicher Höhe von Sp. 1 und Sp. 8 vergleichsweise nebeneinander gestellt. Der Unterschied ist überraschend groß. Das physiologische Ergebnis lautet also in Übereinstimmung mit Geiger: Guter feuchter Boden, d. h. gute organische Ernährung befördert die Parenchyembildung. Im Vergleich zu dem von mir untersuchten Querschnitt des tropischen Exemplars ist die Parenchyembildung bei Sp. 7—10 stark gefördert. Das steht mit den Marlothschen Angaben, nach welchen der Boden des südafrikanischen Waldes sandig und arm an mineralischen Nährstoffen ist, gut im Einklang.

Ob wirklich die cambiale Reaktion auf die äußere Nährsalzzufuhr so fein ist, daß der innere Rhythmus der Parenchyembildung genau mit rhythmischen Nährsalzschwankungen der Außenwelt zusammentrifft, lasse ich dahingestellt. Die Untersuchung dieser Frage erfordert exakt durchgeführte Kulturen in reinem Quarzsand, der mit Nährlösung von bekannter Zusammensetzung begossen wird.

Zur kausalen oder entwicklungsmechanischen Analyse des rhythmischen Wachstums und der rhythmischen Differenzierung des Cambiums.

In unserer Grundlegung der kausalen Betrachtungsweise sind wir von der methodischen Voraussetzung ausgegangen, daß das System der Pflanze dem Beharrungsgesetze zufolge sich nicht von »selbst« verändern kann, sondern stets nur im Zusammenhang mit den Faktoren der Außenwelt. Dieses Abhängigkeitsverhältnis sagt aber nichts aus über die Eigenart der kausalen

Verkettung, die durch die Pflanze hindurch die Wachstumsformen der embryonalen Gewebe bestimmt. Die zwischen die Außenwelt und das embryonale Wachstum eingeschalteten Kausalreihen innerhalb der Pflanze sind nicht unbegrenzt variabel, sondern nur innerhalb der Grenzen der spezifischen Struktur. Die Wachstums- und Differenzierungsprozesse der Sproßvegetationspunkte und des Cambiums sind also durch die spezifische Struktur wesentlich mitbestimmt. Würde es gelingen, die embryonalen Gewebe unabhängig von der Gesamtpflanze zu ernähren und zu beeinflussen, so würde ihr Verhalten wohl dem einer Alge oder eines Pilzes gleichen, die wir, wenn wir sie in einer Nährlösung oder einem Gelatinesubstrat kultivierten, willkürlich in ihren Wachstumsformen beherrschen können. Klebs hat gezeigt, daß in solchen Formen die optimalen Wachstumsbedingungen durch einen relativen Überschuß von Nährsalzen ständig aufrechterhalten werden können, so daß es z. B. gelingt, eine Alge im unbegrenzten vegetativen Wachstum zu erhalten. Umgekehrt gelingt es jederzeit, durch Einschränkung der Nährsalze das Wachstum zu hemmen und die Bildung von Fortpflanzungsorganen zu veranlassen. Auch bei einzelnen Blütenpflanzen ist es Klebs gelungen, vegetatives Wachstum und Blütenbildung durch die Außenfaktoren zu beherrschen. Bei guter Ernährung trat nur vegetatives Wachstum, bei schlechter Ernährung Blütenbildung ein.

Solche Reaktionsarten des embryonalen Gewebes, bei denen die in der Pflanze selbst liegenden Kausalreihen bei bestimmten konstant gehaltenen Außenfaktoren das Reaktionsergebnis mit der Zeit nicht wesentlich beeinflussen, nennen wir aitiogene. Insofern dabei die Ursachenreihen innerhalb des nichtembryonalen Systems das Reaktionsergebnis der embryonalen Gewebe nicht wesentlich modifizieren, dürfen wir sagen: Die bestimmenden Ursachen der Wachstumsformen liegen außerhalb der Pflanzen. Es ist aber auch denkbar, daß bei konstanter Konstellation der Außenbedingungen, wie dieselbe auch gewählt sein mag, das Reaktionsergebnis der embryonalen Gewebe sich allmählich ändert. Dann dürfen wir schließen, daß die zwischen Außenwelt und embryonales Wachstum sich einschiebenden Kausalreihen in der Pflanze selbst das Reaktionsergebnis mit der Zeit

modifizieren (etwa durch zu starke Anhäufung der Kohlehydrate, die die Fermente außer Tätigkeit setzt). Die modifizierende Ursache der Wachstumsform liegt also in diesem Falle in der Pflanze selbst. Solche Reaktionsweisen nennen wir autogene. Ich bin mir bewußt, daß der von mir beiden Bezeichnungen unterlegte Sinn mit ihrem traditionellen Sinn nicht ganz übereinstimmt. Ich gebrauche sie in dieser etwas abweichenden Bedeutung, weil sie mir zur Klärung der in Frage kommenden Verhältnisse besonders geeignet erscheint.

Die Frage, ob die Periodizität des Wachstums der Sproßvegetationspunkte und des Cambiums eine aitiogene oder autogene Reaktionsart ist, ist neuerdings von Kniep (1915) und Küster (1916) behandelt worden. Klebs verwirft den Begriff der autogenen Reaktionsart überhaupt, weil er damit die Vorstellung einer von der Außenwelt unabhängigen »Selbstveränderung« verbindet, was offenbar nach unserer obigen Definition nicht statthaft ist. Was die Periodizität des sekundären Dickenwachstums betrifft, so wird das Problem vermutlich dahin entschieden werden, daß sie zum Teil eine aitiogene, zum Teil eine autogene Reaktionsart darstellt. In dem Verhalten von *Lantana Camara*, *Nicotiana Tabacum* \times *tomentosa* und *Nicotiana wigandioides* haben wir drei typische Beispiele für die aitiogene Reaktionsart. Bei *Sparmannia africana* gelang es nicht, die Holzbildung bei guter Ernährung völlig auszuschalten. Trotz tiefgehender Abhängigkeit von der Außenwelt wirken auch innere, in der Pflanze selbst liegende Faktoren mit, die eine völlige Ausschaltung der Holzbildung nicht zulassen. Auch das Verhalten vieler einheimischer Bäume weist auf Schwierigkeiten, die der Annahme eines allgemeinen durchgängigen aitiogenen Wachstumsrhythmus im Wege stehen. Gar nicht selten nämlich ist der Fall, daß innerhalb einer Vegetationsperiode die Qualität des neuen Holzes nicht einmal, sondern viele Male wechselt. Küster erwähnt als lehrreichstes Beispiel dieser Art *Ulmus montana* var. *pendula*. »Im Frühjahr entsteht gefäßreiches Holz, hiernach eine Zone gefäßfreies Holz, dann folgt wieder ein Ring mit vielen Gefäßen und wieder gefäßfreies Holz. Dieser Wechsel wiederholt sich während eines Sommers in breiten Jahresringen 15—20mal: der Abstand der

Gefäßzonen nimmt vom Frühjahrsholz zum Herbstholze hin immer mehr ab, auch werden die Gefäße der einzelnen Zonen immer enger, je weiter diese nach außen liegen; der im Frühjahr als erster gebildete Ring von Gefäßen übertrifft durch die Weitlumigkeit seiner Elemente alle folgenden. Verschiedene Querschnitte zeigen Stellen, an welchen der Verlauf der Bänder im Xylem ein außerordentlich regelmäßiger ist: die gefäßreichen Zonen zerlegen als äquidistant verlaufende Streifen den Holzzuwachs einer Vegetationsperiode. Wollen wir für die differente Ausbildung der Xylemelemente allein den Wechsel in den Außenweltsbedingungen bzw. den dem Cambium zufließenden Ernährungsstrom verantwortlich machen, so wird es sich kaum umgehen lassen, außer der Entstehung des Früh- und Spätholzes auch die der zahlreichen gefäßreichen Bänder eines Jahreszuwachses auf irgendwelche äußeren die Ernährung des Cambiums beeinflussenden Anlässe zurückzuführen. Zehn-, fünfzehnmal oder noch öfter müßte bei Entstehung der oben erwähnten Holzstrukturen in rhythmischer Wiederkehr eine besonders geartete Nährstoffwelle den Organismus durchströmen, um ihn zu den geschilderten rhythmischen Wachstumsleistungen anzuregen. Diese Annahme ließe sich nicht ohne die gezwungensten Hilfshypothesen stützen.

Was die erbliche Fixierung der cambialen Reaktionsweisen betrifft, so kann man diesen Begriff sowohl auf die aitiogene wie die autogene Periodizität anwenden; beide sind in der spezifischen Struktur begründet. Was dagegen die erbliche Fixierung eines Reaktionsergebnisses, also etwa der Engholzbildung, betrifft, so muß man unterscheiden, ob autogene oder aitiogene Periodizität vorliegt. Bei autogener Periodizität tritt dieses Reaktionsergebnis unter allen Umständen in Erscheinung, ist also erblich fixiert; bei aitiogener Periodizität tritt es nur unter besonderen Außenbedingungen in Erscheinung, ist also nicht erblich fixiert. Doch kann man den Begriff der erblichen Fixierung eines Reaktionsergebnisses auch relativ fassen, also bezogen auf die es bewirkenden Außenfaktoren. In diesem Sinne ist dann jedes Reaktionsergebnis erblich. Es scheint mir wichtig, diese Begriffsbestimmungen scharf auseinanderzuhalten, um unfruchtbare Diskussionen zu vermeiden.

Literatur.

- André, H., Über den Vitalismus und Mechanismus als methodische Prinzipien. Monatshefte f. den naturw. Unterricht. 1917.
- Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Teil. Leipzig. 1904.
- Engler, Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume. Zürich. 1918.
- Geiger, F., Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis*. Inaug.-Diss. Gebr. Bornträger, Leipzig. 1915.
- Groom, Tracheid caliber in Coniferae. Bot. Gaz. 1914. 57.
- Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. Leipzig. 1918. 5. Aufl.
- Hartig, R., Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeitg. 1892.
- , Holzuntersuchungen. 1901.
- Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. 1907.
- Jaccard, P., Beanspruchung der Bäume durch den Wind. Naturw. Zeitschr. f. Först- u. Landwirtsch. 1913.
- , Der Baumstamm als Schaft gleicher Wasserleitungskapazität. Ebenda. 1913.
- , Bestimmung der Ringfläche und anatomische Untersuchung des Holzes in verschiedener Höhe des Schaftes. Ebenda. 1915.
- , Die Ursachen der Ausbreitung der Stammbasis. Ebenda. 1915.
- , Über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume, Beantwortung einiger Einwände. Ebenda. 1916.
- , Methode expérimentale appliquée à l'étude des actions mécaniques capables d'influer sur la forme des arbres. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Gesellschaft. Genève. 1915.
- Jost, L., Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeitg. 1891.
- , Über Hartigs Theorie des Dickenwachstums. Ebenda. 1892.
- , Über Beziehungen zwischen Blattentwicklung und der Gefäßbildung. Ebenda. 1893.
- , Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. Ebenda. 1901.
- , Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena. 1913.
- Klebs, G., Über die Rhythmik in der Entwicklung von Pflanzen. Heidelb. Akad. 1911.
- , Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Centralbl. 1912.
- , Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Heidelb. Akad. 1913.
- , Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Ebenda. 1914.
- Knip, H., Über den rhythmischen Verlauf pflanzlicher Lebensvorgänge. Die Naturwissenschaften. 1915.
- Kny, L., Verdoppelung des Jahresringes. Verh. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 1879.
- Krabbe, G., Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitzgsber. d. Akad. zu Berlin. 1882. Abs. 2
- , Einige Anmerkungen zu den neuesten Erklärungsversuchen der Jahresringbildung. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. 5.
- Kühns, R., Die Verdoppelung des Jahresrings durch künstliche Entlaubung. Bibl. Bot. 1910. 70.

- Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena. 1913.
- , Über den Rhythmus im Leben der Pflanzen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1916.
- Link, A., Über Ringbildung bei einigen Tropenpflanzen. Heidelberg. 1915.
- Lutz, K. G., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Inaug.-Diss. Stuttgart. 1895. Fünfstücks Beitr. 1.
- Marloth, Rud., Das Kapland, insonderh. d. Reich. d. Kapflora, d. Waldgebirge u. d. Karoo, pflanzengeogr. dargestellt. Wiss. Ergebnisse d. d. Tiefsee-expedition 1908.
- Mer, Bois de printemps et bois d'automne. Compt. rend. 114. Ref in Bot. Zeitg. 1892.
- Reiche, Zur Kenntnis der Lebensätigkeit einiger chilenischer Holzgewächse. Pringsheims Jahrb. 1897. 30.
- Rippel, Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen. C. Heinrich, Dresden-N. 1919.
- Russow, Über die Entwicklung des Hoftüpfels, der Membran der Holzzellen und des Jahresrings bei den Abietineen. Sitzgsber. d. Dorpater naturf. Gesellsch. 1881.
- Sachs, Lehrb. d. Botanik. 1868. I. Aufl.
- Sanio, C., Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Bot. Zeitg. 1863.
- Schimper, Fr. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena. 1898.
- Schwarz, Fr., Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin. 1899.
- Sieber, Physiologische Rolle von Calcium, Magnesium, Phosphorsäure im Cambium. Inaug.-Diss. Würzburg. 1912.
- Sigwart, Ch., Der Kampf gegen den Zweck. Kleine Schriften II. 2. Aufl. 1889.
- Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen. Jena. 1891.
- Unger, Über den Grund der Bildung der Jahreslagen dikotyler Pflanzen. Bot. Zeitg. 1847.
- de Vries, Über den Einfluß des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora. 1872.
- , Über den Einfluß des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Ebenda. 1875.
- , De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Arch. Néerland. 1876. 11.
- Wieler, A., Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. f. wiss. Bot. 1887. 18.
- , Analysen der Jungholzregion von *Pinus silvestris* und *Salix pentandra* nebst einem Beitrag zur Methodik der Pflanzenanalyse. Landw. Versuchs-Stationen. 1885.
- , Über Anlage und Ausbildung von Librifasern in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen. Bot. Zeitg. 1889.
- , Über die Beziehungen zwischen Wurzel und Stammholz. Tharands Jahrb. 1891. 41.
- , Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Ebenda. 1893. 42.
- , Holzbildung auf Kosten des Reservematerials der Pflanzen. Ebenda. 1897. 47.
- , Über die jährliche Periodizität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. Ebenda. 1898. 48.

Tafelerklärung.

Tafel III.

- Fig. 1—3. Querschnitt d. Nic. Tab. \times tom.
Fig. 4—6. Querschnitt d. Nic. wigandioides.
Fig. 7—12. Querschnitt d. Lantana Camara.

Tafel IV.

- Fig. 1—9. Querschnitte d. Lantana Camara.
Fig. 10. u. 11. Querschnitte d. Sparmannia afr.
Genauere Erläuterung siehe im Text.

Besprechungen.

Biedermann, W., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VII. Dringen Verdauungsfermente in geschlossene Pflanzenzellen ein?

Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. 1919. 178, 358—391.

Verf. beschäftigt sich mit der Frage, ob bei der »Aufschließung« pflanzlicher Nahrungsmittel im tierischen Organismus Darmbakterien oder Verdauungsfermente die Hauptrolle spielen. Dafür ist es von Bedeutung zu wissen, ob die Fermente in unversehrte geschlossene Pflanzenzellen einzudringen vermögen. Diese ja auch vom botanischen Standpunkte aus interessante Frage wird für Diastase, Pepsin und Trypsin bejaht. Der Inhalt der pflanzlichen Zellen ist jedoch bis zu gewissem Grade gegen die Einwirkung der Fermente durch Stoffe geschützt, die zunächst entfernt werden müssen, ehe man im Experiment Erfolg hat. So konnte eine glatte Lösung der Chloroplastenstärke im Blatt von *Elodea* nur dann beobachtet werden, wenn die die Stärkekörner in der lebenden Zelle umhüllenden Proteinstoffe vorher entfernt worden waren. Das ist möglich durch »Verdauung« mittels Trypsins. Bei anderen Objekten (Bohnen-»Schoten«) gelang die Hydrolyse der Stärke dagegen auch ohne vorherige Verdauung. Aus einer Reihe von Untersuchungen an weiteren Pflanzen, wobei auch durch Kochen verkleisterte Stärke und isolierte Stärkekörner mit in den Beobachtungskreis gezogen werden, überzeugt sich Verf., daß die Widerstandsfähigkeit sowohl der Stärke selbst, als auch der sie umgebenden Chloroplasten gegen Fermentangriffe verschieden groß ist. Bei manchen Pflanzen ist die Stärke innerhalb des Chloroplasten gegen von außen wirkendes Ferment selbst durch ganz dünne Stromahüllen geschützt. Verf. gelangt so zu einer Bestätigung der schon von A. Meyer gemachten Annahme, daß das zur raschen Lösung der im Chloroplasten eingeschlossenen Stärke dienende Ferment von der Stromahülle selbst abgegeben wird und zwar nach innen. — Gegen Pepsin erwies sich der Inhalt der pflanzlichen Zellen sehr resistent, wie Verf. schon früher mitteilte (Ref.

diese Zeitschr. **11**, 74). Ergänzend stellt er jedoch fest, daß nicht die ganze Masse des Protoplasmas peptisch unverdaulich ist, sondern daß ein kleiner Teil davon doch durch Pepsin-HCl herausgelöst wird. — Die Widerstandsfähigkeit pflanzlichen Protoplasmas im Vergleich mit tierischem tritt auch sehr auffallend hervor im Verhalten gegen Trypsin. Auch darüber hat Verf. bereits früher Beobachtungen veröffentlicht, die jetzt weiter ausgebaut werden. Eine wirklich restlose Lösung des plasmatischen Inhalts aus völlig geschlossenen Zellen durch Trypsin ist zwar möglich, das Plasma ist jedoch durch alkohollösliche Lipoide geschützt. Diese müssen deshalb erst durch Behandlung mit kaltem und siedendem Alkohol entfernt werden, woran sich dann noch eine längere Extraktion mit Äther und vor allem Chloroform anzuschließen hat. Mesophyllzellen werden durch Trypsin völlig ausverdaut, in die Epidermiszellen der Blätter vermag das Ferment dagegen nur bei Wasserpflanzen einzudringen, bei Landpflanzen sind nur die Wände der Schließzellen durchlässig, die übrigen Oberhautzellen sind dagegen weder von der Außen- noch von der Innenseite für Trypsin zugänglich. Interessant sind die Beobachtungen des Verf.s über das Verhalten des pflanzlichen Zellkerns gegen Trypsin. Während der Kern sich bei einer Reihe von Versuchspflanzen völlig löste, blieb er bei Grasblättern unverdaut. Man muß daher annehmen, daß bei den Gräsern (welche Versuchspflanzen Verf. benutzte, gibt er leider nicht an) die Kernsubstanz chemisch anders geartet sein muß, als bei den anderen untersuchten Pflanzen. Solche Unterschiede lassen sich auch im Verhalten des übrigen Protoplasten beobachten. So wird trotz viel größerer Dicke der Zellwand der plasmatische Inhalt der Elodea- und Vallisneriazellen schneller gelöst als der in den nach Verf. äußerst dünnwandigen Blattzellen des Spinats. Noch widerstandsfähiger gegen tryptische Verdauung ist Spirogyra, bei der das Protoplasma sowie die Stromasubstanz überhaupt nicht völlig verdaut werden konnten. Daß das nicht etwa eine Eigentümlichkeit aller Algen ist, geht daraus hervor, daß eine vom Verf. untersuchte Ödgoniumart ein geradezu ideales Objekt darstellt, um die tryptische Verdauung zu demonstrieren. Auch in Diatomeen und in Pilzhyphen (*Boletus granulatus*) konnte der protoplasmatische Inhalt völlig durch Trypsin gelöst werden. — Die Untersuchungen des Verf.s erschließen uns wichtige Einblicke in die chemische Natur des pflanzlichen Protoplasmas, außerdem scheinen sie dem Ref. auch noch deshalb von Bedeutung zu sein, weil die gefundenen Unterschiede im chemischen Verhalten vielleicht einen neuen Weg eröffnen, um verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Pflanzen aufzudecken.

R. Harder.

Biedermann, W., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VIII. Die Verdauung pflanzlichen Zellinhalts im Darm einiger Insekten.

Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. 1919. 178, 392—425.

Verf. untersuchte den Darminhalt des Ohrwurms (*Forficula*), einiger kleiner Heuschrecken (*Acridier*) und der Raupe von *Gastropacha rubi*, die mit Gras oder Laubblättern gefüttert worden waren. Mit dem Mikroskop ließ sich im Kot bei allen dreien eine Lösung des Inhalts der Pflanzenzellen beobachten, ohne eine vorherige mechanische oder chemische Zerstörung der Zellulosewand. Bei *Forficula* und den *Acridiern* waren allerdings Zellulasen vorhanden, die die Zellwände aber meist nur unvollständig oder gar nicht auflockerten, bei *Gastropacha* war überhaupt keine Verdauung der Zellulose zu beobachten. Die Verdauung des Zellinhalts wird also nicht durch die Zellwand aufgehalten. Daß überhaupt eine Ausnutzung des pflanzlichen Plasmas durch die Verdauungssäfte der Tiere erfolgt, ist nach dem im vorstehenden Referat wiedergegebenen Resultat des Verf.s überraschend, da die bei Wirbeltieren vorkommenden Fermente Diastase, Trypsin und Pepsin danach nur unter besonderen, in der Natur nicht verwirklichten Bedingungen den plasmatischen Inhalt der Pflanzenzellen anzugreifen vermögen. Verf. kommt daher zu der Annahme, daß im Verdauungsssekret der Insekten entweder eine Protease enthalten ist, die spezifisch auf die Proteide des pflanzlichen Plasmas eingestellt ist, oder, was Verf. für wahrscheinlicher hält, daß neben einem trypsinähnlichen Ferment noch ein anderes vorkommt, dessen Wirkung sich auf jene Lipide erstreckt, die nachweislich die Widerstandsfähigkeit des pflanzlichen Plasmas der tryptischen Verdauung gegenüber bedingen. Die erste Veränderung in den Zellen durch die Verdauungssäfte war an den Chloroplasten zu erkennen. Bei den Raupen wurde der Chlorophyllfarbstoff einfach gelöst und resorbiert, bei *Forficula* kam es zur Bildung von reinem Phäophytin, und bei *Akridiern* wurde das Chlorophyll in Chlorophyllan verwandelt, das nach Willstätter als verunreinigtes Phäophytin zu betrachten ist und sich in der charakteristischen Form von Pringsheims »Hypochlorin« absonderte. Als ein weiteres von den Tieren nicht resorbiertes Derivat des Chlorophylls finden sich im Darm der letztgenannten beiden Tiere reichlich rubinrote Kristalle, die nach Willstätter wahrscheinlich Phäophorbide sind. Während der Chlorophyllfarbstoff zum großen Teil in Form unlöslicher Spaltungsprodukte zur Ausscheidung gelangte, wurden die lipoiden Bestandteile der Stromata in Form fettähnlicher Tropfen resorbiert. Die Stärke-

körner der Chloroplasten wurden, wenigstens bei den Raupen, ausnahmslos erst gelöst, nachdem die Stromata selbst verdaut waren. Am schwersten angegriffen wurden offenbar die Kerne, die zuweilen noch in sonst völlig ausverdauten Zellen zu erkennen waren (Forficula). Die Zelluloseverdauung setzte in fast allen Fällen, wo sie überhaupt auftrat, erst später ein als die Lösung des Zellinhaltes. Eine Mitwirkung von Bakterien an der Verdauung wurde im Darm der drei Orthopteren nicht beobachtet.

R. Harder.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 5. Aufl. (bearbeitet von O. und G. Hertwig).
Verl. Gust. Fischer, Jena. 1920. 800 S.

Zelle.

Meyer, A., Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Teil. Verl. Gust. Fischer, Jena. 1920. 629 S.

Oschmann-William, A., Über Zellverschmelzung. (Jahresversammlg. schweiz. zool. Ges. Bern. 1919. 8 S.)

Physiologie.

Bokorny, Th., Hefeernährung und Gärung. Gibt es eine Hefeentwicklung ohne Zuckervergärung? (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 23—33.)

Brenner, W., Studien über die Empfindlichkeit und Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Säuren und Basen. (Öfvers. Finsk. Vetensk.-Societ. Förhandl. 1917—1918. Abt. A. 117 S.)

Chaborski, G., s. unter Pilze.

Greisenegger, J. K., Über Wurzelausscheidungen. (Österr. Ungar. Zeitschr. für Zuckerindustrie u. Landwirtschaft. 1918. 47. Heft 3—6. 9 S.)

Hawkins, L. A., and Harvey, R. B., s. unter Pilze.

Lemmermann, O., und Wichers, L., Über den periodischen Einfluß der Jahreszeit auf den Verlauf der Nitrifikation. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 33—44.)

Sierp, H., Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von *Pisum sativum*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 37, 502—512.)

Grosbüsch, s. unter Pilze.

Sperlich, A., Über den Einfluß des Quellungszeitpunktes, von Treibmitteln und des Lichtes auf die Samenkeimung von *Alectorolophus hirsutus* All.; Charakterisierung der Samenruhe. (Sitzgsb. Akad. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. Abt. I. 1919. 128, 24 S.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. und 4. Auflage. Verl. Gebr. Bornträger, Berlin. 1919. 410 S.

Correns, C., Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 49—61.)

Sperlich, A., Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. (Sitzgsb. Akad. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. Abt. I. 1919. 128, 97 S.)

- Winkler, H., Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche. Verl. Gust. Fischer, Jena. 1920. 231 S.
- Wisselingh, G. van, Über Variabilität und Erbllichkeit. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. 22, 65—123.)

Ökologie.

- Francé, R. H., Der Parasitismus als schöpferisches Prinzip. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 54—64.)
- Größ, J., Lithogene und normale Verkalkung. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 37, 531—542.)

Algen.

- Greger, J., Die Algenflora der Komotau-Udwtitzer Teichgruppe. II. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. 1920. 37, 219—309.)

Cyanophyceen.

- Schmidt, G., Ein Hilfsmittel zum Unterscheiden verschiedener Oscillatoria- und Phormidiumarten. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 37, 473—476.)
- Simons, H., Eine saprophytische Oscillarie im Darm des Meerschweinchens. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 356—368.)

Bakterien.

- Pribram, E., Der gegenwärtige Bestand der vorm. Krätschen Sammlung von Mikroorganismen. Wien. 1919. 148 S. (+ 55).
- Rahn, O., Versuch einer natürlichen Gruppierung der Bakterien. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 273—294.)
- Schmidt, E. W., Notiz über das Vorkommen von Volutin bei Azotobacter chroococcum. (Ebenda. 44—45.)

Pilze.

- Bachmann, E., Der Thallus saxikoler Pilze: Phaeospora propria und Nectria indigens (Arn.). (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 45—54.)
- Bokorny, Th., s. unter Physiologie.
- Chaborski, G., Recherches sur les levures termophiles et cryophiles. Diss. Genf. 1918. 51 S.
- Friederichs, K., Über die Pleophagie des Insektenpilzes Metarrhizium anisopliae (Metsch.) Sor. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 335—356.)
- Grosbüsch, Zur Physiologie von Torula rubefaciens. (Ebenda. 310—335.)
- Hawkins, L. A., and Harvey, R. B., Physiological study of the parasitism of Phthium Debaryanum Hesse on the potato tuber. (Journ. agricult. res. 1919. 18, 275—297.)
- Keißler, K. von, s. unter Flechten.
- Tiegs, E., Beiträge zur Ökologie der Wasserpilze. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 37, 496—502.)
- Weese, J., Beitrag zur Morphologie und Systematik einiger Auriculariineengattungen. (Ebenda. 512—520.)
- , Mykologische und phytopathologische Mitteilungen. (Ebenda. 520—528.)
- Will, H., Altes und Neues über die Riesenkolonien der Saccharomyzeten, Mykodermaarten und Torulaceen. I, II, III. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 1—23, 294—310, 317—335.)

Flechten.

- Bachmann, E., Die Beziehungen der Knochenflechten zu ihrer Unterlage. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 368—380.)

Keißler, K. von, Systematische Untersuchungen über Flechtenparasiten und lichenoiden Pilze. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. 1920. **37**, 263—278.)

Gymnospermen.

Neger, F. W., Die Nadelhölzer. 2. Aufl. Sammlung Göschen. 1919. 151 S.

Angiospermen.

Berkhout, T. van, Etude d'une substance sucrée du *Polygala amara* (anct.). Diss. Genf. 1918. 57 S.

Bornmüller, J., Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Cousinia*. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. 1920. **37**, 207—209.)

Gleisberg, W., Auffallende Typenbildung bei *Vaccinium oxycoccus* L. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **37**, 489—496.)

Jauch, B., Quelques points de l'anatomie et de la biologie des Polygalacées. Diss. Genf. 1918. 42 S.

Johnson, D. S., The fruit of *Opuntia fulgida*. Washington. 1918. 62 S.

Pflanzengeographie. Floristik.

Bornmüller, J., Kritische Bemerkungen über *Quercus decipiens* Bechst. und andere Bastardformen Bechsteinscher Eichen. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. 1920. **37**, 288—298.)

—, Bemerkungen über den Formenkreis von *Stachys palustris* \times *sylvatica* in Thüringen. (Ebenda. 310—315.)

Krause, E. H. L., Die hülsenfruchtartigen Gewächse Elsaß-Lothringens. (Leguminosae). (Ebenda. 210—262.)

Minod, M., Contribution à l'étude du genre *Stemodia* et du groupe des *Stemodiées* en Amérique. Diss. Genf. 1918. 103 S.

Schulz, A., Getreidestudien I. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **37**, 528—531.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Fischer, H., *Anemone alpina* L. mit monströsem Blütenhüllblatt. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **37**, 476—479.)

Geisenheyner, L., Über eine monströse *Linaria vulgaris*. (Ebenda. 479—485.)

Graf, J., Eine abnorme Blütenbildung bei *Linaria vulgaris*. (Ebenda. 485—489.)

Toepffer, A., Nordasiatische und Nordamerikanische Weiden- (*Salix*-) Gallen. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. 1920. **37**, 279—287.)

Angewandte Botanik.

Greisenegger, J. K., Welchen Einfluß übt eine zu verschiedenen Tageszeiten erfolgende Abhaltung des direkten Sonnenlichtes auf die Entwicklung der Zuckerrübe aus? (Österr.-Ungar. Zeitschr. f. Zuckerindustrie u. Landwirtsch. 1918. **47**, Heft 3—6. 9 S.)

—, und **Vorbuchner, K.**, Feststellung des Düngebedürfnisses durch Bodener schöpfung. (Ebenda. 8 S.)

Verschiedenes.

Chodat, R., Casimir de Candolle. (Arch. scienc. phys. et nat. 1919. **124**, 1—38.)

Gerhardt, K., Dem Andenken an Ernst Stahl. (Naturw. Wochenschr. 1920. **19**, N. F. 145—149.)

Goebel, K., Ernst Stahl zum Gedächtnis. (Naturwissensch. 1920. **8**, 141—146.)



Nic. Tabac. x tom. u. Nic. wigandioides.

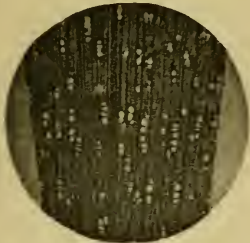


Fig. 1

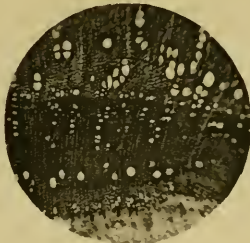


Fig. 2

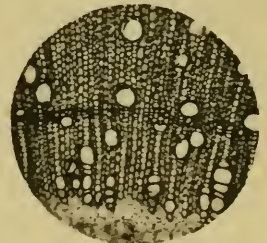


Fig. 3

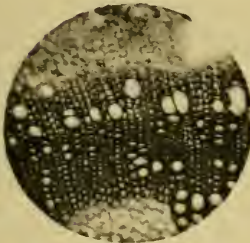


Fig. 4

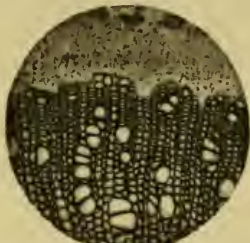


Fig. 5

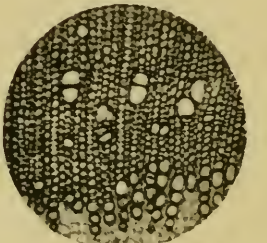


Fig. 6

Lantana Camara.

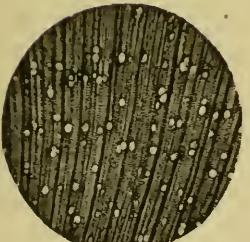


Fig. 7

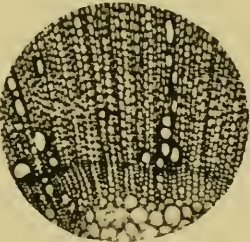


Fig. 8

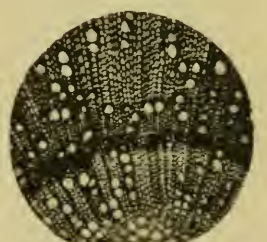


Fig. 9



Fig. 10

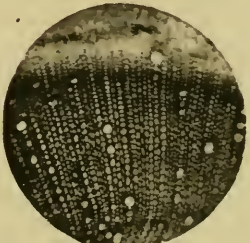


Fig. 11

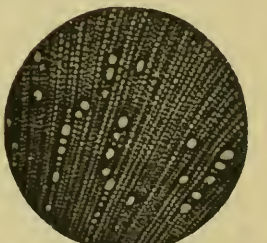


Fig. 12.

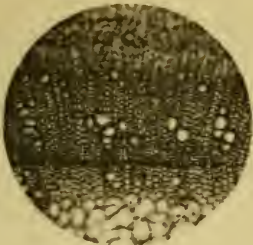


Fig. 1



Fig. 2

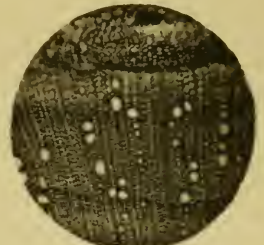


Fig. 3

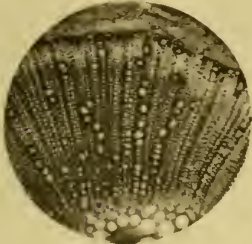


Fig. 4

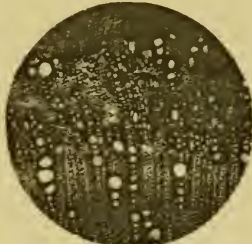


Fig. 5

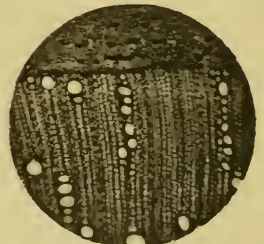


Fig. 6

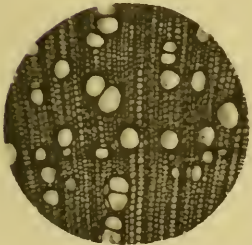


Fig. 7

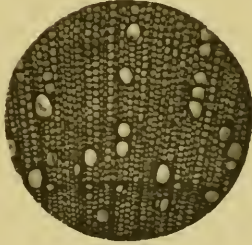


Fig. 8



Fig. 9

Sparmannia africana.

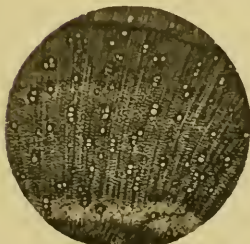


Fig. 10

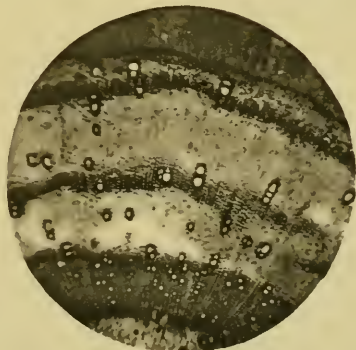


Fig. 11



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Archiv für Protistenkunde

Begründet von
Fritz Schaudinn

herausgegeben von
Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

40. Band (3 Hefte)

Mit 25 Abbildungen im Text und 21 Tafeln. IV, 294 S. gr. 8°. 1919—20
Mk. 70.— (+ Mk. 14.50 Teuerungszuschlag für Heft 1 und 2)

Erstes Heft (S. 1—112). Mit 13 Abbildungen im Text und 4 Tafeln. 1919
Mk. 15.— (+ 25% Teuerungszuschlag)

Abhandlungen: Vonwiller, P.: Über den Bau des Plasmas der niedersten Tiere. II. *Lycogala epidendron*. (Mit 3 Abbildungen und 1 Tafel.) — Oehler, Rud.: Flagellaten- und Ciliatenzucht auf reinem Boden. — Schuurmans Stekhoven jr., J. H.: Die Sexualität der Myxosporidia. (Mit 5 Abbildungen und 2 Tafeln.) — Schiffmann, Olga: Über die Fortpflanzung von *Gregarina blattarum* und *Gregarina cuneata*. (Mit 5 Abbildungen und 1 Tafel.)

Kleinere Mitteilungen: Hirsch, C. A. Erwin: Für Haeckel!
— Besprechungen.

Zweites Heft (S. 113—220). Mit 6 Abbildungen im Text und 12 Tafeln. 1919
Mk. 40.— (+ 25% Teuerungszuschlag)

Abhandlungen: Stempel, W.: Untersuchungen über *Leptotheca coris* n. sp. und das in dieser schmarotzende *Nosema marionis* Thél. (Mit 1 Abbildung und 8 Tafeln.) — Schuurmans Stekhoven jr., J. H.: Die Teilung der *Trypanosoma brucei* Plimmer und Bradford. (Mit 2 Tafeln.) — Speeth, Caroline: Über Kernveränderungen bei *Actinosphaerium* in Hunger- und Encystierungskulturen. (Mit 5 Abbildungen und 2 Tafeln.)

Drittes Heft (S. 221—294). Mit 5 Tafeln. 1920. Mk. 15.—

Abhandlungen: Busch, Werner: *Quasillagilis*, ein neues Ciliatengenus aus dem Schwarzen Meer. (Mit 2 Tafeln.) — Schmidt, W. J.: *Sphaerobactrum Warduae*, ein kettenbildender Ciliat. (Mit 1 Tafel.) — Schmidt, Wilhelm: Untersuchungen über *Octomitus intestinalis truttiae*. (Mit 2 Tafeln.)

Kleinere Mitteilungen: Mayer, Martin: Zur Cystenbildung von *Trichomonas muris*. (Mit 6 Abbildungen.)

Fritz Müller

Werke, Briefe und Leben

Gesammelt und herausgegeben

von

Prof. Dr. Alfred Möller (Eberswalde)

Erster Band:

Gesammelte Schriften

soweit sie bereits früher im Druck erschienen sind.

(Arbeiten aus den Jahren 1844-1899 [248 Nummern], mit einem Nachtrage, enthaltend die deutschen Übersetzungen portugiesischer Arbeiten.) **2 Bände Text** (1510 Seiten) mit 303 Abbildungen und **1 Atlas mit 85 Tafeln.** Lex.-Format. 1915. kart. Mk. 150.—

(+ 100% Teuerungszuschlag des Verlags)

Zweiter Band:

Fritz Müllers Briefe.

(In Vorbereitung.)

Soeben erschien:

Dritter Band:

Fritz Müllers Leben.

Nach den Quellen bearbeitet vom Herausgeber. Mit 1 Titel-

bild (Heliogravüre, 6 Abbildungen im Text und 1 Karte. (VII, 163 S. Lex.-Format.) 1920. Mk. 15.—

Seit dem im Jahre 1897 erfolgten Tode des großen Beobachters in Blumenau (Brasilien) ist der Herausgeber bemüht gewesen, den literarischen Nachlaß Fritz Müllers zu sammeln, um den Ertrag dieses ganz der Beobachtung der lebenden Natur gewidmeten Lebens der Wissenschaft nutzbar zu machen oder zu erhalten. Der erste Band bringt in zwei Teilen Text und einem Atlas die 248 bisher im Druck erschienenen Arbeiten Fritz Müllers, von denen nur eine einzige als selbständiges Buch in den Handel kam, während alle übrigen in sehr vielen verschiedenen Zeitschriften des In- und Auslandes zerstreut und daher teilweise nur schwer zugänglich waren. Die für die „Archivos“ des Museums in Rio de Janeiro portugiesisch geschriebenen, umfangreichen, außerordentlich wertvollen Arbeiten sind bisher deutschen Forschern wohl nur durch Auszüge und Berichte bekannt geworden. Sie sind jetzt in der Urschrift und in deutscher Übersetzung aufgenommen.

Für Zoologen und Botaniker bergen Fritz Müllers Schriften eine ungeahnte Fülle zuverlässigster Beobachtungen und feinsinniger Anregungen, die besonders dem jüngeren Nachwuchs der Naturforscher wieder leicht zugänglich zu machen der Herausgeber für eine dankenswerte Aufgabe, ja geradezu für eine Pflicht der deutschen Wissenschaft hielt. Denn die Arbeitsweise und Beobachtungsart und nicht minder die Darstellungskunst dieses „Fürsten der Beobachter“ können für alle Zeit als vorbildlich betrachtet werden.

Das mit Literaturnachweisen versehene ausführliche Inhaltsverzeichnis und ein Namenverzeichnis am Schluß des Werkes werden allen arbeitenden Biologen die Benutzung dieser gewaltigen Tatsachensammlung wesentlich erleichtern.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 5

MIT 20 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

Inhalt des fünften Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
Fritz Neeff, Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen. Mit 20 Abbildungen im Text . . .	225
II. Besprechungen.	
Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff	255
Küster, E., Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit	267
Miehe, H., Taschenbuch der Botanik, I. Teil. Morphologie, Anatomie, Fortpflanzung, Entwicklungsgeschichte, Physiologie	254
Richter, Osw., Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika	260
Roth, August, Die Vegetation des Walenseegebietes	268
Sande Bakhuuzen, H. L. van de, Photo-growth reaction and disposition to light in <i>Avena sativa</i>	257
Stahl, E., Zur Physiologie und Biologie der Exkrete	261
Ungerer, Emil, Die Regulationen der Pflanzen. Ein System der teleologischen Begriffe in der Botanik	253
Zolliker, Clara, Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen	258
III. Neue Literatur	
	268



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschienen:

Anatomie der Pflanze für Anfänger

Von

Dr. Hans Molisch

o. o. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Institutes an der Universität Wien

Mit 126 Abbildungen im Text. (VI, 144 S. gr. 8^o.) 1920.

Mark 12.—, geb. Mark 16,50

Inhalt: I. Die Zelle. Einleitung. Das Protoplasma. Der Zellkern. Die Chromatophoren. Die Stärke- und Proteinkörper. Die Kristalle. Fette, ätherische Öle und Harze. Der Zellsaft. Die Zellhaut. Die Entstehung von Zellen. — 2. Die Gewebe. Einleitung. Das Hauptgewebe. Das Grundgewebe. Das Stranggewebe. Das mechanische Gewebesystem. — 3. Die Organe. Einleitung. Der Thallas. Die Wurzel. Das Blatt. Der Stamm. — 4. Angewandte Anatomie. — 5. Literatur. Sachregister.

Ein kurz gefaßter, selbständiger, von anderen Zweigen der Botanik getrennter Leitfaden der Anatomie der Pflanze ist noch nicht vorhanden.

In knapper und klarer Form bringt der durch seine viel gelesenen Schriften bekannte Wiener Botaniker in diesem Buche die Elemente dieser Wissenschaft, die als Grundlage und Einführung für weitere Studien dienen sollen. Einen wertvollen Bestandteil bilden die zum leichteren Verständnis beigegebenen 126 Abbildungen im Text. Dieser Leitfaden dankt seine Entstehung einem Bedürfnis des akademischen Unterrichts. Sein Erscheinen wird allen Studierenden der Botanik und Biologie willkommen sein.

Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen.

Von

Fritz Neeff.

Mit 20 Abbildungen im Text.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die vorliegenden Mitteilungen schließen sich an meine 1914 erschienene Arbeit »Über Zellumlagerung« an. Ich zeigte dort, wie Kambiumzellen durch horizontale Querwände (»horizontal« ist auf die vertikal gedachte Längsachse der Zellen zu beziehen) in kurze Elemente zerfallen, wie dann diese Kambiumteilzellen die Fähigkeit haben, durch Längenwachstum weitgehende Richtungsänderungen bis zu völliger Umkehrung auszuführen, d. h. sich umzulagern. Die Kambiumteilzellen sind bestrebt, durch Spitzewachstum an ihren Polen ihre normale Länge wieder zu erreichen. Auf Tangentialschnitten, die durch das Kambium während der Umlagerung geführt werden, läßt sich beobachten, daß benachbart liegende auswachsende Kambiumteilzellen verschiedene Längen besitzen, ein Umstand, der darin begründet ist, daß die einstigen Kambiummutterzellen durch verschieden zahlreiche Teilungen entweder in viele kleine, oder nur wenige, entsprechend größere Teilzellen zerfallen sind. Weiterhin konnte ich zeigen, daß früher benachbarte Kambiumzellen infolge des Zerfalls in Teilzellen und des darauf folgenden Längenwachstums dieser auseinander gedrängt werden dadurch, daß die auswachsenden Teilzellen sich zwischen einander schieben. So kommt es, während gleichzeitig nebenher Tangentialteilungen beim Dickenwachstum stattfinden, zur Erbreiterung der Kambiumfläche. Es sind dies Vorgänge, die sich der Hauptsache nach in der Kambiumzone vollziehen. Sie erfolgen nicht extrakambial wie beim gleitenden Wachstum der Jungholz- und Jungbastelemente, wenn diese sich z. B. als Holz- oder Bast-

fasern durch Längenwachstum mit ihren Spitzen zwischen einander keilen.

In jenen Untersuchungen verfolgte ich in erster Linie die Vorgänge im Kambium, sofern sie zu Richtungsänderungen der Zellen führen. In dieser vorliegenden Arbeit behandle ich ähnliche Erscheinungen im Kambium, wie sie schon beim normalen Dickenwachstum auftreten, ohne daß dabei aber ausgesprochene Richtungsänderungen der Zellen erfolgen. Es sind Erscheinungen, die bisher keine genügende Beachtung gefunden haben, die indessen von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der Kambiumtätigkeit beim Dickenwachstum sind.

In normal wachsenden Stämmen und Wurzeln verschiedener Bäume beobachtete ich benachbart neben- und übereinander Kambiumzellen von normaler Länge und solche, die etwa nur halb so lang als jene sind. Zwischen diesen beiden Extremen fand ich Formen, die sämtliche Übergänge in allmählicher Reihenfolge von den kurzen zu den ausgewachsenen normal langen Elementen darstellen. Es boten sich mir also Bilder von Kambiumzellen, wie ich sie schon bei meinen früheren Untersuchungen im Kambium, das in Umlagerung begriffen ist, gefunden hatte. Wie mögen die merkwürdigen auffallenden Größendifferenzen der Kambiumzellen entstanden sein? Diese Frage führte zur Aufnahme eingehender anatomischer Untersuchungen. Zweierlei Möglichkeiten der Beantwortung legten sich mir nahe. Entweder können die kurzen Kambiumzellen im Wachstum zurückgebliebene Zellen sein, oder sie können durch horizontale Querteilungen aus Kambiumzellen von normaler Länge entstanden sein. Was nun den ersten Fall betrifft, so könnte man sich vorstellen, daß beim Dickenwachstum bei Gelegenheit von Tangentialteilungen die Tangentialwände die Kambiumzellen nicht genau in zwei gleiche Hälften halbieren würden. Erfolgt solche ungleiche Teilungen mehrmals nacheinander, so resultierten schließlich Initialen, die bedeutend kürzer wären als die einstigen normal langen Mutterinitialen. Bedenkt man aber, daß, abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit ungleicher Teilungen normaler Kambiumzellen, solche abnormen Teilungen sich öfters in derselben Richtung kumulieren müßten, d. h., daß gerade immer die nach einer Tangentialteilung

verbleibende kleinere Zelle die Initiale sein müßte, während die größere als Jungholz- bzw. Jungbastzelle abgegeben würde, — so erscheint die Annahme fortschreitender Größenabnahme einst normaler Kambiumzellen sehr unwahrscheinlich. Hingegen scheint die oben genannte zweite Möglichkeit viel näher liegend. Und in dieser Anschauung wurde ich bestärkt durch die mikroskopischen Bilder, die an die Vorgänge der horizontalen Zellteilung erinnern, wie sie der Umlagerung der Kambiumzellen vorausgehen. Freilich erhebt sich die Frage, ob die beiden im Effekt übereinstimmenden Erscheinungen in denselben Ursachen begründet sein können. Entstehen doch bei der experimentell hervorgerufenen Zellumlagerung anormale Querteilungen der Kambiumzellen, hier aber bei ungestörtem, ganz normalem Dickenwachstum von Organen fehlere äußere Eingriffe durch das Experiment.

Die Annahme, daß es sich bei meinen Beobachtungen um horizontale Querteilungen im Kambium handelt, findet eine Bestärkung durch Untersuchungen von Klinken. Dieser konnte zeigen, daß bei *Taxus* Kambiuminitialzellen sich quer teilen, worauf die entstandenen Tochterinitialen mit ihren zugespitzten Enden durch gleitendes Wachstum tangential sich aneinander vorbeischieben. Auf diese Weise, und nicht durch Radialteilungen, die den Initialzellen von *Taxus* völlig fehlen, erfolgt eine Vermehrung der Radialreihen. Klinken hat seine Untersuchungen auf *Taxus* beschränkt. Trotzdem glaubt er für die Kambiumtätigkeit der Koniferen und Dikotylen zwei verschiedene Typen aufstellen zu können, den »Koniferentypus« und den »Dikotylientypus«. Er schreibt¹⁾: »Aus all diesem aber ergibt sich die merkwürdige Tatsache, daß die Querschnittsbilder dikotyler und gymnospermer Kambien bis ins einzelne übereinstimmen, genetisch jedoch eine ganz verschiedene Deutung zu erfahren haben. Diese vollkommene Gleichheit der Querschnittsbilder mag auch wohl den wesentlichsten Grund darstellen, weshalb man bis heute die Kambiumtätigkeit der Koniferen und Dikotylen für identisch hielt und zwischen Koniferentypus

¹⁾ Klinken, J., Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde. *Bibl. botan.* Heft 84. 1914. S. 26.

und Dikotylientypus nicht zu unterscheiden wußte.« Für neu einsetzende Forschungen erhebt sich nun die doppelte Frage: erstens, trifft die für *Taxus* beschriebene Kambiumtätigkeit für alle Gymnospermen zu, und zweitens, besteht in der Tat der von Klinken behauptete Unterschied zwischen dem Koniferen- und Dikotylientypus? Die erste Frage muß durch weitere Arbeiten erst noch entschieden werden. Die zweite Frage aber dürfte durch meine vorliegenden Untersuchungen entschieden sein und zwar, wie ich vorausschicken will, in negativem Sinne: es besteht kein prinzipieller Unterschied in der Kambiumtätigkeit zwischen einem Koniferen- und Dikotylientypus.

Um das Zustandekommen der Größenunterschiede gleichaltriger, nebeneinander liegender Kambiumzellen zu erforschen, konnten zwei Wege eingeschlagen werden. Entweder mußte versucht werden, ob Kernteilungsfiguren in Kambiumzellen sich finden, die einen sicheren Schluß auf die Möglichkeit des Vorkommens horizontaler Querteilungen zulassen. Dieser Weg wurde besonders wegen der technischen Schwierigkeiten, die sich beim Mikrotomieren des Holzes und des Kambiums ergaben, nach anfänglichen Versuchen wieder aufgegeben. Jedoch nicht nur diese technischen Schwierigkeiten ließen mich von dieser an sich sonst nahe liegenden Arbeitsmethode Abstand nehmen, sondern vor allem die einfache Überlegung, daß gegenüber den häufig vorkommenden tangentialen Teilungen relativ selten horizontale Querteilungen während des Dickenwachstums erfolgen, die zum Auftreten neuer Radialreihen Anlaß geben. Es müßte durch einen selten glücklichen Zufall eine Kambiumzelle gefunden werden, die gerade sich anschickt, eine horizontale Querwand anzulegen. Wäre jedoch die Querwand schon fertig ausgebildet und hätten sich die beiden Teilzellen gegeneinander abgegrenzt und zugespitzt, so würde man wohl zwei fertig ausgebildete kurze Kambiumzellen übereinander sehen, jedoch über die Art der Teilungsvorgänge selbst, die sich zuvor abgespielt haben, wären nur noch Vermutungen möglich. Um also zu einem gewissen Ergebnis zu gelangen, blieb der zwar mühsame, aber sichere Weg, zunächst durch Tangential-, Quer- und Radialschnitte durchs Kambium selber einander ergänzende

und dadurch schon erläuternde Bilder der verschiedenartigen Größen der Initialen sich zu verschaffen, und weiterhin an Hand von Serienschnitten durch Holz und Rinde die Abkömmlinge einer bestimmten Kambiumzelle zu verfolgen, die von letzterer im Lauf des Dickenwachstums nach der Holz- bzw. Rindenseite abgegeben worden sind. Dieses Verfahren hatte ich bei meinen früheren Untersuchungen mit Erfolg benutzt und auch Klinken hat mit Hilfe dieser Methode seine schönen Ergebnisse erzielt.

Ist es aber überhaupt möglich, den Verlauf einer Radialreihe von Holz- und Rindenzellen auf Tangentialserienschnitten zu verfolgen? Während bei den Koniferen die Produkte der einzelnen Initialen in Radialreihen angeordnet sind und jede Radialreihe, sofern sie das Kambium noch erreicht, (was nicht immer der Fall sein muß), von einer einzigen Initialzelle abzuleiten ist, liegen diese Verhältnisse bei den Dikotylen ganz anders. Mit dem Auftreten der verschiedenartigen Holz- bzw. Rindenelemente, vor allem der Gefäße und Siebröhren, Holz- und Bastfasern, die voneinander völlig verschiedenen Durchmesser besitzen, wird die radiale Anordnung der Elemente gestört. Denn die Elemente reichen, wenn sie einen größeren Durchmesser als ihre Kambiummutterzelle besitzen (z. B. Gefäße und Siebröhren), über ihre Radialreihe hinaus und drängen sich dabei durch gleitendes Weitenwachstum zwischen Zellen benachbarter Radialreihen. Ist ihr Durchmesser aber kleiner wie der ihrer Kambiummutterzelle, so verursachen sie eine Verschmälerung ihrer Radialreihe und zwängen sich, wenn sie, wie z. B. Holz- und Bastfasern, ausgedehntes extrakambiales Längenwachstum besitzen, als schmale lange Fasern zwischen tangential nebeneinander liegende Nachbarzellen ein. Solche Störungen können so weit gehen, daß jede Radialanordnung der Elemente völlig verwischt erscheint. Nicht nur auf Querschnitten, sondern vor allem und fast noch mehr auf den für unsere Untersuchungen wichtigen Tangentialserienschnitten lassen sich infolge davon die Abkömmlinge bestimmter Initialen nicht mit Sicherheit auffinden. Mannigfache Versuche mit verschiedenen dikotylen Hölzern führten aus diesen Gründen zu negativen Ergebnissen. Es ließ sich allerdings in einzelnen Fällen der Weg, den eine bestimmte Kambiumzelle bei der Holz- bzw. Rindenbildung einst zurück-

gelegt hatte, eine kleine Strecke weit durch die Serie von Tangentialschnitten hindurch verfolgen. Aber sobald weite Gefäße und enge Fasern auftraten, hörte die Bestimmungsmöglichkeit auf. Zudem ist es praktisch fast unmöglich, Serienschritte so herzustellen, daß lange Faserelemente in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen sind, zumal sie sich meist nicht in einer Tangentialebene erstrecken, sondern vielfach in radialer Richtung mit ihren Spitzen zwischen Nachbarzellen ausbiegen. So erhält man auf Tangentialschnitten angeschnittene Faserelemente oder abgeschnittene Faserenden, über deren Zugehörigkeit sich nichts ausmachen läßt.

Nach langem Suchen und Probieren fand ich in dem Holz der Wurzel der Linde, *Tilia tomentosa*, ein wirklich geeignetes Untersuchungsmaterial. Es lassen sich nämlich im Holz die Zellen, besonders auch solche, die einzeln oder zu wenigen zwischen zwei Markstrahlen »eingeschlossen« sind, auf weiter

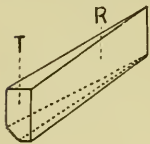


Abb. 1. Keilförmiges Holzstück, aus dem Holz der Wurzel von *Tilia tom.* zur Herstellung der Serien von Tangentialschnitten präpariert. Links unten abgegründete Kante. R = Radialfläche, T = Tangentialfläche.

Strecke in radialer Richtung hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Kambiumzelle, eben ihrer Mutterzelle, verfolgen. Die Zusammensetzung des Holzkörpers der Lindenwurzel ist bekannt: Gefäße, Tracheiden, Holzfasern, Holzparenchym und Markstrahlen. Infolge seiner Weichheit bietet das Holz der Lindenwurzel große technische Vorteile für die Bearbeitung mit dem Messer. Sämtliche Serienschritte stellte ich aus freier Hand her. Es gehört dazu allerdings viel Übung und einiges Geschick, daß aus der notwendig kontinuierlich erforderlichen Serie keine Schnitte als unbrauchbar ausfallen. Denn nur ununterbrochen durchgehende Serien können die Gewähr geben für die richtige Deutung der Entwicklung der Zellen im Laufe des Dickenwachstums.

Die zum Schneiden präparierten auf dem Querschnitt keilförmigen Holzstückchen hatten in Tangentialansicht die Form eines Rechtecks von etwa 1 mm Breite und 5 mm Höhe. In der Radialrichtung waren sie 1 bis 1,5 cm lang. Entsprechend der

Keilform des Querschnitts waren sie gegen die Rinde zu breiter, gegen das Innere des Holzkörpers zu verschmälerten sie sich dem radialen Bau dabei folgend. Vgl. Abb. 1. Um auf den Serienschnitten sich rasch zurecht zu finden, wurde eine der radialen Kanten abgeschrägt, so daß jeder Tangentialschnitt nun die Form eines an einer Ecke abgeschrägten Rechteckes hatte. So war es nicht schwer, sich bei der Durchsicht der Serienschnitte über deren obere bzw. untere, rechte bzw. linke Seite zu orientieren. Mein Bestreben war es natürlich, die Handschnitte so dünn als möglich herzustellen, um entscheidende Entwicklungsstadien auffinden zu können.

Die Kambiumzellen der Wurzel von *Tilia* sind von langgestreckter, tangential erbreiteter, an beiden Enden zugespitzter Form, tafelförmig, da sie radial schmal sind. Abb. 2 zeigt einen Tangentialschnitt durch das Kambium. An den Enden spitzen sich die Zellen meist meiselförmig zu. Doch kommen auch andere Formen vor, besonders an Stellen, wo eine Kambiumzelle über oder unter einem Markstrahl »steht«. Solche Zellen platten sich gegen den Markstrahl hin ab. Was uns aber an der Abb. 2 am meisten interessiert, ist das Auftreten kurzer Kambiumzellen zwischen solchen von normaler Länge. Der Schnitt zeigt neben der äußersten Zelle links zwei übereinander stehende kurze Kambiumzellen, a_1 und a_2 , die nur etwa zwei Drittel so lang als ihre Nachbarzellen sind. Auch diese letzteren zeigen ja kleine Längen-

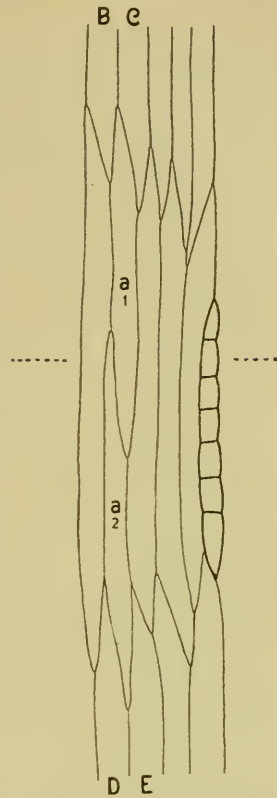


Abb. 2. *Tilia tomentosa*. Tangentialschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. Zwischen Zellen von normaler Größe stehen zwei kurze Zellen a_1 und a_2 , die durch horizontale Querteilung einer Mutterinitiale entstanden sind, durch gleitendes Wachstum aneinander vorbeiwachsen und sich zwischen die Nachbarzellen über und unter ihnen, B-C und D-E, einzwängen. Über die Bedeutung der gestrichelten Linie siehe Text. Vergr. etwa 80mal.

unterschiede, die sich beim Vergleich mehrerer Schnitte erheblich vermehrt zeigen, so daß man, wie ich oben sagte, sämtliche Übergänge zwischen kurzen und langen Formen der Kambiumzellen finden kann. Besonders fällt an Abb. 2 auf, daß die beiden kurzen Zellen den »Etagenbau«, »Stockwerkbau« des Kambiums stören. Denn ihre einander zugekehrten Enden liegen etwa in der Höhe der Mitte der angrenzenden Kambiumzellen, also nicht in derselben Höhe wie die Enden der Nachbarzellen. Es fällt weiter auf, daß besonders die einander zugekehrten Enden solcher kurzer Zellen oft nicht wie sonst einseitig meiselförmig zugespitzt sind. Vielmehr sehen die Zellenden wie gleichmäßig sich zuspitzende Fortsätze aus, eine Erscheinung, die auf ein reges Spitzenwachstum der kurzen Zellen hinweist. Der Gesamteindruck der Abb. 2 ist der, als ob die beiden Zellen a_1 und a_2 durch horizontale Querteilung aus einer Kambiumzelle entstanden wären, die einst von annähernd gleicher Länge wie die angrenzenden Kambiumzellen gewesen sein muß. Eine direkte Beobachtung der Teilung ist nicht möglich, so bleibt nur die Methode der Vergleichung und Schlußfolgerung, eine Methode, die, richtig durchgeführt zu einer an absolute Sicherheit grenzende Wahrscheinlichkeit führt.

Wir können uns vorstellen, daß unmittelbar nach der Querteilung die beiden Kambiumteilzellen an ihren einander zugekehrten Enden sich zugespitzt haben, indem sie die anfänglich horizontale Trennungswand schräg aufrichteten und mit ihren Spitzen aneinander vorbeigewachsen sind. Wir hätten es also hier beim normalen Dickenwachstum mit Zellteilungs- und darauffolgenden Wachstumsvorgängen zu tun, wie sie auch bei experimentell hervorgerufenen Zellumlagerungen vorkommen. Und trotzdem es sich beim gewöhnlichen Dickenwachstum im Kambium um keine eigentlichen ausgesprochenen Richtungsänderungen der Zellen handelt, so können wir hier trotzdem von einem Grenzfall der Zellumlagerung reden: denn eine minimale Änderung der Wachstumsrichtung der horizontal geteilten Kambiumzellen muß ja eintreten, wenn die Horizontalwand sich schräg aufrichtet und die beiden kurzen Teilzellen sich also in schräger Richtung aneinander vorbeischieben.

Zur Ergänzung des Tangentialschnitts dient der Radial-

schnitt, wie ihn Abb. 3 wiedergibt. Rechts und links, d. h. außen und innen sieht man Jungholz- und Jungbastzellen, die äußerlich noch keine Differenzierung aufweisen. Die Mitte dieser jungen Elemente, also der Ort der Initialzelle, wird nun aber nicht von einer einzigen, sondern von zwei übereinander stehenden Zellen eingenommen. An Hand vieler Radialschnitte läßt sich durch fortgesetzte Vergleichung entscheiden, an welchem Ort die Initialen zu suchen ist. So auch im vorliegenden Fall. Wenn aber jene zwei übereinander stehenden kurzen Zellen die Initialzellen der Radialreihe sind, so erhebt sich sofort die Frage: wie ist es möglich, daß die von diesen Initialen nach außen und innen abgegebenen jüngsten Holz- und Rindenelemente eine ganz andere Stockwerkhöhe einnehmen als ihre zugehörige Initialen? Es müßte also geradezu die eine der Initialen sich von oben bzw. unten her eingeschoben haben. Aber damit wäre das Problem ihrer Herkunft im wahrsten Sinn des Wortes nur »verschoben«, aber nicht gelöst.

Unter normalen Umständen erwarten wir, daß auf einem Radialschnitt sämtliche radial zusammengehörigen Elemente der Kambiumzone selber ihre Zellenden ungefähr auf demselben Stockwerk stehen haben. Denn von einem ausgedehnten Spitzenwachstum, das den Stockwerkbau stören würde, ist bei den jüngsten, noch kambialen Zellen fast noch keine Rede. Der in Abb. 3 abgebildete Fall ist außerordentlich selten

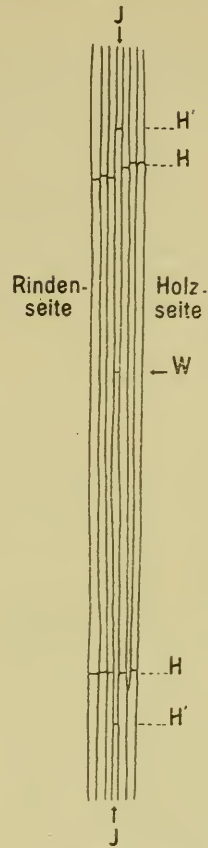


Abb. 3. *Tilia tomentosa*. Radialschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. Zwischen den jüngsten Kambiumzellen, von denen je dreiauf der Holz- bzw. Rindenseite in der Stockwerkhöhe H-H stehend abgebildet sind, stehen in der Initialschicht I-I zwei kurze Initialen durch eine jüngst angelegte horizontale Querwand W geteilt in den Stockwerkhöhen H'W und WH' über- bzw. untereinander. Vergr. etwa 80mal.

so schön zu finden. Beim Vergleich von etwa 120 Schnitten gelang es mir nur dreimal, Initialzellen zu entdecken, die ganz allein für sich in einem anderen Stockwerk als ihre unmittelbar angrenzenden, radial zugehörigen Elemente stehen.

Die Erklärung solcher eigenartigen Verhältnisse, die zunächst einen ganz widersinnigen Eindruck machen, ist nur möglich, wenn wir annehmen, daß Initialzellen sich von Zeit zu Zeit auch durch horizontale Wände quer teilen, in Abb. 3 bei W, und daß die beiden resultierenden kurzen Initialen unmittelbar nachher durch Spitzenwachstum sich verlängern, um die normale Größe einer Initiale wieder zu erreichen. So und nur so kann die sonst unerklärliche Störung des Stockwerkbaues auf dem Radialschnitt, Abb. 3, verständlich erscheinen. Nun wird mit einem Male klar, wie die Initialzellen, um ein anschauliches Bild zu gebrauchen, um fast einen halben Stock tiefer, bzw. höher als ihre Nachbarzellen »gerutscht« sind. In Wirklichkeit dürfen wir sie ja gar nicht mehr als die Initialzellen für die benachbarten langen Elemente ansehen, sondern sie sind aus einer normal großen Initiale durch horizontale Querteilung entstanden, die den Ort der beiden bisher eingenommen und die Jungholz, bzw. Jungholzelemente nach außen und innen abgegeben hatte. In der Abb. 3 sind auf der Holz- und Rindenseite je drei Jungelemente gezeichnet. Diese in zwei kürzere Initialen zerfallene Mutterinitiale muß — diesen Schluß ziehen wir auch durch Vergleich mit der Abb. 2 — einst normale Länge besessen haben und daher auf dem gleichen Stockwerk wie ihre Abkömmlinge gestanden sein. Die Tochterinitialen hingegen haben durch Spitzenwachstum sich nach oben und unten etwas über, bzw. unter die Stockwerkhöhe HH verlängert bis $H'H'$.

Nachdem wir auf Tangential- und Radialschnitten diese eigenartigen Bilder studiert haben, vergleichen wir jetzt zur Ergänzung der gewonnenen Erfahrungen die Querschnittsbilder. Abb. 4 zeigt uns einen Fall, in dem wir allerdings wiederum nur indirekt auf Grund sorgfältiger Vergleiche des Durchmesser und der Wandstruktur der Zellen feststellen können, daß die mit i bezeichneten Zellen die Initialen sein werden. Während wir nun aber von den Initialen i ausgehend deren zugehörige Radialreihen nach dem Holz und der Rinde zu verfolgen können,

ist dies für die Initialen i_1 und i_2 nicht möglich. Die bisher geläufige Ansicht über das Auftreten der Radialwand zwischen den Initialen i_1 und i_2 durch Radialteilung einer Mutterinitiale, die früher den Ort von i_1 und i_2 eingenommen hat, muß nach den vorliegenden Untersuchungen aufgegeben werden. Noch neuerdings äußert sich Haberlandt im Anschluß an die bekannten zuerst von Nägeli angestellten Berechnungen: »Da wegen des konstanten Verhältnisses von Radius und Umfang bei gegebener Vergrößerung des ersteren das Maß des tangentialen Wachstums sich leicht berechnen läßt, so kann auf Grund bestimmter Messungen in jedem Einzelfalle durch

Rechnung ermittelt werden, nach wieviel Teilungen in einer Zellreihe des Verdickungsringes eine radiale Teilung eintritt¹.« Und Rothert schreibt in seinem Artikel über »Das Gewebe der Pflanzen«: »Dieser Breitenzunahme — des Kambiums — ist aber eine Grenze gesetzt; von Zeit zu Zeit teilt sich nämlich eine Kambiuminitiale durch eine radiale Wand in zwei Zellen, und jede von diesen produziert nun Zellen, die nur halb so breit sind wie die

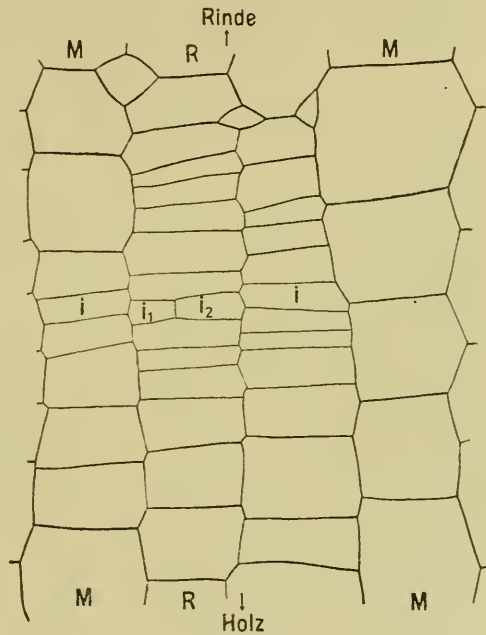


Abb. 4. *Tilia tomentosa*. Querschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. i = Initialzellen, M = Markstrahlen. Die Verdoppelung der Radialreihe R-R wird in der Initialenschicht dadurch eingeleitet, daß nach einer vorhergehenden horizontalen Querteilung aus einer Mutterinitiale zwei Tochterinitialen i_1 und i_2 entstanden sind, deren horizontale Querwand sich schräg aufgerichtet hat und nun als Radialwand zwischen i_1 und i_2 erscheint. Vergr. etwa 340mal.

¹) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. 1918. S. 614.

unmittelbar vor der Radialteilung gebildeten. Solche Teilungen der Kambiumzellen treten einzeln an verschiedenen Stellen des Umkreises ein, und zwar in solcher Häufigkeit, daß die durchschnittliche Breite aller Kambiumzellen ungefähr die gleiche bleibt. Verfolgen wir im Querschnittsbild durch ein Holz mit nicht zu sehr gestörter Radialreihung eine Radialreihe von innen nach außen, so sehen wir sie allmählich an Breite zunehmen; hat sie ungefähr das Doppelte der ursprünglichen Breite erreicht, so zerfällt sie plötzlich in zwei schmalere Radialreihen, und mit diesen geschieht weiter nach außen wiederum dasselbe; so nimmt im Holz die Zahl der Radialreihen nach der Peripherie hin zu, proportional der Verlängerung des Radius. — Im Bast hingegen nimmt die Zahl der Radialreihen umgekehrt von außen nach innen zu¹.

Klein² schreibt über die Kambiumtätigkeit: »Der Verdickungsring rückt bei dieser Tätigkeit natürlich immer weiter nach außen, wodurch die Kambiumzellen in tangentialer Richtung gedehnt werden. Hat die Dehnung eine gewisse Größe erreicht, dann teilt sich die Initialzelle durch eine radiale Wand, so daß der Kambiumring, seiner Ausdehnung entsprechend, auch an Zellenzahl zunimmt.« Und Vöchting³ kommt in seinem letzten, schönen Werke an besonders wichtiger Stelle bei der Erklärung des Wachstums knollenförmiger Bildungen an verkehrt wachsenden Pflanzen auf die Vorgänge im Kambium beim Dickenwachstum zurück: »Der wichtigste Unterschied bestände darin, daß beim Dickenwachstum die tangentialen wie die radialen Teilungen auf der ganzen Mantelfläche des Zylinders nach der Nägelischen Regel gleichmäßig erfolgten, während sie im Ellipsoid von den Scheiteln aus nach dem Äquator mit wachsendem Radius zunähmen, vor allem die radialen Spaltungen ungleich häufiger aufträten.« Mit diesen bis heute noch allgemein angenommenen Erklärungsversuchen für die Erbreiterung des Kambiumringes während des Dicken-

¹) Rothert, W., Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 1913. 4, 1260.

²) Klein, L., Forstbotanik 1913. Sond.-Abdr. aus Loreys Handbuch der Forstwissenschaft. 3. Aufl. S. 323.

³) Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 1918. 2, 310.

wachstums stehen meine Beobachtungen im Widerspruch. Trotzdem Klinken schon einen entscheidenden Schritt mit seinen Untersuchungen bei *Taxus* durch die Deutung der plötzlich auftretenden Radialwände als aufgerichtete einstige Horizontalwände getan hat, können wir ihm bei seinen Schlußfolgerungen nicht folgen. Denn auch Klinken¹ behauptet noch immer, daß das Auftreten von Radialwänden bei den Dikotylen tatsächlich auf Radialteilungen beruhe. Unsere Beobachtungen bei *Tilia*, die als Typus für die Dikotylen gelten darf, ergaben, daß auch den Dikotylen Radialteilungen fehlen. Sie werden funktionell ersetzt durch horizontale Querteilungen.

Dementsprechend müssen wir Abb. 4 folgendermaßen verstehen: Zwischen den beiden Radialreihen links und rechts außen, die durch das Kambium ziehende Markstrahlen darstellen, sind zwei Radialreihen eingeschlossen, die nach außen bzw. innen in differenzierte Holz- und Rindenelemente übergehen. Während die rechte dieser Radialreihen ohne Störung durchs Kambium verläuft, tritt in der linken Reihe in der Initialschicht, und nur in dieser, eine Verdoppelung der Reihe ein. An Stelle der einen zu erwartenden normal breiten Initialen stehen zwei Initialen tangential nebeneinander, getrennt durch eine radial verlaufende Wand. Diese Radialwand — und darauf ist besonders zu achten — verläuft nicht median, sie halbiert also die linke und die rechte Zelle nicht genau in gleiche Hälften, wie es beim Zerfall der Initialzelle durch eine Radialteilung sein müßte. Vielmehr ist die linke der Initialen i_1 schmaler als die rechte i_2 . Diese verschiedene Breite läßt sich leicht verstehen, wenn wir den Querschnitt mit dem Tangentialschnitt vergleichen. Man denke sich in Abb. 2 in der Höhe der gestrichelten Linie einen Querschnitt durch die Kambiumzellen geführt. Auf diesem würden die Initialen folgendermaßen getroffen erscheinen: rechts zuerst eine Markstrahlzelle, dann 3 gewöhnliche Kambiumzellen, und nun entsprechend Abb. 4 zwei ungleich breite schmale Initialen, neben denen links wieder eine Zelle von gewöhnlicher Breite sich anschließt. Die Unterlassung solcher Vergleiche von Querschnitten mit Tangential- und Radialschnitten ist wohl die Ursache für die falsche

¹ a. a. O. S. 25.

Deutung der allein für sich betrachteten Querschnittsbilder. Wir verstehen aber die Abb. 4 erst mit Hilfe von Abb. 2 und 3, und zwar so, daß die linke schmale Initiale i_1 auf dem Tangentialschnitt betrachtet einem ziemlich schmalen auswachsenden Spitzenfortsatz, die rechte Initiale i_2 hingegen einem tangential schon stark erbreiterten Fortsatz je einer Tochterinitiale entspricht; beide Tochterinitialen leiten sich von derselben Mutterinitiale durch horizontale Querteilung und folgendes Längenwachstum her.

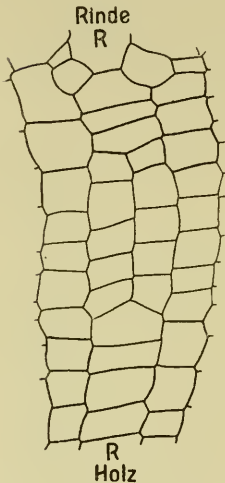


Abb. 5. *Tilia tomentosa*. Querschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. Die Verdoppelung der Radialreihe R-R erstreckt sich schon auf fünf radial hintereinander liegende Zellen, die nach der horizontalen Querteilung und der Zellumlagerung von den Initialen durch Tangentialteilungen als jüngste Elemente nach der Holz- bzw. Rindenseite hin abgegeben worden sind. Vergr. etwa 180mal.

Es wäre verkehrt, erwarten zu wollen, daß derartige Ungleichheiten die Regel bildeten. Doch geben sie uns einen sehr wertvollen Wink für die Erklärung nicht nur dieser Ausnahmefälle, sondern vor allem auch der nicht so auffallenden gewohnten Verhältnisse. Abb. 5 gibt ein Beispiel dafür, wie die Vorgänge sich gestalten, wenn jene genannten Spitzenfortsätze sich gleichmäßig ausgebildet haben. Die mittlere breite Radialreihe zerfällt plötzlich in zwei einander annähernd gleich schmale Reihen. Wir haben anzunehmen, daß seit der Horizontalteilung der Mutterinitialzelle in kurze und durch Spitzenwachstum verschmälerte Tochterinitialen von diesen letzteren schon einige Elemente als Jungholz und Jungbast abgegeben worden sind. Dementsprechend erstreckt sich die Verdoppelung der mittleren Radialreihe schon auf 5 radial sich folgende Zellpaare. In Abb. 4 beginnt hingegen soeben die Verdoppelung in der Initialschicht. Von den Initialen und nur von diesen geht die Vermehrung der Radialreihen aus. Extrakambiale horizontale Querteilungen, sogenannte »Fächerungen«, z. B. im Holz- und Bastparenchym, haben für das Zu-

standekommen der Erbreiterung des Kambiums keine Bedeutung.

Nachdem wir bisher nur die Verhältnisse in der Kambiumzone selber beobachtet haben, ist es erforderlich, an Hand von Tangentialserienschnitten durch das Holz zu verfolgen, wie sich allmählich während des Dickenwachstums die Radialreihen im Holz ausgestaltet, vor allem vermehrt haben. Gibt doch gerade das Holz der Wurzel von *Tilia*, wie wenige andere dikotyle Hölzer, uns die Möglichkeit, die Abkömmlinge bestimmter Initialzellen mit voller Sicherheit durch aufeinanderfolgende Tangentialschnitte hindurch immer wieder aufzufinden. Es muß also möglich sein, wenn wir von innen nach außen Schnitt für Schnitt durchmustern, den Ort zu finden, wo mit einem Male eine Verdoppelung einer Radialreihe stattfindet. Die Markstrahlen geben dabei ein ausgezeichnetes Hilfsmittel für das Wiederauffinden der zusammengehörenden Abkömmlinge innerhalb einer Radialreihe. Sie dienen gleichsam als Wegweiser.

Auf Abb. 6 sehen wir die Zellen A und B zwischen zwei einreihigen Markstrahlen eingefast. Nachbarzellen rechts und links (in der Abb. nicht mitgezeichnet) können das Bild also nicht stören und daher zu Verwechslungen beim Vergleich mit den Zellen auf folgenden Schnitten keinen Anlaß geben. Die Zelle A hat sich einst beim Austritt aus dem Kambiumverband zu einer Holzfaser, B zu einer Holzparenchymzelle differenziert. Während dabei die letztere die Länge ihrer Initiale ziemlich beibehalten hat, hat sich die Holzfaser A bedeutend gestreckt und sich dabei zwischen ihre oben und unten angrenzenden Nachbarzellen durch extrakambiales gleitendes Wachstum eingeschoben. Abb. 7 gibt den unmittelbar auf Abb. 6 folgenden Serienschnitt wieder. Wiederum sieht man die beiden einreihigen Markstrahlen rechts und links. Zwischen ihnen liegen Holzparenchymzellen. Mit B ist wiederum eine Holzparenchymzelle bezeichnet, die von eben derselben Initiale abstammt wie die Zelle B in Abb. 6. Folgt sie doch genau an dem gleichen Ort wie jene Zelle, indem sie ebenfalls dem linken Markstrahl unmittelbar anliegt. An dem Ort aber, wo die radial nach außen auf die Zelle A (in Abb. 6) folgende Zelle sich finden müßte — indem sie sich als Abkömmling der



Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 9.

Abb. 6–9. *Tilia tomentosa*. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz einer mehrjährigen Wurzel. Die Entwicklung der Umlagerung. Das Holz ist von den Initialen in folgenden Zeitpunkten gebildet worden: Abb. 6 vor der Umlagerung; Abb. 7 nach der horizontalen Querteilung einer Mutterinitiale A in zwei Tochterinitialen a_1 und a_2 , die sich gegenseitig zugespitzt und dabei ihre horizontale Querwand schräg aufgerichtet haben; Abb. 8 nach weiterem Spitzenwachstum der Tochterinitialen; Abb. 9 nach völliger Umlagerung; Zelle a_1 liegt jetzt neben a_2 . Vergr. etwa 80mal.

gleichen Initiale ebenso wie Zelle A an den rechten Markstrahl angelegt hätte — stehen mit einem Male zwei überraschend kurze Holzparenchymzellen, a_1 und a_2 , übereinander. Beide zusammen haben ungefähr die durchschnittliche Länge einer normalen Kambiumzelle. Abb. 8 zeigt den folgenden Schnitt. Er unterscheidet sich vom vorhergehenden besonders dadurch, daß an dem Ort jener beiden kurzen Holzparenchymzellen a_1 und a_2 von Abb. 7 nunmehr zwei auffallend kurze schmale Holzfasern, wieder mit a_1 und a_2 bezeichnet, auftreten. In longitudinaler Richtung stehen sie noch etwas übereinander, ähnlich wie a_1 und a_2 in Abb. 7, jedoch haben sie sich tangential schon merklich nebeneinander geschoben.

Und schließlich auf Abb. 9 sieht man zwischen den beiden Markstrahlen links eine Holzparenchymzelle B, rechts zwei Holzfasern a_1 und a_2 , gegenüber normalen Fasern noch schmal und etwas gekürzt, jedoch im Vergleich zu den Holzfasern a_1 und a_2 in Abb. 8 an Länge bedeutend gewachsen. Sie stehen — und dies ist besonders interessant — nicht mehr übereinander, wie die ihnen entsprechenden Zellen a_1 und a_2 in Abb. 6 und 7, sondern in gleicher Stockwerkshöhe tangential nebeneinander.

Die Ausgestaltung des Holzteils beim Dickenwachstum wird im allgemeinen, was die Lage und Anzahl der Zellen betrifft, vom Kambium bestimmt. Wenn also im Kambium durch horizontale Querteilungen Lage und Zahl der Elemente geändert wird, so müssen sich derartige eingreifende Veränderungen sowohl im Holz wie in der Rinde bemerkbar machen; eben dadurch, daß nunmehr von den in ihrer Lage und Anzahl geänderten Initialen auch ihre Abkömmlinge beim Dickenwachstum in anderer Lage und Anzahl durch die normal verlaufenden Tangentialteilungen an das Holz und die Rinde abgegeben werden. Und deshalb kann aus dem Auftreten neuer Zellen in Holz und Rinde ein Schluß von ihnen auf die ihr Auftreten bedingenden Vorgänge im Kambium gezogen werden.

Inwiefern können die oben geschilderten Serienbilder aus dem Holzkörper unsere anfangs nur im Kambium selber gewonnenen Erfahrungen unterstützen? Zum besseren Verständnis der Serienschnitte aus dem Holz fügen wir hier eine aus sechs Tangentialschnitten durchs Kambium zusammengestellte Serie

von schematisch gezeichneten Bildern ein, Abb. 10a bis f, die als sechs aufeinanderfolgende Entwicklungszustände von Kambiumzellen aufzufassen sind. In Abb. 10a ist die Zelle A eine Initiale von normaler Größe, während in Abb. 10b eine derartige Initiale in zwei kurze Initialen durch horizontale Querteilung zerfallen ist. Diese verhalten sich nun wie selbständige Initialen, sie wachsen sofort nach der Teilung in die Länge,

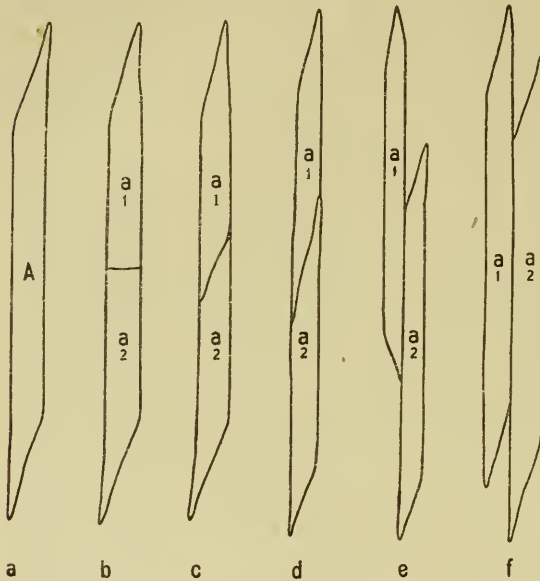


Abb. 10a—f. *Tilia tomentosa*. Zusammenstellung von Tangentialansichten sechs aufeinander folgender Entwicklungsstadien während der Umlagerung von Initialen aus einer mehrjährigen Wurzel. Schematisiert gezeichnet. Abb. 10a: Mutterinitiale von normaler Größe. Abb. 10b: Mutterinitiale durch horizontale Querwand in zwei Tochterinitialen a_1 und a_2 geteilt. Abb. 10c: Die horizontale Querwand hat sich schräg aufgerichtet. Abb. 10d: Die Tochterinitialen a_1 und a_2 haben lange Spitzenfortsätze gebildet und dabei sich verschmälert. Abb. 10e: Die Initialen haben auf größerer Strecke sich nebeneinander geschoben. Abb. 10f: Die Initialen stehen nach der Umlagerung in fast normaler Größe nebeneinander.

Vergr. etwa 80mal.

wodurch die anfangs

horizontal verlaufende Querwand sich schräg aufrichtet. Abb. 10c und d geben solche Entwicklungszustände wieder. Mit ihren einander zugekehrten Enden, die zu langen Fortsätzen ausgewachsen sind, schieben sich die kurzen Initialen a_1 und a_2 aneinander vorbei, wobei natürlich eine minimale Richtungs-

änderung aus der genau longitudinalen Lage in eine etwas schräge Stellung auftreten muß, was wir oben als einen Grenzfall von Zellumlagerung bezeichnet haben. Entsprechend der Verlängerung tritt Hand in Hand damit eine Verschmä-

lerung der Initialen ein. In Abb. 10e stehen die Initialen a_1 und a_2 schon in längerer Ausdehnung nebeneinander und schließlich in Abb. 10f sieht man zwei Initialen a_1 und a_2 zu beinahe normaler Länge und Breite wieder herangewachsen, auch annähernd in gleicher Höhe nebeneinander. Niemand würde beim Anblick nur dieser einen letzten Abbildung vermuten, daß die nebeneinander stehenden Initialen a_1 und a_2 von Initialen herzuleiten sind, die einst übereinander gestanden haben. Erst die entwicklungsgeschichtliche Methode läßt uns den Einblick in die Vorgänge der Zellumlagerung gewinnen. Diese Wachstumsbewegungen der Kambiumzellen erinnern an die Beobachtungen, die Jost¹ im Kambium am Astansatz gemacht hat und die ihn zu der Annahme geführt haben, daß die Kambiumzellen sich zwischeneinander schieben müssen, indem sie auf den Radialwänden gleiten.

Wir kehren zur Betrachtung der Serienbilder des Holzkörpers zurück und wenden die eben gewonnenen Ergebnisse dabei an. Abb. 7 ist nur so aus Abb. 6 abzuleiten, wenn man annimmt, daß die Initiale von A, nachdem sie diese letztere Zelle an das Holz durch eine Tangentialteilung abgegeben hatte, durch eine horizontale Querwand in zwei übereinander stehende kurze Initialen zerfallen ist. Diese müssen sofort nach der Teilung sich gegeneinander durch Spitzenwachstum verschoben haben, so daß nunmehr die einstige horizontale Trennungswand sich schräg aufgerichtet hatte. In diesem Entwicklungsstadium — das etwa dem in Abb. 10d wiedergegebenen entspricht — gaben die beiden Initialen durch Tangentialteilungen gefächerte Jungholzzellen (Holzparenchym) an den Holzkörper ab, wie sie in Abb. 7 mit a_1 und a_2 bezeichnet abgebildet sind. In einem weiter fortgeschrittenen Wachstumsstadium gaben die Initialen jene beiden Zellen, die sich zu kurzen Fasern, a_1 und a_2 in Abb. 8, entwickelt haben, an das Holz ab und in einem späteren Zeitpunkt die Zellen a_1 und a_2 in Abb. 9, die zu ziemlich langen Fasern herangewachsen sind. Wer die Abb. 6 mit Abb. 9 vergleicht, ohne die dazwischen liegenden Schnitte zu kennen, die gerade die entscheidenden Entwicklungsstadien

¹) Jost, L., Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901. S. 8.

enthalten, würde freilich wohl in der bisher üblichen Anschauung bestärkt werden, daß infolge einer Radialteilung der zu A in Abb. 6 gehörenden Initiale diese in zwei nebeneinander stehende schmale Initialen zerfallen wäre, eben jene, die dann die Fasern a_1 und a_2 in Abb. 9 an das Holz abgegeben hätten. So naheliegend diese bisherige Deutung des Auftretens der Radialwände ist, so muß sie aufgegeben werden, damit für das Entstehen der bisher nicht weiter beobachteten kurzen, übereinander stehenden Initialen und ihrer Abkömmlinge in Holz und Rinde eine Erklärung gefunden werden kann, die umfassender auch diesen neuen Beobachtungen gerecht zu werden vermag. Diese neue Erklärung haben wir oben gegeben.

Merkwürdig ist bei diesen Vorgängen, wie sich durch die horizontalen Querteilungen die Zellen zuerst in verschiedenen Stockwerken übereinander gruppieren, um dann nach und nach wieder in eine mit ihren tangential benachbarten Zellen gleiche Stockwerkhöhe zurückzukehren, der sie früher selber angehört hatten. Wir halten diese Wachstumsweise für einen regulatorisch gelenkten Vorgang. Eine kausale Erklärung dafür könnte man außer in inneren, uns noch unbekanntem Ursachen auch in mechanischen Bedingungen suchen. Ich denke dabei an die mit den Raumverhältnissen aufs engste zusammenhängenden Druckwirkungen der Kambiumzellen gegeneinander. Müssen doch die kurzen Initialen, wenn sie nach dem Zerfall ihrer Mutterinitiale durch Spitzenwachstum sich strecken (in Abb. 2 die Zellen a_1 und a_2), einen erheblichen Turgordruck ihrerseits erreichen, um den Turgordruck der Nachbarzellen (in Abb. 2 z. B. B und C, D und E) in den Stockwerken unter und über ihnen zu überwinden und auf diese Weise zwischen diese sich einzwängen zu können. Es ist dabei aber zu berücksichtigen, daß einem solchen einkeilenden Wachstum dann wohl keine so großen Widerstände von den zusammenhängenden Nachbarzellen (etwa D und E in Abb. 2) geleistet werden, wenn letztere nur noch ein geringes Ausdehnungsbestreben in tangentialer Richtung besitzen, d. h. also ihre normale Breite erreicht haben. Denn nunmehr müßte im Gegenteil bei weiterem Dickenwachstum, also bei Zunahme der Peripherie, in tangentialer Richtung eine »Lockerung« dieser Initialen eintreten; diese wird aber sofort

kompensiert eben durch das Vordringen der Spitzenfortsätze kurzer Initialen zwischen alte ausgewachsene Initialen. Mit diesen Raumbedingungen hängt offenbar auch die tangentielle Verschmälerung der heranwachsenden kurzen Initialen zusammen, die sich erst allmählich wieder zu normaler Breite ausdehnen.

Weitere Untersuchungen müssen lehren, wie der »Stockwerkbau« sich mit der geschilderten Kambiumtätigkeit, die wir als eine Zellumlagerung ansehen können (vgl. oben), in Einklang bringen läßt. Es wäre zu prüfen, ob verschiedene Typen sich unterscheiden lassen: solche, bei denen die Umlagerung der Initialen zu keiner dauernden Störung des Stockwerkbau führt, und solche, bei denen ein Stockwerkbau durch die Umlagerungen der Initialen gar nicht zustande kommen kann. Denn beim ersten Anblick will es scheinen, als ob Stockwerkbau und Zellumlagerung zwei antagonistische Erscheinungen seien.

Bisher schilderten wir nur, wie als Einzelfälle die Umlagerungen der Elemente auftreten. Verfolgt man aber tangentielle Serienschritte in Holz (bzw. Rinde) auf weiter Strecke, so findet man, daß ganz dieselben Vorgänge: Zerfall und darauf folgende Umlagerung der Elemente sich periodisch wiederholen. Es handelt sich also um gesetzmäßige Erscheinungen, die für das Dickenwachstum grundlegend sind und einen wesentlichen Teil der Kambiumtätigkeit ausmachen. Die in den Abb. 11—19 wiedergegebenen 9 Tangentialschnitte entstammen einer Serie von 80 Schnitten. Die entscheidenden Übergangsstadien wählte ich aus und ließ die für die Zellumlagerung als solche nicht in Betracht kommenden Schnitte außer Betracht. Es sind also die Abkömmlinge einer einzigen bestimmten Initiale dargestellt, wie sie jedesmal nach einer periodisch wiederkehrenden Initialenumlagerung vom Kambium an das Holz abgegeben worden sind. Nur dadurch war es aber überhaupt möglich, die Holzelemente als Abkömmlinge einer ganz bestimmten Initiale zu identifizieren, weil diese letztere im Lauf ihrer Entwicklung sich zwischen zwei Markstrahlen so eingeschoben hatte, daß sie als einzige gestreckte Zelle rechts und links unmittelbar von den benachbarten Markstrahlzellen begrenzt und gewissermaßen eingeschlossen war. Diese Serienbilder lassen uns wie in einer Geschichte den Ursprung und Verlauf einstiger Vorgänge im



Abb. 11.

Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 11—15. *Tilia tomentosa*. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz einer mehrjährigen Wurzel. Periodisch wiederkehrende Umlagerungen, ausgehend von einer einzigen Initiale. Die Zahlen und Buchstaben bedeuten die Abstammungsfolge der Zellen. Erklärung im Text. Vergr. etwa 80mal.



Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 19.

Abb. 16—19. *Tilia tomentosa*. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz einer mehrjährigen Wurzel. Periodisch wiederkehrende Umlagerungen, ausgehend von einer einzigen Initiale. Die Zahlen und Buchstaben bedeuten die Abstammungsfolge der Zellen. Erklärung im Text. Vergr. etwa 80mal.

Kambium lesen, die in den Holzschichten, um mit Berthold zu reden, »dokumentarisch niedergelegt« sind.

Abb. 11 zeigt die Zelle I (als Holzfaser entwickelt) zwischen den beiden Markstrahlen als einziges langgestrecktes Element. In Abb. 12 ist sie in zwei kurze Zellen IA und IB (gefächertes Holzparenchym) zerfallen. Abb. 13 gibt ein Stadium wieder, in dem die Zellen IA und IB (Holzfasern) durch Längenwachstum sich wieder merklich gestreckt haben. In Abb. 14 hat sich am unteren Ende der Zelle IB durch eine horizontale Querwand die Zellspitze abgeschnürt¹ und tritt von jetzt ab als selbständige einzelne Markstrahlzelle auf. Die Zelle IA (Holzfaser) erscheint in Abb. 15 schon beinahe auf das Doppelte ihrer Länge herangewachsen, während die Zelle IB, als Holzparenchymzelle ausgebildet, etwa die Durchschnittslänge einer normalen Kambiumzelle besitzt. Abb. 16 zeigt, wie durch Zerfall der großen Zelle IA diese in zwei kürzeren Elementen nun auftritt als IAa und IAb (Holzfasern), die ihrerseits wieder auswachsen. Denselben Vorgang finden wir in Abb. 17 und 18 bei der inzwischen ebenfalls ausgewachsenen Zelle IB eintreten, die in die Zellen (Holzfasern) IBa und IBb, Abb. 18, zerfällt. Und schließlich auf dem letzten Schnitt, Abb. 19, ist die Zelle IBa in die übereinander stehenden Zellen IBaa und IBa β (Holzparenchym) und die Zelle IBb in die übereinander stehenden Zellen IBba und IBb β (Holzfasern) zerfallen. Sechs Elemente nehmen nunmehr den einstigen Platz ihrer Mutterzelle als deren Abkömmlinge ein. Der Zunahme der Elemente entsprechend hat sich der Raum, die Lücke zwischen den beiden Markstrahlen, erbreitert. Diese Erbreiterung ist Hand in Hand mit dem Dickenwachstum gegangen, wie ja Radius und Umfang nur in konstanter Wechselbeziehung zunehmen können. Weiterhin aber fällt wiederum auf, wie die Stockwerksverhältnisse sich einschneidend geändert haben. An Stelle des einen Stockwerks, in dem die Zelle I (Abb. 11) steht, sind zwei Stockwerke mit Zellen übereinander (Abb. 19) entstanden.

¹) Das Auftreten ungleicher Zellteilungen im Kambium beim Entstehen »kleiner Markstrahlen«, auf die schon Klinken (a. a. O.) hingewiesen hat, ist eine merkwürdige Erscheinung, die mit besonderer Berücksichtigung der Kernlagen und Kernteilungsfiguren zu untersuchen wäre.

Ich habe mich auf das eingehende Studium der Serienschritte des Holzkörpers beschränkt.

Serienschritte durch die Rinde, die ich ebenfalls untersucht habe, führten zu analogen Ergebnissen, was das Prinzip der Zellumlagerung betrifft. Jedoch sind die Rindenschnitte infolge der in der Rinde gestörten Radialanordnung der Elemente durch das Auftreten der langgestreckten Bastfasern nicht geeignet, um eindeutige Bilder für die Erklärung der Kambiumtätigkeit zu erhalten. Und weiterhin ist zu bedenken, daß schon die Untersuchungen im Holzkörper eine sehr mühsame und zeitraubende Arbeit bedeuten, eine Arbeit, von der nur ein kleiner Bruchteil in den wiedergegebenen Abbildungen enthalten ist.

Es könnte die Frage aufgeworfen werden, warum ich mich auf die Untersuchung des Holzes gerade der Wurzel der Linde beschränkt habe, und nicht auch die Verhältnisse im Stamm

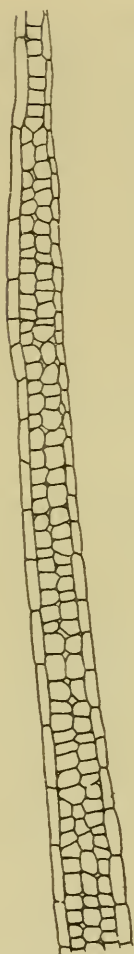


Abb. 20. *Tilia platyphyllos*. Sektor aus einem Querschnitt durch das Holz des Stammes, rechts und links eingefasst von einreihigen sekundären Markstrahlen. Zwischen diesen zieht sich von innen nach außen folgend zuerst nur eine einzige Radialreihe, diese verdoppelt sich und noch weiter außen verdoppelt sich von den entstandenen zwei Reihen die linke Reihe, so daß an Stelle der ursprünglichen einen nunmehr drei Radialreihen nebeneinander verlaufen. Erklärung im Text. Vergr. etwa 60mal.

ebenso studiert habe. Nach dem eben Ausgeführten und zu Eingang der Arbeit Erwähnten dürfte dies zu verstehen sein. Hätte es doch die Wiederholung der ganzen Arbeit bedeutet, eine Wiederholung, die ich auch aus dem Grunde zu unterlassen mich berechtigt gefühlt habe, weil gerade das Holz der Wurzel und des Stammes von *Tilia* in weitgehendem Maße anatomisch übereinstimmen. Trotzdem möge zum Schluß der Untersuchungen noch ein Querschnitt aus dem Stamm von *Tilia platyphyllos* abgebildet sein, auf dem die Vermehrung der Radialreihen in schönster Weise zu erkennen ist. Auf Abb. 20 sieht man einen sektorartigen Ausschnitt des Stammes im Querschnitt, rechts und links eingefast von einreihigen sekundären Markstrahlen. Zwischen diesen zieht sich von innen nach außen folgend zuerst nur eine einzige Radialreihe hin, von der acht Elemente abgebildet sind, dann verdoppelt sich die Reihe und auf längerer Strecke können wir zwei Reihen verfolgen, bis die linke von ihnen wiederum sich verdoppelt, so daß wir zuletzt drei Radialreihen nebeneinander finden, wodurch eine erhebliche Erbreiterung des Holzkörpers eingetreten ist, die sich auch an dem Auseinanderrücken der beiden Markstrahlen bemerkbar macht und den strahlenförmigen Bau des Holzkörpers auf dem Querschnitt hervorruft. Die Abb. 20 mag gleichzeitig als eine Ergänzung der Abb. 11—19 gelten, denn sie zeigen zusammen in schönster Übereinstimmung, wie aus einer einzigen Zelle, die zwischen zwei Markstrahlen eingeschlossen ist, im Lauf des Dickenwachstums drei Zellen tangential nebeneinander entstehen können: nicht durch Radialteilungen, sondern durch horizontale Querteilungen und nachfolgende Umlagerung der Kambiumzellen¹.

¹) Ich erwähne hier nur kurz, daß die Feststellung horizontaler Querteilungen der Kambiumzellen beim Dickenwachstum von entscheidender Bedeutung für die Erklärung des Zustandekommens von Längenänderungen, besonders der Längenzunahme des Kambiums, ist, wie sie bei aktiven geotropischen und anderen Krümmungen verfolgter Organe auch nach Beendigung ihres Längenwachstums auftreten. Ich werde a. a. O. auf diese schon von Frank, Goebel, Jost, Vöchting aufgeworfenen Fragen eingehen und sie auch im Zusammenhang mit dem Problem des »Drehwuchses« der Bäume weiter verfolgen. Denn die hierbei auftretenden anatomischen Erscheinungen hängen aufs engste mit der Umlagerung der Kambiumzellen zusammen und dürften in einer außergewöhnlichen Steigerung der Horizontalteilungen der Kambiumzellen ihre kausale Erklärung finden.

Zusammenfassung.

1. Die Initialen im Kambium der Wurzel von *Tilia tomentosa* können sich, wenn sie eine bestimmte Größe (Länge und Breite) erreicht haben, durch eine horizontale Querwand in zwei kurze übereinander stehende Zellen teilen, die ihrerseits den Initialencharakter ihrer Mutterzelle übernehmen. Diese kurzen Initialen strecken sich durch gleitendes Wachstum in die Länge. Haben sie die normale Durchschnittslänge erreicht, so können sie wiederum durch horizontale Querteilung in zwei kurze Initialen zerfallen, die aufs neue in die Länge aneinander vorbei wachsen. Diese Vorgänge wiederholen sich periodisch im Kambium und gehen als Parallelerscheinungen mit den Tangentialteilungen der Initialen vor sich.

2. Radialteilungen fehlen im Kambium der Wurzel von *Tilia*. Die Radialwände im Kambium, die eine Verdoppelung der Radialreihen in Holz und Rinde einleiten, rühren nicht von Radialteilungen, sondern von horizontalen Querteilungen der Initialen her: Die horizontalen Querwände richten sich durch das Spitzenwachstum der geteilten kurzen Initialen schräg auf und erscheinen nunmehr auf dem Querschnitt als Radialwände.

In Berücksichtigung der Übereinstimmungen des anatomischen Baues mehrjähriger Wurzeln und Zweige von *Tilia* können wir die in den Wurzeln gefundenen Verhältnisse auch auf den Stamm übertragen und für die Kambiumtätigkeit beider Organe gleiche Gesetze aufstellen.

3. Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen einem »Koniferentypus« und »Dikotylientypus«, wie ihn Klinken für die Kambiumtätigkeit annimmt. Vielmehr können wir aus den vorliegenden Ergebnissen den Schluß ziehen, daß die normale Kambiumtätigkeit beim Dickenwachstum sowohl der Koniferen, wahrscheinlich aber auch aller Gymnospermen, als auch der Dikotylen sich zusammensetzt einerseits aus Tangentialteilungen, die die radiale Zunahme der Elemente veranlassen, und andererseits aus Horizontalteilungen mit nachfolgendem gleitendem Spitzenwachstum der kurzen Initialen, wodurch die tangentiale Erbreiterung des Umfangs der Organe ermöglicht wird.

Frankfurt a. M. Senckenbergisches Botanisches Institut der Universität. Im November 1919.

Herrn Geh. Rat Prof. Dr. M. Möbius danke ich auch an dieser Stelle herzlich für seine große Güte und Freundlichkeit, mit der er mir nach Beendigung meiner Kriegsdienste die Wiederaufnahme der wissenschaftlichen botanischen Arbeit ermöglicht hat.

Literatur.

1. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. 1918.
2. Jost, L., Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901.
3. Klein, L., Forstbotanik, Sonderabdruck aus Loreys Handbuch der Forstwissenschaft. 3. Aufl. 1913.
4. Klinken, J., Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde. Bibl. botan. Heft 84. 1914.
5. Neeff, F., Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zeitschr. f. Bot. 1914.
6. Rothert, W., Das Gewebe der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 1913. 4.
7. Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. II. 1918.

Besprechungen.

Ungerer, Emil, Die Regulationen der Pflanzen. Ein System der teleologischen Begriffe in der Botanik.

Heft 22 der »Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen«. Herausg. von Wilhelm Roux. J. Springer, Berlin. 1919.

Die Aufgabe seiner Arbeit formuliert Verf. dahin, »die grundsätzliche Berechtigung der teleologischen Betrachtungsweise und ihre Grenzen darzulegen und sie auf das gesamte Tatsachengebiet der wissenschaftlichen Botanik anzuwenden«. Sein Ausgangspunkt ist die Kritik der Urteilskraft. Kant weist der Zweckmäßigkeit die Bedeutung eines „regulativen Prinzips für die bloße Beurteilung“ von Naturvorgängen zu und lehnt es ab, darüber hinaus sie als „konstitutives Prinzip“ zu fassen, d. h. sie als Ursache des Soseins der Naturvorgänge anzusehen. Spätere Forscher suchen auf verschiedenen Wegen die Teleologie aus ihrer untergeordneten Stellung gegenüber der Kausalität zu heben, indem sie die beiden Begriffe auf gleiches Niveau bringen. Die Teleologie wird sogar zur Kategorie erhoben. Driesch stellt ihre Bedeutung fest, indem er nachweist, daß erst hinter dem Zweckbegriff ein Grundbegriff und zwar kategorialer Natur steht: Die Ganzheit. Diese Hebung der Bedeutung der Zweckmäßigkeit hat aber zur Folge gehabt, daß sie nun nicht mehr der bloßen Beurteilung der Vorgänge dient, sondern wie echte Zweckmäßigkeit das Sosein ursächlich erklären will. Als Ursache wird eine kausale Hypothese gesetzt. Diese Festlegung will Verf. vermeiden. Er geht in seinen Ganzheitsbetrachtungen von Driesch aus, verläßt aber seine Spur endgültig, wo dieser sich in Gegensatz zum Mechanismus stellt. Verf. erhebt Anspruch darauf, daß seine teleologische Betrachtungsweise »völlig hypothesenfrei« sei, daher dient sie nur der Feststellung, »wieweit den Vorgängen¹ an den Organismen der Charakter der Ganzheiterhaltung zukommt«. Auch gegenüber dem besonderen »Zweck der Arterhaltung«, dem gewisse, unter »ungünstigen — d. h. funktionsstörenden — Bedingungen« am Organismus abweichend verlaufende Vorgänge dienen sollen, glaubt Verf. mit den Begriffen der Form- und Funktionsganzheit auszukommen, denn »erhalten werden

¹) »Die Einrichtungen sollen in anderem Zusammenhang behandelt werden.«

in diesen Fällen diejenigen Strukturen bzw. Funktionen, die unter geänderten Bedingungen das ganze Funktionsgetriebe wieder herstellen können«. Mit dieser Bemerkung ist aber das von anderen Standpunkten allgemein als arterhaltend bezeichnete Geschehen keineswegs erschöpft, noch durch die Setzung der Ganzzeiterhaltung von vornherein erledigt. Somit erhebt sich die Frage, inwieweit die vom Verf. vertretene teleologische Betrachtungsweise diesem Geschehen gerecht zu werden vermag. Seine Ausführungen geben darüber keinen Aufschluß. Im systematischen Teil sollen die »teleologischen Beziehungen unter den Vorgängen, welche zur Entwicklung des pflanzlichen Organismus wie zur Aufrechterhaltung seines Stoffwechsels und seiner Bewegungen beitragen«, einer »vorläufigen Durchsicht« unterzogen werden. Ein umfangreiches Tatsachenmaterial wird hier verarbeitet. »Normal« ist ein Vorgang, der »infolge beständiger äußerer und innerer Bedingungen „so ist“«. Alle ganzzeiterhaltenden Vorgänge, »die unter diesen „normalen“ äußeren und inneren Bedingungen verlaufen, sollen harmonisch heißen, das einzelne telokline Geschehen eine Harmonie«. Läuft solches Geschehen am Organismus aber auf Grund von Störungen ab, so heißt es regulatorisch, der einzelne Vorgang Regulation. Unter Störungen werden »alle äußeren oder inneren Vorgänge« verstanden, »die in diese „normale Ganzheit“ eingreifen, sie völlig oder teilweise aufheben«. Die Harmonien werden abweichend von Driesch in Form-, Funktions- und Bewegungsharmonien eingeteilt, entsprechend der Gliederung der Regulationen nach den drei Arten der Ganzheit. A. Th. Czaja.

Miehe, H., Taschenbuch der Botanik, I. Teil. Morphologie, Anatomie, Fortpflanzung, Entwicklungsgeschichte, Physiologie.

2. Aufl. Leipzig. 1919. Mit 298 Abb.

Die neue Auflage des Taschenbuches weicht von der ersten äußerlich dadurch ab, daß die Physiologie in den ersten Teil mit hinübergenommen wurde. Während, wie das Vorwort mitteilt, der systematische zweite Teil stark umgearbeitet und erweitert ist, hat der allgemeine Teil nur unwesentliche Änderungen erfahren. Alle in Betracht kommenden neueren Forschungsergebnisse sind berücksichtigt, hier und da die Disposition verändert und einige Tatsachen eingefügt. Von den Textfiguren dürfte zweckmäßig die unschöne Abbildung des Vegetationspunktes von *Elodea* (Fig. 206) durch eine andere zu ersetzen und außerdem ein Längsschnitt durch einen Sproßvegetationspunkt einer phanerogamen Pflanze neu einzufügen sein.

Bei den jetzigen hohen Preisen der Lehrbücher werden die Studierenden vielleicht mehr als bisher aus ihren Kollegeften lernen und sich an kleinere Hilfsbücher halten müssen. Kein anderes vorhandenes Werkchen erfüllt besser die Bedingungen, die man an ein solches Hilfsbuch stellen könnte, als das vorliegende Taschenbuch. Hannig.

Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1919. 59, 1—170.

Nachdem der Verf. schon früher (Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. 57, 553) erhebliche Abweichungen der von ihm außerordentlich genau bestimmten sogenannten »isotonischen Koeffizienten« bei plasmolytischen Versuchen gegenüber den nach physikalisch-chemischen Messungen sich ergebenden für eine Reihe anorganischer Salze festgestellt hatte, für die nicht eine entsprechende Permeabilität, sondern nur eine unbekannt physiologische Ursache verantwortlich zu machen war, wurden von ihm nun gleichartige, aber noch auffallendere Erscheinungen mit Glycerin und Harnstoff beobachtet, die den Verf. zu eingehenden Untersuchungen veranlaßten. Er berichtet über dieselben in der vorliegenden, umfangreichen Arbeit, in welcher die Berücksichtigung aller erdenklichen Fehlerquellen und die Sicherung der Ergebnisse durch eine möglichst breite experimentelle Grundlage angesichts der bei derartigen Versuchen naturgemäß eintönigen Methodik doppelt anzuerkennen sind.

Letztere war im wesentlichen die gleiche wie in den früheren einschlägigen Arbeiten des Verf.s (a. a. O. und Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56, 1), was auch für das Hauptversuchsobjekt, *Tradescantia discolor*, gilt. Von den Ergebnissen seien folgende hier kurz erwähnt: Sehr merkwürdig ist zunächst, daß Schnitte, die vor Ausführung der Plasmolyse in destilliertes Wasser gelegt waren, eine herabgesetzte Durchlässigkeit für Glycerin (gemessen hier wie überall an der Geschwindigkeit des Plasmolyseausgleichs) und eine auffallend erhöhte Grenzkonzentration (letzteres nur bei »dicken« Schnitten) für denselben Stoff zeigten. In schwach hypotonischen Glycerinlösungen trat in einer Reihe von Zellen bei den »gewässerten« Schnitten eine Vakuolenkontraktion, also ohne Plasmaabhebung von der Wand, ein, und in schwach hyper-tonischen war sie viel stärker als diejenige des Plasmas. Der Verf. läßt dahingestellt, ob die Ursache auf einer Erhöhung des osmotischen Druckes im Plasma oder auf verschiedener Durchlässigkeit der äußeren und inneren Plasmahaut für Glycerin beruht. (Ref. möchte hier auf die der letzteren Deutung entsprechende Annahme von Osterhout,

Science, 1914, S. 488, die er sogar auf die Kernmembran ausdehnt, hinweisen.) Aufenthalt der Schnitte im feuchten Raum wirkte bei nachfolgender Plasmolyse auf die Grenzkonzentration gegenüber Glycerin sogar noch viel stärker, während die Permeabilität dabei bedeutend weniger herabgesetzt wurde.

Aber auch ohne solche Vorbehandlungen treten große Unregelmäßigkeiten auf. Die »osmotischen« Koeffizienten (wie Verf. nach seinen Erfahrungen jetzt statt »isotonischen« Koeffizienten sagt) von Glycerin, bezogen auf Rohrzucker = 1, waren nicht nur bei verschiedenen Pflanzen, sondern sogar z. T. bei verschiedenen Geweben im Blatt derselben Pflanze stark verschieden und schwankend (bei *Begonia metallica* z. B. zwischen 0,60—0,87), und zwar überall ohne jede Beziehung zum Grade der Permeabilität. Das muß natürlich, wie Verf. schon früher auseinander gesetzt hatte, gegenüber den auf der Vergleichung der theoretisch berechneten mit den bei Plasmolyseversuchen praktisch gefundenen isotonischen Koeffizienten beruhenden Methode, wie Tröndle und Lepeschkin sie angegeben hatten, sehr kritisch stimmen. Der Verf. diskutiert diese Fragen, wie z. B. die von jenen Forschern aus ihren Versuchen geschlossene verschiedene Durchlässigkeit im Winter und Sommer, sehr eingehend, worauf hier nur kurz hingewiesen sei.

Ausführlich bespricht der Verf. die möglichen Ursachen für die beobachteten Anomalien der osmotischen Koeffizienten. Weder dauernde Zu- noch Abnahme des osmotischen Druckes kommen in Betracht. Eine vorübergehende Zunahme, wie sie bei einigen Objekten gefunden wurde, ist auf verschiedene Weise denkbar. Auf die Permeabilität hat nach dem Verf. die Plasmolyse keinen nennenswerten Einfluß, dagegen scheinen ähnlich, wie er es bereits bei Salzen (a. a. O. 1915) gefunden hatte, so auch die Glycerinlösungen als solche, rasch herabzusetzen, je konzentrierter sie sind, die Permeabilität rasch herabzusetzen.

Alles in allem muß man nach den Ausführungen des Verf.s bei der unzweifelhaften physiologischen Bedingtheit der osmotischen Koeffizienten und der sogenannten Grenzkonzentrationen gegen alle Versuche, mit ihrer Hilfe die Durchlässigkeit und überhaupt den osmotischen Wert von Zellen zu bestimmen, recht skeptisch werden. Besonders sei auch auf die Overton'schen Versuche, die Durchlässigkeit der Zellen für die verschiedenen Gruppen speziell organischer Stoffe zu bestimmen, hingewiesen, die nach der Methode der Summation der Partialdrucke plasmolytisch untersucht wurde, und zu weitgehenden Spekulationen über die Natur der Plasmagrenzhäute geführt hatten, an welche die meisten Tierphysiologen immer noch mit verzweifelter In-

brunst glauben, obwohl auch schon vor den Fittingschen Arbeiten vereinzelte gegenteilige Beobachtungen, wie z. B. diejenigen Swellengrebels über das Verhalten der Hefe gegen Chloralhydrat usw., hätten Bedenken erregen und auf die physiologische Kompliziertheit der Frage hinweisen müssen.

Ruhland.

Sande Bakhuyzen, H. L. van de, Photo-growth reaction and disposition to light in *Avena sativa*.

Proceedings. K. Ak. van Wetensch. Amsterdam. No. 1. 22, 57—72.

Die Arbeit bringt keine neuen Untersuchungen, sondern versucht zu zeigen, wie sich die zahlreichen, in der Literatur vorhandenen Angaben über den Phototropismus der Koleoptile von *Avena sativa* mit der bekannten Theorie Blaauws vereinen lassen.

Die Untersuchungen Vogts über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa* hatten als erste Folge der Belichtung eine Verringerung der Wachstumsintensität ergeben, die zu einem Minimum führt, um dann wieder anzusteigen. Wird aus diesen Zahlen, die Vogt gibt, die Anzahl μ bestimmt, welche die Koleoptile während dieser Verzögerungsperiode weniger wächst, als wenn sie in Dunkelheit verblieben wäre, so kommt man, wenn man die verschiedenen zur Anwendung gelangten Lichtmengen auf der Abszisse eines Koordinatensystems und die jedesmal zu dieser gehörende Verzögerung auf der Ordinaten abträgt, zu der »Wachstumsverzögerungskurve«. Diese erhebt sich bis zu einem Maximum, fällt wieder, und steigt schließlich bei Lichtmengen, wie sie durch Dauerbeleuchtungen gegeben, wieder an. Aus dieser Kurve müssen sich nun nach der Auffassung Blaauws vom Phototropismus die verschiedenen Krümmungen ableiten lassen. Es kommt natürlich alles darauf an, diese Kurve zunächst einmal genauer zu kennen. Die wenigen Angaben Vogts, die zudem daran krankten, daß die gegebene Lichtmenge senkrecht von oben gegeben wurde, genügen nicht entfernt, sie so genau festzulegen, um Schlüsse für die phototropische Krümmung zu geben. Man kann natürlich, wenn man die Hypothese Blaauws als gegeben annimmt, auch umgekehrt verfahren und von den viel genauer und besser studierten phototropischen Krümmungen ausgehen und aus diesen die obige Wachstumsverzögerungskurve ableiten. Verf. hat diesen Weg beschritten und auf verschiedene, sehr interessante Weise sie zu konstruieren versucht. Ich kann hier nicht im einzelnen auf die verschiedenen Methoden eingehen, diese müssen in der als vorläufigen Mitteilung gegebenen Arbeit oder noch besser in der ausführlichen, zu erwartenden Arbeit eingesehen werden, da die erstere selbst für den Eingeweihten

an einigen Stellen reichlich kurz ausgefallen ist. Ich will hier nur einen Weg kurz skizzieren, um die Ausführungen in etwa zu charakterisieren.

Wir wissen durch zahlreiche Untersuchungen, daß der Schwellenwert bei verschiedener Vorbeleuchtung geändert wird. Bei einer solchen ist die Wachstumsverzögerung auf der vorderen und hinteren Seite eine von der einseitigen Belichtung ganz verschiedene, entsprechend den Lichtmengen, die jede der beiden erhalten hat. Wenn der Schwellenwert nach einer bestimmten Vorbeleuchtung sich ändert, so ist dies nur durch die Annahme zu erklären, daß die Wachstumsverzögerungskurve von einer bestimmten Lichtmenge an keine Gerade mehr ist, sondern eine unter diese verlaufende Neigung zeigt. Bei einem solchen Verlauf muß die Lichtmenge, wie dies im einzelnen gezeigt wird und wie es ja bisher immer gefunden ist, vergrößert werden, wenn wir noch eine Krümmung erreichen wollen. Das Weber-Fechnersche Gesetz erhält auf diese Weise ein anderes Gesicht und wird, wie es in der Natur der Sache liegt, auf Wachstumsvorgänge verschoben. Es treten uns hier mit aller Deutlichkeit die Schwierigkeiten entgegen, die diesem Gesetz beim Phototropismus anhaften, worauf schon Arisz und Blaauw hingewiesen hatten. Vielleicht liegt aber auch hier ein Fingerzeig, wie wir zur Klärung kommen können. Verf. findet auf diese und andere Weise, daß die Wachstumsverzögerungskurve bis etwa 300 M.-K.-S. eine gerade Linie, daß sie darüber hinaus bis 500 M.-K.-S. aber eine logarithmische ist. Das Maximum ist bei einer Lichtmenge von ungefähr 1400 M.-K.-S. zu suchen.

Wichtiger als die Wachstumsverzögerungskurve aus den Angaben über die phototropische Krümmung abzuleiten, will dem Ref. der umgekehrte Weg erscheinen, wenn zunächst versucht würde, diese Kurve aus Untersuchungen herzuleiten, welche den Einfluß allseitigen Lichtes studieren; denn es kommt uns doch zunächst einmal darauf an, festzustellen, ob denn die Auffassung Blaauws auch wirklich zu Recht besteht. Ref. hat am Schluß seiner letzten Arbeit über diesen Gegenstand gesagt, daß er mit der Untersuchung dieses Gegenstandes beschäftigt sei. Sie stehen nunmehr vor dem Abschluß. Ich werde also bald Gelegenheit haben, ausführlicher auf die Untersuchung des Verf.s einzugehen. Sierp.

Zollikofer, Clara., Über das geotropische Verhalten ent-stärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen.

Beiträge zur Allgemeinen Botanik. 1918. 1, 399—448.

Die Bemühungen, die Statolithentheorie durch Entfernung der

Statolithenstärke auf ihre Richtigkeit zu prüfen, waren bisher bekanntlich nicht erfolgreich gewesen. Die Verf. berichtet über Ergebnisse mit einem neuen Entstärkungsverfahren, das zu dem gewünschten Ziele geführt hat. Die Entstärkung gelingt bei Keimpflanzen, wenn man sie zuerst einige Zeit, 2—4 Tage, lang belichtet und danach verdunkelt; und zwar ist sie erreicht, ehe das Wachstum und die Reizempfänglichkeit erlischt. Günstige Versuchsobjekte waren Keimlinge von Compositen, besonders *Tagetes erecta aurantiaca* und *Dimorphotheca aurantiaca*, die nach 3—4 Tagen völlig entstärkt waren. Geotropisch gereizt wurde danach 24 Stunden in Horizontallage bei 20° oder 25° C in Dunkelheit oder diffusem Licht. Nach der Reizung wurde der Zuwachs während der Reizdauer mit dem Horizontalmikroskop, die Stärke der Krümmung und der Stärkegehalt der Keimlinge festgestellt. Die geotropische Krümmung unterblieb in vielen Versuchen bei allen den Keimlingen, die keine Spuren von Stärke mehr enthielten, während sie, wenn auch meist in geringem Maße, noch eintrat bei allen denen, die noch Reste von Stärkekörnern enthielten. Diese letzten Stärkereste waren stets noch gut beweglich. Bei den entstärkten, also ungekrümmt gebliebenen Keimlingen konnte immer noch ein Längenwachstum (im Mittel aus 16 *Tagetes*-keimlingen 6,7 Teilstriche zu 0,079 mm, aus 18 *Dimorphotheca*-keimlingen 5,5 Teilstriche) nachgewiesen werden. Wurden die Keimpflanzen wieder belichtet, so trat nach 1—2 Tagen bei *Tagetes*, nach 3—4 Tagen bei *Dimorphotheca* die geotropische Krümmung wieder ein, und kleine, leicht bewegliche Stärkekörnchen waren wieder nachweisbar. Entstärkung hatte also den Verlust des geotropischen Reaktionsvermögens zur Folge; dagegen zog sie nicht den Verlust der Befähigung nach sich, noch auf phototropische Reize zu antworten: als nämlich die im Dunkeln entstärkten Keimpflanzen 24 Stunden einseitig belichtet wurden, krümmte sich die Mehrzahl, soweit sie noch wachstumsfähig waren, während die geotropische Krümmung bei völlig entstärkten Kontrollpflanzen ausblieb. Da also bei den entstärkten Keimlingen noch die Reaktionsfähigkeit auf tropistische Reize erhalten geblieben ist, so dürfte das Ausbleiben der geotropischen Krümmungen einer Abschwächung des geotropischen Empfindungsvermögens, d. h. dem Verlust des Statolithenapparates, zuzuschreiben sein. Bei Infloreszenzen gelang die Entstärkung nur in seltenen Fällen, am ehesten noch bei solchen von *Capsella bursa pastoris*. Bei etwa 60% solcher entstärkten Blütenschäfte, die noch Wachstum zeigten, blieb die geotropische Krümmung gleichwohl völlig aus; ihre phototropische Empfindlichkeit war aber nur sehr gering.

Auch bei den Keimlingen der Gramineen blieben Entstärkungsversuche, wegen ihres allzu großen Stärkereichtums, erfolglos. Bemerkens-

wert ist, daß die Stärke im normalen Entwicklungsgange der Keimlinge aus den Koleoptilspitzen schneller schwindet als aus den Leitbündelscheiden der Koleoptilen und der Keimstengel. Und zwar beginnt der Stärkeschwund bei den Lichtkeimlingen von *Hordeum* und *Sorghum* vor dem Durchbrechen der Laubblätter in der äußersten Spitze der Koleoptile und schreitet von hier basalwärts fort. Ihm scheint die Abnahme der geotropischen Empfindlichkeit mehr oder weniger parallel zu gehen. Bei Dunkelkeimlingen dagegen bleibt die Statolithenstärke entweder vollständig erhalten (bei *Sorghum*) oder sie wird erst später, meist erst nach dem Durchbruch des Laubblattes, und weniger weitgehend, abgebaut (*Hordeum*); dementsprechend soll die geotropische Reaktionsfähigkeit bei den Dunkelkeimlingen länger fort dauern als bei den Lichtkeimlingen.

Der Entstärkungsmethode liegt also die bemerkenswerte Beobachtung der Verf.n zugrunde, daß vorübergehende Belichtung die Entstärkung von Dunkelpflanzen begünstigt. Die Verf. zeigt, daß eine 1—2 tägige dauernde Belichtung oder eine intermittierende tägliche Belichtung von 2 Stunden, wodurch noch keine Chlorophyllbildung bewirkt wird, bei den Keimlingen dazu völlig genügt. Sie vermutet, daß eine Reizwirkung des Lichtes vorliegt.

H. Fitting.

Richter, Osw., Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika.

Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Kl. Abt. I. **121**, 1183.

Der Verf. bemüht sich, durch neue Versuche seine frühere Angabe zu erhärten, daß Keimlinge in »Laboratoriumsluft« eine Steigerung der phototropischen Empfindlichkeit zeigen. Zu dem Zwecke werden hauptsächlich Haferpflanzen verwendet, die zur Fernhaltung der Laboratoriumsluft in Gläsern mit eingeriebenem Stöpsel kultiviert werden. Die Verunreinigung der Luft erfolgt durch ein mit eingeschlossenes Stück gebrauchten Gasschlauches oder durch mit Äther befeuchtete Watte, die in den Kontrollversuchen fortbleiben. Es muß auffallen, daß gerade *Avena* gewählt wurde, da diese Art für Laboratoriumsluft besonders wenig empfindlich ist. Der Grund ist die hier weniger störende Wachstumshemmung, von der also der Verf. offenbar stillschweigend voraussetzt, daß sie bei verschiedenen Pflanzen unabhängig von der Beeinflussung der Reizbarkeit variiert. Mit *Vicia sativa* wurde nur ein nicht beweiskräftiger Versuch angestellt, durch den die Befunde von Guttenberg (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **47**, 488) nicht widerlegt werden.

Bei den ausschlaggebenden Experimenten mit *Avena* wurden die

Keimlinge vor der phototropischen Induktion einige Zeit am Klinostaten rotiert, darauf mit einer die Schwelle wenig übersteigenden Lichtmenge bestrahlt und weiter gedreht. Es zeigte sich, daß die in unreiner Luft gezogenen Keimlinge eine um $\frac{1}{4}$ niedrigere Schwelle, eine etwas kürzere Reaktionszeit und einen stärkeren Krümmungswinkel aufwiesen als die in reiner Luft befindlichen. Im ganzen sind die Versuchsergebnisse nicht sehr ins Auge fallend, z. T. können sie auch durch Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit, wie sie Schröder für kleine Narkotikamengen nachgewiesen hat, bewirkt worden sein. Auch fehlen noch immer Versuche mit abgestufter Dosierung chemisch bekannter Stoffe. Vor einer Bestätigung von anderer Seite wird man also auch jetzt des Verf.s These nicht als endgültig bewiesen ansehen dürfen.

Pringsheim.

Stahl, E., Zur Physiologie und Biologie der Exkrete.

Flora. 1919. N. F. 11, 1—132. Mit 3 Taf.

Ernst Stahl versucht in der vorliegenden, im höchsten Maß anregenden Arbeit eine vergleichend biologische Behandlung des vielversprechenden Gebietes von der Physiologie und Biologie der Exkrete anzubahnen. Alle Fachgenossen werden die Abhandlung als letztes wissenschaftliches Vermächtnis des Meisters der pflanzenbiologischen Forschung dankbar entgegennehmen. —

1. Auf Grund des Verhaltens gegenüber den mineralischen Exkreten kann man zwei Gruppen von Pflanzen aufstellen, die naturgemäß durch alle denkbaren Übergänge miteinander verknüpft sind. Die einen, zu welchen z. B. die Stammsukkulente zählen, besitzen, soviel man weiß, keine Ausscheidungsorgane, und stapeln daher alle mineralischen Exkrete (mit Ausnahme des Wasserdampfes) während ihres Lebens in ihrem Körper auf; — die Frage, inwieweit die Wurzeln exkretorisch wirken, wird dabei offen gelassen, »um die an sich schon sehr vielseitige Aufgabe nicht noch mehr zu erschweren«. Die andere Gruppe, zu welcher nach Stahl die meisten Kräuter zählen, arbeiten andererseits mit Hydathoden als »Absalzungsorganen« (Ruhland), welche Wasser und darin gelöste Stoffe der Außenwelt zuführen.

2. Nach diesen einleitenden Ausführungen wählt Stahl das Kalziumoxalat zum Ausgangspunkt seiner Untersuchungen. Auf Grund seiner reichen Erfahrung — es wird über viele, z. T. schon lange Jahre zurückliegende Versuche berichtet —, schließt er sich denjenigen Forschern an, welche im Kalkoxalat ein Exkret erblicken, das die Bedeutung hat, den überschüssigen Kalk, nicht die Säure, aus dem Stoffwechsel auszuschalten, sei es, daß der Kalk als Nitrat zugeführt wurde,

welches dann beim Aufbau von Eiweiß und anderen stickstoffhaltigen Stoffen unter Mitwirkung von selbst assimilierten oder künstlich von außen zugeführten Kohlehydraten oder anderen stickstofffreien organischen Stoffen verwendet wird, sei es, daß ein anderes Kalksalz aufgenommen wurde.

3. Ein Gegenstück zu den Oxalatpflanzen bilden die Karbonatpflanzen, z. B. die Cruciferen, welche niemals, auch dann nicht, wenn sie Oxalsäure im Stoffwechsel bilden, Kalkoxalat als Exkret führen, vielmehr Karbonat, welches sie entweder im Pflanzeninnern aufspeichern, oder aber zur Ausscheidung bringen. — Ebenso wie es durch geeignete Versuchsbedingungen gelingt, das in den Oxalatpflanzen schon vorhandene Kalkoxalat künstlich zu vermehren, gelingt es bei den Karbonatpflanzen nachzuweisen, daß überschüssig zugeführter Kalk als Karbonat, sei es im Innern der Zellen, sei es in den Interzellularen, ausgeschieden wird. Stahl belegt das Oxalat und Karbonat, welches durch geeignete Kulturbedingungen zu dem unter natürlichen Bedingungen schon gebildeten noch hinzukommt, mit dem originellen Namen Adventivoxalat bzw. -karbonat, und es ist zu erwarten, daß diese terminologische Anleihe aus der Morphologie ihren Platz in der chemischen Physiologie künftig bewahren wird.

4. Bei Gräsern und Schachtelhalmen gelingt es nicht, die Bildung von Adventivkarbonat zu erzwingen, und das wird erklärt mit der Fähigkeit dieser Gewächse, Kalk in großen Mengen nach außen abzuscheiden. Diese Tatsache führt über zur Betrachtung der Guttation, und wenn wir das sich nun anschließende Kapitel über die physiologische Bedeutung dieses Vorganges studieren, so tritt uns so recht deutlich die hervorragende Fähigkeit unseres unvergeßlichen Forschers vor Augen, verschiedene biologische Eigentümlichkeiten ein und derselben Pflanze miteinander in Korrelation zu setzen; denn darin liegt ja eben die Eigenart von Stahls biologischer Betrachtungsweise, während ihn die bis ins Einzelne gehende, mit moderner Apparatur durchzuführende physiologische Durchforschung eines einzigen Lebensvorganges weniger befriedigte. Was die Befähigung zur Guttation angeht, so kommt Stahl zu dem Ergebnis, daß sie ausschlaggebende Bedeutung für den Nährsalzerwerb habe. Denn sie findet sich besonders ausgeprägt bei raschwüchsigen Kräutern und autotrophen Hölzern schattigster Standorte, während nicht ausscheidende Gewächse solcher Standorte mykotroph zu sein pflegen. Auch überwinternde Annuelle, welche jeden günstigen Augenblick für ihr Wachstum ausnutzen, pflegen stark zu guttieren und beschaffen sich auf diese Weise die ihnen nötige Nährsalzmenge, um so mehr, als Versuche zeigen, daß auch bei niedriger Temperatur lebhaft guttiert

wird. Von Parasiten zeigen starke Guttation u. a. die einjährigen Rhinantaceen, während die im Gegensatz zu ihnen trägwüchsigen Formen, wie Mistel oder Thesium, weder Wasserspalten, noch Wasserdrüsen führen. Hat somit starke Guttation ergiebige Salzzufuhr zur Folge, so muß sie auch Ausscheidung überschüssig aufgenommenen Salzes bewirken; die Organe, die der Guttation dienen, müssen nach Stahl Absalzungsorgane, wie Ruhland sagt, sein, eine Meinung, die u. a. auch Renner vertritt, während andere Funktionen, so die Verhinderung der Injektion der Interzellularen, oder die etwaige Aufnahme von Nährsalzen an Bedeutung zurücktreten. Ist aber der Sinn der Guttation die Ausscheidung im Übermaß aufgenommener, darum schädlicher Salze, so muß ihre Unterdrückung auch Erkrankung zur Folge haben. Tatsächlich gelingt auch der Nachweis, daß Pflanzen, die normal stark guttieren, eigenartige Krankheitsbilder, meistens an den Spreiten, zur Schau tragen, wenn man sie unter Bedingungen bringt, unter denen die Guttation unterbleibt. Dies konnte Stahl bei Pflanzen, die durch Wasserspalten guttieren, in überraschend einfacher Weise erzielen dadurch, daß er sie dauernd in trockener Luft hielt, mit anderen Worten dadurch, daß er die Guttation durch Transpiration ersetzte. So erkrankte z. B. die stark durch Wasserspalten guttierende *Impatiens* unter solchen Bedingungen, während Gewächse, welche überhaupt nicht guttieren, wie Erbse oder Lein, oder welche durch Drüsen, deren Tätigkeit durch die eben genannten Bedingungen nicht unterdrückt werden konnte, guttieren, unter gleichen Bedingungen nicht litten.

Die eben geschilderten Versuche sind Musterbeispiele für die aus vielen anderen klassischen Arbeiten Stahls uns bekannte große Fähigkeit des Forschers, mit möglichst einfacher Versuchsanordnung auszukommen und interessante Ergebnisse zu erzielen. Er war geradezu ein Feind allzukomplizierter Apparatur und pflegte wohl scherzhaft zu sagen, daß der Fortschritt unserer Wissenschaft ein um so langsamerer geworden sei, je vollkommener die modernen Institute eingerichtet würden. Dabei war er vorurteilslos und selbstkritisch genug, um in solchen Fällen, in denen Wiederholung seiner Versuche mit feineren Hilfsmitteln, als er selbst sie benutzen wollte, notwendig war, dies selbst zu erkennen und auszusprechen. So finden wir denn auch in der vorliegenden Arbeit an vielen Stellen die Aufforderung eingestreut, die Ergebnisse seiner Versuche nachzuprüfen. — Worin nun jene Erkrankung infolge von unterdrückter Guttation besteht, ob vielleicht in manchen Fällen Überfütterung mit Kalisalzen vorliegt, muß zunächst unentschieden bleiben. — Anhangsweise werden die Perldrüsen der

Ampelideen mit Küster als pathologische Intumeszenzen, die durch behinderte Exkretion entstehen, angesprochen.

5. Nicht minder anregend ist ein weiteres Kapitel betitelt: Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungszustand und verschiedenen Vorgängen (Atmung, Nastieen, Exkretion). Hier wird Korrelation zwischen Spaltöffnungstätigkeit und Guttation festgestellt. Pflanzen mit lebhafter Guttation pflegen ihre tags offenen Spalten schon früh am Nachmittag zu schließen, während solche mit fehlender oder mangelhafter Ausscheidung sie erst spät schließen, oder auch nachts offen lassen, z. B. die Orchideen, wie schon Leitgeb fand. Bei den erstgenannten wird somit schon früh am Tag die Transpiration gehemmt, die Guttation dadurch gesteigert, somit auch die Exkretausscheidung gefördert. — Sehr beachtenswert ist der nebenhergehende Nachweis, daß die Laboratoriumsluft ihre allbekannte schädliche Wirkung mindestens z. T. dadurch äußert, daß sie Spaltenschluß und so Hemmung der Kohlensäureassimilation bewirkt. Ferner bedingt dieser Schluß Steigerung des Turgors und darauf beruhende nastische Krümmungen (Wächter). »Der Zustand des Spaltöffnungsapparates steht in inniger Beziehung zu Hydronastie, Nyktinastie und chemonastischen Erscheinungen«.

6. Das folgende Kapitel behandelt die Menge und die Zusammensetzung der Ausscheidungsflüssigkeit: Stets finden sich neben organischen auch mehr oder minder große Mengen anorganischer Stoffe, sie drängen sich in manchen Fällen, z. B. als Kalkschülferchen bei den Halophyten schon der flüchtigen Betrachtung auf, aber auch da, wo das nicht der Fall ist, braucht ihre Menge keineswegs unerheblich zu sein. — Extraflorale Nektarien, »die auch dann noch leistungsfähig sind, wenn Wasserspalten oder Drüsen versagen«, sollen auch im Dienst der Exkretion stehen. Desgleichen fungieren die Drüsen auf den Blättern der Wasserkerleche als Entsalzungsorgane.

7. Beziehungen zwischen Aschengehalt und Exkretion. In vielen Fällen findet Stahl, daß bei reichlich ausscheidenden autotrophen, desgl. bei nicht ausscheidenden mykotrophen Pflanzen sich nur verhältnismäßig wenig Asche findet. Autotrophe, die nicht ausscheiden, pflegen dagegen reich an Asche zu sein.

8. Kristallform und Verteilung des Kalkoxalats in seinem Verhältnis zur Guttation. Wenn beim Moosgamonten Kalkoxalat fehlt, so ist das verständlich, weil er durch seine ganze Oberfläche Exkrete ausscheiden kann. Wenn auch das Sporogonium (in den meisten Fällen) frei davon ist, so erklärt sich das vielleicht mit seiner hemiparasitischen, dem Wahlvermögen Vorschub leistenden Lebensweise, die die Exkretion unnötig macht. — Pteridophyten, die kein Kalkoxalat

führen, haben entweder Ausscheidungsorgane oder leben mykotroph. Über Beziehungen zwischen Kristallform und Guttation bei Kormophyten, die sehr verwickelt sind, wolle man das Original vergleichen, da sich diese Dinge kaum in einiger Kürze referieren lassen.

9. Dies Kapitel bringt interessante Ausführungen über Korrelation zwischen Schutz gegen Tierfraß und Guttation. Bestachelung und Bedornung, also Verwendung von viel organischem Material zur Ausbildung von Schutzmitteln findet sich häufig bei Pflanzen mit erschwerter Nährsalzzufuhr, z. B. Wüstenpflanzen, während Kieselpanzerung und Bildung von Kalk- oder Kieselhaaren häufig ist bei Pflanzen mit starker Durchströmung. — Ist solche Verhärtung von Zellmembranen an reichliche Durchströmung der Pflanze gebunden, so tritt sie schon in früher Jugend auf; spät eintretende Verhärtung und Verstärkung von Zellhäuten ist nicht an Exkretionsorgane gebunden und kommt wohl auch kaum zum Schutz gegen Tierfraß in Frage (Kupuliferen, Koniferen). »Hier kommt die ökologische Bedeutung der als wertloses Exkret aus dem Betrieb entfernten Kieselsäure erst recht zur Geltung nach dem Tod der Blätter in Form einer haltbaren Waldstreu, die sich besonders da zeigt, wo geschlossene Bestände auf Böden, die zur Austrocknung neigen, vorkommen, wie das eben bei den genannten Hölzern (Kupuliferen, Koniferen) der Fall ist. Feucht- und Warmhaltung begünstigt sowohl die Wurzeln, als auch die symbiontischen Pilze. Kein Wunder, daß Membranverkieselung sich besonders bei mykotrophen Hölzern findet.«

10. Variationsbewegungen und Exkretion. Auch hier wieder, ganz wie im vorigen Kapitel, eine jener für Stahl so überaus charakteristischen Überschriften, bei welchen man sich zunächst kaum etwas vorstellen kann, bis sich zeigt, daß die fabelhafte, auf glücklichster Veranlagung beruhende, durch lange Übung gestählte Beobachtungskunst Stahls auch da Beziehungen aufzudecken oder doch wahrscheinlich zu machen versteht, wo andere Sterbliche vergeblich danach gesucht haben würden.

Unser Autor gewinnt hier der von ihm schon mehrfach behandelten Frage nach der Bedeutung der Variationsbewegungen eine neue Seite ab; vielfach, so zeigt er, sind Blätter mit Variationsbewegungen ausgezeichnet durch mangelhafte Sekretion, eine allzustarke Nährsalzzufuhr muß also im Interesse eines ungestörten Stoffwechsels unterbleiben und das eben wird bewirkt durch die sehr feine Regulierbarkeit der Strahlenaufnahme durch die Spreitenbewegung. — Die Nachtstellung verhindert Betauung, und fördert somit eine mäßige Transpiration und Nährsalzzufuhr in den frühen Morgenstunden, zu einer Zeit also, zu welcher die Kohlensäureassimilation lebhaft zu sein pflegt.

11. Nicht nur für die vegetative Sphäre, sondern auch für die Fortpflanzung ist die Salzökonomie von großer Bedeutung. Nicht ausscheidende, somit auch mit nur träger Nährsalzversorgung begabte Pflanzen, wie die Orchideen, sind sparsam rücksichtlich der Pollenbildung. »Die scheinbar verschwenderische Ausstattung ihrer Blüten ist in Wirklichkeit nur Sparsamkeit.« Umgekehrt sind die Anemophilen durch reichliche Durchströmung und leichten Nährsalzerwerb ausgezeichnet und legen sich in der Ausbildung massenhaften Pollens keine Schranken auf. Gemildert wird der Gegensatz dadurch, daß die nur geringe Pollenmengen bildenden Entomophilen alljährlich blühen können, während bei den verschwenderischen Anemophilen das Blühen durch längere Zeiträume unterbrochen ist. Auch im Gynäzeum bestehen bekanntlich Unterschiede zwischen Anemo- und Entomophilen. Die ersteren entwickeln meistens nur eine Samenanlage in jeder Blüte und beheben diesen Mangel durch Steigerung der Zahl weiblicher Blüten, wodurch die Bestäubungswahrscheinlichkeit wächst. Die Entomophilen besitzen meistens mehrsamige Früchte; bei ihnen ist trotz geringerer Pollenmengen doch die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung größer als bei den Entomophilen. — Biologische Erwägungen führen endlich Stahl dazu, sich der Ansicht der Forscher anzuschließen, welche die anemophilen Angiospermen, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle, von den Entomophilen ableiten.

Allzu unvollständig würde unser ohnehin knapper Bericht über die mit einer schier überwältigenden Fülle von Gedanken ausgestattete Arbeit sein, wenn wir nicht zum Schluß noch erwähnten, daß sich Stahl auch in dieser seiner letzten Schrift als Meister der Darstellungskunst bewährt. Aber nicht nur die geschmackvolle Wiedergabe seines Gedankenreichtums wird die Schrift auch solchen Fachgenossen, denen die Stahlsche biologische Betrachtungsweise fern liegt, zu einem großen Genuß machen, weit mehr noch die aus jeder Seite sprechende Erkenntnis, daß Stahl diese seine biologische Betrachtungsweise nicht etwa an die Stelle einer nüchternen systematischen Erforschung der Pflanzenwelt stellen will, daß er jene vielmehr auf dieser aufbaut, ganz im stärksten Gegensatz zu jener häufig geübten seichten »Biologie«, die an Stelle solider Kenntnisse und Beobachtungen mehr oder minder gewagte Deutungen zu setzen beliebt. Und eine ganz erstaunlich umfassende und in die Tiefe gehende Kenntnis der von ihm geliebten Pflanzenwelt hat sich Stahl, wie wenige andere am Schreibtisch, im Laboratorium, ganz besonders aber in seinem botanischen Garten und auf seinen zahlreichen Wanderungen in unseren Breiten, wie in der

Tropenwelt angeeignet während eines langen, an Arbeit und wissenschaftlichen Erfolgen reichen Forscherlebens, von dem er jetzt ausruhen darf.

W. Benecke.

Küster, E., Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit.

Biol. Centralbl. 1919. 39, 212—251.

Küsters reichhaltiges Beobachtungsmaterial erstreckt sich hauptsächlich auf die marginale Panaschierung, also diejenige Form der Buntblättrigkeit, bei der normale grüne Blätter weiße oder gelbe Ränder aufweisen. Daneben werden aber auch sektorale und pulverulente Panaschierung gelegentlich mit in den Betrachtungskreis gezogen. Die marginale Panaschierung teilt Verf. auf Grund von Studien an mehreren Dutzend verschiedener Pflanzen, von denen die Mehrzahl in übersichtlichen Abbildungen dargestellt ist, in 4 Typen ein, die sich nach der Art der Anordnung des chlorophyllhaltigen und des farblosen Gewebes voneinander unterscheiden (z. B. grünes Binnenfeld — weißer Rand: Pelargonium-Typus; Grünsprenkelung des blassen Randes: Typus der *Saxifraga sarmentosa* usw.). Verf. behandelt ferner die »Inversion der Panaschierung« und führt eine genaue Untersuchung der »reinweißen Sprosse« durch, wobei sich ergibt, daß diese ihren Namen meist zu Unrecht tragen, weil sich an ihnen gewöhnlich grüne Flecken — wenn auch zuweilen erst mit der Lupe — nachweisen lassen. — Beobachtungen Küsters an *Brassica*, *Solanum* und *Moehringia* lehren, daß marginale Panaschierung spontan auftreten kann ohne eine gleichzeitige sektorale Zusammensetzung der Achse der Pflanze aus grünem und farblosem Gewebe, wie sie bekanntlich Baur für die Erklärung der Randpanaschierung von *Pelargonium* zonale annimmt. — Bei mikroskopischer Betrachtung sind die Gewebe der albomarginaten Blätter in der verschiedensten Weise zusammengesetzt aus wechselnder Zahl grüner und farbloser Zelllagen. Beobachtungen über das Auftreten grüner Inseln in den weißen Blatträndern, ferner das Vorhandensein grüner Sprengel an sogenannten farblosen Zweigen und anderes mehr berechtigen Verf. zu der Forderung, die Lehre von der Spezifität der blassen und grünen Zellen aufzugeben: die geschilderten Panaschierungserscheinungen erklären sich widerspruchlos durch die Annahme, daß nicht nur bei der Teilung von grünen Zellen sich blasser abspalten, sondern daß auch aus blassen wieder grüne hervorgehen können. Die Veränderung ist also ein reversibler Vorgang und mag vielleicht auf chemischen Prozessen beruhen. Verf. erinnert bei diesem Phänomen, bei dem »neue« Charaktere in Form blasser »Mutanten« auftreten, aus denen wieder

grüne »Atavisten« hervorgehen können, an gewisse Erfahrungen an Mikroorganismen, wo auch Individuen mit neuen Eigenschaften erscheinen, die später wieder zur Stammform zurückschlagen können. Über die Bedingungen, welche zu solchen abnormen inäqualen Teilungen führen, sind wir noch völlig im unklaren, Verf. führt jedoch am Schluß seiner Arbeit eine Reihe von Beobachtungen an, die Fingerzeige geben für eine künftige entwicklungsmechanische Erforschung des Panaschierungsproblems.

R. Harder.

Roth, August, Die Vegetation des Walenseegebietes.

Pflanzengeographische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme 7.

Zürich. 1919. Rascher & Cie. 60 S. Mit einer Vegetationskarte 1:50 000 und einer Höhenverbreitungstafel.

Das Walenseegebiet bietet im beschränkten Umfang von 250 qkm ein sehr instruktives Beispiel für nordalpine Vegetationsausbildung und für die Gegensätze, die sie je nach der Exposition aufweist. Der Südabfall ist bezeichnet durch hochansteigenden Buchenwald und viele thermophile und xerotische Arten an steilen Hängen, die sanfter geneigte Nordhalde durch ausgedehnte Fettwiesen, feuchte Fichtenwälder und zuoberst ausgedehnte Magerwiesen. Diese Hauptzüge heben sich aus der Darstellung des Verf.s klar hervor, doch kommen auch die übrigen weniger allgemeinen Assoziationen zu ihrem Rechte. Die Karte ist in den Farben gehalten, auf die die Schweizer sich neuerdings geeinigt haben; sie wirken auf dem vorliegenden Blatte recht anschaulich, würden aber noch gewinnen, wenn das Grün des Fichtenwaldes dunkler genommen werden könnte.

L. Diels.

Neue Literatur.

Zelle.

Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung. V. Mitt. (Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1920. 323—339.)

Meyer, A., Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Teil. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. 629 S.

Morphologie.

Doeters van Leeuwen, W., s. unter Angiospermen.

Fritsch, K., Über den Begriff der Anisokotylie. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38 69—74.)

Physiologie.

- Bächer, J., Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. (Beih. bot. Centralbl. Abt. I. 1920. **37**, 63—113.)
- Blaauw, A. H., Over de Periodiciteit van Hyacinthus orientalis. (Mededel. v. d. Landbouwhoogeschool. 1920. Deel **18**, 82 S.)
- Branhofer, K., und Zellner, J., Zur Chemie der Sukkulente. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1920. **109**, 12—16.)
- Buder, J., Neue phototropische Fundamentalversuche. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 10—20.)
- Czapek, F., Die organische Ernährung bei höheren grünen Pflanzen. (Naturwissenschaft. 1920. 226—231.)
- Dieterich, O., Versuche über den Einfluß des elektrischen Stromes auf Pflanzen. (Umschau. 1920. 226—228.)
- Euler, H. v., und Heinze, S., Über die PH-Empfindlichkeit der Gärung einer Oberhefe. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1919. **109**, 165—186.)
- Guggenheim, M., Die biogenen Amine. Verl. J. Springer, Berlin. 1920. 376 S.
- Fischer, H., Das Problem der Kohlensäuredüngung. (Naturw. Wochenschr. 1920. **19**, N. F. 177—184 und 196—202.)
- Meyer, A., Die Plasmabewegung, verursacht durch eine geordnete Wärmebewegung von Molekülen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 36—43.)
- Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärerei. 3. Aufl. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. XI + 326 S.
- Oehlkers, F., Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von Tropaeolum majus. (Vorl. Mitt.) (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 79—84.)
- Reinau, E., Kohlensäure und Pflanzen. Verl. W. Knapp, Halle. 1920. 193 S.
- , Kohlensäuredüngung und Wachstum der Pflanzen. (Umschau. 1920. 265—267.)
- Rübel, E., Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei Helianthus annuus L. (Beih. bot. Centralbl. Abt. I. 1920. **37**, 1—62.)
- Stern, K., Untersuchungen über Fluoreszenz und Zustand des Chlorophylls in lebenden Zellen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 28—36.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Correns, C., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III. Veronica gentianoides albocincta. IV. Die albomarmorata- und albulverea-Sippen. V. Mercurialis annua versicolor und xantha. (Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1920. 212—239.)
- Gauger, M., Die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden im Lichte der Dispersionstheorie. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. **22**, 146—197.)
- Wille, N., Algologische Notizen XXXV—XXIX. Über die Variabilität bei der Gattung Scenedesmus Meyen. (Magaz. f. Naturvitenskab. 1919. 60 S.)

Myxomyceten.

- Jahn, E., Lebensdauer und Alterserscheinungen eines Plasmodiums. (Myxomycetenstudien Nr. 10.) (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **37**, I. Generalversammlungsheft. [18]—[34].)

Algen.

- Kylin, H., Bemerkungen über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 74—79.)

- Naumann, E.**, s. unter Angewandte Botanik.
 —, s. unter Technik.
 —, Notizen zur Biologie der Süßwasseralg. (Arkiv f. Bot. 1919. 16, 11 S.)
 —, Notizen zur Systematik der Süßwasseralg. (Ebenda. 19 S.)
 —, Vegetationsfärgningar i äldre tider. III. En planktonfärgning i sjön Barken, Dalarne år 1697. (Bot. Notiser. 1919. 65—82.)
 —, Vegetationsfärgningar i äldre tider. IV. Några iakttagelser angående Euglena sanguinea hos Carl von Linné. (Ebenda. 221—224.)
 —, Bidrag till kännedom om vegetationsfärgningar i sötvatten VIII—XI. VIII. Eine Vegetationsfärbung durch Scenedesmus quadricauda (Turp) Bréb. (Ebenda. 225—239.)
Wille, N., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Bakterien.

- Bezssonof, N.**, Erscheinungen beim Wachstum von Mikroorganismen auf stark rohrzuckerhaltigen Nährböden und die Chondriomfrage. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1920. 50, 444—463.)
Blunk, G., Die Anpassung der Knöllchenbakterien an Nichtleguminosen. (Ebenda. 51, 87—90.)
Dichtl, G., Über die Bestimmung der Keimzahl in Bakterienreinkulturen. (Arch. f. Hygiene. 1920. 89, 47—55.)
Gieckhorn, J., Über neue, farblose Schwefelbakterien. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1920. 50, 415—428.)
Pringsheim, E. G., Über die gegenseitige Schädigung und Förderung von Bakterien. (Ebenda. 51, 72—85.)
Putter, E., Untersuchungen über das kapillare Steigvermögen der Bakterien in Filtrierpapier. (Arch. f. Hygiene. 1920. 89, 85—114.)
Salkowski, E., Zur Kenntnis der Eiweißkörper der Fäulnisbakterien. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler.] 1920. 109, 49—57.)
Stapp, C., Botanische Untersuchung einiger neuer Bakterienspezies, welche mit reiner Harnsäure oder Hippursäure als alleinigem organischem Nährstoff auskommen. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1920. 51, 1—72.)

Pilze.

- Allgén, C.**, Über das Myzel von *Hypholoma fasciculare* (Huds.). (Svensk bot. Tidskrift. 1920. 13, 313—314.)
Bernard, C., Quelques remarques sur les Phalloïdées javanaises. (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1920. 31, 37—45.)
Eriksson, J., Die Hauptergebnisse einer Untersuchung über den Wirtswechsel und die Spezialisierung von *Puccinia Caricis* Reb. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1920. 50, 441—444.)
Liesegang, R. E., Gegenseitige Wachstumshemmung bei Pilzkulturen. (Ebenda. 51, 85—87.)
Lindner, P., Das Biosproblem in der Hefeforschung. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 37. I. Generalversammlungsheft. [34]—[40].)
 —, s. unter Physiologie.
Lingelsheim, A., Über Steinreizker in Schlesien. (Hedwigia. 1920. 61, 380—382.)
Overeem, C. van, Mykologische Mitteilungen. Serie II. Beiträge zur Kenntnis einiger Helotiaceen. (Ebenda. 383—389.)
 —, Mykologische Mitteilungen. Serie II. Fungi imperfecti. Über zwei wenig bekannte Schmarotzer von Diskomyzeten. (Ebenda. 375—379.)

Flechten.

- Anders, J., Die Strauch- und Blattflechten Nordböhmens. 2. Nachtrag. (Hedwigia. 1920. 61, 351—374.)
 Bachmann, E. und F., Litanische Flechten (Schluß). (Ebenda. 321—342.)

Moose.

- Fleischer, M., Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 84—92.)
 —, Natürliches System der Laubmoose. (Hedwigia. 1920. 61, 390—400.)
 —, Kritische Revision von Carl Müllerschen Laubmoosgattungen. (Ebenda. 402—408.)
 Lorch, W., Die Haube von *Polytrichum formosum* Hedw. (Ebenda. 346—347.)
 Warnstorf, C., Bemerkungen zu *Androcryphia confluens* (Tayl.) Nees in Synops. Hep. T. 471 (1844). (Ebenda. 343—345.)
 —, Bemerkungen zu *Williamsiella tricolor* E. Britton = *Williamsiella tricolor* Broth. (Ebenda. 248—250.)
 —, Bemerkungen über einige Formen von *Polytrichum* und ihre Rippenlamellen auf der Oberfläche der Blätter. (Ebenda. 409—411.)
 —, Über die vegetative Vermehrung einiger Laubmoose aus Bolivia. (Ebenda. 212—217.)

Farnpflanzen.

- Brause, G., Über die von C. R. W. K. van Alderwerelt van Rosenburgh neu aufgestellte Gattung *Thysanobotrya*. (Hedwigia. 1920. 61, 401.)

Angiospermen.

- Docters van Leeuwen, W., Über Infloreszenzbulbillen in der Zingiberaceengattung: *Globba*. (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1920. 31, 1—16.)
 —, On the vegetative propagation of two species of *Thaenisphyllum* from Java. (Ebenda. 46—56.)
 Fries, T. C. E., Der Samenbau bei *Cyanastrum* Oliv. (Svensk bot. Tidskr. 1920. 13, 295—304.)
 Laibach, F., Die Bedeutung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 43—54.)
 Möbius, M., Über die Blüten von *Renanthera Lowii*. (Ebenda. 20—28.)
 Pfeiffer, H., Zur Systematik der Gattung *Chrysithrix* L. und anderer *Chrysithrichinae*. (Ebenda. 6—10.)
 Valetton, T. sr., Three new species of *Globba*. (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1920. 31, 18—25.)

Pflanzengeographie. Floristik.

- Schmidt, G., *Centaureum pulchellum* (Druce) Sw. auf Bittersalzboden. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 58—69.)
 Wille, N., Fredede Naturmindeemaerker paa Østlandet i Norge. (Nyt Magasin f. Naturvidenskab. 1919. 15 S.)

Palaeophytologie.

- Florin, R., Zur Kenntnis der *Weichselia reticulata* (Stokes et Webb) Ward. nebst Bemerkungen über die systematische Stellung der Gattung *Thinnfeldia*. (Svensk bot. Tidskr. 1920. 13, 304—312.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Bernard, C.**, Papayas anormaux, Oranges digitiformes. (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1920. 31, 26—36.)
- Docters van Leeuwen, W.**, The galls of »Krakatau« and »Verlaten eiland« (Desert Island) in 1919. (Ebenda. 57—82.)
- Gentner, G.**, Eine Bakteriose der Gerste. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1920. 50, 428—441.)
- Killian, K.**, Über die Blattfleckenkrankheit der Tomate, hervorgerufen durch *Septoria lycopersici*. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. 1920. 30, 1—18.)

Angewandte Botanik.

- Naumann, E.**, Fortsatta försök angående fytoplanktonproduktionens beroende av vattnets näringstillgångars. (Skrift. utgiv. af södra sveriges Fiskeriförening. 1919. 106—123.)

Teknik.

- Naumann, E.**, En för limnologisk bruk avsedd kombinerad bottenprootagare och vatten hämtare. (Skrift. utgiv. af södra sveriges Fiskeriförening. 1919. 152—155.)
- , En förbättrad anordning för provtagning av djupvatten i sjöar. (Ebenda. 148—151.)
- , Om prootagning av bottenslam och djupvatten i fiskdammar. (Ebenda. 224—225.)
- , En ny metod för uppläggning av algexsiccata. (Bot. Notiser. 1919. 217—219.)
- , Einige Gesichtspunkte betreffs der bildlichen Darstellung des Kammerplanktons. (Arch. f. Hydrobiologie. 1918/1919. 12, 454—467.)

Verschiedenes.

- Haberlandt, G.**, Gedächtnisrede auf Simon Schwendener. (Abh. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1919.)
- Wille, N.**, Simon Schwendener. (Naturen. 1919. 259—266.)

Dr. Hans Molisch

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiolog. Instituts an der Univers. Wien

Mikrochemie der Pflanze. Mit 116 Abbildungen im Text. (X, 395 S. gr. 8°.)
1913. Mark 13.—, geb. Mark 16.—

Die Mikrochemie der Pflanze, die die Aufgabe hat, sehr kleine Stoffmengen in den Organen, Geweben und Zellen nachzuweisen, ist ein Gebiet, das neuerdings ganz besonders lebhaftes Interesse findet. Die Literatur über diese Dinge ist sehr zerstreut, und es entsprach daher einem lebhaften Bedürfnis, ein zusammenfassendes und grundlegendes Werk über diesen Gegenstand erscheinen zu lassen. Professor Molisch arbeitete seit vielen Jahren an diesen Fragen und war daher wie kaum ein zweiter berufen, eine Mikrochemie der Pflanze zu schreiben. Bei der Abfassung war er bestrebt, das Vorhandene kritisch zu prüfen, die verschiedenen Reaktionen aus eigener Anschauung kennen zu lernen und auf ihren Wert und ihre Brauchbarkeit zu untersuchen — eine Aufgabe, die bei dem großen Umfang des Stoffes nicht leicht zu bewältigen war. Es sollte nicht bloß eine Übersicht gegeben, sondern da, wo noch so viel Unreifes und Zweifelhafte im Wege stand, Spreu vom Weizen geschieden und, wenn möglich, durch eigene Erfahrung gestützt werden.

Mit Figuren wurde das Buch, um das Verständnis zu erleichtern, reichlich ausgestattet. Man wird hier vergeblich nach alten bekannten Bildern suchen, sondern fast nur Originalfiguren — weit über hundert — finden.

Das Werk ist für Botaniker, Pharmazeuten, Pharmakologen und Chemiker von allergrößtem Interesse. Möge es zu neuen Untersuchungen anregen und der Mikrochemie, die in der Zellenlehre der Zukunft sicherlich eine bedeutungsvolle Rolle spielen wird, neue Freunde gewinnen.

Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel. Mit
15 Holzschnitten im Text. (65 S. gr. 8°.) 1891. Mark 2.—

Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Eine physiologische Studie.
Mit einer farbigen Tafel. (VIII, 119 S. gr. 8°.) 1892. Mark 3.—

Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Mit 11 Holzschnitten
im Text. (VIII, 73 S. gr. 8°.) 1897. Mark 2.50

Studien über den Milchsafft und Schleimsafft der Pflanzen. Mit
33 Holzschnitten im Text. (VIII, 111 S. gr. 8°.) 1901. Mark 4.—

Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen. Eine mikrobiologische
Studie. Mit 4 Tafeln. (VII, 95 S. gr. 8°.) 1907. Mark 5.—

Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Mit 12 Abbil-
dungen im Text. (VI, 38 S. gr. 8°.) 1909. Mark 1.20

Die Eisenbakterien. Mit 3 Chromotafeln und 12 Abbildungen im Text. 1910.
(VI, 84 S. gr. 8°.) Mark 5.—

Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. Zweite, vermehrte Auflage.
Mit 2 Tafeln und 18 Textfiguren. (VIII, 200 S. gr. 8°.) 1912. Mark 7.50

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die angegebenen Preise erhöhen sich z. Zt. durch nachstehende Teuerungszuschläge

für die bis Ende 1916 erschienenen Werke	100%
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke	50%
für die 1919 erschienenen Werke	25%

Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet. — Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Dr. Hans Molisch

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiolog. Instituts an der Univers. Wien

Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde. Dritte neubearbeitete Auflage. Mit 145 Abbildungen im Text. (XI, 336 S. gr. 8^o.) 1920.

Mark 20.—, geb. Mark 25.—

Inhalt: I. Ernährung. 1. Die Wasserkultur. 2. und 3. Die unentbehrlichen und die entbehrlichen Aschenbestandteile. 4. Stickstoff. 5. Der Boden. 6. Die Düngung. 7. Die Kohlensäureassimilation. 8. Das Wasser und seine Bewegung. 9. Die Transpiration und der Transpirationsstrom in Beziehung zu gärtnerischen Arbeiten. 10. Die Wanderung der Assimilate. 11. Die Ernährung der Pilze. 12. Ernährungsweisen besonderer Art. — II. Atmung. — III. Wachstum. 1. Allgemeines. 2. Wachstum und Außenbedingungen. 3. Wachstumsbewegungen. 4. Organbildung. 5. Ruheperiode, Treiberei und Laubfall. — IV. Vom Erfrieren und Gefrieren der Pflanzen. — V. Die ungeschlechtliche und die geschlechtliche Fortpflanzung. — VI. Die Keimung der Samen. — VII. Variabilität, Vererbung und Pflanzenzüchtung. — Sachregister.

Die vorliegende Pflanzenphysiologie trägt eine besondere Note. Das Buch bemüht sich, die Grenzen zwischen Theorie und Praxis zu verschmelzen und sucht den Tatsachen der Gärtnerei, die auf großartigen, vielhundertjährigen Massenexperimenten beruhen, die theoretische Grundlage zu geben, andererseits aber wieder die Theorie durch die gärtnerischen Erfahrungen zu stützen. Es ist die erste „Pflanzenphysiologie“, die den Physiologen in die Schule des Gärtners und den Gärtner in die Schule des Physiologen führt und daher nicht nur den Pflanzenphysiologen vom Fach, sondern weil es gemeinverständlich geschrieben, auch für den Gärtner, Land- und Forstwirt, ja für jeden Pflanzenfreund bestimmt. Die erste Auflage war kurz nach ihrem Erscheinen — 1916 — schon vergriffen; ebenfalls während der Kriegezeit — 1918 — erschien die zweite Auflage, und auch diese war wiederum in wenigen Monaten vergriffen. Diese Tatsache beweist, daß Molischs Buch, wie von der Presse vorausgesagt, bereits einen ehrenvollen Platz in der gärtnerischen und botanisch-fachwissenschaftlichen Literatur einnimmt. Die 3. Auflage ist genau durchgesehen und durch ein Kapitel (über fleischfressende Pflanzen) und mehrere andere Einschaltungen erweitert.

Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft, 1916, Heft 12: Ein Buch von Molisch zu lesen, ist immer ein lehrreiches Vergnügen. Die leichte Darstellung und verständliche Sprache, das auf breiter Literaturkenntnis basierte allgemeine Wissen, die reiche eigene Erfahrung und das liebevolle Verständnis für Beziehungen der theoretischen Erkenntnis zur praktischen Anwendung, der praktischen Erfahrung zur theoretischen Fragestellung und Begründung sind nur bei wenigen Botanikern in so harmonischer Weise vereinigt. . . . v. Tubenf

Populäre biologische Vorträge. Mit 63 Abbildungen im Text. (VI, 280 S. gr. 8^o.) 1920.

Mark 16.—, geb. Mark 23.—

Inhalt: 1. Goethe als Naturforscher. 2. Eine Wanderung durch den javanischen Urwald. 3. Reiseerinnerungen aus China und Japan. 4. Das Leuchten der Pflanzen. (Mit 8 Abbild.) 5. Warmbad und Pflanzentreiberei. (Mit 4 Abbild.) 6. Ultramikroskop und Botanik. (Mit 1 Abbild.) 7. Das Erfrieren der Pflanzen. (Mit 7 Abbild.) 8. Über den Ursprung des Lebens. 9. Das Radium und die Pflanze. 10. Der Naturmensch als Entdecker auf botanischem Gebiete. 11. Der Scheintod der Pflanze. 12. Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur. 13. Biologie des atmosphärischen Staubes (Aëroplankton). 14. Die Wärmeentwicklung der Pflanze. 15. Über die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. 16. Über die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern. 17. Botanische Paradoxa. — Autorenverzeichnis.

Molisch hat in den letzten 20 Jahren bis in die neueste Zeit an verschiedenen Orten und bei verschiedenen Anlässen eine Reihe von populären Vorträgen gehalten, die hier gesammelt in einem Bande erscheinen. Die verschiedenen Themen verraten den reichen Inhalt des vielfach auf eigenen neuen Forschungen fußenden Buches. Die Form der Darstellung ist im wahren Sinne des Wortes allgemeinverständlich. Das Buch wendet sich also nicht bloß an den Biologen, sondern an jeden gebildeten Laien mit naturwissenschaftlichen Interessen, da es keine besonderen Vorkenntnisse voraussetzt.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Preise erhöhen sich durch die auf voriger Seite angegebenen Teuerungszuschläge.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 6



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

Inhalt des sechsten Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
Kurt Noack, Untersuchungen über lichtkatalytische Vorgänge von physiologischer Bedeutung	273
II. Besprechungen.	
Gothan, W., Potonies Lehrbuch der Palaeobotanik	348
Neger, F. W., Die Krankheiten unserer Waldbäume und wichtigsten Gartengehölze	349
III. Neue Literatur	350
IV. Personal-Nachricht	352

Soeben erschien:

Verzeichnis naturwissenschaftlicher Werke der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena

I. Teil: Botanik

96 Seiten.

Inhalt: 1. Sammelwerke. Kongreß-, Fest- und Gedenkschriften. Gesammelte Schriften. Biographien. Allgemeines. 2. Morphologie. Zytologie, Histologie, Organographie. 3. Physiologie. Stoffwechsel, Biochemie, Wachstum, Fortpflanzung. 4. Deszendenzlehre. Entwicklung, Abstammung, Vererbung, Artbildung. 5. Pflanzengeographie. 6. Paläobotanik. 7. Spezielle Botanik (Systematik). 8. Angewandte Botanik. Pharmakognosie, Nahrungsmittel- und Wasseruntersuchung, Technische Mykologie, Gärungsphysiologie, Landwirtschaftliche, koloniale und forstwirtschaftliche Botanik, Pflanzenpathologie. 9. Grenzgebiete. Verschiedenes. Nachtrag. 10. Zeitschriften.

Die weiteren Teile dieses Gesamtverzeichnisses
(Zoologie, Geologie usw.) befinden sich im Druck.

Kostenfrei zu beziehen durch jede Buchhandlung, sowie vom Verlag.

Untersuchungen über lichtkatalytische Vorgänge von physiologischer Bedeutung.

Von

Kurt Noack.

Einleitung.

Die mannigfaltigen Einwirkungen, die die Strahlungsenergie des Lichtes auf die lebende Zelle ausübt, müssen letzten Endes auf Änderungen der Struktur und der chemischen Zusammensetzung des Protoplasmas zurückgeführt werden können. Hierbei erhebt sich die Frage, in welchem Stadium des gesamten Prozesses der Lichteinwirkung die strahlende Energie in chemische Arbeit übergeführt wird. Es ist denkbar, daß diese Umformung von der lebenden Materie selbst, das heißt von dem organisierten Eiweiß vorgenommen wird; wieweit dies zutrifft, läßt sich zurzeit nicht sagen. Wohl aber sind experimentelle Anhaltspunkte für die andere Möglichkeit vorhanden, nämlich dafür, daß zwischen strahlender Energie und lebender Substanz nichtorganisierte Umformer eingeschaltet sind, die Strahlungsenergie in chemische Energie umsetzen.

Solche physiologisch wirksame Lichtkatalysatoren sind in den fluoreszierenden organischen Substanzen und in einer Anzahl von Schwermetallsalzen gegeben.

Die Gruppe der fluoreszierenden Farbstoffe und einige andere fluoreszierende organische Substanzen ohne Farbstoffcharakter besitzen die Eigenschaft, in belichteter wässriger Lösung auf lebendes Protoplasma, Enzyme, Toxine usw. schädigend zu wirken, und zwar in Konzentrationen, die im Dunkeln von denselben Objekten ohne weiteres ertragen werden. Tappeiner¹, der mit seinen Schülern diese Erscheinung ent-

¹) Tappeiner; vgl. bes. Deutsches Arch. f. klin. Med. 80, 1904. 427 und Zusammenfassung in: Ergebnisse d. Physiologie v. Asher-Spiro. 8, 1909. 698.

deckt und eingehend untersucht hat, bezeichnet die hierher gehörigen Substanzen als photodynamisch wirksame.

Als Regel für das Ausmaß der photodynamischen Wirkung gilt, daß innerhalb einer chemischen Gruppe fluoreszierender Stoffe die Wirkung mit sinkender Fluoreszenzhelligkeit zunimmt, während eine und dieselbe Substanz um so wirksamer ist, je höher ihre, durch chemische Mittel beeinflussbare, Fluoreszenz gesteigert werden kann. Soweit die Konzentration in Frage kommt, lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: in der einen (Fluoreszeinreihe, Methyleneblau u. a.) ist ein Maximum der Wirkung bei $1/5000$ — $1/2000$ n vorhanden, während in der anderen (dichloranthracen-sulfosaures Natrium) die Wirkung mit der Konzentration dauernd steigt. Die Beziehungen zwischen photodynamischer Wirkung und Belichtung mit Strahlen verschiedener Wellenlänge sind gleichlaufend mit der Abhängigkeit der Fluoreszenz von der Lichtabsorption in verschiedenen Spektralbezirken.

Die Untersuchung der photodynamischen Wirkung auf lebende Protoplasma wurde zumeist an Tieren vorgenommen. Als ein äußerst empfindliches Objekt erwies sich *Paramecium caudatum*, das z. B. in Eosinlösung 1:10000 bei starker Belichtung in wenigen Minuten getötet wird. Ferner wurde festgestellt, daß die fluoreszierenden Stoffe im Licht eine zerstörende Wirkung auf rote Blutkörperchen ausüben, wie an der eintretenden Hämolyse leicht erkannt werden kann (Sacharoff und Sachs)¹. Auch an höheren Tieren bzw. ihren überlebenden Organen lassen sich tiefgreifende, photodynamische Schädigungen erzielen (vgl. u. a. H. Fischer², Amsler und Pick³, L. Adler⁴).

Der Wirkung der fluoreszierenden Stoffe auf das pflanzliche Protoplasma ist bislang relativ wenig Beachtung geschenkt worden, was um so auffallender ist, als die erste diesbezügliche Beobachtung, allerdings ohne Ahnung der Zusammenhänge,

¹) Sacharoff und Sachs. Münch. med. Woch. 52, 1905. 297.

²) Fischer, H. Zeitschr. f. physiol. Chem. 95, 96, 97, 98.

³) Amsler und Pick. Arch. f. exp. Path. u. Pharm. 82, 1918. 86.

⁴) Adler, L. Ebenda. 85, 1919. 152.

mit an Pflanzen gemacht wurde: Marcacci¹ teilte 1887 mit, daß Chinin und Cinchonamin im Licht auf keimende Samen, grüne Pflanzen, Froscheier, Gärungsprozesse schädigend wirkt, während im Dunkeln keine Wirkung zu sehen ist. Bakterien, Hefe und Fadenpilze scheinen nach den Beobachtungen der Tappeinerschen Schule gegen belichtete fluoreszierende Stoffe relativ wenig empfindlich zu sein. Auch bei den am stärksten photodynamisch wirkenden Substanzen trat eine Schädigung erst nach 12—14 Stunden ein, eine Tatsache, die Tappeiner auf das Vorhandensein der den Zutritt erschwerenden Zellmembran zurückführt. Neuerdings ist von Metzner² in *Spirillum volutans* ein Organismus gefunden worden, der gegen fluoreszierende Stoffe noch empfindlicher als *Paramaecium* ist.

Beobachtungen an grünen Pflanzen wurden in umfassender Weise auf Veranlassung Molischs von Gicklhorn³ (1914) unternommen, der eine stark schädigende Wirkung belichteter fluoreszierender Stoffe auf Algen und höhere Pflanzen feststellte und auch eine Beschleunigung der Plasmaströmung mit darauffolgender Sistierung im gegebenen Fall als erstes Symptom der Schädigung feststellen konnte. Daß den fluoreszierenden Stoffen bei Belichtung außerhalb der letalen Zone auch noch andere Wirkungen zukommen, lehrt unter anderem die erwähnte Studie Metzners, der feststellte, daß an sich nicht lichtempfindliche Organismen unter dem Einfluß fluoreszierender Stoffe phobophototaktische Bewegungen ausführen können, ein Befund, der weiterer Untersuchung wert erscheint.

Die photodynamischen Erscheinungen sind nun für die Physiologie von ganz allgemeiner Bedeutung, da ja viele Organismen selbst fluoreszierende Stoffe, sei es als normalen oder pathologischen Bestandteil, beherbergen, und besonders die Pflanzen im Chlorophyll eine Substanz besitzen, die, wie Gicklhorn (vgl. S. 1262) im Fluoreszenzmikroskop nachgewiesen hat, auch im intakten Chloroplasten stark rot fluoresziert. Von an-

¹) Marcacci. XII. Kongr. Assoc. med. Ital. 1887 (zit. n. Meyer-Gottlieb. Exp. Pharmakologie. 1914. S. 368).

²) Metzner. Biochem. Zeitschr. 100, 1919. 33.

³) Gicklhorn. Sitzsber. K. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. 123, 1914. I, 1. 1221.

deren pflanzlichen Stoffen ist hier z. B. das von Suárez¹ aus »Maizena« und Maiskeimen gewonnene, stark blau fluoreszierende Zeochin zu nennen, dem eine starke photodynamische Wirkung auf Paramaecien zukommt. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß die Ursache einiger nur bei Lichtzufuhr auftretenden Krankheiten, z. B. Pellagra, Fagopyrismus u. a., auf die Wirkung fluoreszierender Pflanzenstoffe zurückgeführt wird; speziell die Maisernährung steht in engem Zusammenhang mit der Pellagra.

Mit Chlorophyllösungen wie auch mit Extrakten aus etiolierten Pflanzenteilen haben Hausmann und Portheim² eine photodynamische Wirkung auf Paramaecien und rote Blutkörperchen erzielt. Inwieweit hierbei das Chlorophyll als solches beteiligt ist, erscheint jedoch nicht sicher, worüber später Weiteres mitgeteilt werden wird.

Für die Pflanzenphysiologie sind alle diese Untersuchungen sehr wertvoll, können aber für die Erforschung der physiologischen Funktion der fluoreszierenden Stoffe, speziell des Chlorophylls, nur dann herangezogen werden, wenn der Charakter der photodynamischen Wirkung näher definiert werden kann. In dieser Frage nun gehen die Ansichten auseinander.

Die am nächsten liegende Möglichkeit, die Fluoreszenzstrahlen direkt für die photodynamische Wirkung verantwortlich zu machen, konnte von Tappeiner dadurch ausgeschaltet werden, daß er Paramaecien in Wasser aufschwemmte und durch ein Eosinfilter hindurch belichtete; derartig bestrahlte Paramaecien blieben vollständig unversehrt.

Dagegen ergab sich, daß zur Erzielung einer photodynamischen Wirkung Sauerstoff unerlässlich ist; und so lag es nahe, in der photodynamischen Wirkung einen Oxydationsvorgang zu erblicken. Es wurde nun von Straub³, Tappeiner, Edlefsen⁴ festgestellt, daß eine Reihe von Substanzen im

¹) Suárez. Biochem. Zeitschr. **77**, 1916. 17.

²) Hausmann. Ber. d. d. bot. Ges. **26a**, 1908. 452. Jahrb. f. wiss. Bot. **46**, 1909. 599. Hausmann und Portheim. Biochem. Zeitschr. **21**, 1909. 51.

³) Straub. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. **51**, 1904. 383.

⁴) Edlefsen. Münch. med. Woch. **51**, 1904. 1585.

Licht bei Gegenwart von Eosin oxydiert werden, z. B. Benzylalkohol, Pyrogallol, Salizylaldehyd, α -Naphthol, metallisches Ag, FeSO_4 . Straub untersuchte genauer die Abspaltung von J aus KJ und hält die photodynamische Wirkung des Eosins für die Folge einer intermediären Eosinperoxydbildung.

Dagegen ist Tappeiner trotz dieser Befunde nicht geneigt, in der photodynamischen Wirkung eine Schädigung des Protoplasten durch Oxydation zu erblicken. Er sucht vielmehr die photodynamische Wirkung der physiologischen Wirkung der Lichtstrahlen unterzuordnen und stützt sich dabei auf die Tatsache, daß langwelliges Licht nur bei Sauerstoffgegenwart, kurzwelliges auch ohne Sauerstoff schädigend wirkt. Hieraus schließt er (1909, l. c.):

»Das Primäre der Wirkung beider Strahlenarten ist eine Spaltung, bei der Produkte entstehen, welche bei weiterer Beirichtung und in Gegenwart von gasförmigem O_2 oxydabel sind. Bei den schwach wirkenden langwelligeren Strahlen ist der Gleichgewichtszustand bald erreicht; d. h. die Umsetzung kommt sehr bald zum Stillstand und geht erst bis zu einem sichtbar nachweisbaren Grad weiter, wenn durch anwesenden O_2 das oxydable Spaltungsprodukt oxydiert und dadurch weggeschafft wird. Fluoreszierende Substanzen beschleunigen diese Oxydation und damit auch die Lichtwirkung. Bei dem energischen kurzwelligen Licht dagegen geht die Umsetzung viel weiter, so daß es wenig oder gar nichts ausmacht, ob Sauerstoff zugegen ist und die oxydablen Spaltungsprodukte beseitigt werden oder nicht.«

Tappeiner sieht also in der photodynamischen Wirkung eine Beschleunigung der Lichtwirkung derart, daß die Schädlichkeit des Lichts in chemisch nicht definierbaren Spaltungsprozessen innerhalb der lebenden Substanz beruht und den fluoreszierenden Stoffen nur die Eigenschaft zukommt, dabei entstehende, die Lichtwirkung hemmende Spaltungsprodukte, die als reduzierbar angenommen werden, zu oxydieren und so das Gleichgewicht nach der Seite der schädlich wirkenden Spaltung hin dauernd zu verschieben.

Die anderen Autoren, die sich mit der photodynamischen Wirkung befaßten, gingen auf den Charakter des Prozesses nur wenig ein und erblicken häufig in der Eigenschaft der Fluoreszenz direkt die Ursache der Schädlichkeit. Nur Sacharoff und Sachs (l. c.) bringen eine kurze Mitteilung, daß die durch belichtetes Erythrosin bewirkte Hämolyse durch Zusatz von Na_2SO_3 gehemmt werden kann.

Von anderen Gesichtspunkten ausgehend kam Neuberg¹ zu einem Studium der Eigenschaften belichteter fluoreszierender Stoffe. In früheren Arbeiten hatte Neuberg festgestellt, daß Eisen-, Mangan-, Uran- und andere Salze als Lichtkatalysatoren fungieren und bei Belichtung in kurzer Zeit die mannigfachsten Umsetzungen bewerkstelligen, z. B. die Umwandlung von Benzoësäure in Salizylsäure, die Spaltung zusammengesetzter Kohlehydrate und Eiweißkörper usw. Angesichts der starken physiologischen Wirksamkeit der fluoreszierenden organischen Stoffe versuchte nun Neuberg die genannten Umsetzungen auch mit diesen Substanzen zu erhalten. Jedoch konnte er sogar mit den photodynamisch wirksamsten Stoffen keinen derartigen Prozeß, auch nicht bei vieltägiger Einwirkung des Lichts, verwirklichen; nur die Anthrazenderivate (z. B. dichloranthrazendisulfosaures Natrium) machen eine Ausnahme, indem sie sowohl photodynamisch wirksam sind, als auch in der Weise der metallischen Lichtkatalysatoren zu Umwandlungen chemischer Substanzen Anlaß geben.

Was die Erklärung der katalytischen Lichtwirkung allgemein betrifft, so sieht sie Neuberg in der Tatsache gegeben, daß die metallischen Lichtkatalysatoren in verschiedenen Oxydationsstufen auftreten können und auch die fluoreszierenden organischen Stoffe in Form der stets realisierbaren Chinonstruktur eine Oxydationsstufe darstellen, zu der eine entsprechende Hydrochinonverbindung als Reduktionsstufe gehört. Im Licht geht nun eine ständige Umwandlung der beiden Stufen vor sich, wobei der bei der Reduktion freiwerdende Sauerstoff auf das Substrat übertragen und dieses in der verschiedensten Weise oxydiert und gespalten wird.

Deneben läßt Neuberg jedoch die Möglichkeit offen, daß bei der lichtkatalytischen Wirkung der fluoreszierenden Farbstoffe Farbstoffperoxyde beteiligt sind, wie sie von Gebhard² in belichteten Lösungen von Malachitgrün, Alizarin u. a. nachgewiesen worden sind.

Eine vergleichende Betrachtung der fluoreszierenden Stoffe und der Lichtkatalysatoren Neubergs ergibt also, daß die

¹) Neuberg. *Biochem. Zeitschr.* **61**, 1914. 315.

²) Gebhard. *Zeitschr. f. angew. Chemie.* **22**, 1909. 2484. **23**, 1910. 820.

Wirkung beider Gruppen irgendwie mit Sauerstoffwanderung zusammenhängt, daß aber — mit Ausnahme der Anthrazenderivate — hinsichtlich der von ihnen angreifbaren Substrate wesentliche Verschiedenheiten bestehen.

In vorliegender Abhandlung soll nun physiologisches Material für die Ansicht beigebracht werden, daß die photodynamische Wirkung der fluoreszierenden organischen Stoffe direkt auf eine Sauerstoffwirkung und zwar peroxydischen Charakters zurückgeführt werden kann. Ferner soll die Vergleichung der photodynamisch wirksamen Stoffe und der metallischen Lichtkatalysatoren, die Neuberg vom chemischen Gesichtspunkt aus unternommen hat, eine Ergänzung von der biologischen Seite aus erfahren.

I. Kapitel.

Die Oxydation pflanzlicher Chromogene durch belichtete fluoreszierende Stoffe und ihre Beeinflußbarkeit durch verschiedene Agentien.

A. Oxydation von Pflanzenextrakten.

Die oxydierende Wirkung belichteter fluoreszierender Stoffe wurde von Tappeiner u. d. a. an Substanzen festgestellt, die zu den im Tier- und Pflanzenreich verbreiteten in keiner oder nur sehr lockerer Beziehung stehen; im Gegenteil, die Versuche mit physiologisch wichtigen Substanzen, wie mit Kohlehydraten und Eiweiß, fielen, wie erwähnt, negativ aus.

Es wurde daher versucht, eine Oxydation an solchen Stoffen des Pflanzenreichs zu erzielen, die sehr leicht oxydabel sind und deren eingetretene Oxydation schon in Spuren infolge deutlicher Farbänderung nachweisbar ist. Bekanntlich werden diese Substanzen unter dem Namen »Atmungschromogene« zusammengefaßt. Die neueren Untersuchungen Palladins¹, insbesondere die schönen chemischen Studien Heinr. Wielands²

¹) Palladin. Biochem. Zeitschr. 1914. 60, 170.

²) Wieland, Heinr. Ber. chem. Ges. 45, 1912. I, 679. 45, 1912. II, 2606. 46, 1913. III, 3327.

machen es so gut wie sicher, daß die Atmungschromogene und -farbstoffe aufs engste mit dem Betriebsstoffwechsel verknüpft sind. Die Atmungsfarbstoffe entstehen aus den Chromogenen durch Dehydrierung, d. h. durch eine in Wasserstoffentzug bestehende Oxydation, und haben die Aufgabe, den bei der Verbrennung der eigentlichen Betriebsstoffe nachgewiesenermaßen frei werdenden Wasserstoff unter Rückbildung zum Chromogen (Leukobase) an sich zu reißen. Näher kann hier nicht auf diese Verhältnisse eingegangen werden; es sei nur noch betont, daß hiermit Klarheit in die früher befremdende Tatsache kommt, daß die überall vorhandenen Oxydationsfermente nicht auf die eigentlichen Betriebsstoffe, sondern »nur« auf die Chromogene und andere, nicht in der Pflanze vorkommende, Verbindungen einwirken¹: Die Oxydationsfermente übertragen den Luftsauerstoff auf das Chromogen, das dadurch unter Bildung von H₂O dehydriert und so dauernd reaktionsfähig erhalten wird, um die Kontinuität der Verbrennungsprozesse zu gewährleisten.

Daß Chromogene jedoch nicht allgemein als Farbstoffreduktionsstufen aufzufassen sind, hat Verf. an der vitalen Reduktion von Flavonkörpern zu Anthozyanfarbstoffen nachgewiesen².

Diese kurze Charakterisierung der Atmungschromogene mag genügen, um deren im folgenden zu beschreibende Oxydation, oder besser Dehydrierung, durch belichtete fluoreszierende Stoffe als eine Erscheinung zu kennzeichnen, der physiologische Bedeutung zukommt.

Zu den Versuchen wurden Pflanzen gewählt, deren Atmungschromogene in den frischen, wäßrigen, ohne Erwärmung gewonnenen Extrakten vorhanden sind, nicht erst durch Autolyse aus Prochromogenen abgespalten werden müssen und ohne Alkalizusatz zum Farbstoff oxydiert werden.

1. Versuche mit *Vicia Faba*.

Als ein günstiges Objekt in dieser Hinsicht ist *Vicia Faba* bekannt. Der durch Oxydation der wäßrigen Extrakte ent-

¹) Z. B. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphys. Jena. 1913. S. 281f.

²) Noack, Kurt. Zeitschr. f. Bot. 10, 1918. 561.

stehende schwarze Farbstoff gehört der Gruppe der noch ungenügend erforschten Melanine an, die im Tier- und Pflanzenreich vorkommen und u. a. aus Tyrosin, Tryptophan entstehen können; Melaninbildung in Kartoffeln untersuchte neuerdings Haehn¹.

Die Extrakte wurden durch Zerreiben der Vicia-Organe in Wasser mit Seesand und Abfiltrieren auf der Nutsche hergestellt. Die etwas störende Beimengung kolloidal gelösten Chlorophylls in Filtraten aus grünen Pflanzenteilen konnte durch Versetzen des zu filtrierenden Reibgemisches mit Talkum auf ein Minimum herabgedrückt werden; das Chromogen wird von Talkum nur wenig adsorbiert. Die Filtrate waren in dünner Schicht klar und farblos, höchstens leicht gelblich gefärbt.

Hierauf wurden die Extrakte auf ihr Verhalten gegen fluoreszierende Substanzen bei verschieden starker Belichtung und bei Verdunkelung geprüft. Als Lichtquelle diente Sonnenlicht, diffuses Tageslicht, seltener elektrisches Kohlenbogenlicht. Da sich die fluoreszierenden organischen Stoffe in ihrer physiologischen Wirkung allgemein gleich verhalten, wurde von der Prüfung einer größeren Zahl dieser Substanzen Abstand genommen; meist wurde Eosin G. wasserlöslich (Grübler), Fluoreszein (Merck), Methylenblau rectif. nach Ehrlich (Grübler), daneben auch Methyleosin (Merck), Rose bengale (Merck), Neutralrot (Grübler), Aesculin, Chininsulfat angewandt, also fluoreszierende Stoffe, die den verschiedensten chemischen Gruppen angehören.

Die Vicia-Extrakte wurden in Mengen von 4 ccm in Reagenzgläser gefüllt und mittels Tropfpipette mit den Lösungen der fluoreszierenden Stoffe versehen, derart, daß das Volum in den Gläsern einer Serie dasselbe war. Wenn bei Versuchen im direkten Sonnenlicht eine Erwärmung zu befürchten war, wurde eine mit angesäuerter 7 proz. Ferrosulfatlösung beschickte Küvette als Wärmestrahlenfilter vorgelegt.

Das Resultat der im folgenden zu beschreibenden Versuche ist, daß die fluoreszierenden organischen Substanzen im Lichte eine zum Teil momentan einsetzende Chromogenoxydation be-

¹) Haehn. Biochem. Zeitschr. 100, 1919. 114.

dingen, die sich in allmählicher Verfärbung von leichtem Braun über Dunkelbraun, Violett bis zu tiefem Schwarz und schließlichem quantitativen Ausfällen des Farbstoffes in schwarzen Flocken kundgibt. Die verdunkelten Kontrollportionen zeigten während der Versuchszeit keine oder nur eine sehr geringe Farbänderung.

a) Versuche mit Eosin.

Von den angewandten fluoreszierenden Stoffen erwies sich Eosin als wirksamster und hatte außerdem den Vorteil, daß sein Farbcharakter in Anbetracht der geringen Konzentrationen, die zur Erreichung einer Oxydation nötig waren, nicht störend auf die Beurteilung der Chromogenoxydation wirkte.

Ein auf die oben beschriebene Weise gewonnener Vicia-Extrakt wurde in zwei parallelen Reihen in Mengen von je 4 ccm mit 0,05 ccm Eosinlösung in fallenden Konzentrationen versetzt; die Eosinkonzentration im Extrakt bewegte sich zwischen 1:200 000 und 1:100 000 000. Die eine Serie wurde dem diffusen Nordlicht an einem klaren Oktobertage bei 14° ab 11^h a. m. ausgesetzt, während die andere Serie gleichzeitig bei derselben Temperatur ins Dunkle gestellt wurde. Beiden Serien wurden einige Kontrollportionen ohne Eosin beigegeben.

Die belichtete Serie verhielt sich folgendermaßen: Schon nach 3 Minuten begann in den beiden ersten Gläsern (Eosin 1:200 000 und 1:400 000) eine deutliche Bräunung aufzutreten, die sich im Laufe von 30 Minuten zu Dunkelbraun verstärkte und weiterhin allmählich in Schwarz überging. Derselbe Prozeß spielte sich in den übrigen Gläsern, mit Ausnahme der letzten, ab in der Weise, daß das Auftreten der ersten Bräunung und das Weiterschreiten der Verfärbung sich um so langsamer vollzog und die schließlich erzielte Farbstoffmenge um so geringer war, je tiefer die Eosinkonzentration lag. Die Verfärbung zeigte sich immer am stärksten in einer unter der Oberfläche liegenden Zone, so daß vor Beurteilung des erreichten Farbgrades die Gläser erst durchgeschüttelt werden mußten. Nach 3- bzw. 6ständiger Belichtung war das Resultat folgendes:

Eosin	a) nach 3 Stunden	b) nach 6 Stunden
1. 1 : 200 000	durchsichtig schwarz	tiefschwarz
2. 1 : 400 000	„ „ „	„
3. 1 : 800 000	etwas heller als 2 a	„
4. 1 : 1 600 000	„ „ „ 3 a	durchsichtig schwarz
5. 1 : 3 200 000	heller als 4 a	etwas heller als 4 b
6. 1 : 6 400 000	lichtschwarz	heller als 5 b
7. 1 : 12 800 000	schwarzstichig	lichtschwarz
8. 1 : 25 600 000	fast farblos	schwarzstichig
9. 1 : 51 200 000	farblos	farblos
10. 1 : 102 400 000	„	„
11. Ohne Eosin	„	„

Die sämtlichen Portionen der im Dunkel gehaltenen Reihe waren noch nach 10 Stunden vollkommen farblos; erst nach 24 Stunden machte sich eine in allen Gläsern gleichstarke schwache Graufärbung in einer oberflächlichen Zone bemerkbar.

Aus diesem Versuch ergibt sich, daß Eosin in sehr geringen Konzentrationen bis herab zu 1 : 25 000 000 eine photochemische Oxydation des Viciachromogens bewirkt. Da die Farbstoffbildung zunächst in einer oberflächlichen Zone einsetzt, ist die Rolle des Eosins in einer mittelst der Lichtenergie bewirkten Übertragung des Luftsauerstoffes auf das Chromogen zu erblicken.

Noch stärker ist die Eosinwirkung bei Belichtung mit direktem Sonnenlicht. Hier tritt z. B. bei einer Eosinkonzentration 1 : 100 000 sofort nach Eintritt der Belichtung eine deutliche Bräunung des Chromogenextraktes auf, der sich in zirka 2 Stunden zu einer undurchsichtig schwarzen Flüssigkeit verfärbt. Wird die Belichtung weiter fortgesetzt, so kommt es nach weiteren 1—2 Stunden zu einer Ausfällung schwarzer Flocken unter Farbloswerden der Lösung. Da auch das Auftreten dieser Fällung um so rascher und vollständiger verläuft, je höher die Eosinkonzentration ist oder je länger belichtet wurde, ist in dieser unlöslichen Form des Farbstoffs wohl eine höhere Oxydationsstufe des Chromogens zu erblicken. Eosinfreie Chromogenextrakte verfärbten sich auch im direkten Sonnenlicht während der Versuchszeit nur wenig oder gar nicht.

Diese Resultate wurden gleichermaßen mit Extrakten aus grünen Vicia-Organen, wie auch mit etiolierten chlorophyll-

freien Teilen und mit Wurzeln erhalten. Ein Versetzen der Extrakte mit CaCO_3 zwecks etwaiger Neutralisation hatte keinen merklichen Einfluß auf die Oxydierbarkeit des Chromogens zur Folge. Etwas anders verhielten sich die Extrakte, die aus unreifen Samen samt der grünen Samenschale gewonnen wurden; auch hier trat bei Eosinzusatz im Lichte eine Braunfärbung auf, die jedoch auch nach 8 stündiger Belichtung im direkten Sonnenlicht nicht in Schwarzfärbung überging. Dies spricht für die Vermutung Pfeffers¹, daß in *Vicia* zwei Chromogene vorhanden sind, von denen das eine braunen, das andere schwarzen Farbstoff liefert, worüber später näheres auszuführen ist.

b) Versuche mit anderen fluoreszierenden organischen Stoffen.

Mit den anderen fluoreszierenden Stoffen wurden im Prinzip dieselben Resultate erhalten; jedoch ist ihre Wirkung etwas schwächer. Eine Beschreibung der Versuche mit anderen Farbstoffen der Fluoreszeinreihe (Fluoreszein, Methyleosin, Rose bengale) erübrigt sich daher.

Dagegen mögen Versuche mit dem grün fluoreszierenden, der Thiazingruppe angehörigen Methylenblau Erwähnung finden, da dieser Farbstoff ja viel zu Vitalfärbungen benutzt wird und wohl manche konträre Angaben über das Verhalten der mit ihm behandelten Objekte in der Nichtbeachtung seiner photodynamischen Wirksamkeit ihren Grund haben.

So findet van Wisselingh², daß Methylenblau für Spirogyra giftiger ist als von Pfeffer angenommen wird; über die Lichtverhältnisse bei seinen Versuchen gibt van Wisselingh keine Auskunft, während Pfeffer³ angibt, im hellen diffusen Licht gearbeitet und dabei dieselben Resultate betreffend Farbstoffspeicherung wie im Dunkeln erhalten zu haben.

Infolge der starken Farbintensität des Methylenblaus wie auch wegen seiner im Vergleich zum Eosin geringeren photo-

¹) Pfeffer, Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. *Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss.* **15**, 1889. 398.

²) van Wisselingh. *Beih. bot. Centralbl.* **32**, 1915. I, 155.

³) Pfeffer. *Tüb. Unters.* II. **88**, 1886. 185.

dynamischen Wirksamkeit bedingten die anzuwendenden Konzentrationen eine ziemlich deutliche Blaufärbung der Vicia-Extrakte; jedoch lag darin keine sonderliche Erschwerung für die Beurteilung der im Lichte eingetretenen Farbstoffbildung aus dem Vicia-Chromogen, zumal auch hier die im Dunkeln gehaltenen Kontrollportionen lange Zeit unverändert blieben. Immerhin ist bei den in folgender Tabelle angeführten Farbtönungen zu berücksichtigen, daß bis herab zur Konzentration 1 : 160 000 die Methylenblaukomponente in den Angaben mit enthalten ist. Der folgende Versuch wurde in direktem Dezembersonnenlicht angestellt.

Methylenblau	a) nach 3 Stunden	b) nach 5 Stunden
1. 1 : 40 000	undurchsichtig blauschwarz	wie 1a
2. 1 : 80 000	blauschwarz	undurchsichtig blauschwarz
3. 1 : 160 000	"	" schwarz "
4. 1 : 320 000	d'grau	d'grau
5. 1 : 640 000	grau	grau
6. 1 : 1 280 000	hellgrau	hellgrau
7. Ohne Methylenblau	graustichig	hellgrau

Die 8 Stunden lang verdunkelten Kontrollportionen hatten ihre rein blaue Farbe behalten bzw. waren sie — in den niederen Konzentrationen — farblos geblieben. Die Temperatur der belichteten Flüssigkeit stieg im Laufe der Besonnung auf 20°, während die verdunkelten Gläser bei 19° gehalten wurden.

Von fluoreszierenden Substanzen ohne Farbstoffcharakter wurden Aesculin und Chininsulfat untersucht.

Aesculin, das im durchfallenden Licht fast farblos ist und schön lichtblau fluoresziert, verursachte in einer Konzentration von 1 : 5000 im direkten Sonnenlicht innerhalb weniger Minuten starke Bräunung des Vicia-Extraktes, während Kontrollportionen im Dunkeln viele Stunden lang farblos blieben.

Chininsulfat wirkte schwächer: eine Konzentration von 1 : 5000 bewirkte im direkten Sonnenlicht nach 10 Minuten, im diffusen Tageslicht nach 30 Minuten eine deutliche Bräunung, während die Dunkelkontrollen ebenfalls lange Zeit farblos blieben. Da die Fluoreszenz des Chininsulfats erst in schwefelsaurer Lösung deutlich wird, mag seine relativ geringe photo-

dynamische Wirksamkeit in den angeführten Versuchen mit seiner schwachen Fluoreszenz in wäßriger Lösung zusammenhängen.

2. Versuche mit *Aloe soccotrina* DC.

Ein ebenfalls für photochemische Versuche günstiges Material stellt der Saft dar, der aus den Blättern von *Aloe soccotrina* gewonnen wird.

Die Aloearten zeichnen sich durch einen reichen Gehalt an Glukosiden aus, die als Aloine bezeichnet werden und bei der Hydrolyse verschiedene Emodine (methylierte Trioxyanthrachinone) abspalten. Eine Aloeart beherbergt mehrere Aloine. Die Aloine finden sich zum größten Teil in großen, lebenden Zellen von schlauchförmiger Gestalt, die die Gefäßbündel begleiten und besonders gut in den Blättern ausgebildet sind (vgl. Molisch¹⁾). Der Inhalt dieser Aloinschläuche ist farblos oder mehr weniger gelb, bei *Aloe soccotrina* goldgelb gefärbt.

Die aus den einzelnen Aloearten gewonnenen Aloine zeigen eine verschieden stark ausgeprägte Oxydationsfähigkeit, die sich in Rotfärbung der betreffenden Lösungen bei Sauerstoffzufuhr äußert. Speziell das Chromogen aus den Blättern von *Aloe soccotrina* läßt sich sehr leicht zu einem kirschroten Farbstoff oxydieren. Welche Verbindungen hier im einzelnen vorliegen, ist unbekannt; hier genügt die Feststellung, daß diese Färbung tatsächlich auf einer Oxydation, sei es auf einer Sauerstoffanlagerung, sei es auf einer Dehydrierung, beruht. Letzteres ist nach dem früher Gesagten das wahrscheinlichere. Die Oxydation kann hervorgerufen werden durch längeres Stehenlassen oder Erhitzen des Aloesaftes an der Luft, durch Versetzen mit H_2O_2 + Peroxydase oder $CuSO_4$, nicht jedoch mit H_2O_2 allein. Erwähnenswert ist die wohl noch nicht bekannte Tatsache, daß ein Zusatz von 2 ccm einer ganz schwachen, eben blaßviolett gefärbten $KMnO_4$ -Lösung genügt, um innerhalb weniger Minuten in 10 ccm Saft Rotfärbung hervorzurufen.

Wie labil die Oxydationsstufe ist, geht daraus hervor, daß 5 ccm Saft, die im Reagenzglas bei Zimmertemperatur gehalten werden, sich im Laufe von 24 Stunden nur an der Oberfläche

¹⁾ Molisch, Studien üb. d. Milchsaft u. Schleimsaft. Jena. 1901. S. 105 ff.

röten, wenn sich ein kleines lebendes Aloeblattstück auf dem Boden des Glases befindet, während eine ohne Blattstück angesetzte Kontrolle sich in dieser Zeit gleichmäßig stark rot färbt; eine größere Menge von Blattstücken, im Saft aufgeschwemmt, bewirkt völliges Ausbleiben der Rotfärbung auch bei großer Oberfläche. Da auch schon geröteter Saft durch lebendes Gewebe entfärbt wird, liegt im erstangeführten Fall offenbar eine sofortige Reduktion des eben gebildeten Farbstoffes zum Chromogen vor. Eine Übertragung dieser Verhältnisse auf den intakten Organismus liegt natürlich ganz im Rahmen der Ansichten über die Funktion der Chromogene.

Die Versuche mit fluoreszierenden Stoffen wurden in der bei den Vicia-Untersuchungen beschriebenen Weise vorgenommen. Das Chromogen wird in reichlicher Menge erhalten, wenn ein ausgewachsenes Aloeblatt in dünne Querscheiben zerlegt wird und diese mit zirka 50 ccm Wasser geschüttelt werden; durch Dekantieren wird dann eine gelb gefärbte Lösung erhalten, die sich an der Luft erst in 6—8 Stunden schwach rötet.

Auch hier ergab sich, daß die fluoreszierenden Stoffe eine starke Oxydationswirkung im Lichte ausüben; der Beginn der Verfärbung erfolgte im direkten Sonnenlicht unmittelbar nach Einsetzen der Belichtung.

Am stärksten wirkte wiederum Eosin; die noch eben in 2 Stunden wirksame Grenzkonzentration lag bei zirka 1:600000 bei Belichtung in schwacher, durch Nebel verschleierter Sonne, wie folgende Tabelle zeigt:

Eosin	a) nach 40'	b) nach 60'	c) nach 2 Stunden
1. 1 : 100 000	blaßrot	hellrot	schön kirschrot
2. 1 : 200 000	schwächer als 1 a	blaßrot	blaßrot
3. 1 : 400 000	„ „ 2 a	„	„
4. 1 : 800 000	„ „ 3 a	schwächer als 3 b	schwächer als 3 c
5. 1 : 1 600 000	rotstichig	schwach blaßrot	„ „ 4 c
6. 1 : 3 200 000	hellgelb	rotstichig	rotstichig
7. 1 : 6 400 000	„	„	„
8. 1 : 12 800 000	„	hellgelb	hellgelb
9. Ohne Eosin	„	„	„

Die Dunkelkontrollen 1—9 waren nach 3 Stunden sämtlich unverändert hellgelb geblieben; die Temperatur betrug im Licht und Dunkel 18°.

In starkem Sonnenlicht war mit Eosin 1:32 000 000 nach 3 Stunden eine schwache Rosafärbung zu konstatieren, die stärker war, als in der ebenso belichteten Kontrolle ohne Eosin.

Ebenso, aber etwas schwächer, wirkte Methylenblau; hier war noch mit einer Konzentration von 1:4 000 000 unter denselben Licht- und Temperaturverhältnissen, wie bei dem in der Tabelle mitgeteilten Eosinversuch, nach 2 Stunden blaßrote Färbung zu konstatieren; in höheren Konzentrationen war die Methylenblauwirkung entsprechend stärker. Im Dunkeln war nach 3 Stunden keine Veränderung zu bemerken.

Fluoreszein ist für Versuche mit Aloe weniger geeignet, da sich auch im Dunkeln, sogar bei einer Konzentration von 1:80 000, ein Umschlag der hellgelben Farbe in tiefgelb einstellte, während die belichteten Portionen sich nach 2 Stunden intensiv braunrot verfärbt hatten. Dieser merkwürdigen Erscheinung wurde nicht weiter nachgegangen.

3. Versuche an anderen Pflanzen.

Versuche an anderen Pflanzen, die beim Absterben eine starke Verfärbung erfahren, fielen negativ aus. Untersucht wurden: Lupinus, Cytisus nigricans, Melampyrum, Orobanche, ferner Dahliaknollen und Pontederiawurzeln, die sich beim Absterben stahlblau färben. Offenbar sind die Chromogene dieser Pflanzen zum größten Teil wenigstens in einer Bindung vorhanden, die beim Zerreiben und Extrahieren der frischen Organe mit Wasser nicht aufgehoben wird und eine Oxydation nicht zuläßt.

Die Versuche an Vicia und Aloe zeigen, daß die fluoreszierenden organischen Substanzen auf die Chromogene dieser Pflanzen im Licht wie ein Peroxyd wirken, das stärker oxydierend wirkt als H_2O_2 und daß infolge der äußerst geringen Menge, die zur Oxydation beträchtlicher Chromogenmengen nötig ist, die Grundsubstanz dieser Peroxyde sich in reversibler Weise mit Luftsauerstoff beladen muß, d. h. als Katalysator, und zwar als Lichtkatalysator, zu betrachten ist.

Hierbei ist zu bemerken, daß auch Gebhard in seinen früher erwähnten Mitteilungen betont, daß Farbstoffperoxyde auf Farbstoffe stärker bleichend wirken als H_2O_2 .

B. Die Hemmung der lichtkatalytischen Chromogenoxydation durch reduzierende Mittel.

Dem Oxydationsvermögen der belichteten fluoreszierenden Substanzen muß natürlich eine Reduzierbarkeit der beeinflussbaren Chromogene entgegenkommen. Um einen gewissen Einblick in die Stärke dieser Reduktionskraft zu erhalten, wie auch um die Bildung peroxydartiger Verbindungen deutlicher zu zeigen, wurde untersucht, inwieweit Substanzen von bekannter Reduktionstärke das belichtete System Eosin + Chromogen beeinflussen.

Als solche Substanz wurde in erster Linie Na_2SO_3 gewählt und zunächst jodometrisch festgestellt, ob und inwieweit belichtetes Eosin usw. Sulfid zu oxydieren vermag. Analog den Versuchen von Tappeiner und Straub (l. c.) mit Pyrogallol, KJ usw. ergab sich, daß Eosin, Fluoreszein, Methylenblau im Lichte Na_2SO_3 in großer Menge zu Sulfat oxydieren und daß dabei die Gegenwart von Luftsauerstoff eine große Rolle spielt.

1. Die Wirkung der fluoreszierenden Farbstoffe auf Na_2SO_3 .

Genau gleich weite Reagenzgläser wurden mit 10 oder 5 ccm einer frisch bereiteten, wässrigen Lösung von ca. 0,5% $Na_2SO_3 \cdot 7 H_2O$ beschickt, die gleichzeitig Eosin 1:10000 und 1:200000 enthält. Vor Beginn des Versuchs wurde der SO_2 -Gehalt der Lösungen titrimetrisch festgestellt. Die Gläser wurden an einem kalten Februartage teils der direkten Sonne ausgesetzt, teils verdunkelt. Die Temperatur der verdunkelten Gläser wurde dauernd der Temperatur der belichteten angepaßt, die sich in den stärkeren Eosinlösungen bis auf 22,5°, in den schwächeren bis auf 20,5° erhöhte.

Nach 6stündiger Belichtung wurde die Titration einer 10 ccm betragenden Sulfidlösung + Eosin 1:10000 vorgenommen und sofort daran anschließend die analoge verdunkelte Lösung titriert: es ergab sich, daß, bezogen auf die in der verdunkelten Lösung nach 6 Stunden vorhandene Sulfid-

menge, 49,94⁰/₁₀₀ SO₂ im Lichte durch Eosin zu SO₃ oxydiert worden waren. Eine sofort daran angeschlossene Paralleluntersuchung eines zweiten Paares ergab ein Minus von 48,42⁰/₁₀₀ SO₂ im Licht.

Nach 6¹/₂stündiger Belichtung wurden die mit Eosin 1 : 200 000 beschickten 10 ccm-Lösungen untersucht: das Minus betrug in zwei Versuchen 53,54⁰/₁₀₀ bzw. 52,31⁰/₁₀₀ SO₂ im Licht.

Die sofort darauf untersuchten nur 5 ccm betragenden Lösungen mit Eosin 1 : 200 000 ergaben ein Minus von 57,48⁰/₁₀₀ bzw. 58,93⁰/₁₀₀ SO₂ im Licht.

10 ccm-Lösungen, die mit Methylenblau 1 : 200 000 versehen waren, ergaben nach 7stündiger Belichtung ein Minus von 45,25⁰/₁₀₀ bzw. 43,12⁰/₁₀₀ SO₂ im Licht.

Kontrolllösungen ohne Farbstoffzusatz ergaben im Licht ein Minus von 13,54⁰/₁₀₀ bzw. 14,90⁰/₁₀₀ SO₂.

Auch im Dunkeln war selbstverständlich eine Oxydation des Sulfit's während der 6—8 Stunden eingetreten; sie betrug, gemessen am Anfangstiter vor Beginn der Versuche:

in den 10 ccm-Eosinlösungen	1 : 10 000 : 17,5 ⁰ / ₁₀₀ SO ₂
„ „ 10 ccm- „	1 : 200 000 : 13,84 ⁰ / ₁₀₀ SO ₂
„ „ 5 ccm- „	1 : 200 000 : 27,75 ⁰ / ₁₀₀ SO ₂
„ „ 10 ccm-Methylenblaulösungen	1 : 200 000 : 8,15 ⁰ / ₁₀₀ SO ₂
ohne Farbstoff	: 7,82 ⁰ / ₁₀₀ SO ₂

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß Na₂SO₃ von fluoreszierenden Farbstoffen im Licht weitgehend oxydiert wird.

Zu den Methylenblauversuchen ist zu bemerken, daß die verdunkelten Lösungen infolge Bildung der Leukobase ausgebleicht waren; nach Beendigung der Titration kehrte die blaue Farbe wieder. Die belichteten Lösungen wurden nicht entfärbt, nahmen aber eine stahlblaue Farbe an; jedoch geht aus den Versuchen hervor, daß der Farbstoff dadurch seine oxydierende Eigenschaft nicht eingebüßt hat.

Die Tatsache, daß auch die farbstofffreien Sulfitlösungen im Lichte rascher oxydiert werden als im Dunkeln, findet wohl ihre Erklärung in den Mitteilungen von Kernbaum¹ und

¹) Kernbaum. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 149, 1909. II, 273.

H. Thiele¹, daß Wasser durch ultraviolettes Licht z. T. in H_2O_2 und H_2 (Thiele) umgewandelt wird.

Eine Besprechung erfordert noch die Tatsache, daß auch in den verdunkelten Eosin-Sulfit-Lösungen eine stärkere SO_2 -Abnahme zu verzeichnen war als in den eosinfreien Lösungen. Dies muß wohl größtenteils auf die Belichtung zurückgeführt werden, der die Lösungen beim Ansetzen und beim Titrieren am Ende des Versuchs ausgesetzt waren, wenn auch diese Manipulationen im diffusen Tageslicht mit tunlichster Beschleunigung vorgenommen wurden; eine Nachwirkung vorbelichteten Eosins, wie sie Ledoux-Lebard² an Paramaecien studierte, ist ausgeschlossen, da die Eoisinstammlösung dauernd im Dunkeln gehalten wurde.

Entsprechend schwächer war die photochemische Oxydation bei Einwirkung des diffusen Lichts an einem sehr trüben Tag: Eosin 1 : 10000 bewirkte in 5 Stunden eine Oxydation von 16,2% SO_2 , bezogen auf die in der Dunkelkontrolle nach dieser Zeit noch vorhandene SO_2 -Menge. Fluoreszein 1 : 20000 bewirkte ein Minus von 16,5% SO_2 .

Der Einfluß des Luftsauerstoffs ergibt sich deutlich aus einem Versuch, in dem 20 ccm einer Lösung von 1% $\text{Na}_2\text{SO}_3 \cdot 7 \text{H}_2\text{O} + \text{Eosin 1 : 200000}$ der direkten Sonne in flachen Schalen ausgesetzt wurden, so daß die Flüssigkeitshöhe 0,5 ccm betrug. Nach 4 Stunden war überhaupt kein SO_2 mehr nachweisbar, während im Kontrollversuch ohne Licht in dieser Zeit 75,15% SO_2 oxydiert worden waren.

Der Einfluß der Sulfitkonzentration auf die photochemische Eosinwirkung ist ziemlich bedeutend. So war in Versuchen mit Fluoreszein 1 : 20000 in einer 1proz. $\text{Na}_2\text{SO}_3 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ -Lösung nach 5 Stunden 27,41% SO_2 oxydiert worden, während in einer 0,5proz. Lösung bei denselben Lichtverhältnissen in dieser Zeit 16,31% SO_2 verschwunden waren. Die Sulfitkonzentration wurde niedrig gewählt, da diese Konzentrationen für später zu besprechende Versuche von Belang sind.

Bei diesen Oxydationen entsteht natürlich Na_2SO_4 ; bei Versetzen der Versuchslösungen mit BaCl_2 und HCl läßt sich ohne

²) Thiele, H. Ber. chem. Ges. 40, 1907. 4914.

¹) Ledoux-Lebard. Ann. Inst. Pasteur. 16, 1902. 586.

weiteres erkennen, daß um so mehr Sulfat vorhanden ist, je länger oder je stärker die Lösungen belichtet wurden.

Zu erwägen ist noch, ob nicht das Verschwinden des Sulfits zum Teil auf eine Sulfurierung der Farbstoffe am Methankohlenstoff zurückzuführen ist, wie es Hantzsch und Osswald¹ z. B. für Brillantgrün und Fuchsin beschrieben haben. Jedoch wurden diese Verbindungen von den Verf. beim Behandeln der Farbstoffe mit Schwefeldioxyd erhalten und stellen farblose, leicht in den ursprünglichen Farbstoff übergehende Substanzen dar. Die in Gegenwart von Na_2SO_3 belichteten Eosinlösungen blaßten dagegen nur in schwachen Konzentrationen (1 : 200 000 z. B.) etwas aus, wobei aber die Fluoreszenzhelligkeit zunahm. Es konnte also die Abnahme des Natriumsulfits nur zum kleinsten Teil auf einer Bindung eines Mols Sulfit an 1 Mol Farbstoff beruhen. Außerdem ergibt die stöchiometrische Berechnung, daß unter Zugrundelegung einer Versuchslösung mit 0,01% Eosin (1 : 10 000) und 1% $\text{Na}_2\text{SO}_3 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ (\equiv 0,43% Na_2SO_3 titriert) auf 1 Mol Eosinnatrium 237,3 Mol Na_2SO_3 kommen; es ist also schon bei der höchsten der in den Versuchen angewandten Eosinkonzentrationen das Sulfit in bedeutendem Überschuß vorhanden.

Aus Gründen, die später ersichtlich werden, mußte auch noch festgestellt werden, ob eine Eosinlösung, nachdem sie in Gegenwart von Sulfit dem Licht ausgesetzt war, ihre sauerstoffübertragende Eigenschaft noch bewahrt hat. Zu dem Zweck wurde eine Eosinlösung 1 : 10 000 zusammen mit zirka 1% $\text{Na}_2\text{SO}_3 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ so lange (6 Stunden) dem direkten Sonnenlicht in flachen Schalen ausgesetzt, bis die Sulfitreaktion mit Jod negativ war; am ändern Tag wurde sie mit einer gleichen Menge frischer 2proz. Sulfitlösung versetzt, so daß sie jetzt Eosin 1 : 20 000 und zirka 1% $\text{Na}_2\text{SO}_3 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ enthielt. Gleichzeitig wurde eine frische Eosin-Sulfit-Lösung derselben Konzentration angesetzt, worauf beide Lösungen in gleichen Teilen sowohl direkt besonnt als auch verdunkelt wurden. Nach 2¹/₂-stündiger Besonnung war in den Lösungen mit dem vorbehandelten Eosin 28,04% SO_2 auf photochemischem Wege verschwunden, während in den frischen Kontrollösungen die Verminderung ungefähr denselben Betrag, nämlich 30,02%, erreichte.

¹) Ber. chem. Ges. 33, 1900. I, 278.

Hieraus ergibt sich, daß durch die Einwirkung von Na_2SO_3 im Licht die lichtkatalysatorische Eigenschaft des Eosins, gemessen an der Sulfitoxydation, sich nicht verändert hatte.

Es ist im Gegenteil zu betonen, daß Na_2SO_3 eine schützende Wirkung auf belichtetes Eosin ausübt. Wurde nämlich eine Eosinlösung 1:10 000 dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, so bleichte sie im Laufe von 6 Stunden stark aus, während eine gleiche, mit 0,2 % oder mehr Na_2SO_3 versetzte Lösung ihre Farbe in dieser Zeit im Lichte beibehielt. Dabei ist zu bemerken, daß gelöstes Na_2SO_3 schwach alkalisch reagiert und durch Alkali $\frac{1}{200}n$ die Bleichung fluoreszierender Farbstoffe im Licht beschleunigt wird (Dax¹). Die Hemmung der Bleichung durch das reduzierende Na_2SO_3 steht in Übereinstimmung mit dem Befund von Gros², der feststellte, daß die Lichtempfindlichkeit des Fluoreszeins usw. auf Oxydation beruht, die durch den Farbstoff selbst katalytisch beschleunigt wird.

Dies ist auch der Grund, warum bei der Prüfung des Eosins auf Erhaltung der photodynamischen Wirksamkeit in Gegenwart von Sulfit die Belichtung nur so lange einwirken durfte, bis das Sulfit verschwunden war. Denn bei längerem Belichten tritt auch hier eine Ausbleichung und gleichzeitige Abnahme der lichtkatalysatorischen Eigenschaft ein, die eben auf das Verschwinden des Sulfits zurückzuführen ist.

Diese Verhältnisse mußten etwas ausführlicher geschildert werden, da sie als Grundlage für eine Reihe der im folgenden zu beschreibenden Versuche dienten.

2. Versuche mit Chromogenen.

Es wurde nun versucht, mit Hilfe des Natriumsulfits hemmend in die lichtkatalytische Oxydation der Chromogene durch fluoreszierende Stoffe einzugreifen. Dies gelang einwandfrei bei dem Vicia-Chromogen, weniger deutlich mit Chromogen der Aloe soccotrina, da dieses sehr empfindlich gegen Alkali ist und die Alkaleszenz verdünnter Na_2SO_3 -Lösungen genügt, um einen

¹) Dax. Deutsch. Arch. f. kl. Med. 87, 1906. 365.

²) Gros. Zeitschr. f. physik. Chemie. 37, 1901. 157.

sofortigen, mit der Zeit zunehmenden Umschlag in braun hervorzurufen, der wohl ebenfalls auf Oxydation beruht.

Die folgenden Angaben der Sulfitkonzentration beziehen sich auf den Gehalt an Na_2SO_3 , der titrimetrisch in den stets frisch bereiteten Stammlösungen bestimmt wurde; das von Merck frisch bezogene $\text{Na}_2\text{SO}_3 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ enthielt durchschnittlich 43 % Na_2SO_3 .

Es ergab sich, daß die Oxydation des Chromogens durch Eosin 1:10000 während 5stündiger Belichtung gehemmt wurde, wenn Na_2SO_3 in Mengen bis herab zu 0,10 % zugesetzt worden war; erst nach 5 Stunden setzte eine Umwandlung des Chromogens zum Farbstoff ein. Die analogen Dunkelkontrollen blieben über 18 Stunden farblos.

Dieselben Resultate wurden mit den übrigen untersuchten fluoreszierenden Stoffen erhalten.

Bevor nähere Angaben über die quantitativen Beziehungen gemacht werden, sollen Versuche mitgeteilt werden, aus denen hervorgeht, daß die beobachtete Sulfitwirkung nur durch die reduzierende Eigenschaft des Sulfits erklärt werden kann.

Als andere Erklärungsmöglichkeit kommt z. B. in Betracht, daß die Elektrolyteigenschaft des Sulfits eine Hemmung der lichtkatalytischen Fähigkeit der fluoreszierenden Farbstoffe gegenüber den Chromogenen bedingt. Es wurde daher eine Reihe anorganischer Salze der Alkali- und Erdalkaligruppe in dieser Hinsicht geprüft und zwar in Konzentrationen, die den angewandten Sulfitmengen äquimolekular waren, wie auch in höheren und niedrigeren Konzentrationen. Angewandt wurden: NaNO_3 , NaCl , Na_2SO_4 , K_2SO_4 , KClO_3 , NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, $(\text{NH}_4)\text{NO}_3$, CaSO_4 , MgSO_4 .

Keine dieser Substanzen vermochte die katalytische O-Übertragung des Eosins, Fluoreszeins usw. auf die Chromogene zu hemmen und zwar war die Oxydationsgeschwindigkeit in diesen Versuchen dieselbe wie bei den salzfreien Kontrollportionen.

Ebensowenig ist die Hemmung der Chromogenoxydation der Alkaleszenz der Sulfitlösung zuzuschreiben: Salze wie Na_2CO_3 , NaHCO_3 , Natriumazetat, Kalziumazetat bewirkten sogar eine leichte Beschleunigung der Oxydation, wie ja allgemein die Oxydation der Chromogene durch Alkali befördert wird.

Wohl aber war eine Hemmung der Chromogenoxydation mit Salzen zu erzielen, die wie das Natriumsulfit reduzierend wirken können, so z. B. mit K_2SO_3 , $Na_2S_2O_4$ (Natriumhydrosulfit), Na_2AsO_3 ; ohne Wirkung waren dagegen: $NaNO_2$, $Ca(NO_2)_2$ ferner Glukose, Laevulose.

Soweit also das System Sulfit + fluoreszierender Farbstoff in Betracht kommt, ist eine andere, als auf der Reduzierbarkeit beruhende Wirkung des Sulfits ausgeschlossen. Es mußte jedoch noch nachgewiesen werden, daß im System Sulfit-Chromogen am Chromogen selbst keine Veränderungen vor sich gehen, die eine Farbstoffbildung aus anderem Grunde, als er in der Sauerstoffabfangung gegeben ist, unmöglich machen.

Zu diesem Zweck wurde der farblose Vicia-Extrakt mit 0,5% Na_2SO_3 versetzt und durch die Lösung ein Luftstrom durchgeleitet, um das Sulfit allmählich zu oxydieren. Nach zirka 16 stündigem Durchströmen war eine deutliche Verdunkelung der Lösung zu konstatieren, die weiterhin in tiefes Schwarz überging.

Hieraus folgt, daß das Chromogen durch Na_2SO_3 nicht zerstört wird.

Es fragt sich nun, wie die Wirkung des Sulfits auf das System belichtetes Eosin + Chromogen im näheren aufzufassen ist. Entweder fängt das Sulfit den aktivierten Sauerstoff des Lichtkatalysators direkt ab oder aber wird das Chromogen zunächst oxydiert und durch das Sulfit sofort wieder reduziert. Tatsache ist, das schwarze Vicia-Extrakte sich durch Sulfit stark aufhellen lassen und daß bei der Belichtung des Systems Eosin-Sulfit-Chromogen häufig an der Oberfläche eine braune Zone entsteht, die beim Schütteln wieder verschwindet. Dies ließe darauf schließen, daß das Chromogen in die Reaktion mit einbezogen wird, wenn nicht die Möglichkeit vorläge, daß in den oberen Schichten das Sulfit sehr rasch wegoxydiert wird und das dort vorhandene Chromogen nun der Eosinwirkung schutzlos ausgesetzt ist.

Eine Entscheidung dieser Frage konnte durch Ermittlung der quantitativen Beziehungen zwischen den drei Komponenten getroffen werden:

40 g frische Viciablätter wurden mit 100 ccm Wasser zerrieben; ein Teil des Filtrats wurde direkt in Mengen von je 4 ccm in Reagenzgläser gefüllt (Reihe I), während ein anderer Teil zuvor auf das 10fache mit Wasser verdünnt wurde (Reihe II). Hierauf wurden die einzelnen Portionen unter Gleichhaltung des Volums mit Eosin 1:100 000 und Na_2SO_3 in verschiedenen Mengen versetzt; die Sulfitkonzentration bewegte sich in der absteigenden Reihe: 1,72 %, 0,86 %, 0,43 % usw. bezogen auf wasserfreies Na_2SO_3 .

Nach $3\frac{1}{2}$ stündiger Belichtung im diffusen Südlicht lag das Sulfitminimum, das eben noch Hemmung der Farbstoffbildung bewirkte, in beiden Reihen gleichmäßig bei 0,10 %, während nach 5 stündiger Belichtung, wieder gleichmäßig in beiden Reihen die mit 0,10 % Na_2SO_3 beschickten Lösungen leicht tintig gefärbt waren und das Sulfitminimum auf die anfänglich 0,21 % Na_2SO_3 enthaltenden Lösungen heraufgerückt war. Die mit geringeren Sulfitmengen versehenen Lösungen waren um so stärker geschwärzt, je weniger sie Sulfit enthielten; selbst in den 0,006 % Na_2SO_3 enthaltenden Lösungen war noch eine Hemmung der Oxydationsgeschwindigkeit gegenüber Sulfitfreien Kontrollösungen zu bemerken.

Hieraus folgt, daß das wirksame Sulfitminimum von der vorhandenen Chromogenmenge unabhängig ist und infolgedessen das Chromogen bei Sulfitgegenwart an der photochemischen Reaktion sich nicht beteiligt, d. h. das Sulfit fängt den aktivierten Sauerstoff des Lichtkatalysators direkt ab.

Andererseits ist aber auch das wirksame Sulfitminimum von den Eosinkonzentrationen bei konstanter Chromogenmenge in weitem Maß unabhängig, wie sich auch schon bei den S. 289ff beschriebenen titrimetrischen Bestimmungen mit Eosinkonzentrationen in 20facher Verschiedenheit ergab. Wurden gleiche Chromogenmengen mit verschiedenen Sulfitmengen und Eosin 1:2000, 1:100 000 oder 1:500 000 versetzt, so lag das hemmende Sulfitminimum nach 5 stündiger Belichtung im schwachen diffusen Südlicht in allen 3 Eosinreihen bei 0,10 % Na_2SO_3 . Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Erhöhung der Oxydationsgeschwindigkeit, die durch eine größere Eosinmenge an

sich bedingt sein könnte, durch die geringere Durchleuchtung der stärker gefärbten Lösungen kompensiert wird.

Nicht unerwähnt bleiben soll die Tatsache, daß Sulfit keineswegs immer reduzierend im eigentlichen Sinne wirkt, sondern als Sauerstoffaktivator auftreten kann; so kann Indol durch Sulfat in Gegenwart von Luftsauerstoff zur Indigo oxydiert werden (vgl. Engler und Weissberg¹⁾).

C. Modellversuche mit H_2O_2 .

Wenn die Wirkung der belichteten fluoreszierenden Stoffe auf die Chromogene tatsächlich auf einer Sauerstoffaktivierung beruht und hierbei die Annahme einer Farbstoffperoxydbildung die nächstliegende ist, so muß sich mit dem System $H_2O_2 + Na_2SO_3$ eine ähnliche Wirkung erzielen lassen. Keinesfalls ist jedoch diese Reaktion identisch mit der Wirkung fluoreszierender Stoffe, da sich in Eosinlösungen auch nach mehrstündiger Belichtung in direkter Sonne mit der für H_2O_2 spezifischen Chromsäure-Äther-Reaktion kein H_2O_2 nachweisen läßt und schon früher betont wurde, daß eine belichtete Eosinlösung stärker oxydierend wirkt als H_2O_2 .

Die Viciaextrakte lassen sich nun tatsächlich, ohne Zusatz eines O-Überträgers durch H_2O_2 zu Farbstoff oxydieren, wenn bestimmte Konzentrationen eingehalten werden. (Über die von Pfeffer [l. c.] bei Vicia mit H_2O_2 erzielte vitale Oxydation wird später zu sprechen sein.)

Die H_2O_2 -Lösungen wurden aus Perhydrol (Merck) hergestellt und nach Neutralisation austitriert; die folgenden Angaben beziehen sich auf Gewichtsprozente.

H_2O_2 -Konzentrationen von 0,06⁰/₁₀ abwärts bewirkten in den Chromogenextrakten sehr rasch eine Bräunung, die sich im Lauf einiger Stunden über Dunkelbraun in Schwarz umwandelte. Hierbei war ein Konzentrationsoptimum vorhanden, das sich aus der Tatsache erklärt, daß höhere H_2O_2 -Konzentrationen überhaupt keine Farbstoffbildung bewirken, sondern offenbar stärker in die Chromogenstruktur eingreifen. Wurden z. B. gleiche Chromogenmengen mit H_2O_2 in der Konzentrationsreihe 0,06⁰/₁₀,

¹⁾ Engler und Weissberg, Kritische Studien über die Vorgänge der Autoxydation. Braunschweig. 1904. S. 59.

0,03% usw. versetzt, so lag das Maximum der Bräunung nach 60 Minuten bei 0,007% H_2O_2 , während es nach 2 Stunden bei 0,015% lag, d. h. in dem Maß, in dem überschüssiges H_2O_2 verschwand, rückte das Konzentrationsoptimum scheinbar aufwärts. Daß in den höheren H_2O_2 -Konzentrationen eine Reaktion stattfindet, geht aus der Bildung von Gasblasen hervor, die genau bis zu dem Punkt vor sich geht, in dem Farbstoff auftritt; die Oxydation zum Farbstoff erfolgt ohne Gasbildung. Die Gasentwicklung ist also nicht generell einem etwaigen Katalasegehalt des Extrakts zuzuschreiben, sondern muß durch einen nicht zur Farbstoffbildung führenden Eingriff des H_2O_2 in das Chromogen bedingt sein. Damit stehen die Untersuchungen von Rona und Riesser¹ an Hippomelanin (gewonnen aus einem melanotischen Sarkom des Pferdes) in Einklang: mit 3proz. H_2O_2 konnten die Verf. diesen dem Vicia-Melanin nahestehenden Farbstoff entfärben und als Spaltprodukte u. a. Guanidin und Oxalsäure nachweisen.

Auf dieser Grundlage wurden nun Versuche mit $H_2O_2 + Na_2SO_3$ vorgenommen, um einen Vergleichsmaßstab für die Wirkung belichteter Farbstoffe in Sulfitgegenwert zu gewinnen.

Auch hier zeigte es sich, daß Sulfit die Chromogenoxydation durch H_2O_2 hemmt und daß die quantitativen Beziehungen zwischen H_2O_2 und Na_2SO_3 unabhängig von der Chromogenmenge sind. Die Reihenversuche ergaben u. a., daß die Chromogenoxydation durch 0,4% Na_2SO_3 im Minimum während 3 Stunden gehemmt wird, wenn der H_2O_2 -Gehalt bei 0,015% lag, gleichviel wie hoch der Chromogengehalt war. Daß die Sulfitmenge, die eben hemmend wirkt, größer ist als bei den Eosinversuchen trotz der stärkeren Oxydationskraft der Farbstoffperoxyde, liegt wohl daran, daß die Farbstoffperoxydbildung erst während der Belichtung auftritt, während das H_2O_2 gleich in größerer Menge vorhanden ist. Infolgedessen war hier natürlich, im Gegensatz zu den Eosinversuchen, auch eine Abhängigkeit des hemmend wirkenden Sulfitminimums von der H_2O_2 -Konzentration zu konstatieren.

Ein weiterer Beweis für die Ähnlichkeit der Wirkung be-

¹) Rona und Riesser. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 57, 1908. 143. 61, 1909. 12. 109, 1920. 16.

lichteter fluoreszierender Farbstoffe und der H_2O_2 -Wirkung ist darin gegeben, daß sich ihr Einfluß auf das Chromogen in einer und derselben Lösung addiert. Dies besagt, daß in dem System $H_2O_2 +$ belichtetes Eosin usw. nicht 2 Oxydationsmittel gegeben sind, die sich nach dem Schema $H_2O_2 + KMnO_4$ gegenseitig reduzieren, sondern daß beide gleichen chemischen Charakter besitzen.

In diesem Zusammenhang mag darauf hingewiesen sein, daß das Verhalten der fluoreszierenden Farbstoffe stark an das des Terpentins erinnert. Dieses ist ebenfalls ein starker O-Aktivator, dessen oxydierende Wirkung im Licht verstärkt wird. Engler und Weissberg (l. c. S. 72f.) nahmen hierbei die Bildung eines Peroxyds an, das mit H_2O_2 nicht identisch ist. Für den vorliegenden Fall wesentlich ist nun die Tatsache, daß sich nach Zusatz ganz geringer H_2O_2 -Mengen zu aktiviertem Terpentins das H_2O_2 mit der Chromsäure-Äther-Reaktion nachweisen läßt und also keine Reaktion mit dem aktivierten Terpentins eingeht.

Eine weitere Analogie zwischen belichteten fluoreszierenden Stoffen und H_2O_2 ist darin gegeben, daß das erste Stadium der Oxydation des Viciaextraktes bei beiden Agentien in einer Bräunung besteht; wurde dagegen ein Extrakt ohne jeden Zusatz Licht und Luft ausgesetzt, so konnte niemals eine Bräunung als erstes Oxydationsstadium festgestellt werden: Die erste Veränderung bestand immer in einer grautintigen Verfärbung, die allmählich in Schwarz überging. Es sind also offenbar, gemäß der schon früher gemachten Angabe, zwei Chromogene vorhanden, von denen das eine nur durch aktivierten, peroxydischen Sauerstoff, und damit auch von belichteten fluoreszierenden Farbstoffen, oxydiert wird.

D. Beschleunigung der photochemischen Wirkung fluoreszierender Stoffe durch Sauerstoffüberträger.

Bekanntlich kann eine Reihe von Substanzen, die in verschiedenen Oxydationsstufen auftreten, in Gegenwart von Peroxyden als Sauerstoffüberträger wirksam werden; hierher gehören z. B. Fe-, Mn- und andere Salze der Schwermetalle.

Wenn nun die photochemische Wirkung der fluoreszierenden Stoffe sich auf die Tätigkeit eines Peroxyds zurückführen läßt, so muß diese durch O-Überträger im System fluoreszierender Stoff + Chromogen beschleunigt werden können, vorausgesetzt, daß dies im System H_2O_2 + Chromogen der Fall ist. Für die Aloine ist schon lange bekannt, daß ihre Oxydation zu rotem Farbstoff durch H_2O_2 nur bei Gegenwart eines O-Überträgers ($CuSO_4$) glatt vor sich geht, eine Reaktion, auf der ja ein empfindlicher Nachweis sowohl von Aloinen als auch von H_2O_2 , besser wohl von Peroxyden überhaupt, beruht.

Für eine Übertragung dieser Voraussetzung auf die Reaktion im System: belichteter fluoreszierender Farbstoff + Chromogen ist natürlich Bedingung, daß keine dieser beiden Komponenten mit dem Sauerstoffüberträger in einer nicht auf Oxydation oder Reduktion beruhenden Weise reagiert. Unter diesem Gesichtspunkt wurden Versuche mit $FeSO_4$, $MnSO_4$, $CuSO_4$, Cu-Alkalitartarat und Uranylazetat unternommen und zwar mit und ohne Neutralisation der z. T. sauer oder alkalisch reagierenden Salze.

Die besten Resultate wurden mit $MnSO_4$ erhalten: Je 4 ccm eines Viciaextraktes wurden mit Eosin 1:10000 versetzt und zu einem Teil der Portionen 0,25% $MnSO_4$ hinzugefügt. Bei Bestrahlung im direkten Sonnenlicht war gleich beim Beginn ein deutlicher Unterschied zwischen den Mn-freien und den Mn-haltigen Portionen zu erkennen; nach 60-sekundenlanger Bestrahlung waren die Mn-haltigen Lösungen ziemlich stark braun gefärbt, während die Mn-freien sich lichtbraun verfärbt hatten; nach einer $\frac{1}{2}$ Stunde waren die Mn-haltigen Lösungen dunkelbraun, die Mn-freien hellbraun. Auch die späterhin eintretende Schwärzung und das Ausfallen des Farbstoffes in schwarzen Flecken vollzog sich in den Mn-haltigen Lösungen wesentlich rascher als in den Mn-freien.

Diese Oxydationsbeschleunigung durch Mn kommt nicht durch einfache Summation der Wirkung belichteten Eosins und einer Mn-Wirkung zustande, da eosinfreie, nur 0,25% $MnSO_4$ enthaltende Chromogenlösungen, derselben Lichtstärke 2 Stunden lang ausgesetzt, nur leicht tintig und vor allem nicht braun verfärbt waren. (Über das Verhalten des $MnSO_4$ als Lichtkatalysator siehe später.) Kontrollportionen mit Eosin + $MnSO_4$

im Dunkeln blieben während 2 Stunden vollkommen farblos und zeigten, wenn sie hierauf in direktes Sonnenlicht verbracht wurden, sofort dieselben Erscheinungen, wie sie im Hauptversuch aufgetreten waren.

Mit Cu-Salzen, FeSO_4 , Uranylacetat wurde keine oder nur eine geringe Beschleunigung der photochemischen Eosinwirkung erhalten.

Ebenso verliefen die Versuche mit dem Chromogen von Aloe Soccotrina: 4 ccm einer Lösung, versetzt mit 0,12% MnSO_4 und Eosin 1:20000 wurden unmittelbar nach der Besonnung rot und zwar um das Vielfache stärker als eine Mn-freie Eosin-Chromogenkontrollportion; nach 5 Minuten war die Mn-haltige Lösung dunkelrot, die Kontrolle hellrot. Wurde derselbe Versuch im Dunkeln angestellt, so war nach 3 Stunden noch keine Spur einer Rötung wahrzunehmen. Auch hier liegt keine Addition der Eosinwirkung und einer Mn-Wirkung vor, da eosinfreie Chromogenlösungen, mit MnSO_4 versetzt, sich erst nach 2 Stunden im Sonnenlicht blaßrot färbten.

Cu-Salze bewirkten auch hier nur eine geringe Beschleunigung, die immerhin etwas stärker war als bei dem Vicia-Chromogen. In Anbetracht der großen Wirksamkeit des Cu im System Aloe-Chromogen + H_2O_2 muß dies auf irgendeiner Alteration des fluoreszierenden Farbstoffes beruhen. Umgekehrt ist MnSO_4 im System Aloe-Chromogen + H_2O_2 nicht als O-Überträger geeignet: eine mit 0,12% H_2O_2 + 0,25% MnSO_4 versetzte Lösung rötete sich innerhalb einer Stunde nur wenig, obwohl sich in demselben Blattextrakt mit CuSO_4 + H_2O_2 die Rotfärbung sehr rasch erzielen ließ.

Wenn sich also auch in der Eignung der verschiedenen O-Überträger Unterschiede zwischen den Systemen: belichtetes Eosin-Chromogen und H_2O_2 -Chromogen, ergeben, so bleibt davon doch die Tatsache unberührt, daß die katalytische Lichtwirkung der fluoreszierenden Farbstoffe sich durch einen Sauerstoffüberträger deutlich beschleunigen läßt und auch hierin ein Beweis für eine Peroxydwirkung in den belichteten Eosinlösungen gegeben ist. Diesen O-Überträgern kommt eben nach Art der eigentlichen Fermente eine Spezifität zu.

Diese Analogie mit den Fermenten läßt sich unter Einbeziehung des fluoreszierenden Stoffes noch ein Stück weiter führen: Bekanntlich halten Bach und Chodat¹ die Oxydasen für Gemische von Peroxydasen mit einem Stoff, der an der Luft Peroxyde bildet und von ihnen Oxygenase genannt wird; die Peroxydase beschleunigt nun die O-Übertragung von dem Peroxyd auf den zu oxydierenden Körper. Diese Theorie ist nach Oppenheimer² für die Gruppe der Phenolasen so gut wie sichergestellt, für einige andere Oxydationsfermente wahrscheinlich. Wie folgendes Schema zeigt, läßt sich das System: belichtetes Eosin-MnSO₄ sehr gut der Theorie von Bach und Chodat einordnen, mit der Besonderheit, daß die Peroxydbildung aus der Oxygenase mit Hilfe der Strahlungsenergie des Lichtes erfolgt:

Licht

I. Eosin — Eosinperoxyd — MnSO₄ —
 Oxygenase — Peroxyd — Peroxydase —

II. Eosin + MnSO₄ = Oxydase.

Hiermit soll selbstverständlich nichts über die Fermentnatur im allgemeinen präjudiziert werden, wenn ja auch gerade das Vorkommen von Mn im Organismus schon häufig Anlaß zu Untersuchungen über die Fermentnatur gegeben hat (z. B. Bertrand³).

Eine Peroxydasenmitwirkung scheint übrigens in den Vicia-extrakten von vornherein gegeben zu sein. Wurde nämlich der Extrakt vor der Eosinzugabe und der Belichtung einige Minuten bei 100° gehalten, so war die photochemische Oxydation merklich verzögert, ging aber in fast normaler Geschwindigkeit vor sich, wenn einige Tropfen unerhitzten Saftes zugegeben wurden. In den Versuchen mit MnSO₄ superponiert sich also offenbar das kräftiger wirkende Mn-Salz dem genuinen Oxydationsferment.

¹) Bach und Chodat. Ber. chem. Ges. **34**, **35**, **36**, 1902—1904.

²) Oppenheimer, Fermente. Leipzig. 1913. II, S. 770.

³) Bertrand. Compt. Rend. Acad. sc. Paris. **124**, 1897. 1032, 1355.

II. Kapitel.

Die Beeinflußbarkeit der photodynamischen Wirkung auf das lebende Protoplasma durch reduzierende Mittel und Sauerstoffüberträger.

Die im I. Kapitel dargestellten Untersuchungen dienten als Grundlage für die am lebenden Protoplasma auszuführenden Versuche. Die Schädlichkeit belichteter fluoreszierender Farbstoffe auf die Zelle kann natürlich nicht unmittelbar auf die Störung eines bestimmten Stoffwechselprozesses zurückgeführt werden. Was sich bei der photodynamischen Wirkung auf lebendes Protoplasma feststellen läßt, ist entweder die vollkommene Abtötung oder ein Eingriff in Teilprozesse, die selbst sehr komplexer Natur sind, wie z. B. Beschleunigung und Sistierung der Plasmaströmung (Gicklhorn, l. c.), Auftreten phobophototaktischer Reizbarkeit (Metzner, l. c.), Erhöhung des Muskeltonus (Adler, l. c.) usw. Bei der früher schon betonten Wichtigkeit der Atmungschromogene scheint es daher gerechtfertigt, die im vorigen Kapitel erhobenen Befunde mit der photodynamischen Wirkung auf die lebende Zelle in Beziehung zu setzen, um einen gewissen Anhaltspunkt für den Chemismus dieses Prozesses zu gewinnen. Natürlich stellen die Atmungschromogene nicht einen integrierenden Bestandteil des Protoplasmas dar, jedoch haben sie Anteil an den in allen Zellen vor sich gehenden Oxydations- und Reduktionsprozessen, die mit dem Betriebsstoffwechsel verknüpft sind, so daß aus dem Spezialfall der Beziehung zwischen fluoreszierenden Farbstoffen und Atmungschromogenen wohl der Schluß gezogen werden darf, daß auch andere, nicht den Chromogen angehörige Oxydationszwischenprodukte des Betriebsstoffwechsels durch photodynamisch wirkende Substanzen an ihrer lebenserhaltenden Funktion gehindert werden. Hier wäre z. B. an die Cannizarosche Umlagerung oder andere gekoppelte Oxydations-Reduktionsvorgänge zu denken, wie sie sich nach den Untersuchungen Neubergs¹ bei der alkoholischen Gärung abspielen.

Die nunmehr zu behandelnde Aufgabe geht also auf die Frage hinaus: kann mit den Mitteln, die auf Grund ihrer Sauerstoffavidität die Wirkung belichteter fluoreszierender Substanzen auf Atmungschromogene hemmen, auch eine Sistierung der

¹) Vgl. z. B. Neuberg. Zeitschr. f. Bot. **11**, 1919. 180.

photodynamischen Wirksamkeit auf lebende Zellen allgemein erreicht werden und läßt sich durch O-Überträger der entgegengesetzte Erfolg erzielen?

Beides ließ sich durch Anwendung von Na_2SO_3 auf der einen und von MnSO_4 auf der anderen Seite verwirklichen, so daß also im Verhalten der lebenden Zelle gegen photodynamisch wirksame Stoffe eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Verhalten von Zellprodukten, den Atmungschromogenen, besteht.

A. Versuche mit Paramäzieren.

1. Die Hemmung der photodynamischen Wirkung durch Na_2SO_3 .

Sacharoff und Sachs (l. c.) haben festgestellt, daß die in belichteten Erythrosinlösungen eintretende Hämolyse von Kaninchenerythrozyten durch Na_2SO_3 gehemmt wird. Auf andere Zellen wurden derartige Versuche bis jetzt nicht ausgedehnt, auch fehlt bei den Verff. der Nachweis, daß diese Hemmung tatsächlich auf die reduzierende Wirkung des Sulfits zurückgeführt werden muß.

Zunächst wurden nun die für photodynamische Untersuchungen geeignetsten Organismen, die Paramäzieren, untersucht. Die in Heuinfus gezüchteten, verschiedenen Stämme von *Paramecium caudatum* erwiesen sich als photodynamisch sehr empfindlich, so daß eine Eosinlösung 1 : 10000 im Sonnenlicht eine Abtötung in wenigen Minuten bewirkte, während die Tiere in dieser Lösung bei Verdunkelung 24 Stunden und länger unter Beibehaltung der normalen Beweglichkeit am Leben blieben.

Bemerkenswerter Weise können die Paramäzieren, wie offenbar das lebende Protoplasma überhaupt, ziemlich beträchtliche Mengen von Na_2SO_3 ertragen, was um so auffälliger ist, als Na_2SO_3 -Lösungen gegen Lakmus deutlich alkalisch reagieren. Angaben hierüber sind wenig vorhanden (vgl. Czapek, Biochemie. 1913. I, 192). Neuberg und Reinfurth¹ konnten eine gute Hefegärung in Gegenwart von zirka 7% Na_2SO_3 (wasserfreies Salz) aufrecht erhalten, wobei allerdings das Sulfit erst im Verlauf der Gärung zugesetzt wurde und eine teilweise Bindung an Gärungsaldehyd erfuhr.

¹) Neuberg und Reinfurth. Biochem. Zeitschr. 89, 1918. 365.

Die folgenden Angaben über die angewandte, titrimetrisch bestimmte Sulfitkonzentration beziehen sich auf die wasserfreie Verbindung.

In einer 4 ccm betragenden Lösung mit 0,21% Na_2SO_3 blieben die Paramäzieren im Licht wie im Dunkeln über 2 Tage am Leben, wobei natürlich die allmähliche Oxydation des Sulfits zu Sulfat zu berücksichtigen ist; eine 0,4 proz. Sulfitlösung wirkte nach 10 stündiger Einwirkung schädigend.

Bemerkenswert und für die Gegenwart von Sulfit direkt beweisend ist die Ansammlung der Tiere in einer scharf begrenzten Zone unter der Oberfläche, ohne daß ihre Beweglichkeit verringert ist. Es kann dies nur auf Mangel an Sauerstoff in den tieferen Schichten zurückzuführen sein — verursacht durch die sauerstoffabfangende Wirkung des Sulfits — und nicht auf der den Paramäzieren eigenen negativen Geotaxis beruhen, da in sulfitfreien Flüssigkeiten von derselben Höhe nie eine Zonenbildung, sondern meist diffuse Verteilung, seltener ein Niedersinken auf den Boden beobachtet wurde.

Es zeigte sich nun, daß ein Sulfitgehalt von 0,21% und weniger genügte, um die photodynamische Wirkung der fluoreszierenden Farbstoffe zu hemmen, selbst wenn die Farbstoffe in hohen, an sich noch nicht toxisch wirkenden Konzentrationen geboten wurden. Die Toxizität der fluoreszierenden Farbstoffe für Paramäzieren, gemessen an Versuchen im Dunkeln, ist ziemlich Schwankungen unterworfen; Alter und Disposition der einzelnen Stämme scheinen hierbei eine Rolle zu spielen.

Die im folgenden zu beschreibenden Versuche wurden in Reagenzgläsern angestellt, so daß das Volum der Flüssigkeit stets 4 ccm betrug und in den Versuchen einer Reihe stets gleiche Paramäzienmengen zur Verwendung kamen.

Folgender Versuch wurde bei leicht nebeliger Atmosphäre im Südlicht eines Dezembertages vormittags 11^h angesetzt; die Temperatur der Lösungen stieg nicht über 12°. Der Vermerk » $\frac{1}{2}$ usw. normal« bedeutet, daß schätzungsweise die Hälfte usw. der Tiere noch gut beweglich waren. Der Eintritt des Todes fiel meist mit dem Verlust der Beweglichkeit zusammen und ließ sich mit starker Lupe an Kontraktion des Körpers, Verminderung seiner Durchsichtigkeit, wie auch an Auflösungs-

erscheinungen feststellen; um jedoch nicht einen Starrezustand mit Abtötung zu verwechseln, wurden die Versuchskulturen nach Eintritt der beschriebenen Veränderungen längere Zeit im Dunkeln gehalten und weiter beobachtet, ohne daß dadurch jedoch eine Korrektur des ersten Resultats nötig geworden wäre.

Tabelle I. E = Eosin.

	Nach 10'	Nach 25'	Nach 2 ¹ / ₄ Std.	Nach 2 ³ / ₄ Std.	Nach 3 ³ / ₄ Std.	Nach 4 ¹ / ₂ Std.
E 1:3200	meist tot	tot	—	—	—	—
E 1:3200 + 0,4 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	1/3 normal	viele tot	tot	—
E 1:6400	tot	—	—	—	—	—
E 1:6400 + 0,4 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	1/3 normal	viele tot	tot	—
E 1:20000	tot	—	—	—	—	—
E 1:20000 + 0,4 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	1/2 normal	1/2 normal	1/4 normal	fast alle tot
E 1:200000	tot	—	—	—	—	—
E 1:200000 + 0,4 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	3/4 normal	3/4 normal	1/3 normal	1/4 normal
0,4 % Na ₂ SO ₃ ohne E	normal	normal	normal	fast normal	fast normal	3/4 normal

Die analogen Versuche, im Dunkeln ausgeführt, ergaben die vollständige Unversehrtheit der sämtlichen Versuchskulturen nach 8 Stunden.

Um die Wirksamkeit anderer Sulfitkonzentrationen zu zeigen, wurden folgende Versuche im schwachen, direkten Sonnenlicht an einem kalten Dezembertag vorgenommen: die Temperatur der Versuchsflüssigkeit stieg bis 15°.

Tabelle II.

	Nach 8'	Nach 20'	Nach 30'	Nach 2 Stunden	Nach 4 Stunden
E 1:5000	meist tot	tot	—	—	—
E 1:5000 + 0,2 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	normal	tot	—
E 1:5000 + 0,1 % Na ₂ SO ₃	„	„	fast normal	meist tot	tot
E 1:5000 + 0,05 % Na ₂ SO ₃	„	„	„	„	„
E 1:50000	meist tot	tot	—	—	—
E 1:50000 + 0,2 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	normal	fast normal	1/3 normal
E 1:50000 + 0,1 % Na ₂ SO ₃	„	„	„	„	1/2 normal
E 1:50000 + 0,05 % Na ₂ SO ₃	„	„	„	normal	fast normal
E 1:100000	meist tot	tot	—	—	—
E 1:100000 + 0,2 % Na ₂ SO ₃	normal	normal	normal	normal	fast normal
E 1:100000 + 0,1 % Na ₂ SO ₃	„	„	„	„	„
E 1:100000 + 0,05 % Na ₂ SO ₃	„	„	„	„	„

Folgender Versuch wurde in starker Februarsonne ausgeführt unter Vorschaltung eines Wärmefilters:

Tabelle III.

	Nach 3'	Nach 10'	Nach 60'	Nach 70'
E 1 : 10000	tot	—	—	—
E 1 : 10000 + 0,2% Na ₂ SO ₃	normal	normal	meist tot	tot
E 1 : 10000 + 0,02% Na ₂ SO ₃	fast normal	tot	—	—

Wesentlich größer war die Hemmung der Eosinwirkung durch Na₂SO₃, wenn die Kulturen in diffusem Nordlicht gehalten wurden. Der folgende Versuch wurde in trüben Dezembertagen ausgeführt; die Kulturen blieben nachts ohne künstliche Belichtung in der alten Stellung:

Tabelle IV.

	12. 12. 19.		13. 12. 19.		14. 12. 19.		
	10 ⁰⁶ h a. m.	11 ⁴⁶ h a. m.	4 ^h p. m.	9 ^h a. m.	12 ^h mittags	2 ^h p. m.	9 ^h a. m.
E 1 : 10000	tot	—	—	—	—	—	—
E 1 : 10000 + 0,1% Na ₂ SO ₃	normal	normal	normal	normal	normal	fast normal	meist tot
E 1 : 10000 + 0,05% Na ₂ SO ₃	"	"	"	"	"	"	tot
E 1 : 10000 + 0,02% Na ₂ SO ₃	"	"	"	"	"	³ / ₄ normal	"
E 1 : 10000 + 0,01% Na ₂ SO ₃	"	"	"	tot	—	—	—

Sämtliche der in Tabelle II—IV angeführten Untersuchungen waren von Parallelversuchen im Dunkeln begleitet; in all diesen Kontrollversuchen blieben die Tiere gleichmäßig normal und zwar über die Zeit hinaus, in der im Lichte eine Schädigung erfolgte.

Hieraus geht hervor, daß die photodynamische Wirkung des Eosins auf Paramaecien durch Na₂SO₃ weitgehend gehemmt wird, wobei die Belichtungsstärke eine große Rolle spielt. Auf Grund der im I. Kapitel mitgeteilten Untersuchungen ist dieser Befund darauf zurückzuführen, daß das Sulfit den durch das lichtkatalytisch wirkende Eosin aktivierten Luftsauerstoff an sich reißt und die photodynamische Eosinwirkung nur in dem Maß in Erscheinung tritt, in dem das Sulfit wegoxydiert wird.

Bemerkenswert ist, daß die Abnahme des Sulfits während der Belichtung aus dem Verhalten der noch normalen

Paramäzieren erschlossen werden kann. Wie früher erwähnt, sammelten sich die Tiere in Sulfitleösungen unter der Oberfläche an; bei Eosin Gegenwart verteilten sie sich nun im Lauf der Belichtung allmählich diffus in der Flüssigkeit und zwar um so rascher, je weniger Sulfid anfänglich vorhanden war, bzw. je stärker die Belichtung war. Aus den Sulfid-Eosin-Chromogenversuchen ergab sich, daß unter der Oberfläche das Sulfid so gut wie vollständig im Licht verschwindet (vgl. S. 295); daher läßt sich aus der oberflächlichen Zonenbildung der Paramäzieren der Schluß ziehen, daß die Tiere sowohl den molekularen, im Wasser gelösten Luftsauerstoff, wie auch den Peroxydsauerstoff nicht als Sauerstoffquelle verwenden können, so lange Sulfid in größeren Mengen vorhanden ist. Es ist freilich fraglich, ob aktivierter Sauerstoff, so weit er von außen geboten wird, als Betriebsstoff überhaupt in Betracht kommt; immerhin könnte die Erhöhung der Reizempfindlichkeit, die z. B. Gicklhorn (l. c.) bei der Plasmaströmung an *Vallisneria* beobachtete, in diesem Sinne gedeutet werden; auch die Paramäzierenbewegung ist unmittelbar nach der Belichtung bei Eosin Gegenwart gegenüber der Norm beschleunigt.

Wie beim System Eosin-Sulfid-Chromogen war auch hier die Frage zu erledigen, ob das Sulfid nur seiner Reduzierbarkeit wegen die photodynamische Wirkung aufhebt; es mußte also Elektrolytwirkung und Alkaleszenz als etwa wirksamer Faktor ausgeschaltet werden.

Zu diesem Zweck wurden Paramäzieren mit Eosin und verschiedenen Salzen sowohl in Konzentrationen, die mit den angewandten Sulfidkonzentrationen isosmotisch waren, als auch in niedrigeren und höheren versetzt. In Anwendung kam NaCl, Na₂SO₄, KCl, KNO₃, MgCl₂, MgSO₄ bei Sonnenlicht, diffusem Tageslicht und Verdunklung unter gleichzeitiger Ansetzung von Kontrollen mit Eosin + Na₂SO₃ und Eosin allein.

Es zeigte sich, daß keiner dieser Elektrolyte fähig war, die photodynamische Wirkung zu hemmen, während die Kontrollen im Dunkeln viele Stunden unbeschädigt blieben. Hie und da trat bei schwacher Belichtung eine Verzögerung der photodynamischen Wirkung ein, die sich aber nur auf einige Minuten erstreckte.

Nebenbei mag erwähnt werden, daß Mg-Salze einen bestimmten Reiz auf Paramäzianen ausüben; die Paramäzianen bewegen sich normalerweise in tastender Weise, während auf Mg-Zusatz die Bewegung unter Zunahme der Geschwindigkeit in langer, geradegestreckter Bahn verläuft. Die Reaktion war auch in belichteten Eosinlösungen zu bemerken, bevor die photodynamische Schädigung einsetzte. (Über die eigenartigen physikalisch-chemischen Eigenschaften der Mg-Salze (vgl. Höber, Physik. Chemie der Zelle, 1914; S. 547). Von höheren Konzentrationen von MgCl_2 und MgSO_4 (1%) ist bekannt, daß sie auf Tiere eine narkotisierende Wirkung ausüben (vgl. Lee und P. Mayer, Grundzüge der mikroskop. Technik, 3. Aufl., Berlin, 1907, S. 19, ferner Meyer-Gottlieb, Exper. Pharmakologie, 1914, S. 106).

Auch die Alkaleszenz der Na_2SO_3 -Lösung kommt nicht für die Hemmung der photodynamischen Wirkung in Betracht: 0,07% und 0,15% NaHCO_3 vermochten die Licht-Eosinwirkung auf Paramäzianen nicht zu hemmen, während diese Konzentration im Dunkeln bei Eosin Gegenwart über 24 Stunden lang keine Schädigung zur Folge hatte.

Dagegen konnte mit Natriumthiosulfat ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$) eine Hemmung der photodynamischen Wirkung erzielt werden, die jedoch infolge der schwächeren O-Avidität dieser Substanz geringer als mit Na_2SO_3 ausfiel; Paramäzianen in Eosin 1:10000 + 0,25% $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ waren in starkem diffusen Licht erst nach 2 Stunden abgetötet, während die salzfreie Eosinkontrollportion nach 15' abgetötet war. Allerdings ist das Thiosulfat nicht ohne Wirkung auf das Eosin, da im Lauf von 2 Stunden eine beträchtliche Nachdunklung des Eosins eintritt.

Die schon bei den titrimetrischen Versuchen (S. 289ff.) nachgewiesene Tatsache, daß die Sulfitwirkung nicht auf einer Zerstörung des Eosins beruht, kann auch an Paramäzianen bewiesen werden. Wurde eine Eosinlösung mit 0,25% Na_2SO_3 versetzt und so lange besonnt, bis die SO_2 -Reaktion verschwunden ist, so bewirkte sie auf Zusatz von Paramäzianen bei Besonnung immer noch deren Abtötung in 2—3 Minuten, während im Dunkeln keine Wirkung eintrat. Auch hier war darauf zu achten, daß die Belichtung nicht über die Zeit hinaus, die zur

vollständigen Oxydation des Sulfit's nötig ist, ausgedehnt wurde, da sonst die jetzt nicht mehr gehemmte Photoautoxydation des Eosins eine Zerstörung der Substanz und ein Aufhören der photodynamischen Wirkung zur Folge hat. Offenbar können übrigens die beiden Prozesse der Sulfitoxydation und der Autoxydation zeitlich ineinander greifen; es wurde beobachtet, daß Paramazien in Eosin 1 : 10000 + 0,2% Na_2SO_3 noch nach 2 tägiger Bestrahlung im direkten Sonnenlicht am Leben waren und daß die Lösung ausgebleicht war. Es scheint daher die letzte Spur Na_2SO_3 wohl die Paramazien, jedoch nicht mehr den Farbstoff vor der Wirkung des aktivierten Sauerstoffs zu schützen. Im Hinblick auf die Versuche in Tabelle IV (S. 307) ist zu bemerken, daß in diesem Fall, bei der Einwirkung trübten Tageslichts der Farbstoff noch am 3. Tage in fast unverminderter Stärke mit deutlicher Fluoreszenz vorhanden war.

Dieselben Resultate wurden auch mit Fluoreszeïn usw. erhalten; nur mit Na_2SO_3 oder $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, nicht mit anderen Elektrolyten konnte Hemmung der photodynamischen Wirkung erzielt werden:

Paramazien in Fluoreszeïn 1 : 2000 waren nach 3 stündigem Aufenthalt im schwachen Sonnenlicht abgestorben, während sie in derselben Farbstoffkonzentration + 0,2% Na_2SO_3 nach 8 Stunden bei derselben Beleuchtung noch vollständig normal waren. Fluoreszeïn-Sulfitlösungen, deren Sulfit im Lichte weg-oxydiert worden war, hatte dieselbe photodynamische Wirksamkeit wie frische Fluoreszeïnlösungen derselben Konzentration.

Eine Besprechung mögen noch die Versuche mit Methylenblau erfahren. Die Anwendung dieses Farbstoffes hatte wegen seiner durch Sulfit bedingten Alteration (vgl. S. 290) gewisse Schwierigkeiten, die dadurch umgangen wurden, daß während der Belichtung die sulfithaltigen Methylenblaulösungen durch vorsichtiges Zusetzen frischen Farbstoffes dauernd auf dem Farbton der Kontrollen gehalten wurden.

Der folgende Versuch wurde Ende Januar im direkten Sonnenlicht an einem kalten Tage vorgenommen, die Temperatur der Lösungen stieg bis 18°:

	Nach 25'	Nach 50'	Nach 60'	Nach 75'	Nach 3 Std.
M 1: 80000	viele tot	meist tot	tot	—	—
M 1: 80000 + 0,1 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₃	normal	1/2 normal	viele tot	tot	—
M 1: 80000 + 0,05 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₃	fast normal	1/3 normal	„ „	„	—
M 1: 80000 + 0,12 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₄	viele tot	meist tot	tot	—	—
M 1: 80000 + 0,06 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₄	„	„ „	„	—	—
M 1: 160000	normal	viele tot	meist tot	tot	—
M 1: 160000 + 0,1 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₃	„	normal	fast normal	„	—
M 1: 160000 + 0,05 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₃	„	„	„ „	1/2 normal	tot
M 1: 160000 + 0,12 ⁰ / ₀ Na ₂ SO ₄	„	viele tot	fast tot	tot	—

M = Methylenblau.

Eine gleiche Serie im Dunkeln gehalten war nach 24 Stunden vollkommen normal geblieben; allerdings waren die sulfithaltigen Methylenblaulösungen ausgebleicht.

Außer Na₂SO₄ wurde auch NaCl, KNO₃ usw. geprüft; auch hiermit konnte keine Hemmung der photodynamischen Wirkung erzielt werden.

Hieraus folgt, daß auch bei dem für vitale Färbungen viel angewandten Methylenblau die Giftigkeit verdünnter Lösungen, die sich nur im Licht bemerkbar macht, durch Na₂SO₃ auf Grund der Reduzierbarkeit dieses Salzes aufgehoben werden kann. Allerdings ist diese Hemmung in ihrer zeitlichen Ausdehnung nicht so weitgehend wie bei den Fluoreszeinfarbstoffen und es ist wohl möglich, daß die allgemeine Giftigkeit des Methylenblaus auch noch in verdünnten Lösungen neben der photodynamischen Wirksamkeit zum Ausdruck kommt, wenn sie mit Belichtung kombiniert wird.

2. Modellversuch mit H₂O₂.

Um hier, wie bei den Chromogenen, die direkte Wirkung des lichtkatalytisch aktivierten Sauerstoffes auf die Paramazien im Gegensatz zu der Ansicht Tappeiners anschaulich zu machen, wurden Modellversuche mit H₂O₂ + Sulfit angestellt.

In Anwendung kam eine frisch austitrierte neutralisierte Lösung, die aus Perhydrol (Merck) hergestellt wurde. Eine schädigende Wirkung der dem Perhydrol beigegebenen, konservierenden Zusätze war nicht anzunehmen; begreiflicherweise werden diese Zusätze von der Fabrik geheim gehalten; jedoch war die Firma so liebenswürdig, mitzuteilen, daß die Menge der konservierenden Substanz im Perhydrol (30% H₂O₂) 0,1%

beträgt und in der hier in Betracht kommenden geringen H_2O_2 -Konzentration unmöglich eine physiologische Wirkung ausüben kann. Als konservierende Zusätze werden in der Literatur angegeben: Phenazetin, Antifebrin, Harnstoff, Schwefelsäure, $NaCl$ u. a.

Mit der Ansicht, daß die starke Schädlichkeit belichteter fluoreszierender Substanzen für Paramazien auf deren großer Empfindlichkeit gegen peroxydischen Sauerstoff beruht, steht die Tatsache im Einklang, daß auf diese Tiere H_2O_2 sehr giftig wirkt. Dies hat schon Paneth¹ 1889 mitgeteilt: er fand, daß ein u. a. Paramazien enthaltendes Infusoriengemisch in H_2O_2 1:10 000 nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde abstirbt.

Und ebenso wie Na_2SO_3 die Giftigkeit belichteter fluoreszierender Farbstoffe für Paramazien aufhebt, hemmt dieses Salz auch die H_2O_2 -Wirkung.

Folgende Tabelle gibt einen derartigen Versuch (im diffusen Tageslicht) wieder mit je 4 ccm Flüssigkeit; selbstverständlich wurden die Paramazien erst nach Fertigstellung der Lösungen zugegeben.

	Nach 5'	Nach 10'	Nach 15'	Nach 20'	Nach 25'	Nach 1 $\frac{1}{2}$ Std.	Nach 7 Std.	Nach 22 Std.
H_2O_2 1:4000	$\frac{1}{2}$ normal	tot	—	—	—	—	—	—
H_2O_2 1:4000 + 0,1 $\%$ Na_2SO_3	normal	$\frac{1}{2}$ normal	$\frac{1}{4}$ normal	meist tot	tot	—	—	—
H_2O_2 1:8000	„	normal	$\frac{1}{2}$ normal	tot	—	—	—	—
H_2O_2 1:8000 + 0,1 $\%$ Na_2SO_3	„	„	normal	fast normal	fast normal	meist tot	tot	—
H_2O_2 1:16000	„	„	„	normal	normal	tot	—	—
H_2O_2 1:16000 + 0,1 $\%$ Na_2SO_3	„	„	„	„	„	$\frac{1}{2}$ normal	meist tot	tot
H_2O_2 1:32000	„	„	„	„	$\frac{3}{4}$ normal	tot	—	—
H_2O_2 1:32000 + 0,1 $\%$ Na_2SO_3	„	„	„	„	normal	fast normal	fast normal	$\frac{3}{4}$ normal
H_2O_2 1:64000	„	„	„	„	„	$\frac{1}{2}$ normal	tot	—
H_2O_2 1:64000 + 0,1 $\%$ Na_2SO_3	„	„	„	„	„	fast normal	fast normal	fast normal
H_2O_2 1:128000	„	„	„	„	„	normal	meist tot	meist tot
H_2O_2 1:128000 + 0,1 $\%$ Na_2SO_3	„	„	„	„	„	„	fast normal	fast normal

¹) Paneth. Centralbl. f. Physiologie. 1889. S. 377.

Wie bei den Eosinversuchen sammelten sich auch hier die Tiere in den sulfithaltigen Lösungen in einer scharfen Zone unter der Oberfläche an, derart, daß ihre Verteilung um so diffuser wurde, je mehr Sulfit wegoxydiert war.

Interessant ist, daß in den 3 höchsten, sulfitfreien H_2O_2 -Konzentrationen von dem Zeitpunkt an, in dem die meisten Tiere abgestorben waren, sich eine ziemlich starke Gasbildung bemerkbar machte, die zirka 15 Minuten anhielt, während diese in den sulfithaltigen Röhrchen beim Absterben der Tiere ausblieb. Es könnte sich hier um eine erst bei der Autolyse in größerem Umfang ermöglichte Katalase-Wirkung handeln, die in den sulfithaltigen Röhrchen ausbleibt, da Katalase durch alkalische Reaktion in ihrer Wirkung gehemmt wird; oder aber wird der hierbei freiwerdende Sauerstoff gleich an noch vorhandenes Sulfit gebunden. Wenn in den Versuchen mit fluoreszierenden Farbstoffen keine Gasbildung auftrat, so wird dies darauf beruhen, daß organische Peroxyde, hier also die Farbstoffperoxyde, durch Katalase nicht angegriffen werden (Oppenheimer¹), und nicht darauf, daß die Katalase selbst durch die fluoreszierenden Farbstoffe geschädigt wird, da Tappeiner² feststellte, daß Katalasen und Peroxydasen durch fluoreszierende Stoffe im Licht wenig verändert werden.

Aus den Versuchen der Tabelle mit der höchsten H_2O_2 -Konzentration ergibt sich im besonderen, daß die Avidität der Paramäziden zum H_2O_2 -Sauerstoff größer ist als die des Sulfits, da ja dieses im Überschuß geboten wurde und sich nach dem Absterben der Tiere auch noch nachweisen ließ. Dies mag auch in den Versuchen mit Eosin usw. der Fall sein, kommt aber nicht zum Ausdruck, da das Peroxyd hier erst während der Belichtung entsteht und daher immer nur in Mengen vorhanden ist, die ungefähr den H_2O_2 -Mengen in den Versuchen mit niedrigeren H_2O_2 -Konzentrationen entsprachen, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß die Farbstoffperoxyde energischer wirken als H_2O_2 .

In einigen Versuchen war die H_2O_2 -Empfindlichkeit im Sonnenlicht größer als im Dunkeln bei derselben Temperatur;

¹) Oppenheimer. Fermente. 1913. S. 863.

²) Tappeiner. *Ergebn. d. Phys.* I. c.

woher die Unregelmäßigkeit dieses Befundes kommt, war nicht ersichtlich; die Differenz betrug z. B. bei H_2O_2 1:4000 13 Minuten. Es ist wohl nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß dieser Unterschied seinem Wesen nach nichts mit der verschiedenen Wirkung belichteter und verdunkelter fluoreszierender Farbstoffe zu tun hat, da ja bei diesen das Licht Vorbedingung für die Bildung der Peroxyde ist; immerhin könnte die Lichtwirkung im letzten Fall eine Doppelte sein, indem das entstandene Peroxyd in seiner Wirkung durch Licht gefördert wird.

Wie bei den Chromogenen läßt sich auch hier eine Summierung der Wirkung belichteten Eosins und der H_2O_2 -Wirkung nachweisen (vgl. die Ausführungen S. 298f.), wie aus dem in diffusem Südlicht im Dezember ausgeführten Versuch unter Berücksichtigung der Tabelle S. 312 hervorgeht:

	Nach 5'	Nach 20'	Nach 30'	Nach 35'	Nach 45'	Nach 1 1/2 Std.	Nach 2 Std.
Eosin 1:10000 +	H_2O_2 1:4000	tot 1/2	—	—	—	—	—
	H_2O_2 1:8000	normal	meist tot	tot	—	—	—
	H_2O_2 1:16000	normal	1/2 normal	meist tot	tot	—	—
	H_2O_2 1:32000	„	normal	normal	1/2 normal	tot	—
	H_2O_2 1:64000	„	„	„	1/2 normal	1/4 normal	tot
Eosin 1:10000 ohne H_2O_2	„	„	„	1/2 normal	1/4 normal	meist tot	tot
H_2O_2 1:64000 ohne Eosin aus Tabelle S. 312	„	„	0	0	0	1/2 normal	0

3. Die photodynamische Wirkung der fluoreszierenden Farbstoffe auf Paramazien in Gegenwart eines Sauerstoffüberträgers.

Wie früher (S. 299) mitgeteilt wurde, gelingt es, die Wirkung belichteter fluoreszierender Farbstoffe auf Atmungschromogene durch O-Überträger, besonders $MnSO_4$ zu beschleunigen.

In Übereinstimmung damit konnte nun festgestellt werden, daß auch das Protoplasma in seiner Gesamtheit durch Mn-haltige Lösungen fluoreszierender Farbstoffe im Licht rascher geschädigt wird als in Mn-freien Lösungen.

Zunächst wurde die Giftigkeit des $MnSO_4$ für Paramazien

im Licht und im Dunkeln festgestellt: Die Giftwirkung war in beiden Fällen dieselbe, worauf späterhin noch näher eingegangen werden muß.

In einer 0,25proz. $MnSO_4$ -Lösung waren die Paramäzieren nach 2 Stunden fast sämtlich abgestorben, während sie in 0,12⁰/₀ und weniger sich 22 Stunden vollkommen normal verhielten.

Folgende Tabelle zeigt die beschleunigende Wirkung des Mn-Zusatzes auf Eosin und Methylenblau in diffusum Südlicht im Februar bei leicht verschleierter Sonne.

Tabelle I. E = Eosin, M = Methylenblau.

	Nach 8'	Nach 10'	Nach 12'	Nach 18'	Nach 25'	Nach 40'	Nach 60'
E 1 : 100 000	normal	normal	$\frac{1}{2}$ normal	tot	—	—	—
E 1 : 100 000 + 0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$	meist tot	tot	—	—	—	—	—
E 1 : 100 000 + 0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$ + 0,1 ⁰ / ₀ Na_2SO_3	normal	normal	normal	normal	normal	normal	normal
M 1 : 160 000	"	"	"	fast normal	$\frac{1}{4}$ normal	tot	—
M 1 : 160 000 + 0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$	"	"	$\frac{1}{2}$ normal	$\frac{1}{2}$ normal	tot	—	—
0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$	"	"	normal	normal	normal	normal	normal

Derselbe Versuch im Dunkeln angestellt, ergab nach 2 Stunden vollkommene Unversehrtheit der Tiere in allen Portionen; hierauf belichtet ergaben sich dieselben Werte wie oben.

Ein zweiter Versuch wurde bei schwächerer Belichtung an demselben Tag und mit derselben Paramäzierenkultur, nämlich im diffusen Nordlicht eine Stunde vor Beginn der Dämmerung angesetzt:

Tabelle II.

	Nach 8'	Nach 10'	Nach 30'	Nach 60'	Nach 75'
E 1 : 100 000	normal	normal	fast normal	meist tot	tot
E 1 : 100 000 + 0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$	meist tot	tot	—	—	—
E 1 : 100 000 + 0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$ + 0,1 ⁰ / ₀ Na_2SO_3	normal	normal	normal	normal	normal
M 1 : 160 000	"	"	fast normal	$\frac{1}{4}$ normal	$\frac{1}{4}$ normal
M 1 : 160 000 + 0,12 ⁰ / ₀ $MnSO_4$	"	"	fast normal	$\frac{1}{4}$ normal	$\frac{1}{4}$ normal

Aus den Versuchen in Tabelle I und II geht zunächst hervor, daß die beschleunigende Wirkung des $MnSO_4$ von der

Stärke der Belichtung abhängig ist. Die in den stärker belichteten Mn-haltigen und Mn-freien Eosinlösungen gefundenen Tötungszeiten von 10' bzw. 18' bedeuten eine Beschleunigung der photodynamischen Wirkung um ca. 44%, die analogen Werte in den schwächer belichteten Lösungen, 10' bzw. 75', ergeben eine Beschleunigung der Wirkung um ca. 86%. Hierbei ist auffallend, daß die Mn-Wirkung in beiden Fällen die gleichen absoluten Werte für die Tötungszeit annahm. Es scheint demnach, daß im System Eosin-Eosinperoxyd ein Gleichgewichtszustand besteht, der sowohl durch Verstärkung der Belichtung als durch MnSO_4 nach rechts verschoben wird, wobei die Lichtwirkung in stärkerer Energiezufuhr, die Mn-Wirkung in der Übernahme des Peroxydsauerstoffs und Weitergabe an die als Akzeptor fungierenden Paramazien zu suchen wäre.

Bei stärkerer Belichtung oder größerer Eosinmenge (1:20000 z. B.) als sie im vorigen Versuch angewandt wurden, tritt die Tötung mit und ohne Mn-Zusatz gleich rasch ein; es wird eben hier sofort nach der Belichtung Sauerstoff in Quantitäten aktiviert, die auch ohne Überträger eine rasche Schädigung bewerkstelligen.

Bei den Methylenblauversuchen war die im stärkeren Licht durch MnSO_4 erzielte Beschleunigung nicht viel verschieden von derjenigen der Eosinversuche; sie betrug ca. 37%, obwohl die Tötungszeiten ganz verschieden waren gegenüber den Eosinversuchen; auch dies spricht für die vorhin vorgetragene Auffassung. Daß bei der schwächeren Belichtung (Tabelle II) kein Unterschied festgestellt werden konnte, liegt offenbar an der gegenüber Eosin geringeren photodynamischen Wirksamkeit des Methylenblaus, die bei diesem schwachen Licht nicht mehr zum richtigen Ausdruck kam.

Bei Fluoreszein konnte keine Beschleunigung der Wirkung durch MnSO_4 festgestellt werden; der Ursache dieses negativen Befundes wurde nicht weiter nachgegangen.

Der Annahme, daß MnSO_4 auf Grund seiner Eigenschaft als O-Überträger die photodynamische Wirkung beschleunigt, kann entgegeng gehalten werden, daß evtl. eine mehr oder weniger glatte Summierung einer Peroxydwirkung und einer nicht näher definierbaren toxischen Wirkung des MnSO_4 vorliegt, so

wie etwa Alkohol nach Scüzs und Kisch¹ die photodynamische Wirkung beschleunigt. Dagegen ist zu sagen, daß einmal die Schädlichkeit des $MnSO_4$ in den angeführten Konzentrationen gleich Null war und daß die Wirkung des $MnSO_4$ bei Eosingegenwart gerade durch das reduzierende Na_2SO_3 aufgehoben wurde (vgl. Tabelle I), während Salze wie Na_2SO_4 , $NaCl$ in nicht angeführten Versuchen die Mn -Wirkung nicht beeinflussten. Eine Ausfällung von Mn war übrigens in den Sulfitlösungen nicht zu konstatieren.

Mit anderen O-Überträgern, wie $FeSO_4$ (neutralisiert) u. a., ließ sich keine Beschleunigung der photodynamischen Wirkung erzielen.

Zusammenfassend ergibt sich also: In fluoreszierenden Farbstofflösungen findet durch Absorption von Lichtenergie eine O-Aktivierung in Form einer Peroxydbildung statt; dieses Peroxyd stellt für Paramazien, ähnlich wie H_2O_2 , ein sehr starkes Gift dar, dessen Wirkung durch reduzierende Mittel gehemmt und durch $MnSO_4$ als O-Überträger beschleunigt werden kann.

B. Versuche mit Pflanzen.

Angesichts der bei Untersuchung der Paramazien gewonnenen Resultate ist natürlich die Frage von Bedeutung, ob sich diese Versuche auch an Pflanzen verwirklichen lassen, um so mehr, als ja die im I. Kapitel beschriebenen Untersuchungen an Chromogenen sich aufs beste mit den bei den Paramazien gewonnenen Resultaten decken. Dies war bei sämtlichen untersuchten, den verschiedensten Gruppen angehörigen Pflanzen der Fall.

1. Versuche mit *Vallisneria spiralis*.

Als sehr geeignet erwiesen sich die Blätter von *Vallisneria*, bei denen nicht nur das Gesamtverhalten des Protoplasmas, sondern auch eine Teilfunktion, die Plasmaströmung, als Indikator für die photodynamische Wirkung und ihre Beeinflussbarkeit dienen konnte.

Die Mitteilung Gicklorns (l. c.), daß *Vallisneria* gegen belichtete fluoreszierende Farbstoffe empfindlich ist, konnte

¹) Scüzs und Kisch. Zeitschr. f. Biologie. 1912. 58, 558.

bestätigt werden, wie auch die Tatsache, daß diese Stoffe im Licht zunächst eine Beschleunigung, später eine Sistierung der Plasmaströmung verursachen. Immerhin ist die Empfindlichkeit dieser und wohl aller höheren Pflanzen geringer als die der Paramazien.

a) Die Hemmung der photodynamischen Wirkung durch Na_2SO_3 .

Zunächst wurde die Giftwirkung des Na_2SO_3 für *Vallisneria* bestimmt: Sulfitlösungen mit einem anfänglichen Gehalt von zirka 0,4% wasserfreien Salzes schädigen Schnitte von Blättern innerhalb 24 Stunden weder im Licht noch im Dunkeln; auch die Protoplasmaströmung blieb in dieser Zeit und darüber hinaus erhalten. Die Reduktionskraft des Na_2SO_3 reicht also nicht aus, um den für die Plasmaströmung nötigen Sauerstoff vollständig von der Zelle abzuhalten. Hierzu ist, besonders im Licht bei Gegenwart von O_2 -abscheidenden Chloroplasten, eine stärkere Sauerstoffentziehung nötig, wie zuletzt Schuster¹ an *Elodea* und *Vallisneria* durch physikalischen Sauerstoffentzug feststellte. Eine Sistierung der Plasmaströmung durch chemischen Sauerstoffentzug mittels Na_2S konnten Kühne² und Jacob³ nachweisen.

Während also die Giftigkeit der schwefligen Säure im schwach alkalisch reagierenden Neutralsalz aufgehoben ist, starben begreiflicherweise in Natriumbisulfitlösungen gleicher Konzentration die *Vallisneria*-zellen rasch ab.

Zunächst mögen einige Versuche mitgeteilt werden, in denen die Plasmaströmung als Indikator für photodynamische Veränderungen und ihre Hemmung durch Sulfid verwandt wurde.

Die Schnitte wurden unter der Luftpumpe mit Wasser injiziert, hierauf auf normale Plasmaströmung in den langen Zellen des Mesophylls untersucht und auf die Versuchslösungen verteilt. Obwohl die Schnitte in möglichst gleicher Größe angefertigt wurden, war das Verhalten der einzelnen Schnitte

¹) Schuster, Über den Einfluß der Sauerstoffpressung auf die Protoplasmaströmung. Diss. Leipzig. 1913.

²) Kühne. Zeitschr. f. Biologie. 1898. N. F. 18, 85.

³) Jacob, Studien über Protoplasmaströmung. Diss. Jena. 1913.

unter denselben Bedingungen nicht immer ganz gleich, wie auch Gicklhorn betont, so daß das Resultat an einer größeren Anzahl von Schnitten beurteilt werden mußte.

Die angewandte Vallisneria zeigte sich gegen fluoreszierende Farbstoffe im Licht resistenter als es in den Versuchen Gicklhorns der Fall war; um daher nicht zu lange ausgedehnte Versuchszeiten zu erhalten, wurden ziemlich beträchtliche Farbstoffkonzentrationen verwandt, die sich aber im Dunkeln weit über die Dauer der Belichtungsversuche hinaus als unschädlich erwiesen.

Folgender Versuch wurde bei leichter, gleichmäßiger Bewölkung im Südlicht eines Septembertages ausgeführt; je 15 Blattsnitte wurden auf die Versuchslösungen, die sich in unbedeckten, flachen Glasdosen befanden, verteilt:

I, 1. Eosin 1:4000:

a) Nach 40 Minuten: In 2 Schnitten vollkommene Sistierung der Strömung; in den übrigen 13 Schnitten war je in einzelnen Zellen stark verlangsamte Strömung vorhanden.

b) Nach 4 Stunden: In 10 Schnitten Strömung vollkommen sistiert; in 5 Schnitten kaum sichtbare Strömung in einzelnen Zellen.

c) Nach 6 Stunden: Strömung in allen Schnitten vollständig sistiert.

I, 2. Eosin 1:4000 + 0,2% Na_2SO_3 :

Nach 7 Stunden: In sämtlichen 15 Schnitten normale Strömung in fast allen langen Zellen.

II, 1. Eosin 1:10000:

Nach 9 Stunden: In 7 Schnitten Strömung vollkommen in allen Zellen sistiert, in 8 Schnitten in einzelnen Zellen kaum sichtbare Strömung.

II, 2. Eosin 1:10000 + 0,2% Na_2SO_3 :

Nach 9 Stunden: In sämtlichen 15 Schnitten normale Strömung in fast allen langen Zellen.

Im analogen Kontrollversuche im Dunkeln zeigten nach 24 Stunden die Schnitte in sämtlichen 4 Lösungen normale Strömung in den meisten langen Zellen.

Im direkten Septembersonnenlicht wurden an je 10 Schnitten folgende Werte erhalten:

I, 1. Eosin 1:4000:

Nach 1 Stunde: In allen Schnitten Strömung durchweg und vollständig sistiert.

I, 2. Eosin 1:4000 + 0,2% Na_2SO_3 :

Nach 7 Stunden: In sämtlichen 10 Schnitten normale Strömung in fast allen langen Zellen.

Die photodynamische Wirkung des Eosins auf die Plasmaströmung läßt sich also durch Na_2SO_3 vollständig aufheben.

Dasselbe gilt für die tödliche Wirkung belichteten Eosins auf *Vallisneria*. Es wurde hierbei nicht näher untersucht, innerhalb welcher Zeit nach Sistierung der Plasmaströmung der Zelltod eintritt, sondern nur allgemein mittels der Plasmolyse durch hypertonische Rohrzuckerlösung und auf Grund des Aussehens der Zellen festgestellt, wie sich der Zelltod durch Sulfitzusatz verzögert. Der folgende Versuch wurde im hellen, diffusen Südlicht des Septembers ausgeführt:

I, 1. Eosin 1:800:

a) Nach 2 Stunden: In 9 Schnitten Plasmolysierbarkeit in zahlreichen Zellen der Epidermis und des Mesophylls; in 6 Schnitten keine Plasmolysierbarkeit.

b) Nach 5 Stunden: Keine Plasmolysierbarkeit; alle Schnitte durchgefärbt; Kerne und Chloroplasten rot.

I, 2. Eosin 1:800 + 0,2% Na_2SO_3 :

Nach 7 Stunden: In allen 15 Schnitten sämtliche Zellen von normalem Aussehen und plasmolysierbar.

Im Kontrollversuch im Dunkeln war nach 18 Stunden in beiden Lösungen keine Schädigung vorhanden.

In all den angeführten Versuchen wurden die Schnitte in den Sulfidlösungen über die angegebene Zeit hinaus beobachtet. Nach Eintritt der Dämmerung wurden sie über Nacht mit einer 1000kerzigen Wotanlampe in 1 m Abstand bestrahlt und am anderen Tage mit Sonnen- oder diffusem Südlicht weiter belichtet, nachdem die Lösungen durch frische ersetzt wurden: Auf diese Weise konnten die Schnitte in Eosinlösung + Sulfid bis zu 48 Stunden unter Fortdauer der Plasmaströmung normal erhalten werden.

Mit Fluoreszein 1:1000 und 1:5000, ebenso mit Methyleneblau 1:150 000 wurden dieselben Resultate erhalten; bei den Methyleneblauversuchen wurde frischer Farbstoff in dem Maße zugegeben, daß die durch das Na_2SO_3 bedingte Veränderung des Farbtons ausgeglichen wurde.

Bevor noch weitere Versuche mitgeteilt werden, mag die Feststellung erfolgen, daß auch hier die Wirkung des Sulfits auf seiner O-Avidität, nicht auf Hemmung anderer Art, beruht. Statt mit Na_2SO_3 wurden die Eosin- und Methyleneblaulösungen mit folgenden Elektrolyten, teils in äquimolekularen, teils in stärkeren oder schwächeren Lösungen versetzt: NaCl , Na_2SO_4 , KNO_3 , MgCl_2 . In jedem Fall trat die Sistierung der Plasmaströmung oder der Zelltod in den belichteten Lösungen zur gleichen Zeit ein, wie in reinen Farbstofflösungen bei derselben Lichtstärke, während im Dunkeln noch nach 24 Stunden keine Schädigung zu bemerken war.

Ebenso konnte auch hier festgestellt werden, daß eine mit Sulfite versetzte Eosin- und Fluoreszeinlösung nach Oxydation des Sulfits im Licht ihre photodynamische Wirksamkeit zurückerhielt (vgl. die Ausführungen in Kap. I).

Besonderes Interesse beansprucht das Verhalten von pflanzlichen Objekten, die im Dunkeln mit fluoreszierenden Stoffen vorbehandelt und nach gründlichem Abwaschen in farbstofffreien Lösungen mit und ohne Sulfitzusatz belichtet werden. Versuche in dieser Richtung wurden schon von Tappeiner an Paramazien angestellt, der damit den Angriffsort der fluoreszierenden Farbstoffe zu bestimmen versuchte. Ob bei der photodynamischen Schädigung eine Innen- oder Außenwirkung stattfindet, kann natürlich nicht aus dem Eintreten einer sichtbaren vitalen Färbung geschlossen werden: ein eingedrungener fluoreszierender Farbstoff braucht nicht von innen zu wirken, da Busck¹ feststellte, daß eiweißhaltige Flüssigkeiten, wie z. B. Serum, wahrscheinlich auf Grund der Bildung einer Eosinalbumin-Verbindung, die photodynamische Eosinwirkung hemmen. Andererseits braucht beim Fehlen einer sichtbaren Vitalfärbung keineswegs eine reine Außenwirkung des fluores-

¹) Busck. Biochem. Zeitschr. 1, 1906. 424.

zierenden Farbstoffs vorzuliegen, da ja bei dem katalytischen Charakter der Reaktion ganz geringe Farbstoffmengen zur Erzielung einer Schädigung genügen und bei dem Verhalten der lebenden Zelle gegen Farbstoffe streng zwischen eventuell unsichtbarer Farbstoffaufnahme und Farbstoffspeicherung zu unterscheiden ist (vgl. Pfeffer¹, Ruhland²). Für die photodynamische Wirkung bei Paramazien kommt Tappeiner³ zum Resultat, daß Eosin in einer zur Sensibilisation fähigen Form höchstens in Spuren aufgenommen wird, während Methylenblau u. a. Farbstoffe eine Innenwirkung entfalten können.

Für die Pflanzenzellen wird die Erledigung dieser Frage noch dadurch erschwert, daß bei Vorbehandlung mit Farbstoff trotz nachherigem Auswaschen nicht entschieden werden kann, wieviel Farbstoff in den Zellwänden zurückbleibt und inwieweit der in dieser Weise gespeicherte Farbstoff photodynamische Wirksamkeit im Sinne einer Außenwirkung besitzt. Nach Gicklhorn (l. c. S. 1248) hat gegenüber Elodeasprossen Methylenblau, Eosin, Neutralrot Innenwirkung, dagegen Magdalarot, Fluoreszein u. a. Außenwirkung. Auffallend ist in den Versuchen Gicklhorns, daß die mit Methylenblau im Dunkeln vorbehandelten Zellen in Wasser belichtet später absterben als frische Sprosse, die in Methylenblaulösung belichtet wurden, um so mehr, als die Farbstoffkonzentration in den Vakuolen der vorbehandelten Zellen sicher stärker war als in den von außen gebotenen Methylenblaulösungen. Gicklhorn gibt die Konzentration seiner Farbstofflösung nicht an; jedoch pflegt die Konzentration des Methylenblaus in Elodeazellen einen solchen Wert zu erreichen, daß sich eine von außen gebotene Lösung gleicher kolorimetrischer Stärke auch ohne Belichtung auf Grund ihrer allgemein toxischen Wirkung als schädlich erweisen würde. Die relative Unschädlichkeit des in den Vakuolen gespeicherten Farbstoffs ist daher wohl im Sinne der Resultate von Busck (l. c.) durch dessen Bindung an Vakuolenbestandteile (Gerbstoff usw.) zu erklären. Dieselbe Erwägung läßt sich natürlich auch betreffs der im Protoplasma selbst in geringer Menge vor-

¹) Pfeffer. Tüb. Unters. II. 1886—1888. S. 182.

²) Ruhland. Jahrb. f. wiss. Bot. **51**, 1912. 376.

³) Tappeiner. Biochem. Zeitschr. **12**, 1908. 290.

handenen Farbstoffe anstellen, so daß es also möglich wäre, daß in mit Methylenblau vorbehandelten Organen nur die in den Zellwänden vorhandene, wenn auch geringe Farbstoffmenge photodynamisch wirksam ist und daher auch den fluoreszierenden Vitalfarbstoffen nur eine Außenwirkung bei Belichtung zukäme.

Was hier für die Farbstoffe auseinandergesetzt wurde, gilt natürlich im gleichen Maß für das Na_2SO_3 , und so müssen die eben besprochenen Gesichtspunkte bei der Beurteilung der folgenden Versuche im Auge behalten werden.

Junge Blätter von *Vallisneria* wurden im Dunkeln 14 Stunden lang in Methylenblaulösung 1:150000 gehalten; nach gründlichem Abwaschen wurden Schnitte hergestellt. Die Zellen der Epidermis zeigten größtenteils dunkelblau gefärbte Vakuolen, während die langen Mesophyllzellen ungefärbt waren und normale Strömung zeigten. Hierauf wurden die Schnitte nach Abspülen teils in Wasser, teils in 0,2% Na_2SO_3 und andere Salze übertragen und der direkten Februarsonne ausgesetzt; (dieselben Versuche wurden im Dunkel angesetzt):

I. Wasser:

nach 2 Stunden: alle Zellen, auch die langen, ursprünglich nicht blau gefärbten Mesophyllzellen desorganisiert; blaue Vakuolen verschwunden; keine Plasmolysierbarkeit.

II. 0,2% Na_2SO_3 :

a) nach 3½ Stunden: in zahlreichen langen Mesophyllzellen fast normale Strömung; in zahlreichen Epidermiszellen schön blau gefärbte Vakuolen vorhanden; über die Hälfte sämtlicher Zellen noch plasmolysierbar.

b) nach 6½ Stunden: alle Zellen desorganisiert.

III. 0,2% Na_2SO_4 :

nach 2 Stunden: wie I.

IV. 0,2% NaCl :

nach 2 Stunden: wie I.

Die Schnitte in denselben verdunkelten Lösungen waren nach 5 Stunden sämtlich normal, nur war die Färbung der Vakuolen in der Sulfitlösung etwas blässer geworden, was durch Exosmose auf Grund der im Dunkeln länger konstant bleibenden

Sulfitalkaleszenz oder durch teilweise Reduktion des Farbstoffes zur Leukobase bedingt sein kann.

Hierauf wurden diese Dunkelkontrollen ebenfalls der direkten Sonne ausgesetzt und zeigten dann dieselben Erscheinungen, wie sie im Hauptversuch aufgetreten waren.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß Vallisneriazellen, die mit Methylenblau im Dunkeln behandelt und nach Möglichkeit von extrazellulärem Farbstoff befreit worden waren, im Lichte rasch abstarben und zwar waren die Epidermiszellen, die viel Farbstoff gespeichert hatten, nicht merkbar empfindlicher als die langen, ganz farblosen Mesophyllzellen. Hieraus läßt sich der Schluß ziehen, daß weniger das in den Vakuolen gespeicherte Methylenblau als vielmehr das im Plasma in nicht sichtbarer Menge vorhandene Methylenblau die Schädigung bewirkt, wenn nicht sogar der eventuell in den Zellwänden vorhandene Farbstoff hierbei beteiligt ist, und daß der Farbstoff in den Vakuolen in eine photodynamisch unwirksame Form übergeführt worden ist. Die Hemmung der Schädigung durch Sulfite kann unter diesen Versuchsbedingungen sowohl auf der Reduktion des Farbstoffes zur Leukobase, als auch auf der Abfangung des aktivierten Sauerstoffs beruhen; jedoch ist darauf hinzuweisen, daß in den im Kapitel I beschriebenen Versuchen eine Bleichung des Farbstoffes durch Na_2SO_3 nur im Dunkeln erfolgte; und wenn auch der Farbcharakter im Lichte sich *in vitro* bei Sulfitegegenwart etwas änderte, so war die photochemische Wirkung des Farbstoffes auf Sulfite doch noch beträchtlich.

Ob das Sulfite intra- oder extrazellulär zur Wirkung kommt, hängt natürlich von der nicht entscheidbaren Frage ab, ob im Plasma vorhandenes, oder in der Zellwand absorbiertes Methylenblau photodynamisch schädigt. Wurden ganze Blattstücke nach Vorbehandlung mit Methylenblau im Dunkeln der Belichtung in Sulfitegegenwart ausgesetzt, so war keine Hemmung der photodynamischen Wirkung zu erzielen, auch nicht in den Epidermiszellen. Dies spricht dafür, daß das Sulfite in diesem Fall nicht rasch genug eindringen kann und daher die Reaktion zwischen belichtetem Methylenblau und Sulfite bei Versuchen mit Blattschnitten eine intrazelluläre ist.

Diese Verhältnisse liegen etwas einfacher beim Eosin, da dieser Farbstoff wohl vital eindringen kann, aber nicht gespeichert wird (Küster¹, Ruhland²) und somit eine bessere Vergleichsmöglichkeit zwischen mit Eosin vorbehandelten, in Wasser belichteten und frischen, in Eosinlösung belichteten Blattschnitten besteht:

Blattschnitte wurden teils in Eosin 1:10000, teils in Wasser 14 Stunden lang im Dunkeln gehalten, hierauf auf die im folgenden ersichtlichen Flüssigkeiten verteilt und der direkten Februarsonne ausgesetzt;

A. Mit Eosin 1:10000 im Dunkeln vorbehandelte Schnitte.

I. in Wasser nach Abspülen:

- a) nach 2 Stunden: fast alle Zellen nicht mehr plasmolysierbar, in einigen Epidermiszellen ganz schwache Strömung.
- b) nach 4 Stunden: alle Zellen desorganisiert.

II. in 0,2 % Na_2SO_3 :

- a) nach 2 Stunden: alle Zellen normal, starke Plasmaströmung in den langen Mesophyllzellen und einigen Epidermiszellen.
- b) nach 5 Stunden: wie nach 2 Stunden.
- c) nach 24 Stunden (nachts im elektrischen Licht, Lösung morgens erneuert): fast alle Zellen normal mit guter Strömung in den Mesophyllzellen:

III. in 0,2 % Na_2SO_4 :

nach 2 und 4 Stunden wie I.

B. Ohne Eosin im Dunkeln gehaltene Schnitte.

In Eosin 1:10000:

- a) nach 2 Stunden: Strömung sistiert, jedoch alle Zellen plasmolysierbar.
- b) nach 4 Stunden: zahlreiche Zellen plasmolysierbar.
- c) nach 5 Stunden: die meisten Zellen tot; einige schwach plasmolysierbar.

Aus A I und B ist ersichtlich, daß mit Eosin im Dunkeln vorbehandelte Schnitte lichtempfindlicher waren als solche, die in Eosin derselben Konzentration nach Vorbehandlung in Wasser

¹) Küster. Jahrb. f. wiss. Bot. 50, 1912. 261.

²) Ruhland. Ebenda. 51, 376.

belichtet wurden; eine allgemeine Schwächung der Zellen durch die Eosinvorbehandlung ist, wie aus A II ersichtlich, nicht anzunehmen. In diesem Fall ist wohl auf eine etwaige Farbstoffspeicherung in der Zellwand kein Gewicht zu legen, so daß die Reaktion zwischen Sulfit und Eosin in A II als eine intrazelluläre angesehen werden kann.

Um festzustellen, ob eine Vorbehandlung der Zellen mit Sulfit eine Erhöhung der Resistenz gegen photodynamische Wirkung zur Folge hat, wurden Vallisneriaschnitte 14 Stunden lang in einer mehrmals erneuerten 0,2 proz. Na_2SO_3 -Lösung gehalten und nach Abspülen in Eosinlösung 1:10000 belichtet: sie starben so rasch ab, wie vorher in Wasser gehaltene Kontrollschnitte. In Anbetracht der katalysatorischen Wirkung der fluoreszierenden Stoffe ist es eben nötig, daß das Sulfit, das die vom Katalysator gebildeten Produkte dauernd abfangen soll, im Überschuß vorhanden ist, da es ja hierbei in irreversibler Weise verändert wird und eine Speicherung in der Zelle natürlich nicht anzunehmen ist.

b) Die Beschleunigung der photodynamischen Wirkung durch MnSO_4 als Sauerstoffüberträger.

Auch bei den Vallisneriazellen ließ sich im Licht, genau wie bei den Vicia- und Aloe-Chromogenen und den Paramazien, eine deutliche Steigerung der Wirkung fluoreszierender Farbstoffe durch Zusatz eines O-Überträgers feststellen und zwar war auch hier MnSO_4 geeignet.

Eine 1proz. MnSO_4 -Lösung wurde von den Gewebeschnitten im Licht wie im Dunkeln 24 Stunden lang unter Beibehaltung der Plasmaströmung glatt ertragen.

Folgender Versuch wurde in direkter Februarsonne ausgeführt:

	Nach 25'	Nach 35'	Nach 45'	Nach 55'	Nach 1 1/4 Std.	Nach 1 1/2 Std.
Eosin 1:5000	normal	normal	fast normal	Strömung schwach	keine Strömung	meiste Zellen tot
Eosin 1:5000 + 1% MnSO_4	Strömung schwach	keine Strömung	tot	—	—	—
Eosin 1:5000 + 0,05% MnSO_4	Strömung schwach	keine Strömung	tot	—	—	—

Die Dunkel-Kontrollversuche ergaben folgendes: Der Mn-Zusatz hatte eine Reizwirkung ausgelöst, da die Strömung abnorm stark war; nach 14 Stunden noch waren die Schnitte in allen 3 Lösungen vollkommen normal und zeigten gute Strömung des Plasmas; nur in der mit 1% $MnSO_4$ versetzten Eosinlösung waren einige Zellen in mehreren Schnitten abgestorben.

Das Minimum von $MnSO_4$, das noch eine bemerkbare Beschleunigung der photodynamischen Wirkung in einer Eosinlösung 1:5000 zur Folge hatte, lag bei 0,01% im direkten Sonnenlicht.

Ebenso ließ sich die Wirkung einer belichteten Methylenblaulösung durch $MnSO_4$ steigern und zwar kam diese Beschleunigung auch zum Ausdruck, wenn Schnitte mit Methylenblau 1:150000 im Dunkeln vorbehandelt und in Wasser mit $MnSO_4$ -Zusatz dem Lichte ausgesetzt wurden; jedoch war die Beschleunigung in beiden Fällen nicht so stark wie bei Versuchen mit Eosin.

Mit neutralisiertem $FeSO_4$ als O-Überträger konnte auch hier keine Wirkung erzielt werden.

2. Versuche mit anderen Pflanzen.

Die hemmende Wirkung des Na_2SO_3 auf die Schädigung durch fluoreszierende Stoffe im Licht ließ sich an beliebigen Pflanzen, niederen und hohen, Wasser- und Landpflanzen nachweisen. Die Resultate waren im Prinzip dieselben, wie bei *Vallisneria spiralis* und sollen hier nicht im einzelnen angeführt werden.

Untersucht wurde: *Volvox globator*, *Hydrodictyon*, *Spirogyra*, Elodeablätter, die Blätter des Fruchtfleisches von *Symphoricarpus*, die, wie Gicklhorn feststellte, photodynamisch sehr empfindlich sind, *Vicia Faba*, *Aloe soccotrina*, *Rhoeo discolor* u. a. Die Differenz der Tötungszeiten in belichteten Eosinlösungen mit und ohne Sulfit konnte bei Elodeablättern über 56 Stunden ausgedehnt werden, wobei nachts die Belichtung mittels 1000-kerziger Wotanlampe fortgesetzt und die Eosinsulfitlösung öfters gewechselt wurde.

Eine Hemmung der photodynamischen Wirkung ließ sich

häufig, wenn auch nicht regelmäßig, an ganzen Trieben von Landpflanzen erzielen, wenn diese in Eosin-Sulfitlösungen und zum Vergleich in sulfittfreie Eosinlösungen gestellt wurden; es mußte nur dafür Sorge getragen werden, daß die Farbstofflösungen mit den eingetauchten Sproßteilen verdunkelt waren.

Wurden ca. 10 cm lange Gipfelsprosse der lebhaft transpirierenden *Vicia Faba* auf diese Weise in einer Eosinlösung 1:1000 mit 0,5% Na_2SO_3 und einer anderen ohne Sulfit gehalten und dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, so waren die Sprosse in den sulfittfreien Lösungen nach ca. 3—4 Stunden welk und schwarz gefärbt, während die in Eosin-Sulfitlösung gehaltenen Sprosse, obwohl sie deutliche Rotfärbung in der Nervatur aufwiesen, meist 1—2 Stunden länger frisch und ungeschwärzt blieben.

Daß das Sulfit in den Sprossen tatsächlich aufsteigt, geht aus folgendem Versuch hervor, in dem das im I. Kapitel beschriebene Verhalten des Viciachromogens gegen belichtetes Eosin + Sulfit zum Sulfitnachweis diente: *Vicia*-Sprosse wurden 1 Tag lang in öfter erneuerte 0,2 proz. Na_2SO_3 -Lösung gestellt; hierauf wurde aus den oberen Teilen der Sprosse ein Chromogenextrakt hergestellt und nach Zusatz von Eosin 1:100000 belichtet; dasselbe geschah mit nicht vorbehandelten Sprossen. Nach 30 Minuten war der Extrakt aus den mit Sulfit behandelten Sprossen nur leicht braunstichig, während der Kontroll-extrakt sich dunkelbraun verfärbt hatte. Es war also eine gewisse Menge Na_2SO_3 in den Sprossen aufgestiegen.

Ein vorheriges Einstellen der Sprosse in Na_2SO_3 -Lösungen hatte jedoch keine wesentliche Resistenzerhöhung gegen eine daran anschließende Eosineinwirkung zur Folge gegenüber solchen Sprossen, denen Eosin und Sulfit gleichzeitig geboten wurde.

Liguster ovalifolium Hassk. war das Objekt, mit dem sich am häufigsten durch Sulfit eine Hemmung der Eosinwirkung bei dessen transpiratorischer Aufnahme im Licht erzielen ließ. Zweige mit je 7 Blattpaaren wurden im Dunkeln 15 Stunden lang in 1 proz. Na_2SO_3 -Lösung gehalten, ebenso in äquivalenten NaCl - und MgSO_4 -Lösungen. Hierauf wurden die Sprosse in Eosin-

lösungen 1:1000 gestellt, denen 0,5 % Na_2SO_3 , bzw. die äquivalenten Mengen NaCl und MgSO_4 beigegeben waren und der direkten Septembersonne ausgesetzt: Nach $3\frac{1}{2}$ stündiger Belichtung waren die Blätter der NaCl - und MgSO_4 -Sprosse welk und diffus braun verfärbt, während die Sulfit-sprosse ganz frische Blätter mit nur wenigen braunen Flecken aufwiesen und auch nach $6\frac{1}{2}$ Stunden nur etwas angewelkt waren, obwohl die Blattnervatur eine deutliche Eosinfärbung aufwies.

Warum sich diese Versuche nicht regelmäßig und nicht bei allen Pflanzen ausführen lassen, mag an dem Verhalten von *Vicia Faba* klargelegt werden. Bei dieser Pflanze kam es häufiger vor, daß auch die Sulfit-Sprosse rasch welkten. Dies scheint darauf zu beruhen, daß an einer für die Wasserversorgung des ganzen Sprosses wichtigen Stelle das Eosin ein Übergewicht über das Sulfit erlangt, denn es färbte sich häufig eine bestimmte Stelle der Sproßachse braun und knickte ein, während alle anderen Teile noch ganz normal waren.

Eine solche Auflösung der Eosinwirkung in eine primäre photodynamische und eine sekundäre Schädigung durch Absperrung der Wasserzufuhr läßt sich sehr deutlich folgendermaßen an *Vicia* demonstrieren: Werden Blätter auf dem Wege des Transpirationstromes mit Eosin im Dunkeln rot gefärbt und hernach am Stengel belichtet, so zeigt sich die photodynamische Schädigung zunächst in einer Schwarzfärbung der Nervatur; nach kurzer Zeit ist jedoch das ganze Blatt welk und gleichmäßig schwarz gefärbt. Werden dagegen mit Eosin im Dunkeln beladene Blätter auf Wasser gelegt und belichtet, so bleibt die Schwarzfärbung auf die Gefäßbündel und eine sie begleitende Zone beschränkt, während die übrigen, besonders die am Rande liegenden Partien tagelang frisch grün bleiben und plasmolysierbar sind.

Zellphysiologische Bedeutung kommt den hier mitgeteilten Versuchen nicht zu, da nicht bestimmt werden kann, wo die Abfangung des Eosinperoxyds durch das Sulfit erfolgt. Vermutlich findet es schon in den toten Elementen der Gefäßbündel statt, so daß hier im Grunde dieselben Verhältnisse vorliegen, wie in den Versuchen mit Gewebeschnitten in Eosin-Sulfitlösungen. Immerhin mag auf die Feststellung Küsters

(l. c.) hingewiesen sein, daß die Aufnahme von Eosin in die lebende Zelle auf dem Wege des Transpirationsstromes erleichtert wird, wodurch sich vielleicht die negativen Resultate bei Sulfitzufuhr erklären lassen, wie sie bei *Vicia* und *Liguster* hier und da, bei anderen Pflanzen häufig erhalten wurden.

3. Untersuchungen an *Vicia Faba* und *Aloe soccotrina* über den Angriffsort photodynamisch wirkender Farbstoffe.

Nach allen im vorigen beschriebenen Versuchen ist wohl nicht daran zu zweifeln, daß die Wirkung der belichteten fluoreszierenden Farbstoffe eine Peroxydwirkung ist. Nun ist nach den Untersuchungen Pfeffers¹ *Vicia Faba* eine Pflanze, in deren Zellen sich mit H_2O_2 vitale, sichtbare Oxydationen ausführen lassen. Pfeffer stellte fest, daß zahlreiche Zellen dieser Pflanze, besonders die Epidermiszellen der Hauptachse bei Zusatz von H_2O_2 einen braunen Farbstoff bilden. Bei der Beschreibung der Versuche mit *Vicia*extrakten im I. Kapitel wurde schon erwähnt, daß die erste Veränderung der Extrakte, die bei Gegenwart von Eosin usw. im Licht auftritt, in einer Braunfärbung besteht, die dem mit H_2O_2 in lebenden *Vicia*-zellen erzielbaren Farbton vollständig entspricht. Es wurde daher versucht, eine vitale Oxydation auch mit den fluoreszierenden Farbstoffen zu erreichen. Dies gelang jedoch nur in ganz geringem Maße trotz weitgehender Variation der Versuchsbedingungen.

Wurden z. B. Wurzellängsschnitte in Eosin 1 : 1000 dem diffusen Südlicht ausgesetzt, so war nach 5 Stunden das Gewebe noch lebend und zeigte nur in einigen Zellen eine leichte Bräunung, die in ebenso belichteten Kontrollschnitten in Wasser, wie auch in verdunkelten Schnitten in Eosinlösung nicht auftrat und sich nach Ausfall der Plasmolyse als das Resultat einer vitalen Oxydation herausstellte. Eine Verwechslung mit vitaler Eosinfärbung war ausgeschlossen, da in denselben Schnitten einige Zellen vital Eosin aufgenommen hatten und eine rein blaßrote Färbung aufwiesen.

Nicht besser wurden die Resultate, wenn Schnitte 12 Stunden

¹) Pfeffer, Beitr. z. Kenntnis der Oxydationsvorgänge. I. c.

und länger in Eosin- oder Methylenblaulösungen der verschiedensten Konzentrationen im Dunkel gehalten und hernach in Wasser der Sonne ausgesetzt wurden.

Kontrollversuche mit H_2O_2 ergaben in Schnitten derselben Versuchspflanzen starke vitale Oxydation.

Eine vitale Oxydation in den Aloinschläuchen von *Aloe soccotrina* gelang überhaupt nicht, weder mit Eosin, noch mit Methylenblau, während sich ja der Inhalt dieser Zellen *in vitro* sehr wohl durch diese Farbstoffe im Licht oxydieren ließ. Blattlängsschnitte, im Dunkeln mit Methylenblaulösung 1:150000 behandelt, zeigten nach 12 Stunden in den Aloinzellen häufig schöne, vitale Methylenblauspeicherung, während die anderen Zellen nur vereinzelt blau gefärbt waren; wurden solche Schnitte hernach in Wasser belichtet, so waren die Aloinzellen abgestorben, ehe eine Rotfärbung eintrat, wobei allerdings das Auftreten einer Rötung durch die Methylenblaufärbung verdeckt sein konnte; jedoch trat auch in schwach oder gar nicht gefärbten Aloinzellen im Lichte nicht häufiger eine vitale Rötung auf, als sie auch in unvorbehandelten Schnitten zu bemerken ist. Diese autonome Rötung ist offenbar das Symptom einer prä-mortalen Schädigung, worüber Untersuchungen im Gange sind. Dasselbe ist auch von der vitalen Rötung in Gewebeschnitten zu sagen, die aus verdunkelten, in Eosinlösung gehaltenen Aloeblättern hergestellt und in Wasser einige Stunden belichtet wurden.

Tatsache ist also, daß eine vitale Oxydation durch belichtete fluoreszierende Farbstoffe sich bei *Aloe* und *Vicia* nicht oder nicht in dem Maße verwirklichen läßt, wie es aus dem Verhalten der wässerigen Extrakte dieser Pflanzen und aus der Einwirkung von H_2O_2 auf lebende *Vicia*zellen geschlossen werden könnte. Dies spricht dafür, daß die Wirkung des belichteten Eosins usw. unter den gegebenen Bedingungen eine Außenwirkung darstellt; die Annahme, daß das Eosinperoxyd ins Plasma eindringt, jedoch vor den chromogenführenden Vakuolen halt macht, ist wohl nicht wahrscheinlich. Das Plasma wird von dem Farbstoffperoxyd sozusagen angeätzt, so daß es zu einer nach innen fortschreitenden Zerstörung kommt und die Chromogene ausfließen, ehe die Farbstoffbildung in der Zelle selbst wahr-

genommen werden kann. In Anbetracht der photodynamischen Wirksamkeit ganz verdünnter fluoreszierender Lösungen würde dies zugleich besagen, daß die Farbstoffperoxyde stärker wirken als H_2O_2 , was ja schon aus den Versuchen im I. Kapitel erschlossen werden konnte. Hierbei spielt wohl die Tatsache eine Rolle, daß organische Peroxyde im Gegensatz zu H_2O_2 von Katalase nicht angegriffen werden und bei der Einwirkung von Eosin auf Pflanzen im Lichte ebensowenig wie bei Paramäzieren (vgl. S. 313) eine Gasentwicklung beobachtet werden konnte, wie sie sich bei H_2O_2 -Gegenwart sofort einstellt. In umgekehrtem Sinn führt Loew¹ die von Chodat und Bach² festgestellte Unempfindlichkeit von Schimmelpilzen gegen H_2O_2 auf deren reichen Katalasengehalt zurück.

III. Kapitel.

Die Bedeutung des Chlorophylls unter dem Gesichtspunkt der Peroxydbildung in belichteten fluoreszierenden Farbstofflösungen.

Von mehreren Forschern wurde schon die Fluoreszenzfähigkeit des Chlorophylls in Zusammenhang mit der CO_2 -Assimilation gebracht. Als Grundlage diente die von Hausmann³ mitgeteilte Beobachtung, daß aus Blättern hergestellte, methylalkoholische Chlorophylllösungen, wie auch ebensolche Lösungen chemisch reinen Chlorophylls auf Paramäzieren und rote Blutkörperchen eine starke photodynamische Wirkung ausüben. Aus den Versuchen Hausmanns sei folgender angeführt: 0,2 ccm einer Lösung von 0,05 % kristallisierten Chlorophylls in Methylalkohol wurden einer 5 ccm betragenden Paramäzientkultur zugesetzt, worauf die Lösung in direkter Novembersonne belichtet wurde: nach 2 Minuten waren alle Paramäzieren tot, während in Kontrollversuchen im Dunkeln nach 72 Stunden noch zahlreiche Tiere am Leben waren; ebenso fielen Versuche im trüben Licht aus, nur daß die Wirkung hier erst nach einigen Stunden eintrat. Eine Schädigung durch Methylalkohol war, wie Kontrollversuche zeigten, auch im Licht ausgeschlossen.

¹) Loew. Ber. chem. Ges. 35, 1902. 2487.

²) Chodat und Bach. Ebenda. 1275.

³) Hausmann. Jahrb. f. wiss. Bot. 46, 1909. 599. Ber. bot. Ges. 26a, 1908. 452.

Um diese Versuche nachzuprüfen, unternahm Verf. ähnliche Versuche mit methylalkoholischen, heiß und kalt bereiteten Auszügen aus *Selaginella*, die tiefgrün waren und stark rot fluoreszierten. Zur Anwendung kamen die verschiedensten Farbstoffmengen; in keinem Fall konnte jedoch eine deutliche photodynamische Wirkung erhalten werden, weder im direkten Sonnenlicht nach 10stündiger Beleuchtung, noch nach 2 Stunden im konzentrierten Licht des elektrischen Projektionsapparates, in dem die Tiere aus derselben Kultur bei Gegenwart von Eosin 1:10000 nach 4 Minuten tot waren.

Ebenso wenig konnte mit dieser Chlorophylllösung oder mit Auszügen aus anderen Pflanzen eine oxydierende Einwirkung auf wässrige Vicia- und Aloeextrakte im Licht festgestellt werden.

Wie lassen sich damit die Resultate Hausmanns in Einklang bringen? Hausmann betont selbst nachdrücklich¹, daß durch Sonnenlicht vollständig veränderte, chlorophyllhaltige Pflanzenauszüge noch photodynamisch wirken; ferner stellte er fest, daß ein Chlorophyllderivat, das Phylloporphyrin, wie auch Auszüge aus etiolierten Blättern von *Triticum*, *Pisum* u. a., in denen spektroskopisch kein Chlorophyll nachweisbar war, photodynamisch wirksam sind (Hausmann und Portheim²).

Auf der andern Seite ist zu bemerken, daß das Chlorophyll in wässriger Lösung sich im kolloidalen Zustand befindet und in dieser Form nicht fluoresziert. Da jedoch in den Versuchen Hausmanns eine geringe Menge Methylalkohol vorhanden war, ließe sich die Anwesenheit von molekular gelöstem und damit fluoreszierendem Chlorophyll annehmen, wenn dem nicht die Versuche Liebaldds³ widersprechen würden. Um festzustellen, bis zu welcher Alkoholverdünnung Chlorophyll molekular gelöst bleibt, stellte sich Liebalddt eine Reihe Alkoholkonzentrationen her und gab nur soviel alkoholischen Chlorophyllextrakt zu, als eben nötig war, um in wasserfreiem Alkohol die Fluoreszenz auftreten zu sehen; dadurch vermied sie, daß überschüssiges Chlorophyll die wasserhaltigen Lösungen trübt

¹) Hausmann. J. w. B. 46, 1909. 612.

²) Hausmann und Portheim. Biochem. Zeitschr. 21, 1909. 51.

³) Liebalddt. Zeitschr. f. Bot. 5, 1913. 95.

und eine Fluoreszenz verdeckt. Sie stellte auf diese Weise fest, daß bei 18° die molekulare Lösungsgrenze des Chlorophylls von Selaginella in Methylalkohol bei 59%, in Äthylalkohol bei 44% Alkoholgehalt lag; in geringeren Alkoholkonzentrationen war das Chlorophyll ohne Fluoreszenz kolloidal gelöst. Die Lösungsgrenze verschiebt sich etwas mit der Temperatur. Extrakte aus anderen Pflanzen zeigten nur geringe Abweichungen. Diese Versuche wurden vom Verf. an Extrakten aus mehreren Pflanzen nachgeprüft und konnten bestätigt werden.

In den Versuchen Hausmanns ist nun die Alkoholkonzentration naturgemäß verschwindend gering, so daß das Vorhandensein von molekular gelöstem, fluoreszierendem Chlorophyll so gut wie ausgeschlossen ist. Damit ist nun auch eine photodynamische Wirkung unmöglich gemacht, da, wie in der Einleitung erwähnt, diese Wirkung bei einer und derselben Substanz mit sinkender Fluoreszenzhelligkeit abnimmt. Die Versuche von Hausmann selbst deuten darauf hin, daß es sich hierbei nicht um eine Wirkung des Chlorophylls handelt, sondern teils um die Wirkung der im Licht entstehenden Chlorophyllspaltprodukte, teils um andere fluoreszierende Stoffe (vgl. die oben erwähnten Versuche mit Auszügen aus etiolierten Pflanzenteilen).

Daß in den Untersuchungen des Verf.s mit Selaginella-auszügen keine photodynamische Wirkung erhalten wurde, muß darin begründet sein, daß das Chlorophyll in diesen Extrakten vor einer Zersetzung durch Licht ziemlich geschützt ist, wie sich aus der langen Beibehaltung der grünen Farbe in den Paramazienversuchen auch bei starker Belichtung ergab.

Dagegen gelang es auf andere, mit der photochemischen Wirksamkeit der übrigen fluoreszierenden Farbstoffe übereinstimmenden Weise eine Wirkung des Chlorophylls oder wenigstens seiner Spaltprodukte im Licht zu erzielen. Das Chromogen von Aloe soccotrina läßt sich auch in 96proz. Äthylalkohollösung oxydieren und zwar sowohl durch $H_2O_2 + CuSO_4$, als auch durch Eosin 1 : 10 000 im Licht, wenn auch die Oxydation schwächer ist als in wässriger Lösung. Wurden nun 5 ccm einer solchen alkoholischen Chromogenlösung zusammen mit 0,2 ccm einer alkoholischen Chlorophylllösung aus Selaginella

der direkten Sonne ausgesetzt, so trat nach 40 Minuten eine blaßrote Färbung auf, die sich weiterhin zu hellrot verstärkte, während die Dunkelkontrollen wie auch chlorophyllfreie Kontrollen im Licht sich nicht röteten. Allerdings war die leicht grüne, durch den Chlorophyllzusatz bedingte Färbung der Lösungen im Licht vor Auftreten der Rötung nahezu verschwunden, so daß es sich auch hier um eine Wirkung nicht des Chlorophylls, sondern seiner im Licht entstandenen Spaltprodukte handeln könnte¹.

Hier erhebt sich die Frage, ob überhaupt die Fluoreszenz des Chlorophylls zur Erklärung seiner physiologischen Funktion herangezogen werden darf.

Auf Grund der Übereinstimmung zwischen den Absorptionsspektren einer kolloidalen, wässrigen Chlorophylllösung und eines frischen Blattes kommen Willstätter und Stoll² zum Ergebnis, daß die kolloide Lösung im Wasser diejenige Form des Chlorophylls darstellt, die der Anordnung des Pigmentes im Assimilationsapparat am nächsten kommt. Hieraus würde sich ergeben, daß das Chlorophyll im lebenden Blatt nicht fluoresziert, da eine kolloidale, wässrige Chlorophylllösung nach Willstätter und Stoll nur Opaleszenz, keine Fluoreszenz aufweist. Die Assimilationstheorie dieser Verf. baut sich nun auch auf dem Verhalten der kolloidalen Chlorophylllösung auf (l. c.):

Eine wässrige Chlorophylllösung absorbiert CO_2 ; diese Reaktion geht auch mit der des Luft- CO_2 vor sich, jedoch langsamer als bei höherem CO_2 -Partiärdruck. Die Aufnahme des CO_2 findet in stöchiometrischer Weise statt und ist beendet bei der Aufnahme von 2 Mol CO_2 , nämlich bei der Abspaltung von Mg als Bikarbonat. Diese Zersetzung erfolgt jedoch unter Bildung eines Zwischenproduktes, einer dissoziierbaren CO_2 -Chlorophyllverbindung, die sich in Chlorophyll zurückverwandeln kann. Dieses an das Chlorophyll gebundene CO_2 -Molekül erleidet nun durch von außen zugeführte

¹ Diese Befunde konnten mit chemisch reinem Chlorophyll, das der Verf. dem Entgegenkommen von Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Willstätter verdankt, bestätigt und erweitert werden, worüber an anderer Stelle berichtet werden soll.

² Willstätter und Stoll, *Unters. über die Assimilation der Kohlensäure*. Berlin. 1918.

Energie \llcorner eine Verschiebung der Valenzen derart, daß das CO_2 zu einer peroxydischen Verbindung, entweder Perameisensäure oder Formaldehydperoxyd umgelagert wird. Aus dem so entstandenen peroxydischen Chlorophyll- CO_2 -Zwischenprodukt soll nun durch ein katalaseartiges Enzym Sauerstoff abgespalten werden oder aber wird das Zwischenprodukt auf enzymatischem Wege hydrolysiert unter Bildung von H_2O_2 ; jedoch erscheint den Verf. die erste Annahme wahrscheinlicher.

Die Fluoreszenz des Chlorophylls spielt also in der Willstätterschen Theorie keine Rolle, wie es ja auch gemäß dem als Grundlage dienenden Verhalten kolloidalen Chlorophylls nicht möglich ist.

Auffallen muß jedoch und wurde auch früher schon von verschiedener Seite betont, daß das Maximum der CO_2 -Assimilation im Lichte desjenigen Spektralbezirks erzielt wird, dem die Fluoreszenzstrahlen des Chlorophylls angehören: im Rot.

Eine rote Fluoreszenz im Blatt ist nun freilich nicht ohne weiteres zu erkennen, was wohl auf physiologisch-optische Momente zurückzuführen ist; jedoch haben schon früher u. a. Reinke¹ und neuerdings mit besserer Methodik Gicklhorn (l. c.) gezeigt, daß das Chlorophyll auch im lebenden Blatt rot fluoresziert. Gicklhorn untersuchte z. B. frische Moosblätter im Fluoreszenzmikroskop und teilt mit, daß sich jedes Chlorophyllkorn wie ein Blutstropfen vom dunklen Grunde abhebt. Andererseits beobachteten Willstätter und Stoll (l. c. S. 570) rote Fluoreszenz in Lösungen von Chlorophyll in Lezithin mit Wasser; mikroskopisch glich die Flüssigkeit einer Aufschwemmung von Chloroplasten in Wasser, wobei ihr Absorptionsspektrum allerdings nicht mit dem des frischen Blattes übereinstimmte. Lipide sind nun bekanntermaßen im Chloroplasten vorhanden (vgl. u. a. Biedermann²) und werden auch von Willstätter und Stoll³ für verschiedene Auflösungserscheinungen des Chlorophylls beim Behandeln von Blättern mit Alkohol verantwortlich gemacht.

Alles in allem ist also wohl die Berechtigung vorhanden, die Fluoreszenzeigenschaft des Chlorophylls für die Behandlung

¹) Reinke. Ber. bot. Ges. **2**, 1884. 265.

²) Biedermann. Flora, Stahl-Festschrift. 1918. S. 560.

³) Willstätter und Stoll, Unters. über Chlorophyll. Berlin. 1913.

der Assimilationsfrage mit heranzuziehen¹; ein noch aufzuklärender Punkt bleibt jedoch dabei das verschiedene spektroskopische Verhalten frischer Blätter und molekular gelösten, fluoreszierenden Chlorophylls; vielleicht spielen besondere Brechungsverhältnisse im frischen Blatt hierbei eine Rolle.

Hausmann und Gicklhorn begnügen sich mit der Feststellung, daß zwischen der photodynamischen Wirkung der fluoreszierenden Farbstoffe und der Funktion des Chlorophylls ein Zusammenhang bestehen muß. Erst Woker² sucht neuerdings unter Hinweis auf den von Straub (l. c.) vermuteten Peroxydcharakter belichteter fluoreszierender Farbstofflösungen eine Analogie zwischen dem Chemismus der Chlorophyllfunktion und der Eigenschaft der photodynamisch wirksamen Substanzen herzustellen. Sie weist darauf hin, daß in der chemischen Literatur übereinstimmend die Bikarbonate als die reaktionsfähigsten CO₂-Verbindungen bezeichnet werden und vermutet, daß in der Pflanze Bikarbonat auf Grund einer Resonanzwirkung des sensibilisierenden Chlorophylls in eine reaktionsfähige Form von Peroxydcharakter, etwa nach der Formel

$\text{>C} \begin{array}{l} \text{—O—OH} \\ \text{ \ / OH} \end{array}$ gebracht wird. Der hierin enthaltene Sauerstoff

soll nun die Rolle spielen, die bei der Wirkung belichteten Eosins der Luftsauerstoff spielt und sich im Lichte an das Chlorophyll unter Bildung eines Chlorophyllperoxyds anlagern. Hierdurch wird die Kohlensäure in die kondensationfähige Gruppe

H—C—OH übergeführt; das Chlorophyllperoxyd würde dann

durch freiwilligen Zerfall oder durch Reaktion mit dem peroxydischen Isomeren der Kohlensäure unter Sauerstoffabgabe in Chlorophyll zurückverwandelt.

Nach dieser Ansicht hat das Chlorophyll also zwei Aufgaben: Isomerisation der Kohlensäure auf Grund einer Resonanzwirkung und photochemische Reduktion dieser isomeren Verbindung.

Was die erste Funktion betrifft, so läßt sich dem entgegenhalten, daß es H. Wislicenus³ gelungen ist, allein mit H₂O₂

¹) Vgl. auch Nachtrag am Schluß der Arbeit.

²) Woker, G. Pflügers Archiv. **176**, 1919. 11.

³) Wislicenus, H. Ber. chem. Ges. **51**, 1918. I, 942.

eine Reduktion von Kaliumbikarbonat auszuführen; das Karbonat brauchte also nicht erst durch irgendeine außerhalb der Peroxydwirkung liegende Umwandlung reaktionsfähig gemacht zu werden. Sein Versuch war folgender: Zu 100 ccm 10 proz. KHCO_3 -Lösung wurden 2 ccm 15 proz. H_2O_2 zugesetzt; schon nach einigen Minuten entwich Gas, das anfangs aus O_2 , später aus $\text{O}_2 + \text{CO}_2$ bestand, während sich in der Lösung Ameisensäure nachweisen ließ.

Auf Grund dieses Versuchs und der in vorliegender Arbeit mitgeteilten physiologischen Befunde über die tatsächliche Peroxydwirkung der belichteten fluoreszierenden Farbstoffe läßt sich eine noch einfachere Möglichkeit der Chlorophyllfunktion denken: Das Chlorophyll wird bei Belichtung unter Absorption von Luftsauerstoff in ein Peroxyd verwandelt, welches Bikarbonat zu einer kondensationsfähigen

Gruppe im Sinne Wokers reduziert $\left(\begin{array}{c} \text{OH} \\ | \\ -\text{C}- \\ | \\ \text{H} \end{array} \right)$, wodurch

der ursprüngliche Farbstoff unter Entweichen von O_2 wieder hergestellt wird. Hierbei ist der Assimilationskoeffizient $\frac{\text{O}_2}{\text{CO}_2} = 1$, wie übrigens auch bei der Theorie Wokers.

Auf die Tatsache, daß Wislicenus¹ bei seinen Versuchen im System $\text{H}_2\text{O}_2 + \text{KHCO}_3$ Ameisensäure als Reduktionsprodukt erhielt, spricht nicht gegen die Auffassung, da die Reaktion in diesem System je nach den Mengenverhältnissen ganz verschieden verläuft. So erhielt Kasanezky¹ aus KHCO_3 und 30proz. H_2O_2 in 10fachem Überschuß $\text{K}_2\text{CO}_5 + 2^{1/2} \text{H}_2\text{O}$ unter Entweichen von CO_2 . Außerdem ist auf die in den vorigen Abschnitten nachgewiesene Tatsache hinzuweisen, daß die Peroxyde der fluoreszierenden Farbstoffe physiologisch energischer wirken als H_2O_2 .

Die Ansicht Wokers und die hier vorgetragene haben den Vorteil, daß dabei keine Bindung der Kohlensäure an das Chlorophyll nötig ist und die zweite Stufe des Assimilationsprozesses, die Kondensation der durch Reduktion ent-

¹ Kasanezky, P. Journ. russ. chem. Ges. 1903. 35, 57 (zit. nach Chem. Centrbl. 74, 1903. I, 809).

standenen Molekülgruppen zum Kohlehydratskelett gleichzeitig ermöglicht erscheint.

Ein direkter Nachweis des Chlorophyllperoxyds braucht hierbei nicht gefordert zu werden, da ja die Pflanze bei Belichtung zur Assimilation stets bereit ist und infolgedessen das Peroxyd in dem Maß verschwindet, wie es gebildet wird, d. h. das Chlorophyll wirkt als Lichtkatalysator wie die übrigen fluoreszierenden Farbstoffe.

In diesem Sinne können die Versuche mit belichtetem Eosin + Sulfid an Paramazien usw. als Modellversuch für die hier vorgetragene Anschauung aufgefaßt werden: so wie in diesen Versuchen das reduzierende Sulfid eine Schädigung der untersuchten Objekte verhindert, hemmt die reduzierende peroxydische Form der Kohlensäure eine Schädigung der Chloroplasten durch belichtetes Chlorophyll. Wenn andererseits Bikarbonat die photodynamische Wirksamkeit des Eosins auf Paramazien usw. nicht hemmen konnte, so kann dies darauf beruhen, daß in Eosin-Bikarbonatlösungen keine Kondensation der aus H_2CO_3 entstandenen Reduktionsprodukte erfolgen kann und dieser Prozeß gleich in seinem Anfangsstadium durch Anhäufung dieser Produkte gehemmt und nun der Peroxydsauerstoff auf die Paramazien usw. übergeht.

Vor allem wichtig erscheint den Verfasser die Tatsache, daß sich derartige Hypothesen auf Grund des chemischen Verhaltens der Bikarbonate entwickeln lassen; denn gerade diese Verbindungen sind es, mit denen sich im Assimilationsversuch mit Wasserpflanzen eine ausgiebige Assimilation erzielen läßt (vgl. Angelstein¹). Diese Tatsache wird von Angelstein damit erklärt, daß die Pflanze die Fähigkeit hat, Bikarbonat aktiv zu spalten, während Nathanson² die Bedeutung des Bikarbonatzusatzes nur in einer Erhöhung der CO_2 -Tension des Wassers erblickt.

Bei allen Ansichten über CO_2 -Assimilation erscheint der Zustand der Kohlensäure im Protoplasma selbst nicht genügend gewürdigt. In Anbetracht der alkalischen Reaktion des Protoplasmas erscheint es zum mindesten möglich, daß die Kohlensäure generell in Wasser- und Landpflanzen als Bikar-

¹) Angelstein. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 10, 1910. 86.

²) Nathanson, Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig. 1910. S. 165.

bonat dem Chloroplasten zugeführt wird, wobei natürlich gleichzeitig eine bestimmte Menge physikalisch gebundenes CO_2 vorhanden ist. Es mag darauf hingewiesen sein, daß im Blut die Kohlensäure sich zum größten Teil in dissozierbarer Verbindung, sowohl im Plasma als in den Blutkörperchen vorfindet und hierbei Bikarbonate eine Rolle spielen.

Wenn hier etwas ausführlicher auf die Assimilation der Kohlensäure eingegangen wurde, so war der Anlaß hierzu in einer Beobachtung bei der Assimilation von *Elodea* gegeben, die wenigstens scheinbar eine große Ähnlichkeit mit den früher beschriebenen Versuchen im belichteten System: fluoreszierender Farbstoff + Sulfit hat.

Elodeasprosse auf die gewöhnliche Weise in 1% KHCO_3 gehalten und belichtet, schieden an der Schnittfläche gleichmäßig und reichlich während mehrerer Stunden Blasen aus. Hierauf wurde die Lösung ersetzt durch eine zweite mit 1% $\text{KHCO}_3 + 0,2\%$ Na_2SO_3 : nach 2 Minuten hörte die Blasenausscheidung vollkommen auf und blieb, 30 Minuten beobachtet, dauernd sistiert. Wurde dann die Lösung wieder durch die alte, 1% KHCO_3 enthaltende ersetzt, so kehrte entweder sofort oder nach einigen Minuten die normale Blasenausscheidung zurück.

Diese Hemmung durch Sulfit kann nicht auf einer Erhöhung der Alkaleszenz beruhen, da ein Zusatz von 2,5% Na-Azetat oder 1% $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ die Blasenausscheidung nicht alterierte, und sogar neutrales Karbonat im Vergleich zur angewandten Sulfitmenge erst in größeren Konzentrationen hemmt (Nathanson, Angelstein).

Die quantitativen Beziehungen zwischen KHCO_3 und hemmend wirkendem Na_2SO_3 waren folgende, die an einer und derselben Serie von 4 *Elodea*sprossen erhalten wurden:

10^h—12^{10h} in 1% KHCO_3 : starke Blasenausscheidung.

12^{10h} „ 1% $\text{KHCO}_3 + 0,05\%$ Na_2SO_3 : geringere Blasenausscheidung bis:

12^{15h} „ 1% $\text{KHCO}_3 + 0,10\%$ Na_2SO_3 : unverändert bis:

12^{27h} „ 1% $\text{KHCO}_3 + 0,20\%$ Na_2SO_3 : Sistierung der Blasenausscheidung in allen 4 Sprossen, nach 8 Min. ganz schwache Blasenbildung bis:

- 3^{35h} in 1⁰/₀ KHCO₃: sofort starke Blasenausscheidung bis:
 3^{40h} „ 0,2⁰/₀ KHCO₃: mittelstarke Blasenausscheidung bis:
 3^{56h} „ 0,2⁰/₀ KHCO₃ + 0,10⁰/₀ Na₂SO₃: Sofort Sistierung
 bis:
 4^{56h} „ 0,2⁰/₀ KHCO₃: nach 3–8 Minuten mittelstarke
 Blasenbildung in allen 4 Sprossen bis:
 5^{10h}: Zusatz von abgemessenen Mengen 0,5proz. Na₂SO₃-
 Lösung unter Durchmischen in Intervallen von je
 3 Minuten: Blasenausscheidung in allen 4 Sprossen
 sistiert, nachdem die Sulfitkonzentration wieder auf
 0,1⁰/₀ gestiegen war.

Diese Resultate könnten zunächst zur Annahme führen, daß hier tatsächlich Verhältnisse vorliegen, wie bei der Hemmung der belichteten fluoreszierenden Farbstoffe durch Sulfit, indem der aktivierte Sauerstoff des im Licht gebildeten hypothetischen Chlorophyllperoxyds vom Sulfit abgefangen wird und nicht mehr mit der Kohlensäure unter O₂-Abspaltung reagieren kann. In Anbetracht der kurzen Zeit, in der die Sistierung der Blasen-
 ausscheidung nach Sulfitzusatz erfolgt, ist jedoch eine direkte Berührung des Sulfits mit den Chloroplasten wenig wahrscheinlich. Aus demselben Grunde ist auch nicht daran zu denken, daß etwa eine Abfangung einer Aldehydzwischenstufe vorliegt, wie sie Neuberg¹ mittels Sulfit bei der Gärung erzielen konnte.

Näher liegt folgende Annahme: Aus dem obigen Versuch ergibt sich, daß zur Hemmung der Blasen-
 ausscheidung um so mehr Sulfit nötig ist, je höher die KHCO₃-Konzentration liegt. Dies weist darauf hin, daß das Sulfit schon außerhalb der Pflanze mit dem KHCO₃ in Reaktion tritt derart, daß analog der Reaktion zwischen H₂O₂ und KHCO₃ (Wislicenus, l. c.) das Bikarbonat in Form seines peroxydischen Isomeren vom Sulfit reduziert wird und nicht mehr dem Chloroplasten zugeführt wird.

Betont sei noch, daß das Resultat des oben beschriebenen quantitativen Versuches die Möglichkeit eines asphyktischen Verhaltens der Pflanzen, wie auch ein Ausbleiben der Sauerstoffblasen infolge sofortiger Anlagerung des Sauerstoffes an das Sulfit ausschließt.

Über diese Fragen müssen weitere Versuche unternommen werden, die der Verf. auszuführen gedenkt.

¹) Neuberg und Reinfurth. Biochem. Zeitschr. 89, 1918. 365.

IV. Kapitel.

Untersuchung metallischer Lichtkatalysatoren auf ihre Wirkung gegenüber lebendem Protoplasma und Chromogenen.

Wie in der Einleitung ausgeführt wurde, hat Neuberg mit Hilfe von Schwermetallsalzen im Licht die mannigfachsten Umsetzungen, wie Oxydationen und Spaltungen, an physiologisch wichtigen Substanzen (Kohlehydraten, Eiweißverbindungen usw.) ausgeführt und gleichzeitig festgestellt, daß den photodynamisch wirksamen Stoffen im Sinne Tappeiners mit einziger Ausnahme der Anthracenderivate eine solche Wirkung nicht zukommt.

Diese Feststellung gab den Anlaß, den reziproken Versuch auszuführen und zu prüfen, ob den Lichtkatalysatoren Neubergs, z. B. Fe- und Mn-Salzen, eine photodynamische Wirkung im Sinne Tappeiners zukommt.

Eine solche Wirkung konnte nicht festgestellt werden, so daß also dieses negative Resultat die Befunde Neubergs sinngemäß ergänzt.

Zunächst wurde untersucht, ob sich mit MnSO_4 eine Oxydation der Chromogene von *Vicia Faba* und *Aloë soccotrina* im Licht ermöglichen läßt, wie es mit den geringsten Mengen fluoreszierender Farbstoffe erreicht werden konnte.

Wurde ein wäßriger *Vicia*-Extrakt unter Zusatz von 0,5% MnSO_4 und weniger der direkten Februarsonne ausgesetzt, so trat erst nach 2 Stunden ohne vorherige Bräunung eine leichte Graufärbung ein; dieselbe Graufärbung, nur etwas schwächer, zeigten Mn-haltige Kontrollösungen im Dunkeln; Mn-freie Lösungen waren im Licht und Dunkel in dieser Zeit farblos geblieben.

Es ist also wohl eine gewisse Beschleunigung der Oxydation durch Mn-Zusatz im Licht eingetreten, jedoch ist diese im Vergleich zu den Eosinversuchen verschwindend gering und durch eine andere Art der Oxydation bedingt, da die bei Belichtung mit Eosin erzielte Bräunung nicht auftrat.

FeSO_4 bewirkte nach zweistündiger Belichtung eine schwache grau-olivstichige Färbung der Extrakte, die im Dunkeln ausblieb.

Ebenso verhielt sich das *Aloë*-Chromogen. Nur mit (0,25%) MnSO_4 ließ sich nach 1½ stündiger Besonnung eine leichte rotstichige Färbung erzielen, die nicht viel stärker war, als bei

der Kontrolle im Dunkeln; Mn-freie Lösungen waren farblos geblieben.

Ebensowenig konnte am lebenden Protoplasma eine mit der Schädlichkeit belichteter fluoreszierender Stoffe irgendwie vergleichbare Wirkung erzielt werden.

Paramazien in starker Februarsonne unter Zusatz von 0,12% MnSO_4 oder 0,03% neutralisiertem FeSO_4 belichtet, waren nach 3 Stunden vollständig normal; ebenso in belichtetem neutralisierten Uranylazetat (0,02%), obwohl dieses fluoresziert.

Ebensowenig wirkten diese metallischen Lichtkatalysatoren auf *Vallisneria* schädlich; Plasmaströmung und Lebensfähigkeit blieben auch bei langer, starker Belichtung erhalten.

Hieraus folgt, daß die Umwandlung der Strahlungsenergie des Lichts durch Katalysatoren ganz verschiedene chemische Energiewerte liefern kann und von der Art des Katalysators abhängig ist.

Die Gruppe der fluoreszierenden organischen Stoffe absorbiert Strahlungsenergie unter Bildung von Peroxyden, während die metallischen Lichtkatalysatoren, deren Wirkung nach Neuberger ebenfalls auf Änderung der Oxydationsstufe beruhen muß, den molekularen Sauerstoff nicht in peroxydischer Form auf die von ihnen angreifbaren Substanzen übertragen.

Besonders zu betonen ist folgender Punkt:

Die metallischen Lichtkatalysatoren bewirken tiefgreifende Änderungen im Molekül und scheinen also a priori zu einer photodynamischen Wirkung im Sinne Tappeiners durchaus geeignet, während die fluoreszierenden Farbstoffe auf Grund ihrer Peroxydbildung im Licht nur besonders leicht reaktionsfähige Atomgruppen im Molekül angreifen. — Hiergegen spricht nicht die von Neuberger und Miura¹ festgestellte Tatsache, daß 3proz. H_2O_2 in Gegenwart von Ferrisulfat oder Mn-Salz Glykogen oder Stärke hydrolysiert, da hier eine relativ starke H_2O_2 -Konzentration in Anwendung kam. —

Wenn also trotzdem die fluoreszierenden organischen Substanzen im Lichte eine enorme Schädlichkeit für die lebende Substanz besitzen, so kann dies nicht darauf beruhen, daß diese Schädigung in einem tiefen Eingriff in die Konstitution der

¹) Neuberger u. Miura. *Biochem. Zeitschr.* 36, 1911. 37.

lebenden Substanz besteht, sondern sie muß in einer Störung der lebenswichtigen Oxydations- und Reduktionsvorgänge im Protoplasma beruhen. — Die Auflösungserscheinungen, die an Paramazien nach Abtötung mit belichtetem Eosin bemerkt werden, müssen wohl auf sekundäre autolytische Prozesse zurückgeführt werden, da sie an ebenso abgetöteten Pflanzenzellen nicht oder nicht in diesem Maße beobachtet wurden. —

Wenn andererseits die stärker umsetzenden metallischen Lichtkatalysatoren das Plasma nicht in der Weise der fluoreszierenden organischen Substanzen angreifen, so liegt dies in Anbetracht der Außenwirkung des belichteten Eosins wohl nicht an der Undurchlässigkeit des Plasmas für diese Metallsalze. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die äußerste Plasmaschicht befähigt ist, die Wirkung dieser Lichtkatalysatoren abzuhalten und damit die tiefgreifenden Zersetzungen zu verhindern, denen chemische Zellbestandteile in Gegenwart von Schwermetallsalzen im Licht anheimfallen.

Immerhin gibt es Fälle, in denen diese Lichtkatalysatoren offenbar eine nachweisbare physiologische Rolle spielen. Nach Simon¹ werden mit Eisen- oder Uransalzen vorbehandelte Samen bei Belichtung in der Keimung befördert, was sich aufs beste mit der chemischen Wirkung dieser Salze auf belichtete Kohlehydrate und Amidverbindungen in Einklang bringen läßt, zumal Lehmann und Ottenwälder² feststellten, daß Samen, die normalerweise nur im Lichte keimen, auch im Dunkeln mehr oder weniger gut zum Keimen gebracht werden können, wenn sie mit proteolytischen Enzymen behandelt werden.

Schlußbetrachtung.

Die physiologisch wirksamen Lichtkatalysatoren lassen sich in zwei Gruppen von verschiedener Wirkungsweise einteilen. Die eine Gruppe wird von den fluoreszierenden organischen Stoffen, die zweite von den Schwermetallsalzen und den (fluoreszierenden) Anthrazenderivaten gebildet. Letztere gehören also auch der ersten Gruppe an.

¹) Simon, Fr. Biochem. Zeitschr. 48, 1913. 410.

²) Lehmann und Ottenwälder. Zeitschr. f. Bot. 5, 1913. 337.

Das Prinzip der Wirksamkeit beruht in beiden Gruppen auf Sauerstoffübertragung.

Betreffs der Wirksamkeit der ersten Gruppe läßt Neuberg zwei Möglichkeiten offen: entweder findet eine Sauerstoffübertragung auf Grund dauernder Umwandlung zweier Oxydationsstufen nach dem Schema Chinon \rightleftharpoons Hydrochinon statt oder es liegt eine Peroxydbildung und Übertragung des Peroxydsauerstoffs auf den Akzeptor vor.

In vorliegender Arbeit konnte nun bewiesen werden, daß die chemisch schon festgestellte Peroxydbildung der belichteten fluoreszierenden Farbstoffe deren physiologische Wirksamkeit bedingt.

Die Gruppe der metallischen Lichtkatalysatoren wirkt nach Neuberg auf Grund ständiger Umwandlung nach dem Schema Oxydul \rightleftharpoons Oxyd.

In Übereinstimmung hiermit konnte festgestellt werden, daß sich mit dieser Gruppe von Lichtkatalysatoren nicht die physiologischen Wirkungen erzielen lassen, die mit der Gruppe der fluoreszierenden organischen Substanzen möglich sind.

Die Befunde waren im wesentlichen folgende: Atmungschromogene werden im Licht durch fluoreszierende Substanzen wie Eosin, Methylenblau, Chininsulfat u. a. zum Farbstoff oxydiert und zwar in derselben Weise, wie es durch H_2O_2 verwirklicht werden kann. Bei Eosin genügt eine Konzentration von 1:25 000 000, um das Chromogen von *Vicia Faba* in diffusem Tageslicht zu oxydieren.

Diese Wirkung kann durch Natriumsulfit und andere reduzierende Salze, nicht jedoch durch $NaCl$, Na_2SO_4 , $NaHCO_3$ usw. aufgehoben werden. Sie wird dagegen deutlich beschleunigt durch Mangansulfat als Sauerstoffüberträger.

Die bekannte „photodynamische“ Wirkung der fluoreszierenden organischen Substanzen auf das lebende Protoplasma, die in Funktionsstörungen und in einer z. T. fast augenblicklichen Abtötung beruht, kann durch Natriumsulfit vollständig gehemmt werden. Auch hier zeigten Kontrollversuche mit zahlreichen anderen Salzen, daß die Wirkung des Sulfits auf seiner reduzierenden Eigenschaft beruht. Und ebenso wie bei

den Chromogenen konnte auch hier durch MnSO_4 -Zusatz eine deutliche Beschleunigung der photodynamischen Wirkung bewirkt werden, die auf Sauerstoffübertragung beruhen muß und nicht auf eine Additionswirkung zurückgeführt werden kann.

Modellversuche mit $\text{H}_2\text{O}_2 + \text{Na}_2\text{SO}_3$ und H_2O_2 allein ergaben eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der Wirkung dieses Peroxyds und derjenigen der photodynamisch wirksamen Substanzen.

Die Versuche wurden an den photodynamisch sehr empfindlichen Paramazien, wie an zahlreichen Pflanzen der verschiedensten systematischen und biologischen Stellung unternommen und ergaben übereinstimmende Resultate. Eine vitale Chromogenoxydation konnte nur in kleinem Maße erhalten werden.

Die Versuche mit den metallischen Lichtkatalysatoren ergaben, daß diese die Chromogene nur in ganz verschwindendem und nicht auf Peroxydwirkung beruhendem Maße zum Farbstoff oxydieren, während am lebendem Protoplasma überhaupt keine Wirkung erzielt werden konnte.

In Anbetracht der auch im lebenden Blatt nachweisbaren Fluoreszenz des Chlorophylls wurden die mit den fluoreszierenden Farbstoffen erhaltenen Befunde als Grundlage einer theoretischen Erwägung über die CO_2 -Assimilation benutzt, die auf die Reaktion eines Chlorophyllperoxyds mit peroxydisch isomerisierter Kohlensäure hinausläuft.

Experimentell wurde festgestellt, daß geringe Sulfitmengen die Blasenausscheidung von belichteten Elodeasprossen sofort hemmen, daß jedoch diese Hemmung nicht auf einer Reaktion des Chlorophylls mit Sulfit beruhen kann, wie es auf Grund der oben dargelegten Versuche mit Eosin usw. denkbar wäre, sondern daß hier wohl rein äußerliche, noch näher zu untersuchende Verhältnisse maßgebend sind.

Eine besondere Erwähnung verdient noch das Verhalten des Mangansulfats. Dieses wirkt nach Neuberg als metallischer Lichtkatalysator und bewirkt als solcher in vitro tiefgreifende Umsetzungen an physiologisch wichtigen Stoffen, während es, wie hier gezeigt wurde, auf die lebende Substanz im Licht nicht

schädlich wirkt. Außerdem kann jedoch Mangansulfat als O-Überträger in Gegenwart belichteter fluoreszierender Farbstoffe auftreten und hat in dieser Funktion einen beträchtlichen Einfluß auf das lebende Protoplasma (vgl. die oben erwähnten Befunde).

Es ist denkbar, daß die in der lebenden Zelle normalerweise vorhandenen Mn-Verbindungen in dieser zweifachen Richtung fungieren; eine stimulierende Wirkung durch Mn-Salze ist ja schon öfters beschrieben worden. Was die Rolle des Mangans als O-Überträger (in Gegenwart fluoreszierender Farbstoffe) betrifft, so ist zu erwähnen, daß sich das belichtete System Eosin + MnSO_4 sehr gut in das von Bach und Chodat aufgestellte Schema der Oxydasenwirkung einreihen läßt:

Licht

- I. Eosin — Eosinperoxyd — MnSO_4
 Oxygenase — Peroxyd — Peroxydase
- II. Eosin + MnSO_4 = Oxydase
 Oxygenase + Peroxydase = Oxydase.
-

Zu der vorliegenden Untersuchung wurden dem Verfasser in liebenswürdiger Weise Mittel aus der Wetterhahn-Stiftung an der Universität Freiburg i. Br. zur Verfügung gestellt.

Freiburg i. Br., Botanisches Institut. Im März 1920.

Nachtrag.

Nach Abschluß der vorliegenden Arbeit erschien eine vorläufige Mitteilung von Stern über den Zustand des Chlorophylls in der lebenden Zelle (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 28). Stern findet im Licht der elektrischen Metallfadenlampe rote Fluoreszenz in lebenden grünen Zellen; ein Befund, der vor demselben Resultat Gicklhorns (vgl. S. 336) das voraus hat, daß er mit Strahlen im sichtbaren Teile des Spektrums erhalten wurde. Nach Stern ist das Chlorophyll teils in molekularer, fluoreszierender Lipoidlösung, teils in kolloidem, nicht fluoreszierendem Hydroidzustand im lebenden Chloroplasten enthalten (vgl. auch Liebaldt l. c.).

Besprechungen.

Gothan, W., Potonies Lehrbuch der Palaeobotanik.

2. umgearb. Auflage. Berlin (1919). Erste Lieferung. S. 1—160. 140 Abb.

Das bekannte Lehrbuch Potonies war schon seit langer Zeit vergriffen und das Erscheinen der neuen Bearbeitung ist durch die Verhältnisse verzögert. Da nur die erste Lieferung vorliegt, ist es noch nicht möglich, das Ganze zu beurteilen. Die erste Lieferung bringt zuerst einige zum Teil sehr kurze Abschnitte über Definition und Geschichte der Palaeobotanik, über die Art der fossilen Pflanzenreste und über Pseudofossilien. Der systematische Teil enthält eine sehr kurzgefaßte Schilderung der Algen, Pilze, Flechten und Moose, weiter werden die Farne und Cycadofilices, sowie der Anfang der Articulatae (Sphenophyllales usw.) behandelt. Hierbei werden zuerst diejenigen fossilen »Farne« besprochen, die man mit Bestimmtheit zu noch heute vorkommenden Gruppen rechnen kann. Nach einigen allgemeinen Bemerkungen über Aphlebien, Aderungstypen, Wedelaufbau und Fiedernform werden dann diejenigen Typen behandelt, die nicht zu rezenten Familien gerechnet werden können. Bei dieser Behandlung werden die echten Farne und Cycadofilices nicht getrennt. Wo es in vielen Fällen nicht möglich ist zu entscheiden, zu welcher dieser beiden Gruppen ein fossiler Rest gehört, wird eine getrennte Behandlung auch wohl vorläufig ausgeschlossen sein. In vielen Fällen kann man den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Teilen auch nicht beweisen. Deshalb beruht das Betrachten als »echter Farn« oft auf der negativen Beobachtung, daß man über Fruktifikation nichts Genaueres kennt. Demgegenüber steht, daß das Betrachten als zu Cycadofilices gehörig meistens oder wenigstens sehr oft auf Zusammenvorkommen oder auf Analogieschlüssen beruht. Und in dieser Hinsicht ist Vorsicht unbedingt notwendig und ganz besonders soll man nicht generalisieren.

Die Behandlung der einzelnen Formen ist mit einigen Ausnahmen sehr kurz gehalten, vielleicht sogar in manchem Falle zu kurz. Demgegenüber steht, daß man viele Einzelheiten angedeutet findet. Es wäre vielleicht besser gewesen, wenn Verf., mit Rücksicht auf die Kreise, für welche sein Lehrbuch bestimmt ist, weniger Einzelheiten

angedeutet hätte, und statt dieser mehr allgemein gehaltene Abschnitte eingelegt. Viele Ausdrücke werden jetzt vielleicht besonders dem weniger botanisch vorgebildeten Leser unverständlich sein. Die Farnstämme und Rhizome werden ausführlich und deutlich behandelt. Wie bei den unzweifelhaften Cycadofilices wird hier auf die Anatomie besonderer Wert gelegt. Aus diesen beiden Abschnitten geht deutlich hervor, wie groß der Fortschritt der Palaeobotanik, vom botanischen Standpunkte betrachtet, in den letzten Jahren war.

Die Hydropterides werden, als weniger wichtige Gruppe, sehr kurz besprochen.

Als Anhang zu den Farnen und Cycadofilices werden noch einige Gruppen: Thinnfeldia, Dichopteris usw. kurz besprochen, deren systematische Stellung unsicher ist. Diese mögen wohl allermeist zu Gymnospermen, namentlich Cycadophyten, zum Teil auch zu Koniferen gehören.

Der Schluß der Lieferung wird gebildet durch den Anfang der Articulatae. Die Besprechung der Sphenophyllales, Cheirostroboles und Pseudoborniales ist sehr übersichtlich und deutlich und im Gegensatz zu dem größten Teil der vorhergehenden Abschnitte allgemein gehalten, ohne daß auf einzelne Formen zu großer Nachdruck gelegt wird.

Bei der Beurteilung des Buches darf nicht vergessen werden, daß die Neu-Bearbeitung des Potonieschen Lehrbuches den Charakter des ursprünglichen Werkes beibehalten mußte. Jongmans.

Neger, F. W., Die Krankheiten unserer Waldbäume und wichtigsten Gartengehölze.

Ein kurzgefaßtes Lehrbuch für Forstleute und Studierende der Forstwissenschaft. 1919. 286 S. Gr. 8°. Stuttgart, F. Enke. 234 Abb. im Text.

Etwa $\frac{1}{3}$ des Buches ist den nicht parasitären Krankheiten, Folgen von Frost und Hitze, Lichtmangel und Lichtüberschuß, Störungen der Wasser- und Nährstoffbilanz, atmosphärischer Einflüsse, mechanischer Verletzungen, gewidmet. Die übrigen Seiten behandeln die parasitären Krankheiten, wie sie von Pilzen, Flechten und phanerogamen Parasiten hervorgebracht werden. Auch Altern und Tod der Pflanzen sind kurz berührt. Tierische Schädlinge sind nicht behandelt. Die forstlich wichtigeren Pilze werden nach Gestalt und Lebensweise beschrieben und deutlich abgebildet, so daß man sie, soweit das ohne eingehenderes Studium überhaupt möglich ist, erkennen kann. Überall sind die Abwehrmaßregeln angegeben. Die theoretische Seite des Themas kommt in allgemeineren Abschnitten, in der Besprechung strittiger Punkte, die reichlich vorhanden sind, und in Literaturangaben zu ihrem Recht. S. 26 gibt Verf. an, daß er im trockenen Sommer 1918 »massenhaft

Honigtau, besonders auf Eiche, auch wo von Blattläusen nichts zu entdecken war«, gesehen habe. Solche Beobachtungen, die auch in der Imkerliteratur immer wiederkehren, wären für das Vorkommen vegetabilischen, durch die Blätter selbst ausgeschiedenen Honigtaus erst zu verwerthen, wenn gezeigt würde, daß nicht inzwischen weggeflogene Aphiden im Spiele waren. Auch die Tatsache, daß Honigtau von nicht immer leicht zu sehenden, auf den Blattunterseiten sitzenden Blatt- oder Schildläusen auf die Oberfläche eines Beobachtungsblattes gespritzt wird, ist meist nicht genügend berücksichtigt worden. Die Angabe auf S. 78, daß durch Harzen die Qualität des Holzes sehr beeinträchtigt würde, ist nur beschränkt richtig. Für die Nutzung des Holzes kommt in der Hauptsache die Qualität des Kernholzes in Betracht. Diese aber leidet meines Wissens durch die Harzung nicht, da das Harz des Kernholzes in der Regel erstarrt ist und nicht mehr ausfließt. Der Hiebsreife nahe Bäume können demnach ohne Schaden geharzt werden.

Der Verf., dessen eigene Arbeiten auf dem Gebiet der Baumkrankheiten (Rauchschäden, Gipfeldürre, Meltauipilze, Rußtau u. a.) bekannt und geschätzt sind, verpflichtet durch sein Buch alle diejenigen zu Dank, welche wünschen, in dem weiten Felde, »auf dem Lautenden« zu sein, ohne die ausgedehnte Literatur eingehender verfolgen zu können.

Büsgen.

Neue Literatur.

Morphologie.

- Hirmer, M.**, Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte. (Flora. 1920. N. F. 13, 213—310.)
Nordhausen, M., Morphologie und Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. 1920. Sammlung Göschen. 132 S.

Physiologie.

- André, H.**, Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 177—218.)
Buder, J., Aus der Biologie der Purpurbakterien. (Naturwissenschaften. 1920. 8, 260—268.)
Elfving, F., s. unter Pilze.
Fischer, H., Der gegenwärtige Stand der Kohlensäurefrage für Pflanzenkulturen. (Angewandte Botanik. 1919. 1, 138—146.)
Lappalainen, H., s. unter Pilze.
Marel, J. P. van der, La perméabilité sélective du tégument séminal. (Rec. trav. bot. néerlandais. 1919. 16, 243—285.)
Pekelharing, C. A., Some remarks on enzymes. (Ebenda. 207—243.)
Rippel, A., Der biologische Abbau der pflanzlichen Zellmembranen. (Angewandte Botanik. 1919. 1, 78—97.)
Weber, F., Hormone im Pflanzenreich. (Naturwiss. Wochenschr. 1920. N. F. 19, 241—253.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Fischer, H., Pflanzenmetamorphose und Abstammungslehre. (Naturwissenschaften. 1920. 8, 268—271.)
 Ubisch, G. von, Anwendung der Vererbungsgesetze auf die Kulturpflanzen. (Ebenda. 293—300.)

Ökologie.

- Heinricher, E., Zur Biologie der Blüte von *Arceuthobium*. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1920. 18, 101—108.)

Pilze.

- Elfving, F., Über die Bildung organischer Säuren durch *Aspergillus niger*. (Finsk. Vetensk.-Soc. Förhandl. 1918—1919. 61, 23 S.)
 Lappalainen, H., Biochemische Studien an *Aspergillus niger*. (Ebenda. 1919—1920. 62, 84 S.)
 Laubert, R., Bemerkungen über die Rostempfänglichkeit der Rosen. (Gartenwelt. 1920. 24, 29—31, 56—59.)
 Tubeuf, C. von, Rückinfektion mit *Peridermium Pini* (*Cronartium asclepiadeum*) von der Schlangenzwurz auf die Kiefer. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1920. 18, 99—101.)

Flechten.

- Warén, H., Reinkulturen von Flechtengonidien. (Finsk. Vetensk.-Soc. Förhandl. 1918—1919. 61, 76 S.)
 Zahlbruckner, A., Vorarbeiten zu einer Flechtenflora Dalmatiens (Schluß). (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 297—326.)

Angiospermen.

- Gäumann, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. (Rec. trav. bot. néerlandais. 1919. 16, 285—324.)
 Hirmer, M., s. unter Morphologie.
 Lakon, G., Über die Bezahnung der Kiele der Vorspelze bei *Lolium perenne* L. und *L. multiflorum* Luck. (Angewandte Botanik. 1920. 1, 250—257.)
 Pfeiffer, H., Über Exkrete und Exkretionsbehälter einiger Dikotyledonen. (Mikrokosmos. 1920. 146—151.)
 Pilger, R., Das System der Blütenpflanzen. 2. Aufl. 1920. Sammlung Götschen. 140 S.
 Tubeuf, C. von, Gemischt-geschlechtige Buchenkupula. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1920. 18, 43—46.)

Pflanzengeographie. Floristik.

- Janchen, E., Beitrag zur Floristik von Ost-Montenegro (Schluß). (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 327—340.)
 Pilger, R., s. unter Angiospermen.
 Rueß, J., Kalmus. (Kosmos. 1920. 114—119.)
 Wettstein, F. v., Floristische Mitteilungen aus den Alpen. (Österr. bot. Zeitschr. 1919. 68, 293—296.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Hahmann, C., Studien über eine Brombeerkrankheit. (Angewandte Botanik. 1919. 1, 103—111.)
 Neger, F. W., Ein neues, untrügliches Merkmal für Rauchsäden bei Laubböhlzern. (Ebenda. 129—138.)
 Wollenweber, H. W., Der Kartoffelschorf. (Arbeit. d. Instit. f. Kartoffelbau. 1920. 102 S.)

Angewandte Botanik.

- Appel, O.**, Die Zukunft des Pflanzenschutzes in Deutschland. (Angewandte Botanik. 1919. **1**, 1—15.)
- Beck, O.**, Über eine Methode der Saatgutuntersuchung auf Brand und über das Versagen der Kupfervitriolbeize. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1920. **18**, 83—99.)
- Falck, R.**, Über die Bewertung von Holz- und Pflanzenschutzmitteln im Laboratorium und über ein neues Spritzmittel für den Pflanzenschutz. (Angewandte Botanik. 1919—1920. **1**, 177—186, 225—249.)
- Fischer, H.**, Der Nährstoffgehalt unserer Gewässer und seine Ausnützung für die Uproduktion. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1920. **18**, 66—83.)
- Graebner, P., Medlewska, E., und Zinz, A.**, Typha als Nutzpflanze. (Angewandte Botanik. 1919. **1**, 30—48, 98—103.)
- Greve, R.**, Die künstlichen Stickstoffdüngemittel, ihre Herstellung und ihr Verhalten zu Boden und Pflanze. Verl. P. Parey, Berlin. 1920. 64 S.
- Herzog, A.**, s. unter Technik.
- Kochs, J.**, Untersuchungen über den Einfluß verschiedenartiger Mineraldüngung auf die Zusammensetzung von Obstdauerwaren. (Angewandte Botanik. 1919. **1**, 15—27.)
- Kondo, M.**, Über Nachreife und Keimung verschieden reifer Maiskörner. (Ber. Ohara Inst. f. landwirtsch. Forschung. 1918. **1**, 361—389.)
- Lang, W.**, Welche Maßnahmen sind geeignet, die Anwendung der vorhandenen guten Pflanzenschutzmittel zu allgemeiner und rechtzeitiger Durchführung zu bringen? (Angewandte Botanik. 1919. **1**, 156—177.)
- Lemmermann, O.**, Untersuchungen über verschiedene Düngungsfragen. (Arb. d. d. Landwirtsgesellsch. 1919. 198 S.)
- Niklas, H.**, Die Bedeutung der Geologie für die land- und forstwirtschaftliche Bodenkunde. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1920. **18**, 22—36.)
- Rost, E.**, Die indische Rund- oder Rangoonbohne. (Angewandte Botanik. 1919. **1**, 27—29.)
- Sabalitschka, T.**, Verbreitung falscher Ansichten über den Wert pflanzlicher Nahrungsmittel im Volke. (Ebenda. 74—77.)
- Simon, J.**, Die Beurteilung des Anbauwertes französischer Rotkleesaaten. (Ebenda. 146—156.)

Technik.

- Herzog, A.**, Über eine mikroskopisch-graphische Methode der Bestimmung des Fasergehaltes von Gespinstpflanzen. (Angewandte Botanik. 1919. **1**, 65—73.)

Verschiedenes.

- Möller, A.**, Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. 163 S.

Personalnachricht.

Nachdem Prof. Kniep-Würzburg den an ihn ergangenen Ruf nach Jena abgelehnt hat, wurde Prof. O. Renner-München auf den dortigen Lehrstuhl der Botanik berufen.



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lehrbuch der Pharmakognosie. Von Dr. **George Karsten**, o. ö. Prof. an der Universität Halle a. S., und Dr. **Wilhelm Benecke**, o. ö. Professor an der Universität Münster i. W. Dritte, vollständig umgearbeitete Auflage von G. Karstens Lehrbuch der Pharmakognosie. Mit 544 zum Teil farbigen Abbildungen im Text. (VI, 398 S. gr. 8^o.) 1920. Mark 26 —, geb. Mark 37. —

Inhalt: Historische Übersicht der Drogenkunde. — I. Kryptogamen. — II. Pteridophyten. — III. Samenpflanzen. 1. Rhizome und Wurzeln. 2. Knollen. 3. Hölzer. 4. Rinden. 5. Blattdrogen. 6. Kräuterdrogen (Herbae). 7. Blüten. 8. Früchte und Samen. 9. Haare und Drüsenhaare. 10. Gallen. 11. Amylum. 12. Rohstoffe. (Milchsäfte, Extrakte, Manna und Gummi, Traganth und Saccharum, Kampfer, Harze.) — Übersichtstabellen über die wichtigeren Drogenpulver. Register.

Die Notwendigkeit einer neuen Auflage dieses bekannten Lehrbuchs der Pharmakognosie ist ein Beweis für die wachsende Beliebtheit, deren es sich erworben hat. Der bisher von Prof. Oltmanns bearbeitete Teil der 2. Auflage ist von Herrn Prof. Benecke übernommen worden. Der Umfang des Buches hat sich bei weit reicheren Inhalt nicht allzusehr vergrößert. Eine Erweiterung erfuhr der Abschnitt Pulver durch Aufnahme neuer Pulver mit Abbildungen. Eine eingehendere Analyse der Bestandteile wurde vorgenommen.

Die beiden ersten Auflagen zog man gern zu Rate, wenn man sich über eine morphologische oder anatomische Frage unterrichten wollte; das gleiche trifft auch für die neue in vollem Maße zu. In diesem Sinne ist das Buch nicht nur ein Lehrbuch für den jungen Apotheker, sondern wird auch von dem selbständig arbeitenden Pharmakognosten und Nahrungsmittel-Untersucher mit Nutzen gebraucht werden.

Apotheker-Zeitung, Nr. 76 vom 22. Oktober 1909: „... ist nicht nur ein Lehrbuch für den jungen Apotheker, sondern wird auch von dem selbständig arbeitenden Pharmakognosten und Nahrungsmittel-Untersucher mit Nutzen gebraucht werden. Die vielen eigenen Untersuchungen der Verfasser finden ihren Ausdruck auch in der großen Anzahl von Abbildungen, die ganz überwiegend Originale sind.“ Hartwich.

Anatomie der Pflanze. Von Dr. **Hans Molisch**, o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Institutes an der Universität Wien. Mit 126 Abbildungen im Text. (144 S. gr. 8^o.) 1920. Mark 12. —, geb. Mark 16.50

Inhalt: I. Die Zelle. Einleitung. Das Protoplasma. Der Zellkern. Die Chromatophoren. Die Stärke- und Proteinkörper. Die Kristalle. Fette, ätherische Öle und Harze. Der Zellsaft. Die Zellhaut. Die Entstehung von Zellen. — 2. Die Gewebe. Einleitung. Das Hauptgewebe. Das Grundgewebe. Das Stranggewebe. Das mechanische Gewebesystem. — 3. Die Organe. Einleitung. Der Thallus. Die Wurzel. Das Blatt. Der Stamm. — 4. Angewandte Anatomie. — 5. Literatur. Sachregister.

Ein kurz gefaßter, für sich erscheinender, von anderen Zweigen der Botanik getrennter Leitfaden der Anatomie der Pflanze ist noch nicht vorhanden.

In knapper und klarer Form bringt der durch seine viel gelesenen Schriften bekannte Wiener Botaniker in diesem Buche die Elemente dieser Wissenschaft, die als Grundlage und Einführung für weitere Studien dienen sollen. Einen wertvollen Bestandteil bilden die zum leichteren Verständnis beigegebenen 126 Abbildungen im Text. Dieser Leitfaden dankt seine Entstehung einem Bedürfnis des akademischen Unterrichts. Sein Erscheinen wird allen Studierenden der Botanik und Biologie willkommen sein.

Recueil des travaux botaniques néerlandais. Publié par la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft, sous la rédaction de M. M. G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. Went.

Vol. XVI. (Vier Hefte.) Mit 61 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (IV, 333 S. 8^o.) 1919. Mark 12.50

Inhalt: P. J. Labr, Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Mit 8 Abbildungen. — Eva de Vries, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. Mit 2 Tafeln. — C. A. Pekelharig, Some Remarks on Enzymes. — J. P. van der Mare, La perméabilité sélective du tégument séminal. Avec 2 fig. — Ernst Gäumann, Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Suxifragales. Mit 51 Textfig. — Annie M. Hartsema, Index alphabétique.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei von der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Berlin SW. 11, betr.: „**Fruwirth, Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung**“. (5. Aufl.)

Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen dargestellt von Dr. **Ernst Küster**, Prof. der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh. Mit 209 Abbildungen im Text. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. 1916. Mark 14.—, geb. Mark 17.—

Inhalt: Einleitung. — **Spezieller Teil:** 1. Panaschierung. — 2. Etiolament und verwandte Erscheinungen. — 3. Hyperhydrische Gewebe. — 4. Wundgewebe und Regeneration. — 5. Gallen. — **Allgemeiner Teil:** 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. — 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. — 3. Ökologie der pathologischen Gewebe. — Nachträge. — Sachregister.

Zeitschrift für Botanik, Bd. VIII, Heft 6: Man sieht es der neuen Auflage des bekannten und geschätzten Buches an, daß der Verfasser in den 13 Jahren seit dem Erscheinen der ersten Auflage auf dem behandelten Gebiet unermüdlich weitergearbeitet hat, und so hat das Buch in jeder Hinsicht eine beträchtliche Erweiterung, Vertiefung und Vervollkommnung erfahren. . . . Alles in allem hat der Verfasser durch eine peinliche Berücksichtigung der umfangreichen und zerstreuten Literatur ein nahezu vollkommenes Bild dessen, was wir auf diesem Gebiete wissen, gegeben und so ist zu erwarten, daß auch die neue Auflage in erhöhtem Maße anregend und befruchtend wirken wird.

Einführung in die botanische Mikrotechnik. Von **Hubert Sieben**, Techniker am botanischen Institut der Universität Bonn. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 22 Abbildungen im Text. (IX, 114 S. kl. 8^o.) 1920. Mark 5.—, geb. Mark 7.—

Der Verfasser stellt in diesem Büchlein die im Bonner botanischen Institut seit Jahrzehnten bewährten Verfahren der Mikrotechnik sehr genau und allgemeinverständlich dar, so daß auch der wenig Geübte und der Anfänger die Handhabung versteht und zugleich eine Reihe von Rezepten und Vorschriften bekommt, die ihn mit der technischen Seite der botanischen Cytologie bekannt machen. Die Brauchbarkeit des Buches ist durch den raschen Absatz der 1. Auflage erwiesen; in der neuen Auflage ist sie durch sorgfältige Bearbeitung und vielfache Verbesserungen erhalten und gesteigert worden.

Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Hilfsbuch bei praktischen Übungen und Anleitung zu selbständigen Studien in der Morphologie und Systematik der Pflanzenwelt. Von Prof. Dr. **Karl Schumann**, weiland Kustos am botan. Museum und Privatdozent an der Universität zu Berlin. Mit 154 Abbild. im Text. (VIII, 610 S. gr. 8^o.) 1904. Mark 13.—

Englers botanische Jahrbücher, 1904, Bd. 34, Heft 3: Ein außerordentlich reicher Lehrstoff ist in diesem über 600 Seiten starken Bande zusammengebracht. . . . Das Werk behandelt in einzelnen ausführlichen Kapiteln je eine Pflanzenart in morphologischer und systematischer Hinsicht in allen ihren Teilen von der Wurzel bis zum Fruchtknoten; daneben sind dann vielfach Bemerkungen über verwandte Arten und Gruppen eingestreut. Die Anordnungen des Stoffes ist eine chronologische, nicht eine systematische; es werden der Reihe nach Frühlings-, Sommer- und Herbstpflanzen behandelt, und zwar ist die Arbeit auf zwei Jahreskurse verteilt gedacht.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. **Ludwig Jost**, o. ö. Professor an der Universität Straßburg. Dritte Auflage. Mit 194 Abbildungen im Text. (XVI, 760 S. gr. 8^o.) 1913. Mark 16.—, geb. Mark 21.50

Inhalt: I. Teil: Stoffwechsel. 1. Stoffliche Zusammensetzung der Pflanze. 2. Stoffaufnahme im allgemeinen. 3. Stoffaufnahme im einzelnen. Verwendung der aufgenommenen Stoffe. (Das Wasser. Die Aschensubstanzen. Kohlen- und Stickstoff. Energiewechsel.) — II. Teil: Formwechsel. 1. Wachstum und Gestaltung unter konstanten äußeren Bedingungen. 2. Einfluß der Außenwelt auf Wachstum und Gestaltung. 3. Innere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung. 4. Die Entwicklung der Pflanze unter dem Einfluß von inneren und äußeren Ursachen. (Entwicklung der Vegetationsorgane. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane. Bastardierung und Vererbung. Variabilität und Vererbung.) — III. Teil: Ortswechsel. 1. Hygroskopische Bewegungen. 2. Variations- und Nutationsbewegungen. (Schleuderbewegungen. Paratonische Bewegungen. Autonome Bewegungen.) 3. Lokomotorische Bewegungen. (Autonome lokomotorische Bewegungen. Lokomotorische Richtungsbewegungen [Taxien].) — Register.

Zeitschrift für Botanik, Jahrg. VI, 1914: . . . nicht nur Studierende der Naturwissenschaften, sondern auch die wissenschaftlich arbeitenden Fachgenossen des Verfassers werden gern wieder das durch die hohe Gewissenhaftigkeit und Sorgfalt, sowie durch die besonnene Kritik seines Autors bekannte Werk zur Hand nehmen. . . . In allen Teilen des Buches ist die emsige Arbeit des Verf. sichtbar, neue Forschungen zu berücksichtigen, das Alte zu berichtigen, frühere Fassungen durch bessere zu ersetzen . . .

Czapek.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 7/8

MIT 6 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, **Freiburg i. Br.**, Jacobistr. 23

Inhalt des siebenten achten Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
Richard Harder, Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Mit 6 Kurven im Text	353
II. Besprechungen.	
Graves, A. H., Chemotropism in Rhizopus	470
Loeb, Jacques, Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in Bryophyllum calycinum	476
—, Influence of leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of Bryophyllum calycinum and the possibility of a hormone theory of these processes	469
Nathansohn, Alexander, Über kapillarelektische Vorgänge in der lebenden Zelle	471
Rippel, A., Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von Sinapis alba L. und die sich daraus ergebenden physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen.	465
Ulbrich, E., Deutsche Myrmekochoren. Beobachtungen über die Verbreitung heimischer Pflanzen durch Ameisen	469
Wisselingh, C. van, Über Variabilität und Erblichkeit	463
III. Neue Literatur	
	473
IV. Personalmeldungen	
	480

Sieben erschienen:

Verzeichnis naturwissenschaftlicher Werke der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena

I. Teil: Botanik

96 Seiten.

Inhalt: 1. Sammelwerke. Kongreß-, Fest- und Gedenschriften. Gesammelte Schriften. Biographien. Allgemeines. 2. Morphologie. Zytologie, Histologie, Organographie. 3. Physiologie. Stoffwechsel, Biochemie, Wachstum, Fortpflanzung. 4. Deszendenzlehre. Entwicklung, Abstammung, Vererbung, Artbildung. 5. Pflanzengeographie. 6. Paläobotanik. 7. Spezielle Botanik (Systematik). 8. Angewandte Botanik. Pharmakognosie, Nahrungsmittel- und Wasseruntersuchung, Technische Mykologie, Gärungsphysiologie, Landwirtschaftliche, koloniale und forstwirtschaftliche Botanik, Pflanzenpathologie. 9. Grenzgebiete. Verschiedenes. Nachtrag. 10. Zeitschriften.

Die weiteren Teile dieses Gesamtverzeichnisses
(Zoologie, Geologie usw.) befinden sich im Druck.

Kostenfrei zu beziehen durch jede Buchhandlung, sowie vom Verlag.

Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität.

Von

Richard Harder.

Mit 6 Kurven im Text.

Einleitung.

§ 1. Es ist schon lange bekannt, daß die Bewegung freischwimmender oder kriechender Pflanzen durch das Licht beeinflußt wird. Schon gegen Ende des achtzehnten Jahrhunderts haben Colomb (1791) und Olivi (1793) (vgl. Pfeffer 1904, S. 774) wahrscheinlich phototaktische Ansammlungen gesehen und Treviranus (1817, S. 84 ff.) hat schon festgestellt, daß Schwärmer von Grünalgen sich vor direktem Sonnenlicht in den Schatten zurückziehen. Seitdem ist eine lange Reihe von Veröffentlichungen erschienen, in denen sich die Forscher planmäßig oder gelegentlich mit der Erscheinung befassen. Die einschlägige Literatur ist in den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten von Oltmanns und Buder I, II zitiert, so daß eine historische Übersicht über dieselbe sich erübrigt (vgl. besonders Famintzin, Strasburger, Engelmann I—III, Oltmanns I, III, IV, Jennings, Buder I, II). Unsere exakte Kenntnis der Reaktionen der taktischen Organismen auf das Licht ist trotz dieser z. T. sehr gründlichen Arbeiten in manchen Punkten aber doch noch recht lückenhaft.

Niemand zweifelt, daß dieser Art der Lichtreaktion ein echter Reizvorgang zu Grunde liegt, und trotzdem wissen wir so gut wie nichts über den näheren Verlauf dieses Reizprozesses. Nicht einmal über die bei anderen Reizprozessen im allgemeinen ziemlich genau bekannte Präsentationszeit und Reaktionszeit sind wir orientiert. Ebensowenig wissen wir Genaueres über die

Gültigkeit des für die moderne Reizforschung so wichtigen Reizmengengesetzes und anderer Gesetze mehr.

Bei oberflächlicher Betrachtung liegt vielleicht die Vermutung nahe, daß der Gesamterscheinungskomplex der Phototaxis eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Phototropismus zeige und daher eine genauere Analyse kaum lohnend sei. Tatsächlich sind Phototaxis und Phototropismus aber in manchen Punkten sehr verschieden. Buder II hat für die alte, seit de Candolle besonders durch Sachs, Darwin, Oltmanns und Fitting behandelte Streitfrage, ob die Lichtrichtung oder Helligkeitsunterschiede der maßgebende Faktor für die Lichtreizbewegungen bei den Pflanzen sei, gezeigt, daß für die Phototaxis die Lichtrichtung von größter Bedeutung ist, für den Phototropismus nimmt dagegen die Mehrzahl der Autoren (vgl. Blaauw, Noack, Heilbronn, Nienburg II, Paal, Sierp IV, Guttenberg, Lundegårdh und besonders Buder III, IV) heute das Gegenteil an. Neben diesem Unterschied besteht ein weiterer, wohl noch wichtigerer, darin, daß sich die phototropischen und die phototaktischen Organismen in der motorischen Phase ihrer Reizkette ganz verschiedener Mittel bedienen — bei den einen Wachstum, bei den anderen freie Ortsveränderung durch Schwimmen oder Kriechen. Nach Blaauw, dem sich Paal und Bremekamp mit verwandten Ansichten zugesellen, ist der ganze Phototropismus nur eine Photowachstumsreaktion — ein Begriff den man niemals auf die Phototaxis wird anwenden können!

Der Hauptgrund, weshalb die einzelnen Glieder der phototaktischen Reizkette bisher nur einer sehr ungenügenden Untersuchung unterzogen wurden, liegt wohl darin, daß sich alle hierher gehörigen Prozesse im allgemeinen außerordentlich rasch abspielen. Eine Euglena oder ein Chromatium z. B. reagieren auf Lichtreize so schnell, daß es wohl unmöglich ist Präsentationszeit und Reaktionszeit exakt festzustellen. Will man sich einen Einblick in die fraglichen Größen verschaffen so muß man nach Organismen suchen, die sich durch relativ träge Bewegung und Reaktion auszeichnen.

Sehr geeignete Objekte dafür sind Cyanophyceen, wie Oscillarien und Hormogonien von Nostocaceen. Dadurch, daß

sie nicht schwimmen, sondern auf festem Substrat kriechen, lassen sich ihre Bewegungen leicht mit dem Mikroskop verfolgen. Ihre Geschwindigkeit ist ziemlich gering, sie »ziehen gemessen ihre Bahn«, man sieht sie nicht »tanzen«, »umeinanderwirbeln«, »trollen«, »trudeln« und »purzelbäumeschlagen«; von »beinahe schmerzhaften Einkrümmungen« oder von »fast verzweifelten Versuchen« aus dem Reizfeld in »irgend einer Weise herauszukommen« und anderen »netten Reaktionen«, wie sie sonst wohl anschaulich von phototaktischen Organismen beschrieben wurden, ist nichts zu erkennen. Die Pflänzchen lassen sich leicht auf verschiedenen Nährmedien kultivieren (vgl. besonders Pringsheim V, Harder I), so daß man sich unschwer Material von ihnen beschaffen kann. Sie reagieren gut auf Licht und zwar sowohl phobotaktisch wie topotaktisch.

Abgesehen von den Arbeiten, die sich in erster Linie mit der Mechanik der Bewegung beschäftigen (Literatur bei Fechner, Harder III, Schmid), liegen auch schon einige Beobachtungen über die Reizbewegungen der Cyanophyceen vor. Untersuchungen über Geotaxis (Stahl, Aderhold), Chemotaxis (Fechner), Reaktionen auf Temperaturreize (Harder III, Schmid) und anderes brauchen uns hier nicht zu interessieren, für uns sind nur die Beziehungen der Bewegungen der Cyanophyceen zum Lichte von Bedeutung.

Schon Cohn (1866) beschreibt, daß Oscillarien aus der Finsternis zum Licht kriechen und Famintzin stellte bereits fest, daß die Oscillarien das direkte Sonnenlicht ebenso wie die Dunkelheit vermeiden und fand auch schon Beziehungen zwischen der Geschwindigkeit der Bewegung und der Beleuchtungsstärke. Angaben von Belang findet man in der Literatur dann nicht wieder bis auf die neueste Zeit. In einer Arbeit von Schmid, die andere Ziele verfolgte, sind einige Beobachtungen über die Wirkung des Lichtes auf lokal beschränkte Zonen eines Oscillariafadens und über tropistische Krümmungen enthalten, vor allem sind aber 2 Arbeiten zu nennen, die auf Anregung von W. Magnus entstanden sind. Die eine derselben, von Pieper, beschäftigt sich mit der positiven und negativen Phototaxis der Oscillarien in weißem und farbigem Licht, in der anderen untersucht Nienburg (I) das Verhalten

von Oscillarien in einer Lichtfalle. Er beobachtete Umkehr der Bewegung bei Übergang vom hellen Felde ins Dunkle, auch finden sich bei ihm Angaben über den Ort der Perzeption des Lichtreizes, über Reizleitung und über Veränderung der Geschwindigkeit bei Beleuchtung mit verschiedenen Lichtintensitäten. Über die von Nienburg behandelten Punkte sind auch von mir (III) Beobachtungen an Nostocaceen veröffentlicht worden.

Seit ungefähr 6 Jahren bin ich mit Untersuchungen über die Reaktionen der Cyanophyceen auf Lichtreize beschäftigt. Sie wurden durch die ungünstigen Zeitverhältnisse sehr in die Länge gezogen und mußten schließlich wegen der außerordentlich großen Schwankungen, die die Spannung im städtischen Lichtstromnetz zur Zeit aufweist, ganz aufgegeben werden, ehe alle Fragen gelöst waren.

In der vorliegenden Arbeit soll über Untersuchungen berichtet werden, deren Ziel es war, eine Kenntnis der einleitend erwähnten, für die Lichtreizbewegungen noch unbekanntem Glieder der Reizkette zu erlangen. Dazu wurden die Reaktionen benutzt, welche die Cyanophyceen ausführen, wenn sie einem Lichtintensitätswechsel ausgesetzt werden. Unter normalen Bedingungen, wie sie in der Natur vorliegen, entsteht eine solche Reaktion dann, wenn eine Cyanophycee von einem beleuchteten Orte an einen dunklen gerät, sie wendet sich dann von der Dunkelheit ab, indem sie ihren Bewegungsapparat umschaltet und rückwärts wieder ins Licht kriecht, wie schon Nienburg es ausführlich geschildert hat. Im Experiment kann man diesen Übergang von einer Beleuchtungsintensität zur anderen rascher dadurch herbeiführen, daß man plötzlich das Gesichtsfeld verdunkelt. Auch dann kriecht der Faden rückwärts. Da in diesem Fall gar keine Beziehung mehr zwischen der Richtung der Bewegung und der des sie auslösenden Reizes besteht, könnte man die Erscheinung wohl als Photonastie bezeichnen (vgl. Jost II, III, Kniep II), mit Rücksicht darauf, daß die gleiche Reaktion aber auch beim Hinüberkriechen vom Hellfeld zum Dunkelfeld entsteht, wo sie zweifellos auf der »abstoßenden« Wirkung¹ der Dunkelheit beruht und »den Zweck«¹ hat, die Alge wieder zum hellen Felde zurückzuführen, kann

¹) Wenn ich so sagen darf.

man sie auch Phobophototaxis nennen. Da bei den Nastien die Reaktionsrichtung durch Dorsiventralität des Organes bestimmt wird, von der man bei den Cyanophyceen wenigstens nicht im üblichen Sinne reden kann, so ist in der vorliegenden Arbeit die Bezeichnung Phototaxis gebraucht, wenn sich auch die beobachteten Erscheinungen nicht völlig mit denen der Phototaxis decken. Tatsächlich stellen die Reaktionen wohl ein Mittelding zwischen den taktischen und nastischen dar — dafür einen neuen Fachausdruck einzuführen, schien mir jedoch nicht erforderlich.

Ich arbeitete fast ausschließlich mit *Nostoc punctiforme* (Kütz) Hariot¹, den ich von früheren Untersuchungen her in Reinkultur besaß. Die Pflanze bildet bekanntlich sowohl bei der Keimung der Sporen wie beim »Ausschwärmen« der Kolonien bewegliche Fäden: Hormogonien. Nur die direkt aus der Spore gebildeten Hormogonien (primäre) wurden zu den vorliegenden Untersuchungen verwendet, die »sekundären« waren häufig gegen Lichtreize ziemlich unempfindlich². Das entspricht meinen früheren Beobachtungen (Harder III), wonach die Bewegungsgeschwindigkeit der älteren Fäden meist nur unwesentlich oder gar nicht durch das Licht beeinflusst wird.

Methodik.

§ 2. Die Algen wurden in bakterienfreier Reinkultur auf Mineralsalz-Agar gezüchtet (1% Agar, 0,01% $MgSO_4$, 0,01% K_2HPO_4 , 0,05% $Ca[NO_3]_2$). Als Kulturschalen dienten kleine Esmarchsche Doppelschalen, in denen der Agar eine 5 mm hohe Schicht bildete. Da die Schälchen auch direkt zur mikro-

¹) Einige Versuche wurden auch gelegentlich mit *Cylindrospermum muscicola* und *Oscillatoria formosa* gemacht. Das Ergebnis war im Prinzip das gleiche wie bei *Nostoc*, die Reaktionen waren aber weniger präzise („autonome“ Umkehr! Vgl. Fechner, Nienburg).

²) Es liegt hier also eine physiologische Änderung des Organismus mit fortschreitendem Entwicklungsstadium vor, wie sie ja nicht selten vorkommt. Aus der Reihe der diesbezüglichen taktischen Erscheinungen sei nur an die Beobachtungen von Oltmanns (I) an *Volvox* erinnert, wonach sich zur Fortpflanzung anschickende, bzw. mit jungen Kolonien beladene Pflanzen verschieden auf Licht reagieren, und an Roberts Befund, daß *Saprolegnia*-Zoosporen nur im zweiten Schwärmstadium chemotaktisch sind.

skopischen Beobachtung dienten, wurden nur solche benutzt, die einen vollständig ebenen und schlierenfreien Boden hatten. Der Agar wurde stets sorgfältig filtriert, so daß er fast wasserklar war.

Die Oberfläche des Agars wurde in der Art und Weise, wie ich es früher geschildert habe (Harder II), mit Sporen besät, und zwar impfte ich jeden Tag 2 bis 3 Schälchen und stellte sie an ein helles Nordfenster. Je nach der Keimungsgeschwindigkeit der Sporen (die vom Alter derselben abhängt) und der Witterung (Temperatur, Helligkeit) treten in diesen Kulturen nach 1 bis 4 Wochen die ersten beweglichen Hormogonien auf und kriechen auf der Oberfläche des Agars umher. Impft man immer von derselben Stammkultur, so hat man bei diesem Verfahren fast täglich Hormogonien, die in Alter und Reaktionsfähigkeit den Versuchsanforderungen entsprechen.

6 Stunden vor Beginn des Versuches wurden die Schälchen stets in einem geräumigen, gleichmäßig temperierten und ventilierten, lichtdichten Kasten in 30 cm Entfernung von einer 25kerzigen Wotanlampe so aufgestellt, daß die Lichtstrahlen senkrecht auf die Oberfläche der Kultur trafen. Die Lichtquelle wirkte nicht ununterbrochen, sondern erlosch und leuchtete wieder auf im Rhythmus von zwei zu zwei Minuten¹.

Diese intermittierende Beleuchtung hatte den Zweck, das Versuchsmaterial in eine bestimmte Erregbarkeit zu versetzen. Wie wir später sehen werden, wird die Empfindlichkeit der Hormogonien gegen Lichtreize durch dauernd erneute Reizung stark erhöht.

Die Reizversuche selbst führte ich unter dem Mikroskop direkt in den Schälchen aus. Dazu wurde auf die Oberfläche des Agars ein steriles Deckgläschen gelegt. Da die Reaktionsfähigkeit der Hormogonien sich gelegentlich als gestört erwies, wenn die Kultur kurz vor Beginn des Versuches mit dem Deckglas bedeckt wurde², legte ich das Deckglas immer schon

¹) Das wurde durch regelmäßiges Öffnen und Schließen des elektrischen Stromes erreicht. Zu diesem Zweck stellte mir Herr Professor Kniep, dem ich auch an dieser Stelle dafür danke, die Auslösuhr seines intermittierenden Klinostatens zur Verfügung, die sich in sehr einfacher und bequemer Weise zum Unterbrechen elektrischer Ströme in den beliebigen Tempi verwenden läßt (K n i e p I).

²) Auch O l t m a n n s' (IV, S. 280) Volvox reagierte besser, wenn er einige Tage unter gleichmäßigen Bedingungen gelebt hatte.

mehrere Tage vor dem Versuch auf, bei rasch keimendem Material sogar schon direkt nach der Impfung. Eine schädliche Wirkung der Bedeckung habe ich niemals beobachtet, es sei denn, daß die Algen viele Wochen unter dem Gläschen verweilt hatten. Wahrscheinlich herrscht auch schon bei kürzerer Bedeckung ein gewisser Gas-, wohl vor allem Sauerstoffmangel. Das beeinträchtigte die Reaktionsfähigkeit der Hormogonien jedoch nicht, im Gegenteil schien die Sensibilität häufig höher und die Reaktion gleichmäßiger zu sein als in unbedeckten Schalen, die zur Kontrolle herangezogen wurden.

Das Schälchen wurde auf den Objektisch des Mikroskopes gestellt, wo es mit Hilfe des Zeißschen Kreuztisches befestigt und beliebig verschoben werden konnte. Beobachtet wurde mit starkem Trockensystem und Mikrometerokular. Die Kultur wurde in der beim Mikroskopieren üblichen Weise von unten beleuchtet, jedoch ohne Kondensator und Blenden und nur mit dem Planspiegel, weil es mir auf quantitative Kenntnis des zur Kultur gelangenden Lichtes ankam. Die Lichtstrahlen fielen genau senkrecht ein.

Bevor das Licht an die Versuchspflänzchen gelangte, mußte es den Schalenboden und die 5 mm dicke Agarschicht passieren. Dabei ging ein Teil verloren. Dieser Verlust ist aber einmal nicht sehr groß, weil der Agar stets sehr sorgfältig geklärt war, und andererseits ist er für die Versuchsergebnisse ohne Bedeutung, weil zusammenhängende Versuchsreihen immer nur am selben Algenfaden gemacht wurden. Bei allen Lichtangaben ist deshalb der nicht zu umgehende Verlust durch die leichte Trübung des Agars gänzlich unberücksichtigt geblieben.

Als Lichtquellen dienten elektrische Lampen, die an einer improvisierten, 3 m langen, mit Maßeinteilung versehenen optischen Bank vorwärts und rückwärts bewegt werden konnten. Das Mikroskop, dessen Spiegel in einem Winkel von genau 45° stand, war so aufgestellt, daß der Mittelpunkt des Spiegelbildes der Lampe bei Betrachten durch den von seinen Linsen befreiten Tubus des Mikroskops in jeder Stellung an der optischen Bank mit dem Mittelpunkt der Spiegelfläche selbst zusammenfiel. Alle Entfernungsangaben beziehen sich auf den Abstand zwischen der Oberfläche der Kultur und dem Mittel-

punkt des elektrischen Glühkörpers¹. — Die Lampen waren auf der Hinterseite mit großen, schwarzen Papptafeln verkleidet und ließen sich nicht nur vorwärts und rückwärts verschieben, sondern konnten auch durch Hebelvorrichtung senkrecht in die Höhe hinter schwarze Kulissen, wo sie sofort ausgeschaltet wurden, gehoben werden, so daß hinter ihnen stehende Lampen von anderer Intensität plötzlich zur Wirkung kamen. — Da sich die Leuchtkraft elektrischer Lampen im Laufe der Zeit wesentlich ändert, so ist, worauf von botanischer Seite besonders Sierp II hingewiesen hat, das vergleichsweise Arbeiten mit zwei verschiedenen Lampen nur mit ständiger Photometerkontrolle oder zu ganz groben Versuchen zulässig. Ich habe die gleichzeitige Anwendung mehrerer Lampen deshalb nur dann benutzt, wenn es sich um Herstellung so großer Lichtgefälle handelte, daß sie durch einfaches Näher- oder Fernerrücken einer Lampe auf der infolge der räumlichen Verhältnisse des Dunkelzimmers auf 3 m Länge beschränkten optischen Bank nicht mehr zu erzielen waren. In diesen Fällen kamen Ungenauigkeiten von einigen Kerzen nicht mehr in Betracht, weil sie bei den großen Intensitätsunterschieden innerhalb der übrigen Versuchsfehlergrenzen lagen. Wenn es sich um feinere Lichtabstufungen handelte, wurden sie stets nur durch entsprechendes Verschieben einer einzigen Lichtquelle hergestellt.

Als Lampen benutzte ich Wotanmetalldrahtlampen von verschiedener Kerzenstärke und zwei Wotanhalfwattlampen von 500 und 1500 MK. Die Lampen wurden, soweit sie nicht schon wie die Halbwattprojektionslampen eine in einer Ebene liegende Leuchtfläche haben, stets so montiert, daß die größte leuchtende Fläche der Kultur zugekehrt war.

Sollte völlige Dunkelheit erzeugt werden, so senkte ich einen Dunkelsturz über das Mikroskop, der durch ein Gegengewicht equilibriert, an einem galgenähnlichen Aufbau an einem Rollen- und Schnursystem über dem Mikroskop schwebte. Diese Dunkelvorrichtung ließ sich vom Platz des Experimentators aus leicht und exakt bedienen. Die Verschiebung der Lampen auf der optischen Bank wurde dagegen durch die Mithilfe einer zweiten Person sehr erleichtert. Bei einer großen Anzahl

¹) Selbstverständlich unter Einrechnung des Strahlenganges über dem Spiegel.

von Versuchen unterstützte mich meine Frau, die mich auch bei den im Maximum bis zu 19 Stunden dauernden mikroskopischen Beobachtungen ablöste, wofür ich ihr herzlich danke.

Die Temperatur wurde während eines Versuches möglichst konstant gehalten. Im Durchschnitt handelte es sich um Zimmertemperaturen von 20° C. In meinen Protokollen sind bei allen Versuchen die Temperaturen bei jeder einzelnen Schwellenbestimmung notiert, da die Schwankung aber meistens in mehreren Stunden nicht mehr als $\frac{1}{2}^{\circ}$ C beträgt, so glaube ich auf ihre jedesmalige Angabe in den folgenden Blättern aus Raumersparnis verzichten zu dürfen.

Die Ausführung der Versuche.

§ 3. Die für die Versuche erforderlichen plötzlichen Lichtveränderungen wurden entweder durch völlige Verdunkelung oder durch Belichtung mit schwächerem Licht erreicht. Beide sind im folgenden immer als »Lichtabschwächung« oder »Beschattung« bezeichnet. Das Licht, welches abgeschwächt wurde, also vor der Beschattung bzw. Verdunkelung auf die Pflanze wirkte, soll immer »Hauptlicht« genannt werden. Der plötzliche Übergang vom Hauptlicht zur Beschattung stellt also in unsern Versuchen den eigentlichen Reiz dar. Wenn die Reaktion eingetreten ist, kann man die Reizung am selben Objekt immer wieder von neuem mit Erfolg wiederholen. Dabei wird natürlich die nächste Reizung unter Umständen noch unter der Nachwirkung der vorausgehenden stehen; je nach der Stärke der ersten Reizung wird die Nachwirkung verschieden stark sein und dadurch auch die Reaktion der zweiten Reizung verschieden ausfallen. Um diese Fehlerquelle zu einer konstanten Größe zu machen und damit praktisch auszuschalten, wurde zwischen je zwei Versuchsreizungen eine konstante, starke, überschwellige Reizung eingeschaltet. Sie bestand in einer langen, starken Belichtung des Fadens und plötzlicher langer Verdunklung. Diese starke Belichtung nenne ich »Grundlicht«. Durch besondere Versuche habe ich mich davon überzeugt, daß nach Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls tatsächlich die Reizbeantwortung der Fäden — wenigstens innerhalb der für unsere Zwecke erforderlichen Grenzen — nicht mehr von der diesem Intervall vorausge-

gangenen Reizung beeinflusst wird. Da für das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall bei allen Reizungen eines Versuchs die gleichen Zeit- und Intensitätsverhältnisse angewendet wurden, so waren damit für jede neue Versuchsreizung gleichmäßige Vorbedingungen geschaffen.

Ein jeder Versuch verläuft also, wenn es nicht anders angegeben ist, folgendermaßen:

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1. Belichtung mit dem Grundlicht von konstanter Intensität und Dauer. | } schaffen konstante Vorbedingungen. |
| 2. Verdunklung von konstanter Zeit. | |
| 3. Hauptlicht. | } eigentlicher Versuch. |
| 4. Beschattung (Verdunklung). | |

Intensität und Dauer des Hauptlichts wie der Beschattung wurden in verschiedenster Weise variiert und dadurch der Einblick in die im folgenden mitgeteilten Ergebnisse gewonnen.

Da die Reaktionen auf denselben Reiz bei verschiedenen Hormogonien auch unter für unsere Begriffe konstanten Außenbedingungen sehr verschieden ausfallen (vgl. Kapitel »Stimmung«), so war eine gleichzeitige Verwendung mehrerer Fäden oder gar einer ganzen Schar in einem Versuch ausgeschlossen. Alle Veränderungen des Hauptlichtes und der Beschattung mußten an einem Individuum durchgeführt werden. Gelang es nicht, die beabsichtigte Versuchsreihe zu Ende zu führen, weil der Faden, wie das oft der Fall war, seine Stimmung zu stark »autonom« änderte, also »launisch« war, oder unbeweglich wurde (die Beweglichkeit der Nostochormogonien ist je nach den Belichtungs- und anderen -verhältnissen auf wenige Tage bis Stunden (!) beschränkt¹⁾), so ließ sich der Versuch nicht mit einem anderen Hormogonium weiterführen, sondern mußte mit diesem von vorne begonnen werden.

A. Reaktionen auf plötzliche Lichtabschwächung.

I. Orientierende Versuche.

a) Einfluß der Hauptlichtzeit.

§ 4. Um einen klaren Einblick in die phototaktischen Reizverhältnisse zu bekommen, schien es mir vor allem wichtig, fest-

¹⁾ Vgl. Harder III.

zustellen, in welcher Weise die Reaktion der Hormogonien auf Kontrastreize beeinflußt wird durch die voraufgehende Beleuchtung (Hauptlicht).

Dahin zielende Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt. Ein Faden wurde mit dem Grundlicht-Dunkelheit-Intervall behandelt und kam dann in das Hauptlicht. Diesem blieb er eine bestimmte Zeitlang exponiert und wurde dann plötzlich verdunkelt. Es galt nun festzustellen, ob der Faden auf die Verdunklung stets durch Umkehr reagiert, oder ob dafür eine bestimmte Mindestdauer des Hauptlichtes Vorbedingung ist.

In dem hier als Nr. 1¹ mitgeteilten Versuch kroch der Faden im Grundlicht vor der ersten Versuchsreizung in der Richtung von links nach rechts. Das Grundlicht war 200 MK stark. Es wirkte 120'' auf den Faden, dann wurde plötzlich verdunkelt. Als nach 180'' die Dunkelheit aufgehoben wurde, war der Faden in der Richtung von rechts nach links in Bewegung. Er war also umgekehrt. Aus der Tabelle 1 ist ersichtlich, daß diese Umkehr auch bei allen späteren Anwendungen des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls eintrat. — Es wurde nun während der Verdunklung, die sich an das Grundlicht anschloß, die Stellung der Lampe derart verändert, daß bei Abheben des Dunkelsturzes nur 100 MK auf die Kultur einwirkten. Für diese 100 MK sollte nun die minimale Wirkungszeit gesucht werden, bei der der plötzliche Übergang zur Dunkelheit noch gerade als Umkehrreiz wirkt. Bei der ersten Reizung ließ ich dieses Hauptlicht 60'' wirken und verdunkelte darauf. Nach 120'' wurde die Dunkelheit wieder beseitigt. Der Faden kroch jetzt von links nach rechts, war also umgekehrt. Während der Verdunklung war die Lampenstellung wieder verändert worden und zwar so, daß jetzt wieder 200 MK — also die Grundlichtintensität hergestellt war. Nach 120'' Beleuchtung mit dem Grundlicht wurde wieder 180'' verdunkelt, der Faden drehte infolgedessen um, und dann folgte wieder das Hauptlicht, das diesmal nur 40'' in Wirkung blieb.

¹) Diese Nummerierung gibt nicht etwa die Folge wieder, in der die Versuche bei der Ausführung der Arbeit angestellt wurden, sondern ist erst im Text geschaffen.

Tabelle 1.
Versuch 1.

Grundlicht 200 MK	Richtung vor der Verdunklung	Dunkel	Richtung nach der Verdunklung	Umkehr	Hauptlicht 100 MK	Dunkel	Richtung nach der Verdunklung	Umkehr
120''	→	180''	←	ja	60''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	40''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	30''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	20''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	15''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	10''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	5''	120''	←	nein
120''	←	180''	→	ja	10''	120''	←	ja
120''	←	180''	→	ja	5''	120''	→	nein

Auch bei dieser Hauptlichtzeit kehrte das Hormogonium um und ebenso trat bei noch weiter gehender Verminderung des Hauptlichtes während der anschließenden Verdunklung immer noch Umkehr ein (vgl. Tabelle 1). Erst als die Hauptlichtzeit auf 5'' verkürzt war, unterblieb die Umkehr. Daß das kein Zufall ist, geht daraus hervor, daß bei mehrmaliger Wiederholung der Belichtung mit 5'' und 10'' immer wieder bei 10' die Umkehr erfolgte, bei 5'' dagegen nicht.

Die minimale Zeit, während der der in diesem Versuch benutzte Faden mit einer Intensität von 100 MK belichtet werden muß, um bei einer plötzlichen Verdunklung, die 2' anhält, umzukehren, liegt also zwischen 5'' und 10''.

Während hier eine noch genauere Bestimmung der Schwelle nicht vorgenommen wurde, geschah das z. B. bei folgendem Versuch (Nr. 2), bei dem im übrigen eine andere Hauptlichtintensität (750 MK) und eine andere Dunkelzeit (60'') angewandt wurde. Bei 35'' bis 38'' Hauptlicht keine Umkehr, bei 40'' und 39'' trat sie jedoch ein. Es waren also 39'' Belichtung nötig, um dem Faden Umkehr zu ermöglichen¹.

¹) Das Grundlicht hatte in diesem Fall gleiche Stärke wie in Versuch 1; seine Wirkungszeit und auch die der anschließenden Dunkelheit war ebenfalls dieselbe. Bei andern Versuchen wurde aber auch stärkeres Grundlicht benutzt, und auch die Zeiten, sowohl für das Licht wie für die Verdunklung waren andere. Das ist für das Resultat der Versuche gleichgültig, da wesentlich ist, daß durch das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall einerseits stets Umkehr der Bewegung zustande kommt (daß es also überschwellig für die Umkehr ist), und daß anderer-

Da sich im Verlauf der weiteren Untersuchungen ähnliche Resultate immer wieder ergeben, begnüge ich mich damit, hier nur noch das Resultat von Versuch 2a anzuführen, bei dem die Hauptlichtintensität wesentlich niedriger war. Bei 25 MK Hauptlicht und 120" Verdunklung lag die Schwelle oberhalb 45" und unterhalb 50".

Es ergibt sich aus den mitgeteilten Versuchen also, daß unsere Pflanze eine plötzliche Verdunklung nur dann als Reiz empfindet, wenn die der Verdunklung vorausgegangene Belichtung eine gewisse Zeit gedauert hat. Diese Zeitschwelle ist in jedem Fall genau bestimmbar und fest fixiert.

Die drei mitgeteilten Versuche zeigen, daß die Zeitschwelle eine sehr verschiedene Höhe haben kann. Das ist einerseits auf die verschiedene Intensität des Hauptlichtes, und wie sich später zeigen wird, auch auf die Dauer der Verdunklung zurückzuführen, andererseits aber auch im individuellen Verhalten des einzelnen Hormogoniums begründet. Näheres darüber enthält § 14 und § 6.

b) Einfluß der Dunkelzeit.

§ 5. Nachdem festgestellt ist, daß die Dauer des Hauptlichtes eine wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der Umkehrreaktion hat, ist es umgekehrt von Interesse, zu prüfen, ob auch die Einwirkungsdauer des Kontrastreizes selbst von Wichtigkeit ist. Die Frage scheint ja zunächst zu verneinen zu sein, weil ein Helligkeitsgegensatz offenbar durch den augenblicklichen Kontrast wirkt; wir werden jedoch sehen, daß die Einwirkungsweise des Reizes nicht so einfach ist, wie es auf den ersten Blick wohl scheint.

Bei den bisher besprochenen Versuchen hatte die Verdunkelung stets eine ziemlich lange Zeit (1—2 Minuten) gewirkt.

seits die Bewegung des Fadens noch während der Verdunklung wieder beginnt. Wir werden später sehen (§ 23), daß zum Eintritt der Umkehrreaktion eine bestimmte Reaktionszeit gehört. Diese muß natürlich abgelaufen sein, wenn man nicht unkontrollierbare Zustände bei der Hauptlichtreizung haben will. Natürlich ist es auch selbstverständlich, daß während eines Versuches keine Änderung eines der Faktoren des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls vorgenommen werden darf.

Tabelle 2.

Versuch 3. Grundlicht-Dunkelheit-Intervall 125 MK, 120" : 120" .

Hauptlicht 125 MK	Dunkel	Umkehr
120"	120"	ja
120"	100"	ja
120"	80"	ja
120"	60"	nein
120"	70"	ja
120"	65"	ja
120"	60"	nein
120"	55"	nein
120"	50"	nein
120"	40"	nein
120"	30"	nein

Es wird jetzt also zu untersuchen sein, wie sich die Hormogonien bei kürzerer Verdunklungsdauer verhalten.

In Versuch 3 wurde der Versuchsfaden stets 120" lang der Hauptlichtintensität ausgesetzt und darauf zunächst 120" verdunkelt. Er kehrte daraufhin um. Nun wurde die Dunkelzeit allmählich verkürzt. Bei 80" wurde noch Umkehr beobachtet, bei 60" nicht mehr. Endergebnis: Die kürzest zulässige Verdunklungszeit lag bei 65"² (Tabelle 2).

Auch Versuch 4, 5 und 6 zeigen an anderen Fäden die Abhängigkeit der Reaktion von der Dunkelzeit, jedoch bei anderen Hauptlichtintensitäts- und -Zeitverhältnissen (Tabelle 3).

Tabelle 3.

Versuch Nr.	Grundlicht-Dunkel- heitintervall	Hauptlicht		Umkehr	
		Inten- sität	Dauer	erfolgt bei Verdunke- lungszeit	unterbleibt bei Verdunke- lungszeit
4	155 MK, 120" : 120"	1000 MK	60"	145"	140"
5	200 MK, 120" : 120"	100 MK	120"	35"	30"
6	125 MK, 120" : 120"	12,5 MK	120"	86"	85"

1) Die Angabe Grundlicht-Dunkelheit-Intervall 125 MK, 120" : 120" bedeutet, daß das stets zwischen 2 Reizungen eingeschaltete Grundlicht 125 MK stark war. Es wirkte 120" und wurde dann durch 120" lange Dunkelheit ersetzt.

2) Eine genauere Messung als für Abstände von 5" wurde im allgemeinen nicht ausgeführt, da aus den im § 6 erörterten Verhältnissen hervorgeht, daß feinere Abmessungen oft innerhalb der durch Stimmungsänderungen hervorgerufenen Fehlergrenzen liegen.

Aus den mitgeteilten Versuchen, deren Zahl ich beliebig vermehren könnte, ergibt sich, daß die Einwirkungsdauer der Dunkelheit nicht unter eine bestimmte Zeit sinken darf, wenn sie als Reiz zur Umkehr wirken soll. Es gibt für jedes einzelne Versuchspflänzchen eine genau feststellbare Dunkelzeitschwelle, oberhalb welcher stets positive¹, und unterhalb der stets negative¹ Reaktion eintritt — Konstanz der übrigen Bedingungen vorausgesetzt². — Die Schwelle ist je nach den Außenumständen und nach den individuellen Verschiedenheiten der Versuchshormogonien sehr verschieden hoch. Es wäre falsch, wenn man aus den mitgeteilten Versuchsprotokollen Rückschlüsse allgemeiner Art über die Höhe der Schwelle ziehen würde — darüber wird § 6 Aufklärung geben.

II. Die „Stimmung“ der Hormogonien.

1. Individuelle Unterschiede.

§ 6. Ehe auf eine genaue Analyse der eben geschilderten Verhältnisse eingegangen wird, soll hier vorher ein Faktor besprochen werden, der von großer Bedeutung für die vorliegenden Untersuchungen ist. Das ist die »Stimmung« der Hormogonien.

In Versuch 7 wurden in einer Kultur die Hauptlicht-Schwellenwerte für eine Reihe verschiedener Fäden bestimmt. Die Fäden wurden stets 60'' verdunkelt und die minimale Belichtungszeit gesucht, die gerade ausreicht, um den Fäden einen solchen Empfindlichkeitsgrad zu geben, daß sie durch die anschließende 60'' dauernde Verdunkelung zur Umkehr gelangen. Zwischen je zwei Reizungen wurde ein Grundlicht-Dunkelheits-Intervall eingeschaltet.

Es reagierte Faden 1 nach 50'' Mindestbelichtung

„	„	„	2	„	70''	„
„	„	„	3	„	45''	„
„	„	„	4	„	60''	„
„	„	„	5	„	55''	„
„	„	„	6	„	65''	„

¹) Unter positiver Reaktion ist stets, wenn nicht anders angegeben, Umkehr, unter negativer Unterbleiben derselben zu verstehen.

²) Vor allem ist dafür, wie § 20 zeigen wird, die Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls unbedingt nötig — fehlt es, so ist keine so scharfe Grenze zu ziehen.

Die Empfindlichkeit von Faden 3 war also fast doppelt so groß wie die von Faden 5. In anderen Fällen waren die Gegensätze noch größer, meistens aber kleiner.

Die sich in der Schwellengröße äußernde Empfindlichkeit der Fäden der gleichen Kultur ist also verschieden. Es ist daher nötig, verschiedenartige Reizungen, deren Wirkungen man miteinander vergleichen will, an ein und demselben Hormogonium zu machen¹.

Daß auch an ein und demselben Faden die Empfindlichkeit und Reaktionsgeschwindigkeit verschiedener Fadenteile verschieden groß sein kann, habe ich früher ausführlich dargelegt. Es sei deshalb auf das dort gesagte hingewiesen (Harder III). Selbstverständlich wurden für die in dieser Arbeit besprochenen Versuche nur einheitlich reagierende Fäden benutzt.

Vergleicht man die Empfindlichkeit verschiedener Kulturen miteinander, so findet man noch weit größere Unterschiede als die in Versuch 7. Es gibt Fäden, die schon auf eine Verdunkelung von wenigen Sekunden umkehren, — andere reagieren unter völlig gleichen Lichtbedingungen nicht einmal, wenn man sie wiederholt mehrere Minuten oder sogar dauernd verdunkelt.

Es gibt also hoch sensible und absolut unempfindliche Fäden.

Ohne besondere Versuche gemacht zu haben, um die Ursache dieser Differenzen ausfindig zu machen, ergeben sich doch aus den übrigen Versuchsprotokollen Anhaltspunkte dafür, daß einerseits das Alter und Entwicklungsstadium der Fäden, andererseits die Ernährungsverhältnisse von Bedeutung sind. Zu alte und schlecht ernährte Kulturen liefern wenig sensibles Material. An ihnen treten auch die sowohl bei Nostoc, wie ganz besonders bei *Oscillaria* bekannten »autonomen« Umkehrungen, die also ohne erkennbaren Reiz erfolgen, in viel größerer Zahl auf, als in jungen, guternährten Kulturen². Bei

¹) Entsprechende Unterschiede wurden auch für die später (§ 23—32) genauer zu besprechenden Reaktionszeiten beobachtet.

²) Das zeigt sich z. B. sehr gut bei Betrachtung der folgenden kleinen Tabelle 4. Es handelt sich um zwei gleichalte (27 Tage), unter gleichen Bedingungen aufgewachsene Kulturen von *Oscillaria*. Kultur 1 mit 0,05% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ als Stickstoffquelle, Kultur 2 mit 0,01% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Kultur 1 = grün, Kultur 2 infolge Stickstoffmangels = gelb.

Nostoc konnten diese störenden Bewegungen durch geeignete Kultur (Harder III) völlig unterdrückt werden.

Bei Anwendung ein und desselben Fadens für Vergleichsversuche spielen diese Dinge aber eine untergeordnete Rolle. Es erübrigt sich deshalb, hier näher darauf einzugehen.

2. Stimmungsänderungen am gleichen Individuum.

§ 7. Dagegen muß hier ein Punkt etwas eingehender besprochen werden, der auch bei der Benutzung desselben Individuums für eine Versuchsserie den Erfolg derselben vollkommen zerstören kann: Das sind Stimmungsschwankungen an ein und demselben Faden während der Versuchsdauer. Wie stark diese Stimmungsänderungen sein können, geht aus der Kurve des Vers. 8 (Abb. 1) hervor. Der Faden wurde 60" lang mit einem Hauptlicht von 781 MK beleuchtet und die dazugehörige Dunkelzeitschwelle gesucht, die gerade eben zur Umkehr führt. Die Schwellenbestimmung wurde in ungefähr 4 Std. 105mal wiederholt. Dabei zeigte sich, daß sich die Schwelle andauernd änderte. Sie schwankte zwischen 45" und 75"! Natürlich ist es unmöglich, mit einem solchen Faden irgendwelche exakten Versuche auszuführen. Zum Glück gab es in den Kulturen auch immer Fäden, bei denen die Stimmung sich nicht in so starkem Maße änderte, vollkommen stimmungsfeste Hormonien waren aber recht selten. Es war daher nötig, bei allen Versuchen eine bestimmte Grundschwelle immer wieder zu bestimmen, um ein Bild über den Verlauf der Stimmung zu erhalten. Da man einem Faden nicht von vornherein ansehen

Tabelle 4.

Beleuchtung 2000 MK. Dauerlicht.

Autonome Umkehr findet statt in:

Kultur 1		Kultur 2	
um	Zeitintervall	um	Zeitintervall
3 h 11'00"		2 h 18'20"	
„ 3 h 13'45"	3'45"	„ 2 h 18'35"	15"
„ 3 h 18'40"	4'55"	„ 2 h 18'50"	15"
„ 3 h 21'20"	2'40"	„ 2 h 19'23"	33"
„ 3 h 27'37"	6'17"	„ 2 h 20'35"	1'12"
„ 3 h 31'45"	4'08"	„ 2 h 21'19"	44"

Auch F e c h n e r (1913) beobachtete Steigerung der autonomen Umkehr bei alten Kulturen.

kann, ob er stimmungsfest ist, oder nicht, wurde sehr viel Zeit durch die Erscheinung verloren, denn alle Versuche mit wesentlichen Stimmungsschwankungen mußten natürlich verworfen werden¹.

Weitere Untersuchungen, die Empfindlichkeitsänderung zu ergründen, wurden nicht angestellt, da sich immer — wenn auch oft nach längerem Suchen — ein Faden für die Versuche fand, dessen Stimmung fest war. Weil sich aber oft auch bei solch einem Faden Schwankungen in ganz kleinem Maße (einige Sekunden) zeigten, wurde bei den meisten Versuchen die Schwellenbestimmung nur auf 5'' Genauigkeit ausgeführt.

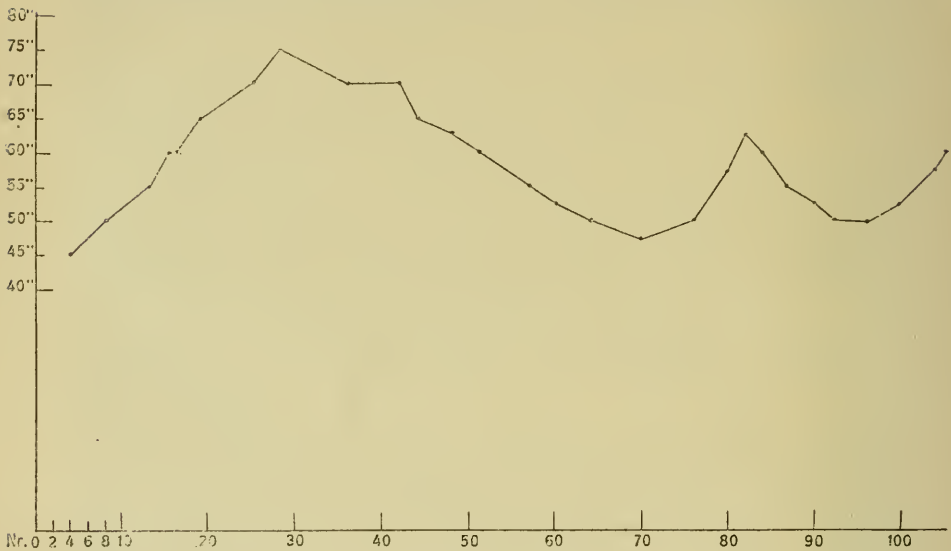


Abb. 1. Die Kurve stellt die Höhe der Dunkelzeitschwelle bei 105 aufeinander folgenden Reizungen von gleicher Stärke dar. Auf der Abszisse sind die Nummern der Reizungen, auf der Ordinate die Dunkelzeitschwellen in Sekunden abgetragen.

¹) Eine naheliegende Vermutung über die Ursache dieser Schwellenänderungen ist die, daß Schwankungen in der Intensität des elektrischen Lichtes, wie sie besonders in der jetzigen Zeit im städtischen Stromnetz ja sehr häufig sind die Ursache dafür seien. Das ist aber sicher nicht der Fall, denn in Versuch 8 lag im Gesichtsfeld noch ein zweiter Faden, bei dem die Schwellenänderungen natürlich ganz genau gleichsinnig hätten verlaufen müssen, wenn sie nur auf dem Auge nicht sichtbaren Schwankungen des Lichtstromes beruht hätten. Bei diesem 2. Faden traten die Stimmungsänderungen aber zu anderen Zeiten auf. Zuweilen ging sogar die Empfindlichkeit des Fadens 2 in die Höhe, während sich die von 1 senkte.

3. Stimmungsänderung durch die Reizungen.

§ 8. Ebenfalls sehr wichtig für den Gang eines Versuchs ist die Tatsache, daß die Stimmung der Hormogonien sich unter dem Einfluß von Reizungen stark ändert.

In Versuch 9 wurde ein Faden, der bis zum Beginn des Versuchs dauernd verdunkelt gewesen war, mit 900 MK beleuchtet und dann durch Verdunklung zur Umkehr gereizt. Die Verdunklung dauerte bei dieser ersten und allen folgenden Reizungen 120". Es galt also, wollte man eine Schwelle bestimmen, die Hellzeit zu variieren.

Tabelle 5.
Versuch 9. Verdunkelung stets 120".

Reizung Nr.	Belichtungszeit (900 MK)	Umkehr
1	240"	rein
2	280"	nein
3	320"	nein
4	340	nein
5	360"	ja
6	300"	ja
7	180"	ja
8	120"	ja
9	60"	ja
10	60"	ja
11	30"	rein
12	30"	ja
13	60"	ja
14	60"	ja
15	45"	nein
16	45"	ja ¹
17	60"	ja
18	45"	ja
19	45"	ja
20	40"	nein

Bei der ersten Reizung war die Einwirkungsdauer des Lichtes 240". Eine Umkehr fand nicht statt. Nun wurde die Lichtdauer gesteigert, zunächst ohne Erfolg. Erst bei der fünften Reizung, bei der das Licht 360" wirkte, trat zum erstenmal Umkehr ein. Nun wurde die Sensibilität sehr rasch größer.

¹⁾ Aus später (§ 20) zu erörternden Gründen ist eine Reizung bei Versuchen, die ohne Grundlicht-Dunkelheit-Intervall ausgeführt wurden, nur dann als überschwellig zu betrachten, wenn die Umkehr-Reaktion bei 2 hintereinander liegenden Reizungen gleicher Stärke beide Male eintritt (Summierung unterschwelliger Reize).

Während bei Reizung 4 auf 340'' Belichtung die Reaktion noch ausblieb, war bei Reizung 6 schon auf 300'' Belichtung Umkehr zu verzeichnen und bei 9—10 war die Lichtschwelle schon auf 60'' herabgegangen. Die Schwelle ist also von Reizung 4 bis Reizung 10 auf ungefähr $\frac{1}{6}$ des Wertes bei Reizung 4 herabgegangen. Nun geht die Senkung nicht mehr so rasch weiter. Bei Reizung 18—19 ist die Schwelle erst um $\frac{1}{4}$ weiter gesunken, und durch die im Protokoll nicht mehr abgedruckten nachfolgenden 41 Reizungen ließ sich die Schwelle nur noch auf 40'' herabdrücken.

Tabelle 6 und 7.

Versuch 10. Kultur vor Versuchsbeginn 24 Std. in Dauerverdunklung. Verdunklung zwecks Reizung = 60''.

Versuch 11. Kultur vor Versuchsbeginn 24 Std. in Dauerlicht von gleicher Stärke wie das Versuchslicht. Verdunklung zwecks Reizung = 60''.

Reizung Nr.	Belichtungszeit (100 MK)	Umkehr	Reizung Nr.	Belichtungszeit (400 MK)	Umkehr
1	einige '	nein	1	60''	nein
2	120''	rein	2	50''	nein
3	180''	nein	3	120''	nein
4	180''	nein	4	180''	nein
5	240''	nein	5	240''	nein
6	120''	nein	6	60''	nein
7	120''	nein	7	60''	nein
8	150''	ja	8	60''	nein
9	120''	nein	9	60''	nein
10			10	60''	nein
11	120''	nein	11	60''	nein
12	120''	ja	12	180''	ja
13	150''	ja	13	180''	ja
14	150''	ja	14	120''	nein
15	135''	nein	15	120''	nein
16			16	150''	nein
17	135''	ja	17	180''	ja
18	120''	ja	18		
19	120''	ja	19	120''	ja
20			20		
21	105''	nein	21	110''	nein
22			22		
23	110''	ja	23	110''	ja
24	110''	ja	24		
25	110''	ja	25	110''	nein
26	110''	ja			
27	110''	ja			
28	110''	ja			
29	110''	ja			
30	110''	ja			
31	110''	ja			
32	110''	ja			
33	110''	ja			
34	110''	ja			
35	110''	ja			
36	110''	ja			
37	110''	ja			
38	110''	ja			
39	110''	ja			
40	110''	ja			
41	110''	ja			
42	110''	ja			
43	110''	ja			
44	110''	ja			
45	110''	ja			
46	110''	ja			
47	110''	ja			
48	110''	ja			
49	110''	ja			
50	110''	ja			
51	110''	ja			
52	110''	ja			
53	110''	ja			
54	110''	ja			
55	110''	ja			
56	110''	ja			
57	110''	ja			
58	110''	ja			
59	110''	ja			
60	110''	ja			
61	110''	ja			
62	110''	ja			
63	110''	ja			
64	110''	ja			
65	110''	ja			
66	110''	ja			
67	110''	ja			
68	110''	ja			
69	110''	ja			
70	110''	ja			
71	110''	ja			
72	110''	ja			
73	110''	ja			
74	110''	ja			
75	110''	ja			
76	110''	ja			
77	110''	ja			
78	110''	ja			
79	110''	ja			
80	110''	ja			
81	110''	ja			
82	110''	ja			
83	110''	ja			
84	110''	ja			
85	110''	ja			
86	110''	ja			
87	110''	ja			
88	110''	ja			
89	110''	ja			
90	110''	ja			
91	110''	ja			
92	110''	ja			
93	110''	ja			
94	110''	ja			
95	110''	ja			
96	110''	ja			
97	110''	ja			
98	110''	ja			

Ähnliche Beobachtungen habe ich in großer Zahl gemacht. In den vorstehenden Tabellen 6 und 7 sind noch 2 Versuche (10, 11) reproduziert, aus denen einerseits hervorgeht, daß die Zunahme der Empfindlichkeit der Hormogonien nicht immer so außerordentlich rasch erfolgt wie in Versuch 9, und daß sie auch nicht nur von einer überschwelligen Reizung ab erfolgt, sondern auch durch unterschwellige Belichtungszeiten herbeigeführt wird (in Versuch 11 Herabsetzung der Schwelle von oberhalb 240'' auf unter 180'' durch 6malige unterschwellige Belichtung mit 60'').

Andererseits zeigen die Versuche, daß es für die Erscheinung ohne wesentlichen Einfluß ist, ob die Kultur sich vor Versuchsbeginn in Dauerlicht oder in Dauerverdunklung befand.

Die mitgeteilten (und nicht mitgeteilten) Protokolle zeigen, daß die Empfindlichkeit eines ungeretzten *Nostocfadens* bei der ersten Reizung sehr gering ist; die Erregbarkeit nimmt jedoch sehr rasch zu und erreicht ziemlich bald (nach mehreren Dutzend Reizungen) eine praktisch konstante Größe.

Nun wurde in Versuch 12 bei einem Faden, der durch wiederholte Reizung schon eine bestimmte Empfindlichkeitshöhe erreicht hatte, eine Pause in den Reizungen eingeschaltet. Der Faden war vor dem Versuch 18 Stunden lang mit 400 MK beleuchtet worden und wurde auch während des Versuchs mit gleicher Intensität belichtet. Die Verdunklungszeit war stets 40''¹⁾.

Bei Anfang des Versuchs war der Faden unempfindlich. Durch 18 Reizungen, die ihm insgesamt während 1 Stunde zugeführt wurden, konnte die Belichtungsschwelle auf 120'' herabgesetzt werden.

Nun wurde eine Dauerbeleuchtung eingeschaltet. Der Faden (es handelte sich um einen im Kreise kriechenden »Drehfaden« [vgl. Harder I, S. 21]) bewegte sich während der ganzen Zeit ununterbrochen und ohne Umkehr weiter. Nach 137 Minuten wurde zum erstenmal wieder verdunkelt (Reizung 20); der Faden kehrte um. Als er dann aber nur 120'' belichtet wurde, kam es nicht zur Umkehr, und selbst bei 150'' noch nicht.

¹⁾ Bei diesem und den folgenden Versuchen (13 und 14) mußten der Raunersparnis halber die ziemlich umfangreichen Tabellen weggelassen werden.

Durch die eingeschaltete Zwischenbeleuchtung war der Faden also wieder bedeutend unempfindlicher geworden. Seine Erregbarkeit nahm aber schon von Reizung 23 an (der vierten nach der Pause) rasch zu, so daß die Schwelle schon bei der achten Reizung nach der Pause mit 90'' bedeutend tiefer lag als vor der Pause (über 100''). Wesentlich weiter ging sie dann aber während der nächsten Reizungen nicht herab. Nun wurde abermals eine Dauerbeleuchtung von 130 Minuten eingeschaltet, und wieder verursachte sie eine Verminderung der Empfindlichkeit des Fadens.

An der gleichen Kultur wurde nun auch noch ein Versuch (13) ausgeführt, bei dem statt der Dauerbeleuchtung eine Dunkel-pause eingefügt wurde. Er ergab, daß eine Verdunklung von 230 Minuten eine Erhöhung der Schwelle von 60'' auf 120'' verursachte.

Noch schöner zeigt sich der Einfluß der Dunkelpause in Versuch 14. Allerdings war die eingeschaltete reizlose Periode dabei auch sehr lang, nämlich $18\frac{1}{2}$ Stunden. Die Belichtungsschwelle war vor der über 18 Stunden währenden Verdunklung (bei der 166. Reizung) 60''. Nach der langen Verdunklung (der Faden war ein Drehfaden und blieb während der ganzen Zeit unverändert im Gesichtsfeld in Bewegung), war seine Empfindlichkeit enorm gesunken. Noch auf 240'' Belichtung reagierte er negativ, erst 300'' lösten die Umkehr aus, wobei zu bedenken ist, daß die beim Suchen dieser Schwelle angewandten unterschweligen Belichtungsreize die Empfindlichkeit schon wieder verfeinert hatten. Nach Feststellung der 300'' Schwelle stieg die Empfindlichkeit wieder enorm rasch an — schon bei der folgenden Reizung waren 180'' überschwellig.

Genau den gleichen Grad von Erregbarkeit wie am Vortage erreichte der Faden übrigens nicht. Die Schwelle ging nicht auf 60'' herunter, sondern blieb bei 70'' stehen.

Im allgemeinen zeigte sich die Steigerung der Erregbarkeit durch wiederholte Reizung besonders in alten Kulturen. In frischen Aussaaten mit jungen Hormogonien fehlte sie oft vollständig. Natürlich wirkt sie bei Schwellenbestimmungen sehr störend und deshalb wurden die Kulturen, bevor sie zum Versuch benutzt wurden, mindestens 6 Stunden in das im

methodischen Teil der Arbeit näher beschriebene intermittierende Licht (2' hell, 2' dunkel) gesetzt. Dadurch kamen die Fäden in ein Stadium der Erregbarkeit, in dem sie von vornherein konstante Schwellen gaben. Auch durften natürlich während einer Reizungsreihe keine Pausen gemacht werden.

Als Resultat hat sich aus den Versuchen also ergeben, daß die Erregbarkeit ungeretzter Nostocfäden gering ist. Sie reagieren selbst auf starke Reize nicht durch Umkehr. Nach wenigen Reizungen nimmt die Empfindlichkeit aber sehr stark zu, so daß in extremen Fällen schon nach etwa einem Dutzend Reizungen die Empfindlichkeitsschwelle schon auf $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{6}$ des Anfangswerts gesunken sein kann. Dann wird die Zunahme der Sensibilität geringer und die Schwelle erreicht schließlich einen konstanten Wert. Werden die Reizungen eine Zeitlang unterbrochen, so nimmt auch die Erregbarkeit wieder ab. Dabei ist es ohne wesentlichen Einfluß, ob in dieser Pause Licht oder Dunkelheit herrscht, die Hauptsache ist das Fehlen der Reizungen. Aus gewissen, hier nicht angeführten Versuchen scheint hervorzugehen, daß die Steigerung der Erregbarkeit durch die Reizungen rascher vor sich geht als ihre Abnahme durch Nichtreizung.

Auch bei der Reaktionszeit konnte gelegentlich beobachtet werden, daß sie bei den ersten Reizungen bedeutend länger war als bei den späteren.

III. Genauere Analyse.

A. Reizung durch Dunkelheit.

1. Bestimmung der Dunkelzeitschwelle.

Nach diesen Feststellungen konnte nun eine genauere Analyse der gegenseitigen Wechselbeziehung zwischen der Belichtung und der nachfolgenden Verdunklung unternommen werden.

Zunächst schien es von Bedeutung, den Einfluß der Einzel-faktoren, deren Gesamtheit die der Verdunklung vorausgehende Belichtung ausmacht, zu prüfen. Es galt also, den Einfluß der Belichtungszeit, der Lichtintensität und der Lichtmenge zu er-

mitteln. Als Maß dafür wurde bei den ersten Versuchsgruppen die kürzeste Dauer der Verdunklung benutzt, welche gerade eben ausreicht, um die Umkehr zustande kommen zu lassen.

a) Hauptlichtintensität konstant, Hauptlichtzeit variiert.

§ 9. Bei der ersten Gruppe der Versuche wurden die Hormogonien eine bestimmte Zeit lang belichtet und dann die zugehörige Dunkelzeitschwelle bestimmt. Es handelt sich also um Versuche, wie sie bereits in § 5 zur Einführung mitgeteilt wurden. Während jedoch in Versuch 3—6 die Dunkelzeitschwelle nur einmal, und zwar für die gerade bestehende Lichtintensität und -zeit bestimmt wurde, wurde bei den jetzt mitzuteilenden Versuchen die Belichtungszeit wiederholt verändert und die dazu gehörige Dunkelschwelle neu gesucht¹.

Der Gang eines Versuchs war folgender: Es wurde eine beliebige Lichtzeit genommen (gewöhnlich 60'') und dazu nach der in Versuch 3—6 geschilderten Methode die kürzeste Dunkelzeit gesucht, bei der die Umkehr eintritt. Nun wurde die Lichtzeit verändert und nach Bestimmung der zu der neuen Lichtzeit gehörigen Dunkelschwelle wieder die Schwellenbestimmung mit der ersten Lichtzeit ausgeführt, um zu kontrollieren, ob die Empfindlichkeit des Fadens noch unverändert sei². Dann wurde eine dritte Lichtzeit herbeigezogen und darauf wieder die erste Schwelle nachgeprüft usw. Bei etwaigen »autonomen« Stimmungsänderungen ließ sich dann aus dem Verhalten der Kontrollschwelle doch ein Urteil über die Beziehung der einzelnen Schwellen zueinander bilden. Bei starken Stimmungsänderungen wurden die betreffenden Versuche natürlich verworfen.

Es darf wohl darauf verzichtet werden, hier alle Versuche in Form von Einzelprotokollen wiederzugeben. Wegen Raum mangels bin ich leider auch gezwungen, sogar die Wiedergabe der gekürzten Versuchsprotokolle auf ein Mindestmaß zu be-

¹) Alle Versuche in allen folgenden Kapiteln der Arbeit wurden, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, mit eingeschaltetem oberschwelligen Grundlicht-Dunkelheit-Intervall ausgeführt. In den Tabellen habe ich jedoch auf nähere Angaben über dies Intervall verzichtet.

²) Das war nötig, wie § 7 gezeigt hat.

schränken¹. Es wurden mehrere Dutzend dieser Versuchsserien ausgeführt — stets mit dem gleichen Ergebnis, wie es aus den übrigen, beliebig herausgegriffenen Beispielen der Tabelle 8 hervorgeht.

Die einzelnen Versuche wurden bei willkürlich herausgegriffenen Hauptlichtintensitäten und beliebig variierten Hauptlichtzeiten ausgeführt. Die Intensität des Hauptlichtes ist in der zweiten senkrechten Reihe zu ersehen. In der obersten Horizontalreihe sind die Lichtzeiten angegeben. Es war überflüssig, bei jedem Versuch die Schwelle für Lichtzeitabstände von etwa je 10 zu 10 Sekunden zu bestimmen, sondern es genügte, Stichproben in größeren Abständen zu machen, um einen Einblick in die Abhängigkeit der Veränderung der Dunkelzeitschwelle von der Lichtzeit zu bekommen.

Tabelle 8.

Ver- such Nr. ²	Licht- inten- sität MK	Belichtungszeit										Verdunklungszeit	
		10''	20''	40''	50''	60''	80''	100''	120''	160''	200''		400''
15	500				145''		80''				50''	45''	}
					7250		5000				10000	12000	
16	200					90''	55''				40''	35''	}
						7200	5500				8000	14000	
17	200				180''		60''				45''		}
					9000		6000				6000		
18	200	150''			55''						35''	25''	}
		1500			2750						7000	10000	
19	100				80''		70''				40''		}
					4000		7000				2000		
20	119		80''	55''			40''	30'	25''			25''	}
			1600	2200			3200	3600	4000			10000	
21	247	150''	65''				55'	35''	30''				}
		3000	2600				3300	4200	4800				

Bei dem ersten Versuch (15) z. B. wirkten 500 MK 50'', 100'', 200'' und 400''. Der Faden kehrte um, wenn er nach 50'' Belichtung mindestens 145'' verdunkelt wurde, nach 100'' Belichtung genühten schon 80'' Verdunklung, nach 200'' 50'' und

¹) Auf Wunsch stehen weitere Protokolle auch aller übrigen Versuchsgruppen zur Verfügung.

²) Die durch Klammer verbundenen Versuche wurden am selben Faden gemacht.

nach 400'' 45''. Es ist also bei langer Belichtung eine kürzere Dunkelzeit ausreichend zur Umkehr als bei kurzer Belichtung. Das ist eine Tatsache, die in allen Versuchen wieder auftritt. Bei sehr langen Hauptlichtzeiten wird wahrscheinlich (wie in Versuch 20) die Dunkelzeit konstant, weil sie nicht unter einen bestimmten Mindestwert verkürzt werden kann.

Die Steigerung der Hauptlichtzeiten beträgt bei Versuch 15 jedesmal 100%, die Verminderung der Dunkelzeiten dagegen nicht so viel; sie sinkt zwischen 50'' und 100'' Hauptlicht von 145'' auf 80'', also um 44%, bei den weiteren Verlängerungen der Hauptlichtzeit um 37% und 10%.

Wäre die prozentuale Erniedrigung der Dunkelzeit gleich der prozentualen Erhöhung der Lichtzeit derart, daß eine Verdoppelung auf der einen Seite, einer Halbierung auf der anderen entspräche, so müßte das Produkt Hauptlichtzeit \times Dunkelzeit bei den verschiedenen Reizungen gleich groß sein. Da dieses Produkt uns bei späterer Gelegenheit noch interessieren wird, ist es hier bei allen Versuchen mit aufgeführt. Im vorliegenden Versuch 15 steigt es von 7250 bis 18000, das heißt, bei kurzer Belichtungszeit (konstante Intensität vorausgesetzt) sind die Verhältnisse für das Zustandekommen der Umkehr am günstigsten. Bei langen Hauptlichtzeiten muß ein wesentlich größeres Gesamtzeitprodukt aufgewendet werden als bei kurzen. Das gleiche ergab sich bei der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Versuche. Nur selten (z. B. in Versuch 16 und 17 der Tabelle 8) ist ein Anstieg von 120'' zu 60'' Hauptlicht vorhanden. Diese Ausnahmen sind erklärbar¹; sie dürfen deshalb zunächst für das allgemeine Ergebnis unberücksichtigt bleiben.

Wir kommen also zu folgendem Resultat:

Bei einer längeren Hauptlichtzeit ist eine kürzere Verdunklungszeit ausreichend, um die Umkehr herbeizuführen. Die Verlängerung der Lichtzeit und die mit ihr verbundene Verkürzung der Dunkelzeitschwelle verlaufen nicht genau umgekehrt proportional. Sondern das Produkt aus Hauptlichtzeit und Dunkelzeit wird mit zunehmender Hauptlichtzeit in der Mehrzahl der Fälle größer. Die Verhältnisse für das Zustande-

¹) Siehe Anmerkung in § 18.

kommen der Umkehr liegen also bei kurzen Hauptlichtzeiten günstiger als bei langen.

b) Hauptlichtintensität variiert, Hauptlichtzeit konstant.

§ 10. Die natürliche Fortsetzung der Versuche des vorigen Kapitels war, daß nun, umgekehrt wie bei den eben mitgeteilten, die Belichtungszeit unverändert blieb, dafür aber die Intensität variiert wurde. Das Ergebnis der in dieser Richtung angeordneten Versuche ist in Tabelle 9 zusammengestellt.

Tabelle 9.

Ver- such Nr.	Belich- tungs- zeit	Belichtungsintensität MK						
		25	50	100	110	200	247	500
22	120"	35" 875	30" 1500			25" 5000		20" 10000
23	400"	70" 1750		50" 5000		40" 8000		30" 15000
24	50"			150" 13000		55" 11000		
25	200"			50" 5000		35" 7000		
26	20"		70" 3500	60" 6000		60" 12000		
27	100"	45" 1125	40" 2000					
28	40"			45" 4500		120" 21000		
29	80"	50" 1350			30" 3400		45" 11115	
30	100"	30" 600			25" 2500		30" 9410	
31	40"			80" 8000		100" 20000		
32	20"			70" 7000		80" 15000		100" 50000
33	100"			40" 4000		40" 8000		

Verdunklungszeit.

Greifen wir z. B. Versuch 22 heraus, so sehen wir, daß nach 120" Belichtung mit 25 MK der Faden 35" verdunkelt werden mußte, um auf Grund des Dunkelreizes umzukehren. Nun wurde die Intensität auf 50 MK erhöht; jetzt genügte schon eine Verdunklungszeit von 30", bei 200 MK waren schon 25", und bei 500 MK 20" Verdunklung ausreichend.

Durch die Intensitätserhöhung des Hauptlichtes wurde also die Dunkelzeitschwelle herabgesetzt.

Diese Erniedrigung ging aber nicht im selben Maße vor sich wie die Intensität verstärkt wurde. Denn die Erhöhung der Intensität von 50 auf 100 MK — also auf das Doppelte — rief nur eine Verringerung der Dunkelzeit von 35'' auf 30'' hervor, also um $\frac{1}{7}$. Ähnlich ist es bei den übrigen Werten des Versuchs, und das gleiche zeigt sich bei den anderen Versuchen. Das geht wieder deutlich aus den Produktwerten (Hauptlichtintensität \times Dunkelzeit) hervor, die unter der Dunkelzeit mit eingetragen sind. Würde die Erhöhung der Lichtintensität etwa auf das Doppelte, eine Verminderung der Dunkelzeit auf die Hälfte bedingen, dann würde die Zahl, die man erhält, wenn man die Lichtmenge mit der Dunkelzeit multipliziert, konstant bleiben. Da innerhalb eines Versuches die Lichtzeit eine konstante Größe ist, so kann sie vernachlässigt werden; es genügt, die Hauptlichtintensität mit der Dunkelzeit zu multiplizieren. — In Versuch 22 steigt dieses Produkt bei der Verdoppelung der Belichtungsintensität von 25 auf 50 MK, von 875 auf 1500, also auch auf fast das Doppelte, bei der Ver vierfachung der Lichtintensität von 50 auf 200 steigt das Produkt von 1500 auf 5000, also ebenfalls auf mehr als das Dreifache, und ähnlich ist es bei der letzten Intensitätserhöhung.

Der Anstieg des Produktes mit zunehmender Belichtungsintensität war fast in allen Versuchen vorhanden, nur der hier als Versuch 24 wiedergegebene macht eine Ausnahme, die aber ohne Belang ist (siehe Anmerkung in § 18). Die Vergrößerung des Produktwertes ist bei den verschiedenen Versuchen verschieden stark, zum Teil geringer als in Versuch 22 (z. B. Versuch 25), zum Teil aber auch noch erheblich höher (z. B. Versuch 31).

Auf jeden Fall ergibt sich, daß bei Erhöhung der Lichtintensität das Produkt aus Hauptlichtintensität \times Dunkelzeit größer wird, die Dunkelzeitschwelle steigt also relativ.

Trotz dieser einheitlichen Ergebnisse läßt sich jedoch auch ein gewisser Unterschied unter den Versuchen konstatieren:

In dem eben besprochenen Versuch 22 und mit ihm in den Versuchen 22—27 fand bei Verstärkung der Lichtintensität immerhin eine Verkürzung der Dunkelzeit statt. Anders in den

Versuchen 28—33. Um nicht falsche Vorstellungen zu erwecken, möchte ich betonen, daß die Versuche unter völlig gleichen Außenbedingungen gemacht wurden wie die erstgenannten.

Bei diesen Versuchen ruft eine Erhöhung der Lichtintensität nicht eine Verkürzung, sondern im Gegenteil, eine Verlängerung der Dunkelzeit hervor¹. In Versuch 31 z. B. findet bei Verdoppelung der Intensität von 100 auf 200 MK eine Verlängerung der Dunkelzeitschwelle von 80'' auf 100'' statt. Häufig ist der Anstieg noch viel stärker. In anderen Fällen ist in der einen Hälfte eines Versuchs eine Senkung der Dunkelschwelle bei Erhöhung der Lichtintensität wahrzunehmen, in der anderen Hälfte aber ein Anstieg. Und schließlich gibt es Fälle, in denen die Verstärkung der Intensität überhaupt ohne Einfluß auf die Dunkelzeitschwelle ist, wie in Versuch 33, bei dem trotz Verdoppelung der Intensität die Dunkelzeitschwelle vollkommen konstant bleibt, nämlich 40''.

Es ergibt sich also durchweg eine abstumpfende Wirkung der Lichtintensitätserhöhung. Es hängt aber offenbar vom individuellen Stimmungszustand der Fäden ab, ob diese Abstumpfung so stark ist, daß die Dunkelzeitschwelle mit Stärkerwerden der Intensität absolut länger wird, oder ob nur eine relative Verlängerung (Vergrößerung des Produktes) eintritt. Andererseits spielt die Intensität selbst eine Rolle dabei, ob eine solche Verlängerung der Dunkelzeitschwelle stattfindet oder nicht. Denn in Versuch 29/30² wird bei starken Intensitäten (116—247 MK) die Dunkelzeitschwelle absolut größer, bei niedrigen (25—116 MK) aber nur relativ. Augenscheinlich hängt es von der individuellen Stimmung der Fäden ab, ob und wo ein solcher Umschwung stattfindet. Bei manchen Fäden liegt der Punkt so hoch, daß innerhalb der Grenze der Versuche die Dunkelzeitschwelle dauernd kürzer wird (Versuch 22), bei anderen liegt er so tief, daß er in den Versuch hineinfällt. In Versuch 26 z. B. liegt die Umschwungsgrenze offenbar zwischen 100 und 200 MK; unterhalb 100 MK haben wir noch Verkleinerung der Dunkelzeitschwelle mit zunehmender

¹) Im allgemeinen war letztercs der häufigere Fall.

²) Die beiden Versuche wurden, wie aus der Klammer ersichtlich ist, mit dem gleichen Faden direkt hintereinander ausgeführt.

Intensität, dann wird sie scheinbar konstant (sie kann ja aber zwischen 100 und 200 MK irgendwo auch noch einen tieferen Punkt haben). Dieser Punkt ist in Versuch 29/30 gerade getroffen, sowohl bei Verringerung als bei Erhöhung der Intensität von 116 MK aus wird die Dunkelzeitschwelle länger. Bei den anderen Versuchen in der unteren Hälfte der Tabelle handelt es sich um Fäden, deren Stimmung so ist, daß auch bei der niedrigsten angewandten Belichtungsintensität keine Zunahme der Dunkelzeitschwelle bei Intensitätsabnahme erfolgt. Augenscheinlich spielt hierbei auch die Belichtungszeit eine Rolle, denn in den Versuchen 31—33 findet bei kurzer Belichtungszeit (40'') bei Verstärkung der Intensität von 100 auf 200 MK eine Verlängerung der Dunkelzeitschwelle statt, bei langer (160'') dagegen nicht.

Als Gesamtergebnis ergibt sich, daß mit zunehmender Hauptlichtintensität unter allen Umständen zum Mindesten eine relative, wenn nicht eine absolute Erhöhung der Dunkelzeitschwelle eintritt. Dieses Ergebnis war um so weniger vorauszusehen, als durch die Erhöhung der Lichtintensität die Größe des Unterschiedes gegenüber absoluter Dunkelheit verstärkt wird, so daß viel eher eine unverhältnismäßig starke Verkürzung der Dunkelzeit als eine Verlängerung zu erwarten war.

c) Hauptlichtzeit und Hauptlichtintensität variiert.

§ 11. Bei den beiden Versuchsgruppen, die wir eben kennen gelernt haben, wurde entweder die Zeit oder die Intensität des Lichtes verändert und der Einfluß dieser Variationen auf die Dunkelzeitschwelle untersucht. Dabei blieb unberücksichtigt, daß ja auch die Menge des zugeführten Lichtes eine Änderung erfährt. Es waren also besondere Versuche nötig, um den Einfluß einer gleichzeitigen Veränderung von Zeit und Intensität des Lichtes bei gleichbleibender Lichtmenge zu untersuchen. Von solchen Versuchen enthält Tabelle 10 einige Beispiele.

In Versuch 34 z. B. wurde die Lichtmenge 60000 MKSec. durch 100 MK \times 360'', 250 MK \times 240'', 500 MK \times 120'' und 750 MK \times 80'' erzeugt. Die dazu gehörigen Dunkelzeitschwellen, welche gerade Umkehr verursachten, waren 25''

35'', 70'' und 130''. Bei gleichen Lichtmengen war also die Dunkelzeitschwelle nicht gleich groß, sondern bei schwacher Intensität und langer Wirkungszeit war sie bedeutend kürzer als bei starker Lichtintensität, die nur während kurzer Zeit wirkte.

Genau das gleiche ergibt sich (mit einigen Unregelmäßigkeiten in Versuch 39, 40 und 42¹⁾ auch aus den übrigen Versuchen. Die Stärke der Beeinflussung der Dunkelzeitschwelle ist allerdings in den Einzelfällen sehr verschieden. Während z. B. in

Tabelle 10.

Versuch Nr.	Lichtmenge MK Sek.	Lichtintensität MK	Lichtzeit Sek.	Dankelschwelle Sek.
34	60 000	100	600	25
		250	240	35
		500	120	70
		750	80	130
35	60 000	500	120	45
		750	80	85
		1000	60	120
36	2 160	27	80	50
		2 320	20	80
37	4 000	25	160	40
		50	80	70
		100	40	95
38	8 000	25	320	35
		50	160	40
		100	80	55
		200	40	60
39	4 000	100	400	50
		200	200	45
		500	80	70
40	10 000	25	400	70
		50	200	50
		100	100	70
		200	50	180
41	5 000	100	50	130
		200	125	140
42	20 000	100	200	50
		200	100	35
43	3 000	25	120	20
		50	60	60
		100	30	360

¹⁾ Solche Ausnahmen von der Regel sind einfach zu erklären. Um bei niedrigen Intensitäten die Lichtmenge herzustellen, ist bei diesen Versuchen eine sehr lange Belichtungszeit nötig, nämlich 400, bzw. 200''. Während dieser Zeit

Versuch 43 bei 3000 MKSec. eine Vervielfachung der Intensität die Dunkelschwelle von 20'' auf 360'' hinauftreibt, also auf das 18fache, findet in Versuch 37 bei 4000 MKS bei gleicher Intensitätsänderung nur eine Erhöhung der Schwelle von 40'' auf 95'', also auf nicht viel mehr als das Doppelte statt. Daß dieser gewaltige Unterschied in der Veränderung der Schwelle nicht nur in dem Unterschied der Lichtmengen (3000 und 4000 MKS) liegen kann, geht aus einem Vergleich mit Versuch 36 hervor. Dort war bei der noch geringeren Lichtmenge von ungefähr 2200 MKS bei einer Vervielfachung der Intensität die Steigerung der Schwelle nur von 50'' auf 80'', also nur 60%. Würde die Größe der angewendeten Lichtmenge auch für die Weite der Schwellenänderung von alleiniger Bedeutung sein, so müßte bei den noch niedrigeren Lichtmengen in Versuch 36 ja eine noch stärkere Schwellenänderung stattfinden als in Versuch 43. Es soll hier nicht in Abrede gestellt werden, daß die Größe der Lichtmenge von Bedeutung sein kann für die Stärke der Schwellenänderung. Das läßt sich aber nur durch Vergleich von weiteren Versuchen ermitteln, die am gleichen Faden gemacht werden. Die bisher besprochenen Unterschiede sind individueller Natur.

findet nun wohl schon ein teilweises Abklingen der zu Anfang der Belichtung erzeugten Erregungen statt. Nach Ablauf von 400'' sind wohl nicht volle 400 Sekundenerregungen vorhanden, sondern weniger, weil die ersten Sekundenerregungen schon ganz oder teilweise wieder abgeklungen sind. Es wird deshalb, um die Umkehr zu ermöglichen, eine längere Verdunklung stattfinden müssen, als bei voller Summierung der Erregungen nötig wäre. — Daß dieses Längerwerden der Dunkelzeitschwelle nur von der Belichtungszeit, nicht von der Intensität abhängt, zeigen Versuch 41/42, die am gleichen Hornogonium ausgeführt wurden. Bei 5000 MKS wird die Dunkelzeit bei Erhöhung der Intensität länger, bei 20 000 MKS aber kürzer. Die Intensitäten sind in beiden Fällen die gleichen, der Unterschied liegt bei beiden Versuchen in der Wirkungszeit des Lichtes — bei 5000 MKS 50'' bzw. 25'', bei 20 000 MKS 200'' bzw. 100''. Bei 200'' findet nun offenbar schon ein Abklingen der Erregung statt, so daß die Dunkelzeitschwelle länger ist als bei 100''. Die scheinbare Zunahme der Empfindlichkeit mit Erhöhung der Lichtintensität ist nur durch die mangelhafte Erregungssummierung während der langen Wirkungszeit der niedrigen Intensitäten vorgetäuscht. Während bei dem Faden des Versuchs 41/42 das Abklingen der Erregungen schon bei 200'' starke Folgen hat, ist es bei Versuch 39/40 erst bei 400'' deutlich und in Versuch 34 scheint es bei 360'' noch zu fehlen. Das sind „Stimmungs“unterschiede, wie man sie bei den Hormogonien auch in anderer Beziehung häufig findet (vgl. § 6).

Das Resultat dieses Abschnittes läßt sich gut mit den Ergebnissen der beiden vorhergehenden Versuchsgruppen vereinigen. Es muß die Kombination: stärkere Intensität \times kürzere Zeit stets eine längere Dunkelschwelle geben, selbst in den Fällen, wo ein Versuchsfaden vorliegt, dessen Stimmung derart ist, daß durch Lichtintensitätserhöhung die Dunkelzeitschwelle absolut verkürzt wird, da eine derartige Verkürzung stets geringer ist als die durch die zu der Intensitätserhöhung gehörige Lichtzeitverkürzung bedingte Dunkelzeitverlängerung.

Es ist also bei gleichen Lichtmengen die Dunkelzeitschwelle bei Nostoc-Hormogonien dann am kürzesten, wenn die benutzte Hauptlichtintensität niedrig und ihre Wirkungszeit lang ist.

§ 12. Es war nun weiter interessant zu sehen, wie eine planmäßige Veränderung der Lichtmengen, und zwar einmal durch Verdopplung der Belichtungszeit, andererseits durch Verdopplung der Intensität auf die Dunkelzeitschwelle wirken.

Das Resultat von 6 in dieser Richtung angestellten Versuchen enthält Tabelle II; auch bei allen nicht angeführten Versuchen war das Ergebnis in den Hauptzügen völlig übereinstimmend. —

Tabelle II.

Versuch Nr.	Hauptlichtmenge MKS	Hauptlichtintensität MK	Hauptlichtzeit Sek.	Dunkelzeitschwelle Sek.
44	2000	100	20	80
	4000	200	20	120
		100	40	55
45	4000	100	40	55
	8000	200	40	70
		100	80	40
46	8000	100	80	40
	16000	200	80	45
		100	160	25
47	4000	100	40	55
	8000	200	40	60
		100	80	50
48	4000	25	160	50
	8000	50	160	40
		25	320	35
49	30 000	250	120	45
	60 000	500	120	50
		250	240	30

Die Anordnung in der Tabelle ist so, daß bei jedem Versuch die Reizung zuerst mit einfacher Hauptlichtintensität und -zeit angegeben ist, dann bei doppelter Intensität und zuletzt bei doppelter Zeit.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß durch die Lichtintensitätserhöhung die Empfindlichkeit¹ vermindert wird = die Dunkelzeitschwelle steigt (mit einer Ausnahme, Vers. 48)². Bei Verdopplung der Belichtungszeit hingegen sinkt die Schwelle und zwar wesentlich stärker als sie bei der Intensitätserhöhung in die Höhe ging.

Es ergibt sich daraus, daß es bei der Herstellung einer bestimmten Lichtmenge durchaus nicht gleichgültig für ihren Reizwert ist, wie sie gewonnen wird.

2. Bestimmung der Hauptlichtzeitschwelle.

Um die so gewonnenen Resultate noch eingehender zu beleuchten, wurde der bisher geschilderten Versuchsgruppe eine zweite gegenübergestellt, bei der — umgekehrt wie in den

¹) Wenn hier und an anderer Stelle das Wort „Empfindlichkeit“ gebraucht wird, so soll damit nicht etwa angedeutet werden, daß der Pflanze wirklich ein Empfindungsvermögen zukommt. Man sieht bei den Versuchen ja nur, daß unter verschiedenen Bedingungen gewisse Schwellenwerte sich ändern. Je nachdem ob sie größer oder kleiner werden, ist hier kurz der Ausdruck gebraucht: die Empfindlichkeit nimmt ab oder zu.

²) Die Ausnahme ist ohne weiteres verständlich bei Berücksichtigung der Ergebnisse der Versuche in Tab. 10, bei denen bei einem Teil der Fäden durch Intensitätserhöhung eine Verkürzung der Dunkelzeit, bei andern aber eine Verlängerung bedingt wurde. Zufällig ist bei der Mehrzahl der Fäden dieser Versuchsgruppe (außer Versuch 48) die Stimmung so, daß Intensitätserhöhung die Dunkelzeitschwelle erhöht. Die Versuche 47 und 48, die mit dem gleichen Faden gemacht wurden, geben einen Einblick in die Bedeutung, die die Intensität hat. Bei der Verdopplung der Lichtintensität bei unveränderter Wirkungszeit wird in dem Versuche mit schwächerer Intensität (25—50 MK) die Dunkelzeit kürzer, in dem anderen Versuch bei 4mal so starker Intensität (100—200 MK) aber länger. Es ergibt sich also, daß bei diesem Versuch bei schwachen Intensitäten eine Erhöhung der Lichtintensität eine Verkürzung der Dunkelzeitschwelle bewirkt, erst bei starken Intensitäten wird die Dunkelzeitschwelle länger. Die „abstumpfende“ Wirkung der höheren Intensität äußert sich also im Bereich starker Intensitäten viel stärker als bei schwachen Intensitäten. Bei schwachen ist sogar noch eine Senkung der Dunkelzeitschwelle bei steigender Intensität möglich.

ersten Versuchen — die auf das Hauptlicht folgende Dunkelzeit in bestimmter Größe gewählt wurde, dazu wurde als Unbekannte die Hauptlichtschwelle gesucht.

Auch hier waren wieder 3 verschiedene Möglichkeiten zu variierender Größen vorhanden, und dementsprechend sind die folgenden §§ eingeteilt.

a) Hauptlichtintensität variiert, Dunkelzeit konstant.

§ 13. In Versuch 51 (Tab. 12) wurde der Faden stets 180'' verdunkelt. Damit er auf Grund dieser Reizung umkehrte, mußte er vorher mit einer Lichtintensität von 6,25 MK 90'' lang belichtet worden sein. Bei der Intensität 12,5 MK waren nur 50'' Belichtung nötig, bei 50 MK nur noch 30'' usw. Ganz Ähnliches sehen wir bei allen anderen Versuchen (50—56).

Tabelle 12.

Ver- such Nr.	Dun- kel- zeit Sek.	Hauptlichtintensität MK									
		6,25	12,5	25	50	100	200	300	500	750	1000
50	180''	35'' 250	25'' 215,5	15'' 375	unter 10'' unter 500		unter 5'' unter 1000				
51	180''	90'' 562,5	50'' 625		30'' 1500	20'' 2000	18'' 3600				
52	60''			120'' 3000		35'' 3500		25'' 7500		40'' 30000	
53	240''					55'' 5500	40'' 8000		30'' 15000		
54	30''			1200'' 30000		360'' 36000			150'' 75000		140'' 140000
55	60''	360'' 2160		165'' 4125		130'' 13000			90'' 45000		80'' 80000
56	120''	35'' 210		20'' 500		10'' 1000			6'' 3000		4'' 4000

Hauptlichtschwelle

Bei Erhöhung der Hauptlichtintensität findet fast stets eine Abkürzung der die Umkehr ermöglichenden Wirkungszeit statt.

Die Verkürzung ist aber durchaus nicht proportional der Intensitätsverstärkung, sondern bei schwächeren Intensitäten ist sie viel stärker als bei hohen. In Versuch 51 z. B. bedingt die Verdopplung der Lichtintensität von 6,25 auf 12,5 MK eine

Verminderung der Lichtzeitschwelle von 90'' auf 50'', also auf fast die Hälfte, bei der prozentual gleich großen Steigerung von 100 auf 200 MK sinkt die Schwelle nur von 20'' auf 18'', also auf $\frac{9}{10}$.

Je höher die Hauptlichtintensität ist, welche zur Wirkung kommt, desto ungünstiger werden die Verhältnisse für das Zustandekommen der Umkehr. Das Produkt aus der Lichtintensität und ihrer Wirkungszeit — also die Lichtmenge — wird mit steigender Intensität immer größer. In der Tabelle ist bei jedem Versuch die zugehörige Lichtmenge eingetragen. Bei Versuch 51 z. B. steigt die Menge von 1125 MKS bei 6,25 MK auf 3600 MKS bei 200 MK. Diese ungünstige Wirkung der Intensität kann so stark sein, daß nicht nur die Lichtmenge bei Verstärkung der Intensität steigt, sondern sogar die Zeitschwelle höher wird. So ist in Versuch 52 bei der Erhöhung der Intensität von 300 auf 750 MK statt der zu erwartenden Verkürzung der Lichtzeitschwelle eine ziemlich starke Verlängerung (von 25'' auf 40'') vorhanden.

b) Hauptlichtintensität konstant, Dunkelzeit variiert.

§ 14. Nun wurden Versuche angestellt, in denen, wie bei den eben besprochenen, die Belichtungszeit gesucht wurde, aber nicht bei konstanter Dunkelzeit und variiertes Hauptlichtintensität, sondern bei wechselnder Dunkelzeit und konstanter Hauptlichtintensität.

In Versuch 57 (Tabelle 13) sehen wir, daß 988 MK 240'' wirken müssen, wenn der Faden bei 20'' während der Dunkelzeit umkehren soll. Bei 25'' Dunkelzeit genügen schon 135'' Beleuchtung, bei 60'' dauernder Verdunklung 40'' und wenn 120'' verdunkelt wird, schon 15'' Belichtung.

Mit zunehmender Dunkelzeit verringert sich also die Hauptlichtzeit. Das ist ein Resultat, das nach den Versuchen des § 9 zu erwarten war. Betrachtet man das Produkt aus Hellzeit \times Dunkelzeit, so findet man, daß es hier wie dort bei kurzen Dunkelzeiten und langen Lichtzeiten größer ist als bei langer Verdunklung und kurzer Belichtung. Die beiden Versuchsreihen bestätigen sich also gegenseitig.

Tabelle 13.

Ver- such Nr.	Haupt- licht- inten- sitäten MK	Dunkelzeit Sek.										
		15''	20''	25''	30''	35''	40''	45''	60''	120''	180''	
57	988		240'' 4800	135'' 3375		80'' 2800		60'' 2700	40'' 2400	15'' 1800	10'' 1800	} Hauptzeit
58	988		240'' 4800						75'' 4500		20'' 3600	
59	385	400'' 6000	230'' 4600		150'' 4500		110'' 4400		70'' 4200	25'' 3000	15'' 2700	
60	385				180'' 5400		115'' 4600		60'' 3600			

c) Hauptlichtintensität variiert, Dunkelzeit variiert.

§ 15. Schließlich wurde die Belichtungszeitschwelle bestimmt durch Versuche, bei denen sowohl die Dunkelzeit als die Hauptlichtintensität variiert wurde und zwar derart, daß das Produkt aus beiden konstant blieb.

In einem bestimmten Versuch (61) war dieses Produkt 3000. Es wurde zunächst erzeugt durch die Lichtintensität 25 MK und 120'' Dunkelzeit. Damit der Faden bei diesen beiden Größen zur Umkehrreaktion kam, mußte er 20'' belichtet werden. Nun wurde die Dunkelzeit auf die Hälfte erniedrigt, die Lichtintensität aber verdoppelt: jetzt war die Reizschwelle für die Belichtung 160'', und schließlich wurde die Dunkelzeit nochmals halbiert und die Intensität abermals verdoppelt, die Lichtschwelle war nun 360''. Ähnliche Ergebnisse erhielt ich in anderen Versuchen.

Sie zeigen, — wie vorauszusehen war —, daß die Verkürzung der Dunkelzeit, die ja, wenn die Umkehrreaktion nicht unterbleiben soll, einen erhöhten Aufwand von Licht erforderlich macht, nicht kompensiert wird durch eine entsprechende Verstärkung der Lichtintensität. Würde in dem eben besprochenen Versuch die Intensitätserhöhung ohne Einfluß auf die Empfindlichkeit sein, so müßte nach den Versuchen in § 14 die Belichtungszeitschwelle bei Verminderung der Dunkelzeit von 120'' auf 60'' ungefähr 40''—50'' lang sein, tatsächlich war sie aber 160''.

Die Versuche sind also ein neuerlicher Beweis dafür, daß die Lichtintensitätserhöhung eine Vergrößerung der Empfindlichkeit mit sich bringt.

B. Reizung durch Beschattung.

(Bestimmung der Unterschiedschwelle.)

§ 16. Bei allen bisher mitgeteilten Versuchen wurde als Reiz absolute Dunkelheit benutzt. Es war mit ziemlicher Sicherheit zu erwarten, daß auch eine plötzliche Lichtabschwächung schon zur Umkehr reizen würde. Das ist auch der Fall. In einem bestimmten Versuch (62) z. B. genügte dafür eine Abschwächung des Lichtes von 350 MK auf 48 MK, also auf ungefähr $\frac{1}{8}$ ¹.

Als Reiz zur Umkehr wirkt also nicht nur absolute Dunkelheit, sondern auch schon eine Abschwächung des Lichtes (Beschattung).

Durch einige orientierende Versuche überzeugte ich mich, daß auch die Beschattungsschwelle, ähnlich wie die Dunkelzeitschwelle, abhängig ist von der Wirkungsweise des Hauptlichtes und ging deshalb daran, auch für sie den Einfluß von Wirkungszeit, Intensität und Menge des Hauptlichtes zu untersuchen.

Dabei konnte hier gleichzeitig eine nützliche Modifikation der Versuche getroffen werden. Bei den Versuchen mit absoluter Dunkelheit als Reiz konnte die Stärke des Reizes nicht verändert werden, sondern nur seine Wirkungszeit. Bei den Beschattungsversuchen war natürlich eine weitgehende Veränderung der Intensität des Reizes möglich — der Einfluß der Wirkungszeit wurde dabei nicht näher geprüft, da sich darüber ja schon eine Reihe von Anhaltspunkten bei der Dunkelreizung ergeben hatten. Die Wirkungszeit der Beschattung wurde immer so lange ausgedehnt, daß die Umkehrreaktion während derselben stattgefunden hatte, so daß nun natürlich ein Abbruch der Beschattung nicht mehr von Einfluß auf die Reaktion sein konnte².

¹) Auch diese Versuche wurden natürlich mit Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalles gemacht.

²) Näheres in § 23.

a) Hauptlichtintensität variiert, Hauptlichtzeit konstant.

§ 17. Es seien hier zunächst die Versuche geschildert, bei denen das Hauptlicht während einer bei allen Reizungen gleich langen Zeit wirkte. Variiert wurde bei ihnen die Intensität des Hauptlichtes. War die Unterschiedsschwelle für eine bestimmte Hauptlichtintensität gefunden, so wurde die Stärke des Lichtes geändert und nun die Schwelle von neuem bestimmt.

Einige solche Versuche sind in Tabelle 14 enthalten. In Versuch 63 z. B. wurde der Faden stets 120'' mit dem Hauptlicht beleuchtet und dann plötzlich schwächerem Licht ausgesetzt. Bei der ersten Reizungsserie wurden 30,8 MK als Hauptlichtintensität benutzt. Bei Abschwächung des Lichtes auf 20,5 % des Hauptlichtes (auf 6,3 MK) trat die Umkehrreaktion ein. Darauf wurde das Hauptlicht auf 39,4 MK verstärkt — nun genügten schon 11,6 MK (29,4 % des Hauptlichtes), um zur Umkehr zu reizen, und bei 155 MK Hauptlicht war sogar schon eine Abschwächung auf 50,7 % dafür ausreichend. Mit zunehmender Hauptlichtintensität ging also eine Verkleinerung der Unterschiedsschwelle einher. Bei der nächsten weiteren Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes trat aber ein Umschwung ein. Die absolute Intensitätsschwelle für die Beschattung war zwar noch gestiegen — bei 496 MK Hauptlicht führte Abschwächung auf 178 MK zur Umkehr — aber der relative Wert dieser Abschwächung war gesunken, die Beschattung durfte nur noch 35,9 % von der Intensität des Hauptlichtes betragen, wenn sie zur Umkehr reizen sollte. Bei 1550 MK Hauptlicht sehen wir das gleiche: die absolute Abschwächungsschwelle ist weiter gestiegen auf 394 MK, ihr Prozentwert aber gesunken auf 25,4 %. Gleiches zeigte Versuch 64. Auch hier, nach vorübergehendem prozentualen Anstieg der Beschattungsschwelle zwischen 24,4 und 155 MK, während des größeren Teils des Versuches ein Absinken der Schwelle: sie sinkt von 61,5 % bei 155 MK auf 17 % bei 10800 MK. Dieses gegensätzliche Verhältnis bei schwächeren und stärkeren Intensitäten, dessen zahlenmäßiger Verlauf im letzten Stabe der Tabelle¹ näher zu ersehen ist, beruht nun

1) In diesem Stabe der Tabelle ist das Verhältnis Hauptlichtintensität : Beschattungsintensität berechnet.

Tabelle 14.

Ver- such Nr.	Hauptlicht			Beschattung			Quotient
	Intensität (MK)	Zeit	Menge (MKS)	Intensität (MK)	Zeit	% vom Hauptlicht	
63	30,8	120''	3 696	6,3	60''	20,5	4,88
	39,4	120''	4 728	11,6	60''	29,4	3,43
	155	120''	18 600	88,6	60''	50,7	1,74
	496	120''	59 520	178	60''	35,9	2,86
	1 550	120''	186 000	394	60''	25,4	3,90
64	24,4	120''	2 928	1,7	60''	7,0	14,3
	46,5	120''	5 880	10,5	60''	22,6	4,42
	98,5	120''	11 820	37,1	60''	37,7	2,65
	155	120''	18 600	95,3	60''	61,5	1,62
	496	120''	59 520	208	60''	41,9	2,33
	1 550	120''	186 000	465	60''	30	3,33
	4 650	120''	558 000	1046	60''	22,5	4,44
	10 800	120''	1 296 000	1860	60''	17	5,80
65	100	120''	12 000	57	120''	57	1,76
	200	120''	24 000	86	120''	43	2,33
	400	120''	48 000	135	120''	33,7	2, 6
	800	120''	96 000	192	120''	24	4,21
	1 600	120''	192 000	280	120''	17,5	5,41
	3 200	120''	384 000	425	120''	13,3	7,76
	6 400	120''	768 000	680	120''	10,6	9,41
66	1 061	120''	127 320	322	120''	30	3,29
	15 080	120''	1 809 600	831	120''	5,5	18,14
	30 030	120''	3 603 600	1377	120''	4,6	21,80

nicht etwa auf einem prinzipiellen Unterschied in der Wirkung schwacher und starker Hauptlichtintensitäten. Sondern der Grund, weshalb Intensitätssteigerung bei schwachem Licht eine Erhöhung auch der prozentualen Werte der Beschattungsschwelle bewirkt, ist einfach der, daß die während der Belichtungszeit zugeführte Lichtmenge bei geringer Intensität unerschwellig ist. So sind die 3696 MKS bei $120'' \times 30,8$ MK (in Versuch 63) nicht stark genug, um den Faden in eine solche Erregungshöhe zu versetzen, daß er bereits auf eine Lichtabschwächung von 50% vom Hauptlicht umkehrt — um eine solche Stimmung zu erzeugen, sind 18600 MKS nötig, wie sie durch 120'' lange Einwirkung von 155 MK entstehen. Auch bei 30,8 MK würde diese Schwelle zu erreichen sein, aber erst nach längerer Einwirkung als 120''. Ich habe mich durch besondere Versuche davon überzeugt, daß tatsächlich die scheinbare Zunahme der Empfindlichkeit bei schwachen Lichtintensitäten nur auf die

Unterschwelligkeit der zugeführten Lichtmenge zurückzuführen ist. Wir können sie also bei der weiteren Erörterung außer Betracht lassen.

Bei den überschwelligen Lichtmengen zeigt sich in allen Versuchen einheitlich, dass mit Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes zwar — wie schon gesagt — ein Anstieg der Beschattungsintensitätsschwelle einhergeht, daß diese Steigerung aber langsamer erfolgt als die der Intensitätserhöhung des Hauptlichtes, so daß der Prozentwert der Beschattungsintensität gegenüber dem der Hauptlichtintensität immer kleiner wird.

Die relative Unterschiedsschwelle wird also mit zunehmender Lichtintensität immer größer. Das Weber'sche Gesetz hat also keine Gültigkeit. Würde die Unterschiedsschwelle sich entsprechend den Regeln des Weber'schen Gesetzes ändern, so müßte der Quotient Hauptlichtintensität : Beschattungsintensität konstant sein, tatsächlich steigt er aber mit zunehmender Hauptlichtintensität (siehe letzter Stab der Tabelle 14).

b) Hauptlichtintensität konstant, Hauptlichtzeit variiert.

§ 18. Weiter wurden Versuche angestellt, bei denen die Intensität des Hauptlichtes konstant war, seine Wirkungszeit aber variiert wurde. Zu den so erzielten verschiedenen Lichtmengen wurde jeweils die hellste Beschattungsintensität gesucht, die gerade noch Umkehr verursachte.

Übereinstimmend zeigt sich in allen Versuchen (Tabelle 15), daß mit einer Verlängerung der Wirkungszeit des Hauptlichtes eine Erhöhung der Intensität der Beschattungsschwelle einhergeht. In dem hier wiedergegebenen Versuch 67 z. B. wurde mit 312,5 MK zunächst 60'' lang belichtet und dann die Lampe sehr rasch zurückgeschoben. Bei dem mir dafür zur Verfügung stehenden Raum von 3 Metern, wodurch eine Abschwächung des Lichtes auf ungefähr 10 MK möglich war, konnte keine Beschattung erreicht werden, die dunkel genug war, um den Faden zur Umkehr zu reizen. Erst bei völliger Verdunklung trat die Vollreaktion ein. Nun wurde 120'' lang belichtet. Danach trat die Umkehr schon bei einer Abschwächung des Lichtes auf 47,7 MK ein. Bei weiterer Verlängerung der

Tabelle 15.

Ver- such Nr.	Hauptlicht			Beschattung			Quotient ¹
	Intensität MK	Zeit Sek.	Menge MKS	Intensität MK	Zeit Sek.	% vom Hauptlicht	
67	312,5	60''	18 750	0	180''		
	312,5	120''	37 500	47,7	180''	15,3	2,51
	312,5	300''	93 750	128	180''	40,9	2,34
	312,5	600''	187 500	200	180''	64,0	3,00
68	502,7	30''	1508,1	unter 0 ²	120''		
	502,7	60''	3016,2	46,2	120''	9,2	1,29
	502,7	120''	60 324	108,2	120''	21,6	1,10
	502,7	180''	90 486	162	120''	32,2	1,11
	502,7	300''	150 810	265	120''	52,7	1,13
	502,7	480''	241 296	316	120''	62,8	1,51
	502,7	600''	301 620	305	120''	60,6	1,96
69	1205	60''	72 300	unter 0	60''		
	1205	120''	144 600	285	60''	23,6	0,42
	1205	180''	216 900	432	60''	35,9	0,41
	1205	300''	433 800	685	60''	56,9	0,44
	1205	420''	506 100	567	60''	47,1	0,74
	1205	480''	578 400	841 ³	60''	60,9	0,57
70	400	60''	24 000	76	120''	19	0,78
	400	120''	48 000	147	120''	36,7	0,81
	400	360''	144 000	236	120''	59,0	1,52
71	312	60''	18 750	unter 8,6	120''	unter 27,5	6,97
	312	120''	37 500	95,5	120''	30,5	1,25
	312	180''	56 200	102,0	120''	32,6	1,76
	312	360''	112 400	102,0	120''	32,6	3,52
	312	600''	187 500	109,7	120''	34,5	5,47

Wirkungszeit des Lichtes auf 600'' konnte die Intensitätsschwelle der Beschattung auf 200 MK gesteigert werden. Während bei 120'' Hauptlicht die Beschattungsintensität 15,3% der Intensität des Hauptlichtes nicht überschreiten durfte, konnte sie bei 600'' 64% betragen. Ganz das Gleiche ergibt sich aus allen übrigen Versuchen.

Je länger das Hauptlicht wirkt, desto höher kann die Intensität des Beschattungslichtes sein, welches gerade noch Umkehr hervorruft.

Es stehen also die Hauptlichtzeit, bzw. die in dieser Zeit zugeführte Lichtmenge, und die Intensität der Beschattung in

¹) Verhältnis der Hauptlichtzeit zur Beschattungsintensität.

²) „unter 0“ bedeutend, daß selbst völlige Verdunkelung nicht ausreichend war, um die Umkehr herbeizuführen.

³) Autonom?

Beziehung zueinander. Dieses Verhältnis läßt sich in verschiedener Weise zahlenmäßig ausdrücken, z. B. dadurch, daß man die Hauptlichtzeit durch die Beschattungsintensität dividiert. Man erhält dann einen Quotienten, der in der letzten Vertikalreihe der Tabelle wiedergegeben ist. Betrachten wir zunächst einmal die fettgedruckten Zahlen, so finden wir bei einer Reihe von Fällen innerhalb gewisser Grenzen nahezu übereinstimmende Werte für diesen Quotienten. So schwankt in Versuch 68 der Quotient zwischen 60000 und 150000 MKS Hauptlicht um 1,1. Auch in anderen Versuchen kehrt eine solche Übereinstimmung wieder, z. B. in Versuch 69 zwischen 120'' und 300'' Hauptlicht.

Erzeugt man also verschiedene Hauptlichtmengen durch verschiedene Einwirkungsdauer der gleichen Intensität, so scheint das Verhältnis zwischen diesen Hauptlichtzeiten und den gerade noch zur Umkehrreaktion genügenden Beschattungsintensitäten innerhalb gewisser Grenzen fast konstant zu sein. Tatsächlich ist aber auch innerhalb dieses kleinen Gebietes die Konstanz nicht vollkommen, sondern der Quotient scheint ganz allmählich zuzunehmen, das heißt, bei längerer Wirkungszeit des Hauptlichtes nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit der Hormogonien ab¹.

Das ist ein Ergebnis, das nach den Resultaten der Versuche in § 9, bei denen die Dunkelzeitschwelle zu verschiedenen Hauptlichtzeiten bestimmt wurde, und wo ebenfalls mit zunehmender Zeit eine Empfindlichkeitsabnahme festgestellt wurde, zu erwarten ist. Dort war allerdings die Veränderung der Empfindlichkeit nicht unwesentlich stärker. Da aber dort ein anderes Maß zur Schwellenbestimmung benutzt wurde, nämlich die Dunkelzeitschwelle, während hier die Übergangsschwelle gesucht wird, so sind die Versuche nicht direkt miteinander vergleichbar. Auffallend ist bei den Versuchen, daß die Änderung des Quotienten bei den kürzesten und bei den eine gewisse Grenze nach oben überschreitenden Werten sehr viel extremer ist als innerhalb eines gewissen mittleren Gebietes.

Das ist jedoch ganz leicht erklärlich. Würde z. B. in Versuch 70 die Steigerung der Intensität der Beschattungsschwelle

¹) Deutlicher, als das hier ersichtlich ist, geht der allmähliche Anstieg aus weiteren Versuchen hervor, die wegen Raummangels nicht mitgeteilt werden können.

mit der der Hauptlichtzeit ungefähr gleichen Schritt halten (wie zwischen 60'' und 120''), so müßte bei der Belichtungszeit von 360'' die Intensität der Beschattung fast dreimal so hoch sein als bei 120'' Hauptlichtzeit. Da sie bei 120'' 147 MK betrug, würde sie also jetzt nahezu 441 MK groß sein — das ist aber eine Intensität, die höher ist als die des Hauptlichtes, die bei dem vorliegenden Versuch 400 MK stark war. Nun kann selbstverständlich der Faden eine Intensitätserhöhung nicht als Beschattung empfinden. Er braucht als Umkehrreiz ein gewisses absteigendes Lichtgefälle. In unserem Fall war mit einer Abschwächung der Beschattungsintensität auf 236 MK die Grenze erreicht, oberhalb welcher der Faden die Beschattung nicht mehr als Reiz zur Umkehr empfand. Der Abstand zwischen der Intensität des Hauptlichtes und der Beschattung mußte also mindestens 59% betragen, um als Umkehrreiz zu wirken. Ob dieser Abstand auch bei noch längerer Ausdehnung des Hauptlichtes konstant bleibt, oder ob er sich bei weiterer Ausdehnung der Belichtungszeit noch etwas weiter erhöhen kann, geht aus dem Versuch nicht hervor, weil längere Hauptlichtzeiten fehlen. Es scheint aber die Intensitätsgrenze eine absolute zu sein, die auch durch weitere Verlängerung des Hauptlichtes nicht gesteigert werden kann. Für diese Annahme sprechen Versuch 68 und 71. In Versuch 68 wäre bei regelmäßigem Anstieg der Intensitäten der Beschattungsschwelle im gleichen Tempo wie zwischen 120'' und 300'' zu erwarten, daß bei 480'' Hauptlicht der Faden noch bei einer Lichtabschwächung auf ungefähr 400 MK umgekehrt wäre. Der Abstand zwischen dem Hauptlicht (502,7 MK) und dieser Intensität ist aber gemäß dem experimentellen Ergebnis zu gering, um zur Umkehr zu reizen, erst bei 316 MK trat die Reaktion ein (= 62,8% der Hauptlichtintensität). Als nun die Wirkungszeit des Hauptlichtes weiter verlängert wurde auf 600'', wurde die Beschattungsschwelle bei 305 MK (= 60,6%) gefunden. Es war also trotz der Verlängerung der Hauptlichtzeit eine etwas stärkere¹ Kon-

¹) Die Senkung der Schwelle kommt einfach durch eine „autonome“ Stimmungsänderung zustande. Als nämlich nun die Schwelle für 480'' Hauptlicht nachgeprüft wurde, war auch sie um einen entsprechenden Betrag heruntergegangen.

trastwirkung nötig als bei der kürzeren Zeit. Die Schwellenintensität geht also bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit nicht mehr in die Höhe. In Versuch 71 war es ebenso; bei 180'', 360'' und 600'' Hauptlicht war die Beschattungsintensität ungefähr gleich. Bei 600'' war sie zwar etwas gestiegen, doch ist das wohl zufällig.

Die Empfindlichkeit der Fäden ist sehr verschieden groß. In Versuch 71 z. B. darf die Beschattungsintensität, wenn Umkehr erfolgen soll, nicht mehr als 32—35% der Hauptlichtintensität, in Versuch 67 (bei gleicher Intensität des Hauptlichtes) dagegen 64% derselben sein. Auf diesen Unterschieden in der Empfindlichkeit beruht es, ob die annähernde Konstanz des Verhältnisses $\frac{\text{Hauptlichtzeit}}{\text{Beschattungsintensität}}$ über ein breiteres oder ein engeres Zeitgebiet verteilt ist. Da mit zunehmender Hauptlichtzeit die Beschattungsintensität ansteigt, so muß natürlich bei relativ unempfindlichen Fäden dieses Gebiet nach oben bald zu Ende sein, da die Empfindlichkeit eines solchen Fadens nicht genügt, um die hohe Beschattungsintensität noch als Reiz zur Umkehr zu empfinden.

Ebenso leicht ist die Abweichung des Quotienten bei den kurzen Hauptlichtzeiten, bei denen er, wie wir sehen, größer wird, zu erklären. Es sind bei kurzen Lichtzeiten die Schwellenintensitäten der Beschattung relativ niedriger, weil die kurzen Lichtzeiten »unterschwellig« sind. In Versuch 68 z. B. findet bei 30'' Hauptlicht überhaupt keine Vollreaktion statt, auch nicht bei völliger Verdunklung. Bei 60'' hingegen ist die Erregung schon genügend groß, daß der Faden auch schon durch einen geringeren Kontrast als durch völlige Verdunklung zur Umkehr veranlaßt wird. Jedoch darf die Beschattungsintensität nicht mehr als 9,2% der Hauptlichtintensität betragen, so daß der Quotient im Vergleich mit den späteren zu groß ausfällt. Bei 120'' Hauptlicht ist dagegen die Schwelle überschritten, von der ab eine Verlängerung des Hauptlichtes keine Steigerung der Empfindlichkeit des Fadens mehr hervorruft. Jetzt bleibt der Quotient bei jeder Verlängerung der Beleuchtungszeit konstant¹.

¹) Was hier für die Beschattungsintensitätsschwelle gesagt ist, das gilt auch für die Dunkelzeitschwelle. Genau so wie hier bei kurzen Hauptlichtzeiten eine

Bei manchen Fäden ist diese Schwelle schon bei relativ kurzen Belichtungszeiten erreicht (Versuch 70 = 60''), bei anderen erst später (Versuch 71 = 120'').

Wenn nun bei einem Faden diese Schwelle relativ hoch liegt, und andererseits die Kontrastempfindlichkeit relativ gering ist, so daß also schon bei kurzen Hauptlichtzeiten der höchstmögliche Beschattungsintensitätswert erreicht wird, dann kann es vorkommen, daß diese beiden Schwellen von oben und von unten so nahe zusammenliegen, daß das Gebiet mit der annähernden Konstanz des Quotienten überhaupt nicht erkennbar wird.

Versuch 71 ist ein Beispiel dafür. Der Quotient fällt von 60'' bis 120'', die Belichtungszeit ist also noch unerschwellig, denn die zugeführte Lichtmenge reicht noch nicht aus, um den Faden in die nötige Erregungshöhe zu versetzen, in der er die feinste Kontrastempfindlichkeit besitzt. Bei 180'' ist dagegen schon eine Verlängerung des Lichtes wirkungslos, weil nun der absolute Beschattungswert nicht noch weiter gesteigert werden kann, da sonst der Abstand zwischen Hauptlichtintensität und Intensität der Beschattung zu gering ist, um als Kontrast zur Umkehr zu wirken. Das Gebiet, in dem die Empfindlichkeit annähernd konstant ist, ist also zu klein, als daß es bei den Stichproben von 60'' zu 60'' zu ermitteln gewesen wäre.

c) Hauptlichtintensität und Hauptlichtzeit variiert.

§ 19. Schließlich wurden auch Versuche gemacht, bei denen (ähnlich wie in § 12) mit konstanten Hauptlichtmengen gearbeitet wurde, wobei die Lichtmenge durch verschiedene Intensitäten bei entsprechender Wirkungszeit erzeugt wurde. Sie führten zu einer vollen Bestätigung des in den beiden vorstehenden Versuchsgruppen mitgeteilten. Da sich im übrigen nichts wesentlich Neues ergab, soll auf eine Darstellung, wie sie bei den anderen Versuchsgruppen stattfand, verzichtet werden. unverhältnismäßig starke Beschattung nötig ist, ist auch bei den Versuchen, in denen die Dunkelzeitschwelle gesucht wird, zuweilen bei kurzen Belichtungszeiten eine relativ sehr lange Verdunklungszeit nötig, so daß das Produkt aus Hellzeit \times Dunkelzeit entgegen der Regel mit abnehmender Lichtzeit größer wird statt kleiner. So in den Versuchen 15, 16, 17, 21 des § 9. In ganz entsprechender Weise erklärt sich die abnorm lange Dunkelzeit in Versuch 24 des § 10. Dort ist ebenfalls die Belichtungszeit bei der angewandten niedrigen Intensität unerschwellig.

IV. Summierung und Abklingen der Erregung.

a) Summierung unterschwelliger Reize.

§ 20. In allen bisher geschilderten Versuchen war zwischen zwei Reizungen das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall eingeschaltet, um dem Faden für die nächste Reizung immer wieder gleiche Vorbedingungen zu schaffen. Unterläßt man diese Einschaltung, so bekommt man keine so scharfen Schwellenwerte wie die bisher geschilderten. Der folgende Versuch (72) wurde z. B. ohne dieses Intervall ausgeführt. Es schloß sich also an jede dem Hauptlicht folgende Verdunkelung sofort wieder ein neues Hauptlicht an. Die Verdunkelung dauerte stets 60". Die Tabelle 16 zeigt, daß in Versuch 72 bei 20" und 30" Hauptlicht die Umkehrreaktion unterblieb. Als nun mit 40" Hauptlicht belichtet wurde, trat zunächst ebenfalls keine Umkehr ein. Die Reizung wurde wiederholt — dieses Mal fand Umkehr statt. Ich wiederholte die Belichtung mit 40" nochmals — jetzt blieb die Reaktion wieder aus. Bei der nächsten Reizung war sie aber wieder da, und so ging es fort. Es war ein absolut regelmäßiger Rhythmus von Nichtumkehr und Umkehr vorhanden. Der blieb auch erhalten, als die Belichtungszeit verlängert wurde, erst bei 80" und mehr Belichtungszeit trat bei jeder Reizung Umkehr ein.

Tabelle 16.

Verdunklungszeit 60"		Verdunklungszeit 60"	
Hauptlicht 400 MK	Umkehr	Hauptlicht 400 MK	Umkehr
20"	nein	60"	nein
20"	nein	60"	ja
30"	nein	60"	nein
30"	nein	60"	ja
40"	nein	70"	nein
40"	ja	70"	ja
40"	nein	70"	nein
40"	ja	70"	ja
40"	nein	80"	ja
40"	ja	80"	ja
50"	nein	80"	ja
50"	ja	80"	ja
50"	nein	90"	ja
50"	ja	90"	ja

In anderen Fällen war das Gebiet der abwechselnd negativen und positiven Reaktion enger begrenzt, die Regelmäßigkeit war auch nicht immer ganz so ausgeprägt — an der Existenz des Phänomens im weitesten Umfange kann deshalb aber nicht gezweifelt werden. In meinen Protokollen finden sich viele Dutzende von Versuchen aufgezeichnet, die die gleiche Erscheinung zeigen.

Die Erklärung für diese abwechselnd negative und positive Reaktion ist recht einfach. Sie kommt daher, daß bei der ersten Reizung die Belichtung noch nicht ausreicht, um in der Pflanze die erforderliche Erregungshöhe, die zur Umkehr nötig ist, zu erzeugen. Die durch die Reizung hervorgerufene Erregung klingt aber nicht so rasch ab, daß bei der nachfolgenden Reizung nicht noch etwas von ihr vorhanden ist, so daß sie zusammen mit dieser nun den Schwellenwert erreicht. In der nun einsetzenden positiven Reaktion kommt es zu einer Auslösung der angesammelten Erregung, und dadurch gerät die Pflanze wieder in einen erregungsarmen Zustand. Die durch die nächste Belichtung hervorgerufene Erregung ist daher wieder nicht groß genug, um Umkehr zu veranlassen, erst bei der übernächsten ist dieses Stadium wieder erreicht.

Daß es sich hier um eine Summation unterschwelliger Reize handelt, kann man in einfacher Weise zeigen, wenn man zwischen je zwei Reizungen eine oberschwellige einsetzt. In einem bestimmten Versuch (73) waren 40'' Hauptlicht unterschwellig (negative Reaktion). Bei 50'' und 60'' Hauptlicht war die negativ-positiv Periode vorhanden, 70'' waren oberschwellig. Nun wurde zwischen je zwei Reizungen das Intervall 2' Belichtung, 2' Dunkelzeit eingeschaltet. Bei 40'' Hauptlicht machte das auf den Erfolg der Reaktion nichts aus. Auch die erste Reizung mit 50'' Hauptlicht gab genau wie ohne Einschaltung des Intervalles negatives Resultat. Bei der zweiten Reizung mit 50'' war das Ergebnis aber anders. Ohne Intervall beobachteten wir durch Summation jetzt Umkehrreaktion. Bei der Einschaltung des Intervalles jedoch kommt die durch die erste Reizung entstandene Erregung nicht der zweiten Reizung zugute, sondern geht in der eingeschalteten Intervall-Reizung mit auf. Der Faden verfügt daher bei der

zweiten 50'' Reizung durchaus nicht über eine größere Erregung als bei der ersten. Die Umkehr unterbleibt daher. Genau so ist es bei den Reizungen mit 60'' Hauptlicht. Bei 70'' Hauptlicht, wo auch ohne Einschaltung des oberschweligen Intervalls stets Umkehr stattfand, blieb das Ergebnis auch nach seiner Einschaltung unverändert. Die abwechselnd negativ-positive Reaktion unterbleibt also nach Einschaltung des Intervalls vollständig, und die Umkehr tritt erst von den oberschweligen Reizungen ab, dann aber sofort regelmäßig auf¹.

Man erhält also erst durch die Einschaltung des oberschweligen Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls die scharfen Übergänge von Reizgebieten ohne Umkehr zu solchen mit Umkehr. Ohne eine solche Einschaltung findet während einer längeren Übergangszone durch Summation unterschwelliger Reize abwechselnd negative und positive Reaktion statt.

Das ist einer der Gründe, weshalb bei allen Versuchen das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall eingeschaltet werden muß.

Auffallend ist bei diesen Versuchen, daß der Absatz von dem Gebiet völlig negativ verlaufender Reizungen zu dem mit abwechselnd negativen und positiven Reaktionen ein so scharfer ist. Man möchte vermuten, daß zwischen den beiden Gruppen Übergänge beständen in der Form, daß bei einer Belichtung von etwas kürzerer Dauer als diejenige, welche die nein—ja Periode auslöst, nicht gleich ein Gebiet folgt, in dem überhaupt keine Summierung mehr eintritt, sondern in dem durch Summation von mehreren unterschweligen Reizen doch noch eine positive Reaktion zustande käme. Bei der weitaus größten Zahl von Versuchen war das aber nicht der Fall; ich

¹) Solche Ergebnisse erhält man natürlich nicht nur bei Reizung mit Dunkelheit, sondern auch mit Beschattung. So wurde z. B. in einem Versuch, bei dem das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall angewendet wurde, gefunden, daß eine Abschwächung des Lichtes auf 30,3% (416 MK bei 1372 MK Hauptlicht) noch als Umkehrreiz wirkte, stärkeres Licht aber nicht mehr. Nun wurde das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall weggelassen — sofort stellte sich auch bei geringerer Abschwächung noch positive Reaktion ein — allerdings abwechselnd mit negativer. Erst bei 41,7% des Hauptlichts (57 MK) wurde dauernd keine Umkehr mehr beobachtet, im Gebiete dazwischen kam durch Summation abwechselnd Nichtumkehr und Umkehr zustande.

habe aber doch ein paar Beobachtungen gemacht, die in diesem Sinne zu deuten sind.

So wurde in einem bestimmten Versuch (74) der Faden einem Belichtungswechsel von 60'' Hauptlicht und 90'' Dunkelzeit ausgesetzt. Es wurde immer wieder mit dem gleichen Wechsel gereizt, im ganzen 24mal. Es ergab sich, daß der Faden immer während drei Reizungen nicht umdrehte, bei der vierten war der Erfolg jedoch stets positiv, so ging es während sämtlichen 24 Reizungen.

Daß diese Fälle, in denen der Effekt von mehr als zwei unterschwelligem Reizen summiert wird, so selten sind, darf man wohl damit erklären, daß das Abklingen der Erregungen in der Regel ziemlich rasch vonstatten geht. Gerade dieses rasche Abklingen ist für die vorliegenden Untersuchungen von Wichtigkeit, weil dadurch die relativ rasch aufeinanderfolgende Wiederholung von Reizungen am selben Individuum möglich ist, ohne Störungen durch die vorausgegangenen Reizungen. An sich ist ja eine Summation unterschwelliger Reize durchaus nichts Seltenes, sie würde daher auch kaum eine so breite Erwähnung verdienen, wie das hier geschehen ist, wenn sich daraus nicht gewisse theoretische Schlüsse ziehen ließen, auf die jedoch erst im allgemeinen Teile der Arbeit eingegangen werden kann.

b) Abklingen der Erregung.

§ 21. Wie man aus der mangelhaften Summierung unterschwelliger Reize auf das rasche Abklingen der Erregung schließen kann, so kann man den gleichen Schluß aus einer anderen Gruppe von Versuchen ziehen.

Wie in Versuch 94—99 (§ 30) näher gezeigt werden soll, gibt es Fäden, bei denen der Eintritt der Reaktion durch Dunkelheit sehr stark verzögert werden kann. Ist bei einem solchen Faden die Verdunkelungszeit kurz, so tritt die Reaktion früh ein, ist sie aber lang, so erfolgt sie sehr viel später. Der Leser möge das hier einstweilen als Tatsache hinnehmen. — An einem solchen Faden wurde folgender Versuch gemacht (75). Er wurde unter Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheits-Intervalles bei jeder Reizung 120'' belichtet (771 MK). Schon bei 15'' Verdunkelung trat Umkehr ein. Nun wurde die

Dunkelzeit verlängert. Bei 30'' war die Reaktion ebenfalls positiv, auch bei 60'' usw. bis 6 Minuten. Oberhalb 6' wurde die Reaktion gänzlich unregelmäßig. Es wurden mit 6', 7', 8', 10', 12', 14' Verdunkelung je 3 Reizungen ausgeführt, im ganzen also 18. Bei diesen Verdunkelungen, die ja doch ganz sicher überschwellig waren, trat 10mal Umkehr, 8mal keine ein. Und zwar war der Erfolg bzw. Nichterfolg ganz regellos verteilt.

Das erklärt sich nun offenbar so, daß während einer Verdunkelungszeit von 6 oder mehr Minuten die Erregung, welche durch den plötzlichen Übergang vom Licht zur Dunkelheit induziert ist, so weit abgeklungen ist, daß sie bei Wiederbeginn der Bewegung keinen Einfluß auf die Richtung mehr ausübt. Irgendeine innere »Direktive«, wenn ich mich einmal kurz so ausdrücken darf, in welcher Richtung sich der Faden bewegen soll, ist nicht mehr vorhanden. Der Faden verhält sich in bezug auf die Richtung gewissermaßen neutral. Es bleibt daher dem »Zufall« anheimgestellt, ob die Bewegung in alter Richtung oder in umgekehrter wieder beginnt. In der Tat sind ja bei längeren Verdunkelungszeiten als 6' ungefähr 50% der Reaktionen positiv und 50% negativ.

V. Der Verlauf der Reaktion.

A. Die verschiedenen Reaktionsphasen.

§ 22. Es wurde bisher bei der Besprechung des Reizerfolges immer nur von einer Umkehr der Hormogonien oder ihrem Unterbleiben gesprochen, und es wurde ein Reiz als überschwellig bezeichnet, wenn er die Umkehr auslöste, als unterschwellig, wenn er das nicht tat.

Tatsächlich ist die Umkehr aber nicht die einzige Art, in der ein Hormogonium auf Beschattung reagiert, sondern wie ich schon früher (III) geschildert habe, gehen der Umkehr noch einige Reaktionsphasen voraus. Je nach der Intensität der Reizung bzw. der Erregungsstärke, in der der Faden sich befindet, kommt es entweder wirklich zum größten Ausmaß der Reaktion, nämlich der Umkehr, oder die Reaktion findet ihr Ende schon auf einer der früheren Etappen.

Dafür ist folgender Versuch (76) ein Beispiel. Wurde der Faden 10'' belichtet, so fand bei nachträglicher Beschattung,

die bei allen Reizungen dieses Versuchs von gleicher Größe und Dauer war, überhaupt keine sichtbare Veränderung in der Bewegung statt. Bei 20'' Belichtung war schon eine Verlangsamung der Bewegung zu erkennen, sie dauerte aber nur ganz kurze Zeit. Bei 30'' Belichtung hatte die Stimmung des Fadens schon eine solche Höhe erreicht, daß er bei Beschattung seine Bewegung kurze Zeit einstellte, dann aber in alter Richtung wieder weiter kroch. Das gleiche geschah bei 40'', 50'' und 60'' Belichtung. Bei 70'' und mehr dagegen trat nach der Ruhe Rückwärtsbewegung ein.

Die Reaktion verläuft also in folgenden äußerlich sichtbaren Phasen:

1. Verlangsamung der Bewegung,
2. Stillstand der Bewegung,
3. Wiederbeginn der Bewegung,
und zwar entweder
 - a) in alter Richtung, oder
 - b) in umgekehrter Richtung.

Je nach der Intensität der Reizung (bzw. der Höhe der Stimmung)¹ werden alle Phasen oder nur ein Teil davon durchlaufen.

Die Einzelheiten der Reaktion ließen sich außer bei Beschattung auch sehr gut in blauem Licht beobachten. Blaues Licht wirkt bei plötzlicher Anwendung auf Cyanophyceen wie Dunkelheit².

B. Die Reaktionszeit.

§ 23. Wenn man als Reaktionszeit diejenige Zeit bezeichnet, die verstreicht vom Augenblick des Reizungsbeginns an bis

¹) Um hier nicht falsche Vorstellungen zu erwecken, sei noch einmal darauf hingewiesen, daß der tatsächliche Reiz ja im vorliegenden Fall — und auch bei den nächsten Versuchsgruppen — immer gleich blieb. Verändert wurde nur die Hauptlichtzeit. Wird sie länger, so kommt der Faden aber in eine Stimmung, in der er auf den Reiz stärker reagiert, so daß es für den Effekt — wenigstens für unseren Gesichtskreis — gleichgültig ist, ob der Reiz selbst gesteigert wird, oder die reizempfindliche Stimmung.

²) Sie schließen sich in dieser Beziehung also den Tieren und den Purpurbakterien an und stehen im Gegensatz zu den grünen Flagellaten, Algenschwärmern und höheren Pflanzen (vgl. Pieper, Hess, Buder IIa, Cohn, Engelmann I, Oltmanns IV, Blaauw I, Jost III).

zum ersten Sichtbarwerden der Reaktion, so müßte man in den vorliegenden Versuchen die Zeit messen, die zwischen dem Eintritt der Beschattung (oder des blauen Lichtes) und dem Anfang der Verlangsamung der Bewegung der Hormogonien liegt. Das ist nun aber ein Zeitpunkt, der schwer genau festzustellen ist, da der Übergang von der normalen Bewegung zur verlangsamten experimentell schwer zu ermitteln ist. Man wird meistens diese Abnahme der Geschwindigkeit erst bemerken können, wenn die Bewegung schon relativ stark verlangsamt ist. Auch der Beginn der zweiten Reaktionsphase, des Stillstandes, ist oft nicht exakt zu erkennen. Dagegen läßt sich der Wiederbeginn der Bewegung meist ganz genau feststellen, da er scharf einsetzt, zuweilen direkt mit einem deutlichen Ruck¹. Diesen Augenblick habe ich in meinen Versuchen gewählt, um einen Einblick in den zeitlichen Verlauf der Reaktion zu gewinnen.

Es ist mir völlig bewußt, daß die eigentliche, theoretische Reaktionszeit kürzer ist als diese Zeit. Trotzdem gewährt aber auch diese experimentelle Reaktionszeit gewisse Einblicke in den zeitlichen Verlauf der Reaktion. Wenn in Zukunft in dieser Arbeit der Begriff Reaktionszeit ohne besonderen Kommentar gebraucht ist, dann ist damit immer die Zeit gemeint, welche verstreicht vom Beginn der Beschattung bis zum Augenblick des Wiederbeginns der Bewegung.

Um einen ungefähren Begriff von den in Betracht kommenden Zeitgrößen zu geben, seien hier einige Zahlen aus Versuch 77 wiedergegeben. Der Versuchsfaden war einem Hauptlicht von 300 MK 2' lang ausgesetzt und wurde dann dadurch gereizt, daß er plötzlich durch eine Intensität von 22 MK beschattet wurde. Die Verlangsamung wurde schon nach 9—12'' beobachtet, ohne daß absolute Sicherheit bestand, ob sie wirklich erst in diesem Augenblick einsetzte. Der Beginn der Reaktion war also schon nach ungefähr 10'' zu konstatieren. Die theoretische Reaktionszeit ist also für diesen Spezialfall kürzer als 10''. Etwa 14—16'' nach dem Beginn der Reizung kam der

¹) Es gibt allerdings auch Fäden, bei denen der Wiederbeginn der Bewegung ganz allmählich, und solche, bei denen er durch stoßweises Hin- und Herzucken geschieht. Bei beiden ist die Feststellung des genauen Zeitpunktes sehr schwer.

Faden zur Ruhe, welche relativ lang währte und nach 59—65'' zu Ende war.

Die Zahlen verschieben sich bei Veränderung der Reiz- anlässe bis zu einem gewissen Grade, stets ist aber zu beobachten, daß der Beginn der ersten und zweiten Phase der Reaktion nach relativ kurzer Zeit erfolgt. Die zweite Reaktionsphase hält meistens bedeutend länger an, so daß die dritte Phase, der Wiederbeginn der Bewegung, erst nach verhältnismäßig langer Zeit eintritt.

1. Einfluß der Wirkungszeit des Hauptlichts auf die Reaktionszeit.

a) Reize, die nicht zur Umkehr führen.

§ 24. Ebenso wie in Versuch 76 je nach der Dauer der Hauptbeleuchtung verschiedene Phasen des Reaktionsausmaßes erreicht wurden, waren auch die Reaktionszeiten für den Wiederbeginn der Bewegung verschieden, wenn die Hauptlichtzeit variiert wurde. — In Versuch 78 wurde die Reaktionszeit in blauem Licht beobachtet, das nach 120'' durch das Hauptlicht ersetzt wurde. Dessen Wirkungszeit wurde variiert von 5'' bis 60''. Umkehrreaktionen wurden bei diesen Zeiten nicht erreicht. Mit jeder Lichtdauer wurden jedesmal 10 Reizungen ausgeführt. (Alle Beobachtungen wurden, wie stets, am selben Hormogonium gemacht.)

Bei 5'' und 10'' Hauptlicht kam es nicht zum Stillstand der Bewegung. Bei 15'' Hauptlicht trat jedoch Ruhe ein, die 28'' nach Einschaltung des blauen Lichtes durch erneute Bewegung abgelöst wurde. Bei der nächsten Reizung begann die Wiederbewegung schon nach 20'', dann nach 29'' usw., wie aus der Tabelle 17 ersichtlich ist. Man sieht, daß die Reaktionszeit nicht bei jeder Reizung gleich lang ist, sondern daß sie gewissen Schwankungen unterliegt, die jedoch unregelmäßig verlaufen und deren Ursache nicht weiter nachgegangen wurde.

Als Mittelwert aus den 10 Beobachtungen ergab sich für die Hauptlichtzeit 15'' eine Reaktionszeit von 25,2''. Bei 30'' und 60'' Hauptlicht war sie deutlich verlängert, nämlich bei

30'' = 39,9'', bei 60'' = 59,4''. Wiederholungen des Versuchs gaben stets das gleiche Resultat.

Mit steigender Hauptlichtdauer wird also bei Reizen, die nicht zur Umkehr führen, die Reaktionszeit länger.

Tabelle 17.
Versuch 78.

Hauptlicht 100 MK	Hauptlichtzeit		
	15''	30''	60''
Reaktionszeit	28''	45''	63''
	20''	39''	61''
	29''	36''	59''
	23''	34''	52''
	27''	45''	62''
	21''	45''	59''
	24''	31''	65''
	27''	48''	56''
	25''	32''	59''
	28''	44''	56''
Mittel	25,2''	39,9''	59,4''

b) Reize, welche Umkehr auslösen.

§ 25. In § 20 ist näher gezeigt worden, daß unter bestimmten Verhältnissen eine Summierung unterschwelliger Erregungen in Form einer »negativ-positiv«-Periode stattfindet. In Versuch 79 sind in einem solchen Falle die Reaktionszeiten beobachtet worden¹. Der Faden wurde abwechselnd mit 60'' Hauptlicht (400 MK) und 120'' blauem Licht beleuchtet. Er reagierte mit Ausnahme einer Unregelmäßigkeit bei Reizung 19 absolut gleichmäßig abwechselnd negativ und positiv. Die Reaktionszeit beim Ausbleiben der Umkehr ist für Nostoc-Verhältnisse auffallend gleichmäßig, ihr Mittel ist 65,9''. Bei der Umkehr ist die Reaktionszeit viel größeren Schwankungen unterworfen, sie ist aber doch in fast jedem Einzelfalle länger als die längste überhaupt bei der negativen Reaktion beobachtete Zeit. Wenn auch die außerordentlich langen Reaktionszeiten bei der Reizung 2 und 10 vielleicht auf Zufälligkeiten beruhen, so ist doch aus den übrigen Zahlen einwandfrei zu

¹) Dieser Versuch (und auch die folgenden) mußte also ohne Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls gemacht werden.

entnehmen, daß die Reaktionszeit bei Eintritt der Umkehr länger ist als bei ihrem Ausbleiben. Der Mittelwert der Reaktionszeit bei positiver Reaktion ist 76,4'', bei negativer 65,9''.

Ein entsprechendes Resultat ergaben weitere Versuche, von denen hier noch 3 (Versuch 80—82) in Form der Mittelwerte angeführt sind (Tabelle 18).

Tabelle 18.

Versuch Nr.	Reizung Nr.	Reaktionszeit	
		—	+
79	1	61''	
	2		90''
	3	65''	
	4		74''
	5	66''	
	6		80''
	7	66''	
	8		69''
	9	66''	
	10		105''
	11	66''	
	12		67''
	13	67''	
	14		69''
	15	67''	
	16		75''
	17	66''	
	18		80''
	19		68''
	20	67''	
	21		72''
	22	68''	
	23		70''
	24	66''	
	25		74''
	Mittel	65,9''	76,4''
80	„	55,4''	71,2''
81	„	38,2''	44,4''
82	„	63,4''	73,6''

Es ergibt sich, daß bei wiederholter Reizung von gleicher Stärke und Dauer die negative Reaktion eine kürzere Reaktionszeit hat als die durch Erregungssummutation entstandene positive Reaktion (Umkehr).

§ 26. Es galt nun zu ermitteln, wie sich die Reaktionszeit bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit verhält. In Versuch 83 wurden zunächst bei kurzen Hauptlichtzeiten die gleichen Beobachtungen wie die eben besprochenen gemacht. Die Reak-

tionszeit bei Ausbleiben der Umkehr war im Mittel 57,4'', bei Eintritt derselben 63,4'' (Hauptlichtzeit 45''). Nun wurde länger (60'') belichtet. Jetzt trat bei jeder Reizung Umkehr ein, die Reaktionszeit war 52,4''. Sie war also trotz verlängerter Hauptlichtzeit nicht verlängert, sondern war kürzer als bei 45'' Hauptlicht, und zwar bedingte eine Hauptlichtzeitverlängerung um

Tabelle 19.

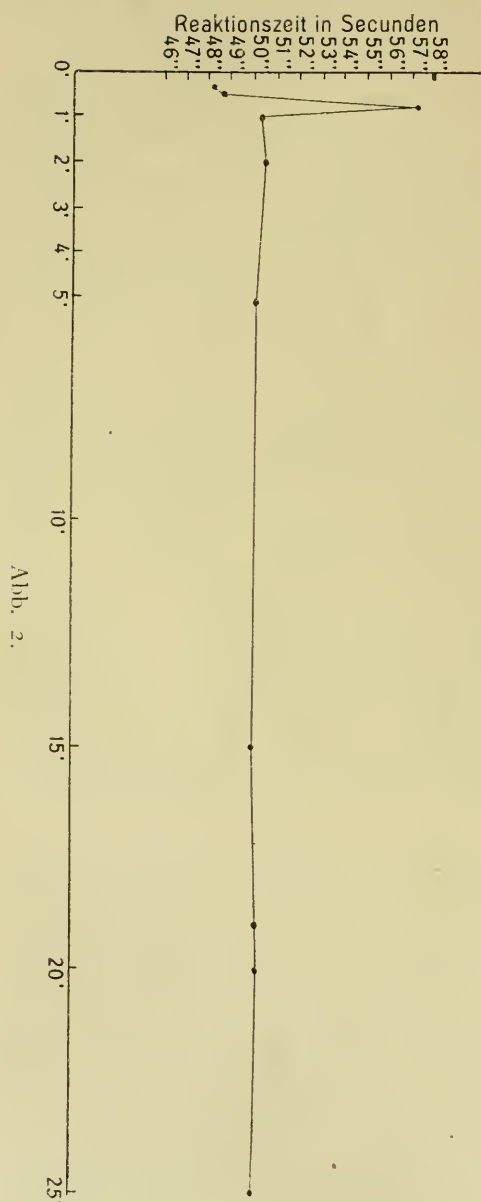
Versuch Nr.	Hauptlichtzeit								
	30''	45''	60''	2'	3'	4'	5'	10'	20'
83	-145''	-57,4'' +63,4''	+52,4''	+52,2''			+53,0''	+52,2''	+52''
84			+70''	+62,8''		+61''			
85	-35''		+66,6''	+49,6''					
86			+72,5''	+68,7''		+72,3''		+68,3''	
87	-49,5''		+61,1''	+54,6''	+52''	+52''	+53''		
88			-66,4'' +76,6''	+71,6''				+71,7''	
89			-68,0'' +74,5''	+67,3''		+66,8''			
90	-43,8''	+57,2''	+50,2''	+50,2''			+50,1''		+50,5''

Reaktionszeit

nur 15'' eine Verkürzung der Reaktionszeit um 11''. Bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit auf 2' war keine wesentliche Änderung in der Reaktionszeit zu konstatieren, ebensowenig bei 5', 10' und 20' Hauptlicht. In der vorstehenden Tabelle ist noch eine Anzahl weiterer Versuche mit gleichem Ergebnis angeführt.

Aus den mitgeteilten Zahlen ergibt sich, daß die Verlängerung der Reaktionszeit, die man bei unterschwelligen (in bezug auf die Umkehr!) Reizungen beobachtet, wenn die Einwirkungszeit des Hauptlichtes verlängert wird, nur bis in die Gegend der Umkehrschwelle anhält. Dann tritt bei Zunahme der Belichtungszeit keine weitere Verlängerung, sondern im Gegenteil eine Verkürzung der Reaktionszeit ein. Bei Zunahme der Hauptlichtzeit oberhalb der Umkehrschwelle wird die Reaktionszeit also im entgegengesetzten Sinne verändert, wie unterhalb der Schwelle.

1) + vor der Reaktionszeit bedeutet, daß bei den Reizungen Umkehr erfolgte, —, daß sie unterblieb.



Die Verkürzung der Reaktionszeit ist jedoch bald beendet. Sie erreicht relativ frühzeitig ihren Minimalwert, so daß sie bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit konstant bleibt.

Bei graphischer Darstellung ergibt sich für den Verlauf der Reaktionszeit eine Kurve wie in Fig. 2. Sie steigt bei unter-schwelliger Belichtung an, kulminiert im Schwellenwert, sinkt etwas und wird dann konstant. Die Kurve ist nach einem in Tabelle 19 nicht enthaltenen Versuch gezeichnet.

2. Beeinflussung der Reaktionszeit durch Belichtung während des Ablaufs der Reaktion.

a) Intensität des »Nachlichtes« gleich der des Hauptlichtes.

§ 27. Bei den bisher besprochenen Versuchen war die Wirkungs-dauer der Beschattung bzw. Verdunkelung immer so lang, daß die ganze Reaktion sich innerhalb dieser Zeit abspielte.

Es wurden nun Versuche gemacht, in denen die Dauer der Beschattung verkürzt wurde und zwar so stark, daß der Faden vor Ablauf der Reaktion schon wieder belichtet wurde. In Versuch 91 wurde der Faden stets 120'' lang einer Hauptlichtintensität von 400 MK ausgesetzt. Dann wurde die blaue Küvette¹ zwischengeschoben. Sie blieb zunächst 120'' stehen. Während dieser Beschattung wurde der Faden beobachtet. Er durchlief die bekannten Reaktionsphasen und kehrte nach 85'' um. Die Beobachtung wurde 10mal wiederholt und als mittlere Zeit 82,4'' berechnet. Das ist also die Umkehrreaktionszeit des Fadens. Nun wurde die Wirkungszeit des blauen Lichtes herabgesetzt auf 75'' und dann wieder mit 400 MK beleuchtet. Es konnte erwartet werden, daß der Faden dadurch nicht in seiner Reaktion beeinflußt würde, sondern daß er nach Ablauf der Reaktionszeit von 82,4'' sich wieder in Bewegung setzen würde. Er würde also nach Beseitigung des blauen Lichtes noch etwa 7'' liegen bleiben müssen. Das tat er aber nicht, sondern nach im Mittel 3'' setzte die Bewegung schon wieder ein. Die Reaktionszeit war also durch die Abkürzung der Beschattung kürzer geworden; von 82,4'' war sie gesunken auf 78,0''. Als

Tabelle 20.

Hauptlichtzeit 200 MK während 120''. Beschattung in Versuch 91 durch blaues Licht, in Versuch 92 durch Dunkelheit.

Versuch Nr.	Beschattungszeit	120''	90''	75''	70''	60''	50''	40''
91	Reaktion . . .	+	+	+	+	+		
	Reaktionszeit . . .	82,4''	82,4''	78,0''	74,0''	65,8''		
92	Reaktion . . .	+	+		+	+	+	-
	Reaktionszeit . . .	95''	91,4''		75,2''	67,2''	59,5''	51,0''

Tabelle 20 (Fortsetzung).

Versuch Nr.	Beschattungszeit	30''	20''	15''	10''	5''
91	Reaktion	+	+	-	-	0
	Reaktionszeit	40,8''	34,4''	28,2''	22,0''	14,4''
92	Reaktion	-		-	-	0
	Reaktionszeit	43,8''		29,8''	11,8''	0''

¹) Sie enthielt eine etwa 3 cm dicke Schicht von fast konzentrierter Lösung von Kupferoxyd-Ammoniak.

die Beschattungszeit auf 70'' herabgesetzt wurde, ging die Reaktionszeit ebenfalls weiter zurück, sie sank auf 74,0''. Durch weitere Verkürzung der Wirkungszeit des blauen Lichtes ließ sich die Reaktionszeit nun immer weiter herabdrücken. Bei nur 20'' »Verbläuung« war sie verkürzt auf 34,4'', um fast $\frac{2}{3}$! Wurde die Wirkungszeit des blauen Lichtes nun noch früher durch das Hauptlicht ersetzt, so unterblieb die Umkehr, die Reaktion wurde also negativ. Hier liegt also die in den §§ 9—12 näher erörterte Beschattungszeitschwelle für die Umkehr. Unter diesen nicht mehr zur Umkehr führenden Verhältnissen sinkt die Reaktionszeit weiter mit zunehmender Verkürzung der Beschattungszeit — wie weit das aber eine Wirkung der vorzeitigen Belichtung vor Ablauf der Reaktionszeit ist und nicht eine Abnahme der Reaktionszeit an sich infolge unterschwelliger Reizung (vgl. § 25), geht aus dem Versuche nicht hervor und wurde auch nicht weiter zu ermitteln versucht.

Der mitgeteilte Versuch wurde ohne Grundlicht-Dunkelheit-Intervall gemacht, bei dem folgenden (Versuch 92) wurde ein solches eingeschaltet (120'' : 120'') — das Resultat war das gleiche. Wiederholung der Versuche (es liegt noch etwa ein Dutzend Protokolle vor) führte stets zu gleichem Ergebnis. Im Extrem war die Abkürzung der Reaktionszeit durch vorzeitige Belichtung von 970'' auf 30'' möglich, d. h. auf fast $\frac{1}{20}$ ihres bei Dauerverdunkelung beobachteten Wertes (vgl. § 30).

Ergebnis: Die Umkehrreaktionszeit ist eine konstante Größe, wenn alle Außenbedingungen des Versuches unverändert bleiben. Sie ändert sich jedoch, wenn die Dauer der Beschattung verändert wird. Sie ist am längsten bei dauernder Einwirkung der Beschattung. Wird die Beschattungszeit verkürzt, so wird auch die Umkehrreaktionszeit kürzer.

Die Ruhezeit im Nachlicht.

§ 28. Die Abnahme der Reaktionszeit bei Verkürzung der Beschattung kommt dadurch zustande, daß der Faden in dem nun herrschenden nachfolgenden Licht (es sei in Zukunft immer kurz als *Nachlicht* bezeichnet!) nicht die zu erwartende Zeit bis zum völligen Ablauf der Reaktionszeit liegen bleibt, sondern schon früher zu kriechen beginnt. In Versuch 92 z. B., bei

Tabelle 21.

Versuch Nr.	Dauer der Beschattung	Reaktionszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Nachlichtanteil der Reaktionszeit	Verkürzung d. Reaktionszeit durch das Nachlicht
92	40''	51''	11''	55''	5,0
	50''	59,5''	9,5''	45''	4,7
	60''	67,2''	7,2''	35''	4,9
	70''	75,2''	5,2''	25''	4,8
	90''	91,4''	1,4''	5''	3,6
	dauernd	95''	0''	0''	
93	5''	23,8''	18,8''	79''	4,2
	10''	23,9''	13,9''	74''	5,3
	20''	29,0''	9,0''	64''	7,1
	30''	38,3''	8,3''	54''	6,5
	40''	47,2''	7,2''	44''	6,1
	50''	55,2''	5,2''	34''	6,5
	60''	64,3''	4,3''	24''	5,6
	dauernd	84''	0''	0''	

dem die Reaktionszeit bei dauernder Beschattung 95'' war, hätte der Faden bei Verkürzung der Beschattung auf 60'' noch 35'' im Lichte ruhen müssen, wenn die volle Reaktionszeit erreicht werden sollte. Dieser im Licht verlaufende Teil der Reaktionszeit ist in der vorstehenden Tabelle als »Nachlichtanteil der Reaktionszeit« bezeichnet. Tatsächlich setzte in Versuch 92 die Umkehr aber schon nach 7,2'' ein. Die Ruhezeit im Nachlicht war also $\frac{35}{7,2} = 4,9$ mal zu kurz. Bei 50'' Beschattung ruhte der Faden statt 45'' nur 9,5'', d. h. 4,7 mal zu kurze Zeit. In entsprechender Weise sind die Verhältnisse für die übrigen positiven Reaktionen berechnet und im letzten Stab der Tabelle angegeben. Man sieht, daß der Quotient bei den verschiedenen Beschattungszeiten ungefähr gleiche Größe hat, die im Experiment beobachtete Ruhezeit im Nachlicht ist immer ungefähr $\frac{1}{5}$ von derjenigen, welche eintreten würde, wenn das Nachlicht ohne Einfluß wäre. Der sich im Nachlicht abspielende Teil der Reaktionszeit wird also durch diese Lichtwirkung um $\frac{4}{5}$ beschleunigt, wobei es gleichgültig ist, wie lang der der Nachlichtwirkung ausgesetzte Teil der Reaktionszeit ist. Das gleiche Resultat ergibt sich aus Versuch 93, der bei 400 MK Hauptlicht und blauem Licht als Beschattung gemacht wurde. Das Nachlicht hatte — wie in allen bisher mitgeteilten Ver-

suchen — die gleiche Intensität wie das Hauptlicht. Der Versuch wurde noch 8 mal mit anderen Fäden und anderen Beleuchtungsverhältnissen wiederholt. Das Ergebnis war immer das gleiche, nur der Raumerparnis halber wird auf eine Mittheilung weiterer Protokolle verzichtet.

Die Verkürzung der Reaktionszeit durch das Nachlicht findet also in ganz gesetzmäßiger Weise statt, und zwar derart, daß der Teil der Reaktionszeit, der

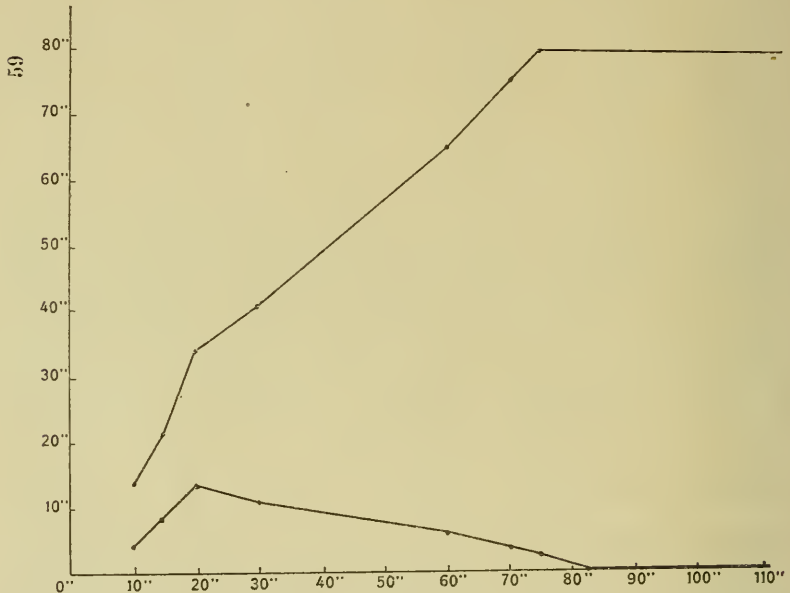


Abb. 3. Auf der Abszisse sind die Beschattungszeiten abgetragen, auf der Ordinate die Zeiten für den Wiederbeginn der Bewegung (obere Kurve) und für die Ruhezeit im Nachlicht (untere Kurve).

der Wirkung des Nachlichtes ausgesetzt wird, gleichgültig wie lang er ist, immer um einen ungefähr gleichbleibenden Prozentsatz vermindert wird.

Verhältnis der Reaktionszeit zur Ruhezeit im Nachlicht.

§ 29. Vergleicht man in Versuch 92 und 93 (Tab. 21) die Reaktionszeiten und die Ruhezeiten im Nachlicht miteinander, so sieht man, daß mit Kleinerwerden der Reaktionszeit die Ruhe-

zeit im Nachlicht größer wird. Bei graphischer Darstellung (die Abb. 3 bezieht sich auf Versuch 91) divergieren daher die Kurven für die Reaktionszeit und die Ruhezeit im Nachlicht. Das ist aber nur bis zum Schwellenwert für die Umkehr der Fall. Bei dem dargestellten Versuch findet unterhalb 15'' Beschattung keine Umkehr mehr statt, die Nachlichtruhezeit nimmt nun nicht mehr weiter zu, sondern ab; ihre Kurve wird dadurch gleichgerichtet mit der ebenfalls abnehmenden Reaktionszeitkurve. Bei dauernder, d. h. länger als die Reaktionszeit wirkender Beschattung, müssen beide Kurven natürlich parallel werden. Die Reaktionszeit nimmt dann ja nicht mehr weiter zu, sondern bleibt konstant, und eine Ruhezeit im Nachlicht gibt es dann nicht mehr, ihr Wert ist also konstant 0.

Abnorme Fälle.

§ 30. Die soeben in § 27—29 mitgeteilten Resultate gelten nur für solche Fäden, die in ihrer Bewegungsweise durch die Dunkelheit bzw. das schwache Beschattungslicht nicht wesentlich beeinflusst werden. Die Mehrzahl der Hormogonien verhält sich so, es gibt aber auch Fälle, in denen Lichtmangel einen hemmenden Einfluß auf die Reaktionen ausübt, so daß dadurch der Kurvenverlauf anders wird. Während bei den meisten Fäden die Reaktionszeit im Dunkeln nach etwa 2 Minuten abgelaufen ist, findet man zuweilen welche, bei denen die Bewegung im Dunkeln erst viel später, ja sogar überhaupt nicht wieder beginnt.

So wurde in Versuch 94 ein Hormogonium beobachtet, das nach 20' im Dunkeln noch still lag und nun bei Belichtung 40'' brauchte, ehe es wieder zu kriechen begann. Wurde die Dunkelheit abgekürzt, so wurde die Reaktionszeit kürzer, bei 60'' Beschattung betrug sie 78''. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten die Fäden in den Versuchen 95 und 96, ihre Reaktionszeit war im Dunkeln 970'' bzw. 510'' und wurde durch das Nachlicht (von gleicher Intensität wie das Hauptlicht) stark verkürzt (Tabelle 22).

Man ist wohl zunächst geneigt, die ganze Erscheinung einfach als Fälle besonders langer Reaktionszeit zu betrachten. Tatsächlich ist sie aber komplizierter. Denn während bei den

Tabelle 22.

Versuch Nr.	Hauptlicht	Verdunklungszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Reaktionszeit
94	500 MK \times 120''	dauernd	—	über 20'
		1200''	45''	1240''
		60''	18''	78''
95	500 MK \times 90''	dauernd	—	970''
		180''	28,2''	208,2''
		120''	21,6''	81,6''
		30''	16,5''	46,5''
96	500 MK \times 120''	dauernd	—	510''
		180''	35''	215''
		45''	15''	60''

Versuchen des § 28 mit zunehmender Verkürzung der Dunkel- bzw. Beschattungszeit eine Zunahme der Dauer der Ruhe im Nachlicht verbunden war, ist es hier gerade umgekehrt. Das ergibt sich auch sehr deutlich aus der graphischen Darstellung (Abb. 4)¹, in der die Kurve für die Gesamtreaktionszeit ebenso verläuft wie in Abb. 3, die Kurve für die Ruhezeit im Licht läuft dagegen entgegengesetzt². Allerdings ist diese Zunahme der Ruhe im Nachlicht nur vorübergehend. Wenn die Verdunklungsdauer fast so lang gewählt wird wie die Reaktionszeit, dann wird die Ruhezeit im Nachlicht wieder kürzer, schließlich muß sie ja gleich Null sein, wenn die Verdunklung gerade bis zu dem Moment gedauert hat, in dem sich der Faden auch schon im Dunkeln wieder in Bewegung setzt. In Versuch 97 sind einige Zahlen enthalten, die das gut zeigen, obgleich es sich nicht um Durchschnittswerte, sondern um Einzelbeobachtungen handelt. Es steigt die Ruhezeit im Licht bis 6' Verdunklungszeit, dann nimmt sie wieder ab (ihr Nullwert wurde leider nicht bestimmt).

Tabelle 23.

Versuch 97. Hauptlicht 771 MK während 120''.

Verdunklungszeit	15'	10'	8'	6'	5'	4'	3'	2'	60''	45''	30''
Reaktionszeit	910''	624''	525''	408''	343''	282''	215''	150''	80,5''	56''	40''
Ruhezeit im Nachlicht	10''	24''	45''	48''	43''	42''	35''	30''	20,5''	11''	10''

¹) Sie gehört zu einem Versuch, der in die Arbeit nicht in Form eines Protokolls aufgenommen wurde.

²) Auf die Senkung zwischen 20'' und 60'' kommen wir gleich noch zu sprechen.



Abb. 4.

Tabelle 24.

Versuch Nr.	Hauptlicht	Verdunklungszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Reaktionszeit ¹
98	400 MK × 60''	5''	22,7''	27,5''
		15''	15,0''	30''
		30''	12,6''	42,6''
		60''	18,5''	78,5''
		120''	28,3''	148,3''
99	400 MK × 60''	45''	15''	56''
		60''	14,1''	74,1''
		120''	24''	144''
		dauernd	0''	495''

Es scheint mir aus diesen Versuchen hervorzugehen, daß bei diesen Fäden die lange Reaktionszeit in der Dunkelheit nicht die normale Reaktionszeit ist, sondern daß sie durch die Wirkung der Dunkelheit selbst verlängert wird. In den Versuchen 98 und 99 nämlich sehen wir bei kurzen Verdunkelungen zunächst die aus § 28 gewohnte Verkürzung der Ruhezeit im Licht, erst von ungefähr 60'' Dunkelheit an beginnt bei beiden Versuchen die Ruhezeit im Nachlicht länger zu werden. Bei kurzer Einwirkungszeit der Dunkelheit ist der Reaktionsverlauf also der normale, erst bei längerer Einwirkung wird die Ruhezeit im Licht verlängert, d. h. also, daß die Dunkelheit auf die Reaktionsgeschwindigkeit hemmend einwirkt. Diese hemmende Wirkung wird immer größer, je länger die Verdunkelung dauert. Manche Fäden überwinden die Hemmung schließlich, andere kommen im Dunkeln überhaupt nicht wieder zur Bewegung (wenigstens nicht innerhalb der Zeit von 20', die die längste beobachtete war). Die weitaus größte Mehrzahl der untersuchten Hormogonien zeigte keine solche Empfindlichkeit gegen Verdunkelung, hauptsächlich in alten Kulturen traten Fäden auf, die in dieser Weise beeinflußt werden.

Das Ergebnis läßt sich dahin zusammenfassen, daß unter ungünstigen Lebensbedingungen in den Kulturen eine Umstimmung der Hormogonien in bezug auf die Einwirkung der Dunkelheit bzw. des Lichtmangels auf die motorische Phase eintritt. Während normalerweise nach einer Reizung der Wiederbeginn der Bewegung

¹) Alle Angaben beziehen sich — auch bei den vorausgehenden Protokollen, wenn nicht anders bemerkt — nur auf positive Reaktionen (Umkehr).

im Dunkeln zwar auch später eintritt als im Licht, ist bei den hier in Betracht kommenden Fäden die Reaktionszeit im Dunkeln ganz außerordentlich stark verlängert, im Extrem unterbleibt der Wiederbeginn der Bewegung überhaupt ganz. Die Dunkelheit wirkt also auf die Bewegung derartig gestimmter Fäden hemmend.

b) Intensität des »Nachlichts« verschieden von der des Hauptlichts.

§ 31. Nachdem festgestellt war, daß die Reaktionszeit verkürzt wird, wenn man vor Ablauf der Reaktion die Beschattung durch »Nachlicht« ersetzt, eröffnete sich die Frage nach dem Einfluß der Intensität des Nachlichts.

Bei den in dieser Richtung angestellten Versuchen wurden die Fäden zunächst mit dem Grundlicht-Intervall behandelt und darauf mit dem Hauptlicht von konstanter Intensität und Dauer beleuchtet. Daran schloß sich Beschattung bzw. Verdunklung von konstanter Intensität und Dauer, und nun folgte das Nachlicht. Nachdem die Ruhezeit des Fadens im Nachlicht bestimmt war, wurde dessen Intensität geändert und die Ruhezeit wieder bestimmt¹.

Es sei zunächst Versuch 100 besprochen. Die an das Hauptlicht angeschlossene, die Umkehr verursachende Dunkelheit wirkte 50". Als sie beseitigt wurde, ruhte der Faden in der nun wirkenden Nachlichtintensität von 1000 MK noch im Mittel 5,7". Nun wurde die Intensität des Nachlichts auf 500 MK herabgesetzt, es dauerte nun ungefähr doppelt so lange, bis der Faden sich wieder in Bewegung setzte, nämlich 10,0". Bei weiterer Verminderung der Nachlichtintensität wurde die Ruhezeit des Fadens immer länger, wie aus der Tabelle 25 hervorgeht. Wie lange die Ruhezeit im Nachlicht von der Intensität 0 MK währte, wurde im vorliegenden Fall nicht genau bestimmt, jedoch sind in der Tabelle andere Versuche (z. B. Versuch 102) enthalten, in denen auch dieser Wert bestimmt wurde. Von einer größeren Zahl von Versuchen, die mit veränderter Nachlichtintensität gemacht wurden, sind in der Tabelle einige willkürlich herausgegriffene wiedergegeben.

¹) Es wurde nur mit solchen Lichtkombinationen gearbeitet, die zu Umkehr führten.

Tabelle 25.

Versuch Nr.	Hauptlicht	Dunkel	Nachlicht	Reaktionszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Produkt aus Ruhe mal Nachlichtintensität
100	500 MK × 90''	50''	1000 MK	55,7''	5,7''	5700
			500 "	60,0''	10,0''	5000
			90 "	96,2''	56,2''	5058
			50 "	164''	114''	5700
			20 "	420''	370''	7400
101	444 MK × 90''	50''	930 "	58,5''	8,5''	7950
			444 "	61''	11''	4884
			88,8 "	65''	15''	1333
			50 "	69''	19''	950
			10 "	84''	34''	340
			0 "	125''	(75'')	—
102	444 MK × 90''	50''	930 "	59,3''	9,3''	8640
			444 "	62,0''	12,0''	5328
			88,8 "	70,8''	20,8''	1847
			50 "	77,0''	27,0''	1350
			20 "	88,3''	38,0''	760
			0 "	130''	(80'')	—
103	500 MK × 120''	60''	1000 "	66''	6''	6000
			500 "	71,2''	11,2''	5600
			90 "	119''	59''	5310
			20 "	über 1260''	über 1200!	über 24000
104	500 MK × 120''	60''	1000 "	69''	9''	9000
			500 "	72''	12''	6000
			90 "	125''	65''	5850
			20 "	420''	360''	7200

Das Ergebnis ist in allen übereinstimmend: je stärker die Intensität des Nachlichtes ist, desto mehr wird die Ruhezeit abgekürzt. Die Stärke der Abkürzung ist aber bei den einzelnen Fäden verschieden. Während in Versuch 100 die Verkürzung der Ruhezeit ungefähr umgekehrt proportional mit der Intensitätssteigerung des Nachlichtes verläuft, so daß das im letzten Stabe der Tabelle wiedergegebene Produkt aus Ruhezeit \times Nachlichtintensität bei allen Werten ungefähr gleiche Größe hat, ist das bei anderen Versuchen (z. B. Versuch 101) nicht der Fall, sondern die Verkürzung der Ruhezeit hält mit der Intensitätssteigerung nicht Schritt.

§ 32. Eine entsprechende Wirkung der Intensität des Lichtes muß sich natürlich auch zeigen, wenn nicht die Stärke des auf die Verdunklung oder Beschattung folgenden Nachlichtes variiert wird, sondern wenn die Intensität der Beschattung selbst ver-

ändert wird. Besondere Versuche wurden zu diesem Zweck nicht angestellt, es ließ sich aber aus Protokollen, die ursprünglich anderen Zwecken dienten, diese Tatsache herauslesen. Einige einschlägige Beobachtungen sind als Versuch 105 zusammengestellt worden. Es handelt sich nicht um Mittelwerte, sondern um Einzelbeobachtungen, so daß also die Zahlen nicht sehr exakt sein können.

Nach dem üblichen Grundlicht-Dunkelheit-Intervall wurde der Faden mit einem Hauptlicht von bestimmter Stärke und bestimmter Dauer beleuchtet und dann durch Beschattung gereizt. Die Intensität des Beschattungslichtes wurde bei jeder neuen Reizung verändert. Wenn wir zunächst die Stäbe 4 und 6 der Tabelle 26 unbeachtet lassen, so sehen wir, daß mit Abnahme der Intensität des Beschattungslichtes eine Verlängerung der Reaktionszeit einhergeht (Reihe 5). Da die Einzelwerte zuweilen schwanken, ist der Durchschnittseffekt durch einen Pfeil angedeutet, seine Spitze zeigt in der Richtung der zunehmenden Zahlen. Bei Serie a z. B. wird bei Verminderung der Intensität des Beschattungslichtes von 78 auf 41,3 MK der Wiederbeginn der Bewegung von 43'' auf 80'' nach Beginn der Beschattung hinausgeschoben.

Nun erlaubt dieser Versuch aber auch einen Einblick in die übrigen Phasen der Reaktion. Die erste sichtbare Phase, das

Tabelle 26.

Versuch 105. Grundlicht-Dunkelheit-Intervall 300 MK 120'' : 120''.

1 Serie	2 Hauptlicht	3 Beschattungsintensität	4 Beginn der Ruhe	5 Wiederbeginn der Bewegung	6 Dauer der Ruhe
a)	800 MK × 120''	78 MK	19'' ↑	43'' ↓	24'' ↓
		61,7 "	20'' ↑	70'' ↓	56'' ↓
		50 "	15'' ↑	85'' ↓	70'' ↓
		41,3 "	14'' ↑	80'' ↓	66'' ↓
b)	300 MK × 120''	50 "	19'' ↑	45'' ↓	26'' ↓
		41,3 "	23'' ↑	65'' ↓	42'' ↓
		34,7 "	16'' ↑	76'' ↓	60'' ↓
		29,6 "	12'' ↑	82'' ↓	70'' ↓
c)	800 MK × 45''	41,3 "	23'' ↑	58'' ↓	25'' ↓
		29,6 "	18'' ↑	61'' ↓	43'' ↓
		25,5 "	17'' ↑	63'' ↓	46'' ↓
		19,5 "	12'' ↑	75'' ↓	63'' ↓

Langsamerwerden der Bewegung, wurde nicht protokolliert, dagegen wurde der Zeitpunkt des Beginnes der zweiten Phase, d. h. des Stillstandes der Bewegung notiert. Die Bewegung

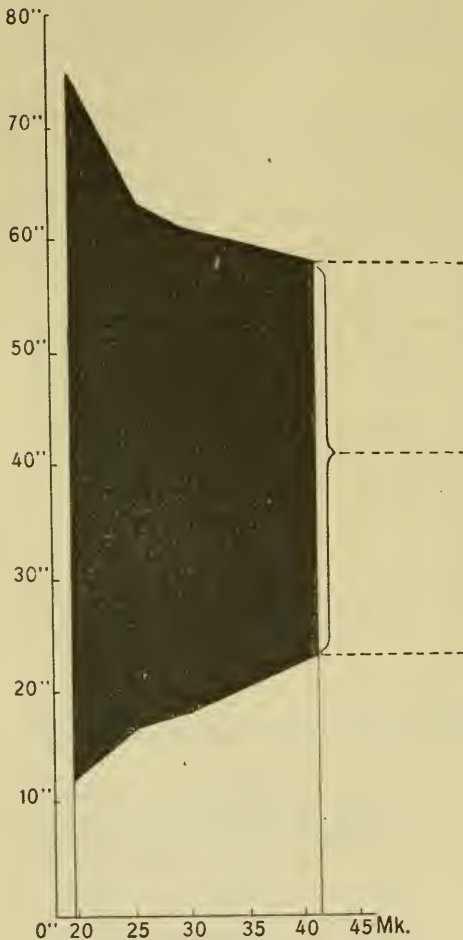


Abb. 5. Erklärung im Text.

hörte z. B. in Serie a bei 19,5 MK Beschattung 12'' nach Einschaltung dieser Intensität auf (Stab 4 der Tabelle), bei 41,3 MK erst nach 23''. Mit steigender Intensität der Beschattung findet also im Gegensatz zum Wiederbeginn der Bewegung eine Verspätung im Eintritt des Stillstandes der Bewegung statt. Daraus ergibt sich (Stab 6), daß mit steigender Intensität der Beschattung die Dauer der Ruhe verkürzt wird.

In Figur 5 ist Serie c des Versuchs graphisch dargestellt. Auf der Abszisse ist die Intensität des Beschattungslichtes abgetragen, auf der Ordinate die Dauer der einzelnen Phasen. Man sieht, wie das Aufhören der Bewegung mit zunehmender Intensität immer später eintritt, der Wiederbeginn aber immer früher, so daß die Gesamtzeit des

Stilliegens dadurch verkürzt wird.

Das Ergebnis ist also: die verschiedenen Phasen der Reaktion werden durch die Intensität des Beschattungslichtes verschieden beeinflußt, der Beginn des Still-

standes der Bewegung wird mit steigender Intensität verzögert, der Wiederbeginn aber beschleunigt.

C. Auflösung der Reaktion im Einzelprozesse.

§ 33. Der Verlauf der Umkehrreaktion war nicht immer so einfach, wie es bisher geschildert wurde. In § 22 haben wir gesehen, daß die Bewegung sich verlangsamt, ganz zur Ruhe kommt und später in alter oder umgekehrter Richtung wieder beginnt. Das ist der normale Verlauf. Unter ganz besonderen Konstellationen kann man sehr selten auch Abweichungen von der Regel beobachten, die theoretisch wichtige Folgerungen zulassen.

So wurde in Versuch 106 folgendes beobachtet: der Versuchsfaden wurde 120'' lang mit 400 MK Hauptlicht beleuchtet und dann blauem Beschattungslicht ausgesetzt. Das blaue Licht wurde bei der ersten Reizungsserie nur 2,5'' belassen, dann wurde wieder das Hauptlicht hergestellt. Der Faden stellte auf Grund dieser vorübergehenden Beschattung seine Bewegung ein, nach im Mittel 7,2'' nach Beendigung der Beschattung begann er wieder zu kriechen und zwar in alter Richtung. Nun wurde die Dauer des blauen Lichtes auf 5'' ausgedehnt. Der Faden kam dadurch zur Ruhe,

Tabelle 27.
Versuch 106.

Dauer der Beschattung	Reaktionen im Nachlicht				
	Ende der 1. Ruhe ¹⁾	Umkehr	2. Ruhe		Umkehr
			Beginn	Ende	
2,5''	7,2''	nein	—	—	—
5''	4''	„	17''	24''	ja
5''	9''	„	17''	21''	„
5''	7''	„	17''	24''	„
5''	7,5''	„	16,5''	21''	„
5''	7''	„	17''	18''	„
5''	7''	„	—	—	bleibt nein
5''	9''	„	?	17''	ja
5''	6''	„	15''	17''	„
5''	9''	„	15''	17''	„
5''	7''	„	12''	14''	„
5''	8''	„	?	19''	„
10''	13,9''	ja	—	—	—

¹⁾ Die Zeit ist berechnet vom Augenblick der Beendigung der Beschattung an.

setzte sich aber bald (4—9'' nach der Wiederbelichtung) wieder in Bewegung, ohne umzukehren. Auch 5'' blaues Licht schien demnach unerschwellig zu sein und das Zustandekommen der Umkehr nicht zu ermöglichen. Die wiederaufgenommene Bewegung dauerte aber nicht lange. Nach im Mittel etwa 10'' hörte sie wieder auf — es trat eine zweite Ruhe ein. Dieser Stillstand war nur von kurzer Dauer. Nach 1'' bis 8'' begann der Faden schon wieder zu kriechen. Jetzt war die Bewegungsrichtung aber umgekehrt. Aus Tabelle 27 ergibt sich, daß diese Art der Reaktion bei allen 11 mit 5'' blauem Licht ausgeführten Reizungen mit einer einzigen Ausnahme erfolgte. Bei der aus der Reihe herausfallenden Reaktion blieb die zweite Ruhe mit anschließender Umkehr aus. Als nun die Wirkungsdauer des blauen Lichtes auf 10'' ausgedehnt wurde, blieb der Faden im Mittel 13,9'' liegen und kehrte dann direkt um, ohne erst in alter Richtung gekrochen zu sein.

Einige Versuche mit gleichem Resultat sind nachfolgend ohne Kommentar wiedergegeben (107—110, Tabelle 28¹⁾.

Tabelle 28.

Hauptlicht 3800 MK während 120''; Beschattung mit nicht näher bestimmter hoher Intensität.

Versuch Nr.	Dauer der Beschattung	Reaktionen im Nachlicht				
		Ende der 1. Ruhe	Umkehr	2. Ruhe		Umkehr
				Beginn	Ende	
107	5''	?	nein	—	—	—
	10''	6''	„	?	17''	ja
	10''	4''	„	?	15''	„
	10''	?	„	?	12''	„
	15''	9''	ja	—	—	—
	15''	7''	nein	?	13''	ja
	15''	4''	„	?	12''	„
108	10''	11''	ja	—	—	—
	10''	5''	nein	13''	13''	ja
	10''	3''	„	10''	10''	„

¹⁾ Alle in diesem § mitgeteilten Beobachtungen wurden an Hormogonien von nur wenigen Zellen Länge gemacht. Es wurden dabei alle Teile des Fadens sorgfältig im Auge behalten, sodaß völlige Sicherheit besteht, daß die verschiedenen Phasen nicht etwa vorgetäuscht werden durch Teilreaktionen selbständiger Fadenstücke, wie ich sie (III) ausführlich beschrieben habe.

Tabelle 28 (Fortsetzung).

Hauptlicht 3500 MK während 120'' Beschattung mit nicht näher bestimmter hoher Intensität.

Versuch Nr.	Dauer der Beschattung	Reaktionen im Nachlicht				
		Ende der 1. Ruhe	Umkehr	2. Ruhe		Umkehr
				Beginn	Ende	
109	30''	14''	ja	—	—	—
	30''	6''	nein	18''	20''	ja
	30''	5''	..	10''	20''	..
	30''	4''	..	17''	20''	..
	30''	3''	..	10''	15''	..
	30''	3''	..	15''	25''	..
	30''	25''	ja	—	—	—
	30''	3''	nein	7''	16''	ja
	30''	4''	..	23''	25''	..
	30''	3''	..	15''	18''	..
	30''	10''	..	20''	25''	..
110 ¹	60''	11''	nein	41''	41''	ja
	120''	30''	..	15''	15''	..
	60''	20''	..	—	—	—
	75''	10''	..	25''	30''	ja
	60''	19''	..	32''	40''	..
	45''	18''	..	25''	37''	..
	45''	13''	..	?	25''	..

Ergebnis: Bei einer bestimmten Wirkungsdauer der Beschattung kann eine Trennung der sonst zeitlich zusammenfallenden Reaktionsphasen, nämlich des Bewegungsbeginns und der Umkehr stattfinden. Zunächst setzt die Bewegung wieder ein, erst später folgt die Umkehr. Ihrem Eintritt geht eine oft nur sehr kurze zweite Ruhe voraus.

In Versuch 111¹ ist im Prinzip das Gleiche zu erkennen. Die Ausführung des Versuches war jedoch etwas anders wie die der vorigen Versuche. Nach 60'' langer Beleuchtung mit 400 MK wurde der Faden stets 120'' lang blauem Lichte ausgesetzt. Innerhalb dieser Zeit fanden schon die Reaktionen statt. Während in der vorausgehenden Tabelle die Reaktionszeiten, im Gegensatz zu dem sonst innegehaltenen Modus, vom Wiederbeginn der Belichtung an gerechnet wurden, zählen sie

¹) Dieser Versuch wurde mit *Cylindrospermum* gemacht. Die Alge reagierte sehr viel träger als *Nostoc*, so daß bedeutend längere Beschattungszeiten angewendet werden mußten.

Tabelle 29.

Versuch 111. Hauptlicht 400 MK während 60''. Beschattung durch blaues Licht während 120''.

Reaktionen im blauen Licht			
1. Ruhe (Ende)	Umkehr	2. Ruhe (Ende)	Umkehr
80''	ja	—	—
63''	nein	79''	ja
61''	„	—	—
63''	„	80''	ja
77''	ja	—	—
56''	nein	—	—
59''	„	80''	ja
62''	„	—	—
83''	ja	—	—

hier (wie auch schon in § 24 und den sich daran anschließenden Paragraphen) vom Beginn der Beschattung durch das blaue Licht an. Der Faden reagierte etwas unregelmäßig, es trat unter den genannten Reizbedingungen nicht jedesmal Umkehr ein, aber auch eine regelmäßige Summierung entsprechend § 20 fand nicht statt. Das ist jedoch für unsere augenblicklichen Interessen belanglos. Es zeigt sich in dem Versuch, daß zuweilen nach der Ruhe Umkehr eintritt, zuweilen auch nicht. Wenn sie nicht erfolgte, blieb die Bewegung entweder dauernd in alter Richtung oder es trat auch noch eine zweite Ruhe ein¹, an die sich dann Umkehr anschloß. Vergleicht man nun die Reaktionszeiten für die Umkehr, so findet man, daß sie in allen sechs Fällen um 80'' herum liegen — die für den Bewegungsbeginn ohne Umkehr beträgt dagegen stets ungefähr 60''.

Es scheint also die Reaktionszeit für den Eintritt der Umkehr eine festliegende Größe zu sein, die unabhängig davon ist, ob ihr eine andere Reaktionsphase, nämlich der Wiederbeginn der Bewegung, vorausgeht oder nicht².

Einen weiteren Spezialfall der Reaktionsmöglichkeit zeigt Versuch 112. Nach Beleuchtung durch das Hauptlicht wurde der Faden 120'' lang verschieden starken Beschattungen ausgesetzt. Er reagierte in allen Fällen durch Umkehr, jedoch

¹) Ihr Beginn wurde nicht notiert.

²) Vgl. dazu auch Versuch 107—110.

Tabelle 30.

Vers. 112. Hauptlichtintensität 1371 MK während 120". Beschattungszeit 120".

Beschattungs- intensität	Reaktionen während der Beschattung			
	Ruhe			Umkehr
	Beginn	Ende	Dauer	
212 MK	35"	35"	0"	ja
	25"	36"	11"	"
	28"	28"	0"	"
312 MK	33"	33"	0"	"
	28"	31"	3"	"
	25"	35"	10"	"
340 MK	30"	30"	0"	"
	31"	31"	0"	"
	25"	35"	10"	"
	20"	26"	6"	"
416 MK	24"	26"	2"	"
	20"	20"	0"	"
	37"	39"	2"	"

trat nicht stets ein Stillstand in der Bewegung ein. Bei den fettgedruckten Reizungen fielen Anfang und Ende der Ruhe zusammen, d. h. es fand überhaupt keine in Sekunden meßbare Ruhe statt, sondern der Faden, der noch in der alten Richtung kroch wie vor der Beschattung, ging ohne feststellbare Sistierung der Bewegung von der Vorwärtsbewegung in Rückwärtsbewegung über¹.

Es braucht also die Umkehr nicht mit einem Stillstand der Bewegung verbunden zu sein, sondern sie kann auch ohne vorherige Ruhe des Fadens eintreten.

B. Reaktionen auf plötzliche Lichtsteigerung.

§ 34. Viele phobotaktische Organismen reagieren nicht nur auf eine plötzliche Abschwächung des Lichtes, sondern auch auf eine Steigerung desselben (Jennings, Buder, Oltmanns). Eine derartige Reaktion habe ich nie beobachtet. Bei einer Verstärkung der Intensität des Lichtes trat zwar eine Beschleunigung der Kriechgeschwindigkeit ein — das ist jedoch, wie ich früher (III) gezeigt habe, eine Funktion des Dauerreizes, eine vorübergehende Verlangsamung der Bewegung, Stillstand oder Umkehr erfolgten selbst bei plötzlichem Übergang von 0 auf 12 000 MK nicht. Darin stimmen also meine

¹) Auch in den Versuchen 108 und 110 sind einige solche Fälle enthalten.

Ergebnisse mit denen Nienburgs an Oscillarien überein, der ebenfalls keine Reaktion auf Lichtverstärkung beobachtete. Um eine Reaktion auf Lichtsteigerung zu bekommen, scheinen demnach bei Cyanophyceen außerordentlich starke Intensitätserhöhungen nötig zu sein.

Allgemeiner Teil.

Die in der vorstehenden Arbeit beschriebenen Versuche an Nostoc-Hormogonien schließen sich in mancher Beziehung an die phototaktischen Untersuchungen an, wie sie von Engelmann, Jennings, Oltmanns, Buder und anderen Autoren an Algen, Flagellaten und Bakterien gemacht wurden. Die Resultate stimmen daher auch in vielen Punkten mit dem bereits Bekannten überein. Der Fortschritt, der an dem benutzten Objekt möglich war, liegt darin, daß infolge der im Vergleich mit anderen phototaktischen Organismen sehr trägen Reaktionsweise der Nostoc-Hormogonien gewisse bisher unbekannt gebliebene Einzelheiten und Gesetzmäßigkeiten erkannt werden konnte.

Die Reaktion und die Reaktionszeit.

§ 35. Während bisher über die Reaktionszeit bei den Taxien infolge ihres schnellen Verlaufes nichts näheres bekannt war, konnten bei den träge reagierenden Cyanophyceen sogar für verschiedene Phasen der Reaktion die Zeiten ermittelt und unter verschiedenen Bedingungen untereinander verglichen werden. Die Reaktionsphasen sind Verlangsamung der Bewegung, Stillstand und Wiederbeginn der Bewegung und zwar entweder in alter oder in umgekehrter Richtung.

Auf die Bestimmung der theoretischen Reaktionszeit, also des Zeitpunktes, in dem gerade der erste Beginn der Reaktion in Form des Langsamwerdens der Bewegung zu erkennen ist, mußte allerdings verzichtet werden. Es besteht hier die gleiche Schwierigkeit wie beim Phototropismus, wo auch — worauf besonders Arisz eingehend aufmerksam macht — der erste Augenblick der Reaktion, nämlich der Beginn der Krümmung, nicht exakt wahrnehmbar ist. Macht es schon bei einer tropistischen Krümmung Schwierigkeiten, die kleinste Asymmetrie der Spitze eines Keimlings zu bestimmen, so ist es bei der

Phototaxis mit ihrer sich im Grenzfall nur um Bruchteile einer Sekunde handelnden ganz geringen Verlangsamung der Geschwindigkeit gänzlich unmöglich, diesen Wert zu ermitteln, besonders auch deshalb nicht, weil in dem als Reiz dienenden schwächeren Licht an sich schon die Bewegung langsamer erfolgt als im »Vollicht«. Dazu kommt noch, daß die Bewegung der Hormogonien nicht gleichmäßig ist, sondern daß immer kleine Schwankungen in der Geschwindigkeit vorhanden sind, die eine ähnliche störende Wirkung ausüben, wie die Nutationen bei den Tropismen. Es war also experimentell unmöglich, die kleinste mögliche Reaktion zu ermitteln — demzufolge mußte auch auf die genaue Bestimmung der theoretischen Reaktionszeit verzichtet werden. Von dem Vorhandensein einer Reaktionszeit auch für die ersten Anfänge der Reaktion konnte man sich aber leicht überzeugen. Es vergeht nämlich nach Ablauf der Reizpräsentationszeit eine gewisse Latenzzeit, während welcher sich der Faden noch mit normaler Geschwindigkeit bewegt — nur der Zeitpunkt des Übergangs zur Verlangsamung ist nicht exakt zu beobachten.

Dagegen ließ sich sowohl für das Aufhören der Bewegung, wie vor allem für den Augenblick des Wiederbeginns derselben die Zeit genau ermitteln. Dabei ergaben sich mancherlei Tatsachen, die in Beziehung zu Tatsachen, die aus anderen Reizgebieten bekannt sind, gesetzt werden können. So wurde gefunden, daß mit steigender Reizstärke¹ die Umkehrreaktion früher eintritt, eine Tatsache, die z. B. mit dem übereinstimmt, was Blaauw und Arisz für die phototropische Krümmung fanden. Bei der Phototaxis wurde Ähnliches bis zu gewissem Grade auch schon von Oltmanns (IV) und Buder (I) an Schreckbewegungen beobachtet — Zahlenbelege dafür fehlen bei ihnen aber noch. Die Verkürzung der Reaktionszeit geht bei den Nostoc-Hormogonien aber — ähnlich wie bei den Tropismen (Fitting IV) — nicht ad infinitum weiter, sondern erreicht ziemlich bald nach Überschreiten der Reizschwelle ihren

¹) Wie Reizverstärkung können wirken: Verlängerung der Hauptlichtzeit, unter Umständen auch Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes, Verlängerung der Dunkel- bzw. Beschattungszeit (innerhalb gewisser Grenzen), Verstärkung des Gefälles durch Erniedrigung der Intensität des Beschattungslichtes.

Minimalwert und bleibt dann bei weiterer Reizsteigerung konstant.

Im Gegensatz zu dem Kürzerwerden der Umkehrreaktionszeit tritt bei solchen Reizen, welche nicht ausreichend sind, um die Umkehr herbeizuführen, bei Verlängerung der Belichtungszeit (= Reizverstärkung) nicht eine Verkürzung, sondern eine Verlängerung der Zeit ein, welche verstreicht, bis die Bewegung wieder beginnt. Da der Wiederbeginn der Bewegung gleichzeitig das Ende der sichtbaren Reaktion darstellt, heißt das also, daß ein intensiver Reiz, so lange seine Wirkung submaximal ist, eine längere Nachwirkung hat als ein schwacher. Auch das ist eine Feststellung, die sich mit den Erfahrungen an anderen Reizvorgängen deckt (vgl. z. B. Arisz).

Auch bezüglich der Summation unterschwelliger Reize und des Abklingens der Erregungen wurden Beobachtungen gemacht, die im Prinzip Übereinstimmung mit den an Tropismen gewonnenen Resultaten zeigen, wie sie von Nathansohn und Pringsheim, Fitting (I), Ohno, Zielinski, Arisz und anderen gefunden wurden.

§ 36. Eigenartig sind die Verhältnisse bei Wiederbeleuchtung eines Hormogoniums vor Ablauf der Reaktionszeit. Die Umkehrreaktion hat nämlich eine um so kürzere Reaktionszeit, je heller das Licht ist, in dem sich der Faden während des Ablaufs der Reaktion befindet. In völliger Dunkelheit ist die Reaktionszeit für die Umkehr am längsten, sie wird aber verkürzt, wenn das Reizmittel (Dunkelheit bzw. Beschattung) beseitigt wird und durch Licht (Nachlicht) ersetzt wird. Je frühzeitiger dieser Eingriff in die ablaufende Reaktion stattfindet, desto mehr wird der Wiederbeginn der Bewegung verfrüht. Es besteht also die paradoxe Tatsache, daß das Zustandekommen einer Reaktion, die durch Verdunklung bzw. Beschattung hervorgerufen wird, durch Belichtung gefördert wird.

Der Befund, daß eine nach der Reizung einsetzende, auf die sich abwickelnde Reaktion einwirkende Nachbelichtung das Zustandekommen der durch Lichtverminderung induzierten Reaktion zeitlich fördert, erinnert an die Beobachtung Pringsheims, die dann später von Clark und Arisz bestätigt wurde, daß allseitige Nachbelichtung einen entscheidenden Einfluß auf den

Ausfall der durch vorherige einseitige Belichtung erregten phototropischen Krümmung von Keimlingen hat. Tatsächlich haben diese beiden Erscheinungen aber nichts miteinander zu tun. Das geht schon daraus hervor, daß beim Phototropismus eine qualitative Änderung in der Reaktion verursacht wird, bei der Reaktion der Nostoc-Hormogonien wird aber nur die Reaktionszeit verkürzt, im übrigen bleibt der Sinn der Reaktion der gleiche, als wenn keine Nachbelichtung stattgefunden hätte.

Die Erscheinung läßt sich sehr einfach erklären. Jede äußerlich sichtbare Reaktion besteht im allgemeinen in einer bestimmten Bewegungserscheinung. Bei den Cyanophyceen besteht sie in einer Kriechbewegung, die durch Schleimaussonderung und Verquellung hervorgerufen wird (Fechner, Harder [III], Schmid). Dieser Bewegungsmechanismus wird stark beeinflußt durch das Licht. Von Nienburg (I) und ausführlicher von mir (III) konnte gezeigt werden, daß bei Cyanophyceen die Bewegung um so rascher ist, je intensiver das Licht ist, dem die Pflanze ausgesetzt ist. Eine zweite Wirkung des Lichtes auf den Bewegungsapparat lernen wir vorliegend in der Beschleunigung des Wiederbeginns der Bewegung kennen. Die Verkürzung der Reaktionszeit findet in gesetzmäßiger Weise statt und zwar immer derart, daß der Teil der Reaktionszeit, der der Nachbelichtung ausgesetzt wird, sei er kurz oder lang, stets um ungefähr denselben Prozentsatz vermindert wird (in einem bestimmten Fall z. B. betrug die Verkürzung immer ungefähr $\frac{1}{3}$). Natürlich ist für das Ausmaß dieser Verkürzung die Intensität des Nachlichtes von Bedeutung. Je intensiver es ist, desto stärker ist die Verkürzung. Dabei ist die Verkürzung durch hohe Intensität meistens relativ geringer als durch niedere — eine Tatsache, die durchaus mit der früher gemachten Beobachtung über die relativ schwache Erhöhung der Kriechgeschwindigkeit bei Nostoc durch Intensitätserhöhung (Harder III) übereinstimmt. Allerdings scheint es auch Fäden zu geben (Versuch 100), bei denen die Verkürzung der Umkehrreaktionszeit proportional der Intensitätssteigerung des Nachlichtes verläuft — das ist auf individuelle Stimmungseigentümlichkeiten zurückzuführen, die (leider!) überhaupt bei

der ganzen Reizbeantwortung der Nostoc-Hormogonien eine außerordentlich große Rolle spielen.

Im Gegensatz zu dem frühzeitigen Eintritt des sichtbaren Endes der Reaktion (Wiederbeginn der Bewegung) unter der Einwirkung von Licht (Nachlicht im Anschluß an Dunkelheit, oder Beschattung mit Licht von relativ hoher Intensität), wird der Augenblick des Eintritts des Stillstandes der Bewegung mit steigender Lichtintensität (wie sie Beschattung von verschiedener Stärke darstellt) verspätet. Die Verspätung im Aufhören der Bewegung ist eine Folge des geringeren Reizes, der verfrühte Beginn der Bewegung aber einer Einwirkung des Lichtes auf den Bewegungsapparat zuzuschreiben, die mit der eigentlichen Reizung direkt nichts zu tun hat.

Man sieht aus alledem, daß die Umkehr-Reaktionszeit ganz verschieden lang ist, je nachdem sie in absoluter Dunkelheit oder im Licht verläuft. Man muß deshalb sehr vorsichtig sein, wenn man aus der Dauer der Reaktionszeit rückwärts Schlüsse ziehen will auf die übrigen Glieder der Reizkette. So hat Nienburg (I, S. 180) aus der Tatsache, daß bei Fechners Versuchen, in denen Oscillarien chemotaktisch gereizt wurden, wobei die Reaktionszeit für die Umkehr 30—60 Sekunden betrug, und dem Befunde, daß bei seinen eigenen Versuchen, in denen die Oscillarien (vom selben Stamm wie die Fechners) durch Dunkelheit gereizt wurden, die Umkehr erst nach 1 bis 2 Minuten eintrat, den Schluß gezogen, daß die Reizleitung für die Chemotaxis und für die phototaktische Reizung wesentlich verschieden vor sich gehe. Diese Folgerung, die nach dem damaligen Standpunkt der Kenntnisse ganz berechtigt war, ist nach unseren eben besprochenen Beobachtungen über die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Belichtung natürlich hinfällig, denn Fechner reizte seine Pflanzen im Licht, ihre Reaktionszeit mußte daher kürzer sein als bei Nienburg, bei dem sich die Reaktion im Dunkelfeld vollzog.

§ 37. Besonderes Interesse scheinen mir die Reaktionen der Nostoc-Hormogonien deshalb zu verdienen, weil es bei ihnen möglich ist, die auf die Lichtabschwächung folgende, scheinbar einheitliche Reaktion in verschiedene selbständige Reaktionen aufzulösen. Scheinbar handelt es sich bei den ver-

schiedenen Reaktionsstadien um eine zusammenhängende Kette von Prozessen, wobei die einzelnen, äußerlich sichtbar werdenden Phasen wie Verlangsamung, Stillstand, Wiederbeginn der Bewegung in alter oder neuer Richtung nur einzelne Etappen darstellen. Irgendwelche Anhaltspunkte, daß das bei den ersten Phasen nicht auch wirklich der Fall sei, haben sich nicht ergeben, dagegen sind das Aufhören der Bewegung und ihr Wiederbeginn einerseits und die Umkehr der Richtung andererseits zwei Vorgänge, die gänzlich unabhängig voneinander sind.

Dafür sprechen folgende Tatsachen:

1. Wird ein Hormogonium nur schwach gereizt¹, so unterbleibt die Umkehrreaktion. Wird die unterschwellige Reizung mehrmals wiederholt, so tritt eine Summierung ein, und die Umkehr kommt zustande. Eine eben unterschwellige Reizung bleibt aber nicht völlig ohne Reaktion, sondern stets werden die ersten Etappen der Reaktion voll durchlaufen: Verlangsamung der Bewegung, Stillstand, Wiederbeginn. Nur die Umkehr unterbleibt. Bei der nächsten Reizung von gleicher Stärke tritt wieder Stillstand und Wiederbeginn der Bewegung ein, diesmal aber nicht in alter, sondern in umgekehrter Richtung.

2. Der Wiederbeginn der Bewegung und die Umschaltung der Bewegung sind nicht unter allen Umständen zeitlich miteinander verknüpft. Unter verschiedenen Bedingungen, z. B. bei sehr kurzer Verdunklung (Reizpräsentationszeit) findet nach Ablauf der Ruhezeit die Bewegung wieder in alter Richtung statt, nach einigen Sekunden hört sie jedoch wieder auf und geht nun meist ziemlich plötzlich in die umgekehrte Richtung über.

3. Der Stillstand der Bewegung fällt bei sehr geringer Beschattung ganz aus. Das Hormogonium kriecht noch lange Zeit nach dem Beginn der Reizung weiter, so daß der Beobachter den Eindruck gewinnt, daß überhaupt keine Reaktion stattfindet. Plötzlich findet dann aber ohne Einschaltung eines meßbaren Stillstandes Umkehr der Bewegung statt.

Daraus ergibt sich: 1. Das Aufhören der Bewegung und die Umkehr sind zwei Prozesse, die unabhängig voneinander sind. 2. Die Bedingungen für das Zustandekommen beider Prozesse sind nicht die gleichen. Das Aufhören der

¹) Vgl. die Anmerkung in § 35.

Bewegung kann schon hervorgerufen werden durch sehr kurze Verdunklungen, auf die noch keine Umkehr erfolgt, die Umkehr andererseits kann bewirkt werden durch lang anhaltende Beschattung mit Licht von relativ hoher Intensität, das an sich kein Aufhören der Bewegung verursacht. 3. Der Effekt der für die Umkehrreaktion unterschwelligem Reizungen läßt sich summieren, ohne daß dadurch die Stillstandsreaktion am Zustandekommen verhindert wird, und umgekehrt wird die Summierung nicht durch das Eintreten der Stillstandsreaktion ausgeschlossen. 4. Die Reaktionszeiten für die beiden Prozesse sind verschieden groß. Daß sie bei der weitaus überwiegenden Zahl der Reizungen zeitlich zusammenfallen, kommt wohl daher, daß sie nur unter extremen Bedingungen stark differieren und sich bei kleinen Unterschieden bis zu gewissem Grade gegenseitig beeinflussen. Ist z. B. die Reaktionszeit für den Wiederbeginn der Bewegung nur wenig kürzer als die für die Umkehrreaktion, so macht sich die Wirkung der letzteren auf den in Ruhe befindlichen motorischen Apparat schon geltend, und es kommt gar nicht erst zu einer Bewegung in alter Richtung, sondern der Wiederbeginn der Bewegung wird verzögert, bis die Reaktionszeit für die Umkehr abgelaufen ist, und die Bewegung beginnt gleich in umgekehrter Richtung. Dies ist wahrscheinlich der Grund, weshalb der Wiederbeginn der Bewegung bei gleicher Reizgröße nach verschieden langer Zeit erfolgt, je nachdem, ob durch Summation bedingte Umkehr oder keine Umkehr stattfindet. In diesem Fall wird der Wiederbeginn der Bewegung durch die Umkehrreaktion verzögert (vgl. Tabelle 18, § 25). Umgekehrt wird es auch Fälle geben, in denen die Umkehrreaktionszeit früher abgelaufen ist als die für den Wiederbeginn der Bewegung. Da der Faden aber dann unfähig ist, sich zu bewegen, kann die Umkehrreaktion natürlich nicht zur Geltung kommen, ehe die Reaktionszeit für den Wiederbeginn der Bewegung abgelaufen ist. Wahrscheinlich ist bei allen Reizungen mit lang dauernder, starker Beschattung letzteres der Fall. Denn bei einer Verkürzung des Bewegungsstillstandes durch Einführung von Nachlicht war niemals ein »Nachhinken« der Umkehrreaktion zu beobachten, sondern sie trat immer sofort mit dem Wiederbeginn der Bewegung ein.

Damit wäre dann auch gezeigt, daß auch nach Erreichen der durch Verdunklung frühzeitig eintretenden minimalen Reaktionszeit bei weiterer Verstärkung des Reizes noch eine weitere Steigerung der Erregung stattfindet (vgl. Bach S. 79).

Die Wirkung des Reizes ist also eine doppelte — ob das eine Erscheinung ist, die auch auf anderen Reizgebieten weiter verbreitet ist, als wir bisher wissen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Eine gewisse Analogie finden wir bei den Nastien. Sowohl bei den Schlafbewegungen der Blätter wie bei den Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten ruft Lichtwechsel, je nachdem, ob er nur als Übergangsreiz oder als Dauerreiz wirkt, ganz verschiedene Reaktionen hervor (Kniep II).

Auf noch eins scheinen mir die mitgeteilten Beobachtungen an Hormogonien hinzuweisen, nämlich daß wir uns die Lichtreizvorgänge durchaus nicht immer so einfach vorstellen dürfen, wie z. B. Blaauw es beim Phototropismus tut. Wenn man auch beim Phototropismus mit einer einfachen Vorstellung zum Ziele kommt, so ist damit durchaus noch nicht erwiesen, daß deshalb in der Pflanze die Reizprozesse auch so einfach verlaufen — die Kompliziertheit in anderen Fällen scheint mir vielmehr darauf hinzuweisen, daß auch da, wo wir durch eine zufällige Konstellation der Verhältnisse mit einfachen Vorstellungen auskommen, tatsächlich kompliziertere Vorgänge stattfinden.

§ 38. Wenn wir uns ein hypothetisches Bild von den möglichen Veränderungen in der Zelle zu machen versuchen, die vielleicht auf Grund der Reizungen entstehen, so wäre es folgendes: Die Lichtabschwächung bewirkt die Bildung von zwei verschiedenen Stoffen, eines »Stillstandstoffes« und eines »Umkehrstoffes«. Beide Stoffe werden nicht unter gleichen Bedingungen gebildet, sie sind voneinander unabhängig und rufen jeder für sich, wenn er in der nötigen Konzentration vorhanden ist, eine spezifische Reaktion hervor, nämlich Stillstand der Bewegung oder Umkehr der Bewegungsrichtung, indem sie entweder die Schleimabsonderung eine Zeit lang sistieren, oder der Schleimverquellung eine umgekehrte Richtung verleihen. Wie die Umschaltung vor sich gehen soll, ist allerdings noch gänzlich rätselhaft (vgl. Harder II, Schmid). Da ich früher

zeigen konnte, daß die Umkehr auch bei mechanischer Hemmung entsteht, muß der Umkehrstoff also auch dabei gebildet werden. Er ist also keine spezifisch durch Lichtmangel hervorgerufene Bildung¹. Die Bildung dieser Stoffe muß ihrerseits wieder an das Vorhandensein eines »Stimmungstoffes« gebunden sein, der sich während der der Beschattung voraufgehenden Belichtung bildet, denn ohne eine genügend lange bzw. genügend starke Belichtung führt ja auch die längste Verdunklung zu keinem Reizerfolg (vgl. § 41). Da die Annahme solcher Stoffe aber rein hypothetisch ist, verzichte ich auf eine weitere Ausführung von Einzelheiten (vgl. Bremekamp).

Stimmungsschwankungen.

§ 39. Eine Erscheinung, welche das klare Bild der Reaktionen sehr beeinträchtigte, ist die Stimmungsverschiedenheit der einzelnen Individuen einer Kultur auch unter augenscheinlich ganz gleichen Außenbedingungen und — was noch störender ist — plötzliche, anscheinend »autonome« Stimmungsänderungen am gleichen Faden im Verlauf eines Versuches. Eine Besonderheit gegenüber anderen Organismen liegt darin ja nicht. Bei jedem tropistischen Versuch reagieren einzelne Pflanzen anders wie die Mehrzahl, wovon z. B. Starks (III) »Streuungskurve« ein anschauliches Bild gibt. Bei den Taxien speziell haben Fechner an Oscillarien, Thuret, Engelmann², Famintzin, Strasburger, Rothert, Oltmanns, Jennings, Buder (I, II) und andere an Algen- und Bakterienschwärmern Unterschiede in der Reizbeantwortung sowohl ganzer Kulturen wie einzelner Individuen gefunden. Außenbedingungen, Alter und Entwicklungsstadium haben sich dabei als wichtige, ausschlaggebende Faktoren erwiesen, im einzelnen findet man aber bei allen diesen Forschern noch mancherlei ungeklärte Tatsachen. Auch bei

¹) Ob auch der Stillstandstoff bei mechanischer Hemmung entsteht, läßt sich einstweilen nicht sagen, da bei meinen früheren Versuchen das Hemmungsmittel immer dauernd bestehen blieb und daher nicht zu entscheiden war, ob die Ruhe, die ja anfangs bestimmt passiv war, nicht später in ein „aktives“ Stadium überging.

²) Engelmann spricht direkt von „nervösen“ und „apathischen“ Individuen.

Nostoc ist es häufig gänzlich unklar, worauf die plötzlichen Stimmungsänderungen beruhen.

Da schon Engelmann (I) gefunden hat, daß die Stimmung durch Gegenwart oder Fehlen bestimmter Gase (wie Kohlensäure, Sauerstoff) sehr stark verändert wird — eine Feststellung, die von Buder praktisch zur Erzeugung konstanter Stimmung im Experiment benutzt wurde —, so könnte man annehmen, daß unter den je mit einem Deckglas bedeckten Nostoc-Kulturen sich starke Ansammlungen solcher Gase (etwa von CO_2 infolge der Atmung im Dunkeln oder von O_2 bei der Assimilation im Licht) bilden. Dadurch würde aber nur eine gleichmäßige Veränderung aller Individuen in einer Kultur, nicht aber die oft entgegengesetzt verlaufenden, und oft fast sprunghaften Stimmungsumschläge einzelner Individuen erklärbar sein.

Auch Temperaturschwankungen, die ja einen starken Einfluß auf die Reizvorgänge haben (vgl. z. B. de Vries, Strasburger, Loeb), können nicht verantwortlich gemacht werden, denn einerseits schwankte die Temperatur im Versuchsraum und im Versuchsgefäß meistens während vieler Stunden um nicht mehr als $\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$, und andererseits würden selbst durch größere Temperaturdifferenzen die Stimmungsschwankungen der einzelnen Individuen der gleichen Kultur nicht erklärbar sein.

Ich kann daher nur mit Fechner (S. 361) sagen: »Irgendwelche Gesetzmäßigkeiten herauszufinden, gelang mir aber nicht.« Das ist um so bedauerlicher, als diese Änderungen im inneren physiologischen Zustand für den Gang der Versuche außerordentlich störend sind.

Die Präsentationszeit.

§ 40. Nach den Untersuchungen von Engelmann, Rothert, Buder und anderen an freischwimmenden Organismen kommt die phototaktische Reaktion nur zustande, wenn der Übergang von einem Zustand des Reizmittels zum anderen rasch erfolgt. Diese Erfahrung kann ich für die kriechenden Nostoc-Hormogonien durchaus bestätigen¹. Trotzdem ist es

¹) Wie wir gleich sehen werden, bestehen vielerlei Ähnlichkeiten zwischen den hier behandelten phototaktischen und den nyktinastischen Bewegungen. In bezug auf den plötzlichen Wechsel des Reizmittels besteht aber ein Unterschied zwischen beiden. Denn nach Pfeffer IV löst auch ein all-

nötig, daß die die Reaktion bedingende Lichtabschwächung eine gewisse minimale Zeit bestehen bleibt, ohne die die Reaktion nicht zustande kommt. Bis zu gewissem Grade war diese Tatsache schon Engelmann bekannt, wenn er (1883) schreibt: »Noch verhältnismäßig sehr unbedeutende negative Schwankungen der Intensität können sie (die Schreckbewegung) hervorrufen, wenn sie nur rapid verliefen und die Verdunkelung nachher wenigstens einige Sekunden anhielt¹.« Einige kurze Feststellungen darüber machte auch Buder (I), als er beobachtete, daß Thiospirillum, das auf plötzliche Lichtabschwächung rückwärts schwimmt, seine Bahn unverändert fortsetzt, wenn die Beschattung nur Bruchteile einer Sekunde dauert. Eine Perzeption dieser unterschwelliger Reizung fand aber doch statt, denn sie ließ sich bei mehrfacher Wiederholung zu einem Volleffekt summieren.

Genauere Bestimmungen der kürzesten Beschattungszeit, d. h. ihrer Präsentationszeit, sind noch nicht gemacht. Sie ließen sich bei den Nostoc-Hormogonien sehr gut durchführen. Da, wie im § 35 näher erörtert wurde, der Beginn der Reaktion schwer feststellbar ist, wurde die Umkehr als derjenige Reaktionspunkt gewählt, für den die Beschattungspräsentationszeit bestimmt wurde. Je nach den Außenbedingungen, von denen die wichtigsten die Intensität und die Dauer der voraufgehenden Belichtung sind, betrug sie wenige Sekunden bis mehrere Minuten. Sie ist also im Vergleich mit den bei anderen Übergangsreizen bekannten Zeiten auffallend lang. Auch für die früheren Reaktionsphasen mußte die Beschattung unter allen Umständen eine bestimmte Zeit gewirkt haben, wenn sie Reaktion im Gefolge haben sollte.

m ä h l i c h e r Lichtwechsel (während 2 Stunden) Schlafbewegung bei Phaseolusblättern aus. Da die betreffende Reaktion aber auch erst nach vielen Stunden eintritt, so ist das ja weiter nicht verwunderlich. Denn das maßgebende Moment für den Verlauf eines Reizerfolges ist bei der Intensitätsänderung, die den Reiz vorstellt, ja nicht ihre absolute Geschwindigkeit, sondern vielmehr ihre relative, d. h. ihre Geschwindigkeit im Verhältnis zur Reaktionsgeschwindigkeit des betreffenden lebendigen Systems, um das es sich handelt (Verworn, II, S. 47). Auch bei Nostoc braucht der Lichtwechsel nicht absolut plötzlich zu sein; gleiches zeigte ja auch Buder bei Thiospirillum.

¹) Von mir gesperrt.

Diese Feststellung scheint nun für das Verständnis der Phobotaxis nicht bedeutungslos zu sein. Da eine Reaktion (gleichgültig welche Phase) nur bei plötzlichem Wechsel von einer Lichtintensität zu einer anderen zustande kommt, so betrachtet man im allgemeinen den plötzlichen Übergang als den eigentlichen Reizanlaß und stellt die Photophobotaxis daher zu den Übergangsreizen (Pfeffer I). Ganz offensichtlich genügt aber der Übergang allein von der einen Außenbedingung zur anderen nicht, um die Reaktion hervorzurufen, sondern eine bestimmte Dauer des veränderten Zustandes ist ebenfalls unerläßlich. Man kann also die photophobotaktische Reaktion nicht zu den eigentlichen Übergangsreaktionen rechnen. Damit fällt aber ein wichtiger Baustein für diese ganze Gruppe fort, und es scheint demnach geboten, weitere genauere Untersuchungen darüber anzustellen, ob auch bei anderen Reizvorgängen, bei denen der Kontrast wirksam ist, wie Photo-, Chemo-, Thermo-Nastien und -Taxien nicht auch stets der Zeitfaktor von größerer Bedeutung ist. Vielleicht gibt es überhaupt keine reinen Übergangsreize. Die Frage lockt um so mehr zur Nachprüfung, als ja auch, worauf Kniep (II) aufmerksam macht, bei den Schlafbewegungen der Blätter nach Pfeffer das Ausmaß der auf ein Lichtgefälle folgenden Bewegung sehr wesentlich von der Dauer der als Reiz wirkenden Lichtveränderung abhängt.

§ 41. Außer der Beschattungspräsentationszeit kommt bei der Phobotaxis noch eine zweite Präsentationszeit vor. Es handelt sich ja um die Reizwirkung des Unterschiedes zwischen Licht und Beschattung. Eine Pflanze, die sich z. B. im Dunkeln befindet, kann erneute Verdunklung natürlich nur dann als Reiz empfinden, wenn sie inzwischen belichtet wurde. Dieses Licht muß ebenfalls eine bestimmte Zeit gewirkt haben, auf Grund derer sich eine unserem Auge nicht sichtbare Reaktion im inneren physiologischen Zustand der Pflanze vollzieht, wodurch die Pflanze auf die erforderliche »Stimmungshöhe« gelangt.

Um die beiden Präsentationszeiten deutlich auseinander halten zu können, wollen wir die eine, durch die dem Hormogonium die erforderliche Stimmungshöhe erteilt wird, als die Stimmungspräsentationszeit, die andere, während welcher der Unterschiedsreiz wirken muß, als Reizpräsentationszeit

bezeichnen. Soweit ich sehe, liegen in der Literatur keine näheren Angaben über diese beiden Arten von Präsentationszeiten vor.

Bezüglich der Ermittlung der Stimmungspräsentationszeit ergeben sich natürlich wieder die gleichen Schwierigkeiten wie für die Reizpräsentationszeit. Ihr eigentlicher, theoretischer Wert wurde nicht genau bestimmt, sondern nur die Zeit genau gemessen, welche das Hormogonium in eine solche Erregung versetzt, daß es auf eine Lichtabschwächung von bestimmter Intensität und Dauer gerade noch durch Umkehr reagiert.

§ 42. Die beiden Präsentationszeiten stehen nun in auffälliger Wechselbeziehung zueinander¹. Wählt man im Experiment die Stimmungspräsentationszeit (Hauptlicht) kurz, so findet man, daß die Reizpräsentationszeit lang sein muß, arbeitet man dagegen mit langer Stimmungspräsentationszeit, so wird die Reizpräsentationszeit kurz. Bei kurzer Stimmungspräsentationszeit wird offenbar eine geringe Erregung erzeugt, so daß eine lange Verdunklung nötig ist, um die Umkehr herbeizuführen — bei längerer Stimmungspräsentationszeit wird die Erregung höher, und die Reizpräsentationszeit kann abgekürzt werden. Bei graphischer Darstellung (auf der Abszisse des Koordinatensystems ist die Stimmungspräsentationszeit, auf der Ordinate die zugehörige Reizpräsentationszeit abgetragen) ergibt sich eine hyperbelähnliche Kurve, wie sie in Abb. 6 dargestellt ist. Bei der echten Hyperbel ist das Produkt aus dem auf der Abszisse aufgetragenen Wert und dem zugehörigen auf der Ordinate bekanntlich konstant. Stellt man jedoch dieses Produkt in unserem Fall her, so findet man einen konstanten Anstieg desselben von kurzen Stimmungspräsentationszeiten \times den zugehörigen langen Reizpräsentationszeiten zu den umgekehrten Werten. Völlig proportional verändern sich also die beiden Zeiten nicht miteinander. Die Abnahme der Reizpräsentationszeit hält mit der Zunahme der Stimmungspräsentationszeit nicht Schritt. Bei kurzen Belichtungszeiten sind daher die Reizpräsentationszeiten trotz absolut größter Länge relativ am

¹) Bei den diesbezüglichen Versuchen wurde der Einfachheit halber als Unterschiedsreiz immer der größtmögliche Kontrast, nämlich völlige Dunkelheit, verwendet.

kürzesten, so daß also die Verhältnisse für das Zustandekommen der Umkehr durch Verdunklung bei kurzen Belichtungszeiten am günstigsten liegen.

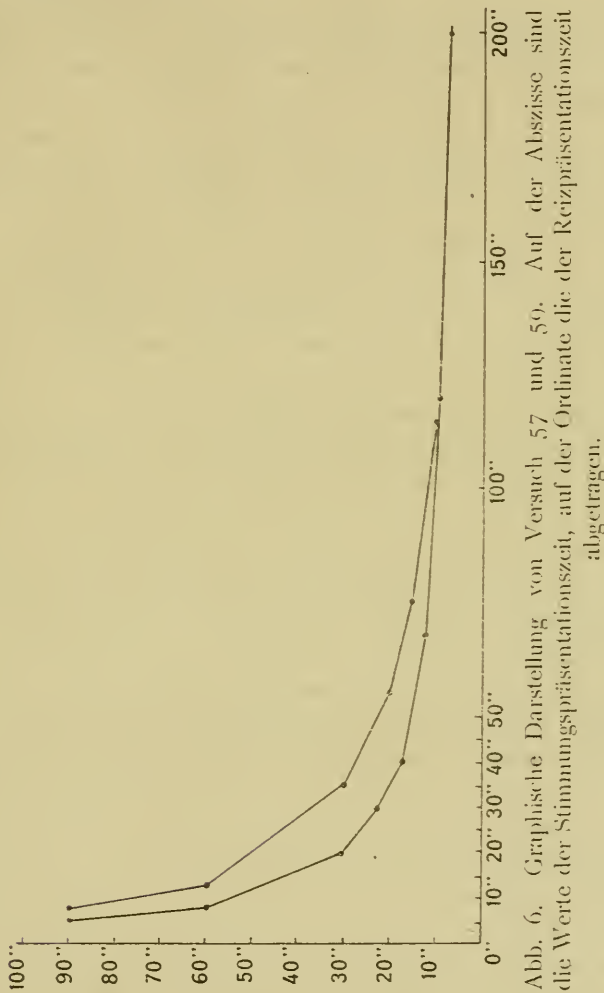


Abb. 6. Graphische Darstellung von Versuch 57 und 59. Auf der Abszisse sind die Werte der Stimmungspräsenzzeit, auf der Ordinate die der Reizpräsenzzeit abgetragen.

Das Ergebnis erinnert sehr an die schon von Strasburger, Oltmanns und nach ihnen von vielen weiteren Autoren gemachte Beobachtung, daß die »Lichtstimmung« sehr wesentlich von der Art der Vorbehandlung der Pflanzen abhängt. Diese Erscheinung wurde dann von Pringsheim und Blaauw ge-

nauer studiert. Es ergab sich, daß die Empfindlichkeit von Keimpflanzen für einseitige phototropische Reizung um so stärker herabgesetzt wird, je länger sie vorher einer allseitigen Belichtung ausgesetzt waren. Von Clark bestritten, wurden Pringsheims (I—IV) experimentellen Befunde später von Arisz bestätigt. Die theoretische Deutung ist bei Arisz jedoch eine andere. Während Pringsheim Stimmungsänderungen für die Erscheinung verantwortlich macht, hält Arisz es für wahrscheinlicher, daß die scheinbare Abnahme der Empfindlichkeit durch das Ineinanderwirken verschiedener durch die allseitige Beleuchtung hervorgerufener Einzelreaktionen zustande kommt. Für diese verschiedenen Deutungen dürften sich Anhaltspunkte zur Aufklärung aus den vorliegenden Versuchen mit phototaktischen Organismen bieten. Ein Ineinanderwirken verschieden gerichteter Reaktionen kann natürlich bei einem Cyanophyceenhomogonium nicht vorliegen, da es sich ja nicht um die Reaktion auf gerichtete Reize handelt. Bei den Cyanophyceen muß also tatsächlich eine Stimmungsänderung im Sinne Pringsheims vorliegen.

§ 43. Bei Berücksichtigung der reizphysiologischen Literatur fällt eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den hier geschilderten Verhältnissen und denen bei gewissen Nastien auf. Bei den nyktinastischen Bewegungen der Blätter¹, die durch einen Wechsel von Licht und Dunkelheit hervorgerufen werden, ist es Bedingung für das Zustandekommen der Reaktion, daß die der Verdunkelung vorausgehende Beleuchtung eine bestimmte Zeit gedauert hat, wie das schon von Pfeffer (III, IV) dargelegt wurde. Auch hier muß also die Pflanze erst in die reizempfindliche Stimmung versetzt werden.

Bis zu gewissem Grade ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei den Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten. Oltmanns (II) beobachtete nicht nur, daß auch hier vorgängige Belichtung eine unerläßliche Bedingung für das Zustandekommen des Verschlusses der Blüten durch Lichtverminderung ist, sondern er fand auch, daß diese Reaktion um so frühzeitiger eintrat, je länger die vorausgehende Belichtung gedauert hatte. Daraus darf man im Hinblick auf die an *Nostoc* gewonnenen

¹) Vgl. auch § 37 und die Anmerkung S. 437.

Ergebnisse wohl folgern, daß bei kurzer Beleuchtung das Schließen der Blüte unterbleiben würde, wenn man die anschließende Dunkelpräsentationszeit auch kurz wählt, daß aber bei gleicher Belichtungszeit und längerer Verdunklung, oder bei gleich kurzer Verdunklung aber längerer Belichtung, dagegen ein Verschuß zustande käme. Derartige Versuche hat nun zwar Oltmanns noch nicht ausgeführt, dagegen wurden von Stoppel Resultate in dieser Richtung erzielt. Bei ihr war »die Übergangsreaktion abhängig von der Lichtstimmung der Pflanze. Nach langer Belichtung verändert eine kurze Dunkelperiode die Stimmung der Blume schon so weit, daß Wiederbelichtung schnell eine Reaktion auslöst. Nach einer kürzeren Lichtperiode muß die folgende Dunkelheit länger währen, damit dasselbe Resultat erzielt wird.« Wenn nun bei den Stoppelschen Untersuchungen die Verhältnisse auch nicht ganz so einfach liegen wie bei unseren Phototaxisversuchen, weil es sich bei der Wirkung der Dunkelperiode bei ihren Blumen nicht um eine direkte, durch die Verdunklung ausgelöste Reaktion handelt, sondern um eine Stimmungsänderung, die erst einer Reaktion durch die nachfolgende Belichtung gewissermaßen den Weg ebnet, so scheint mir doch ein Hinweis darauf an dieser Stelle statthaft zu sein. Eine genaue quantitative Prüfung über die Wechselbeziehung zwischen der Belichtungs- und Verdunklungszeit liegt bei der Blütenbewegung noch nicht vor¹, es wäre nach den an Nostoc-Hormogonien gemachten Beobachtungen zweifellos eine interessante Aufgabe, hier näher in die Gesetzmäßigkeiten des Stimmungswechsels einzudringen.

Wie weit auch bei anderen aitionastischen und taktischen Bewegungen sich noch Beobachtungen machen lassen, die auf gesetzmäßige Beziehung zwischen Stimmungspräsentationszeit und Reizpräsentationszeit hinweisen, können erst weitere Untersuchungen zeigen². Es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, daß sich bei systematischer Durchprüfung aller in Betracht

¹) Vgl. auch Stoppel und Kniep, S. 395.

²) Hier ist vor allem an thermonastische Bewegungen zu denken, bei denen nach Pfeffer, II, S. 104, 194 und IV, S. 422, die Verhältnisse im Prinzip genau so liegen wie bei der Photonastie. Auch bei den von Blaauw, Vogt und Sierp studierten „Lichtwachstums-“ und „Dunkelwachstumsreaktionen“ würden sich vielleicht ähnliche Gesetzmäßigkeiten aufdecken lassen.

kommenden Gebiete vielleicht noch präzisere Daten über ein »Reizstimmungsgesetz« oder »Wechselbeziehungsgesetz«, oder wie man es sonst nennen will, finden lassen. Vor allem würde zu prüfen sein, ob sich nicht Objekte finden, bei denen das Produkt aus den beiden Präsentationszeiten bei allen Werten konstant ist.

Steigerung der Erregbarkeit und Ermüdung.

§ 44. Wird ein *Nostoc-Hormogonium* dem Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzt, so zeigt sich, daß die Stimmungshöhe, die nötig ist, damit der Faden auf einen Dunkelreiz von bestimmter Dauer durch Umkehr reagiert, durch eine um so kürzere Belichtung erreicht wird (Stimmungspräsentationszeit), je öfter er vorher gereizt war¹. Diese Empfindlichkeitssteigerung wird allmählich geringer und nach einer größeren Anzahl von Reizungen wird die Erregbarkeit praktisch konstant. Die Erscheinung tritt ein, einerlei, ob der Faden sich vor der Reizung im Dauerlicht oder in Dauerverdunklung befand.

In der botanischen Physiologieliteratur habe ich keine Angaben über ähnliches bei anderen Pflanzen gefunden. Zu zitieren wäre hier vielleicht eine Beobachtung von Sierp (I, S. 704), der außer der bekannten »Lichtwachstumsreaktion« von Keimlingen auch eine »Dunkelwachstumsreaktion« beobachtete. „Allerdings findet man diese im Gegensatz zu der »Lichtwachstumsreaktion« nicht immer. Soweit die . . . Untersuchungen einen Schluß zulassen, tritt sie immer nach mehrmaliger Beleuchtungsänderung auf“². Ob die Sierpsche Beobachtung aber in Parallele gesetzt werden kann mit den Befunden an *Nostoc*, ist nicht sicher. Auch die Verminderung der Plasmaviskosität durch geotropische Reizung, wie sie von G. und F. Weber angegeben wird, würde wohl, selbst wenn sie richtig

¹) Die Erscheinung wurde nicht stets, sondern besonders an alten Kulturen beobachtet. Da die Kulturen vor Versuchsbeginn immer viele Stunden, meistens tagelang im Versuchsraum standen, können Nachwirkungen etwa voraufgegangener niederer, die Reizbarkeit herabsetzender Temperaturen, die ja nach B a c h s Untersuchungen am Geotropismus nur langsam verschwinden, für die Zunahme der Sensibilität nicht verantwortlich gemacht werden. Sie trat außerdem auch im Sommer auf, wo diese Möglichkeit überhaupt nur in sehr geringem Maße besteht.

²) Von mir gesperrt.

wäre, was von Zollikofer bestritten wird, nicht mit der Änderung der Reizbarkeit der Nostoc-Hormogonien durch wiederholte Lichtreizung vergleichbar sein. Etwas engere Beziehungen bestehen dagegen vielleicht zu den Reaktionen auf Stoßreize bei Mimosa. Nach Brunn wird bei wiederholter Reizung des Blattes die Reizschwelle zunächst zwar vorübergehend erniedrigt, dann aber hinaufgesetzt. Es findet also eine Abstumpfung der Empfindlichkeit gegen die Reize statt — genau das Gegenteil von dem, was oben für die Reaktion der Nostoc-Hormogonien bei wiederholter Licht-Dunkelreizung mitgeteilt wurde¹. Schließlich ließe sich in diesem Zusammenhang noch die Beobachtung von Oltmanns (IV, S. 316) erwähnen, nach welcher Euglena nur dann Schreckbewegungen ausführt, wenn sie vorher mehrere Stunden vorbelichtet war. Die Reizbarkeit wird also bei ihr durch Dauerlicht hervorgerufen. Die Erregbarkeitszunahme trat aber bei Nostoc absolut nicht im Dauerlicht ein — im Gegenteil, im Dauerlicht ging die durch wiederholte Reizung gesteigerte Erregbarkeit wieder zurück. Völlig ausgeschlossen ist es trotzdem nicht, daß bei Euglena ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei unserem Nostoc. Denn die Flagellaten schwimmen lebhaft umher, rotieren um ihre Achse und setzen so immer neue Teile ihres Körpers dem Lichte aus, während die eben belichtet gewesene Seite nun der Dunkelheit zugekehrt ist. Es findet also auch bei Euglena bis zu gewissem Grade ein Reizwechsel statt, wenn auch nur in verschiedenen Körperhälften. Ob das nun wirklich einen ähnlichen Einfluß hat wie die abwechselnde Beleuchtung und Verdunklung des ganzen Nostoc-Hormogoniums, ist natürlich eine einstweilen noch gänzlich unentschiedene Frage. Ihre Lösung wäre aber nicht ohne Interesse, weil dadurch wenigstens bis zu gewissem Grad der Gegensatz gelöst würde, der darin besteht, daß Keimlinge durch Dauerbeleuchtung für phototropische Reizung unempfindlicher werden, während bei phototaktischen Organismen, wie

¹) Ob die „Lichtstarre“ und „Dunkelstarre“, in welche die Schlafbewegungen ausführenden Pflanzen verfallen, wenn sie in Dauerlicht bzw. Dauerdunkelheit versetzt werden (vgl. z. B. G o e b e l, S. 70), auf eine Abnahme der Erregbarkeit infolge Ausfalls des Übergangsreizes zurückzuführen ist, ist wohl sehr zweifelhaft; es handelt sich dabei doch wohl um andere physiologische Wirkungen des Mangels an Dunkelheit bzw. an Licht.

Euglena, Chromatien (Engelmann) und anderen, Dauerbeleuchtung die Empfindlichkeit für Lichtreize erhöht¹.

Man darf demnach wohl annehmen, daß die sich in der Schwellenerniedrigung zeigende Empfindlichkeitssteigerung durch wiederholte Reizung eine bisher in der Pflanzenphysiologie nicht beobachtete Erscheinung ist.

Auch in der Tierphysiologie tritt meistens das Gegenteil von dem ein, was hier geschildert wurde: bei wiederholter Reizung findet eine »Gewöhnung« an den Reiz statt, d. h. eine »Ermüdung« (Pütter I, Verworn II). Es gibt allerdings in der tierischen Physiologie eine ganze Reihe von Fällen, in denen bei wiederholten Reizungen eine Steigerung der Reaktionsfähigkeit eines Nerven oder Muskels beobachtet wurde, nach den Darstellungen von Fröhlich handelt es sich dabei aber nur um scheinbare Erregbarkeitssteigerungen, die tatsächlich auf eine Ermüdung zurückzuführen sind. Eine nähere Erörterung dieses Phänomens ist an dieser Stelle überflüssig, da seine Anwendung auf unseren Fall wohl kaum in Betracht kommt. Dagegen scheint mir ein Beispiel aus der tierischen Physiologie Beziehung zu der hier an *Nostoc* beschriebenen Erscheinung zu haben. Das ist eine Beobachtung Dofleins am Ameisenlöwen. Doflein nennt ihn »insofern ein sehr merkwürdiges Tier, als er sich normalerweise in einem Zustand der Unterempfindlichkeit befindet«. Erst bei wiederholten Reizungen tritt eine immer exakter und präziser werdende Reizbeantwortung ein, das Tier wird also durch Reizung aus dem »Schlafzustand« erweckt. Vor allem ist es der Tastsinn, durch dessen wiederholte Reizung man das Tier in einen Erregungszustand versetzen kann, in welchem alle Sinnesorgane auf leichtere Reizungen antworten als vorher. — Aber auch im Tierreich steht, wie schon gesagt, diese Erscheinung vereinzelt da. Ein Hinweis, daß es sich bei dem Ameisenlöwen ebenfalls nur um eine scheinbare Steigerung der Erregbarkeit handle, ist bei Doflein nicht vorhanden².

§ 45. Von der im Tierreich weit verbreiteten Erscheinung der »Ermüdung« ist bei den *Nostoc*-Hormogonien nichts wesentlich-

¹) Die Frage dürfte durch Vergleich des Verhaltens der nicht um ihre Achse rotierenden *Nostoc*-Hormogonien mit den rotierenden *Oscillarien* unschwer zu lösen sein.

²) Die besprochene Empfindlichkeitszunahme bei *Nostoc* äußerte sich

liches zu bemerken. Mit staunenswerter Ausdauer reagieren die Fäden bei jeder erneuten Reizung immer wieder mit normaler Reaktion ohne nennenswerte Erhöhung der Reizschwelle. Bei meinem längsten Versuch wurde ein Faden, der vorher im intermittierenden Licht gestanden hatte und dort bereits einem 210maligen Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzt gewesen war, während 19 Stunden ununterbrochen teils durch absolute Verdunklung, teils durch Beschattung in den verschiedensten Zeitintervallen im ganzen ungefähr 500mal gereizt — bei der letzten Reizung waren die Schwellenwerte noch dieselben wie bei der ersten. Auch die Versuche Engelmanns, Oltmanns, Buders, Nienburgs und anderer zeigen schon, daß ihre taktischen Organismen immer wieder erneut auf einen Reiz antworten. Andererseits wurden von ihnen aber doch keine so ausgedehnten Versuche angestellt, und vor allem wurde, selbst dann, wenn, wie von Buder (I) und Nienburg (I) mit Einzelindividuen gearbeitet wurde, keine exakte Schwellenbestimmung ausgeführt, an der allein die Ermüdung genau feststellbar ist. Ein gewisser ermüdender Einfluß der oft wiederholten Reizungen machte sich bei *Nostoc* nur an der Reaktionszeit geltend, die zuweilen nach einer gewissen Anzahl der Wiederholungen des Reizes, nachdem sie sich zunächst verkürzt hatte, wieder etwas länger wurde. Da die Reizschwellen aber unverändert blieben, ist also die Erregbarkeit unverändert, wohl nur der motorische Apparat arbeitet etwas träger.

Das Reizmengengesetz.

§ 46. Seit den Untersuchungen von Fröschel und Blaauw (I) wissen wir, daß für den Phototropismus das sogenannte Reizmengengesetz gilt, wonach die Präsentationszeit der wirksamen Intensität umgekehrt proportional ist, so daß das Produkt aus der Reizintensität und der Reizdauer eine Konstante ist. Dieses Gesetz, dessen Gültigkeit auch für andere Tropismen gezeigt wurde (vgl. Fitting IV, Jost I), wird nun allerdings neuerdings von Pütter (II) auf Grund theoretischer Erwägungen abgelehnt. Nach ihm ist (S. 229) »das sogenannte übrigens, wofür im experimentellen Teil der Arbeit kein Beispiel gebracht worden ist, außer in einer Abnahme der Stimmungspräsentationszeit auch in einer Verkürzung der Reaktionszeit.

„Hyperbelgesetz“ der Schwellenreizung . . . kein Gesetz, sondern eine Näherungsformel für den Grenzfall, in dem die Intensität umgekehrt proportional der Reizzeit ist. Je größer die Beobachtungsfehler sind, um so weiter reicht die Gültigkeit der Näherungsformel«: Ohne die Richtigkeit und die theoretische Bedeutung der Pütterschen Erwägungen in Zweifel ziehen zu wollen, wonach die Zeit, die zur Schwellenreizung nötig ist, eine Exponentialfunktion der Reizintensität ist, scheinen sie mir für die Praxis ohne allzu große Folgen zu sein. Man muß sich nur klar sein, daß das vermeintliche Produktgesetz eben nichts als eine Näherungsformel ist, die aber für die meisten Zwecke ausreichend ist. Denn die Fehlergrenzen, mit denen im allgemeinen gearbeitet wird, sind viel zu groß, als daß das Püttersche Gesetz allgemein in die Erscheinung treten könnte. Bei extremen Werten allerdings müssen sich nach Pütters Formulierung unbedingt Abweichungen ergeben — und die sind ja auch tatsächlich vorhanden, denn die Richtigkeit der extremen Blaauwschen Zahlenwerte sind ja von mehr als einer Seite angezweifelt worden (Jost I S. 628, Verworn II S. 55, Arisz S. 169). Wir werden daher auch in Zukunft in unseren Experimenten, soweit wir nicht mit besonders verfeinerter Methodik arbeiten, im allgemeinen innerhalb gewisser Grenzen noch die Produktregel bestätigen können¹.

In den hier mitgeteilten Versuchen an *Nostoc* trifft das allerdings nicht zu, sondern bei ihnen finden wir auch schon mit relativ grober Schwellenbestimmung eine mit steigender Intensität immer größer werdende Abweichung vom Reizmengengesetz, und zwar werden die Schwellenwerte mit steigender Intensität immer höher. Aber auch eine Verlängerung der Belichtungszeit wirkt schwellenerhöhend, wenn auch in geringerem Maße, so daß also weder der Zeitfaktor noch der Intensitätsfaktor dem Reizmengengesetz folgen. Wie stark die »abstumpfende« Wirkung der Intensitätssteigerung tatsächlich ist, wird erst klar, wenn man berücksichtigt, daß die Resultate an der Stimmungspräsenzzeit bzw. Reizpräsenzzeit

¹) Ich gehe hier auf die interessante Püttersche Formulierung nicht näher ein, da ich hoffe, später mit ausgedehnterem Zahlenmaterial darauf zurück zu kommen.

gewonnen wurden, daß dabei aber auch stets der Übergangsreiz mitwirkt, und daß das Gefälle durch eine Intensitätserhöhung verstärkt wird, so daß man schon aus diesem Grunde mit steigender Intensität eher eine Verkürzung als eine Verlängerung der Reizpräsentationszeit erwarten sollte.

Ich möchte noch einmal ausdrücklich darauf hinweisen, daß diese Angaben sich nur auf die Umkehrreaktion beziehen. Die ersten sichtbaren Phasen der Reaktion sind dabei unberücksichtigt geblieben. Es kann natürlich möglich sein, daß die erste Verlangsamung und das Aufhören der Bewegung anderen Gesetzen folgen. Zieht man Analogieschlüsse aus dem Verhalten anderer Pflanzen, so ist es sogar wahrscheinlich, daß die Abstumpfung bei den früheren Phasen nicht so extrem in die Erscheinung tritt, weil ja viel kleinere Lichtmengen bzw. kürzere Expositionszeiten für die Erreichung dieser Phasen nötig sind. Denn beim Phototropismus machen sich die Abweichungen vom Reizmengengesetz erst bei Reaktionsphasen geltend, die durch sehr große Reizmengen hervorgerufen werden; nach Clark ist es der Fall beim Eintritt der negativen phototropischen Krümmung, nach Arisz soll diese aber — wenigstens innerhalb 1,4 bis 1800 MKS — noch der Produktregel folgen, und erst für das Ende der negativen Reaktion, also die zweite positive Krümmung, gilt das Gesetz nicht mehr. Dafür sind aber Lichtmengen nötig, die um ein weit größeres Vielfaches von der gerade eben sichtbare Krümmung auslösenden Lichtmenge differieren, als die in unserem Fall bei *Nostoc* in Betracht kommenden Werte. Arisz z. B. beobachtete schon bei 7,6 MKS positive Krümmung, erst bei etwa 4000 MKS negative und bei noch höheren Lichtmengen zweite positive Krümmung, bei *Nostoc* ist dagegen im Durchschnitt zum Eintritt der Umkehr eine nur ungefähr 4 bis 5 mal so große Lichtmenge nötig als zur Herbeiführung der ersten sichtbaren Reaktion. Es ist danach kaum wahrscheinlich, daß für die ersten Reaktionsphasen sehr wesentlich andere Reizgesetzmäßigkeiten gelten als für die Umkehr.

Der Hauptunterschied zwischen dem Verhalten von *Nostoc*-Hormogonien und dem von Keimlingen gegenüber starken, bzw. lang dauernden Belichtungen scheint mir darin zu bestehen, daß die abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung bei der

überhaupt rascher reagierenden phototaktischen Organismen viel schneller zur Geltung kommt als bei den träge reagierenden phototropischen Pflanzen. Daß auch bei ihnen eine solche Abstumpfung besteht, wurde ja mehrfach (Pringsheim, Blaauw und andere) nachgewiesen.

Die Unterschiedsschwelle.

§ 47. Es ist eine bekannte Tatsache, daß phototaktische Organismen nicht nur auf plötzliche absolute Verdunklung reagieren, sondern daß auch schon auf eine Beschattung eine Veränderung ihrer Bewegung zu beobachten ist (Engelmann, Jennings, Buder). Schon Engelmann (I) fand, »daß innerhalb weiter Grenzen der Lichtstärke der Schwellenwert der Schwankung mit der anfänglichen Lichtstärke wuchs«. Genauere Bestimmungen der Unterschiedsschwelle unter verschiedenen Bedingungen sind aber noch nicht ausgeführt. Nur von Buder I liegt eine kleine Angabe vor. Er bestimmte bei Thiospirillum die Unterschiedsschwelle bei Beleuchtung mit 20 MK und mit 200 MK und fand, daß die relative Beschattung bei der höheren Intensität stärker sein muß als bei der schwachen. Da bei Buder aber keine Angaben über die Wirkungszeit des Lichtes vorliegen und diese, wie sich in der vorliegenden Untersuchung gezeigt hat, auch für die Unterschiedsschwelle von Einfluß ist, so darf man aus Buders Ergebnis an sich noch keine allzuweiten Schlüsse ziehen. Meine ausgedehnteren Untersuchungen zeigen aber, daß Buders Resultat im Prinzip richtig ist. Mit jeder Verstärkung der Intensität des Hauptlichtes wird auch der Schwellenwert der Intensität des die Umkehr verursachenden Beschattungslichtes höher¹. Dabei sind bei starken Hauptlichtintensitäten die Beschattungsintensitäten so hoch, daß man erstaunt ist, daß solche Lichtstärken, die für unser Auge »blendend« sind, den Faden zu der gleichen Reaktion veranlassen wie absolute Dunkelheit (in einem bestimmten Versuch z. B. machte der Faden bei »Beschattung« mit 1860 MK eine solche »Dunkelflucht« — er war allerdings vorher auch mit 10800 MK beleuchtet worden). Während die absolute Intensität des Be-

¹) Dieses Licht mußte natürlich länger wirken als die Reaktionszeit für die Umkehr ist, da sonst natürlich falsche Resultate erzielt werden.

schattungslichtes steigt, wird die relative Unterschiedsschwelle aber mit steigender Intensität des Hauptlichtes immer größer.

Es ergibt sich also die Ungültigkeit des Weberschen Gesetzes, dessen Inhalt dann erfüllt wäre, wenn das Verhältnis zwischen der Hauptlichtintensität und der zur Umkehr führenden Beschattungsintensität konstant wäre. Buder hat wohl sicher mit Recht darauf hingewiesen, daß die Zunahme der relativen Unterschiedsschwelle daher rührt, daß man sich mit steigender Intensität immer mehr dem Gebiet nähert, in dem der phototaktische Organismus nicht mehr positiv reagiert, sondern »indifferent« oder negativ, und daß, je näher man diesem Gebiet kommt, um so mehr die Unterschiedsempfindlichkeit abnehmen muß.

Eine zweite Möglichkeit, die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes zu prüfen, besteht darin, nicht die Intensität des Reizes zu steigern, sondern die Vermehrung der Energiemenge durch Verlängerung der Wirkungszeit zu erzeugen. Nach dem Reizmengengesetz müßte es natürlich — wenigstens innerhalb gewisser Grenzen — ganz gleichgültig sein, ob eine Energiemenge durch lange Wirkung einer schwachen Intensität oder durch kürzere einer entsprechend stärkeren Intensität erzeugt wird. Da bei unseren Hormogonien eine Intensitätssteigerung aber einen stark abstumpfenden Einfluß ausübt, so muß auch die Unterschiedsschwelle bei gleichen Lichtmengen verschieden ausfallen, je nachdem mit was für einer Intensität die Lichtmenge hergestellt wird. Der Zeitfaktor spielt dabei eine relativ untergeordnete Rolle. Bei konstanter Intensität wirkt eine Verlängerung der Wirkungszeit des Hauptlichtes zwar auch vergrößernd auf die relative Unterschiedsschwelle ein, die Wirkung ist aber so gering, daß innerhalb gewisser Grenzen, die in § 18 näher erörtert sind, eine starke Annäherung an das Webersche Gesetz besteht. Daß hier keine volle Gültigkeit des Weberschen Gesetzes vorliegt, kommt vielleicht daher, daß mit zunehmender Verlängerung der Belichtungszeit ein immer größerer Teil der Erregung bis zum Augenblick der Beschattung abgeklungen ist.

Es ist nun interessant darauf hinzuweisen, daß dieser Unterschied in der verschiedenartigen Beeinflussung der Unterschiedsschwelle durch den Intensitätsfaktor und den Zeitfaktor auch anderweitig in die Erscheinung tritt. Fitting (I) hat nach-

gewiesen, daß für den Geotropismus das Webersche Gesetz bei Änderung der Reizzeit gültig ist, bei Änderung der Reizintensität dagegen nicht (vgl. dazu Blaauw I, S. 353, Rutten-Pekelharing, S. 298, Fitting III, S. 201, Reiß, Kniep III, S. 349, Stark IV). Stark (I, II) arbeitet bei seinen Versuchen zum Nachweis des Weberschen Gesetzes beim Haptotropismus nur mit einer zeitlichen Veränderung des Reizes. Er variiert die Streichzahl auf den verschiedenen Flanken des Keimlings — die Intensität der einzelnen Reizungen ist dabei natürlich stets gleich groß. Es wäre nach den hier mitgeteilten Ergebnissen und nach den Befunden Fittings nicht ohne Interesse, zu prüfen, ob das Webersche Gesetz für den Haptotropismus auch dann noch gilt, wenn die Intensität der Reize verändert wird. Da die Änderung der Reizintensität aber der Faktor ist, an dem Weber sein Gesetz ursprünglich aufgestellt hat, so scheint mir die Berücksichtigung dieses Punktes nicht bedeutungslos zu sein. Sicher nachgewiesen für Intensitätsänderungen ist die Gültigkeit des Gesetzes nur an chemischen Reizen (Lit. bei Kniep III und Stark IV).

In dieser Erörterung ist an die ursprüngliche Formulierung des Weberschen Gesetzes gedacht (Verworn II, S. 42); auf die abgeänderte Form einzugehen, welche Wertheim-Salomonson und vor allem neuerdings Pütter (II) dem Gesetz gegeben haben, schien mir bei diesen kurzen Betrachtungen nicht erforderlich zu sein. Der Umfang der hier vorliegenden Zahlen ist auch wohl zu gering, um den ganzen Bereich der Pütterschen Kurve auszufüllen¹.

Ausblick.

§ 49. Sowohl bei der Bestimmung der Unterschiedsschwelle wie bei der der Präsentationszeit ist eine Erhöhung der Schwellen mit zunehmender Lichtintensität feststellbar. In einigen meiner Versuche finden sich Anhaltspunkte für das Tempo, in dem die sich darin äußernde abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung verläuft. Da bei den Präsentationszeitbestimmungen die Verhältnisse durch die sich mit jeder Intensitätssteigerung ebenfalls erhöhende Stärke des Übergangsreizes kompliziert werden, ist ein übersichtlicher Einblick nur aus der Bestimmung der Unterschiedsschwelle zu erwarten.

¹) Vgl. die Fußnote in § 46.

Wäre das Webersche Gesetz für die Unterschiedsschwelle gültig, so müßte bei jeder Erhöhung der Hauptlichtintensität um ein bestimmtes Vielfaches die Intensität der Beschattungsschwelle um das gleiche Vielfache steigen, da ja das Verhältnis zwischen Reizgröße und dem Reizzuwachs konstant sein muß. In der nachstehenden Tabelle sind aus 3 Versuchen des § 17 diese bei Gültigkeit des Weberschen Gesetzes zu fordernden Werte ausgerechnet¹ und daneben die tatsächlich gefundenen gesetzt. Je höher die Intensität ist, desto stärker ist die Abweichung vom Weberschen Gesetz, desto stärker abgestumpft ist der Faden.

Tabelle 31.

Versuch Nr.	Hauptlicht- intensität	Intensität d. Beschattung		Intensitätssteigerung			
		bei Gültig- keit des W. G.	im Experi- ment ge- funden	des Haupt- lichts um das ... fache	der Beschat- tung um das ... fache		
63	155 MK	88,6 MK	88,6 MK	} 3,2	2,01		
	496 „	283,5 „	178 „				
	1 550 „	883,6 „	394 „			} 3,12	2,21
64	155 „	95,3 „	95,3 „	} 3,2	2,18		
	496 „	304,96 „	208,0 „				
	1 550 „	951,6 „	465 „			} 3,12	2,23
	4 650 „	2754,8 „	1046 „			} 3,0	2,25
	10 800 „	6391,1 „	1860 „			} 2,32	1,78
65	100 „	57 „	57 „	} 2,0	1,51		
	200 „	114 „	86 „				
	400 „	228 „	135 „			} 2,0	1,57
	800 „	456 „	192 „			} 2,0	1,42
	1 600 „	912 „	280 „			} 2,0	1,45
	3 200 „	1824 „	425 „			} 2,0	1,50
	6 400 „	3648 „	680 „			} 2,0	1,60

Vergleicht man nun die Stärke der Intensitätssteigerung mit der Stärke der durch sie hervorgerufenen Abstumpfung, so sieht man, daß die beiden Größen in absolut regelmäßiger Beziehung zueinander stehen. In Versuch 65 z. B. tritt mit jeder Verdoppelung der Intensität des Hauptlichtes eine Erhöhung der Intensität der Beschattungsschwelle um das ungefähr 1,5fache ein. Ähnlich in den anderen Versuchen.

Diese Tatsache wurde erst bei der Niederschrift der Arbeit gefunden, als weitere Versuche nicht mehr gemacht werden

¹) Unter Zugrundelegen des Wertes bei der niedrigsten Intensität als Einheit.

konnten. Da sich in anderen Versuchen als den hier mitgeteilten auch abweichende Ergebnisse finden — die man allerdings doch in der hier besprochenen Richtung deuten könnte —, so darf man das Resultat noch nicht als gesichert betrachten, es blieb deshalb auch im experimentellen Teil der Arbeit unerwähnt. Weitere Untersuchungen, wohl am besten an Objekten, von denen man ganze Scharen beobachten kann und dabei nicht eventuellen individuellen Stimmungen zum Opfer fällt, müssen hier weitere Aufklärung bringen.

Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse.

§ 49. 1. Die Nostoc-Hormogonien reagieren auf plötzliche, hinreichend starke Veränderungen in der Lichtstärke durch Umkehr der Bewegung.

2. Diese Reaktion wurde nur beobachtet bei plötzlicher Abnahme der Lichtintensität, bei plötzlicher Lichtsteigerung trat selbst bei Übergang von 0 auf 12000 MK keine Reaktion ein.

3. Die Umkehr erfolgt nur, wenn die dem Lichtwechsel vorausgehende Beleuchtung (Hauptlicht) eine bestimmte Mindestzeit gedauert hat (Lichtpräsentationszeit).

4. Andererseits darf auch die Einwirkungsdauer des abgeschwächten Lichtes nicht unter eine bestimmte Zeit sinken, wenn es als Reiz zur Umkehr wirken soll (Beschattungspräsentationszeit).

5. Zwischen beiden Präsentationszeiten besteht eine Wechselbeziehung. Bei langer Belichtungszeit ist eine kurze Beschattungspräsentationszeit zur Herbeiführung der Umkehr ausreichend, und umgekehrt genügt bei langdauernder Beschattung eine kurze Lichtpräsentationszeit. Je größer die eine Zeit ist, desto kürzer kann die andere sein.

Eine vollkommene Proportionalität in der Wechselbeziehung der beiden Zeitschwellen ist jedoch nicht vorhanden. Bei Verlängerung der Lichtpräsentationszeit findet meist eine relativ zu geringe Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit statt. Das Produkt aus beiden Zeiten, (das gewissermaßen die »Energie-menge« darstellt, welche die Umkehr herbeiführt), wird daher mit zunehmender Lichtpräsentationszeit immer größer.

6. Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes ruft keine proportionale Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit hervor. Je intensiver das Licht ist, desto stärker wird die Empfindlichkeit der Hormogonien abgestumpft. Die Abstumpfung ist sehr häufig so stark, daß mit steigender Intensität nicht eine Verkürzung, sondern eine Verlängerung der Beschattungspräsentationszeit einhergeht. Ob die Verlängerung der Beschattungspräsentationszeit schon bei relativ niedrigen, oder erst bei hohen Hauptlichtintensitäten in die Erscheinung tritt, hängt von der individuellen Stimmung des Hormogoniums ab.

Die abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung ergibt sich auch aus folgenden Modifikationen der Versuchsanordnung:

a) Wird ein und dieselbe Lichtmenge erzeugt durch verschieden hohe Intensitäten bei entsprechender Wirkungszeit, so ist die Beschattungszeitschwelle um so länger, je stärker die Intensität des verwendeten Hauptlichtes ist.

b) Verdopplung einer Lichtmenge ruft, wenn sie durch Verdopplung der Hauptlichtzeit erzeugt wird, stets eine starke Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit hervor, wenn sie dagegen durch Verdopplung der Intensität gewonnen wird, bedingt sie zum mindesten nur eine sehr geringe Verkürzung, in den meisten Fällen aber eine Verlängerung dieser Schwelle.

c) Wird zu einer bestimmten Beschattungszeit die Hauptlichtschwelle gesucht, so ist die Schwellenenergiemenge um so größer, je stärker die Intensität des Hauptlichtes ist. Die Hauptlichtpräsentationszeit wird dabei zwar meistens kleiner, zuweilen aber — trotz der Intensitätserhöhung des Hauptlichtes — größer.

d) Eine Verkürzung der Beschattungszeit bedingt nach Satz 5 eine Verlängerung der Belichtungszeit, diese läßt sich nicht ersetzen durch eine entsprechende Verstärkung der Lichtintensität.

7. Ein und dieselbe Hauptlichtmenge ruft daher, je nachdem sie durch hohe oder niedrige Intensität erzeugt ist, ganz verschiedene Effekte hervor. Das Reizmengengesetz hat für diese Verhältnisse keine Gültigkeit.

8. Bei den eben erwähnten Versuchen wurde die Intensität der Beschattung nicht verändert. Da bei einer Erhöhung

der Intensität des Hauptlichtes gleichzeitig eine Verstärkung des Gefälles zur Beschattungsintensität stattfindet, war schon aus diesem Grunde bei einer Hauptlichtintensitätserhöhung eine Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit zu erwarten. Ihre tatsächliche Verlängerung beweist um so deutlicher die abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung.

9. Bei Versuchen, in denen nicht die Beschattungszeitschwelle, sondern ihre Intensitätsschwelle gesucht wurde, ergab sich, daß mit steigender Intensität des Hauptlichtes auch die zur Umkehr führende Beschattungsintensitätsschwelle höher wird. Die relative Unterschiedsschwelle wird mit steigender Intensität jedoch immer größer, das Webersche Gesetz hat also keine Gültigkeit.

10. Die sich darin äuffernde Abnahme der Empfindlichkeit scheint in einem konstanten Verhältnis zur Intensitätssteigerung zu stehen.

11. Wird die Hauptlichtzeit geändert, so ergibt sich ebenfalls bei größer werdender Hauptlichtmenge eine Zunahme der relativen Unterschiedsschwelle, so daß auch in diesem Fall das Webersche Gesetz ungültig ist. Die Schwellenvergrößerung ist jedoch bedeutend geringer als bei Erhöhung der Hauptlichtintensität, so daß eine gewisse Annäherung an das Gesetz vorhanden ist.

12. Die durch unterschwellige Reize hervorgerufenen Erregungen können summiert werden. Die Relaxationszeit ist gering.

Durch sehr lange Verdunklung kann bei manchen Hormogonien der Eintritt der Umkehrreaktion sehr stark hinausgezögert werden. Geschieht das während einer größeren Zahl von Minuten, so klingt die durch den Übergangsreiz induzierte Erregung so weit ab, daß Umkehr nicht mehr sicher zustande kommt.

13. Die Reaktion auf plötzlichen Lichtwechsel verläuft in folgenden Phasen: Abnahme der Geschwindigkeit, Stillstand, Wiederbeginn der Bewegung und zwar in alter oder umgekehrter Richtung (maximale Reaktion).

14. Je nach der Intensität der Reizung werden alle Phasen oder nur ein Teil derselben durchlaufen, worauf wieder der alte Zustand wie vor der Reizung entsteht.

15. Als Faktoren, welche den Erfolg der Reizung beeinflussen, sind zu nennen: die Belichtungszeit, die Beschattungszeit und das Intensitätsgefälle zwischen Hauptlicht und Beschattung. Eine Variation jedes einzelnen dieser Faktoren ist gleichbedeutend mit einer Änderung in der Reizstärke.

16. Die »theoretische« Reaktionszeit, welche bis zum ersten Augenblick des Verlangsamungsbeginns verstreicht, konnte nicht genau bestimmt werden, sie ist aber eine einwandfrei vorhandene Größe. Bei völliger Verdunkelung des Hormogoniums hat sie eine Länge von einigen Sekunden. Ihr folgt ziemlich rasch der Stillstand der Bewegung, meistens erst wesentlich später folgt dann die dritte Reaktionsphase.

17. Die Reaktionszeiten für die verschiedenen Phasen sind abhängig von der Stärke der Reizung.

a) Der Stillstand der Bewegung erfolgt bei starker Reizung früher als bei schwacher.

b) Die Reaktionszeit für den Wiederbeginn der Bewegung in alter Richtung ist um so länger, je stärker die Reizung ist. Die Umkehrreaktionszeit nimmt dagegen mit zunehmender Reizstärke ab; sie erreicht schon ziemlich bald nach Überschreiten der Umkehrschwelle ihr Minimum und bleibt dann bei weiterer Verstärkung des Reizes konstant.

18. Der motorische Apparat der Hormogonien wird stark beeinflußt durch das Licht. Im Dunkeln arbeitet er viel träger als im Hellen, daher ist die Reaktionszeit (gemessen am Eintritt der Umkehr) im Dunkeln sehr viel länger als im Licht.

Die Verkürzung der Reaktionszeit durch Beleuchtung findet in ganz gesetzmäßiger Weise statt. Der Teil der Reaktionszeit, der einer Belichtung ausgesetzt ist, sei er groß oder klein, wird immer um einen ganz bestimmten Prozentsatz verkürzt.

Die Stärke dieser prozentualen Beschleunigung der Reaktion hängt von der Intensität des während des Ablaufs der Reaktion herrschenden Lichtes ab. Je stärker das Licht ist, um so mehr wird die Reaktionszeit verkürzt.

19. Der Wiederbeginn der Bewegung und die Umkehr fallen meistens zeitlich zusammen. Unter bestimmten Bedingungen lassen sie sich aber trennen. Die Umkehr kann ganz ohne vorherigen Stillstand der Bewegung plötzlich eintreten, es kann

aber auch eine längere Ruhe vorhanden sein, in deren Anschluß die Bewegung in alter Richtung wieder einsetzt, um nach einiger Zeit mehr oder weniger plötzlich der Umkehr zu weichen.

Wiederbeginn der Bewegung und Umkehr sind also zwei unabhängig voneinander verlaufende Teile des Reizprozesses. Es gibt Fälle, in denen nur einer von beiden, andere, in denen beide auftreten und zwar dann zeitlich zusammenfallend oder getrennt voneinander.

20. Die an der Größe der Schwellen meßbare Empfindlichkeit der Fäden ist nicht nur in verschiedenen Kulturen, sondern auch an den einzelnen Individuen der gleichen Kultur sehr verschieden. Die »Stimmung« der Fäden ändert sich oft innerhalb kurzer Zeitabschnitte dauernd, eine Gesetzmäßigkeit dafür ist nicht zu erkennen.

21. Im ungeretzten Zustand befinden sich die Hormogonien in einem gewissen »Unterempfindlichkeits«-Stadium. Um sie dann zur Umkehr zu reizen, bedarf es langer Präsentationszeiten. Durch wiederholte Reizung wird die Schwelle rasch und stark erniedrigt. Die Erregbarkeit kann dabei um ein Vielfaches gesteigert werden.

Die Schwellenerniedrigung schreitet anfangs rasch, später immer langsamer fort, so daß nach einigen Dutzend oder mehr Reizungen schließlich ein praktisch konstanter Wert erreicht wird.

Werden die Reizungen durch Einschaltung von Dauerlicht oder Dauerverdunkelung unterbrochen, so tritt wieder eine Erhöhung der Reizschwelle ein.

Die Erscheinung war nicht immer zu beobachten, sondern in erster Linie in alten Kulturen.

22. Ein Steigen des Schwellenwertes durch »Ermüdung« wurde selbst nach vielen Hunderten von Reizungen nicht beobachtet.

Würzburg, Botanisches Institut.

Literatur.

- Aderhold, R., Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1888. N. F. 15, 310.
- Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Recueil des trav. bot. néerland. 1915. 12, 45.

- Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1907. **44**, 57.
- Blauw, A. H., I, Die Perzeption des Lichtes. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 1909. **5**, 209.
- , II, Licht und Wachstum. I. *Zeitschr. f. Botan.* 1914. **6**, 641.
- , III, Licht und Wachstum II. *Ebenda.* 1915. **7**, 465.
- , IV, Licht und Wachstum III. *Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool.* 1919. **15**, 87.
- Bremekamp, C. E. B., Theorie des Phototropismus. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 1918. **15**, 123.
- Brunn, J., Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen.* 1909. **9**, 307.
- Buder, J., I, Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1915. **56**, 529.
- , II, Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. *Ebenda.* 1917. **58**, 105.
- , IIa, Zur Biologie des Bakteriopurpurs und der Purpurbakterien. *Ebenda.* 1919. **58**, 525.
- , III, Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1918. **36**, 104.
- , IV, Neue phototropische Elementarversuche. *Ebenda.* 1920. **38**, 10.
- Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena*. *Zeitschr. f. Bot.* 1913. **5**, 737.
- Cohn, F., Über die Gesetze der Bewegung der mikroskopischen Pflanzen und Tiere unter Einfluß des Lichtes. *Hedwigia.* 1866. **5**, 161.
- Darwin, Ch., Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881.
- Doflein, F., Der Ameisenlöwe. Jena 1916.
- Engelmann, Th. W., I, Über Licht und Farbenperzeption niederster Organismen. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie.* 1882. **29**, 387.
- , II, *Bacterium photometricum*. *Ebenda.* 1883. **30**, 95.
- , III, Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. *Bot. Zeitg.* 1888. **46**, 661.
- Famintzin, A., I, Die Wirkung des Lichtes auf die Bewegung von *Chlamydomonas* usw. *Mélanges biol. tirés du bull. d. l'acad. imp. d. sc. de St. Petersburg.* 1866. **6**, 73.
- , II, Die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1867. **6**, 1.
- Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. *Zeitschr. f. Bot.* 1915. **7**, 289.
- Fitting, H., I, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1905. **41**, 221.
- , II, Die Leitung tropischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. *Ebenda.* 1907. **44**, 177.
- , III, Referat über eine Arbeit Pechelharing's. *Zeitschr. f. Bot.* 1910. **2**, 199.
- , IV, Tropismen. *Handwörterbuch d. Naturwiss.* 1913. **8**, 234.

- Fröhlich, F. W., Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung. Sammelreferat. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1909. **9**, 1.
- Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math. natw. Kl., Abt. 1. 1908. **97**.
- Goebel, K., Das Rumphius-Phänomen. Biol. Centralbl. 1916. **36**, 49.
- Guttenberg, H. von, Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 299.
- Harder, R., I, Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 145.
- , II, Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58**, 237.
- , III, Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10**, 177.
- Heilbronn, A., Lichtabfall oder Lichtrichtung als Ursache der heliotropischen Reizung? Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**, 641.
- Heß, C. v., Messende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Heliotropismus der Pflanzen und den Lichtreaktionen der Tiere. Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 481.
- Jennings, H. L., Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Deutsch von E. Mangold. Leipzig u. Berlin 1914.
- Jost, L., I, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.
- , II, Reizerscheinungen der Pflanzen. Allgemeines. Handwörterbuch d. Naturwiss. 1913. **8**, 213.
- , III, Taxien. Ebenda. 218.
- Kniep, H., I, Eine neue Vorrichtung für intermittierende Reizung am Klinostat. Zeitschr. f. biolog. Technik u. Methodik. 1910. **2**, 70.
- , II, Nastien. Handwörterb. d. Naturwiss. 1913. **8**, 281.
- , III, Botanische Analogien zur Psychophysik. Fortschritte d. Psychol. u. ihrer Anwendungen. 1916. **4**, 81.
- Loeb, J., Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1893. **54**, 91.
- Lundegårdh, H., Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 229.
- Nathanson, A., und E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**, 137.
- Nienburg, W., I, Die Perception des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktion auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8**, 161.
- , II, Über phototropische Krümmung an längsseitig zum Teil verdunkelten Avena-Koleoptilen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 491.
- Noack, Konrad, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helio-perception parallelotroper Organe. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**, 1.
- Ohno, N., Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**.
- Oltmanns, F., I, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora. 1892. **75**, 783.
- , II, Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Zeitg. 1895. **53**, 31.

- Oltmanns, F., III, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora. 1897. **83**, 1.
- , IV, Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 257.
- Paál, A., Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1918. **58**, 406.
- Pauli, R., Über psychische Gesetzmäßigkeiten, insbesondere über das Weber'sche Gesetz. Jena 1920.
- Pieper, A., Die Phototaxis der Oscillarien. Diss. Berlin. 1915.
- Pfeffer, W., I, Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1897 und 1904.
- , II, Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten. Physiol. Unters. Leipzig. 1873. 159.
- , III, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Ebenda 1875. 1.
- , IV, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. math. phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1907. **30**, 259.
- Pringsheim, E., I, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. 1907. **9**, 263.
- , II, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Ebenda. 1909. **9**, 415.
- , III, Heliotropische Studien. Ebenda. 1910. **10**, 71.
- , IV, Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- , V, Zur Physiologie der Schizophyceen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1913. **12**, 49.
- Pütter, A., I, Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- , II, Studien zur Theorie der Reizvorgänge. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1918. **171**, 201.
- RiB, M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. **53**, 207.
- Rotherth, W., Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora. 1901. **88**, 371.
- Rutgers, A. A. L., The influence of temperature on the geotropic presentation time. Rec. d. trav. bot. néerl. 1912. **9**, 1.
- Rutten-Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perception des Schwerkraftreizes. Rec. d. trav. bot. néerl. 1910. **7**, 241.
- Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeit. d. bot. Inst. Würzburg. 1880. **2**, 487.
- Schmid, G., Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora. 1918. N. F. **11**, 327.
- Sierp, H., I, Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10**, 041.
- , II, Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biolog. Centralbl. 1918. **38**, 221.
- , III, Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von *Avena sativa*. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 123.
- , IV, Neuere Arbeiten über Photo- und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 510.
- Stahl, E., Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitg. 1884. **42**, 145.

- Stark, P., I, Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1917. **57**.
- , II, Über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bei den haptotropischen Reaktionen von Koleoptilen und Keimstengeln. *Ebenda* 1918. **58**, 459.
- , III, Das Resultantengesetz beim Haptotropismus. *Ebenda*. 1919. **58**, 475.
- , IV, Das Webersche Gesetz in der Pflanzenphysiologie. *Zeitschr. f. allgem. Physiol.* 1919. **18**, 371.
- Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. *Zeitschr. f. Bot.* 1910. **2**, 369.
- , und H. Kniep, Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. *Ebenda*. 1911. **3**, 369.
- Strasburger, E., Wirkung des Lichtes und der Wärme auf die Schwärmsporen. *Jena*. 1878.
- Thuret. *Ann. sc. nat.* 1857. Sér. IV. **14**, 15.
- Treviranus, L. C., Fernere Beobachtungen über die Bewegung der grünen Materie im Pflanzenreiche. In Treviranus, H. R. und L. C., *Vermischte Schriften anat. u. physiol. Inhalts.* Bremen. 1817. **2**.
- Verworn, M., I, *Allgemeine Physiologie.* 5. Aufl. *Jena*. 1909.
- , II, *Erregung und Lähmung.* *Jena*. 1914.
- Vogt, E., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. *Zeitschr. f. Bot.* 1915. **7**, 193.
- Vries, M. de, Die phototropische Empfindlichkeit des Segerhafers bei extremen Temperaturen. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1913. **31**, 233.
- Weber, Tastsinn und Gemeingefühl. *Handwörterb. d. Phys.* 1846.
- Weber, G. und F., Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1916. **57**.
- Wertheim-Salomonson, J., Die Effektgröße als Funktion der Reizgröße. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol.* 1903. **100**, 455.
- Zielinski, F., Über die gegenseitige Abhängigkeit geotropischer Reizmomente. *Zeitschr. f. Bot.* 1911. **3**, 81.
- Zolliker, Clara, Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. *Beitr. z. allg. Bot.* 1918. **1**, 449.
-

Besprechungen.

Wisselingh, C. van, Über Variabilität und Erbllichkeit.

Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. 22, 65—126.

Die langjährigen, zytologischen und physiologischen Untersuchungen an *Spirogyra* gaben dem Verf. auch Gelegenheit zum Studium über Variationsweite und Abweichungen bei diesem Objekte, die in der Arbeit zusammengefaßt sind. Allgemeine Bemerkungen über die Gattung und Einzelheiten über die untersuchten Arten sind vorausgeschickt. Sieben Typen verschiedenster Herkunft wurden bearbeitet, deren Bestimmung aber leider nicht immer einwandfrei gelang. Bei *Sp. crassa* und *Sp. triformis* bezweifelt Verf. die Einheitlichkeit des Materiales, da bei derselben Art verschiedene Vorgänge bei Karyokinesen beobachtet wurden. Einheitliches Material muß aber eine Grundbedingung jedes Vererbungsversuches sein. Die vom Verf. unterschiedenen, genau definierten Variationstypen sind Modifikationen, Kombinationen und Mutationen im Sinne Baur's. Kombinationen wurden nicht untersucht, wie überhaupt bei allen Angaben über Erbllichkeit nur die Übertragung von Merkmalen einer Zelle auf die Tochterzellen durch vegetative Teilung zu verstehen ist. Die Bedingungen für Abänderungen sind äußere Lebensbedingungen, wie Licht, Wärme, Nahrung, ferner innere Faktoren und äußere Reize. Von durch erstere ausgelösten Modifikationen wurden Verschiedenheit in der Wachstumsschnelligkeit, Länge und Zahl der Teilungen der Zellen untersucht, als Beispiel für die zweite Gruppe ist die Tatsache erwähnt, daß alte Zellen mit dicker Querwand ein langsames Wachstum zeigen und Verlagerung des Zellkerns, Chromatophors und dadurch verschiedene Länge und Ausstattung der Tochterzellen zur Folge haben. Als äußere Reize gelten Zerschneiden eines Fadens und dadurch hervorgerufene Umbildung früherer Mittelzellen zu Endzellen, Zentrifugieren. Eine Abweichung unbekannter Ursache ist ein Chromatophor ohne Pyrenoid, der auf die Tochterzellen in dieser Form übertragen wird. Eingehend beschäftigte sich Verf. mit der Kernteilung, doch werden die gefundenen Ergebnisse nur soweit mitgeteilt, als sie im Zusammenhange wichtig erscheinen und auf einen »zehnten Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese«, der in Kürze er-

scheinen soll, verwiesen. Es wird abzuwarten sein, wie die bereits früher vom Verf. abweichend gedeuteten Befunde mit denen anderer Autoren in Einklang zu bringen sind, insbesondere jene über die beschriebenen Nukleolusfädchen, die in der Kernplatte bei der Teilung Chromosomen anhängen und meist in konstanter Zahl auftreten. Als Variationen der Karyokinesen sind die Zahl der Nukleolen, Zahl und Verteilung der Nukleolusfädchen geprüft, wobei Abweichungen regelmäßig auf Tochterzellen übertragen werden.

Besonders eingehend werden die Riesenformen besprochen, die Verf. ähnlich wie Gerassimoff durch Zentrifugieren und chemische Einwirkungen erhielt. Die Art der Kernverteilung und Größe der Zellen ist sehr verschieden. Außer Zellen mit zwei normalen oder einem diploiden Kern wurden die mannigfaltigsten Abweichungen in Kerngröße, Zahl, Lage und unregelmäßige Kernteilungen beobachtet, welche oft Amitosen vortäuschen, wogegen sich Verf. wohl mit Recht nachdrücklich wendet. Verf. hat nur die Übertragung der Gigas-Eigenschaften durch Teilung beobachtet und bezieht sich, was die Vererbung auf geschlechtlichem Wege betrifft, auf die Untersuchungen Gerassimoffs, der aus der Zygote diploide Fäden erhielt, wonach Verf. diese Formen vollständig homolog den Gigas-Formen höherer Pflanzen, insbesondere den *Solanum*-Formen Winklers hält. Nach einer Auseinandersetzung mit den wichtigsten Ansichten über Entstehung der Gigas-Formen höherer Pflanzen betont Verf., daß die bei *Spirogyra* beobachtete Art der Entstehung auf jene übertragen werden kann, wofür die Möglichkeit zuzugeben ist, doch zur vollkommenen Homologisierung scheinen Ref. die wenigen Versuche Gerassimoffs eine zu dürftige Basis und erst muß die Vererbung im Sexualwege bei *Spirogyra* und niederen Organismen überhaupt viel eingehender festgestellt werden, bevor von niederen Formen ein Verständnis für die Vorgänge bei höheren gefunden werden wird. Dieses Bedenken gilt insbesondere für die Frage nach dem Träger der erblichen Eigenschaften, ob der Kern allein, oder auch andere Zellteile, für welche letztere Ansicht Verf. Partei ergreift (S. 122 ff.). Eine Übertragung von Merkmalen durch Zellteilung kann zur Entscheidung dieser Frage überhaupt nicht herangezogen werden. Daß z. B. ein abweichend gebauter Chromatophor durch alle Teilungen weitergegeben wird, scheint Ref. nichts gegen die Ansicht des Kernes als alleinigen Überträger von Erbanlagen zu beweisen. In dieser Hinsicht kann als »Vererbung« nur eine solche durch einen Sexualakt angesprochen werden und in dieser Beziehung müssen bei *Spirogyra* Versuche erst entscheiden, da wäre vor allem das Schicksal der Chromatophoren in der Zygote zu prüfen, welche es

sind, die auf den einzigen Keimling übertragen werden, mütterliche, väterliche oder beide? Und wenn bei Algen sich eine Übertragung von Chromatophoren- und Plasmaeigenschaften auf anderem Wege als durch den Kern herausstellen sollte, so ist damit für die Stellungnahme zur Frage nach dem Erbräger bei höheren Pflanzen nichts gewonnen, da sich dieser Vorgang bei der Reduktion des Mikrogameten wohl sehr geändert haben wird. Für alle Arbeiten über Vererbung bei niederen Organismen scheint es Ref. sehr wichtig, eine Vererbung durch den Sexualakt von der Übertragung durch Zellteilung scharf zu trennen. Die vorliegende Arbeit ist ein wichtiger Beitrag zu unserer Kenntnis über Variationsweite und Modifizierbarkeit bei niederen Organismen.

Fritz v. Wettstein.

Rippel, A., Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von *Sinapis alba* L. und die sich daraus ergebenden physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen.

Habilitationsschrift. Breslau 1919 und Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1919. 36.

Die Frage ist bisher methodisch völlig ungenügend in Angriff genommen. Meist experimentierte man mit gleichzeitiger Änderung der Lufttrockenheit, also mit allgemeiner Feucht- und Trockenkultur. Der Verf. arbeitet nun *ceteris paribus* mit alleiniger Variation des Bodenwassers und betritt damit den Weg, der einzig zum Ziel führt.

Als Versuchspflanze dient *Sinapis alba*; zum Vergleich wird *Hedera Helix* herangezogen. Die Versuchsanstellung ist folgende. Die Pflanzen wurzeln in Glasgefäßen in Komposterde von hoher Wasserkapazität und großer Hygroskopizität. Die Wassergabe wird so gewählt, daß mehrere Parallelgefäße je 85, 55, 40 und 25% der wasserfassenden Kraft des Bodens erhalten. Eine zweite Versuchsreihe umfaßt nur Kulturen bei 55% (Feuchtkultur) und bei 25% (Trockenkultur) der wasserfassenden Kraft des Substrates. Das verdunstete Wasser wird täglich durch Wägen ermittelt und ersetzt, um den Wassergehalt des Bodens auf dem gewünschten Stand zu erhalten.

Die Arbeit gliedert sich in zwei Teile. Der erste gibt die Darstellung der Einzeluntersuchungen, im zweiten werden diese allgemeiner betrachtet und in einen weiteren Rahmen eingestellt. Insbesondere führt die Frage nach den Ursachen der charakteristischen Unterschiede zwischen Trocken- und Feuchtkultur zu vielseitigen Erörterungen und berührt auch phylogenetische Gesichtspunkte. Gerade durch die im

allgemeinen Teil gebotene, eingehende geistige Verarbeitung des Materials wird der Abhandlung ein besonderer Stempel aufgedrückt. Er zwingt zu näherem Eingehen und zur Stellungnahme in einigen Punkten.

Der Zwergwuchs der Trockenpflanzen erinnert an den Nanismus der Würzburger Wellenkalkpflanzen und auf anderen, extrem trockenen Böden. Zwar könnte außer der schlechteren Wasserversorgung auch die möglicherweise von ihr abhängige geringere Zufuhr von Nährsalzen entscheidend wirken, allein der relativ höhere N-Gehalt der Trockenpflanzen gestattet nicht, sie als unterernährt anzusehen. Daß sie sich gleichwohl nicht kräftiger entwickeln, wird als Folge des Gesetzes vom Minimum gedeutet; die geringe Wasserzufuhr wirkt hemmend. Der Nanismus betrifft die Zellen selbst; sie sind kleiner als bei den Feuchtpflanzen. Das gilt auch für die Zellen, die nicht direkt am Wasseraustausch beteiligt sind.

Die Rohfaser, also die gesamte Zellwandsubstanz, sinkt merkwürdigerweise mit steigender Bodentrockenheit. Dies beruht auf der Reduktion der mechanischen Elemente. Ihre Differenzierung bleibt bei der Trockenpflanze im selben Vegetationsstadium und auf derselben Schritthöhe des Stengels hinter der Feuchtpflanze zurück. Bodentrockenheit wirkt also hier wie vermehrte Luftfeuchtigkeit, womit man gleichfalls hypoplastische Hemmungserscheinungen erzielt. Die Tatsache, daß nicht sukkulente Xerophyten sich durch starke Ausbildung mechanischer Gewebelemente auszeichnen, braucht nicht direkt mit der Wasserversorgung zusammenzuhängen. Der Verf. zieht hierfür mit Recht den relativen Nährstoffmangel als bedingendes Agens heran und kann sich auf Versuche früherer Autoren mit nährsalzarmen Wasserkulturen und auf die Vorstellungen der Goebelschen Schule über die Folgen des Verhältnisses der Assimilate zu den Nährsalzen berufen.

Für die Erklärung des eigenartigen Befundes der Reduktion der mechanischen Elemente bei der Trockenpflanze nimmt der Verf. seine Zuflucht zur »Inaktivitätshypoplasie« — trotz Küsters Ablehnung des Begriffes — und rechtfertigt sich damit, daß hier in der Tat nur eine einzige Gewebeform an ihrer normalen Entfaltung gehindert sei, während alle übrigen eine »progressive Entwicklung zum xerophilen Typus« erfahren hätten. Wenn es dem Verf. auch gelingt, seiner Auffassung den psycholamarckistischen Charakter, an dem die heutige Forschung erheblichen Anstoß zu nehmen scheint, von vornherein abzustreifen, so bleibt doch zweifelhaft, ob die Erscheinung wirklich auf den bestimmenden Einfluß des »Nicht-Gebrauches« zurückgeführt werden kann. Eine Deutung als Paravariante analog der von Sonnen- und Schattenblatt lehnt der Verf. ab.

Entsprechend der infolge »Nicht-Gebrauches« reduzierten mechanischen Elemente läßt sich die Zunahme der Leitelemente und die Dichtigkeit der Blattnervatur bei der Trockenpflanze durch »erhöhte Inanspruchnahme« als Reizvorgang erklären. Sie wäre damit eine Folge der erschwerten Wasserversorgung und führt zu der Frage, ob es etwa die Transpirationssteigerung, also »der Grad der Inanspruchnahme der Gefäße« (Winkler) sei, der eine Vermehrung der Leitbahnen bedinge. Rippel betont die Möglichkeit einer gesteigerten Inanspruchnahme der Tracheen durch wechselseitigen Kampf ums Wasser und zeigt, daß ihr Erfolg durchaus nicht an eine gesteigerte Transpiration gebunden ist. Denn in entsprechenden Versuchen, die wenigstens für Tropaeolum unter annähernder Berücksichtigung der Oberflächenverdunstung des Bodens und unter genauerer der transpirierenden Blattoberfläche durchgeführt wurden, zeigen Trocken- und Feuchtpflanze gleichstarke Transpiration.

Dieses Ergebnis ist sehr auffällig, da die Blätter der Trockenpflanze eine erhebliche Vermehrung der Stomata aufweisen. Das Trockenblatt verhält sich also wie das Sonnenblatt, — wie überhaupt zwischen Trocken- und Feuchtblatt einerseits und Sonnen- und Schattenblatt andererseits weitgehende Analogien bestehen, wenigstens sofern von der Ausbildung der Palisaden abgesehen wird. Die Vermehrung der Stomata, die mit der erschwerten Wasserversorgung ökologisch in Widerspruch steht, deutet der Verf. als Anpassung an vermehrten CO_2 -Bedarf. Dieser freilich will dem Ref. selbst unter der Annahme einer Bestätigung der vom Verf. herangezogenen, angeblich besseren Nährsalzversorgung der Trockenpflanzen, angesichts der gleichbleibenden Lichtverhältnisse in Trocken- und Feuchtkultur sehr problematisch erscheinen. Nach des Verf.s Vorstellung spielt sich in der Trockenpflanze ein Kampf ab zwischen den Faktoren der Wasserversorgung und denen der gesteigerten Assimilation, der in der Ontogenese mit einer teilweisen Niederlage der ersten endigt. Bei typischen Xerophyten soll aber die phylogenetische Entwicklung zu einem Ausgleich geführt haben.

Zwischen den hypothetischen Vorstellungen des Verf.s, dem anatomischen Befund der größeren Zahl der Stomata beim Trockenblatt und dem physiologischen der nicht gesteigerten oder sogar etwas geringeren Transpiration scheint ein Widerspruch insofern zu bestehen, als das Trockenblatt *ceteris paribus* tatsächlich stärker transpirieren müßte als das Feuchtblatt. Sollte aber — abgesehen von der geringeren Größe der Stomata — ein rascher Schluß der Spalten das Ergebnis bedingen, so müßte ja damit aus physikalischen Gründen auch die Assimilation unterbunden werden; die soll aber gerade gesteigert sein! Aus diesem

Dilemma retten uns offenbar die neueren amerikanischen Transpirationsarbeiten (Livingston, Knight). Sie zeigen nämlich, daß die Transpiration selbst bei gleichbleibender Spaltenweite und gleichen atmosphärischen Bedingungen (rel. Luftfeuchtigkeit) dann herabgesetzt wird, wenn die Abgabe des Wassers den Zustrom von der Wurzel her erheblich übersteigt. Die Bedingung »ceteris paribus« ist also in Wirklichkeit gar nicht erfüllt; denn der Wassergehalt der inneren transpirierenden Fläche ist im Trockenblatt herabgesetzt. So scheint es also dem Ref. möglich, wenn nicht notwendig, daß die Transpiration trotz vermehrter und offener Stomata nicht gesteigert ist gegenüber dem stomataärmeren, aber besser mit H_2O versorgten Feuchtblatt. Dieser Gesichtspunkt könnte auch für die Beurteilung der Sonnen- und Schattenblätter und die Frage ihrer relativen Transpiration von Bedeutung sein.

Für Gestalt und Anatomie der Trockenpflanze möchte der Verf. auch die phylogenetische Entwicklung der Versuchspflanze bis zu einem gewissen Grade verantwortlich machen. Der Erfolg der Trockenkultur wäre dann als Atavismus zu deuten, insofern durch Schaffung solcher Bedingungen, die ehemals Gestalt und Bau der Pflanzen bestimmten, auch der damalige Charakter wieder hervorgerufen würde. Bei *Sinapis alba* würde also gewissermaßen aus der Kulturform wieder die Stammform im »Wildzustand«. Da ihre Heimat die Mittelmeerländer sein sollen, wäre das Auftreten von Zwergwuchs auch in dieser Hinsicht verständlich. Doch steht es mit diesen Fragen gerade so wie bei den unerquicklichen Erörterungen über das »biogenetische Grundgesetz«: mangels unserer Kenntnis der Stammform sind wir nicht in der Lage, die von der Kritik zu fordernde »scharfe Sonderung der palinogenetischen und der zänogenetischen Instanzen« (Gegenbaur) vorzunehmen. Der Verf. gibt selbst zu, es könnten durch die künstlich geschaffenen Bedingungen neue organ-funktionelle Anpassungen entstanden sein. Auch korrelative Erscheinungen könnten mit im Spiele sein.

Die phylogenetischen Betrachtungen zur Erklärung des auffallenden Unterschiedes der anatomischen Merkmale zwischen den durch abnorme Bodentrockenheit erzielten Trockenblättern und denen typischer, nicht sukkulenter Xerophyten enthalten zuviel hypothetisches, als daß auf sie näher eingegangen werden könnte.

Die Nährstoffarmut mancher Substrate, die der Verf. als bedingendes Agens xerophytischer Struktur betont und — im Gegensatz zum Ref. — auch für die Xeromorphie mancher Hochmoorpflanzen heranziehen möchte, dürfte gerade für das ökologische Problem dieser Pflanzen von geringerer Bedeutung sein. Denn der Ref. konnte zeigen,

daß eine ganze Reihe typischer Hochmoorpflanzen (darunter auch die charakteristische *Scheuchzeria palustris*), die inmitten gewisser Xerophyten auf demselben nährstoffarmen Verlandungssphagnetum wachsen, ausgesprochen hygromorph sind. Der Salzarmut dürfte hier lediglich eine Bedeutung für die relativ starke Ausbildung mechanischer Elemente zuerkannt werden. Diese allein bestimmt aber keineswegs einen xeromorphen Charakter und kann, wie *Scheuchzeria* deutlich offenbart, mit unzweideutiger Hygromorphie der an der Wasserversorgung unmittelbar beteiligten Gewebe verbunden sein.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, daß die anatomischen Unterschiede zwischen Trocken- und Feuchtblatt sich auf viele sorgfältige Einzelmessungen des Verf.s gründen. Die Zuverlässigkeit der Ergebnisse wird zudem gesichert durch kritische Berücksichtigung der Meßfehler mit Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung.

C. Montfort.

Ulbrich, E., Deutsche Myrmekochoren. Beobachtungen über die Verbreitung heimischer Pflanzen durch Ameisen.

Mit 24 Abb. im Text. Leipzig und Berlin (Th. Fisher). 1919. 60 pp.

Verf. stellt für deutsche Verhältnisse das Wichtigste über myrmekochore Pflanzen und ihre Kennzeichen zusammen. Die Gruppierung der Myrmekochoren folgt im wesentlichen der von Sernander (Uppsala-Stockholm 1906) gegebenen und ist begründet auf die an den Samen oder Früchten der Pflanzen entwickelten »Ölkörper« oder Elaiosome (Sernander), deren Stoffe den Ameisen wertvoll sind und die Tiere zum Verschleppen der »Verbreitungseinheiten« veranlassen. Auch die Bezeichnungen, die Verf. den von ihm unterschiedenen Typen gibt, entsprechen im wesentlichen den von Sernander vorgeschlagenen.

Verf. hat bei seinen Studien manche die Biologie der Ameisen betreffende Beobachtungen gesammelt, die über die Frage der Myrmekochorie hinausgehen; ich erwähne seine Funde von *Lepiota*-Fruchtkörpern auf Ameisenhaufen.

Küster.

Loeb, Jacques, Influence of leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a hormone theory of these processes.

Bot. Gaz. 1917. 63, 25—50.

Verf. hat *Bryophyllum calycinum*, das bisher für Restitutionsstudien sein Lieblingsobjekt¹ war, nun auch zu Untersuchungen über Geo-

¹) Vgl. Zeitschr. f. Bot. 1916. 8, 717.

tropismus benutzt. Er zeigt, daß ein blattloser Stamm, im feuchten Raum horizontal aufgehängt, sich viel langsamer krümmt als einer, der auch nur ein Blatt besitzt. Und wie die geotropische Krümmung, so hängt auch die Wurzelbildung von der Gegenwart und auch von der Stellung der vorhandenen Blätter ab: ein Blatt an der Spitze bewirkt starke Krümmung, ein Blatt an der Basis nur schwache.

Alle diese und einige andere Versuche werden dem Verf. verständlich durch die Annahme, daß jedes Blatt sproßbildende Substanzen in den Stamm nach oben und wurzelbildende nach unten sendet. Er nimmt dann ferner an, daß es auch eine spezifische Substanz (Hormon) für geotropische Krümmung gibt. Ein apikales Blatt sendet die wurzelbildende und die geotropische Substanz nach der Unterseite des Stengels in die Rinde, ein basales Blatt »saugt sie weg«.

Die Botaniker seien auf diese Versuche aufmerksam gemacht, die zweifellos noch einer Erklärung bedürfen. Daß diese anders ausfallen möge als die Loeb'sche, wäre sehr zu wünschen. Bedauerlich ist es, daß ein ideenreicher Forscher wie Loeb sich so gar nicht um die Literatur kümmert. »The writer was rather surprised to find that stems deprived of their growing region should show geotropic curvatures« (S. 26). »In order to find out the mechanism of geotropic curvature stems were split lengthwise« (S. 31). Diese beiden Sätze kennzeichnen die Nichtachtung des schon Erforschten zur Genüge. Bezeichnend ist auch, daß wir nicht einmal erfahren, ob die Versuche am Licht oder im Dunkeln ausgeführt worden sind.

Jost.

Loeb, Jacques, Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in Bryophyllum calycinum.

Bot. Gaz. 1918. 65, 150—174.

Das Resultat der Arbeit wird im Untertitel schon ausgesprochen. Es wird u. a. in der Weise bewiesen, daß zwei Schwesterblätter, die unter normalen Verhältnissen nach Abtrennung von der Mutterpflanze gleiche Gewichtsmengen von Tochttersprossen produzieren würden, ganz ungleiche, aber der Blattsubstanz proportionale Mengen ergeben, wenn am einen durch zentrale Ausschnitte Blattmasse entfernt wurde. In einem Blatt ist nur eine begrenzte Menge Substanz vorhanden und diese wird von denjenigen Knospen angezogen, die durch größere Wasserzufuhr im Wachstum gefördert werden.

Die Versuche sind, das wird hier ausdrücklich gesagt, am Licht ausgeführt.

Jost.

Graves, A. H., Chemotropism in Rhizopus.

Bot. Gaz. 1916. 62, 337.

Die Versuche beziehen sich vor allem auf *Rhizopus*, gelten aber im Prinzip auch für *Botrytis* und *Penicillium*. Sie wurden so ausgeführt, daß zwei Agarschichten, von denen die eine mit Sporen des Pilzes besetzt war, von einer mehrfach durchlochenden Glimmerplatte getrennt waren. Durch die Löcher der Platte fand Diffusion statt.

Am auffälligsten sind die negativen, vom Kultursubstrat des Pilzes sich abwendenden Krümmungen, die Verf. mit Clark und Fulton auf irgendwelche Stoffwechselprodukte des Pilzes (»staling substances«) zurückführt. Es sind flüchtige, oder wärmeunbeständige Stoffe, die demnach durch Kochen verschwinden. Positive Krümmungen konnten durch Rohrzucker und Traubenzucker, am besten aber durch Rübensaft herbeigeführt werden; sie sind indes schwächer als die negativen und können deshalb im Fall der Verwendung des reinen Zuckers leicht übersehen werden.

Die Angaben Miyoshis über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes beim Chemotropismus der Pilze sind nach diesen Ergebnissen noch zweifelhafter geworden als sie bisher schon waren. Jost.

Nathansohn, Alexander, Über kapillarelektische Vorgänge in der lebenden Zelle.

Kolloidchemische Beihefte. 1919. 11, 261—321.

Die Arbeit des Verf.s zerfällt in zwei Hauptabschnitte: Der erste sucht die Möglichkeit von kapillarelektischen Oxydationen im Protoplasma darzutun und eine elektrolytische Atmungstheorie zu begründen, welche der reinen Enzymtheorie gegenübertritt würde. Verf. gibt zwar zu, daß für alle zellulären Oxydationen Enzyme vorhanden sein könnten, betont aber unter Berufung auf die bekannten Versuche von Warburg (Über die Wirkung der Struktur auf chemische Vorgänge in den Zellen. Jena, 1913) sowie von Battelli und Stern (Biochem. Zeitschr. 1914. 67, 443 u. a. a. O.), daß für den Ablauf der Atmung die Verknüpfung der Enzyme mit der Plasmastruktur das Bedeutungsvolle sei. In gleicher Richtung hat sich Rubner und der Ref. für die vitale Enzymtätigkeit geäußert. Während Ref. in einer bestimmten Lokalisation durch chemische Bindung an gewisse Plasmateilchen und die dadurch bedingten Regulationsmöglichkeiten das Entscheidende sieht, hat der Verf. allgemein die ungeheure Oberflächenentwicklung des Plasmasystems im Auge, insofern diese der Sitz von Potentialsprüngen sein müsse, die auf alle in ihren Bereich gelangenden Atmungsmaterialien einwirkten, und von

diesen seien es die elektrolytisch wirkenden, denen die fragliche Bedeutung zuerkannt wird. Es wird, von der Erscheinung der sogenannten Stenolyse als eines elektrolytischen Prozesses ausgehend, deren Auftreten in den Grenzflächen analog den von Haber und Klemensiewicz studierten Vorgängen, die ebenfalls ohne äußere Stromzuführung beim Arbeiten mit in Säure oder Alkali getauchten und mit Sprüngen versehenen Glasdiaphragmen zustandekommen, zu erweisen versucht, und die nötige Größe der elektromotorischen Kräfte und das für die Theorie notwendige Bestehen fortwährender Depolarisation diskutiert. Für den naszierenden Wasserstoff wird der gelöste Sauerstoff, dann aber auch Katalase, die sogenannten Atmungschromogene Palladins usw. die genannte Wirkung haben. Was den naszierenden Sauerstoff betrifft, so kommen organische Stoffe in Betracht, etwa Traubenzucker, wobei nacheinander Oxysäuren und Aldehyde entstehen könnten, unter Mitwirkung von Aldehydfermenten. Solche »Atmungsströme« könnten auch die bei der Zuckeroxydation auftretenden H-Ionen der intermediären Säure hervorrufen. Die sich hieraus ergebenden Konsequenzen werden auch für die intramolekulare Atmung und Gärung betrachtet. Die der Theorie scheinbar entgegenstehende Feststellung Pfeffers mit Methylenblau und Cyanin, wonach jedenfalls ein allgemeines Vorhandensein von naszierendem H und O und somit ein allgemeines, wahlloses Oxydations- und Reduktionsvermögen der Zelle nicht besteht, wird so gedeutet, daß diese Stoffe einerseits oxydiert, andererseits regeneriert werden, daß also ein bestimmt gerichteter Reaktionsverlauf nur diejenigen Stoffe erfaßt, auf die entsprechend lokalisierte Enzyme wirken.

Der zweite Abschnitt behandelt die Bedeutung der Elektroosmose für die Energietransformation im Protoplasma. Wir müssen uns hier kürzer fassen. Auf Grund älterer Versuche Bernsteins und der Darlegungen von Freundlich vom kapillarelektischen Zustandekommen von Membranströmen, die elektroosmotisch Wasser durch die Membran treiben (wobei elektrochemisch reaktionsfähige Stoffe, deren Ionen durch diese Ströme entladen werden, beiderseitig der Membran sich befinden, also Wasser nicht in Reaktion zu treten braucht) könnte etwa durch einseitige Milchsäurebildung, deren Anion bei der Überführung zusammen mit dem entgegengesetzt wandernden H-Ion enzymatisch verbrannt würde, auch ohne die sogenannte Stenolyse ein dauernder elektroosmotisch wirksamer Strom unterhalten werden. Bei der Annahme, daß die gesamte Veratmung organischer Substanz eine elektrolytische Verbrennung darstellt, kommt Verf. aber auf Grund von Betrachtungen über die zu den Verbrennungen nötigen Ladungsmengen *ceteris paribus* zu einer sechsmal so ökonomischen Ausnutzung der stromliefernden Reaktion.

Der Verf. erörtert dann weiter ausführlich die Rolle der Elektroosmose in den Resorptions- und Sekretionsvorgängen, indem er zunächst das Vorhandensein der Bedingungen für eine nach dem Zellinnern gerichtete elektrische Wasserbewegung dartut. Der in der Zelle scheinbar bestehende hydrostatische Gleichgewichtszustand wird als ein dynamischer aufgefaßt, der sich aus dem Einstrom und dem entgegengesetzt wirkenden Filtrationsstrom ergibt. Bei Qualitätsverschiedenheiten der Plasmahäute auf entgegengesetzten Seiten, wodurch die Druckfiltration und die Elektroosmose verschieden oder etwa nur die erstere beeinflußt würde, müßte z. B. bei stärkerer Förderung dieser ein konstanter einseitig gerichteter Wasserstrom durch die Zelle zustandekommen (vgl. z. B. den Blutungsvorgang, dessen quantitative Seite nach dem Verf. der Deutung keine Schwierigkeiten bereiten würde). Nachdem Verf. auch noch die Resorption von Lösung ohne osmotische Druckdifferenz und die Sekretion gegen eine solche, wie sie im Tierkörper (und im Pflanzenreich bei der NaCl-Sekretion der Statice-Drüsen vom Ref.) nachgewiesen wurden, in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen hat, folgen zwei kürzere Abschnitte über die Energietransformation im synthetischen Stoffwechsel und diejenige bei mechanischen Arbeitsleistungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Die sehr anregenden Ausführungen des Verf.s zeugen von ungewöhnlichen Kenntnissen der physikalischen Grundlagen und einer intensiven Durchdenkung dieser für die Physiologie so bedeutungsvollen Fragen. Unbefriedigend, und das liegt nach dem Stande unserer Kenntnisse allerdings in der Natur der Sache, ist der rein theoretische und hypothetische Charakter seiner Darlegungen, um so mehr, als auch die physikalischen Voraussetzungen noch nach vielen Richtungen gründlicher Durcharbeitung bedürfen.

Ruhland.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Wiedemann, E., Über Gesetzmäßigkeiten bei Pflanzen nach al Biruni. (Biol. Centralbl. 1920. 40, 113—116.)

Zelle.

Derschau, M. v., Pflanzliche Plasmastrukturen und ihre Beziehungen zum Zellkern. (Flora. 1920. N. F. 13, 199—212.)

Pratje, A., Die Chemie des Zellkernes. (Biol. Centralbl. 1920. 40, 88—113.)

Gewebe.

Bailey, J. W., Structure, development and distribution of so-called Rims or Bars of Sanio. (Bot. Gaz. 1919. 67, 449—469.)

- Belyea, H. C., Ray tracheid structure in second growth of *Sequoia washingtoniana*. (Bot. Gaz. 1919. 68, 467—474.)
- Neef, F., Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 225—255.)
- Neger, F. W., und Kupka, Th., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lentizellen I. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 141—149.)
- Record, S. J., Significance of resinous tracheids. (Bot. Gaz. 1918. 66, 61—68.)
- Thompson, W. P., Companion cells in bast of *Gnetum* and Angiosperms. (Ebenda. 1919. 68, 451—460.)
- Weatherwax, P., Position of scutellum and homology of coleoptile in Maize. (Ebenda. 1920. 69, 179—183.)

Physiologie.

- Bakke, A. L., Determination of wilting. (Bot. Gaz. 1918. 66, 81—117.)
- Baule, B., Prinzipielle Überlegungen zum Wachstumsgesetz der Pflanze. (Landwirtsch. Jahrb. 1919. 54, 493—507.)
- Bonazzi, A., On nitrification. III. The isolation and the description of the nitrite ferment. (Bot. Gaz. 1919. 68, 194—208.)
- Branscheidt, P., Zur Kenntnis der Stoffverteilung im Keimling der Sonnenblume. (Landwirtsch. Jahrb. 1919. 54, 563—601.)
- Clayton, E. E., Hydrogen cyanide fumigation. (Bot. Gaz. 1919. 67, 483—501.)
- Cribbs, J. E., Ecology of *Tilia americana*. I. Comparative studies of the foliar transpiring power. (Ebenda. 68, 262—287.)
- Fischer, H., Pflanzenwuchs und Kohlensäure. (Naturwissenschaft. 1920. 8, 413—417.)
- Fritsch, R., Findet sich Selen im pflanzlichen und tierischen Organismus? (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1920. 109, 186—188.)
- Hendricks, H. V., Torsion studies in twining plants. (Bot. Gaz. 1919. 68, 425—441.)
- Hoagland, D. R., Relation of nutrient solution to composition and reaction of cell sap of barley. (Ebenda. 297—305.)
- Jones, H. A., Physiological study of maple seeds. (Ebenda. 1920. 69, 127—153.)
- Knudson, L., and Smith, R. S., Secretion of amylase by plant roots. (Ebenda. 1919. 68, 460—464.)
- Kufferath, H., Note sur la forme de la courbe de fermentation d'après des expériences de M. A. J. Brown (1892). (Ann. et bull. soc. roy. méd. et nat. Bruxelles. 1919. 39—51.)
- Lauritzen, J. I., s. unter Pilze.
- Lipschitz, W., Mechanismus der Giftwirkung aromatischer Nitroverbindungen, zugleich ein Beitrag zum Atmungsproblem tierischer und pflanzlicher Zellen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1920. 109, 189—258.)
- Mac Dougal, D. T., Richards, H. M., and Spoehr, H. A., Basis of succulence in plants. (Bot. Gaz. 1919. 67, 405—417.)
- Maire, R., s. unter Pilze.
- Mazé, P., Recherche d'une solution purement minérale capable d'assurer l'évolution complète du maïs cultivé à l'abri des microbes. (Ann. inst. Pasteur. 1919. 33, 139—173.)
- Metzner, P., Zur Mechanik der Geißelbewegung. (Biol. Centralbl. 1920. 40, 49—88.)
- Mitscherlich, E. A. (in Gemeinschaft mit Dühring, F., Saucken, S. v., und Lankisch, H.), Vegetationsversuche mit physiologischen Reaktionen. (Landw. Jahrb. 1919. 54, 477—493.)
- Nestler, A., Zur Kenntnis des Rhinanthocyans. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 117—122.)
- Pfeiffer, H., Über Exkrete und Exkretionsbehälter einiger Dikotyledonen. (Mikrokosmos. 1920. 146—151.)
- Phillips, T. G., Chemical and physical changes during geotropic response. (Bot. Gaz. 1920. 69, 168—179.)

- Pütter, A., Ein Wachstumsgesetz. (Naturwissenschaften. 1920. **8**, 402—407.)
- Rigg, G. B., and Thompson, T. G., Colloidal properties of bog water. (Bot. Gaz. 1919. **68**, 367—380.)
- Rose, R. C., After-ripening and germination of seeds of *Tilia*, *Sambucus* and *Rubus*. (Ebenda. **67**, 281—309.)
- , D. H., Kraybill, H. R., and Rose, R. C., Effect of salts upon oxydase activity of apple bark. (Ebenda. 1920. **69**, 218—237.)
- Sampson, H. C., Chemical changes accompanying abscission in *Coleus Blumei*. (Ebenda. 1918. **66**, 32—54.)
- Sinnott, E. W., Factors determining characters and distribution of food reserve in woody plants. (Ebenda. 162—176.)
- Stange, H., s. unter Pilze.
- Walster, H. L., Formative effect of high and low temperatures upon the growth of barley: A chemical correlation. (Bot. Gaz. 1920. **69**, 97—127.)
- Waterman, W. G., Development of root systems under dune conditions. (Ebenda. 1919. **68**, 22—54.)
- Weaver, J. E., and Mogensen, A., Relative transpiration of coniferous and broad-leaved trees in autumn and winter. (Ebenda. 393—425.)
- Wöber, A., Die fungizide Wirkung der verschiedenen Metalle gegen *Plasmopara viticola* Berl. et de Toni und ihre Stellung im periodischen System der Elemente. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1920. **30**, 51—59.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Bach, S., Zur näheren Kenntnis der Faktoren der Anthozyanbildung bei *Pisum*. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. 1919. **7**, 64—66.)
- , Noch ein Bastardierungsversuch *Pisum* \times *Faba*. (Ebenda. 73—83.)
- Castle, W. E., Model of the linkage system of eleven second chromosome genes of *Drosophila*. (Proc. nat. acad. sci. 1920. **6**, 73—77.)
- Fruwirth, C., Zum Verhalten der Bastardierung spontaner Variationen mit der Ausgangsform. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. 1919. **7**, 66—73.)
- Hessing, J., Mitteilung bezüglich der Variabilität einiger Grasarten. (Ebenda. 53—57.)
- Jones, D. F., Selective fertilization in pollen mixtures. (Proc. nat. acad. sci. 1920. **6**, 66—70.)
- Kanda, M., Field and laboratory studies of *Verbena*. (Bot. Gaz. 1920. **69**, 54—72.)
- Lindhard, E., und Iversen, K., Vererbung von roten und gelben Farbenmerkmalen bei Beta-Rüben. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. 1919. **7**, 1—19.)
- Mitscherlich, E. A., Über künstliche Wunderröhrenbildung. (Ebenda. 101—149.)
- Raum, J., Ein weiterer Versuch über die Vererbung der Samenfarbe bei Rotklee. (Ebenda. 149ff.)
- Richet, Ch., et Cardot, H., s. unter Bakterien.
- Stout, A. B., Intersexes in *Plantago lanceolata*. (Bot. Gaz. 1919. **68**, 109—134.)
- Transeau, E. N., s. unter Algen.
- Tschermak, E. v., Bastardierungsversuche mit der grünsamigen Chevrier-Bohne. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. 1919. **7**, 57—61.)

Ökologie.

- Heinricher, E., Zur Kenntnis der Verhältnisse zwischen Mistel und Birnbäumen. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1920. **30**, 41—51.)
- Hutchinson, A. H., Limiting factors in relation to specific ranges of tolerance of forest trees. (Bot. Gaz. 1918. **66**, 465—494.)
- Kraepelin, H., Die Sprengelsche »Saftmal-Theorie«. (Biol. Centralbl. 1920. **40**, 120—141.)
- Mc Murphy, J., and Peirce, G. J., Drought and the root-system of *Eucalyptus*. (Science. 1920. **N. S.** **51**, 118—120.)
- Weir, J. R., Experimental investigations on the genus *Razoumofskyia*. (Bot. Gaz. 1918. **66**, 1—32.)

Myxomyceten.

- Hilton, A. E., Observations on capillitia of Mycetozoa. (Journ. Queckett micr. club. 1919. 2. ser. 14, 5—12.)
 Skupiński, F. X., Influence du milieu nutritif sur le développement des champignons myxomycètes. (Compt. rend. soc. biol. Paris. 1919. 82, 379—380.)

Algen.

- Brown, J. G., Abnormal conjugation in Spirogyra. (Bot. Gaz. 1918. 66, 269—272.)
 Church, A. H., The phaeophyceean zoid. (Journ. of Bot. 1919. 57, Suppl. 1—7.)
 Duce'llier, F., Deux Desmidiacées nouvelles. (Bull. soc. bot. Genève. 1919. 2. sér. 11, 117—121.)
 Growes, J., Notes on Lychnothamnus. (Journ. of Bot. 1919. 57, 125—129.)
 Transeau, E. N., Hybrids among species of Spirogyra. (Americ. Natural. 1919. 53, 109—119.)
 —, and Tiffang, H., New Oedogoniaceae. (Ohio Journ. of sci. 1919. 19, 240—242.)
 Yendo, K., A monograph of the genus Alaria. (Journ. coll. sci. imp. univ. Tokyo. 1919. 43, 145 S.)

Bakterien.

- Conn, H. J., s. unter Angewandte Botanik.
 Crisanaz, A., Schwefelammoniak, Chilisalpeter und Knöllchenbakterien. (Österr. Gartenzeitg. 1919. 14, 6—12.)
 Drechsler, C., Morphology of the genus Actinomyces. I. u. II. (Bot. Gaz. 1919. 67, 65—83, 147—168.)
 Friedberger, E., und Pfeiffer, R., Lehrbuch der Mikrobiologie. (Herausgeg. von O. Bail u. a.) Jena. 1919. 1206 S.
 Furlani, J., Über den Einfluß der Bestrahlung auf Bakterium pyocyanum (Gessard, Flügge) und seine Pigmente. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. Abt. I. 1919. 128, 25—92.)
 Green, H. H., and Kestell, N. H., Behaviour of bacteria towards arsenic. (South Afric. Journ. of sc. 1919. 15, 369—374.)
 Lemoigne, F., Fermentation butyline glycolique du saccharose par les bactéries du groupe du Bacillus prodigiosus. (Compt. rend. soc. biol. Paris. 1919. 82, 234—236.)
 Rant, A., De bacteriën der wortelknolletjes van de Leguminosen. (Teysmannia. 1919. 30, 66—74.)
 Richet, Ch., et Cardot, H., Mutations brusques dans la formation d'une nouvelle race microbienne. (Compt. rend. acad. sc. Paris. 1919. 168, 657—662.)
 Sanner, F. W., Bacteriology and mycology of foods. New York. 1919. 592 S.
 Svanberg, O., Die Aziditätsbedingungen der echten Milchsäurebakterien. (Medd. k. Vetenskaprak. Nobelinst. 1919. 2, 10 S.)
 Waksman, S. A., and Curtis, R. E., The occurrence of Actinomycetes in the soil. (Soil sci. 1919. 6, 309—319.)

Pilze.

- Bisby, G. R., Short cycle Uromyces of North America. (Bot. Gaz. 1920. 69, 193—218.)
 Blakeslee, A., Sexuality in Mucors. (Science. 1920. N. S. 51, 375—382.)
 Burger, O. F., Sexuality in Cunninghamella. (Bot. Gaz. 1919. 68, 134—147.)
 Dodge, C. W., Tyrosin in the fungi: chemistry and methods of studying the Tyrosinase reaction. (Ann. Missouri bot. gard. 1919. 6, 71—92.)
 Eriksson, J., Zwei russische Gymnosporangien. (Ark. f. Bot. 1919. 15, 23 S.)
 —, Etudes biologiques et systématiques sur les Gymnosporangium suédois. (Compt. rend. acad. sci. Paris. 1919. 198, 471—473.)
 Gautier, C., Sur les pigments des Russules. (Compt. rend. soc. biol. Paris. 1919. 82, 72—73.)

- Höhnel, F., Über Pseudopeziza, Pyrenopeziza, Ephelina und Spilopodia. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 96—102.)
- , Über die Gattung Phlyctaenea Desmazières. (Ebenda. 102—111.)
- , Über Botryosphaeria, Epiphyma und Pilgeriella. (Ebenda. 111—117.)
- Kaufmann, F., Die in Westpreußen gefundenen Pilze der braunsporigen Gattungen Pholiota, Flammula, Naucoria, Galera, Tubaria, Crepidotus. (Ber. westpr. bot.-zool. Ver. Danzig. 1919. 40, 22—57.)
- , Die in Westpreußen gefundenen Pilze der drei schwarzbraunsporigen Blattpilzgattungen Hypholoma, Psilocybe, Psathyra. (Ebenda. 41, 1—22.)
- Kempton, F. E., Origin and development of Pycnidium. (Bot. Gaz. 1919. 68, 233—262.)
- Lauritzen, J. I., The relation of temperature and humidity to infection of certain fungi. (Phytopathology. 1919. 9, 7—35.)
- Linossier, G., Sur le développement de l'Oidium lactis en milieux artificiels. (Compt. rend. soc. biol. Paris. 1919. 82, 240—242.)
- , Les vitamines et les champignons. (Ebenda. 381—384.)
- Levine, M., The sporadic appearance of non-edible mushrooms in cultures of Agaricus campestris. (Bull. Torrey bot. club. 1919. 46, 57—63.)
- Maire, R., L'influence de la lumière sur la fructification d'une Agaricacée en culture pure. (Bull. soc. hist. nat. Afrique nord. 1919. 10, 64—106.)
- Mangenot, G., Sur la formation des asques chez Endomyces Lindneri (Saito). (Compt. rend. soc. biol. Paris. 1919. 82, 230—232, 477—479.)
- Mc Dougall, W. B., Development of Stropharia epimyces. (Bot. Gaz. 1919. 67, 258—263.)
- Molliard, M., L'ovalbumine constitue un aliment complet pour l'Isaria densa. (Compt. rend. soc. biol. Paris. 1919. 82, 523—524.)
- Sanner, F. W., s. unter Bakterien.
- Schaffnit, E., Über die geographische Verbreitung von Calonectria graminicola (Berk. und Brom.) Wwr. (Fusarium nivale Caes.) und die Bedeutung der Beize des Roggens zur Bekämpfung des Pilzes. (Landwirtsch. Jahrb. 1919. 54, 523—539.)
- Schmitz, H., Studies in the physiology of the fungi. VI. The relation of bacteria to cellulose fermentation induced by fungi, with special reference to the decay of wood. (Ann. Missouri bot. garden. 1919. 6, 93—136.)
- Stakman, E. C., and Levine, M. N., Effect of certain ecological factors on the morphology of the urediniospores of Puccinia graminis. (Journ. agric. research Washington. 1919. 16, 43—77.)
- , u. a., New biologic forms of Puccinia graminis. (Ebenda. 103—105.)
- Stange, H., Reduktion und alkoholische Gärung. (Zeitschr. f. Gärungsphys. 1919. 5, 65—150.)
- Steinberg, R. A., A study of some factors influencing the stimulative action of zinc sulphate on the growth of Aspergillus niger II. A comparison of two strains of the fungus. (Bull. Torrey bot. club. 1919. 46, 1—20.)
- Stevens, F. L., Perithecia with an interascicular pseudoparenchyma. (Bot. Gaz. 1919. 68, 474—477.)
- , Dothidiaceous and other Porto Rican fungi. (Ebenda. 1920. 69, 248—258.)
- , and Dalby, N., Some Phyllachoras from Porto Rico. (Ebenda. 1919. 68, 54—60.)
- Tanaka, T., New Japanese fungi V—VII. (Mycologia. 1918. 10, 285—288. 1919. 11, 80—86, 148—154.)
- Tehon, L. R., Studies of some Porto Rican fungi. (Bot. Gaz. 1919. 67, 501—512.)
- Thaxter, R., Second note on certain peculiar fungus-parasites of living insects. (Ebenda. 1920. 69, 1—28.)
- Walker, L. B., Development of Pluteus and Tubaria furfuracea. (Ebenda. 1919. 68, 1—22.)

Flechten.

- Lister, G., Two new varieties of Lamproderma. (Journ. of Bot. 1919. 57, 25—27)

Steiner, J., Beiträge zur Kenntnis der Flora Griechenlands. C. Lichenes. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1919. 59, 52—101.)

Moose.

- Dixon, H. N., Miscellanea bryologica VI. (Journ. of Bot. 1919. 57, 73—80.)
 Dopscheg-Uhlár, J., Versuche über die Umwandlung von Antheridienständen in den vegetativen Thallus bei Marchantien. (Flora. 1920. N. F. 13, 191—198.)
 Evans, A. W., A taxonomic study of Dumortiera. (Bull. Torrey bot. club. 1919. 46, 167—182.)
 Haupt, A. W., A morphological study of Pallavicinia Lyellii. (Bot. Gaz. 1918. 66, 524—534.)
 Hurst, C. P., Il fracombe mosses and hepatics. (Journ. of Bot. 1919. 57, 94—97, 119—124.)
 Malta, N., Beiträge zur Moosflora des Gouvernements Pleskau mit besonderer Berücksichtigung des Kalksteingebietes der Welikaja-Mündung. Riga. 1919. 78 S.
 Sharp, L. W., Spermatogenesis in Blasia. (Bot. Gaz. 1920. 69, 258—269.)

Farnpflanzen.

- Brause, G., Bearbeitung der von C. Ledermann von der Sepik (Kaiserin-Augusta)-Fluß-Expedition 1912—1913 und von anderen Sammlern aus dem Papuagebiet früher mitgebrachten Pteridophyten, nebst Übersicht über alle bis jetzt aus dem Papuagebiet bekannt gewordenen Arten derselben. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 31—250.)
 Brown, E. D. W., Apogamy in *Camptosorus rhizophyllus*. (Bull. Torrey bot. club. 1919. 46, 27—30.)
 Hayata, B., *Protomarattia*, a new genus of Marattiaceae and Archangiopteris. (Bot. Gaz. 1919. 47, 84—92.)
 Hill, J. B., Anatomy of *Lycopodium reflexum*. (Ebenda. 68, 226—232.)
 Köhler, E., Farnstudien. (Flora. 1920. N. F. 13, 311—336.)
 Steil, W. N., Apospory in *Pteris sulcata* L. (Bot. Gaz. 1919. 67, 469—483.)
 —, Apogamy in *Nephrodium hirtipes* HK. (Ann. of Bot. 1919. 33, 109—132.)
 Wright, G., Pit-closing membrane in Ophioglossaceae. (Bot. Gaz. 1920. 69, 237—248.)

Gymnospermen.

- Bliß, M. C., Interrelationships of the Taxineae. (Bot. Gaz. 1918. 66, 54—61.)
 Buchholz, J. T., Suspensor and early embryo of *Pinus*. (Ebenda. 185—229.)
 —, Polyembryony among Abietineae. (Ebenda. 1920. 69, 153—168.)
 Dorety, H. A., Embryo and seedling of *Dioon spinulosum*. (Ebenda. 1919. 67, 251—258.)
 Dufrenoy, J., Pine needles, their significance and history. (Ebenda. 1918. 66, 439—455.)
 Dupler, A. W., Staminate strobilus of *Taxus canadensis*. (Ebenda. 1919. 68, 345—367.)
 Miller, W. L., Polyxylic stem of *Cycas medias*. (Ebenda. 208—222.)

Angiospermen.

- Dudgeon, W., Morphology of *Rumex crispus*. (Bot. Gaz. 1918. 66, 393—421.)
 Evans, A. T., Embryo sac and embryo of *Pentastemon secundiflorus*. (Ebenda. 1919. 67, 427—438.)
 Nothnagel, M., Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain Liliaceae. (Ebenda. 143—162.)
 Ottley, A. M., A contribution to the life-history of *Impatiens Sultani*. (Ebenda. 289—318.)
 Pfeiffer, N. E., The sporangia of *Thismia americana*. (Ebenda. 354—364.)

- Radlkofer, L., Gesamtübersicht über die Sapindaceen Papuasien. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 251—272.)
- Schellenberg, G., Über einige Arten der Gattung *Rourea* Aubl. (Ebenda. 21—29.)
- Schertz, F. M., Early development of floral organs and embryonic structures of *Scrophularia marylandica*. (Bot. Gaz. 1919. 68, 441—451.)
- Weatherwax, P., s. unter Gewebe.
- Woo, M. L., Chemical constituents of *Amaranthus retroflexus*. (Bot. Gaz. 1919. 68, 313—345.)

Pflanzengeographie. Floristik.

- Harvey, H. Le Roy, A coniferous sand dune in Cape Breton Island. (Bot. Gaz. 1919. 67, 417—427.)
- Lauterbach, C., Beiträge zur Flora von Papuasien VII. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 31—160, 161—272.)
- Ramaley, F., Vegetation of undrained depressions on the Sacramento plains. (Bot. Gaz. 1919. 68, 380—388.)
- Sargent, C. S., Notes on American trees II *Carya*, III *Tilia* 1 and 2. (Ebenda. 1918. 66, 229—259, 421—439, 494—512.)
- , Notes on North American trees IV. (Ebenda. 1919. 67, 208—243.)
- Schröder, B., Schwebepflanzen aus dem Saabor-See und aus den größeren Seen bei Liegnitz. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 122—136.)
- Sölla, R. F., Holzgewächse zur Winterszeit. Verl. Th. Fisher, Freiburg i. B. 1920.
- Vestal, A. G., Phytogeography of the Eastern Mountain-Front in Colorado I. Physical geography and distribution of vegetation. (Bot. Gaz. 1919. 68, 153—194.)
- Warming, E., Bemerkungen über Lebensform und Standort. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 1—20.)

Palaeophytologie.

- Bassler, H., A sporangiophoric Lepidophyte from the Carboniferous. (Bot. Gaz. 1919. 68, 73—109.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Branhofer, K., und Zellner, J., Chemische Untersuchungen über Pflanzengallen. III. (Zeitschr. f. physiol. Chemie [Hoppe-Seyler]. 1920. 109, 166—177.)
- Doidge, E. M., Walnut bacteriosis, *Bacterium Juglandis* Pierce. (South Afr. Journ. sci. 1919. 15, 407—412.)
- Duysen, F., Über den Roggenstengelbrand (*Urocystis occulta*). (Mitt. d. Landwirtsch.-Ges. 1919. 34, 569—570.)
- , Einiges über das Vorkommen von *Botrytis cinerea* auf Raps. (Ebenda. 450—451.)
- Fromme, F. D., and Murray, T. J., Angular leafspot of tobacco, an undescribed bacterial disease. (Journ. agric. research Washington. 1919. 16, 219—228.)
- Johnson, J., and Hartman, R. E., Influence of soil environment on the rootrot of tobacco. (Ebenda. 1919. 17, 41—86.)
- Jones, F. R., The leaf-spot disease of alfalfa and red clover caused by the fungi *Pseudopeziza medicaginis* and *Pseudopeziza trifolii*, respectively. (Bull. U. St. Department Agric. Washington. 1919. D. C. No. 759. 38 S.)
- Köck, G., Eine noch nicht beobachtete Bakteriose an Tomaten. (Wien, landw. Zeitg. 1919. 69, 483.)
- Lek, H. A. A. van der, Over de z. g. »verwelkingsziekten« in het bijzonder die welke door *Verticillium albo-atrum* veroorzaakt worden. (Tijdschr. over Plantenz. 1919. 25, 17—52.)
- Losch, H., Notiz zur Ätiologie der Durchwachsungen bei Birnenfrüchten. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1920. 30, 71—73.)
- Mac-Millian, H. G., Fusarium-blight of potatoes under irrigation. (Journ. agricult. research Washington. 1919. 16, 279—303.)

- Mc Rostie, G. P.**, Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. (*Phytopathology*. 1919. 9, 141—152.)
- Müller-Thurgau, H.**, und **Osterwalder, A.**, Versuche zur Bekämpfung der Kohlhernie. (*Landw. Jahrb. der Schweiz*. 1919. 33, 1—22.)
- Rose, D. H.**, Blister canker of apple-trees: a physiological and chemical study. (*Bot. Gaz.* 1919. 67, 105—146.)
- Regnier, R.**, Sur le chancre bactérien du peuplier. (*Micrococcus Populi*.) (*Compt. rend. acad. sci. Paris*. 1919. 169, 85—88.)
- Schaffnit, E.**, s. unter Pilze.
- Shimbo, I.**, Beiträge zur Kenntnis einiger einheimischer Pflanzengallen in Japan. II. (*Tokyo bot. Mag.* 1919. 33, 1—12.)
- Stevens, F. L.**, and **Dalbey, N.**, A parasite of the tree fern (*Cyathea*). (*Bot. Gaz.* 1919. 68, 222—226.)

Angewandte Botanik.

- Conn, H. J.**, Ammonification of manure in soil. (*Journ. agric. research Washington*. 1919. 16, 313—350.)
- Crisanaz, A.**, s. unter Bakterien.
- Duggar, B. M.**, and **Davis, A. W.**, Seed disinfection for pure culture work: The use of hypochlorites. (*Ann. Missouri bot. gard.* 1919. 6, 159—170.)
- Sanner, F. W.**, s. unter Bakterien.

Technik.

- Kolkwitz, R.**, Die künstliche Zelle. (*Ber. d. d. bot. Ges.* 1920. 38, 136—141.)
- Osterhout, W. J. V.**, Apparatus for the study of photosynthesis and respiration. (*Bot. Gaz.* 1919. 68, 60—63.)

Personalmeldungen.

Zum a. o. Professor der Botanik an der landwirtschaftlichen Hochschule Weihenstephan wurde der bisherige Dozent Dr. Fr. Boas ernannt.

In Gießen starb am 24. Juni 1920 Professor Dr. Adolph Hansen, Direktor des botanischen Gartens.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich

Eine Hypothese zur experimentellen
Vererbungs- und Abstammungslehre

Von

Dr. Alfred Ernst

Professor der Botanik an der Universität Zürich

Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (XV, 665 S. gr. 8^o.) 1918

Mk 36.— (und 50%^o Tenerungszuschlag des Verlags)

Inhalt: Einleitung. 1. Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich. 2. Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von *Chara crinita*. 3. Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei *Chara crinita*. 4. Fragestellung, Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei *Chara crinita*. 5. Bastardierung als Ursache der Entstehung und der Apogamie der diploiden *Chara crinita*. 6. Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie. 7. Ueber die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs. 8. Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hybrider Angiospermen. 9. Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen. 10. Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie: Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung. 11. Hybrider Ursprung und Parthenokarpie. 12. Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen. 13. Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation. 14. Andere Ursachen vermindeter Fertilität, von Sterilität, und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich. 15. Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung. — Literaturverzeichnis und Autorenregister. — Namen- und Sachregister.

Botanische Jahrbücher, Band 55, Heft 1: . . . Diese Inhaltsangabe möge genügen, um auf das wertvolle Buch aufmerksam zu machen, das für jeden wissenschaftlichen Botaniker schon als Nachschlagewerk unentbehrlich ist, andererseits aber vielfache Anregung zu weiteren Untersuchungen geben wird. E.

Die Naturwissenschaften, 1919, Heft 32: . . . Das ganze Werk des Verfassers wird als Arbeitshypothese sicher äußerst anregend wirken. E. G. Pringsheim, Halle

Hedwigia, August 1919: . . . Das Buch kann Anspruch machen, zum Ausgangspunkt für die Beantwortung zahlreicher und mannigfaltiger Fragestellungen auf dem Gebiete der Vererbungs- und Abstammungslehre zu werden. G. H.

Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, 1919: . . . Zweifellos wird das Buch zu vielen weiteren Arbeiten anregen und von jedem Botaniker eingesehen werden müssen.

Verbreitung und Ursache der Partheno- genesis im Pflanzen- und Tierreiche

Von

Dr. Hans Winkler

o. Professor der Botanik an der Hamburgischen Universität

(VI, 231 S. gr. 8^o.) 1920.

Mk 18.—

Zunächst werden unsere gegenwärtigen Kenntnisse von den Ursachen der Parthenogenesis bei Tieren und Pflanzen kritisch dargelegt und dabei besonders die neue Theorie von Ernst über „Bastardierung als Ursache der Parthenogenesis“ berücksichtigt. Sie wird als nicht genügend begründet abgelehnt, besonders auch im Hinblick darauf, daß sie nicht auf die tierische Parthenogenesis anwendbar erscheint. Für diese weist Verf. nach, daß sie entgegen der Annahme der meisten Zoologen bei vielen Tieren aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen als alleinige Fortpflanzungsweise besteht, und mehr als die Hälfte des Werkes ist der ausführlichen kritischen Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse bei den Rädertieren, Wasserflöhen, Blatt-, Gall- und Schlupfwespen, Bienen, Blatt- und Schildläusen und anderen Tiergruppen gewidmet.

Die angegebenen Preise erhöhen sich z. Zt. durch nachstehende Teuerungszuschläge:

für die bis Ende 1916 erschienenen Werke	100%
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke	50%
für die 1919 erschienenen Werke	25%

Die 1920 erschienenen Werke sind bis auf weiteres zuschlagsfrei. Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet. — Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begründet 1894 von Ed. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A. F. Willh. Schimper. Vierzehnte, ungearbeitete Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. Hans Fitting, Bonn, Prof. Dr. Ludwig Jost, Heidelberg, Prof. Dr. Heinrich Schenck, Darmstadt, Prof. Dr. George Karsten, Halle. Mit 833 zum Teil farbigen Abbildungen. (VIII, 669 S. 8^o) 1919.

Mk 18.—, geb. Mk 25.—

Inhalt: Einleitung. Von Hans Fitting. — Erster Teil: Allgemeine Botanik. I. Morphologie. 1. Zellenlehre (Zytologie). 2. Gewebelehre (Histologie). 3. Organlehre (Organographie). 4. Die Deszendenzlehre und die Entstehung neuer Arten. Von Hans Fitting. II. Physiologie. 1. Stoffwechsel. 2. Entwicklung. 3. Bewegungen. Von Ludwig Jost. — Zweiter Teil: Spezielle Botanik. I. Thallophyta. Bryophyta. Pteridophyta. Von Heinrich Schenck. II. Spermatophyten. Übergang von den Fanpflanzen zu den Samenpflanzen. Übersicht des Generationswechsels. Morphologie und Ökologie der Blüte. Entwicklung der Geschlechts-generation bei den Samenpflanzen. Anordnung der Klassen, Ordnungen und Familien: I. Gymnospermae (einschl. fossile Gymnospermen). II. Angiospermae. Dicotylae. Monokotylae. Fossile Angiospermen. Von George Karsten. — Literaturnachweise. Systematisches Verzeichnis der offiziellen und wichtigsten giftigen Gewächse. Sachregister.

Monatshefte für den naturwiss. Unterricht, Bd. X, Heft 10/11: . . . Es erübrigt sich, über das an erster Stelle aller Lehrbücher der Botanik stehende Buch und seine vollendete Abrundung und große Reichhaltigkeit noch weiteres zu sagen. (Bastian Schmid)

Pharmazeutische Zeitung, 1917, Nr. 45: Unter den für Hochschulen bestimmten Lehrbüchern der Botanik haben drei eine besondere Bedeutung erlangt: Das Lehrbuch von Giesenhagen-München, von Prantl-Pax-Breslau und das im Jahre 1894 von den Bonner Professoren der Botanik Strasburger, Noll, Schenck und Schimper begründete vorliegende Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.

Das in der Regel als Viermännerbuch bezeichnete Bonner Werk dürfte jedoch das verbreitetste sein, es ist auch äußerlich am umfangreichsten und zugleich das einzige, was mit verschiedenen bunten Abbildungen geschmückt ist. Von den ursprünglichen Herausgebern weilt nur noch einer, Professor Schenck, unter den Lebenden, so daß nach und nach andere Männer an deren Stelle getreten sind. Der Charakter des Buches hat aber dadurch und durch die Schwierigkeiten, die sich während der Kriegszeit der Herausgabe größerer Werke entgegenstellten, keine Veränderung erfahren. Noch jetzt erfreut das Buch jeden, der es in die Hand nimmt, durch die übersichtliche Anordnung des Stoffes, die klare Darstellung im einzelnen und die außerordentlich reiche und schöne Ausstattung mit zum Teil, wie schon gesagt, bunten Abbildungen.

Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik und Einführung in die mikroskopische Technik. Von Ed. Strasburger. Achte verbesserte Auflage, bearbeitet von Dr. Max Koernicke, Prof. der Botanik, Bonn. Mit 3 farb. Abbild. und 136 Holzschnitten. (X, 264 S. 8^o.) 1919. Mk 11.50, geb. Mk 16.—

Das „Kleine botanische Praktikum“ ist für jene bestimmt, die, ohne Botaniker von Fach werden zu wollen, sich mit den Grundlagen der wissenschaftlichen Botanik vertraut zu machen wünschen. Gleichzeitig führt es den Anfänger in die mikroskopische Technik ein.

Pharmazeutische Zeitung, 1913, Nr. 101: Die gleichen Vorzüge, die von jenem Werke (der großen Ausgabe) gesagt wurden, treffen in vollstem Maße auch für diese kleinere und in Anbetracht der vorzüglichen Ausstattung sehr wohlfeile Ausgabe zu. Sie ist besonders, wie der Titel auch angibt, für den Anfänger als denkbar beste Anleitung in die Botanik als Wissenschaft, die sich mit lebenden Dingen und nicht nur mit Pflanzenleichen beschäftigt, gedacht. Dem Lehrer und dem Pharmazeuten gibt sie ein überaus klares Bild dessen, was er von der Botanik als allgemeiner Disziplin wissen soll.

Das Buch wird gerade jenen eine Freude an der Botanik wecken, die nur zu leicht geneigt sind, diese Wissenschaft als etwas Trockenes zu betrachten. An der Hand dieses Buches ist jeder Lernenwollende fähig, sich allein eine vorzügliche botanische Bildung zu schaffen und sich die mikroskopische Technik anzueignen. Dr. Reno Muschler

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 9

MIT 56 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

Inhalt des neunten Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
K. V. Ossian Dahlgren, Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung. Mit 56 Abbildungen im Text	481
II. Besprechungen.	
Burger, O. F., Sexuality in Cunninghamella	518
Fitzpatrick, H. M., The Development of the Ascocarp of <i>Rhizina undulata</i> Fr.	520
—, Sexuality in <i>Rhizina undulata</i> Fr.	520
Gäumann, E., Über die Formen der <i>Peronospora parasitica</i> (Pers.) Fries.	517
Schweizer, J., Die kleinen Arten bei <i>Bremia Lactucae</i> Regel und ihre Abhängigkeit von Milieueinflüssen	517
Wartenweiler, Alfr., Beiträge zur Systematik und Biologie einiger Plasmodium-Arten	517
Weston, W. H., Repeated Zoospore Emergence in <i>Dictyuchus</i>	521
III. Neue Literatur	
521	
IV. Personal-Nachricht	
528	



Neuerscheinung aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Vervollkommnung in der lebenden Natur

Eine Studie über ein Naturgesetz

Von

Dr. Victor Franz

Professor der phylogenetischen Zoologie an der Universität Jena

(VI, 138 S. gr. 8^o.) Mk 15.—

Inhalt: Vorwort. Einleitung. I. Geschichte des Vervollkommnungsgedankens. 1. Altertum: Der Vervollkommnungsgedanke ist noch kaum vorhanden. 2. Mittelalter und ältere Neuzeit: Der Vervollkommnungsgedanke wird meist auf Organismen und Unbelebten angewendet. 3. Goethezeit bis Gegenwart: Der Vervollkommnungsgedanke wird nur noch auf das Organismenreich angewendet. Rückblick. — II. Neuzeitliche Kritik des Vervollkommnungsgedankens. Vor Darwin. Seit Darwin. Rückblick. — III. Der naturwissenschaftliche Inhalt des Vervollkommnungsbegriffes. 1. Der morphologische Inhalt. 2. Der ökologische Inhalt. 3. Die sprachliche Fassung. 4. Der Geltungsbereich des Vervollkommnungsgedankens in der Organismenkunde. 5. Die Stellung des Menschen im Organismenreich. — IV. Nutzenanwendung auf den Menschen. 1. Naturalismus und Idealismus. 2. Die trennende Linie. 3. Der einigende Punkt. Rückblick und Ausblick. Anmerkungen. Register.

Ein Entwicklungsgeschehen, das im objektiven Sinne Vervollkommnung bedeutet, gibt es nicht. Es gibt für die Organismenkunde nur blinde Entwicklungsrichtungen, unter denen die häufigste und dauerhafteste morphologisch in Differenzierung und Zentralisation, ökologisch in der Erhöhung des Übergewichtes im Kampf ums Dasein besteht. Das ist das wichtigste Resultat, zu dem der Verfasser vorliegender interessanter Studie kommt. Damit werden wir mitten hineingeführt in ein Streitgebiet der Biologen, ob in der Differenzierung und Zentralisation, die vereinigt den Vervollkommnungsbegriff objektiv ausmachen, etwas wie Vervollkommnung liegt oder ob beide eine wahre Vervollkommnung des Organismus, etwas Wertvolles für den Organismus bedeuten.

Diese Schrift muß für Biologen von größtem Interesse sein, dem naturwissenschaftlich gebildeten Laien aber dürfte sie manche Anregung geben, um so mehr, als sie an der Hand eines geschichtlichen Überblicks über die Abwandlungen, die der Vervollkommnungsgedanke bei den bedeutendsten Männern der Geschichte erfahren hat, allmählich zu dem modernen naturwissenschaftlichen Inhalt des Vervollkommnungsbegriffes hinleitet.

Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endosperm Bildung.

Von

K. V. Ossian Dahlgren (Upsala).

Mit 56 Abbildungen im Text.

Als ich während der Sommer 1915 und 1916 mit Kreuzungsversuchen mit *Lactuca muralis* beschäftigt war, fixierte ich gleichzeitig eine Menge Blüten dieser Pflanze. Sie schien mir nämlich für eine Untersuchung der Befruchtungsstadien besonders geeignet. Die Anthese dauert nur einen Tag, und die Fruchtknoten sind leicht für das Schneiden zu orientieren. Gleich vorher hatte ich außerdem eine Untersuchung über die Calyceracee *Acicarpha tribuloides* (Dahlgren 1915) gemacht, und ich sah es deshalb als wünschenswert an, selbst einen Vertreter der Compositae zu untersuchen, in deren Nähe die Calyceraceen von mehreren Verfassern gestellt werden. Daneben hatte ich auch eine Untersuchung der Dipsacaceen begonnen, mit denen die Calyceraceen von anderen als verwandt aufgefaßt werden. Die Bearbeitung dieses Materials habe ich jedoch indessen einem anderen überlassen.

Recht bald fand ich, daß das Endosperm bei *Lactuca* schon von Anfang an zellulär war, eine Entdeckung, die mich veranlaßte, verschiedene andere Cichorieen sowie Vertreter übriger Gruppen der großen Kompositenfamilie einzusammeln und zu fixieren. Die Untersuchungen, welche aus verschiedenen Gründen mehrfach unterbrochen werden mußten, sind während mehrerer Jahre fortgesetzt worden. Als hauptsächliches Ziel habe ich mir das Feststellen der Art und Weise der Endosperm Bildung gesetzt, obgleich ich selbstverständlich auch verschiedene andere Beobachtungen gemacht. Es mag wohl scheinen, als ob das Erhalten der ersten Endospermstadien von Kompositen eine

leichte Aufgabe sein müßte, da gewöhnlich eine Mehrzahl von Blüten auf verschiedenen Entwicklungsstufen sich in demselben Köpfchen finden. Dieses ist jedoch nicht der Fall. Die erste Endospermentwicklung spielt sich nämlich sehr rasch ab, und es ist deshalb fast als ein glücklicher Zufall zu betrachten, wenn man die ersten Teilungen zu Gesicht bekommt.

Die Schwierigkeit, gute Fixierungen zu erhalten, macht außerdem die Untersuchung der Kompositen oft recht zeitraubend. Die $ZnCl_2$ -Mischung Juels habe ich nach Versuchen mit verschiedenen Flüssigkeiten fast allein zur Fixierung der Endospermstadien benutzt.

Da die Kompositen betreffs der Organisation des Embryosacks untereinander oft große Verschiedenheit zeigen, habe ich es als zweckentsprechend angesehen, jede Art für sich zu behandeln und dann einige allgemeine Betrachtungen hinzuzufügen.

Cichorieae.

Lactuca.

Aus der einzelnen Embryosackmutterzelle werden vier in einer Reihe angeordnete Tetradenzellen gebildet (Abb. 1), von denen in der Regel die basale die übrigen verdrängt (Abb. 2). Ausnahmsweise können mehrere Makrosporen Tendenz zur fortgesetzten Entwicklung zeigen. Abb. 3 zeigt, daß nur die beiden mittleren Zellen degeneriert — ein einige Male beobachtetes Verhältnis. Von einem gewissen Interesse ist Abb. 4. Alle Tetradenzellen haben hier ihre Entwicklung fortgesetzt und sind zweikernig geworden. Die basale und die subterminale sind jedoch degeneriert. In einer Samenanlage habe ich jedoch nie mehr als einen fertigen Embryosack beobachtet und auch keine als »physiologischer Antipodenapparat« fungierende Tetradenzellen oder Derivate von solchen, wie es Palm (1914, 1915) bei verschiedenen Kompositen beobachtet.

Zwei- bis dreimal habe ich die Entwicklung nach der Tetradenteilung aufhören gesehen. Integument und Tapetenzellen setzten doch ihr Wachstum fort. Das Verhältnis erinnert an das bei *Primula officinalis* beobachtete (Dahlgren 1916, Taf. 3, Fig. 59).

Die Entwicklung der fünf Blüten des Köpfchens ist meistens ziemlich synchron. In Köpfchen von 2,5 mm Länge habe ich sämtliche Blüten mit dem Kern der Embryosackmutterzelle im Spiremstadium gesehen. In 3,5—4 mm langen Köpfchen finden sich in der Regel Tetraden in sämtlichen Blüten. Eitel

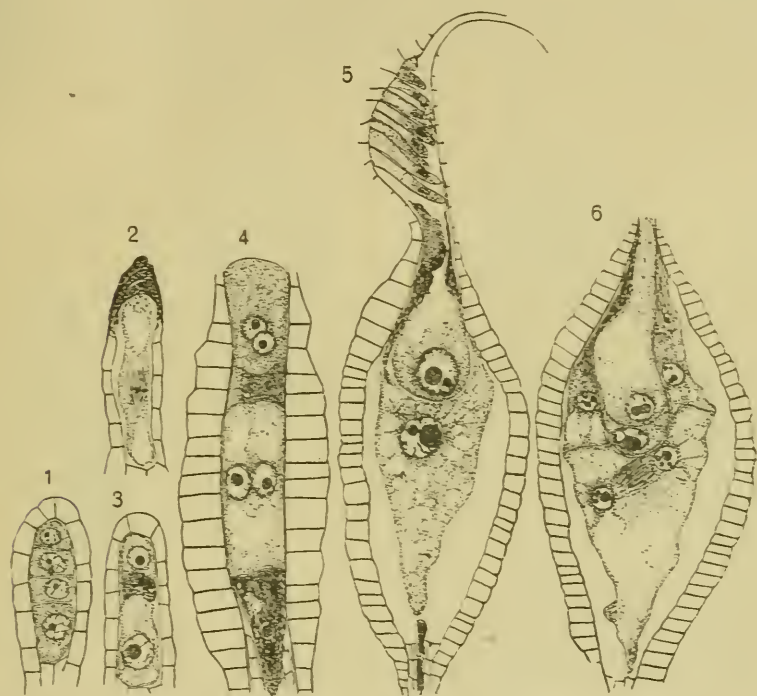


Abb. 1—6. *Lactuca muralis*. — Abb. 1. Tetrade. — Abb. 2. Die unterste Zelle wächst zum Embryosack heraus. — Abb. 3. Nur die zwei mittleren Zellen verdrängt. — Abb. 4. In allen Tetradenzellen ist eine Kernteilung eingetreten. — Abb. 5. Embryosack gerade nach eingetretener Befruchtung. — Abb. 6. Endospermbildung. — (Abb. 1—4, Vergr. 450 und Fig. 5—6, 280.)

vierkernige Embryosäcke fand ich in einem 5 mm langen Köpfchen. Den sekundären Embryosackkern habe ich gleichzeitig in allen fünf Blüten in Teilung beobachtet.

Die Antipoden degenerieren schnell. In dem fertigen Embryosack sind sie schon zerstört. Abb. 5 bildet einen Embryo-

sack unmittelbar nach der Befruchtung ab. Die Mikropyle ist sehr weit und ebenso wie bei übrigen von mir untersuchten Cichorien mit Haarbildungen versehen. Abb. 5 erinnert stark an die, welche Guignard (1893, Fig. 147) von *Lapsana communis* geliefert.

Die Befruchtung selbst habe ich, obgleich recht viel Arbeit darauf niedergelegt wurde, nicht studieren können. Nach vorgenommener Pollination in ziemlich neugeöffneten Köpfchen fand ich schon nach 6,5 Stunden den sekundären Embryosack-

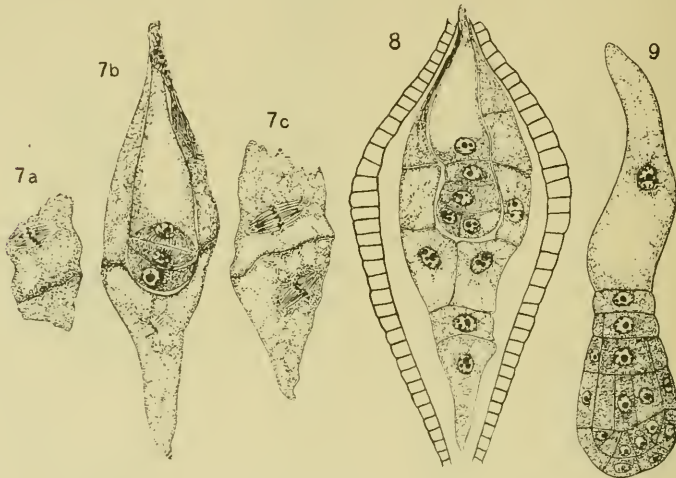


Abb. 7—9. *Lactuca muralis* (Vergr. 280). — Abb. 7a, b, c. Drei Endospermzellen, alle in Teilung. — Abb. 8. Junges Endosperm. — Abb. 9. Junger Embryo.

kern in Teilung begriffen (Dahlgren 1918, S. 108). Das Endosperm ist von Anfang an zellulär. Die erste Zellwand wird eine Querwand (Abb. 6). Unmittelbar nach der ersten Teilung setzen neue Zellteilungen ein, welche in der Regel zuerst in die Längsrichtung des Embryosackes fallen. Die Teilungen in der mikropylären der beiden ursprünglichen Endospermzellen scheinen anfangs etwas schneller als in der basalen zu verlaufen. Oft findet man alle Kerne in dem jungen Endosperm gleichzeitig in Teilung (Abb. 7 a, b, c). Abb. 8 bildet ein junges Endosperm ab. Abb. 10 bis 13 zeigen Querschnitte

durch den oberen Teil von vier Embryosäcken in verschiedenem Alter, und Abb. 14 gibt einen Querschnitt durch den Basalteil eines Embryosackes mit jungem Endosperm wieder.

Über die Entwicklung des Embryo ist wenig zu sagen. Die erste Teilung der Eizelle tritt ungefähr gleichzeitig mit der des sekundären Embryosackkernes ein. Der junge Embryo buchtet immer die bereits entwickelte Zellgrenze zwischen den beiden primären Endospermzellen ein wenig ein (Abb. 6 und 7 b). Der

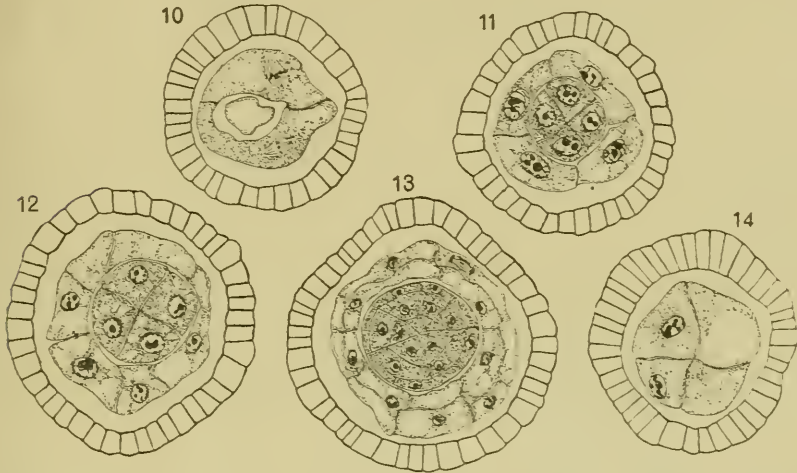


Abb. 10—14. *Lactuca muralis* (Vergr. 280). — Abb. 10—13. Querschnitte durch den mikropylären Teil junger Embryosäcke in verschiedenen Entwicklungsstadien. — Abb. 14. Querschnitt des basalen Teiles eines jungen Embryosackes.

obere Teil der Eizelle wird zu einer verhältnismäßig großen Suspensorzelle (Abb. 9).

Die Entwicklung ist bei *Lactuca Scariola* ungefähr dieselbe wie bei der soeben behandelten Art. Vier Tetradenzellen sind beobachtet worden. Das Endosperm wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Der primäre Endospermkern teilt sich ungefähr gleichzeitig mit dem Kern der Eizelle. Ich habe jenen vor diesem geteilt gesehen und auch umgekehrt. Einmal wurde ein etwa zehnzelliger Embryo neben einem trotzdem ungeteilten primären Endospermkern beobachtet.

Crepis.

Bei *Crepis blattarioides* wurden vier Tetradenzellen gesehen. Sowohl bei dieser Art wie bei *C. virens* und *C. dioscoridis* sind mehrkernige Antipoden beobachtet worden. Bei *C. blattarioides* sind wenigstens zehn Antipoden in demselben Embryosack gefunden.

Die allerersten Endospermstadien sind nicht angetroffen worden. Bei *C. blattarioides* habe ich jedoch ein zelluläres Endosperm so frühzeitig entwickelt gesehen, daß wenigstens bei dieser Art ein früheres nukleäres Stadium nicht anzunehmen ist. N. Nawaschin (1915) bildet in einer leider russisch geschriebenen Abhandlung einen Embryosack von *Crepis virens* mit zwei Endospermkernen in Teilung ab. Die beiden Spindeln liegen frei im Plasma des Embryosackes. Nach der ersten Kernteilung scheint folglich keine Zellteilung eingetreten zu sein. Eine Nachuntersuchung wäre demnach wünschenswert, es ist mir aber nicht gelungen, in meinem Material passende Stadien zu erhalten.

Gleichwie bei der Hauptart (Rosenberg 1909) finden sich auch bei der großwachsenden *Crepis virens* f. *agrestis* W.K. (Pflanze aus der meeresbiologischen Station Kristineberg an der schwedischen Westküste) drei haploide Chromosomen.

Lampsana.

Vier Tetradenzellen wurden bei *Lampsana communis* gefunden. Die Antipoden sind oft mehrkernig. Die ersten Teilungen des primären Embryosackkernes habe ich nicht zu Gesicht bekommen können. Sehr junge Endosperme waren jedoch zellulär.

Cichorium.

Cichorium Intybus besitzt vier Tetradenzellen, von denen die untere den Embryosack bildet. Ebenso wie bei *Lactuca muralis* ist der Nuzellus persistierend beobachtet, obgleich das Integument kräftig ausgewachsen.

Reichardia.

Die Antipoden sind bei *Reichardia tingitana* wenig andauernd. Das Endosperm ist zellulär (Abb. 15). Einmal wurde ein vierzelliges Endosperm beobachtet, wobei die Eizelle noch ungeteilt war.

Sonchus.

Ich habe drei Arten untersucht, *Sonchus oleraceus*, *S. asper* und besonders *S. arvensis*. Bei letzterem sind vier Tetradenzellen beobachtet worden. Die Spindel in der mikropylären Dyadzelle kann transversal stehen. Der Embryosack

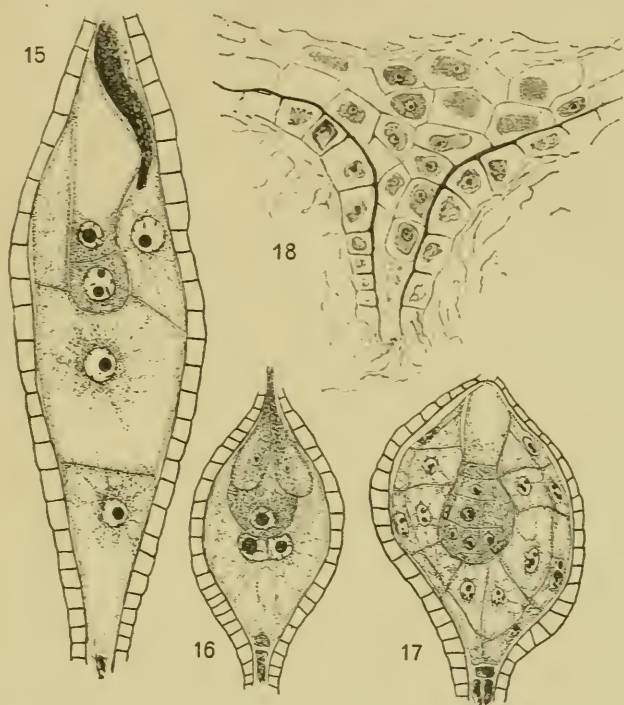


Abb. 15—18. Abb. 15. *Reichardia tingitana* (Vergr. 280). Endospermbildung. — Abb. 16—18. *Sonchus arvensis*. Abb. 16. Embryosack, ziemlich jung (Vergr. 160). — Abb. 17. Junges Endosperm (Vergr. 160). — Abb. 18. Schnitt durch den Basalteil des Endosperms eines beinahe reifen Samens (Vergr. 280).

ist von normalem Typus (Abb. 16). Die Antipoden können mehrkernig werden.

Die allerzeitigsten Endospermstadien ist es mir nicht zu erhalten gelungen, obgleich ich zu diesem Zweck eine Mehrzahl Präparate fertigstellte. Es läßt sich jedoch kaum bezweifeln, daß auch hier das Endosperm schon nach der ersten Kernteilung

zellulär ist. Den jungen Embryo sieht man hier zuerst von einer einzelnen Zellschicht umgeben. In dieser treten dann tangentielle Teilungen ein, und das Endosperm erhält damit das in Abb. 17 wiedergegebene Aussehen.

Den älteren Endospermstadien habe ich infolge einer Abhandlung von Lavalie (1911) genauere Aufmerksamkeit gewidmet. »Le développement de l'albumen«, schreibt er (S. 654), »a été l'objet de toute mon attention. Je l'ai suivi pas à pas, chez le *Sonchus oleraceus* L., depuis la fécondation jusqu'à la maturité du fruit«. Diesem zu Trotz ist seine Darstellung durch und durch irrtümlich. Nach Lavalie ist das Tapetum des Integuments schon auf einem sehr frühen Endospermstadium »complètement résorbée« (vgl. seine Abb. 1). Dieses ist jedoch unrichtig. Die Tapetenzellen persistieren, besonders in dem chalazalen Teil der Samenanlage, wo ich sie in fast reifen Samen beobachten konnte, sehr lange. In der äußersten Schicht des Endosperms treten nach Lavalie (S. 656) im Chalazateil Zellteilungen ein, wodurch entsteht »un massif cellulaire, d'abord peu important et formé de cellules petites et à paroi minces (Fig. 2), mais qui se développe considérablement, gélifie ses membranes et présente finalement des cavités cellulaires très réduites (Fig. 3 et 4)«. Die beschriebene Zellbildung soll nach Lavalie ein Haustorium darstellen, welches die Zellen im Chalazateil der Samenanlage resorbiert. Bei der Samenreife sollen sich nur noch unbedeutende strukturlose Reste dieses Endospermhaustoriums finden.

Weder bei *Sonchus oleraceus* noch bei den beiden anderen von mir untersuchten Arten habe ich jedoch trotz eifriger Bemühungen die von ihm beschriebene Organisation wiederfinden können. Worauf mögen sich dann die Angaben und Abbildungen von Lavalie beziehen? — Wie erwähnt, persistieren die Tapetenzellen sehr lange, besonders im chalazalen Teil der Samenanlage. Hier bilden sie ganz am Grunde eine Art schmalen Trichter (Abb. 18), in dem sich eine geringe Anzahl von Endospermzellen finden kann. Die nächsten Chalazazellen neben diesem »Trichter« sind verhältnismäßig klein und werden langsamer als die übrigen resorbiert. Es kann schwerlich etwas anderes als dieser »Trichter« und die angrenzenden Zellen sein,

die von Laviaille als ein Endospermhaustorium gedeutet worden sind. Die Tapetenzellen um den Embryosack, welche lange reich an Plasma sind und sich z. B. mit Hämatoxylin stark färben, hat er augenscheinlich — was, wenn man die Entwicklung nicht genau befolgt, leicht geschehen kann — als die äußerste Zellschicht des Endosperms gedeutet, welche durch ihre Teilungen das betreffende »Haustorium« bilden sollte. Abb. 18 bildet einen Teil des Chalazaendes eines fast reifen Samens ab, wo die Tapetenzellen noch persistieren.

S. 659 zählt Laviaille ein Dutzend Kompositen auf, welche sich ebenso wie *Sonchus oleraceus* verhalten, also ein Endospermhaustorium ausbilden sollen. Ich habe mich nun zwar nicht besonders darum bemüht nach dem Auftreten eines solchen Gebildes zu forschen, habe aber nichts derartiges bei den in seiner Liste angeführten *Lampsa na communis* und *Cichorium Intybus* sehen können. Sicherlich beruhen wohl auch alle seine Angaben auf einem Mißverständnis.

Tragopogon.

Über *Tragopogon orientalis* teilt Eichler (1906, S. 843) mit: »Zwischen den obersten Epithelzellen und den Antipoden kommen hier konstant zwei oder mehrere Zellen vor, welche sich durch ihre Struktur sowohl von den Epithelzellen, wie auch von den Antipoden wesentlich unterscheiden, was aber für keine der bisher untersuchten Kompositen angegeben wurde (Fig. 1 und 10b). Diese Zellen sind langgestreckt, parallel zur Längsrichtung der Antipoden, und zwischen dem Epithel und der obersten Antipode gleichsam eingekeilt. Von den sie umgebenden Elementen heben sie sich um so deutlicher ab, da sie keinen Farbstoff aufnehmen und einen um vieles kleineren Zellkern besitzen als die angrenzenden Antipoden.« — »Es könnte sein«, schreibt er weiter (S. 844), »daß diese Zellen reduzierte Embryosackmutterzellen sind, die dann in der Antipodalregion lange Zeit erhalten bleiben«. Es interessierte mich nun selbst, wenn möglich, die von Eichler beschriebenen Zellen näher studieren zu können, und ich fixierte deshalb *Tragopogon pratensis*, da mir *T. orientalis* nicht zur Verfügung stand. — Auch an der von mir untersuchten Art wurden

solche Zellen am antipodalen Ende des Embryosackes beobachtet. Es handelt sich aber hier nicht um »reduzierte Embryosackmutterzellen«, sondern bloß um Reste des Nuzellusgrundes. Solche mehr oder weniger lange persistierende Nuzelluszellen

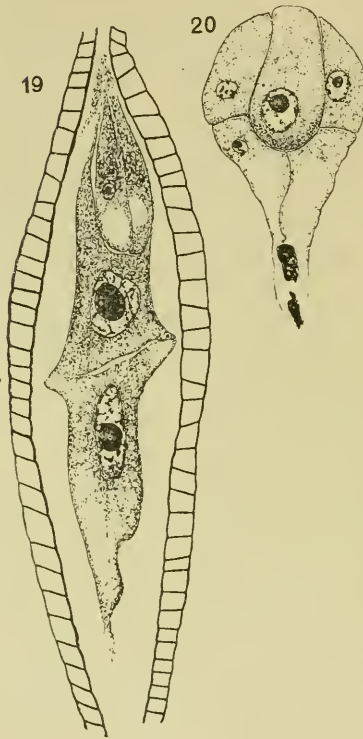


Abb. 19 und 20. Abb. 19. *Chondrilla juncea* (Vergr. 280), zwei Endospermzellen. — Abb. 20. *Taraxacum arcticum* (Vergr. 280), vierzelliges Endosperm; nicht ganz medianer Schnitt.

habe ich zufällig auch bei anderen Kompositen beobachtet, z. B. bei *Bidens tripartita* und *Calendula*-Arten (siehe weiter Dahlgren 1916, S. 19).

Ogleich es mir nicht gelungen ist, die allerjüngsten Stadien zu Gesicht zu bekommen, meine ich doch annehmen zu dürfen, daß das Endosperm schon von Anfang an zellulär ist. Eichlers Abb. 8 deutet wohl auch an, daß sich *T. orientalis* in gleicher Weise verhält.

Chondrilla.

Nach Rosenberg (1912) ist *Chondrilla juncea* eine apogame Art. — Sie besitzt ein von Anfang an zelluläres Endosperm. Ich habe die erste Zellwand quer zur Längsrichtung des Embryosackes entstehen sehen (Abb. 19).

Taraxacum.

Über *Taraxacum* gibt es eine ausführliche Beschreibung von Schwere (1896, S. 51 u. f.). Ihm zufolge verteilt sich, ehe noch die Zellbildung im Endosperm anfängt, eine Anzahl freier Kerne in dem Plasma, welches die Wände des Embryosackes bekleidet. Wahrscheinlich hat auch Murbeck kein von Anfang an zelluläres Endosperm bei *Taraxacum* gesehen. Er teilt nämlich (1904, S. 290) mit, daß der Zentralkern »eine Anzahl

im Keimsack zerstreuter Endospermkerne erzeugt, zwischen denen später Cellulosawände entstehen. Schkorbatow (1911, Taf. 2, Fig. 22a) bildet freie Endospermkerne ab.

Die Abbildung, welche Osawa (1915, Abb. 77) von einem frühen Endospermstadium von *Taraxacum platycarpum* mitteilt, macht doch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch bei der fraglichen Gattung das Endosperm durch sukzessive Zellbildung entsteht. Dieses wird ferner dadurch bekräftigt, daß ich an von Amanuensis E. Asplund auf Spitzbergen eingesammeltem Material von *Taraxacum arcticum* ein vierzelliges Endosperm beobachtet habe (Abb. 20).

Hieracium.

Über diese Gattung berichtet Murbeck (1904, S. 293): »Die Endospermbildung beginnt wie bei *Taraxacum*, wenigstens in den allermeisten Fällen, vor der Teilung der Eizelle, so daß man nicht selten 8 oder 16 im Keimsack zerstreut liegende Endospermkerne antrifft, schon ehe eine Embryobildung zustande gekommen ist. Zwischen den Endospermkernen entstehen später Cellulosawände, wodurch der Keimsack bald von einem großzelligen Parenchym erfüllt erscheint.« Murbecks Aussage ist wohl so zu deuten, daß zuerst ein nukleäres Endosperm entsteht. — Diesem zu trotz und obgleich ich die Sache nicht selbst untersucht, hege ich doch keinen Zweifel darüber, daß es auch bei den *Hieracium*-Arten ein von Anfang an zelluläres Endosperm gibt. Eine schöne Bekräftigung dieser Auffassung liefert auch Rosenbergs (1907, S. 161, Abb. XI A) Abbildung eines aposporen Embryosackes von *Hieracium flagellare*. Er hat nämlich sechs in einer Reihe liegende Endospermzellen gezeichnet, ohne daß doch weder er selbst noch irgend ein späterer Verfasser diese bemerkenswerte Tatsache hervorgehoben.

Eupatorieae.

Ageratum.

Vier Tetradenzellen sind bei *Ageratum mexicanum* beobachtet worden, von denen die unterste sich zum Embryosack auszubilden scheint. Abb. 21, a—d und 24 zeigen einige

verschiedene Typen von Antipoden, die beobachtet worden sind. Seltener scheinen drei Antipodenzellen zu entstehen. Das Endosperm ist vom ersten Beginn zellulär (Abb. 22). Abb. 23 bildet einen Schnitt durch ein vierzelliges Endosperm ab. Die Kernteilung dürfte sich anfangs gleichzeitig in allen Endospermzellen vollziehen (Abb. 24).

Eupatorium.

Schon 1916 teilte Holmgren (S. 268) über das apogame *Eupatorium glandulosum* mit: »Bei der Endospermbildung

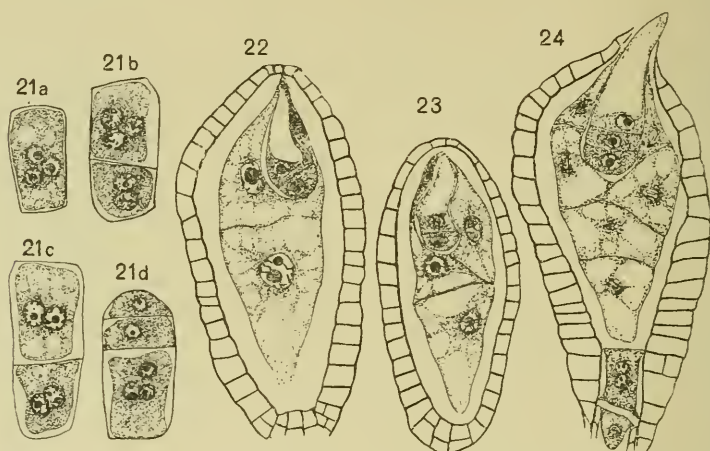


Abb. 21—24. *Ageratum mexicanum* (Abb. 21, Vergr. 550; Abb. 22—24, Vergr. 280). Abb. 21a, b, c, d. Verschiedene Antipodentypen. — Abb. 22—24. Entwicklungsstadien des Endosperms.

werden Wände schon nach den ersten Teilungen angelegt, und das Endosperm wächst dann durch sukzessive Zellteilungen heran.« Neuerdings (1919, S. 97) hat derselbe Verfasser eine ausführlichere Beschreibung der Endospermbildung bei derselben Pflanze geliefert. Wird ein sekundärer Embryosackkern gebildet, so wird seine erste Teilung immer von Wandbildung gefolgt. Schmelzen hingegen die Polkerne nicht zusammen, so teilen sie sich jeder für sich, und dem zellulären Endosperm schreitet ein nukleäres Stadium voran. Zellbildung scheint doch

sehr bald einzutreten, denn mehr als vier freie Kerne sind nicht beobachtet worden. — Nicht allzu selten ist die erste Wand in der Längsrichtung des Embryosackes orientiert.

Astereae.

Erigeron.

Bei *Erigeron aurantiacus* habe ich mehrmals vier Tradenzellen beobachtet, und es ist folglich anzunehmen, daß sich der Embryosack in Übereinstimmung mit dem Normaltypus entwickelt. Dasselbe ist bei *E. bonariensis* der Fall (Holmgren 1919, S. 22). Von großem Interesse ist, daß wir zufolge Holmgren innerhalb der Gattung *Erigeron* alle die Entwicklungstypen vertreten finden, welche innerhalb der Familie *Compositae* beobachtet worden sind. Der Embryosack kann also außer in erwähnter Weise von zwei Makrosporenkernen gebildet werden (*E. unalaschkensis*, *E. Coulteri* und möglicherweise *E. macranthus*). Bei dem apogamen *E. cnfr. annuus* entwickelt sich der Embryosack in Übereinstimmung mit Juels klassischer Untersuchung über *Antennaria alpina*; und bei *E. eriocephalus* und *E. politus* finden wir den von Palm (1914 und 1915) beschriebenen Typus eines 16kernigen Embryosackes.

Ein vierzelliges Endosperm von *Erigeron aurantiacus* ist in Abb. 25 wiedergegeben. Die noch ungeteilte Eizelle ist hier von zwei Zellen umgeben, deren Zwischenwand in der Fläche des Papieres liegt. — Bei *E. philadelphicus* hat sicherlich auch Land (1900, S. 258), der Mitteilung zu Trotz, daß der primäre Endospermkern »soon fills the sac with a mass of nuclei«, eine sukzessive Zellteilung gefunden. Er spricht nämlich (S. 255) von der Bildung einer »cell plate« bei der Teilung des sekundären Embryosackkerns, und diese Zellplatte scheint auch, nach seiner Abb. 5 zu urteilen, zu persistieren. Der Embryosack wird bei dieser Pflanze erst in der Längsrichtung geteilt. — Holmgren (1919, S. 27), der doch ein von Anfang an zelluläres Endosperm bei *Eupatorium* (vgl. oben!) beobachtet, erwähnt kein solches bei dem von ihm eingehend untersuchten *Erigeron cnfr. annuus*. In seiner Abb. 6 e findet man nur freie Endospermkerne abgebildet. Wahrscheinlich ist dieses durch einen Irrtum in der Beobachtung zu erklären.

Aster.

Obgleich ich Massen von Blüten von *Aster capensis* geschnitten und mein ganzes Material verbraucht, habe ich infolge der schlechten Fixierung sehr geringe Resultate erreicht. Ebenso wie Palm (1914, S. 12) habe ich mehrmals Tetraden in

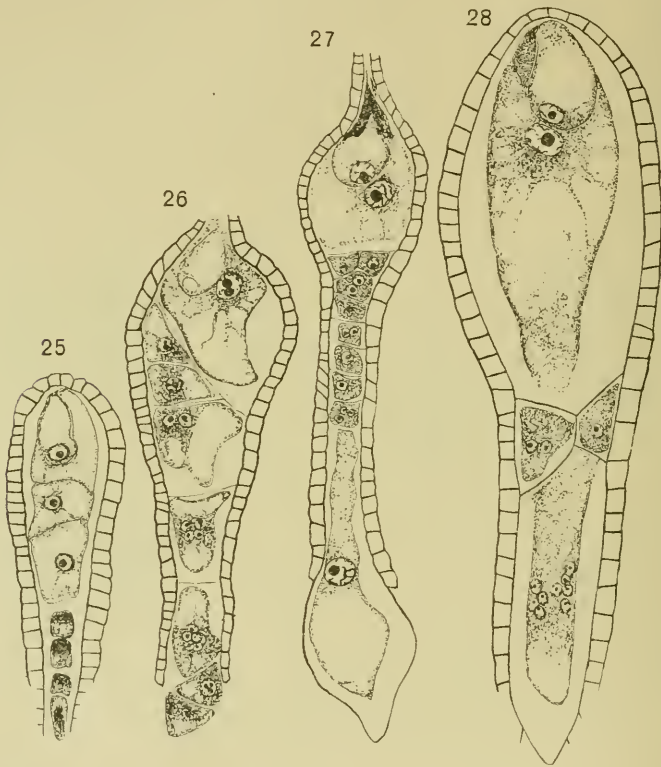


Abb. 25—28. Abb. 25. *Erigeron aurantiacus* (Vergr. 280), vierzelliges Endosperm. — Abb. 26—27. *Aster capensis* (Vergr. 160), vgl. S. 495. — Abb. 28. *Chrysocoma Coma-aurea* (Vergr. 280), unbefruchteter Embryosack.

den Samenanlagen gesehen. Nach dem erwähnten Verfasser scheint eine der Epidermiszellen des Nuzellus in die Tetrade hineinzuwachsen, wo sie vermutlich die normalen Tetradenzellen allmählich verdrängt, also eine apospore Embryonalbildung, wie sie Rosenberg bei *Hieracium* gefunden. Etwas solches

habe ich jedoch nicht in meinem — wie hervorzuheben verhältnismäßig sparsamen — Material von jungen Stadien gesehen.

Einmal habe ich zwei Makrosporen derselben Tetrade in Kernteilung begriffen gesehen. Ob wir in Abb. 26 mit Antipoden, Derivaten von Tetradenzellen oder beiderlei zu tun haben, kann ich infolge fehlender Entwicklungsstadien in meinem Material nicht sagen. Die große Zelle im Chalazateil der Abb. 27 kann gut eine persistierende Makrospore sein. Chamberlain (1918, S. 571) hat neuerdings Palms Angaben über das Persistieren von Tetradenzellen in der Form mehr oder weniger antipodenähnlicher Zellen bei der Gattung *Aster* bezweifelt und hält die alte Auffassung von 1895 aufrecht, »that the chalazal development results from the enlargement of one or more of the antipodal cells«. Nach Palms Untersuchung von 1915, welche offenbar Chamberlain nicht bekannt gewesen, hat er jedoch kaum mehr Grund zu zweifeln. Die »antipodalen Eizellen«, welche Chamberlain (1895) und Miss Opperman (1904) bei *Aster* sowie Carano (1913) bei *Bellis* beobachtet, mögen wohl jetzt recht sicher als Abkömmlinge von Makrosporenzellen aufzufassen sein.

Hinreichend junge Endospermstadien habe ich nicht-gesehen. Wahrscheinlich wird das Endosperm, ebenso wie bei der den *Astereae* angehörenden Gattung *Erigeron*, durch sukzessive Zellteilung gebildet. Hofmeister (1858, S. 123) behauptet doch im Gegenteil: »Die Entwicklung des Endosperms, allgemein durch freie Zellbildung, beginnt überall schon früh und füllt sehr zeitig bei *Calendula* und *Aster* den Embryosack mit geschlossenem Gewebe aus — —. — Im Zusammenhang hiermit will ich hervorheben, daß Carano (1913, Taf. 9, Fig. 5) einen Querschnitt der zu den *Astereae* gehörenden *Bellis perennis* mit, wie es scheint, drei freien Endospermkernen abbildet.

Chrysocoma.

Mein Material von *Chrysocoma Coma-aurea* war sehr mangelhaft. In dem fertigen Embryosack habe ich drei große Antipoden beobachtet, entweder wie es dies Abb. 28 zeigt, oder in einer Reihe geordnet.

Inuleae.

Antennaria.

Über *Antennaria dioica* teilt Juel (1900, S. 19) mit: »Der in Textfigur IIIb abgebildete Embryosack hat schon ein zweizelliges Embryo, und der Centralkern hat eben eine Teilung ausgeführt und eine Zellplatte gebildet, welche indessen keine Zellwand erzeugen wird.« Wahrscheinlich ist doch wohl auch hier das Endosperm von Anfang an zellulär. Bei der apogamen *Antennaria alpina* verschmelzen die Polkerne nicht, sondern jeder erzeugt eine besondere Spindel (Juel 1900, S. 23, Abb. Vc). Bei dieser Spezies finden sich offenbar, ehe das zelluläre Endosperm entsteht, einige freie Kerne (vgl. oben *Eupatorium!*).

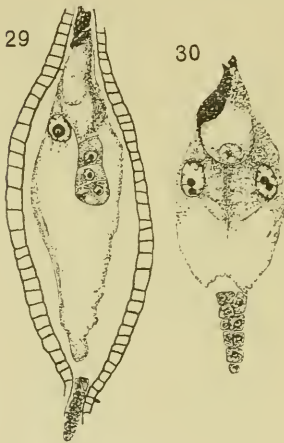


Abb. 29 u. 30. Abb. 29. *Helichrysum angustifolium* (Vergr. 160). Junger Embryo und noch ungeteilter sekundärer Embryosackkern. — Abb. 30. *Gnaphalium undulatum* (Vergr. 280). Die erste Zellwand ist longitudinal.

Helichrysum.

Von *Helichrysum angustifolium* habe ich ein großes Material geschnitten. Die meisten Samenanlagen waren jedoch degeneriert. Zweimal wurden junge Embryonen beobachtet, ohne daß doch eine Endospermbildung angefangen war (Abb. 29).

Gnaphalium.

Nicht weniger als achtmal habe ich bei *Gnaphalium undulatum* eine Wand sich nach den ersten Teilungen des sekundären Embryosackkerns bilden sehen, und jedesmal war es eine Längswand (Abb. 30). Wahrscheinlich ist wohl deshalb eine solche für die betreffende Art charakteristisch. Bei *Erigeron philadelphicus* steht wie erwähnt die erste Zellplatte auch longitudinal (Land 1900, S. 255). Was andere Sympetalen betrifft, so ist dasselbe Verhältnis bei *Adoxa moschatellina* bekannt (Lagerberg 1909, S. 61). Die An-

gaben von Sharp (1911, S. 206) über die Orientierung der betreffenden Wand bei *Physostegia virginiana* mögen hingegen, wie es Schnarf (1917, S. 35) neuerdings hervorgehoben, auf einem Irrtum beruhen. — Bei *Eupatorium glandulosum* und *Tagetes signatus* kann wenigstens zufälligerweise die erste Wand longitudinal sein (siehe S. 500). — Ein zelluläres Endosperm bei *Gnaphalium* ist wahrscheinlich nicht von Schiller (1907, S. 5) beobachtet. Er schreibt nämlich: »Nach der Befruchtung macht die Eizelle von *Gn. uliginosum* und *silvaticum* eine kurze Ruhepause durch, während welcher der sekundäre Embryosackkern rasch Teilungen eingeht, die alsbald eine Menge von Endospermkernen ergeben. Vor der Teilung zeigt das Plasma die bekannte strahlige Anordnung um den Kern. Diese verschwindet wieder, Plasmavakuolen treten zahlreich auf und in den Strängen des Plasmas liegen die Endospermkerne.«

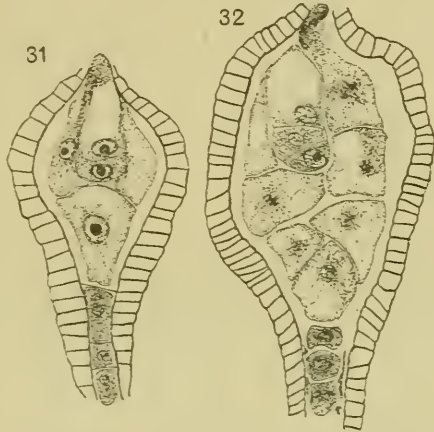


Abb. 31 u. 32. Abb. 31. *Galinsoga parviflora* (Vergr. 280). Dreizelliger Endosperm. — Abb. 32. *Silphium perfoliatum* (Vergr. 160). Junges Endosperm.

Heliantheae.

Galinsoga.

Bei *Galinsoga parviflora* entstehen vier Tetradenzellen, von denen die basale die embryosackbildende werden zu sollen scheint. — Die Antipoden scheinen in der Regel drei zu sein, oft mit mehreren Kernen. Einmal wurde nur eine einzige Antipode beobachtet, die jedoch dreikernig war. — Das Endosperm ist vom Beginn zellulär. Abb. 31 bildet ein solches dreizelliges ab. Die mikropylare Zelle hat sich mittels einer Wand in der Fläche des Papieres geteilt.

Silphium.

Merell (1900, Taf. 8, Fig. 66) bildet bei *Silphium integrifolium* und Land (1900, Taf. 16, Fig. 10) bei *S. laciniatum* Spindeln von Endospermkernen ab, welche frei in einer gemeinsamen Plasmamasse liegen. Wahrscheinlich entsteht doch innerhalb der Gattung *Silphium* das Endosperm durch sukzessive Zellteilung. Frühe Entwicklungsstadien von *Silphium perfoliatum*, welche ich gesehen, scheinen zu dieser Annahme zu zwingen (Abb. 32).

Xanthium.

Die jüngsten Endospermstadien sind bei *Xanthium spinosum* zwar nicht beobachtet, aber freie Kerne waren nie zu sehen, und das Endosperm wurde auch in frühen Stadien stets zellulär befunden.

Bidens.

Viele Gattungen der *Heliantheae*-Gruppe zeichnen sich durch enorm große Antipoden aus, wie es besonders Hegelmaier (1889) und Täckholm (1916) hervorgehoben haben. Abb. 39 bildet einen Embryosack von *Bidens tripartitus* eine Zeit nach der Befruchtung ab. Zu oberst sieht man ein zelluläres Endosperm den Embryo umgebend und darunter eine große Höhlung mit freien Kernen im Wandplasma. Die Kavität repräsentiert eine persistierende Antipode, wie es die Entwicklung zeigt, welche im ganzen dieselbe ist, die Täckholm bei den nahestehenden Gattungen *Cosmidium* und *Cosmos* beschrieben hat. — Abb. 33 zeigt eine Tetrade, deren basale Zelle nach Verdrängung der drei anderen den Embryosack zu bilden kommt (Abb. 34). Nachdem das vierkernige Stadium passiert ist (Abb. 35), konstituiert sich der achtkernige Embryosack (Abb. 36). Nur zwei Antipoden entstehen, eine basale kleinere und eine größere mit zwei Kernen. Erstere degeneriert meistens sehr früh (Abb. 36). Schon in sehr jungen Embryosäcken treten Kernteilungen in der größeren Antipode ein (Abb. 37). Abb. 38 gibt einen befruchtungsreifen Embryosack mit der zurückbleibenden Antipode ab, in deren dünnem Wandplasma zahlreiche Kerne liegen.

Bei *Cosmidium burridgeanum* und *Cosmos bipinnatus*,

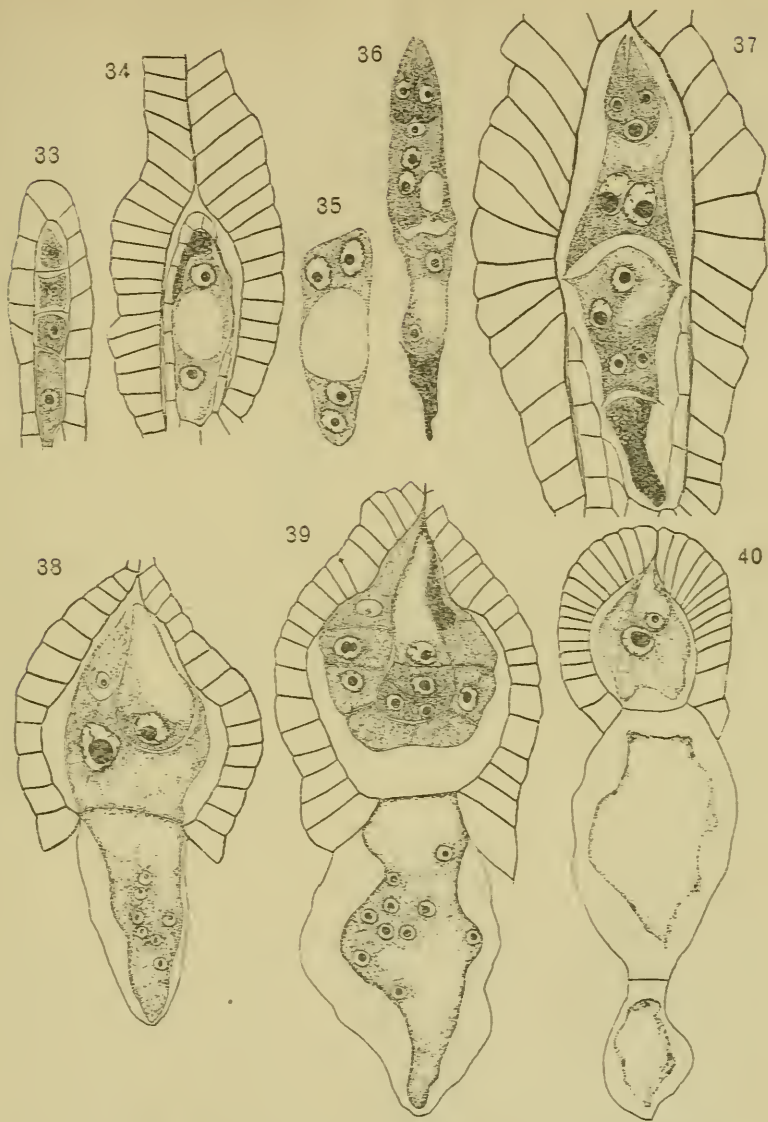


Abb. 33—40. Abb. 33—39. *Bidens tripartitus* (Abb. 33—37. Vergr. 450; Abb. 38—39, Vergr. 280). — Abb. 33. Tetrade. — Abb. 34. Zweikerniger Embryosack. — Abb. 35. Vierkerniger Embryosack. — Abb. 36. Junger Embryosack. — Abb. 37. Etwas älterer Embryosack. — Abb. 38. Befruchtungsreifer Embryosack. — Abb. 39. Junges Endosperm. — Abb. 40. *Bidens leucantha* (Vergr. 160). Unbefruchteter Embryosack.

sowie bei verschiedenen von Hegelmaier untersuchten Pflanzen dieser Gruppe, persistieren zwei Antipoden, dieses im Gegensatz zu dem Verhältnis bei *Bidens tripartitus*. — Eine Abbildung des Embryosackes von *Bidens leucanthus* (Abb. 40) zeigt dagegen zwei Antipoden und stimmt in allem wesentlichen mit Hegelmaiers Abbildung (1889, Taf. 11, Fig. 10) überein. Obgleich ich nicht im einzelnen die Entwicklung bei dieser Pflanze befolgt, sehe ich es als sehr wahrscheinlich an, daß die beiden Antipoden denen in Abb. 36 und Abb. 37 entsprechen, d. h., daß von Anfang an nie mehr als zwei Antipodenzellen gebildet worden sind.

Das Endosperm ist bei *Bidens tripartitus* vom Beginn zellulär (Abb. 39). Ein paar andere *Heliantheae*-Repräsentanten betreffend gibt es Angaben über ein der Zellbildung vorangehendes nukleäres Stadium. Hofmeister (1849, S. 43, Taf. 13, Fig. 20—21) gibt dieses für *Helianthus annuus* an und über *Dahlia coronata* lesen wir bei Palm (1915, S. 179): »In einem Embryosack mit achtkernigem Endosperm lagen alle Kerne frei, in der Nähe des Embryos versammelt. Selbst wenn das Endosperm so weit gediehen ist, daß es im Embryosack einen vollständigen Wandbelag bildet, haben sich keine Wandbildungen entdecken lassen.« Diesen besimmten Behauptungen zutrotz sehe ich eine Nachuntersuchung als unbedingt erforderlich an.

Helenieae

Tagetes.

Von vier bei *Tagetes signatus* gebildeten Tetradenzellen erzeugt die basale den Embryosack. In der Regel finden sich drei Antipoden, die oft mehrkernig werden. Der sekundäre Embryosackkern kann sich etwas nach der Eizelle teilen. Einmal wurde ein Embryosack mit einem dreizelligen Embryo beobachtet, wo der betreffende Kern noch ungeteilt war (Abb. 41). Das Endosperm ist von Anfang an zellulär. Einmal habe ich die erste Wand longitudinal gestellt gesehen (Abb. 42). — Embryosäcke mit zweizelligem Embryo und vierzelligem Endosperm sowie mit dreizelligem Embryo und sechszelligem Endosperm sind beobachtet worden (Abb. 43).

Anthemideae.

Das Vorkommen eines mehrzelligen Archespors scheint innerhalb der

Anthemideae keine Seltenheit zu sein (Marshall-Ward 1880, Jönsson 1879—80, Palm 1914 und 1915, Holmgren 1915). Viele Sporenmutterzellen habe

ich auch bei

Achillea millefolium

(Abb. 44), *A. ptarmica* und *Cladanthus arabicus* angetroffen. Abbildung 45 zeigt einen Nuzellus von *Chrysanthemum corymbosum*, welcher Palms (1915) Abb. 35 entspricht. Innerhalb anderer Kompositengruppen scheint die Zahl der Sporenmutterzellen nur sehr selten und ausnahmsweise über eins zu steigen [Adenocaulon bicolor (Jessie Ayres 1915, Abb. 14), *Aster pattersonii* (Palm 1915, S. 131), *Erigeron glabellus*, *Eupatorium*

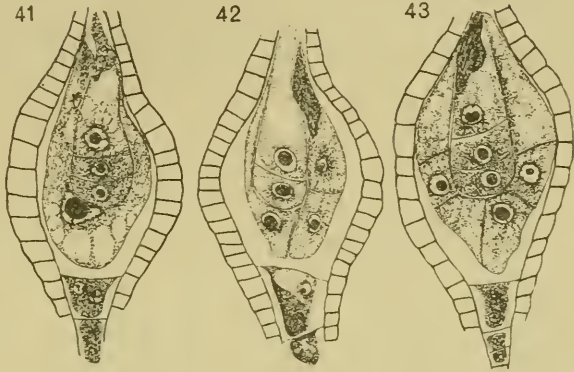


Abb. 41—43. *Tagetes signatus* (Vergr. 280). — Abb. 41. Dreizelliger Embryo und jedoch ungeteilter sekundärer Embryosackkern. — Abb. 42. Junges Endosperm; die erste Wand longitudinal. — Abb. 43. Dreizelliger Embryo, sechszelliges Endosperm.

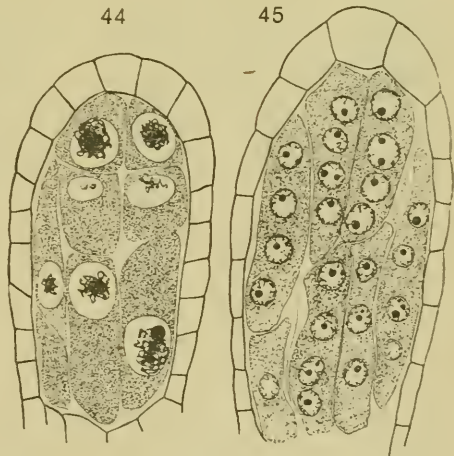


Abb. 44 u. 45. Abb. 44. *Achillea millefolium* (Vergr. 550). Viele Sporenmutterzellen in demselben Nuzellus. — Abb. 45. *Chrysanthemum corymbosum* (Vergr. 450). Viele Zellen mit Tetradenkernen.

ageratoides (Holmgren 1919, S. 22 und 59) *Taraxacum* (Schwere 1896, S. 39)]. — Die interessanten Verhältnisse bei der Entwicklung des Embryosackes innerhalb der Anthemideae betreffend, weise ich auf die oben angeführten Verfasser hin. — Präparate sind aus fünf dieser Gruppe angehörenden Gattungen hergestellt worden, ohne daß es mir bisher gelungen, frühe Endospermstadien zu erhalten.

Senecioneae.

Senecio.

Wenige Pflanzen dürften so oft embryologisch untersucht

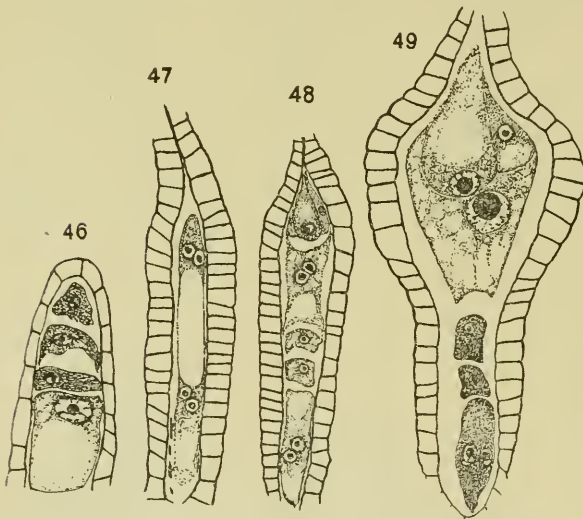


Abb. 46—49. *Senecio vulgaris* (Abb. 46, Vergr. 550; Abb. 47—49, Vergr. 280). — Abb. 46. Tetrade. — Abb. 47. Vierkerniger Embryosack. — Abb. 48. Junger Embryosack. — Abb. 49. Befruchtungsreifer Embryosack.

worden sein wie *Senecio vulgaris*. Schon 1879 lieferte Strasburger (S. 9) eine sehr genaue und mit vielen Abbildungen versehene Beschreibung des sich nach dem Normaltypus entwickelnden Embryosackes. (Die Darstellung von Vesque [1878, S. 246] im Jahre vorher ist von seiner bekannten irrtümlichen

Auffassung über die Entstehungsweise des Embryosackes beeinflusst.) Winge veröffentlichte 1914 einen kleinen Aufsatz, wo eine ganz andere Auffassung urgirt wird. Nach ihm soll sich nämlich die terminale Makrospore zum Embryosack entwickeln und dessen Antipoden schnell zugrunde gehen. Die drei übrigen Zellen persistieren jedoch lange und entsprechen offenbar, was Strasburger, Marshall-Ward (1880,

S. 532), Treub und Mellink (1880), Guignard (1882, S. 176) sowie v. Porthem (1901, S. 146) als Antipoden aufgefaßt. Eine gewisse Bestätigung gewannen Wings Angaben durch Palms (1915, S. 93) Untersuchung von *Senecio sagittatus* (= *Emilia sagittata*), wo oft mehrere Tetradenzellen ihre Entwicklung fortsetzen, so daß öfter mehr oder weniger antipodenähnliche Embryosäcke unter dem fungierenden gebildet werden.

Während meines Suchens nach den frühesten Endospermstadien bei *S. vulgaris* frappte es mich, daß Wings »Makrosporen« oft so wie in Abb. 51 angeordnet waren, und weiter fiel das totale Fehlen von »Antipodenresten« auf, weshalb seine Angaben anfangen, mir etwas verdächtig zu scheinen. Folglich fixierte ich Material zur Untersuchung der früheren Stadien, und es zeigte sich nun, daß die Entwicklung gerade so verläuft, wie es Strasburger beschrieben. Die basale Makrospore verdrängt die drei anderen (Abb. 46), und was Wings als persistierende Tetradenzellen aufgefaßt, sind die Antipoden (Abb. 49). Ein Jahr, nachdem ich dieses festgestellt, lieh mir Lic. phil. G. Täckholm einen Sonderabdruck einer Abhandlung von Carano (1915), wo ebenfalls der Irrtum Wings aufgewiesen war. Carano (S. 1246) hat zwei Samenanlagen beobachtet, wo die terminale Makrosporenzelle dazu zu kommen scheint, den Embryosack zu bilden. Einen ähnlichen Fall bildet Wings (Abb. 4) ab. Neuerdings hat Small (1919, S. 143) auch die Entwicklung von *Senecio vulgaris* untersucht.

Bei *Senecio vulgaris* können die Antipoden wie in den Abb. 49 und 51 angeordnet sein. Kernteilungen kommen oft vor (Abb. 49 und 52). Auf diese können auch Zellteilungen folgen (Strasburger, Taf. 3, Fig. 38, Wings, Fig. 7). Small (S. 144, Fig. 67) bildet einen Embryosack ab, wo die basale Antipode sich in vier Zellen geteilt. — Bei *Senecio palmatus* (Fig. 53) habe ich Teilungen der Antipoden häufiger als bei der bereits erwähnten Art gefunden. Dasselbe hat Mottier (1893, S. 248) bei *Senecio aureus* konstatiert, sowie Fräulein Goldflus (1899, S. 52 und 54) bei *S. Doria* und *S. Cineraria*.

Möglicherweise hat Mottier (1893, S. 249) die Spermkerne im Embryosack von *Senecio aureus* gesehen. Er meint doch,

daß der generative Kern ungeteilt in den Embryosack hineingelangt. Bei *Senecio vulgaris* hat aber Small (siehe seine Figg. 74—76) gefunden, daß zwei Spermakerne schon in dem Pollenkorn selbst gebildet werden. In Fig. 11 bildet Mottier zwei Kerne ab, welche gleichwie der »generative« rund, kromatinarm und mit einem großen Nukleolus versehen sind. — Ich

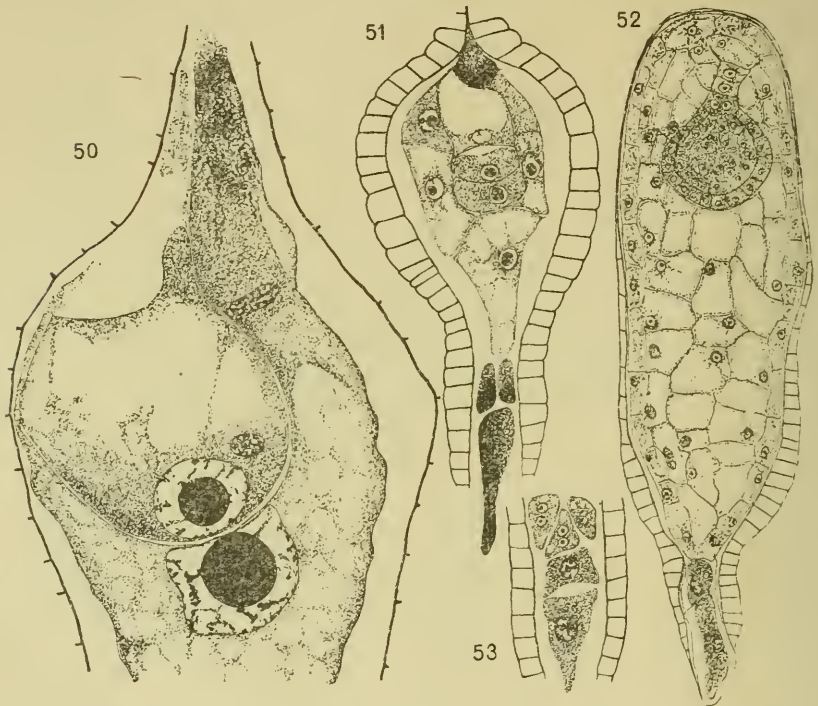


Abb. 50—53. *Senecio vulgaris*. — Abb. 50. Embryosack mit Spermakernen (Vergr. 880). — Abb. 51. Junges Endosperm (Vergr. 280). — Abb. 52. Älteres Stadium (Vergr. 160). — Abb. 53. *Senecio palmatus*, Antipoden (Vergr. 280).

habe nur einmal bei *Senecio vulgaris* die beiden Spermakerne im Embryosack gesehen. Sie waren längliche, ziemlich kurze und dicke Gebilde und wie gewöhnlich reichlich kromatinführend (Abb. 50).

Das Endosperm ist bei *Senecio vulgaris* schon von Anfang an zellulär, wie aus Abb. 51 ersichtlich sein mag. Wahrschein-

lich hat Guignard (1893, S. 285) auch bei dieser Pflanze dasselbe beobachtet. Er schreibt nämlich: »Aussitôt après la fécondation, l'albumen s'organise a l'état de tissu et remplit la cavité du sac embryonnaire, sauf dans la partie inférieure rétrécie où l'on retrouve pendant longtemps les cellules antipodes (fig. 133)«. Vgl. auch meine Abb. 52. Über das Endosperm von *Senecio auréus* teilt Mottier (S. 252) mit, daß »several free nuclei appear in the cavity of the embryo-sac when the first wall is formed in the embryo. Very soon, however, cell formation takes place, and the cavity of the embryo-sac is entirely filled with endosperm«. Jedoch dürfte sich wohl das Endosperm bei dieser Art ebenso wie bei *Senecio vulgaris* verhalten. Seine Abb. 27 zeigt auch zwei Endospermzellen, »that occupied the whole width of the embryosac — —«. — Palm bildet (Abb. 26b, S. 106) einen Embryosack von *Senecio sagittatus* mit zwei freien Endospermkernen ab (Polkerne können es wohl kaum sein, da ein dreizelliger Embryo vorhanden ist). Wahrscheinlich ist wohl dieses auf eine irrthümliche Beobachtung zurückzuführen.

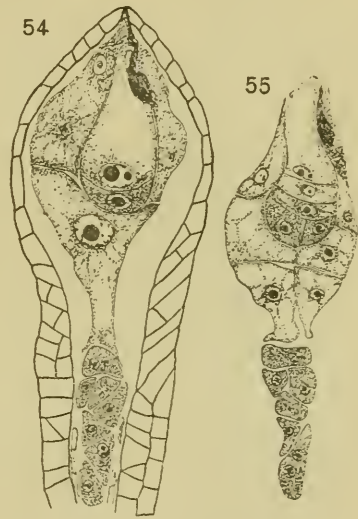


Abb. 54—55. *Tussilago farfara* (Vergr. 260). Frühe Endospermstadien.

Tussilago.

Vier Tetradenzellen sind bei *Tussilago farfara* beobachtet (Jönsson 1879—80, S. 7; Dahlgren 1915, S. 11). Pollenschläuche sind oft beobachtet. Den Embryosack hat Guignard (1882, Fig. 168) abgebildet. Die Anzahl der Antipoden wechselt. Das Endosperm ist vom Beginn zellulär (Abb. 54). Abb. 55 bildet ein etwas späteres Stadium ab. Teilungen treten normal in den Zellen des Integuments auf, wie es schon Hegelmaier (1889, S. 841) aufgewiesen.

Calenduleae.

Calendula.

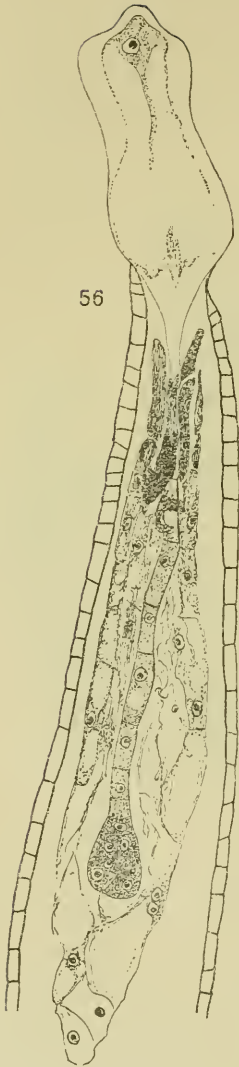


Abb. 56. *Calendula arvensis* mit dem Haustorium (Vergr. 160).

Die Arten dieser Gattung unterscheiden sich von allen anderen untersuchten Kompositen durch den Besitz eines Haustoriums im mikropylaren Ende der Samenanlage. Dieses wurde zuerst von Tulasne (1855, S. 77) beschrieben, der jedoch das Haustorium als eine stark vergrößerte Suspensorzelle deutete. Hofmeister (1858, S. 123) und Billings (1901, S. 312) behaupten doch, daß das Haustorium von einer Synergide gebildet wird, welche statt wie gewöhnlich zu degenerieren, zu dem betreffenden Gebilde auswächst.

Es war natürlich verlockend, diese interessanten Pflanzen genauer studieren zu können, und ich fixierte deshalb *Calendula arvensis*, *C. microcephala*, *C. officinalis* und *C. tripterocarpa*, wo das Haustorium bei sämtlichen Arten schön entwickelt befunden wurde. Obgleich ich aber mehrere Wochen dieser Arbeit widmete und dabei den größten Teil meines reichlichen Materiales verbrauchte, kann ich mich aber nicht mit Bestimmtheit über die Entstehungsweise des Haustoriums äußern. Die benutzte Fixierungsflüssigkeit (Juels $ZnCl_2$ -Mischung) war offenbar für die früheren kritischen Stadien nicht passend. Mediane Schnitte, welche ich von älteren Samenanlagen erhalten, widersprechen jedenfalls nicht direkt der Ansicht Tulasnes, daß das Haustorium vom Suspensor entwickelt wird (Abb. 56). Dieser ist für eine Komposite ungewöhnlich lang.

Wie es Billings Abb. 96 zeigt, wird von den Zellen des Eiapparates schon

um die Zeit der Befruchtung eine kleine Ausbuchtung des Embryosacks gebildet. Bei der den Arctotideae angehörenden *Ursinia anthemoides* habe ich beobachtet, daß die Synergiden weit in den Mikropylekanal hineinragen, wo sie nach und nach auch dazu kommen, auflösend auf die benachbarten Zellen einzuwirken. Sie lassen sich offenbar als eine Art Haustorium auffassen. Die langen, schmalen, plasmareichen und stark färbbaren Synergidenausläufer erinnern in hohem Grade an Pollenschläuche. Infolge der unbefriedigenden Beschaffenheit meines Materiales kann ich zurzeit dieses interessante Verhältnis nicht näher behandeln, sondern hoffe auf eine Wiederaufnahme meiner Untersuchungen im Zusammenhang mit einem erneuerten Studium von *Calendula*.

Das Haustorium bei *Calendula* scheint zuerst das Gewebe an der Funiculusseite der Mikropyle anzugreifen, resorbiert aber später die Zellen rund umher. Das Haustorium hat sich an der soeben erwähnten Seite bis zur Epidermis vordringend beobachten lassen. Was diese Bildung besonders bemerkenswert macht, ist, außer seinem unerwarteten Auftreten bei einer Komposite, seine große Plasmaarmut, welche ja dieses Haustorium so stark von den meisten solchen unterscheidet. (Vgl. auch die Riesenantipoden bei *Bidens*, S. 499.)

Das Endosperm entsteht nach Hofmeister (S. 123) und Billings (S. 313) durch freie Zellbildung. Ich hoffe dieses an besser fixiertem Material, als ich zurzeit besitze, genauer untersuchen zu können.

Bemerkenswert ist, daß der Nuzellusgrund bei den von mir untersuchten Arten selbst in Samenanlagen mit verhältnismäßig weit vorgeschrittener Embryoentwicklung persistieren kann.

Bei dieser Untersuchung ist meine Aufmerksamkeit auf das Studium der Samenanlagen eingestellt und mein Material war dafür fixiert. Ich will jedoch nicht unterlassen, hier eine zufällig gemachte Beobachtung über das Vorkommen eines echten Periplasmodiums in den Staubblättern von *Tagetes signatus* zu erwähnen. Die mehrkernigen Tapetenzellen behalten hier lange ihre parietale Lage bei, und erst wenn die Wandbildung der Pollenkörner recht weit vorgeschritten ist, findet man sie

eine einzige gemeinsame Plasmamasse mit zahlreichen recht chromatinreichen Kernen bildend. Sowohl Juel (1915, S. 359) wie Tischler (1914, S. 82) haben das Verhalten der Tapetenzellen in den Staubblättern von *Silphium*, dem Objekt Merells, untersucht, und konstatiert, daß die einzelnen Tapetenzellen zwar zwischen die Pollenkörner eindringen, aber doch hierbei nicht zu einem Synzytium verschmelzen. Dieselbe Beobachtung hat Juel (1915, S. 359) bei *Doronicum grandiflorum* gemacht.

Die Spermakerne können innerhalb der Familie Compositae augenscheinlich von recht verschiedenem Aussehen sein. Bei *Aster undulatus* hat Miß Opperman (1904, S. 359, Fig. 18a) einen Spermakern von ungefähr demselben Typus wie ich bei *Senecio vulgaris* (Abb. 50) gesehen, nämlich »more or less bananashaped«. Bei der Fusion nehmen die Spermakerne »the structure of ordinary nuclei« an (S. 361). — Ganz verschieden ist die Form der Spermakerne bei sechs 1900 untersuchten, den Heliantheae angehörenden Gattungen. Bei *Helianthus annuus* und *Rudbeckia speciosa* fand also Nawaschin (1900 und 1909) bei ersterer Art lange, spiralig gedrehte Spermakerne, »ihrer Form nach manchen Spermatozoiden der Sporenpflanzen äußerst ähnlich«. Bei *Rudbeckia* waren die Spermakerne »massiger als bei *Helianthus*, dabei viel kürzer und dicker und nicht so stark gedreht«. Lange gewundene Spermakerne finden sich auch bei mehreren *Silphium*-Spezies (Merell 1900, S. 113; Land 1900, S. 256). Nach Land verlieren die Spermakerne bei der Befruchtung ihre spiralige Form (siehe seine Fig. 9). Bei *Heliopsis patula*, *Spilanthes oleracea* und *Guizotia oleiflora* beobachtete nicht Guignard (1900, S. 6) die Spermakerne »aussi allongés et contournés que ceux qu'il (Nawaschin) a vus dans l'*Helianthus*«. — Bei der Cichoriee *Tragopogon orientalis* sind die Spermakerne »wurmformig, ohne schraubig gewunden zu sein« (Eichler 1906, S. 849). — Nach Schiller (1907, S. 5) sind die Spermakerne bei *Gnaphalium* »wurmformig, ziemlich dick und kurz«. —

Das allgemeine Aussehen der Samenanlage betreffend, so ist dieses innerhalb verschiedener Gruppen recht wechselnd. So haben wir z. B. bei den Cichorieae und Senecioneae im Verhältnis zu der Länge des fertigen Embryosacks recht kurze

Samenanlagen; bei den Heliantheae und Helenieae hingegen bemerkenswert lange. Bei *Helianthus tuberosus* hat also Fräulein Goldflus (1899, S. 90) den Embryosack »au moins quinze fois plus court que l'ovule tout entier« gefunden, und ungefähr dieselbe Zahl habe ich bei einer Messung von *Tagetes signatus* erhalten. Bei *Centaurea dealbata* sind die Epidermiszellen der Samenanlage von der Mündung der Mikropyle ein Stück nach oben in radialer Richtung stark verlängert, was ich bei keiner anderen Komposite beobachtet habe. — Die Mikropyle kann bald verhältnismäßig eng sein, bald sehr weit (Abb. 5). Haarbildungen in der Mikropyle sind innerhalb der Gruppen Cichorieae (Abb. 5), Calenduleae, Cynareae (*Centaurea*) und Mutisieae (*Gerbera*) beobachtet worden. Ganz gewiß kommt ein näheres Studium zu zeigen, daß sich gute Merkmale zum Unterscheiden der verschiedenen Gruppen der großen Familie von den Samenanlagen holen lassen.

Was die Entwicklung und Organisation des Embryosackes betrifft, so herrscht unter den Kompositen eine reichlichere Variation als vielleicht in irgendeiner anderen Familie. In der Regel kommt nur eine einzige Archesporzelle vor (Eichlers »reduzierte Embryosackmutterzellen« bei *Tragopogon* sind Reste des Nuzellusgrundes), aber zuweilen können, wie erwähnt, solche in Menge vorhanden sein (Anthemideae). Eine Übersicht der vielen verschiedenen Typen des Embryosackes finden wir bei Holmgren (1915) und Palm (1915). Der erstere hat (1919), wie erwähnt, sogar innerhalb einer und derselben Gattung (*Erigeron*) alle für die Kompositen beschriebenen Entwicklungstypen gefunden. Hier diese interessanten Verhältnisse zu diskutieren, kann nicht in Frage kommen, besonders da Holmgren in Aussicht gestellt, eine genauere Behandlung dieses Gegenstandes zu geben. Ohne auf eine Kritik einzugehen, will ich hier beiläufig erwähnen, daß Frau Emma Jacobsson-Stiasny (1916, S. 60) über den Bau und die Entwicklung des Kompositenembryosackes theoretisiert.

Wie aus dieser Abhandlung hervorgehen dürfte und wie es übrigens lange bekannt gewesen, sind Aussehen und Natur der Antipoden höchst wechselnd. Beispielsweise bei *Lactuca* sind also die Antipoden kleine unbedeutende Gebilde, die frühzeitig

degenerieren, bei *Bidens* und einigen anderen den *Heliantheae* angehörenden Pflanzen können sie dagegen eine Größe erlangen, die im Pflanzenreich überhaupt selten ist. Bemerkenswert ist die minimale Plasmamenge in diesen Riesenzellen. Eine Übersicht in Tabellenform über die meisten aus dieser Familie beschriebenen Antipoden ist neuerdings von Small (1919, S. 147) vorgelegt worden. Palm (1915) hat aufgewiesen, daß Tetradenzellen oder deren Derivate persistieren und als »physiologische Antipoden« dienen können. — Bemerkenswert ist das Vorkommen eines sehr plasmaarmen Mikropylehaustoriums bei *Calendula*, welches möglicherweise von einer Synergide herrührt. Bei *Ursinia* wachsen, wie erwähnt, die Synergiden zu ziemlich langen pollenschlauchähnlichen Gebilden aus.

Bei meinen Untersuchungen ist, wie erwähnt, das Hauptgewicht auf die Endospermibildung gelegt worden. Sowohl Samuelsson (1913) wie Frau Emma Jacobsson-Stiasny (1914), welche sich eingehend mit der Endospermibildung bei den Angiospermen beschäftigt, führen die *Compositae* zu der Gruppe, die durch nukleäres Endosperm (freie Zellbildung) ausgezeichnet ist. Bei folgenden Spezies haben wir doch ein von Anfang an zelluläres Endosperm:

Cichorieae: *Lactuca muralis*

Lactuca scariola

Crepis blattaroides (?)

Reichardia tingitana

Sonchus arvensis (?)

Tragopogon pratensis (?)

Chondrilla juncea

Taraxacum platycarpum

Taraxacum arcticum

Hieracium flagellare

Eupatorieae: *Eupatorium glandulosum*

Ageratum mexicanum

Astereae: *Erigeron aurantiacus*

Erigeron philadelphicus

Inuleae: *Antennaria dioica* (?)

Gnaphalium undulatum

- Helianthéae: Galinsoga parviflora
 Silphium perfoliatum (?)
 Bidens tripartita
- Helenieae: Tagetes signatus
- Senecioneae: Senecio vulgaris
 Senecio aureus (?)
 Tussilago farfara.

Die Eizelle und der sekundäre Embryosackkern teilen sich gewöhnlich ziemlich gleichzeitig. Die erste Zellwand möchte in der Regel transversal sein. Bei *Erigeron philadelphicus* und *Gnaphalium undulatum* verläuft sie dagegen in der Längsrichtung des Embryosackes. Der zelluläre Endospermtypus, welcher jetzt innerhalb sieben Unterabteilungen der Compositae konstatiert ist, mag wohl, den vielen widersprechenden Angaben in der Literatur zutrotz, mit Recht als der die Familie kennzeichnende aufgefaßt werden. Bei den apogamen Arten *Eupatorium glandulosum* und *Antennaria alpina* entstehen, wie erwähnt, bei letzterer immer und bei dem ersteren zuweilen vor der Zellbildung freie Kerne. Die beiden Polkerne verschmelzen dann nicht, sondern treten jeder für sich in Teilung. Dieses möchte doch als ein sekundäres, durch die unterbliebene Kernfusion verursachtes Verhältnis aufzufassen sein. — Ich will jedoch nicht unterlassen, hier zu erwähnen, daß ein Präparat von *Centaurea dealbata* freie Endospermkerne zeigte. Ob hier ein normales Verhältnis, eine zufällige Abweichung oder ein Artefakt vorlag, kann ich jetzt nicht entscheiden. In einem mißbildeten Embryosack von *Pedicularis foliosa* hat Schmid (1906, S. 79), trotzdem das Endosperm hier wie bei den Scrophulariaceen im allgemeinen durch sukzessive Zellteilung entsteht, freie Kerne beobachtet. Juel (1915, S. 339) hat gefunden, daß die Tapetenzellen bersten und ihr Inhalt zu einem falschen Periplasmodium zusammenfließen kann, wenn ein Staubblatt bei der Fixierung verletzt wird.

Besonders Samuelsson (1913) hat mit Eleganz aufgewiesen, wie große systematische Bedeutung die Art der Endosperm-bildung haben kann. Wie sich diese innerhalb der übrigen Synandreae-Familien verhält, geht aus folgender Übersicht hervor.

Calycerceae. (Diese Familie wird zuweilen zu den Rubiales geführt.) In einer Arbeit von 1915 beschrieb ich den zellulären Endospermtypus bei *Acicarpa tribuloides*, den ich damals als einen bestimmten Unterschied den Compositae gegenüber auffaßte, in deren Nähe die Calyceraceae meistens angebracht werden.

Stylidiaceae. Nach Burns (1900, S. 351) werden bei den zeitigsten Teilungen des sekundären Embryosackkernes von *Stylidium squamellosum* keine Zellen gebildet, sehr bald geht aber das nukleäre Endosperm in das zelluläre Stadium über. Präparate, die ich von *Stylidium adnatum* hergestellt, zeigen doch, daß hier das Endosperm von Beginn an zellulär ist.

Goodeniaceae. Über diese von Billings (1901, S. 308) behandelte Familie liegen keine Angaben betreffs der Art der Endospermbildung vor.

Campanulaceae. Das Endosperm ist hier von Anfang an zellulär (Literatur bei Samuelsson 1913, S. 139).

Lobeliaceae. Billings (1901, Fig. 78) bildet bei *Lobelia* vier, wie es scheint, freie Endospermkerne ab. Die beiden der Mikropyle zunächstliegenden bilden zwei Haustorienzellen. »Die anderen Endospermkerne«, schreibt er (S. 306), »erfahren eine rasche Vermehrung, und sehr bald ist ein festes Gewebe gebildet — —«. Obgleich also Billings' Darstellung nicht so klar wie wünschenswert ist, kann doch, nach seinen Figuren zu urteilen, kaum daran gezweifelt werden, daß auch hier das Endosperm vom ersten Beginn zellulär ist.

Cucurbitaceae. Das Endosperm ist in dieser Familie nukleär, wie es besonders Kirkwood (1914) bei einer Mehrzahl dazu gehörender Arten aufgewiesen hat.

Von den den Synandreae angehörenden Familien weicht Cucurbitaceae ganz bestimmt von den übrigen (Goodeniaceae ist jedoch nicht untersucht) in der Art der Endospermbildung ab. Hierin liegt jedoch nichts überraschendes. Schon durch ihre zwei Integumente und die crassinuzellaten Samenanlagen unterscheiden sich die Cucurbitaceen so stark von den übrigen Synandreae-Familien¹ und von den Sympetalen über-

¹) Daß die Cucurbitaceen recht entfernt mit der Synandreae-Reihe verwandt sind, scheint doch nicht ausgeschlossen, besonders infolge serumdiagnostischer Untersuchungen (Mez und Gohlke 1914).

haupt, daß die Zusammenstellung der Cucurbitaceae mit diesen Pflanzen als sehr unnatürlich anzusehen ist¹. Eine Bestätigung hiervon liefert ja auch die nukleäre Endosperm Bildung der Cucurbitaceen. Durch das Konstatieren des zellulären Typus bei den Kompositen erhalten wir dagegen noch ein Merkmal, das diese Familie mit den übrigen Familien der Reihe *Synandrae* verbindet.

Die Angabe von Lavielle, daß *Sonchus* und einige andere Kompositen ein chalazales Endospermhaustorium besitzen sollten, wie es ja oft bei anderen *Synandrae*-Familien beschrieben worden ist, ist irrtümlich (vgl. S. 488). Das Hervorheben der phylogenetischen Bedeutung der oft haustorienähnlichen Antipoden innerhalb der Familie *Compositae* durch Small (1919, S. 149) ist natürlich ganz ohne Wert, da «the antipodal haustorium» bei anderen *Synandrae* ja von endospermatischem Ursprung ist. Das große Haustorium von *Calendula* ist ebenfalls bloß eine den endospermatischen Mikropylehaustorien analoge Bildung.

Den vielen Untersuchungen zutrotz, welche über die *Compositae* gemacht worden sind, bleibt immer noch vieles innerhalb dieser betreffs ihrer embryologischen Verhältnisse so interessanten und wechselnden Familie zu studieren. Von den dreizehn Gruppen, in welche man die große Familie einzuteilen pflegt, habe ich in Vorstehenden nicht, oder doch nur beiläufig die *Vernonieae*, *Anthemideae*, *Arctotideae*, *Cynareae* und *Mutisieae* behandelt, da mein Material von diesen leider unzureichend oder unbefriedigend fixiert gewesen ist. Ich hoffe doch später Gelegenheit zu kriegen, meine Studien, und zwar besonders über die Endosperm Bildung dieser Gruppen, fortsetzen zu können.

Botanisches Institut, Upsala, 12. Februar 1920.

Zusatz in Korrektur.

Nach Abschluß der Arbeit erhielt ich eine Abhandlung von K. Schnarf, »Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*«, die am 27. November 1919

¹) Einen Parallellfall haben wir in der Familie *Plumbaginaceae*, deren Anbringen zusammen mit oder in der Nähe der sympetalen *Primulales*-Reihe ganz unberechtigt ist (vgl. Dahlgren 1916, S. 67).

der Wiener Akademie vorgelegt wurde und in ihren Sitzungsberichten veröffentlicht ist. Er hat die zelluläre Endosperm-bildung bei dem erwähnten *Hieracium*spezies, gleichwie bei *Crepis biennis*, beobachtet. — In einer mir früher nicht zu Gesicht gekommenen Arbeit von Carano (*Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee*. — *Annali di Botanica*. 1915. 13) ist der zelluläre Endospermtypus bei *Bellis perennis* (vgl. S. 495!) und *Calendula arvensis* nebenbei erwähnt.

Literaturverzeichnis.

- Ayres, Jessié A., Flower of *Adenocaulon bicolor*. — *Bot. Gaz.* 1915. 59.
 Billings, H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. — *Flora*. 1901. 88.
 Burns, G. P., Beiträge zur Kenntnis der Styliaceen. — *Ebenda*. 1900. 87.
 Carano, E., Su particolari anomalie del sacco embrionale di »*Bellis perennis*«. — *Annali di Botanica*. 1913. 11.
 —, Sull'embriologia di *Senecio vulgaris* L. — *Rendic. d. Real. Accad. dei Lincei*. Serie 5. 1915. 24.
 Chamberlain, C. J., The embryo sac of *Aster novae-angliae*. — *Bot. Gaz.* 1895. 20.
 —, The embryo sac of *Aster* and *Solidago*. — *Ebenda*. 1918. 65.
 Dahlgren, K. V. O., Über die Überwinterung der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. — *Svensk Bot. Tidskrift*. 1915. 9.
 —, Über die Embryologie von *Acicarpa tribuloides* Juss. — *Ebenda*.
 —, Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. — *K. Svenska Vet.-Akad. Handl.* 1916. 56:4.
 —, Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. — *Svensk Bot. Tidskrift*. 1918. 12.
 Eichler, K., Über die doppelte Befruchtung bei *Tragopogon orientalis*. — *Sitzgsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Abt. 1*. 1906. 115.
 Goldflus, Mathilde, Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. — *Journ. de Botanique*. 1899. 13.
 Guignard, L., Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — *Ann. Sci. Nat. Bot.* (6). 1882. 13.
 —, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument seminal. — *Journ. de Bot.* 1893. 7.
 —, Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Végétaux angiospermes. — *C. R. Acad. Sci. France*. 1900. 131.
 Hofmeister, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. — Leipzig. 1849.
 —, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1858. 1.
 Holmgren, J., Die Entwicklung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria*. — *Svensk Bot. Tidskrift*. 1915. 9.
 —, Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. — *Ebenda*. 1916. 10.
 —, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — *K. Svenska Vet.-Akad. Handl.* 1919. 59:7.

- Jacobsson-Stiasny, Emma, Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. — Sitzsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Abt. I. 1914. 123.
- , Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. — Ebenda. 1916. 125.
- Jönsson, B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ. Årsskrift. 1879—1880. 16.
- Juel, O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1900. 33:5.
- , Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56.
- Kirkwood, J. E., The comparative embryology of the Cucurbitaceae. — Bull. New York Bot. Gard. 1905 (1904). 3.
- Lagerberg, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1909. 44:4.
- Land, J. G., Double fertilization in Compositae. — Bot. Gaz. 1900. 30.
- Lavialle, P., Observations sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. — Bull. Soc. Bot. France. 1911. 55.
- Marshall-Ward, H., A contribution to our knowledge of the embryo-sac in Angiosperms. — Journ. Linn. Soc. Botany. 1880. 17. *
- Merell, W. D., A contribution to the life history of *Silphium*. — Bot. Gaz. 1900. 29.
- Mez, C., und Gohlke, K., Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. 1914. 12.
- Mottier, D. M., On the embryo-sac and embryo of *Senecio aureus* L. — Bot. Gaz. 1893. 15.
- Murbeck, S., Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. — Bot. Not. 1904.
- Nawaschin, M., Gaploidnoje, diploidnoje i triploidnoje jadra i *Crepis virens*. — Ottisk is XXV t. sapisok kiewskago obstschestwa estestwoispit. — Kiew 1915.
- Nawaschin, S., Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledoneen. — Ber. d. d. bot. Ges. 1900. 15.
- , Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermkerne bei einigen Angiospermen. — Österr. bot. Zeitschr. 1909. 12.
- Opperman, Marie, A contribution to the life history of *Aster*. — Bot. Gaz. 1904. 37.
- Osawa, J., Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. — Arkiv f. Zellforschung. 1913. 10.
- Palm, B., Zur Embryologie der Gattungen *Aster* und *Solidago*. — Acta Horti Bergiani. 1914. 5:4.
- , Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositen. — Svensk Bot. Tidskrift. 1914. 5.
- , Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. — Stockholm 1915.

- Portheim, L. Ritter v., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Achaena und des Embryos der Kompositen. I. *Senecio vulgaris* L. — Sitzgsber. deutsch. naturwiss.-med. Ver. f. Böhmen »Lotos« in Prag. N. F. 1901. 21.
- Rosenberg, O., Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. — Bot. Tidsskrift. 1907. 28.
- , Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Kompositen. — Svensk Bot. Tidsskrift. 1909. 3.
- , Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. — Ebenda. 1912. 6.
- Samuelsson, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. — Ebenda. 1913. 7. — Auch Diss. in Upsala 1913.
- Schiller, J., Untersuchungen über die Embryogenie in der Gattung *Gnaphalium*. — Österr. bot. Zeitschr. 1907.
- Schkorbatow, L., Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale* Wigg. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow. 1911—1912. 45.
- Schmid, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. — Beih. bot. Centralbl. 1906. 20. — Auch Diss. Zürich 1906.
- Schnarf, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschriften d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1917. 94.
- Schwere, S., Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Kompositen. — Floia. 1896. 82.
- Sharp, L. W., The embryo sac of *Physostegia*. — Bot. Gaz. 1911. 52.
- Small, J., The origin and development of the Compositae. XII. Miscellaneous topics. — The New Phytologist. 1919. 18.
- Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena 1879.
- Täckholm, G., Zur Antipodenentwicklung der Kompositengattungen *Cosmidium* und *Cosmos*. — Svensk Bot. Tidsskrift. 1916. 10.
- Tischler, G., Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. 55.
- Treub, M., et Mellink, J. F. A., Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. — Archiv Néerland. d. Sci. ex. et nat. 1880. 15.
- Tulasne, L.-R., Nouvelles études d'embryogenie végétale. — Ann. Sci. Nat. Bot. (4). 1855. 4.
- Vesque, J., Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ebenda. (6). 1878. 6.
- Winge, Ø., Oogenesis hos *Senecio*. — Bot. Tidsskrift. 1914. 33.

Besprechungen.

Gäumann, E., Über die Formen der *Peronospora parasitica* (Pers.) Fries. Ein Beitrag zur Speziesfrage bei den parasitischen Pilzen.

Beih. bot. Centralbl. I. Abt. 1918. 35, 395—533.

Wartenweiler, Alfr., Beiträge zur Systematik und Biologie einiger Plasmopara-Arten.

Ann. mycologici. 1918. 16, 249—299.

Schweizer, J., Die kleinen Arten bei *Bremia Lactucae* Regel und ihre Abhängigkeit von Milieueinflüssen.

Verhandl. d. thurgauischen naturforschenden Gesellschaft. 1919. Heft 23. 17—61.

Die Verff. der drei im Berner Botanischen Institut entstandenen Dissertationen haben sich zur Aufgabe gemacht, die Frage zu entscheiden, ob die sog. biologischen Arten, die außer bei Uredineen in letzter Zeit auch bei anderen parasitischen Pilzen nachgewiesen worden sind, auch unter den Peronosporeen vorkommen. Die äußerst fleißige und eingehende Studie Gäumanns führt für *Peronospora parasitica* den Nachweis, daß diese Art sehr weitgehend spezialisiert ist. Von den 119 bekannten Wirtspflanzen (außer *Reseda luteola* sind alle Cruciferen) hat sich Verf. 83 zur Untersuchung zu verschaffen gewußt. Bei den ausgedehnten Infektionsversuchen zeigte es sich, daß der Pilz größtenteils nicht einmal von einer Art auf eine andere derselben Gattung überzugehen scheint. So ist z. B. die auf *Arabis alpina* vorkommende Form eine andere als die auf *Arabis hirsuta* und *A. Turrita*, auch von *Thlaspi alpestre* scheint der Pilz nicht auf *Thlaspi perfoliatum* überzugehen. — Gäumann prüft außerdem die Frage, ob dieser Spezialisierung auch morphologische Verschiedenheiten entsprechen. Er hat die Dimensionen der Konidien untersucht (aus möglichst je 1000 Messungen wurden Kurven für die Längen- und Breitenmaße konstruiert), ferner Form und Größe der Konidienträger und den Durchmesser der Dauersporen. Während die Oosporen ziemlich gleichförmig sind, zeigte sich in bezug auf die Träger und besonders die Konidien

eine auffallende Vielgestaltigkeit. Verf. unterscheidet 15 Trägertypen, die aber z. T. nicht scharf getrennt sind; der Polymorphismus der Konidien geht viel weiter. Die verschiedenen Konidientypen ließen sich mit den Trägertypen nicht in Beziehung bringen. Für phylogenetische Betrachtungen sind daher diese morphologischen Ergebnisse nur in bescheidenem Umfange verwertbar. Wissen wir doch nicht einmal, inwieweit es sich um Modifikationen, bedingt durch den Wirt, inwieweit um erbliche Unterschiede handelt, da das Experimentum crucis, die Kultur der einzelnen Formen unter gleichen Bedingungen, wegen der hochgradigen Spezialisierung der *Peronospora parasitica* nicht möglich ist. Von dem Einfluß äußerer Bedingungen auf die Gestaltung der Konidienträger und Konidien ist dabei noch ganz abgesehen. Gäumann hat dieser Frage keine systematischen Untersuchungen gewidmet. Dagegen hat Schweizer sie bei *Bremia Lactucae* eingehend studiert und gefunden, daß namentlich die Feuchtigkeitsverhältnisse auf die Konidiengröße von bedeutendem Einfluß sind. Da *Bremia* nicht so weitgehend spezialisiert ist wie *Peronospora parasitica* — die einzelnen biologischen Arten sind zwar auf bestimmte Gattungen beschränkt, gehen aber innerhalb dieser auf einzelne Arten über —, so erwies es sich innerhalb gewisser Grenzen als möglich, den Wirtseinfluß auf die Gestaltungsverhältnisse des Pilzes zu studieren. Ein solcher wurde denn auch in verschiedenen Fällen nachgewiesen. Es ist somit größte Vorsicht geboten, wenn es sich darum handelt, zu beurteilen, ob nachgewiesene morphologische Verschiedenheiten als Merkmale von Spezies bzw. *Formae speciales* anzusehen sind oder nicht.

Wartenweiler ist insofern weniger glücklich gewesen, als es ihm nicht gelungen ist, mit den drei von ihm untersuchten *Plasmopara*-Arten (*Pl. nivea*, *Pl. pygmaea*, *Pl. densa*) Infektionen zu erzielen. Inwieweit die von ihm festgestellten morphologischen Unterschiede einer Spezialisierung entsprechen, muß daher noch unentschieden bleiben. Die Arbeit bringt im übrigen einige Angaben über die Überwinterung des *Plasmodium* in den Rhizomen von *Laserpitium latifolium* und über das Vorkommen von Oosporen in Umbelliferenfrüchten, deren Einzelheiten im Original nachgelesen werden müssen. H. Kniep.

Burger, O. F., Sexuality in *Cunninghamella*.

Bot. Gazette. 1919. 68, 134—146.

Verf. hat die Mucorinee *Cunninghamella Bertholletiae* auf ihr sexuelles Verhalten untersucht und gefunden, daß sie heterothallisch ist. Die Heterothallie unterscheidet sich jedoch in sehr beachtenswerter Weise von der anderer Mucorineen dadurch, daß nicht zwischen +-

Verhalten von *C. Bertholletiae* nennt, ist er zu geben außerstande. Er deutet in der Einleitung an, daß die Geschlechtsverschiedenheit wohl eher auf quantitativen als auf qualitativen Unterschieden beruhe. Ehe weitere experimentelle Erfahrungen vorliegen, ist es nicht möglich, die Ergebnisse genauer zu beurteilen. Ref. möchte glauben, daß bei *C. Bertholletiae* dieselben Erscheinungen vorliegen, die er bei Hymenomyzeten beschrieben hat (Verh. d. physikalisch-medizin. Gesellschaft Würzburg, 1919). Hier ist allerdings mit der Annahme quantitativer Geschlechtsdifferenzen nicht auszukommen, vielmehr erscheint der Schluß unabweislich, daß es Organismen gibt, bei denen nicht nur eine Differenzierung in zwei, sondern in mehr als zwei hinsichtlich ihres sexuellen Verhaltens genotypisch verschiedene Formen vorliegt. H. Kniep.

Fitzpatrick, H. M., The Development of the Ascocarp of *Rhizina undulata* Fr.

Bot. Gazette. 1917. 63, 282—296. 2 Tafeln.

—, Sexuality in *Rhizina undulata* Fr.

Ebenda. 1918. 65, 201—226. 2 Tafeln.

Die Entwicklungsgeschichte der Helvellineen weist bekanntlich noch sehr viele Lücken auf. So sind z. B. die Angaben, ob der Fruchtkörper ursprünglich von einer Hyphenhülle umgeben, das Hymenium also bedeckt ist oder nicht, noch sehr widersprechend. Verf. hat von *Rhizina undulata* alle Entwicklungsstadien vor sich gehabt und für diese Form festgestellt, daß das Hymenium von vornherein nackt ist; es fehlt jegliche Hüllbildung. In den jungen Fruchtkörpern sieht man sehr bald (lange ehe die Asci auftreten) palisadenartig angeordnete Paraphysen, zwischen denen sich andere dickwandige Fäden hindurchschieben, die bis an die Oberfläche des Hymeniums vordringen und dort eine klebrige Flüssigkeit ausscheiden, die bei oberflächlicher Betrachtung ein Epithecium vortäuschen kann. Verf. nennt diese Hyphen »Setae«. Erwähnung verdient noch, daß die von R. Hartig für das Myzel des Pilzes angegebenen Schnallen vom Verf. nicht wiedergefunden wurden. Die Annahme, daß Hartig ein Basidiomyzetenmyzel vor sich gehabt hat, gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit. — Die Sexualität des Pilzes hat insofern eine Rückbildung erfahren, als keine funktionsfähigen männlichen Sexualorgane mehr existieren. In einem Fruchtkörper werden mehrere Archikarprien angelegt. Sie sind mehrzellig und unregelmäßig gekrümmt. Jede Zelle enthält mehrere Kerne, die sich bald durch wiederholte Teilungen stark vermehren. Nur die mittleren Zellen eines Archikarps wachsen zu askogenen Hyphen aus. Die apikalen und basalen entleeren in dieselben nach Durchbrechung der

Querwände ihren Inhalt. Mit dem Auftreten der askogenen Hyphen wird die Beschaffenheit der Archikarprien vakuolig. Die Kerne lassen paarige Anordnung erkennen. Kernkopulationen wurden erst im jungen Ascus, der, wie üblich, unter Hakenbildung entsteht, beobachtet. Mitosen hat Verf. nicht gesehen. Er erörtert ausführlich die Frage, ob bei den Askomyzeten einmalige oder zweimalige Kernkopulation vorkommt, ohne jedoch die neuere Literatur über den Gegenstand vollständig zu berücksichtigen. Nach Ansicht des Ref. ist diese Frage zugunsten der ersteren Auffassung entschieden. Alle gegenteiligen Angaben beruhen zweifellos auf Beobachtungsfehlern. H. Kniep.

Weston, W. H., Repeated Zoospore Emergence in Dictyuchus.

Bot. Gazette. 1919. 6S, 287—296. 1 Tafel.

Verf. beschreibt eine (anscheinend neue) Dictyuchusart, die sich dadurch auszeichnet, daß bei ihr diplanetisches Verhalten wie bei Saprolegnia vorkommt. Allerdings ist die Form nicht unter allen Umständen diplanetisch; die Schwärmer können auch nach dem ersten Festsetzen zu Hyphen auswachsen oder schon direkt im Sporangium, wie das z. B. auch bei Dictyuchus monosporus beobachtet worden ist. Die primären und sekundären Zoosporen gleichen sich völlig; sie sind lateral begeißelt.

Leitgeb hat bekanntlich angenommen, daß die Gattung Achlya (wo wir doppelte Häutung, aber nur ein Schwärmerstadium finden, da die aus dem Sporangium austretenden primären Sporen nicht zu schwärmen pflegen) zwischen Saprolegnia bzw. der von ihm zu Unrecht aufgestellten Gattung Diplanes einerseits (hier findet doppelte Häutung statt und wir haben bekanntlich zwei Schwärmergenerationen) und Dictyuchus andererseits (hier nur eine Schwärmergeneration; die erste Häutung findet bereits im Sporangium statt) vermittelt. Durch die Beobachtung eines diplanetischen Dictyuchus wird die Richtigkeit dieser Auffassung fraglich. H. Kniep.



Neue Literatur.

Allgemeines.

- Gerke, O., Botanisches Wörterbuch. Verl. B. G. Teubner, Leipzig und Berlin. 1919. 216 S.
- Küster, E., Botanische Betrachtungen über entwicklungsmechanische Begriffe. (Naturwissensch. 1920. S. 453—457.)
- Miehe, H., Taschenbuch der Botanik. II. Teil. 2. Aufl. Verl. W. Klinkhardt, Leipzig. 1920. 76 S.

Zelle.

- Guilliermond, A.**, Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de transformation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologiques de la cellule. (Rev. gén. de bot. 1919. **31**, 372—414, 446—509, 532—604, 635—771.)
- Kuwada, Y.**, Die Chromosomenzahl von *Zea Mays*. Ein Beitrag zur Hypothese der Individualität der Chromosomen und zur Frage über die Herkunft von *Zea Mays*. (Journ. of the coll. of sc. Tokyo. 1919. **39**.)
- Sakamura, T.**, Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. (Ebenda. 1920. **39**.)

Gewebe.

- Denis, M.**, Recherches anatomiques sur quelques plantes littorales de Madagascar. (Rev. gén. de bot. 1919. **31**, 33—53, 115—121, 129—143.)
- Jeffrey, E. C.**, The anatomy of woody plants. (Univers. of Chicago Press. 1920. 478 S.)
- Meyer, F. J.**, Das Leitungssystem von *Equisetum arvense*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1920. **59**, 263—286.)
- Molisch, H.**, Anatomie der Pflanze. Verl. G. Fischer, Jena. 1920. 144 S.
- Schwede, R.**, Über Strukturveränderungen des Holzes durch Druck. (Angew. Bot. 1920. **2**, 107—113.)
- Snow, L. M.**, Diaphragms of water plants II. Effect of certain factors upon development of air chambers and diaphragms. (Bot. Gazette. 1920. **69**, 297—318.)

Morphologie.

- Arber, A.**, Leaf-base phyllodes among the Liliaceae. (Bot. Gazette. 1920. **69**, 337—341.)
- , Tendrils of *Smilax*. (Ebenda. 438—443.)
- Dorsey, M. J.**, und **Weiss, F.**, Petiolar glands in the plums. (Ebenda. 391—407.)
- Wilhelmi, H.**, Ein Beitrag zur Theorie der organischen Symmetrie. (Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen. 1920. **46**, 210—258.)

Physiologie.

- Aberhalden, E.**, Einführung und Inhaltsübersicht zum Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. (2. Aufl. des Handbuch. d. biochem. Arbeitsmethoden.) Verl. Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien. 1920. 44 S.
- Bernbeck**, Die Wasserversorgung der Pflanze im Winde. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1920. **18**, 121—141.)
- Bergman, H. F.**, The relation of aeration to the growth and activity of roots and its influence on the ecesis of plants in swamps. (Ann. of bot. 1920. **34**, 13—35.)
- Birch-Hirschfeld, L.**, Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1920. **59**, 171—263.)
- Bolte, E.**, Über die Wirkung von Licht und Kohlensäure auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmzellen. (Ebenda. 287—325.)
- Christiansen, M.**, Bibliographie von Thermotropismus, Thermo taxis und Thermo nastie der Pflanzen. 1686—1916. (Mitt. Inst. allgem. Bot. Hamburg. 1918. **3**, 27—58.)
- , Bibliographie des Geotropismus. 1917 und Nachträge I, 1918 und Nachträge II. (Ebenda. 17—25 und 1919. **4**, 1—10.)
- Colin, H.**, L'inuline chez les végétaux. Genèse et transformation. (Rev. gén. de bot. 1919. **31**, 277—287.)
- Curtis, O. F.**, The upward translocation of foods in woody plants. (American Journ. of Bot. 1920. **7**, 101—124.)

- Euler, H. von, und Asarnoj, S., s. unter Pilze.
- , und Svanberg, O., Über Giftwirkungen bei Enzymreaktionen. I. Inaktivierung der Saccharose durch Schwermetalle. (Fermentforschung. 1920. 3, 330—393.)
- Fischer, H., Neues und neue Literatur zur Kohlensäurefrage. (Angew. Bot. 1920. 2, 9—15.)
- Grafe, V., Nachweis von Alkaloiden. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Herausgegeben von Abderhalden. Abt. I. Chemische Methoden, Teil 9, S. 1—48. Verl. Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien. 1920.
- , Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1919. 21 S.)
- Harvey, R. B., Relation of catalase, oxidase, and H⁺ concentration to the formation of overgrowths. (Americ. Journ. of Bot. 1920. 7, 211—221.)
- Metzner, P., Die Bewegung und Reizbeantwortung der bipolar begeißelten Spirillen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1920. 59, 325—412.)
- Molisch, H., Über die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern. (Schrift. Ver. zur Verbreit. natw. Kenntnisse in Wien. 1919. 59, 57—88.)
- Nicolas, G., Contribution à l'étude des relations qui existent dans les feuilles entre la respiration et la présence du l'anthyocyan. (Rev. gén. de bot. 1919. 31, 161—179.)
- Noack, Kurt, Untersuchungen über lichtkatalytische Vorgänge von physiologischer Bedeutung. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 273—348.)
- Noyes, H. A., und Weghorst, J. H., Residual effects of carbon dioxide gas additions to soil on roots of *Lactuca sativa*. (Bot. Gazette. 1920. 69, 332—337.)
- Overholser, E. L. und Taylor, R. H., Ripening of pears and apples as modified by extreme temperatures. (Ebenda. 273—297.)
- Pietsch, A., Wie erklärt sich das lange Hängenbleiben der Blätter an einigen phanerogamen Holzgewächsen im Herbst 1919? (Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. 1920. 18, 141—150.)
- Pütter, A., Das Gesetz der Reizschwelle. (Naturwissenschaft. 1920. 8, 501—507.)
- Rumbold, C., Effect on chestnuts of substances injected into their trunks. (American Journ. of Bot. 1920. 7, 45—56.)
- Sande-Bakhuizen, H. L. van de, Analyse der fototropische stimmungsschijnselen. Groningen 1920. 147 S.
- Schanz, F., Versuche über die Wirkung der ultravioletten Strahlen des Tageslichtes auf die Vegetation. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1920. 181, 229—248.)
- Schüpp, O., Über Form und Darstellung der Wachstumskurven. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 193—199.)
- Shull, C. A., Temperature and rate of moisture intake in seeds. (Bot. Gazette. 1920. 69, 361—391.)
- Uehla, V., Studien zur Lösung des Windeproblems. (Bot. Notiser. 1920. 1—30.)
- Ursprung, A., und Blum, G., Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraftsynonym gebrauchen? (Biol. Zentralbl. 1920. 40, 193—216.)
- Zellner, J., Vergleichende Pflanzenchemie. (Schrift. Ver. zur Verbreitung naturw. Kenntnisse in Wien. 1919. 117—144.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Coulter, M. C., Inheritance of aleurone color in maize. (Bot. Gazette. 1920. 69, 407—426.)
- Emoto, Y., Über die relative Wirksamkeit von Kreuz- und Selbstbefruchtung bei einigen Pflanzen. (Journ. of the Coll. of sc. Tokio. 1920. 43.)
- Gauger, M., Die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden im Lichte der Dispersionstheorie. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- und Vererb.-Lehre. 1920. 22, 145—198.)
- Hagem, O., Einige F₂- und F₃-Generationen bei dem Bastard *Medicago sativa* × *Medicago falcata*. (Nyt Magazin for Naturvidensk. 1919. 56, 149—165.)

- Hertwig, P., Haploide und diploide Parthenogenese (Biol. Zentralbl. 1920. **40**, 145—175.)
- Lehmann, E., Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. **22**, 236—260.)
- , Bemerkungen zu dem Aufsätze von O. Renner: Mendelsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. (Biol. Centralbl. 1920. **40**, 277—287.)
- Malinowski, E., Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs. u. Vererb.-Lehre. 1920. **22**, 225—235.)
- Renner, O., Mendelsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. (Biol. Centralbl. 1920. **40**, 268—277.)
- Salisbury, E. J., Variation in *Anemone apennina* L., and *Clematis vitalba* L., with special reference to trimery and abortion. (Ann. of Bot. 1920. **34**, 107—117.)
- Seifriz, W., The length of the life cycle of a climbing bamboo. A striking case of sexual periodicity in *Chusquea abietifolia* Griseb. (Americ. Journ. of Bot. 1920. **7**, 83—94.)
- Stomps, T. J., Über zwei Typen von Weißrandbunt bei *Oenothera biennis*. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. **22**, 261—274.)
- Wisselingh, C. van, Über Variabilität und Erblichkeit. (Ebenda. 65—126.)
- Yampolsky, C., Sex intergradation in the flowers of *Mercurialis annua*. (Americ. Journ. of Bot. 1920. **7**, 95—100.)

Ökologie.

- Bertsch, K., Wärmepflanzen im oberen Donautal. (Bot. Jahrb. f. System. usw. 1919. 313—349.)
- Brandt, K., Über den Stoffwechsel im Meere. 3. Abh. (Wissensch. Meeresunters. 1920. N. F. **18**, Abt. Kiel. 187—429.)
- Bristol, B. M., On the alga-flora of some desiccated English soils: an important factor of soil biology. (Ann. of Bot. 1920. **34**, 35—81.)
- Gerhardt, K., Zur Theorie der Schutzmittel gegen Tierfraß bei Pflanzen. (Biol. Centralbl. 1920. **40**, 241—248.)
- Gertz, O., Untersuchungen über die Haustorienbildung bei *Cuscuta*. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. **51**, 287—313.)
- Rexhausen, L., Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. Inaugural-Dissertation Halle. 1920.

Algen.

- Borgeses, F., The Marine Algae of the Danish West-Indies. Part IV. Rhodophyceae (5). (Dansk Bot. Arkiv. 1919. **3**.)
- Bristol, B. M., A review of the genus *Chlorochytrium* Cohn. (Journ. of the Linn. Soc. 1920. **45**, 1—28.)
- Hodgetts, W. J., *Roya anglica* G. S. West, a new Desmid; with an emended description of the genus *Roya*. (Journ. of Bot. 1920. **58**, 65—69.)
- Gleisberg, W., Beitrag zur Algenflora des Proskauer Teichgebietes. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 199—207.)
- Goor, A. C. J. van, Das Wachstum der *Zostera marina* L. (Ebenda. 187—193.)
- Lyle, L., The marine algae of Guernsey. (Journ. of Bot. 1920. Supplement 1—16.)
- Pringsheim, E. G., Die Algenkultur und ihre Aufgaben. (Naturw. Umschau d. Chemiker-Zeitung. 1920. 5 S.)
- Du Rietz, G. E., Studier över de skandinaviska *Laminaria artema*. (Bot. Notiser. 1920. 41—49.)

Bakterien.

- Klebahn, H., Die Schädlinge des Klipffisches. Eine Beitrag zur Kenntnis der salzliebenden Organismen. (Mit. Inst. Allgem. Bot. Hamburg. 1919. **4**, 11—69.)

- Lansberg, L. M., Beitrag zur Kenntnis der Bakterienflora einiger Arzneimittel. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 51, 280—287.)
 Severini, G., Sui Tuberculi radicali di *Datisca cannabina*. (Annali di botanica. 1920. 15, 29—34.)

Pilze.

- Dietel, P., Über die *Aecidium*form von *Uromyces Genistae tinctoriae*. (Ann. mycol. 1919. 17, 108—110.)
 Duff, G. H., Development of the *Geoglossaceae*. (Bot. Gazette. 1920. 69, 341 bis 347.)
 Euler, H. von und Asarnoj, S., Zur Kenntnis der Enzyymbildung bei *Aspergillus niger*. (Fermentforschung. 1920. 3, 318—336.)
 Höhnel, F. von, Mycologische Fragmente. (Ann. mycol. 1919. 17, 114—134.)
 Luyk, A. van, Über *Gloeosporium Tremulae* (Lib.) Pass. und *Gloeosporium Populi-albae* Des. (Ann. mycol. 1919. 17, 110—114.)
 Moll, F., Untersuchungen über Gesetzmäßigkeiten in der Holzkonservierung. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 51, 257—280.)
 Petrak, F., Mykologische Notizen. (Ann. mycol. 1919. 17, 59—101.)
 Bicken, A., Vademecum für Pilzfreunde. 2. Aufl. Verl. Quelle u. Meyer, Leipzig. 1920. 352 S.
 Rosenbaum, J., und Sando, Ch. E., Correlation between size of the fruit and the resistance of the tomato skin to puncture and its relation to infection with *Macrosporium tomato* Cooke. (American Journ. of Bot. 1920. 7, 78—82.)
 Sydow, H. und P., Über einige Uredineen mit quellbaren Membranen und erhöhter Keimporenzahl. (Ann. mycol. 1917. 17, 101—108.)
 —, Aufzählung einiger in den Provinzen Kwangtung und Kwangsi (Süd-China) gesammelter Pilze. (Ebenda. 140—143.)

Flechten.

- Paulson, R., and Hastings, S., The Relation between the alga and fungus of a lichen. (Journ. of the Linn. Soc. 1920. 44, 497—506.)
 Sántha, L., Über Flechtengonidien. (Mikrokosmos. 1919—1920. 177—182.)

Moose.

- Campbell, D. H., Studies in some East Indian Hepaticae. *Calobryum Blumei* N. ab E. (Ann. of Bot. 1920. 34, 1—13.)
 Dixon, H. N., *Rhaphidostegium caespitosum* (Sw.) and its affinities. (Journ. of Bot. 1920. 58, 81—89.)
 Douin, C., et Trabut, L., Deux hépatiques peu connues. (Rev. gén. de bot. 1919. 31, 321—329.)
 Haupt, A. W., Life history of *Fossombronina cristula*. (Bot. Gazette. 1920. 69, 318—332.)
 Olsen, C., Moosvegetationen. 5. Teil von E. H. Petersens Maglemose i Grib Skow. (Undersøgelser over Vegetationen paa en nordsjaellandsk Mose. 1920. 37, 23—47.)
 Rickett, H. W., The development of the thallus of *Sphaerocarpus Donnellii* Anst. (Americ. Journ. of Bot. 1920. 7, 182—194.)
 Taylor, A. M., Ecological succession of mosses. (Bot. Gazette. 1920. 69, 449—492.)

Farnpflanzen.

- Smith, R. W., Bulbils of *Lycopodium lucidulum*. (Bot. Gazette. 1920. 69, 426—438.)

Gymnospermen.

- Buchholz, J. T., Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of conifers. (*Americ. Journ. of Bot.* 1920. 7, 125—145.)
- Chamberlain, Ch. J., The living cycads and the phylogeny of seed plants. (*Ebenda.* 146—153.)
- Dupler, A. W., Ovuliferous structures of *Taxus canadensis*. (*Bot. Gazette.* 1920. 69, 492—521.)
- Sahni, B., On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxineae. (*Ann. of Bot.* 1920. 34, 117—135.)
- Wieland, G. R., Distribution and relationships of the cycadeoids. (*Americ. Journ. of Bot.* 1920. 7, 154—171.)

Angiospermen.

- Baker, E. G., und Salmon, C. E., Some segregates of *Erodium cicutarium* L'Hérit. (*Journ. of Bot.* 1920. 121—127.)
- Brown, N. E., New and old species of *Mesembryanthemum*. (*Journ. of the Linn. Soc.* 1920. 45, 53—140.)
- Engler, A., Araceae-Aroideae und Araceae-Pistioideae. (*Pflanzenreich.* 1920. Heft 73, 274 S.)
- , Araceae. (*Ebenda.* Heft 74, 71 S.)
- , und Krause, K., Araceae Colocasioideae. (*Ebenda.* Heft 71 [IV., 23 E.], 139 S.)
- Gatin, V., Recherches anatomiques sur les variations du *Paris quadrifolia* L. (*Rev. gén. d. bot.* 1919. 31, 329—350, 353—372.)
- Godfery, M. J., *Cephalanthera Richard* or *Epipactis Crantz*? (*Journ. of Bot.* 1920. 58, 69—74.)
- , *Epipactis viridiflora* Reich. (*Ebenda.* 33—37.)
- Holmberg, O. R., Einige Puccinellia-Arten und -Hybriden. (*Bot. Notiser.* 1920. 103—111.)
- Janchen, E., Die systematischen Gliederungen der Gattung *Fumana*. (*Österr. bot. Zeitschr.* 1920. 69, 1—30.)
- Johansson, K., Nya *Hieracia silvaticiformia* från Sveriges lågland. (*Bot. Notiser.* 1920. 65—100.)
- Jorgensen, H., I. The Pollination of *Asclepias cornuti* Dcne. II. Some remarks on the germination of the pollenmass and the growth of the pollen-tubes in *Asclepias cornuti* Dcne. (*Dansk Botanisk Arkiv.* 1919. 2.)
- Lingelsheim, A., Oleaceae — Oleoideae — Frascineae und Oleaceae — Oleoideae — Syringaeae. (*Das Pflanzenreich.* 1920. Heft 72 [IV, 243, I u. II], 125 S.)
- Mörner, C. Th., Botaniska anteckningar från Norrlandsfärder 1916—1919. (*Bot. Notiser.* 1920. 33—44.)
- Pfeiffer, H., Über die Stellung der Gattung *Caustis* R. Br. im natürlichen System II. (*Ber. d. d. bot. Ges.* 1920. 38, 207—216.)
- Peter, J., Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Inaugural-Dissertation, Halle. 1920.
- Pugsley, H. W., *Plantago alpina* and *P. maritima*. (*Journ. of Bot.* 1920. 149—150.)
- Rock, J. F., The genus *Plantago* in Hawaii. (*Americ. Journ. of Bot.* 1920. 7, 195—210.)
- Savelli, B., Contribuzione allo studio del *pistillodia ovulare*. (*Annali di botanica.* 1920. 15, 1—29.)
- Sprecher, A., Etude sur la semence et la germination du *Garcinia mangostana* L. (*Rev. gén. d. bot.* 1919. 31, 513—532, 609—635.)
- Stephenson, T., und T. A., A New Mash Orchis. (*Journ. of Bot.* 1920. 58, 164—170.)
- Tison, A., Sur le suspenseur du *Trapa natans* L. (*Rev. gén. d. bot.* 1919. 31, 219—229.)

- Wettstein, R., Botanische Notizen: III. Die Keimung von *Streptopus amplexifolius* DC. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. 69, 31—37.)
 Wolley-Dod, A. H., A revised arrangement of British roses. (Journ. of Bot. 1920. Supplement. 1—20.)

Pflanzengeographie. Floristik.

- Denis, M., s. unter Gewebe.
 Engler, A., und Gilg, E., Syllabus der Pflanzenfamilien. Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem. 8. Aufl. Berlin. 1919. 395 S.
 Harms, H., Die Araliaceen Papuasiens. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 374—400.)
 Hayek, A. von, Veronica Bonarota L. in den nördlichen Kalkalpen. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. 69, 37—50.)
 Lämmermayr, L., Legföhrenwald und Grünerlengebüsch. Eine vergleichend-ökologische Studie unter besonderer Berücksichtigung der Lichtstimmung der Bestandbildner und der Beleuchtungsverhältnisse ihres Unterwuchses. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math.-natw. Kl. 1919. 97, 55—91.)
 Lange, A., Vegetationen paa Tuno og Hjelm. (Bot. Tidsskrift. 1920. 37, 1—22.)
 Lauterbach, C., Die Burseraceen Papuasiens. Die Simarubaceen Papuasiens. Die Anacardiaceen Papuasiens. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 317—373.)
 Lester-Garland, L. V., The botany of the Moroccan Middle Atlas. (Journ. of Bot. 1920. 58, 97—101.)
 Nevola, J., Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Heracleum* in den Ostalpen. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. 69, 50—64.)
 Nordstedt, O., Prima loca plantarum Suecicarum. Första litteraturuppgift om de in Sverige funna, vilda eller förvildade kärlväxterna. (Bot. Notiser. 1920. Beilage. 1—64.)
 Radlkofer, L., Gesamtübersicht über die Sapindaceen Papuasiens. (Bot. Jahrb. 1920. 56, 273—316.)
 Ramaley, F., Subalpine lake-shore vegetation in northcentral Colorado. (Americ. Journ. of Bot. 1920. 7, 57—74.)
 Rigotard, M., Notes d'herborisation au Maroc. (Rev. gén. de bot. 1919. 31, 417—446.)
 Wünsche, O., (herausgeg. von B. Schorler). Die Pflanzen Sachsens und der angrenzenden Gegenden. 11. Aufl. Verlag B. G. Teubner, Leipzig und Berlin. 1919. 522 S.
 Zenari, S., Primo contributo alla Flora della Val Cellina (Friuli Occidentale). (Nuov. giorn. bot. Ital., nuova serie. 1920. 27, 11—37.)

Palaeophytologie.

- Arber, E. A. N., and Lawfield, F. W., On the external morphology of the stems of Calamites, with a revision of the British species of *Calamophloios* and *Dictyocalamites* of upper carboniferous age. (Journ. of the Linn. Soc. 1920. 44, 507—530.)
 Carpentier, A., Notes paléophytologique sur le carbonifère du bassin de la Basse-Loire. (Rev. gén. de bot. 1919. 31, 81—94.)
 Guillaumin, A., Notes de paléobotaniques Néo-Calédonienne. (Ebenda. 31, 273 bis 277.)
 Stopes, M. C., *Bennettites Scottii*, sp. nov., a European petrification with foliage. (Journ. of the Linn. Soc. 1920. 44, 483—496.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Brown, J. G., Rot of Date fruit. (Bot. Gazette. 1920. 69, 521—530.)
 Bexon, D., Observations on the anatomy of teratological seedlings. II. On the anatomy of some polycotylous seedlings of *Centhranthus ruber*. (Ann. of Bot. 1920. 34, 81—95.)

- Fulmek, L., und Stift, A., Über im Jahre 1916 erschienene bemerkenswerte Mitteilungen auf dem Gebiete der tierischen und pflanzlichen Feinde der Kartoffelpflanze. (Centralbl. f. Bakt. 1920. II. Abt. 51, 97—129.)
- Rosenbaum, J., und Sando, Ch. E., s. unter Pilze.
- Smith, E. Ph., Plant dermatitis. I. (Journ. of Bot. 1920. 58, 130—135.)
- , Plant dermatitis. II. (Ebenda. 173—176.)
- Spratt, A. V., Some anomalies in monocotyledonous roots. (Ann. of Bot. 1920. 34, 99—107.)

Angewandte Botanik.

- Gilg, E., und Schuster, J., Zur Geschichte und Kenntnis der Sennesblätter-Verfälschung mit *Cassia auriculata* L. (Angew. Bot. 1920. 2, 1—9.)
- Hahmann, C., Beiträge zur anatomischen Kenntnis der *Brunfelsia Hopeana* Benth., im besonderen deren Wurzel, *Radix Manaca*. (Ebenda, 113—134.)
- Müller, K., und Rohlf's, H., Die Unkrautsamenbeimengungen in badischer Rotkleeaat. (Ebenda, 97—107.)
- Roemer, T., Der Feldversuch. Eine kritische Studie auf naturwissenschaftlicher mathem. Grundlage. (Arb. d. deutsch. Landw. Gesellsch. 1920.)
- Stutzer, A., Düngungsversuche mit Kalk und deren Mängel. Verl. W. G. Korn, Breslau 1920. 18 S.
- Zörnig, H., Der Anbau von Arzneipflanzen. Verl. Natur und Kultur, München 1920, 112 S.

Verschiedenes.

- Sydow, H., Ferdinand Theißen S. J., (Ann. mycolog. 1919. 17, 334—339.)



Personalmachricht.

In Tübingen habilitierte sich Dr. Kurt Noack für Botanik.

Bitte.

Ich bearbeite die 2. Auflage meiner Morphologie und Biologie der Algen. Um tunlichst Vollständigkeit zu erreichen, bitte ich alle Fachgenossen, mir ihre algologischen Arbeiten in Sonderabdrücken zugehen zu lassen, soweit das noch nicht geschehen. Es fehlen mir vor allem die während des Krieges im Auslande erschienenen Schriften. Oltmanns.





Neuerscheinungen
aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lehrbuch der Paläozoologie

Von

O. Abel

o. ö. Professor der Paläobiologie an der Universität Wien

Mit 700 Abbildungen im Text. (XVI, 500 S. gr. 8^o.) 1920. **Mk 40.—, geb. Mk 49.—**

Die Paläozoologie bildet die Brücke zwischen zwei Forschungsgebieten, der Zoologie und der Geologie; ein Lehrbuch dieser Wissenschaft muß daher trachten, den Bedürfnissen der Studierenden beider Gebiete entgegenzukommen. Das kann nur geschehen, wenn ein solches Lehrbuch weder als ein Bestimmungsbuch, noch als ein Fossilienkatalog gedacht ist, sondern einerseits die stammesgeschichtliche und andererseits die erdgeschichtliche Bedeutung der fossilen Tiere berücksichtigt. Für den Zoologen sowohl für den Geologen ist ferner von größter Wichtigkeit, die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt kennen zu lernen, da nur auf diesem Wege ein Einblick in die treibenden Ursachen der Umformung und Entwicklung der Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte gewonnen werden kann.

Diesen Grundsätzen sucht das neue Lehrbuch des Wiener Paläobiologen gerecht zu werden. Gruppen, die für den Geologen keine besondere Wichtigkeit haben, wie die Insekten, und die auch in stammesgeschichtlicher Hinsicht nicht besonders wichtig sind, wie die Korallen oder die Gastropoden, konnten daher kürzer behandelt werden als die übrigen Gruppen der fossilen Tiere. Da der Anfänger nicht in der Lage zu sein pflegt, das Wichtige vom Unwichtigen zu scheiden, ist bei der Auswahl der eingehender besprochenen Formen überall darauf Bedacht genommen worden, die stammesgeschichtlich und erdgeschichtlich wichtigen Gattungen und Arten eingehender zu besprechen und andere, unwichtigere, zu vernachlässigen.

Die Darstellung wird durch vorzügliche und sorgfältig ausgewählte Abbildungen in reichem Maße unterstützt; besonders hervorzuheben ist die große Zahl der vom Verfasser gezeichneten Rekonstruktionen und der Originalaufnahmen.

Fritz Müllers Leben

Nach den Quellen bearbeitet von

Prof. Dr. Adolf Möller

Eberswalde

Mit einem Titelbild (Heliogravüre), einer Karte und 6 Abbildungen im Text

(Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben. Gesammelt und herausgegeben von Prof. Dr. Alfred Möller. Band III)

(VII, 163 S. Lex. 8^o.) 1920. **Mk 15.—**

Den „Fürsten der Beobachter“ hat Darwin oftmals den deutschen Naturforscher Fritz Müller, den Entdecker des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes genannt. Er wollte damit die einzigartige Gabe der Beobachtung bezeichnen, die diesem Gelehrten eigen war und ihn zu einem der genialsten Aufspürer der Geheimnisse der Natur gemacht hat. Die Allgemeinheit wußte bisher wenig von der Persönlichkeit dieses Mannes, der unter seinen Fachgenossen das höchste Ansehen besaß und dessen Bedeutung von der Wissenschaft immer mehr erkannt wird. Ein würdiges biographisches Denkmal wird ihm erst jetzt, 23 Jahre nach seinem Tode, in der Lebensgeschichte gesetzt, die Dr. Alfred Möller bei Gustav Fischer in Jena als dritten Band des Werkes „Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben“ erscheinen läßt. Möller hat die weitverstreuten Schriften des unermülichen Beobachters zum erstenmal gesammelt und will sie durch einen in Vorbereitung befindlichen Band der prachtvollen Briefe Müllers ergänzen. Jetzt legt er uns den eigenartigen Lebens- und Entwicklungsgang dieses deutschen Forschers in fremden Landen vor und läßt das Bild eines Mannes erstehen, der Freiheit und Wahrheit suchte sein Leben lang, und der diesem Streben alles opferte, was sonst den Menschen begehrenswert erscheint und ihre Handlungen überwiegend bestimmt. Ihn lockten aus seiner Bahn weder Besitz und Wohlleben, noch Ruhm und Ansehen vor den Menschen; ihn schreckte keine Furcht vor Gewalthabern, noch vor dem Urteil der Menge.“ Mit diesem Buch ist zu den liebenswerten warmherzigen Gestalten unserer Wissenschaft eine neue hinzugekommen, und dieses Lebensbild, das von einem deutschen Pfarrhaus durch wechselvolle Schicksale hindurch zu dem Werk eines deutschen Kolonisten und deutschen Gelehrten in Brasilien führt, verdient es wirklich, ein Volksbuch zu werden, „in unsern trüben Tagen ein Beispiel zu sein, zur Nachfolge anzuspornen, der Mut- und Haltlosigkeit zu wehren“.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Biochemie der Pflanzen

Von

Dr. phil. et med. Friedrich Czapek

o. ö. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, und Vorstand des Pflanzenphysiologischen Institutes der deutschen Universität in Prag.

Zweite, umgearbeitete Auflage

Zweiter Band

(XII, 541 S. gr. 8^o) 1920. Mk 66.—

Die erste Auflage der „Biochemie der Pflanze“ von Czapek hatte eine überaus günstige Aufnahme gefunden. Die zweite Auflage wurde 1913 in Angriff genommen, konnte aber infolge des Krieges nur bis auf den ersten Band fertiggestellt werden. Die in den letzten Jahren ausgeführten umfangreichen Untersuchungen und erzielten Fortschritte machten eine Teilung in zwei weitere Bände notwendig.

Der zweite Band, der nunmehr vorliegt, enthält aus der speziellen Biochemie als III. Teil: Die Proteide im pflanzlichen Stoffwechsel, als IV. Teil: Die Mineralstoffe im pflanzlichen Stoffwechsel, während der dritte Band, dessen Erscheinen mit Sicherheit für den Herbst feststeht, die Dissimilationsvorgänge bringen wird. Neben der Aufnahme einer Reihe wichtiger Ergänzungen haben auch zahlreiche Verbesserungen das Werk auf den neuesten Stand der Forschung gebracht und die nunmehr gesicherte Vollendung einer zweiten Auflage wird für zahlreiche Fachgenossen eine peinlich empfundene Lücke wieder ausfüllen.

Früher erschien:

Erster Band

Mit 9 Abbildungen im Text. (XIX, 820 S. gr. 8^o) 1913.

Mk 24.—, geb. Mk 25.50

(+ 100 % Teuerungszuschlag des Verlags)

Inhalt: Geschichtliche Einleitung. — Allgemeine Biochemie. — Spezielle Biochemie: 1. Die Saccharide im Stoffwechsel der Pflanze. 2. Die Lipide im Stoffwechsel der Pflanze.

Die zweite Auflage der „Biochemie der Pflanzen“ von Czapek weist wichtige Unterschiede gegenüber der ersten auf. Durch das Erscheinen einer Reihe spezieller Werke konnten manche Abschnitte gänzlich fortgelassen oder wesentlich gekürzt werden. Dafür sind die anderen Kapitel durch Verbesserungen und Ergänzungen auf den neuesten Stand der Forschung gebracht und im Interesse der Übersichtlichkeit des Ganzen ist auch mancherlei geändert worden.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 10



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.**, Jacobistr. 23

Inhalt des zehnten Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
Rose Stoppel, Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität	529
II. Besprechungen.	
Birch-Hirschfeld, L., Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze	578
Bourquin, H., Starch Formation in <i>Zygnema</i>	577
Brenner, Widar, Studien über die Empfindlichkeit und Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Säuren und Basen	577
Engler, Arnold, Untersuchungen über den Einfluß des Waldes auf den Stand der Gewässer	587
Johnson, Duncan S., The Fruit of <i>Opuntia fulgida</i> . A Study of Perennation and Proliferation in the Fruits of certain Cactaceae	582
Kidston, R., and Lang, W. H., On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire	583
Kräusel, R., Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. In Gemeinschaft mit H. Reimann †, E. Reichenbach, F. Meyer und W. Prill bearbeitet und herausgegeben	585
Zikes, H., Über den Einfluß der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe	576
III. Neue Literatur	
	588

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Fritz Müllers Leben

Nach den Quellen bearbeitet von

Prof. Dr. Adolf Möller

Eberswalde

Mit einem Titelbild (Heliogravüre), einer Karte und 6 Abbildungen im Text

(Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben. Gesammelt und herausgegeben von Prof. Dr. Alfred Möller. Band III)

(VII, 163 S. Lex. 8^o). 1920. Mk 15.—

Leipziger Tageblatt, 3. August 1920: Den „Fürsten der Beobachter“ hat Darwin oftmals den deutschen Naturforscher Fritz Müller, den Entdecker des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes genannt. Er wollte damit die einzigartige Gabe der Beobachtung bezeichnen, die diesem Gelehrten eigen war und ihn zu einem der genialsten Aufspürer der Geheimnisse der Natur gemacht hat. Die Allgemeinheit wußte bisher wenig von der Persönlichkeit dieses Mannes, der unter seinen Fachgenossen das höchste Ansehen besaß und dessen Bedeutung von der Wissenschaft immer mehr erkannt wird. Ein würdiges biographisches Denkmal wird ihm erst jetzt, 23 Jahre nach seinem Tode, in der Lebensgeschichte gesetzt, die Dr. Alfred Möller bei Gustav Fischer in Jena als dritten Band des Werkes „Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben“ erscheinen läßt. Möller hat die weitverstreuten Schriften des unermüden Beobachters zum erstenmal gesammelt und will sie durch einen in Vorbereitung befindlichen Band der prachtvollen Briefe Müllers ergänzen. Jetzt legt er uns den eigenartigen Lebens- und Entwicklungsgang dieses deutschen Forschers in fremden Landen vor und läßt das Bild eines Mannes erstehen, der Freiheit und Wahrheit suchte sein Lebenlang, und der diesem Streben alles opferte, was sonst den Menschen begehrenswert erscheint und ihre Handlungen überwiegend bestimmt. Ihn lockten aus seiner Bahn weder Besitz und Wohlleben, noch Ruhm und Ansehen vor den Menschen; ihn schreckte keine Furcht vor Gewaltthabern, noch vor dem Urteil der Menge. Mit diesem Buch ist zu den liebenswerten warmherzigen Gestalten unserer Wissenschaft eine neue hinzugekommen, und dieses Lebensbild, das von einem deutschen Pfarrhaus durch wechselvolle Schicksale hindurch zu dem Werk eines deutschen Kolonisten und deutschen Gelehrten in Brasilien führt, verdient es wirklich, ein Volksbuch zu werden, „in unsern trüben Tagen ein Beispiel zu sein, zur Nachfolge anzuspornen, der Mut- und Haltungslosigkeit zu wehren“.

Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität.

Von

Rose Stoppel.

Der Titel dieser Arbeit ist vielleicht vielversprechender, als die Ergebnisse der Untersuchungen rechtfertigen. Ich begeben mich aber auf ein bislang wenig bebauten Gebiet und muß den theoretischen Betrachtungen daher einen größeren Raum gewähren.

Bei meinen Beobachtungen über die Schlafbewegungen der Laubblätter⁴⁷⁾ war ich zu dem Resultat gelangt, daß der Schlaf der Laubblätter von einem Außenfaktor abhängen müsse, der elektrischer Natur sei. Äußere Umstände bestimmten mich, diese Ansicht schon damals auszusprechen, obwohl das sehr umfangreiche Erfahrungsmaterial noch nicht als unwiderleglich überzeugend zu bezeichnen war. Logische Schlüsse ließen jedoch die aufgestellte Hypothese als sehr wahrscheinlich erscheinen. Ich zweifle aber nicht, daß mancher Skeptiker seine Stimme nur deshalb nicht erhoben hat, weil er keine bessere Theorie an die Stelle zu setzen hatte. Da die Zeitverhältnisse ohnehin das wissenschaftliche Arbeiten sehr lähmten, so haben sich überhaupt sehr wenige Stimmen für und gegen meine Ansicht ausgesprochen, so daß die angeschnittene Frage noch als eine offene zu bezeichnen ist.

Die größte Lücke, die in der erwähnten Arbeit⁴⁷⁾ geblieben war — der Nachweis der periodischen Schwankung der Leitfähigkeit der Atmosphäre in geschlossenen Räumen bei konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen — habe ich inzwischen ausgefüllt durch die in den Berichten der Göttinger Akademie 1919⁴⁸⁾ erschienene Arbeit. Es ist hier der Nachweis erbracht worden, daß unter den gegebenen Bedingungen

eine Periodizität der Leitfähigkeit der Atmosphäre besteht, die scharf hervortritt bei dauernder Dunkelheit, im dauernden Licht dagegen unregelmäßiger, verwischter ist. Die Dunkelkurve der Leitfähigkeit zeigt einen weitgehenden Parallelismus mit der Kurve der Schlafbewegungen der Bohnenblätter, nur machen sich bei der ersteren schnell vorübergehende Außeneinflüsse — Schnee- und Regenfall, Gewitter — geltend, die bei den Pflanzenkurven wenig oder gar nicht hervortreten [vgl. ⁴⁷⁾ Abb. I S. 616 und ⁴⁸⁾ Kurve III S. 14 vom Juni]. Auf die Beziehungen der Lufterlektrizität zum Pflanzenleben ist in dieser Arbeit nur flüchtig hingewiesen. Die Beobachtungsergebnisse und ihre Besprechung liegen fast völlig auf rein physikalischem Gebiet und erfahren hoffentlich mit der Zeit noch von seiten eines geschulten Physikers Ergänzungen und Erweiterungen. Der theoretischen Deutung der gewonnenen Resultate stellen sich überdies noch einige Schwierigkeiten entgegen, doch können wir hoffen, daß bei der so schnell fortschreitenden Erkenntnis von Bau und Eigenschaften der Atome auch diese bald überwunden werden. —

Als Biologen brauchen wir uns zunächst an diesen Klippen nicht zu stoßen. Nachdem der Nachweis eines periodisch sich verändernden Faktors — der Leitfähigkeit der Atmosphäre — bei im übrigen konstanten Faktoren, im geschlossenen Raum erbracht worden ist, muß nun der Nachweis geführt werden, ob und in welcher Weise diese Schwankungen für das Pflanzenleben bestimmend sind, und ob sie periodische Erscheinungen bei der Pflanze auszulösen vermögen. Diese Beziehungen zu klären ist das Ziel der vorliegenden Arbeit. Sie stellt freilich nur den ersten Schritt in dieser Richtung dar. Da die Untersuchungen aber außerordentlich langwierig sind, so habe ich mich entschlossen, mit diesen ersten Resultaten nicht länger zurückzuhalten in der Hoffnung, dadurch das Interesse für dieses Gebiet anzuregen und auch zu diesbezüglichen Forschungen von anderer Seite anzuregen.

Physikalische Vorbemerkungen.

Auf die physikalischen Verhältnisse bei den in Frage kommenden Erscheinungen will ich zunächst kurz ein-

gehen. Eine ausführlichere Darstellung der sehr schwierigen Probleme, die in mancher Hinsicht noch nicht als völlig gelöst zu betrachten sind, würde über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen. Ich verweise deshalb auf die einschlägige Literatur, die in den zusammenfassenden Werken von Höber²²⁾, Eichwald und Fodor⁷⁾, Freundlich¹²⁾ und Bernstein⁴⁾ berücksichtigt worden ist. Im besondern sei auch auf die sehr eingehenden Ausführungen Nathansons³⁸⁾ verwiesen, mit denen ich mich noch weiter unten zu beschäftigen haben werde.

Die Existenz elektrischer Ströme in der Pflanze ist längst eine bekannte Tatsache, doch haben die Pflanzenphysiologen dieser Erscheinung, ihrer Ursache und ihren Folgen auffallend wenig Beachtung geschenkt. In erster Linie mag daran schuld sein, daß noch bis vor kurzem in der Physik die Mechanik der die übrigen physikalischen Gebiete beherrschende Wissenszweig war. Heute tritt die Mechanik zurück hinter den elektrisch-dynamischen Anschauungen des Naturgeschehens und nach den Untersuchungen und Theorien von Rutherford, Bohr und Einstein droht der Materie, vielleicht einstmals in elektrische Energie aufgelöst zu werden. Es muß nun Sache der Biologen sein, manche ihrer bisherigen Anschauungen den modernen Auffassungen der Physik anzupassen.

Noch ein anderer Umstand hat sicherlich zu der bisherigen Vernachlässigung der Elektrobiologie beigetragen. Die elektrischen Erscheinungen des Pflanzenkörpers zeigen sich in einer Mannigfaltigkeit, die der Erkenntnis des Gesetzmäßigen ziemlich viel Widerstand bietet. Die dabei in Betracht kommenden physikalischen Probleme sind besonders schwieriger Natur, und ihre Auffassung steht vielfach in engster Beziehung zu der allgemeinen Weltanschauung des betreffenden Menschen. Sie werden daher in sehr verschiedenartiger Richtung eine Deutung erfahren.

Endlich bietet sich die Schwierigkeit, daß die von der lebenden Pflanze oder von Teilen derselben abgeleiteten und gemessenen Ströme außerordentlich schwach, und daß bei ihrer Bestimmung große Fehlerquellen zu berücksichtigen sind. Häufig ändern diese Ströme anscheinend grundlos ihre Richtung, so daß man ihnen vom energetischen Standpunkt aus bisher nur eine beschränkte Bedeutung zumaß.

Man vergaß dabei aber die sehr wichtige Tatsache, daß der elektrische Strom, den man durch Anlegen zweier Elektroden an irgendwelche Stellen eines Pflanzenkörpers bestimmte, keine einheitliche Erscheinung ist, sondern daß er so viele oder noch weit mehr Potentialsprünge machen muß, als der abgeleitete Pflanzenteil Zellelemente hat.

Wir wissen durch die Untersuchungen von Ursprung und Blum⁵³), daß der osmotische Druck nicht in allen Zellen eines Pflanzenkörpers der gleiche ist. Im allgemeinen weisen die distalen Partien einen höheren Druck auf als die zentral gelegenen, auch ist der gleiche Abfall in der Horizontalen zu beobachten, indem die äußeren Zelllagen einen höheren Druck haben als die inneren. Durch diese Einrichtung — auf ihre Ursache will ich nicht eingehen — ist in der Pflanze ein System von Konzentrationsketten geschaffen, die nach den Untersuchungen Nernsts einen Potentialunterschied der Endlösungen ergeben, also damit elektrische Ströme in der Pflanze hervorrufen.

Solch ein elektrischer Strom hat jedoch beim Übergang von einer Zelle zur folgenden eine Grenzschicht zu durchlaufen, wodurch sich die Verhältnisse sehr kompliziert gestalten. Der elektrische Strom in Flüssigkeiten beruht auf einer Wanderung von Ionen. Nun fand aber schon Ostwald, daß in vielen Fällen semipermeable Membranen nicht nur halbdurchlässig sind für verschiedene Moleküle, sondern auch für verschiedene Ionenarten. Er konnte zeigen, daß oft nur das eine Ion — sagen wir das Kation — die Grenzschicht passieren kann, das Anion dagegen von der Membran zurückgehalten wird. Auf dieser Beobachtung fußend, stellte Bernstein⁴) seine Membrantheorie für die bioelektrischen Erscheinungen auf. Dieser Theorie zufolge muß an jeder halbdurchlässigen Membran ein Potentialsprung vorhanden sein, der nicht allein auf der Semipermeabilität der Membran für die verschiedenen Ionen, sondern auch auf deren verschiedener Wanderungsgeschwindigkeit beruht. Haben z. B. die Kationen die Membran zuerst erreicht, und sie können dieselbe passieren, so wird sich auf der inneren Membranseite ein Beleg dieser positiv geladenen Ionen so lange ansammeln, bis die elektrostatische Anziehung von seiten der zurückge-

bliebenen Anionen so groß ist, daß dem Diffusionsstrom der Kationen gerade das Gleichgewicht gehalten wird. Ist dieser Zustand erreicht, dann werden zunächst keine Ionenverschiebungen stattfinden, sondern es wird sich ein Gleichgewichtszustand im Pflanzenkörper einstellen. Die Membrantheorie gibt also keine Erklärung für das Auftreten elektrischer Ströme im Organismus.

Wird jedoch dieser Gleichgewichtszustand durch irgendeinen Umstand gestört, so werden sofort wieder Ionenverschiebungen eintreten. Ein Faktor, der dauernd für diese Störung des Gleichgewichtszustandes sorgt, ist nun die Existenz der oben erwähnten Konzentrationsketten, die wiederum durch die Differenzierung der Zellen, durch Oxydations- und Reduktionsvorgänge, durch Assimilation, Atmung und Transpiration der Zellen erhalten bleibt. Es wird sich also jede auch noch so kleine Veränderung am Pflanzenkörper auf weitere Strecken in demselben, eventuell im ganzen Organismus, bemerkbar machen, und die elektrischen Verschiebungen werden vielfach mit chemischen Veränderungen verbunden sein.

Damit sind die elektrischen Erscheinungen an den Grenzflächen aber durchaus noch nicht erschöpft. Die halbdurchlässigen Membranen sind nicht als ein homogenes Gebilde aufzufassen, sie sind vielmehr nach Freundlich¹²⁾ anzusehen als ein System von Kapillaren. Es kommen daher die an Diaphragmen beobachteten kapillarelektischen Erscheinungen auch bei den Membranen in Betracht.

Freundlich fand, daß sich im Innern einer Kapillare infolge des Lösungsdruckes und der Adsorption eine elektrische Doppelschicht bildet, indem die benetzende Schicht von der einen Ionenart — sagen wir den Kationen — gebildet wird und an der Wandung fest haftet, während die andere Ionenart, also die Anionen, in den Flüssigkeitsporen sich frei beweglich verschieben kann. Werden diese beiden Ionenschichten durch eine äußere Kraft gegeneinander verschoben, — in der Pflanze wird es sich hauptsächlich um eine elektromotorische Kraft handeln, — so tritt die als Elektrosiose bekannte Stoffwanderung in Erscheinung. Da es sich bei den semipermeablen Membranen der Pflanzen um Eiweißgebilde handelt, so braucht

die elektrische Doppelschicht nicht auf Adsorptionserscheinungen zu beruhen, sondern, da das Eiweiß zu den amphoterer Körpern gehört, kann die Ionenschichtung die Folge der elektrischen Dissoziation der Eiweißsubstanz sein.

Weiter ist zu beachten, daß die Membransubstanz selbst kein völliger Isolator ist, sondern sie besitzt eine bestimmte, wenn auch geringe Leitfähigkeit. Es werden sich daher in der Membran Lokalströme entwickeln, die durch die Poren hindurchgehen und dann durch die Membransubstanz selbst wieder zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehren. Für eine dauernde Unterhaltung dieser Lokalströme ist es aber erforderlich, daß die auf beiden Seiten der Membran sich entwickelnden Produkte der Elektrolyse dauernd weggeschafft werden. Von diesen Erwägungen ausgehend ist Nathanson zu der Auffassung seiner elektrolytischen Atmungstheorie³⁸⁾ gelangt, der ich in den vorliegenden Versuchen von andern Gesichtspunkten ausgehend entgegenkomme. Wir werden uns also im theoretischen Teil mit seiner Arbeit noch zu beschäftigen haben.

Fassen wir die elektrischen Vorgänge im Pflanzenkörper noch einmal kurz zusammen, so sehen wir, daß die elektrischen Ströme, die auf der Existenz der Konzentrationsketten beruhen, an jeder Grenzschicht einen Potentialsprung zu machen haben. Die Membran selbst wird eine bestimmte Ladung annehmen, und durch das Porensystem der Membran werden noch die Lokalströme gehen. Durch dieses Ineinandergreifen der Prozesse ist ein äußerst labiler Gleichgewichtszustand im Organismus geschaffen, und jede Veränderung irgendeines Außenfaktors wird sich infolge der Störung dieses Gleichgewichtszustandes nicht nur auf weitere Strecken im Pflanzenkörper bemerkbar machen, sondern auch in verschiedenster Richtung die Lebensprozesse der Pflanze beeinflussen können. Dadurch ergibt sich für den Organismus eine erhebliche Regulationsfähigkeit, die für die Entwicklung und Erhaltung des Individuums von so ausschlaggebender Bedeutung ist. Denn jeder Lebensvorgang ist eine Veränderung, und derjenige Organismus wird am widerstandsfähigsten sein, der sich am leichtesten den äußeren Veränderungen anzupassen imstande ist, ohne einen inneren Schaden zu leiden.

Die dabei in Frage kommenden äußeren Veränderungen können der mannigfachsten Art sein. Auf einige Punkte werde ich im letzten Teil dieser Arbeit hinweisen, an dieser Stelle will ich nur einen Faktor, die Schwankungen der elektrischen Erscheinungen der Atmosphäre besprechen.

Sind wir schon über die elektrischen Vorgänge in der Pflanze schlecht unterrichtet, so gilt dies vielleicht noch in höherem Grade von den luftelektrischen Erscheinungen. — Die Atmosphäre galt früher als Isolator. Jetzt weiß man aber, daß sie eine und zwar nicht ganz unerhebliche Leitfähigkeit besitzt. Stellt man ein mit einem Zerstreuungskörper versehenes Elektroskop an einen elektrisch geschützten Ort, also innerhalb eines Hauses, unter Bäumen oder unter sonst einem leitenden Schutzdach auf, und ladet es auf, so werden die Elektroskopblättchen bald infolge eines Ladungsverlustes zusammenfallen. Die Geschwindigkeit dieses Vorgangs ist eine Funktion der Ionenmenge der Atmosphäre und ihrer Beweglichkeit.

Die Bestimmung der Ionenmenge geschieht meist mit Hilfe eines Ionenaspirators. Bei diesem Instrument saugt ein Windrad die Luft mit starker Geschwindigkeit an die geladene Elektrode des Elektroskops heran, die von einem geerdeten Zylindermantel in bestimmtem Abstand umgeben ist. Es wird angenommen, daß auf diese Weise alle in der Luft befindlichen Ionen, auch die trägen, schwer beweglichen infolge des Luftzuges an die Elektrode gelangen und diese entladen. Die Entladungsgeschwindigkeit wäre demnach nur abhängig von der Ionenzahl, ohne eine Funktion ihrer Beweglichkeit zu sein.

Bei der Zerstreuung der Elektrizität in der ruhenden Atmosphäre sind die trägen Ionen allerdings von unwesentlicher Bedeutung. Die Entladungsgeschwindigkeit eines freistehenden Zerstreuungskörpers wird hauptsächlich auf Rechnung der leicht beweglichen Ionen zu setzen sein. Diese Beweglichkeit der Elektrizitätsträger ist nach der verbreitetsten Ansicht abhängig von der Masse, an der das Elektrizitätsquantum haftet. Sehen wir von den Elektronen ab, so finden sich in der Atmosphäre als Elektrizitätsträger die Atom- und Molionen; auch an Staubteilchen lagert sich die Elektrizität an, oder sie bildet den Kern von Wassertröpfchen.

Nach anderer Auffassung soll die Trägheit der Ionen nicht durch ihre Masse, sondern vielmehr durch die Reaktion ihrer Ladung gegenüber andern, neutralen Molekülen hervorgerufen sein¹⁰).

Auf Grund mehrfacher Untersuchungen wird angenommen, daß die Beweglichkeit der Ionen keinen großen Veränderungen unterworfen ist. Nur Feuchtigkeit soll in geringem Maße beschleunigend wirken.

Die Ionenmenge ist bedingt durch den Emanationsgehalt der Atmosphäre und durch die Intensität der durchdringenden Strahlung. Ferner können Niederschläge die Ionenmenge in den Luftschichten verschieben, da Regen und Schnee Ionen aus den höheren Schichten mit herunternehmen. Überhaupt soll das Wasser auf die Luft eine ähnliche dissoziierende Wirkung haben, wie bei Salzlösungen²¹); so wird der Lenard-Effekt, der in der Nähe von Wasserfällen zu beobachten ist, auf die dissoziierende Wirkung der zerstäubten Wassertröpfchen zurückgeführt. — Den Emanationsgehalt der Atmosphäre führt Ebert auf den Vorgang der Bodenatmung zurück, der abhängig ist von den Barometerschwankungen. Ein Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die im Ionenaspirator zu bestimmende Ionenmenge ergab sich aus meinen eigenen Versuchen, während ich keine Beziehung zu den Barometerschwankungen feststellen konnte. Es zeigten sich aber in meinen Versuchen tagesperiodische Schwankungen des Ionisationsgrades der Atmosphäre. Sie traten in dauernder Dunkelheit vielfach hervor, bei konstanter Belichtung wurden die Kurven unregelmäßiger, der Elektroskopabfall ein geringerer. Die Differenz zwischen den Maximal- und Minimalwerten war im Dauerlicht kleiner als in dauernder Dunkelheit.

Ganz anders scheinen hingegen die Beziehungen von Licht und Dunkelheit zur Leitfähigkeit, die im Gegensatz zur Ionenmenge im Licht zwar auch unregelmäßig wird, aber sehr hohen Wert annimmt und große Schwankungen zeigt. Die Kurve aus der Dunkelperiode ist flacher, zeigt aber die Tagesperiodizität sehr deutlich.

Vergleicht man nun die unter gleichen Verhältnissen zu gleicher Zeit festgestellten Werte der Ionenmenge und der

Leitfähigkeit, so müßte sich ein Maß ergeben für die Ionenbeweglichkeit. Nach den Resultaten meiner Untersuchungen zu urteilen, muß diese Ionenbeweglichkeit entweder großen Veränderungen durch die Belichtung unterworfen sein, oder aber die Beziehungen der Ionenmenge zur Leitfähigkeit der Atmosphäre sind komplizierterer Natur. Besonders während der Lichtversuche haben die Differentialquotienten der beiden Kurven bisweilen nicht nur sehr verschiedene, gleichsinnige Werte, sie können sogar entgegengesetzte Vorzeichen annehmen.

Die tagesperiodischen Schwankungen der Leitfähigkeit in dauernder Dunkelheit haben ihr Maximum in den frühen Morgenstunden meist zwischen 2 und 4 Uhr. Auch die Ionenmenge erreicht in dauernder Dunkelheit um dieselbe Zeit ihren höchsten Wert, soweit man überhaupt bei diesen Bestimmungen von einer regelrechten Periodizität reden kann. Im November und Januar trat sie jedoch deutlich hervor. Den gleichen zeitlichen Verlauf haben die Kurven verschiedener physiologischer Vorgänge, so daß ich mich nicht des Eindrucks erwehren konnte, daß hier Kausalbeziehungen bestehen. Entweder sind Leitfähigkeit und Ionenmenge der Atmosphäre in hohem Maß zeitlich regulierend für viele Lebensprozesse, wobei ich offen lassen muß, ob beide Faktoren oder nur die Leitfähigkeit dafür in Betracht kommen, oder aber die Periodizität der luftelektrischen Erscheinungen, für die die Erklärung bislang noch aussteht, beeinflußt nicht direkt die Organismen, sondern ein gleicher Grundfaktor wirkt auf die physikalischen und physiologischen Vorgänge in gleicher Weise.

Die Ionenbildung in der Atmosphäre wird hauptsächlich darauf zurückgeführt, daß die schnellbeweglichen Elektronen und Ionen auf ihrem Wege mit Gasmolekülen zusammenstoßen, daß diese infolge des Anpralls ein oder mehrere Elektronen verlieren und dann selbst positiv geladen zurückbleiben¹¹⁾. Wir wissen aber nicht, ob es Sache des Zufalls ist, von welcher chemischen Beschaffenheit die Moleküle sind, die zertrümmert werden, oder ob eine gewisse Gesetzmäßigkeit besteht hinsichtlich der ionisierten Menge eines chemisch bestimmten Bestandteils der Atmosphäre und der Menge, in der dieser Bestandteil in der Luft vorhanden ist. Es ist auch nicht ausgeschlossen,

daß die verschiedenen Außenfaktoren in verschiedenem Grade auf die Ionisation der einzelnen Luftbestandteile wirken. Nach Versuchen von Kučera²⁸⁾ ist die Ionisation, die durch die Sekundärstrahlung der β - und γ -Strahlen auf Blei bezogen in allen untersuchten Gasen gleich stark. Danach könnte man also annehmen, daß die Ionisation in der Atmosphäre dem Zufallsgesetz folgend die einzelnen Bestandteile erfaßt, also entsprechend ihren Mengenverhältnissen in der Atmosphäre sich verteilt. Die Erfahrungen Rutherford's über den Bau des Stickstoffatoms und das daraus hervorgegangene Bohrsche Atommodell lassen zurzeit jedoch für die Hypothese einen weiten Spielraum. Eine Klärung dieser Fragen wäre für den Biologen von großer Wichtigkeit. Zurzeit müssen wir uns leider noch mit der komplexen Größe der Leitfähigkeit und der Ionisation der Atmosphäre abfinden, deren Beziehung zu einem Lebensprozeß, der Atmung, festzustellen der Zweck der folgenden Untersuchungen war.

Versuchsordnung.

Da die Differenz der bei der Atmung ausgeschiedenen Kohlensäure bei normaler und schwach gesteigerter Leitfähigkeit der Luft innerhalb einer kurzen Versuchszeit nur gering sein dürfte, die Konstanz der übrigen Außenfaktoren zudem sehr schwer zu halten gewesen wäre, um so mehr, als ich mich bemühte, unter möglichst normalen Verhältnissen zu arbeiten, so blieb mir nichts anderes übrig, als auf Absolutwerte bei der Atmungsbestimmung zu verzichten, und mich auf die Bestimmung von Relativwerten zu beschränken. Um geeignete Vergleichswerte zu erhalten, arbeitete ich stets mit zwei Versuchspflanzen gleichzeitig, wobei die eine Pflanze in einer Atmosphäre von künstlich gesteigerter Leitfähigkeit sich befand, während die andere Pflanze in der normalen Atmosphäre verblieb. Auf diese Weise erhielt ich am ersten Tag für jede Pflanze je einen Atemwert, wobei als einziger verschiedenartiger Außenfaktor der Gehalt der Luft an Emanation in Betracht kam. Am folgenden Tage wiederholte ich den Versuch, jedoch mit dem Unterschied, daß, wenn am ersten Tage Pflanze a unter Radiumwirkung gestanden hatte, während b unter normalen Verhältnissen geblieben war, am zweiten Tage die Sache um-

gedreht wurde, b mit Radium behandelt, a normal gehalten wurde. So wurde der Versuch bei stetem Wechsel der Radiumbehandlung fortgesetzt, so lange die Pflanzen es aushielten. Meist brach ich den Versuch nach etwa 5 Tagen ab, denn auch bei den Pflanzen, die keine merkbare Störung aufwiesen, ebten die Differenzen allmählich stark ab, vielleicht infolge eines Emanationsniederschlages auf den Blättern.

Hatte ich nun auf diese Weise eine Reihe von Tagen die Atmungsintensität der beiden Pflanzen festgestellt, so konnte ich aus einem Vergleich der sich für beide Pflanzen an den aufeinanderfolgenden Tagen ergebenden Differenzen einen Schluß ziehen auf den Einfluß, den die Radiumatmosphäre auf die Atmungsintensität der Pflanzen gehabt hatte.

Das Protokoll, das ich auf diese Weise erhielt, entsprach etwa dem folgenden Schema, bei dem a , β , m und n Werte für die ausgeschiedene Kohlensäure bedeuten, und R besagt, daß die Pflanze an dem Tage unter dem Einfluß der Radiumatmosphäre gestanden hatte:

Ausgeschiedene Kohlensäure bei

Versuchstag	Pfl. a	Pfl. b
1	$a + m (R)$	β
2	a	$\beta + n (R)$
3	$a + m (R)$	β
4	a	$\beta + n (R)$

Die Pflanze a hatte am ersten und dritten Tag unter der Radiumwirkung eine um den Betrag m gesteigerte Atmungsintensität gezeigt, die Pflanze b am zweiten und vierten Tage um den Wert n . Hieraus ergab sich also, daß das Radium fördernd auf die Atmung gewirkt hatte. Wären die höheren Werte an den anderen Tagen erreicht, für a am zweiten und vierten, für b am ersten und dritten, so wäre daraus ein hemmender Einfluß der Emanation zu ersehen gewesen.

Nun waren die Protokolle natürlich nicht so einfach wie das obige Schema, bei dem ich angenommen habe, daß die übrigen Außenfaktoren und die Disposition der Pflanzen während der Versuchstage stets die gleichen geblieben waren. Die Außenfaktoren schwankten aber an den aufeinanderfolgenden Tagen jedoch für beide Pflanzen in gleicher Weise, so daß ich an-

nehmen muß, daß auch der Einfluß auf dieselben gleichartig, wenn auch vielleicht nicht immer gleich intensiv war. Es kam z. B. vor, daß beide Pflanzen am zweiten Tage eine geringere Atmungsintensität gehabt hatten, als am ersten Tage. Dann war der springende Punkt der, bei welcher der beiden Pflanzen die Abnahme der Kohlensäureausscheidung geringer war. Ließ sich eine bestimmte Gesetzmäßigkeit hierin finden derart, daß der Verlust an Atmungsintensität stets kleiner (oder die Zunahme größer) war im Vergleich zur zweiten Pflanze dann, wenn am ersten Tage normal geatmet war, am zweiten bei Radiumeinfluß, so ergab sich daraus eine Förderung der Atmung durch Radium, im umgekehrten Fall mußte das Radium ein Hemmungsfaktor gewesen sein. Der Einfluß der übrigen Außenfaktoren konnte also auf diese Weise richtig gewertet werden und verschleierte nicht die Resultate.

Zu diesen schwankenden Außenfaktoren gehörte auch die Konzentration der Kohlensäure in der Luft. Ich mußte die Gewißheit haben, daß dieselbe bei den beiden Parallelversuchen stets die gleiche war. Es war nicht angängig, die Luft, die der Pflanze zur Verfügung gestellt wurde, zuerst durch eine Waschflasche zu leiten, in der die Kohlensäure absorbiert worden wäre. Hierdurch wären auch die elektrischen Eigenschaften der Atmosphäre verändert worden. Es kam darauf an, die Luft möglichst direkt an die Pflanze gelangen zu lassen, ohne daß sie größere Röhrensysteme oder gar Flüssigkeiten durchstrich. — Da ich aber bei dem unvermeidlichen Übergang von Emanation in die Luft des Versuchsraumes eine gegenseitige Störung bei den Parallelversuchen befürchtete, arbeitete ich in der ersten Zeit in 2 Zimmern, die beide gasfrei sind, nebeneinander liegen, im Erdgeschoß mit den Fenstern nach Osten gerichtet. Die Versuche wurden fast ausschließlich bei weit geöffneten Fenstern ausgeführt. Dennoch zeigte es sich, daß die Kohlensäuremenge in den beiden Zimmern bisweilen nicht ganz übereinstimmte, und ich ging deshalb später dazu über, die beiden Versuche gleichzeitig im gleichen Raume anzustellen. Das dazu ausgesuchte physiologische Zimmer ist sehr groß und luftig mit 2 hohen je 3 teiligen Fenstern. Vor jedem derselben wurde ein Versuch aufgestellt, so daß die beiden Pflanzen etwa in 5 m

Abstand voneinander waren. Je einer der drei Fensterflügel war dann weit geöffnet. Auf diese Weise habe ich eine gegenseitige Störung der Versuche nicht feststellen können.

Für jede der beiden Versuchspflanzen stand ein Rundkolben von ca. 1 Liter Inhalt zur Verfügung. Diese Kolben hatten einen kurzen Halsansatz von ca. 3 cm Durchmesser und seitlich 2 sich gegenüberliegende Ansatz tubuli. Sie wurden an einem Stativ so aufgehängt, daß der Halsteil nach unten wies. Durch diesen wurden die Blätter der Versuchspflanze sorgfältig kurz vor Beginn jedes Versuches in das Innere des Kolbens geschoben. Der Halsansatz wurde dann mit Hilfe eines doppelt durchbohrten Stopfens luftdicht abgeschlossen. Der Korken war quer durch das eine Bohrloch aufgespalten, damit der Stiel der Versuchspflanze zwischen die beiden Hälften eingepaßt werden konnte. Mit Hilfe von Watte und nötigenfalls etwas Kakaobutter ließ sich so ein ganz fester Verschuß erzielen. In dem zweiten Bohrloch endigte ein Glasrohr, das an seinem andern Ende an das Einleitungsrohr einer Pettenkoferröhre angeschlossen wurde. Das andere Ende der Pettenkoferröhre war mit einer Kontrollwaschflasche verbunden, und diese wiederum mit der Saugflasche von 20 Liter Inhalt. — Die beiden seitlichen Tubuli des Versuchskolbens dienten dazu, um entweder ein kurzes Glasrohr anzusetzen, damit eine Diffusion der Luft aus dem Innern des Kolbens nach außen vermieden wurde, oder aber ein weites, längeres Rohr, das teilweise mit einer radiumhaltigen Erde, Carnotid, angefüllt war. Diese Erde erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Walter aus dem physikalischen Institut in Hamburg, dem ich an dieser Stelle hierfür sowie für manche wertvolle Auskunft meinen herzlichsten Dank ausspreche. Nach seinen Angaben enthielt das Carnotid — es ist ein Vanadat des Urans und Kaliums — 2% Uranoxyd und dementsprechend 5—6 Milligramm Radium pro Tonne.

Wurde die Saugflasche abgelassen, so ging ein Luftstrom durch die seitlichen Tubuli des Kolbens, strich über die Blätter der Versuchspflanze, wurde durch die zweite Bohrung des nach abwärts gerichteten Halsteiles des Kolbens in die Pettenkoferröhre geführt und ging dann durch die Kontrollflasche in die Saugflasche. Je nach der Aufstellung strich die Luft zuerst durch das

Carnotidröhrchen und belud sich mit Emanation, oder sie gelangte durch das kurze Glasrohr im normalen Zustand an die Pflanze. Die Carnotidröhrchen waren nur durch Korkstopfen mit weiter Bohrung in den Tuben befestigt, damit keine Glasrohre passiert zu werden brauchten.

Die Pettenkofferröhre war mit 60 ccm einer möglichst konzentrierten Barytlösung beschickt und enthielt eine große Glasperle, die den Luftblasen den Durchtritt erschwerte. Auf diese Weise erzielte ich eine völlige Absorption der Kohlensäure. Im allgemeinen richtete ich es so ein, daß 17 Liter Luft im Laufe von $1\frac{3}{4}$ —2 Stunden das System passierten. Bisweilen ging der Versuch etwas schneller, manchmal etwas langsamer. Es mußte aber stets Sorge getragen werden, daß in den beiden Parallelversuchen die gleiche Luftmenge in der gleichen Zeit den Pflanzen zur Verfügung gestellt wurde. Die Saugflaschen waren in Liter-Abständen kalibriert, so ließ sich durch häufigeres Kontrollieren die Gleichzeitigkeit gut erreichen.

Die Menge der ausgeatmeten Kohlensäure + der jeweiligen Luftkohlensäure in dem gegebenen Volumen wurde bestimmt durch Titration von 2 bis 3 Portionen à 10 ccm der Barytlösung mit etwa $\frac{1}{10}$ normaler HCl Lösung. Als Indikator diente Phenolphthaleïn. Da es mir nicht auf die Bestimmung der Absolutwerte ankam, so war eine genaue Einstellung der Lauge sowie der Säure nicht nötig. Ich mußte nur die Gewißheit haben, daß die Lösungen im Lauf einer Versuchsreihe ihre Konzentration nicht verändert hatten. Daß hier mit aller Vorsicht gearbeitet wurde, ist selbstverständlich. — Das Barytwasser der Pettenkofferröhre wurde nach beendetem Versuch in einen Glaszylinder mit eingeschliffenem und eingefettetem Glasstopfen gefüllt und erst am folgenden Tage, nachdem sich die Lösung ganz klar abgesetzt hatte, titriert.

Als Versuchspflanzen dienten *Aesculus* und *Phaseolus*. Bei beiden Objekten wurden Versuche mit eingetopften Exemplaren gemacht, außerdem bei *Aesculus* mit abgeschnittenen Zweigen und zwar grünen sowie ganz weißen chlorotischen Trieben. Diese traten reichlich als Stammausschlag an mehreren älteren Bäumen des botanischen Gartens auf. Sie enthielten gar kein Chlorophyll. Die Zweige wurden am Tage vor Beginn des

Versuches abgeschnitten, und es wurde täglich nach Beendigung des Versuches die Schnittfläche und das Wasser erneuert. Zur Vermeidung der Assimilation wurden die Versuchskolben mit großen schwarzen Tüchern dicht umhüllt.

Der Gang eines Versuches war folgender: Zuerst wurden die Saug- und Kontrollflaschen, dann die beiden Pettenkoferröhren für beide Versuche gefüllt, aufgestellt und durch eine Klemme von der Außenluft abgeschlossen. Darauf wurde die erste Pflanze in den Kolben eingeführt, der Halsteil abgedichtet, die Verbindung mit der Pettenkoferröhre hergestellt, die Kolben verdunkelt und sofort die Saugflasche angelassen. Dann erst wurde die zweite Pflanze aufgestellt. Die Differenz in dem Beginn der beiden Versuche betrug meist 3 Minuten, was natürlich am Schluß berücksichtigt werden mußte.

Während der Versuch im Gange war, erforderte der gleichmäßige Ablauf große Aufmerksamkeit. Dabei war ein längeres Verweilen in dem Versuchsraum wegen der Steigerung des Kohlensäuregehaltes möglichst zu vermeiden, obwohl dieser Fehler bei den geöffneten Fenstern nicht sehr ins Gewicht fallen dürfte. Es wurde natürlich auch Sorge getragen, daß die Sonne niemals die Versuchskolben beschien.

In den folgenden Protokollen habe ich niemals die tatsächlich ausgeatmete Kohlensäure berechnet. Da es mir ja nur auf die Relativwerte ankam, genügt die Angabe der für die Titration erforderlichen Salzsäuremenge. Der Übersichtlichkeit halber habe ich dann aber bei Berechnung der Differenz im Fall eines vermehrten Salzsäurebedarfs ein Minuszeichen gesetzt, bei Verminderung ein Pluszeichen. Diese Differenzwerte geben daher direkt die Relativedifferenz der ausgeatmeten Kohlensäuremenge an. Der Fettdruck weist auf den jeweils höheren Wert der beiden in Frage kommenden Differenzen hin. Ich gebe nur die ersten Protokolle ausführlich wieder, bei den späteren begnüge ich mich mit der Wiedergabe der Differenzen, da ja die zur Titration tatsächlich gebrauchte Salzsäuremenge für das Resultat belanglos ist.

Versuchsergebnisse.

Bevor ich mich den Ergebnissen meiner Versuche mit Pflanzen zuwende, muß ich einige physikalische Beobachtungen

voranschicken. Ich hatte die Leitfähigkeit der Atmosphäre in dem Versuchskolben dadurch erhöht, daß ich die Luft durch ein Carnotid enthaltendes Röhrchen streichen ließ. Es lag mir daran festzustellen, wie groß etwa die dadurch erzielte Veränderung der Atmosphäre auf elektrischem Gebiet wäre. Um dies zu ermitteln, stellte ich vier verschiedene Versuche an in demselben Raum, an derselben Stelle und unter den gleichen Bedingungen wie die Pflanzenversuche. Ich bestimmte:

1. die Leitfähigkeit der Atmosphäre mit einem Elektroskop, dem als Zerstreuungskörper ein Stift von 9 cm Länge aufgesetzt war, bei + und — Ladung des Elektroskops in einem Zeitraum, der dem für die folgenden Versuche erforderlichen ziemlich gleich kam.

2. den Elektrizitätsverlust, wenn dasselbe Elektroskop mit dem gleichen Zerstreuungskörper sich unter einer Glasglocke befand, die mit Fett verklebt, fest auf einer Glasunterlage aufsaß. Die Glasglocke hatte oben einen Tubus, der mit doppelt durchbohrtem Korken verschlossen war. Ich ließ einen starken Luftstrom durch die Glocke mit Hilfe der Saugflasche gehen. Diese war an ein langes Glasrohr angeschlossen, das in dem einen Bohrloch des Korkens steckte, während in dem anderen ein kurzes Glasröhrchen eingepaßt war. Während eines Versuches wurden jedesmal 17 Liter Luft in der angegebenen Zeit durch die Glocke gesaugt. Das Elektroskop wurde + und — geladen.

3. Derselbe Versuch mit verdunkelter Glocke. Zur Verdunkelung wurde dasselbe große schwarze Satintuch genommen, wie bei den Pflanzenversuchen; + und — Ladung.

4. Ehe die Luft in die Glasglocke gelangte, mußte sie ehe bei den Pflanzenversuchen verwendeten Carnotidröhrchen passieren. Wiederum + und — Ladung.

Die meisten Resultate sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Bei der Umrechnung in Volt habe ich mich auf die von der Firma Günther & Tegetmeyer zu dem Elektroskop gelieferte Eich-tabelle gestützt. Die Bestimmungen mit Vorschaltung des Carnotidröhrchens wurden immer nur als letzte Versuche an dem betreffenden Tage gemacht, dann aber mehrere hintereinander. Da diese Resultate ziemlich schwankend waren, so

versuchte ich, ob ein Erneuern der Carnotidoberfläche durch Schütteln einen Einfluß hatte. Ich konnte jedoch keine gesetzmäßige Veränderung dadurch ermitteln. Es schien mir nur, als ob an jedem Tage der erste Versuch mit Carnotid etwas höheren Wert gab. Die Carnotidröhrchen wurden natürlich nur zu den Versuchen in das physiologische Zimmer gebracht, sonst in einem abseits liegenden Raum aufgehoben.

Tabelle 1.

Versuchs-Nr.	Ladungs-sinn	Versuchsart	Abstand der Elektroskopblättchen		Elektrizitätsverlust in Volt	Versuchszeit in Min.	Elektrizitätsverlust 1. Volt berechnet für 10 Min.
			bei Beginn	am Schluß			
5	+	freistehend	27 ³ / ₄	25 ¹ / ₂	9,8	16	6,25
8	+	„	27 ³ / ₄	24 ³ / ₄	13,2	14	9,45
4	+	Luft durchgesaugt, hell	27 ³ / ₄	27	3,2	14	2,29
9	+	„ „ „	27 ¹ / ₂	26 ³ / ₄	4,2	15	2,8
10	+	„ „ „ verdunk.	27 ¹ / ₄	25 ¹ / ₂	8,2	14 ¹ / ₂	5,7
6	+	„ „ Carnotid hell	27 ¹ / ₂	17 ¹ / ₄	53,0	17	31,2
23	+	desgl.	27 ¹ / ₂	20	38,0	11 ¹ / ₄	38,2
24	+	desgl.	27 ¹ / ₂	19 ¹ / ₂	40,9	14 ¹ / ₂	28,3
25	+	desgl.	27	21	29,6	13 ¹ / ₄	22,3
3	—	freistehend	28 ¹ / ₂	27	6,3	16	3,9
15	—	„	27 ¹ / ₂	25 ¹ / ₂	8,8	15	5,9
2	—	Luft durchgesaugt, hell	28 ¹ / ₂	27 ² / ₈	3,2	16	2,0
14	—	„ „ „	27 ¹ / ₂	25 ¹ / ₂	8,8	16	5,5
16	—	„ „ „	27 ¹ / ₂	26 ¹ / ₂	4,2	13 ³ / ₄	3,1
17	—	„ „ „ verdunk.	27 ¹ / ₂	26 ¹ / ₂	4,2	15	2,8
7	—	„ „ „ Carnotid, hell	27	25 ¹ / ₂	6,7	14	4,1
21	—	desgl.	27 ¹ / ₂	16 ³ / ₄	56,6	13 ¹ / ₂	41,9
22	—	desgl.	27	20	35,9	14 ¹ / ₂	24,8

Wir ersehen aus der Tabelle, daß die Zerstreuung bei freistehendem Elektroskop bei + Ladung etwas größer ist, als bei — Ladung, was auch bei Beobachtungen im Freien gefunden worden ist.

Steht das Elektroskop unter einer Glocke, so geht der Ladungsverlust trotz des starken Luftstroms auf weniger als die Hälfte, wenigstens bei + Ladung des Elektroskops, zurück. Dies Resultat ist sehr wichtig, da sich bei physiologischen Versuchen die pflanzlichen Objekte vielfach innerhalb von Glas-

gefäßen befinden, also unter erheblicher quantitativer Veränderung eines Außenfaktors.

Wird die Glocke verdunkelt, so scheint die Leitfähigkeit bei + Ladung, also λ_+ wieder zu steigen.

Nach Vorschalten des Carnotidröhrchens steigt die Zerstreuung stark, erreicht jedoch noch nicht den dritten Teil des Wertes, den ich in demselben Monat im Jahre 1918 bei meinen Untersuchungen im Keller des Hamburger Botanischen Institutes feststellte. Damals ergaben sich innerhalb 5 Minuten in dauernder Dunkelheit Abfallswerte, die zwischen 43,3 und 74,5 Volt lagen, bei dauernder Belichtung des Raumes mit zwei Osramlampen à 200 Kerzen Werte zwischen 46,5 und 81,7 Volt. Die Zerstreuung in meinem physiologischen Arbeitsraum im Erdgeschoß während der Nachtzeit habe ich nicht festgestellt. Die dort gefundenen Tageswerte bei freistehendem Zerstreuungskörper sind auffallend klein, was teilweise auf Rechnung der in den Versuchstagen herrschenden Wärme und Trockenheit zu setzen ist. Bei sämtlichen Versuchen sind die Werte von λ_+ weniger schwankend als von λ_- .

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß der Emanationsgehalt der Luft und ihre dadurch hervorgerufene größere Leitfähigkeit und Ionisation in meinen Pflanzenversuchen nicht das Maß dessen übersteigt, dem die freistehende Pflanze häufig ausgesetzt sein wird.

Die mit Pflanzen angestellten Versuche stelle ich zusammen je nach der Art des verwendeten Versuchsmaterials:

1. Aesculus abgeschnittene Zweige, weißblättrige Sprosse.
2. „ „ „ grüne „
3. „ eingetopfte Pflanzen, grün,
4. Phaseolus multiflorus, Topfpflanzen.

Als einfachstes Versuchsobjekt sind die Kastanienzweige anzusehen, bei denen infolge der völligen Chlorose kein Chlorophyll ausgebildet war, die Assimilation daher als erschwerender Umstand nicht in Betracht kam. Ich habe trotzdem einige Versuchsreihen unter Verdunkelung des Kolbens durchgeführt, bei anderen wurde das schwarze Tuch fortgelassen. Ich gebe von zwei dieser Versuche das Protokoll in extenso wieder, im übrigen werde ich mich auf Wiedergabe der Resultate beschränken:

Tabelle 2.
 Versuch 9. Aesculus hippocastanum, 2 weißblättrige abgeschnittene Sprosse, à 4 Blätter. Verdunkelt. 1919.

		Pflanze a).						Pflanze b).					
		Zeit von bis	Zeit- dauer	HCl gebraucht	im Mittel	Differenz		Zeit von bis	Zeit- dauer	HCl gebraucht	im Mittel	Differenz	
16.	VII.	8,10—10,20	2h 10'	16,76 16,78	16,77	+ 4,5	16. VII.	Rad.	8,08—10,18	2h 10'	16,72 16,72	16,72	- 0,5
17.	VII.	8,14—10,16	2h 2'	16,72 16,73	16,725	+ 14,5	17. VII.		8,10—10,11	2h 2'	16,81 16,82	16,815	+ 19
18.	VII.	1,25—3,56	2h 28'	16,57 16,59	16,58	- 11	18. VII.	Rad.	1,23—3,54	2h 28'	16,62 16,63	16,625	- 15
19.	VII.	1,17—3,22	2h 5'	16,66 16,66	16,66		19. VII.		1,14—3,19	2h 5'	16,77 16,78	16,775	
Versuch 11. Aesculus hippocastanum, 2 weißblättrige Sprosse, à 4 Blätter. Verdunkelt. 1919.													
22.	VII.	Rad.	1,17—3,10	1h 53'	19,52 19,52	- 11	22. VII.		1,34—3,27	1h 53'	19,54 19,56	19,55	- 7
23.	VII.		5,03—6,17	1h 41'	19,63 19,63	+ 12	23. VII.	Rad.	5,01—6,15	1h 41'	19,62 19,62	19,62	+ 3
24.	VII.	Rad.	1,2,59—3,03	2h 1'	19,51 19,51		24. VII.		1,2,55—3,05	2h 10'	19,59 19,59	19,59	

Bei beiden Versuchen ist der absolut höhere Wert der Differenz der Atemintensität der beiden Pflanzen stets bei derjenigen Pflanze erreicht, die am zweiten Tag unter Radiumeinfluß gestanden hatte, am ersten Tag nicht. Bei Berechnung dieser Differenz habe ich der Anschaulichkeit halber das Komma um 2 Stellen nach rechts gerückt, was ja belanglos ist, da es sich nur um Relativwerte handelt.

Ferner ist an Stelle eines --Zeichens das +-Zeichen gekommen und umgekehrt, so daß die Differenzen direkt die Zu- und Abnahme der CO₂-Produktion durch die Pflanze anzeigen. Ich habe dann noch 2 Versuchsreihen mit unverdunkelten weißblättrigen Sprossen durchgeführt, von denen die eine innerhalb 4 Versuchstagen eine Steigerung durch die Emanationswirkung zeigt, die Resultate der zweiten Versuchsreihe sind unentschieden, die Zweige zeigten aber schon sehr bald Anzeichen einer Schädigung.

Zusammenfassend kann man sagen, daß von 4 Versuchsreihen mit weißblättrigen Sprossen 3 an 11 Tagen eine entschiedene Steigerung durch Radiumwirkung erkennen lassen, bei einer Versuchsreihe von 3 Tagen ist kein bestimmtes Resultat zu ersehen.

Mit abgeschnittenen Zweigen der grünen Form von *Aesculus hippocastanum* habe ich 7 Versuchsreihen durchgeführt, 3 im Jahre 1919, 4 1920. Die 7 Versuchsreihen beanspruchten 27 Arbeitstage, so daß ich im ganzen 20 Differenzenpaare berechnen konnte.

Von diesen ergab

Versuch 3, 1919, an 6 Tagen	stets eine deutliche Förderung der Atmung durch Radium,
„ 7, „ „ 5	„ desgl.,
„ 21, 1920, „ 4	„ desgl.,
„ 22, „ „ 4	„ desgl.,
„ 27, 1920, „ 3	„ stets eine deutliche Hemmung der Atmung durch Radium,
„ 5, 1919, „ 2	„ das erste Differenzenpaar war gleich; wegen Verletzung einer Pflanze mußte der Versuch dann abgebrochen werden,

Versuch 26, 1920, an 3 Tagen Versuch unentschieden, da bei beiden Differenzen dieselbe Pflanze den höheren Wert hatte.

Zusammenfassend ergibt sich, daß von den 20 berechneten Differenzen 15 entschieden für eine Steigerung der Atemintensität durch die Emanation sprechen, 2 dagegen, 2 sind unentschieden.

Die Versuche mit eingetopften Pflanzen von *Aesculus* sind in ihren Resultaten nicht mehr so eindeutig.

Es ließen bei

Versuch 15, 1920, 6 Tage,	3 Differenzenpaare auf eine Förderung durch Emanation schließen, 2 Berechnungen sind unentschieden wegen eines Versuchsfehlers,
„ 16, „ , 5 „	3 Differenzenpaare Förderung, 1 schwache Hemmung,
„ 18, „ , 6 „	2 Differenzenpaare Förderung, 3 hemmend,
„ 23, „ , 3 „	2 Differenzenpaare hemmend,
„ 19, „ , 7 „	6 Differenzenpaare fördernd,
„ 24, „ , 4 „	3 Differenzenpaare fördernd,
„ 25, „ , 5 „	1 Differenzenpaar fördernd, 2 fraglich wegen Undichtigkeit einer Saugflasche bei 1 Versuch.

Im ganzen ergaben also nur 2 Versuchsreihen eine unbedingte Förderung durch die Emanation. Diese berechnete sich aus 9 Differenzenpaaren; 1 Versuchsreihe von 3 Tagen zeigte dauernd eine Hemmung, 2 Versuchsreihen wiesen 5 mal eine Förderung, 4 mal eine Hemmung auf, und 1 Versuchsreihe ergab nur 1 einwandfreies Resultat, das auch für Förderung spricht. So stehen 18 Werte mit einer Atmungssteigerung 6 Werten mit einer Verminderung gegenüber, ein Resultat, das erheblich mehr zu ungunsten der Radiumwirkung ist, als es bei den abgeschnittenen Zweigen der Fall war.

Noch ungünstiger fielen die Resultate mit Topfpflanzen von *Phaseolus multiflorus* aus. Auch liegen hier bislang nur wenige Untersuchungen vor. Im ganzen habe ich die Werte von 4 Versuchsreihen, die insgesamt 16 Versuchstage umfassen,

Bei 3 Versuchsreihen sind die Resultate schwankend, es scheint jedoch eher eine hemmende Wirkung vorhanden zu sein. Eine Versuchsreihe von 5 Tagen ergab bei allen 4 Differenzen eine Atmungsverminderung durch die Emanation. Da gerade diese Untersuchungen vom theoretischen Standpunkte aus interessante Schlüsse gestatten, so werde ich diese Untersuchungen voraussichtlich noch weiter fortsetzen¹.

Aus dem bei den Versuchen mit *Aesculus* gewonnenen Zahlenmaterial möchte ich noch zum Schluß einige vergleichende Zahlen anführen über die Atmungsintensität abgeschnittener Zweige und der Topfpflanzen. Ich wähle zu diesem Vergleich nur solche Zahlen, die bei Versuchen an dem gleichen Tage gewonnen wurden. Die Versuchsobjekte waren natürlich nicht ganz gleich ausgebildet, im Gegenteil, die abgeschnittenen Zweige hatten sowohl größere als auch meist mehr Blätter. Durch Beachtung dieses Umstandes wird das Resultat noch sprechender. Es kommen für diesen Vergleich die Pflanzen von 3 Versuchsreihen mit eingetopften *Aesculus* und von 4 Reihen mit abgeschnittenen Zweigen in Betracht. Über die Blattentwicklung der Versuchsobjekte habe ich folgende Angaben:

Eingetopfte Pflanzen:

- Versuch 23 Pflanze a 4 kleine hellgrüne Blätter,
 „ b 2 größere dunkelgrüne und 2 ganz kleine.
 Versuch 24 „ a u. b. Jede Pflanze 2 Blätter.
 „ 25 „ a u. b. „ „ 4 mittelgroße Blätter.

Abgeschnittene Zweige:

- Versuch 21 Zweig a u. b je 3 große entwickelte und 2 junge Blättchen,
 Versuch 22 Zweig a u. b je 2 große entwickelte und 2 junge Blättchen,
 Versuch 26 Zweig a u. b je 4 ziemlich gleich große Blätter,
 „ 27 „ a u. b je 3 große und 2 kleine Blättchen.

¹) Inzwischen habe ich noch 3 Versuchsreihen mit eingetopften *Phaseolus*-pflanzen durchgeführt mit folgenden Resultaten:

- Versuch 1. 3 Tage 2 mal Radium fördernd.
 „ 2. 4 „ 2 „ „ „ 1 mal hemmend.
 „ 3. 4 „ 1 „ „ „ 3 „ „

Es steht also eine 5malige Förderung einer 3maligen Hemmung gegenüber.

Auch in dieser Tabelle gebe ich nur die zur Titration gebrauchte Salzsäure an, also entspricht die kleinere Zahl einer größeren Atemintensität. Diejenigen Versuche, bei denen Carnotid als Vorlage verwendet war, sind durch Fettdruck kenntlich.

Tabelle 3.
Verbrauch an Salzsäure zur Titration von 10 ccm Ba(OH)₂:

Tag	Bei eingetopfter Pflanze.			Bei abgeschnittenem Zweig.		
	Versuch	a)	b)	Versuch	a)	b)
25. V.	23	14,10	13,96	21	14,04	13,89
				22	14,035	14,05
26. V.	23	14,03	13,92	21	14,01	13,80
				22	14,09	14,07
29. V.	23	14,04	13,925	22	14,195	14,13
31. V.	24	21,05	21,03	26	21,19	21,14
	25	20,99	21,11			
1. VI.	24	20,98	20,89	26	21,19	21,12
	25	21,02	:			
3. VI.	24	21,08	21,095	27	21,26	21,185
	25	21,055	21,105			
4. VI.	24	21,095	21,085	27	21,195	21,175
	25	21,085	21,04			

Versuch 23. Die Pflanze a hat einen besonders niedrigen Atemwert und bleibt mit demselben hinter denen der abgeschnittenen Zweige vom Versuch 21 am 25. und 26. zurück.

Bei Versuch 21 wiederum hat Pflanze b besonders stark geatmet, so daß sie die beiden Pflanzen von Versuch 23 am 25. und 26. übertrifft.

Im übrigen aber haben die bewurzelten Pflanzen durchweg eine höhere Atemintensität gehabt, obwohl die Blattfläche der abgeschnittenen Zweige stets eine größere war. Dies trifft zu, nicht nur in den späteren Versuchstagen, wenn die abgeschnittenen Zweige vielleicht schon nicht mehr ganz frisch waren, sondern auch schon dann, wenn die Zweige tags zuvor abgeschnitten waren und zum ersten Versuch verwendet wurden, während die bewurzelten Pflanzen schon zu mehreren Versuchen gedient hatten.

Hieraus sehen wir also, daß die Atmungsintensität eine Funktion der ganzen Pflanze ist, und nur auf Grund von Atembestimmungen bei intakten Pflanzen läßt sich ein Schluß ziehen auf den Energieumsatz im Organismus. Untersuchungen an abgeschnittenen Organen und Berechnungen auf die Blatt-

flächeneinheit haben daher nur für die besonderen Umstände Gültigkeit. Denn die Atmungsdifferenz, die bei abgeschnittenen Zweigen gegenüber der bewurzelten Pflanze besteht, ist weit größer, als sie sich bei Berechnung auf das Volumen beider Pflanzen stellen würde.

Zusammenfassend läßt sich aus den Versuchen entnehmen, daß die Atemintensität bei *Aesculus* dadurch gefördert wird, daß die Luft, ehe sie an die Versuchspflanze herantritt, durch ein Röhrchen streicht, das mit Carnotid angefüllt ist. Dadurch werden die Leitfähigkeit und der Ionengehalt der Atmosphäre stark gesteigert, erreichen aber noch nicht die Hälfte des Wertes, den sie im Keller des Botanischen Instituts sowohl bei völliger Dunkelheit als auch bei dauernder Belichtung mit 2 Osramlampen von 200 Kerzen haben.

Diese Atem fördernde Wirkung der Emanation trat am deutlichsten hervor bei abgeschnittenen chlorotischen Zweigen von *Aesculus hippocastanum*. Bei grünen Zweigen waren einzelne Ausnahmen, von den eingetopften Kastanien war in $\frac{2}{3}$ der Fälle eine Förderung, bei $\frac{1}{3}$ eine Atmungshemmung wahrzunehmen.

Bei Topfpflanzen von *Phaseolus multiflorus* traten hauptsächlich Hemmungserscheinungen hervor. Siehe Fußnote S. 566.

Die Atemintensität einer *Aesculus*pflanze ist größer als die eines abgeschnittenen Zweiges, obwohl die Summe der Blattfläche bei letzterem wesentlich größer war als bei ersterer. Der größere Atemwert übertrifft sicherlich die Menge, die durch das Volumen des Wurzelsystems gegeben wäre.

Theoretisches.

Durch die dargestellten Untersuchungen ist nachgewiesen, daß eine Beziehung besteht zwischen der Leitfähigkeit der Atmosphäre und der Atmungsintensität. Wir wollen nun an die Frage herantreten, welcher Art wir uns diese Beziehung zu denken haben. Bei unsern lückenhaften Kenntnissen der luftelektrischen Erscheinungen bleibt jedoch für die Vermutung noch ein weiter Spielraum. Immerhin ist durch die Arbeit Nathanson's³⁸⁾: »Über kapillarelektische Vorgänge in der lebenden Zelle« ein Weg gezeigt, der berechtigt, zu befriedigenden Resultaten zu führen. —

Nathanson führt die Atmung der Pflanzen auf stenolytische Wasserzersetzung an den semipermeablen Membranen zurück, die auf dem Vorhandensein der Membranströme beruht. Durch die Stenolyse wird auf den beiden Membranseiten elektrolytischer Wasserstoff und Sauerstoff erzeugt. Um den Vorgang dauernd aufrecht zu erhalten, ist jedoch ein beständiges Fortschaffen der Elektrolytprodukte erforderlich. Der auf der Kathodenseite sich abscheidende H⁺ muß oxydiert, der auf der anodischen Seite entstehende Sauerstoff gebunden werden. Die anodische Depolarisation ist auf das Eingreifen von Traubenzucker, Oxy- und Aminosäuren zurück zu führen, während der nascierende Wasserstoff durch den atmosphärischen Sauerstoff gebunden wird. Die Konzentration der entstehenden Elektrolyte wird stets nur sehr gering sein, und die Depolarisationsvorgänge werden daher auch nur träge verlaufen, wenn nicht andere Faktoren beschleunigend eingreifen. In erster Linie ist hier auf die Tätigkeit der Fermente hinzuweisen, auch das F⁺-Ion, das ja in der Pflanze stets vorhanden ist, trägt zur Beschleunigung des Vorgangs bei. Dennoch hat es sich gezeigt, daß diese Faktoren allein die Geschwindigkeit der physiologischen Verbrennung, die eine entsprechende im chemischen Versuch weit übertrifft, nicht herbeiführen können. Es gehört noch ein wesentlicher Faktor dazu, den Nathanson in der Struktur des Protoplasmas sieht. Eben diese ist die Ursache des stetigen Auftretens des Wasserstoffs in Ionenform. Im status nascendi wird er aber einer viel beschleunigteren Oxydation unterliegen, als in molekularer Form.

Wenn nun aber der physiologische Verbrennungsvorgang durch das Vorhandensein elektrolytischen Wasserstoffes so gefördert wird, so muß in entsprechender Weise dieser Vorgang auch dadurch erleichtert werden, daß in der Atmosphäre ionisierter Sauerstoff reichlich vorhanden ist, und derselbe leicht an den Ort des Verbrauches herangeführt wird. Dies geschieht bei starker Ionisation und guter Leitfähigkeit der Atmosphäre. Es ist klar, daß der Energiegewinn für den Organismus ein weit höherer sein wird, wenn sich der Atmungsvorgang als Ionenreaktion und nicht in molekularer Form abspielt. Daraus würde also zu folgern sein, daß nicht nur der Atmungs-

prozeß selbst, sondern auch die Intensität anderer Lebensvorgänge einem rhythmischen Wechsel unterworfen wäre, der einen Parallelismus aufweisen müßte zu den luftelektrischen Erscheinungen. Wir wollen nun im folgenden sehen, ob das Erfahrungsmaterial Belege für diese Annahme bietet.

Hinsichtlich der Atmung glaubten Meyer und Deleano³⁵⁾ einen tagesrhythmischen Intensitätswechsel erkannt zu haben, kamen aber durch spätere Versuche³⁶⁾ an etiolierten Blättern von *Beta vulgaris* zu abweichenden Resultaten. Dieses Schlußergebnis besagt jedoch noch keineswegs, daß nicht doch unter normalen Verhältnissen ein periodisches Schwanken der Atmungsintensität vorhanden ist. Wir brauchen nur kritisch die Methodik der Atmungsbestimmungen zu betrachten. In weitaus den meisten Fällen wird die Atmungsintensität bestimmt durch den Nachweis der Menge der ausgeschiedenen CO_2 . Der durch die atmosphärische Kohlensäure entstehende Fehler wird ausgeschaltet, indem die der Pflanze zugeführte Luft zuerst durch Waschflaschen, die eine absorbierende Lösung enthalten, geschickt wird. Die Luft passiert also zuerst eine Flüssigkeit, Glasröhren, Glasgefäße, sowie meist Gummiverbindungen. Ist dann aber noch anzunehmen, daß der eine Periodizität auslösende Faktor, die schwankende Menge der Ionen, und die wechselnde Intensität der Leitfähigkeit überhaupt auf die Pflanze wirken kann? Da Glas ein Isolator ist, so werden die Glas-teile einer Kondensatorplatte ähnlich wirken, und elektrische Ladungen entgegengesetzten Vorzeichens sich an den Innen- und Außenflächen ansammeln. Schon ein einfacher Versuch lehrt, daß Atmosphäre, die zuerst ein Glasrohr durchstreicht, einen großen Teil Ionen einbüßt. So geht in einem Ionenaspirator die Geschwindigkeit des Elektroskopabfalles sehr zurück, wenn man die Luft zuerst durch ein Glasrohr von 2—3 cm Weite und 5—10 cm Länge gehen läßt. Auch meine oben angegebenen Versuche mit einem Elektroskop mit freiem Zerstreuungskörper, verglichen mit den unter einer Glasglocke ausgeführten, zeigen, daß auch bei rasch durchgesaugter Luft die Leitfähigkeit der Atmosphäre sich unter der Glocke auf ein Minimum verringert. Wir müssen demnach annehmen, daß alle Atmungsversuche, die in Glasgefäßen angestellt werden, sehr unnatür-

liche und unkontrollierbare Verhältnisse für die Versuchspflanze schaffen, und daß die Versuchsbedingungen um so anormaler werden, je weitläufiger die Verbindung des Versuchsgefäßes mit der freien Atmosphäre ist.

Andererseits sind tagesperiodische Schwankungen der Atmungsintensität durch Spoe¹⁴⁾ festgestellt worden, die der Verf., da alle übrigen Außenfaktoren konstant waren, auf Schwankungen der Ionisation der Atmosphäre zurückführt. Leider ist die Arbeit sehr knapp gehalten, der Verf. sieht den Mangel gleichzeitiger physikalischer Messungen selbst ein, er hofft die Lücke mit der Zeit auszufüllen. Bislang ist mir nicht bekannt geworden, daß eine derartige Erweiterung seiner Beobachtungen stattgefunden hätte. In der ersten Arbeit beruft sich der Verf. auf Bestimmungen der Ionisation der Atmosphäre durch Elster und Geitel, Gockel und v. Schweidler. Er gibt aber leider nicht an, ob er unter Ionisation die Leitfähigkeit der Atmosphäre versteht, oder die Menge der in der Volumeneinheit enthaltenen Ionen. Wie ich oben ausführte, ist dies etwas durchaus Verschiedenes. Nach seinen Untersuchungen ist die Atmungsintensität während der Tagesstunden am größten, aber nach seiner Meinung auch die Ionisation der Atmosphäre. Ich kann aus verschiedenen Gründen den Resultaten Spoehrs keine Beweiskraft zusprechen. Auf einige Mängel der sonst so interessanten Arbeit macht schon Harder in seinem Referat in der Zeitschr. f. Bot. 1919 aufmerksam.

Auch einer Arbeit von Knight und Priestley²⁵⁾ muß ich hier Erwähnung tun, obwohl gegen die Methodik der Arbeit aus verschiedenen Gründen Einwände zu machen sind, und sie ebenfalls an dem Mangel physikalischer Bestimmungen leidet. Die Verff. untersuchten die Atmungsintensität von Samen unter verschiedenen elektrischen Bedingungen und fanden, daß schwache Ströme, durch angequollenes Saatgut geleitet, die Atmungsintensität nicht beeinflussen. Befand sich dagegen eine gerdete Elektrode am Boden des zur Hälfte mit Saatgut beschickten Versuchszylinders, die + geladene in dem Luftraum darüber, so konnte beim Anlegen stärkerer Ströme eine Erhöhung der Atmungsintensität festgestellt werden, die jedoch von den Verff. auf die Steigerung der Temperatur durch den

elektrischen Strom zurückgeführt wird. Es läßt sich jedoch die Frage stellen, ob diese Temperatursteigerung die Folge der Erhöhung der Atmungsintensität ist, oder wirklich ihre Ursache. Auch konnte ich keine Angaben über die angelegten Spannungen finden, die für die Art, wie ich die Versuchsergebnisse deuten möchte, gerade von Wichtigkeit wären, sondern nur ungefähre Daten der erzielten Stromstärken. Eine eingehendere Diskussion der Arbeit ist also aus verschiedenen Gründen zwecklos.

Leider bietet eine genaue Bestimmung der Atemgröße einen längeren Zeitraum hindurch überhaupt ziemlich große Schwierigkeiten. Bei chlorophyllhaltigen Pflanzen greift die Assimilation störend ein, etiolierte Pflanzen sind pathologisch verändert. Bei kurzfristigen Versuchen ist die Atmungsintensität zu gering, um mit Sicherheit eine Differenz zu ergeben, die für die Bestimmung einer Periodizität nötig wäre. Werden die Stundenwerte aus langfristigen Versuchen durch Interpolation gefunden, so werden etwaige kleine Schwankungen höchstwahrscheinlich gar nicht hervortreten. Bei den Untersuchungen über die Atmung chlorophyllfreier Pflanzen verursachen die geringen Intensitäten ebenfalls Schwierigkeiten.

Nun könnte man glauben, daß das Problem leichter durch das Studium der Atmung der Tiere zu lösen wäre, denn es ist kein Grund anzunehmen, daß die tierische Atmung ein prinzipiell anderer Vorgang als die pflanzliche Atmung ist. Aber auch durch tierphysiologische Versuche ist das Problem durchaus nicht restlos gelöst, denn es treten beim Tierversuch andere Momente auf, die einen etwa vorhandenen tagesperiodischen Rhythmus der Atmungsintensität zu leicht überdecken. Hierfür kommen in Betracht die Folgen der Nahrungsaufnahme, Erregungen des Nervensystems und die nie völlig ausschaltenden Muskelbewegungen. So sind denn auch meist die tagesperiodischen Schwankungen, die vielfach nachgewiesen worden sind, auf den Einfluß dieser Faktoren zurückgeführt worden [³⁹], S. 172 und S. 516]. Am weitesten geht hierin wohl Johansson²³), obwohl er bei seinen Beobachtungen, die sich immer fortlaufend über 8 Stunden erstrecken, auch bei den größten Vorsichtsmaßregeln in der Periode von 12 Uhr nachts

bis 8 Uhr morgens eine CO_2 -Ausscheidung feststellte, die 3,7 % unter dem Durchschnitt blieb, während die Periode von 8 Uhr morgens bis 4 Uhr nachmittags 3,5 % über den Durchschnitt kam, und die dritte Periode von 4 Uhr nachmittags bis Mitternacht den Durchschnitt ziemlich genau innehielt. — Auch bei seinen 2stündigen Beobachtungen bei Innehaltung völliger Muskelruhe war der niedrigste Respirationswert zwischen 2 und 4 Uhr morgens, also zu der Zeit, wo auch bei der Kurve der atmosphärischen Elektrizität der Wendepunkt zu liegen pflegt. Obwohl die Johanssonschen Versuche in den tierphysiologischen Hand- und Lehrbüchern meist als Beweis dafür angeführt werden, daß keine Periodizität der Respiration besteht, so scheint mir doch, daß sein Versuch, die nicht wegzuleugnende Periodizität zurückzuführen auf minimale Muskelbewegungen, auf Mangel an Selbstbeherrschung zur völligen Entspannung der Muskeln und auf mangelhafte Ausschaltung von Sinneseindrücken, nicht als geglückt zu bezeichnen ist. Es bleibt ein bislang unerklärter Rest von Periodizität auch bei seinen Untersuchungen. Noch deutlicher tritt dieselbe in Erscheinung bei den Beobachtungen von Sondén und Tigerstedt⁴³⁾, wo der $\frac{\text{Nacht-}}{\text{Tag-}}$ Quotient = $\frac{100}{145}$ betrug. Auch hier war die geringste CO_2 -Abgabe sowohl bei den Hungerversuchen als auch bei der gewöhnlichen Ernährungsweise stets in den frühen Morgenstunden. Dies ist sehr auffallend, da dies die Zeit des Kurvenwendepunktes für die Leitfähigkeit der Atmosphäre, den Pflanzenschlaf und weitere physiologische Prozesse ist. Da aber die Leitfähigkeit in jenen Stunden ihr Maximum erreicht, eine Erhöhung der Leitfähigkeit bei abgeschnittenen Zweigen fast immer, bei eingetopften *Aesculus* meist, eine Steigerung der Atemintensität verursacht, so wäre auch für den Menschen eine verstärkte Atmungsintensität nachts zu erwarten. Es scheint aber gerade das Umgekehrte der Fall zu sein. Da aber bei *Phaseolus* auch eher eine Atmungshemmung durch den gesteigerten Emanationsgehalt bewirkt zu werden scheint, so muß ich offen lassen, ob vielleicht diese Umkehr der Reaktion durch das Eingreifen anderer Faktoren, z. B. der Schlaftätigkeit, bewirkt wird, oder ob der Grund

der Leitfähigkeitssteigerung bei meinen Versuchen und der natürliche in der Nacht vorhandene verschieden ist. Untersuchungen an intakten Pflanzen und abgeschnittenen Zweigen zeigen ja, daß der Atmungsprozeß eine Funktion des ganzen Organismus ist, also wird er auch in Abhängigkeit von anderen Funktionen stehen.

Auf die Beziehungen der Atmung der Menschen zur Luftelektrizität ist auch schon hingewiesen worden, freilich, wie mir scheint, ohne näher auf den kausalen Zusammenhang dieser beiden Erscheinungen eingegangen zu sein. Nach den Angaben Oppenheimers³⁹⁾ S. 219 fanden Zuntz und Durig bei ihren Untersuchungen auf dem Monte Rosa bei ungewöhnlicher Ionisation der Luft ein Ansteigen der Atemvolumina bei beiden Versuchspersonen, eine deutliche Steigerung des Sauerstoffverbrauchs bei Durig. Diese Angabe stimmt also mit den Resultaten meiner Versuche darin überein, daß eine stärkere Ionisation eine Steigerung der Atmungsintensität bewirkt.

Entsprechende Angaben finden sich ferner in Arbeiten, die sich mit der Wirkung des Radiums und anderer Ionisatoren auf den menschlichen Organismus befassen. Leider fehlen dort, so weit ich eine Einsicht in diese Untersuchungen bekommen habe, verlässliche Angaben über die Intensität der erzielten Leitfähigkeitssteigerung. Man muß sich meist mit allgemeinen relativen Angaben wie »große« und »kleine« Dosen begnügen. So fanden Benczúr und Fuchs²⁾ eine geringe Steigerung des Atemvolumens beim Inhalieren großer Emanationsdosen, ferner eine Steigerung des Sauerstoffverbrauchs und der CO₂-Abgabe, die auch im Verhältnis zur Zunahme des Atemvolumens auffällig groß war. Der respiratorische Quotient war jedoch nicht geändert. Loewy und Plesch³⁴⁾ hingegen fanden, daß die Emanation sowohl auf den respiratorischen Stoffwechsel, als auch auf den Sauerstoffgehalt des arteriellen und venösen Blutes keinerlei Einfluß hat. Dagegen gilt nach Falta und Schwarz⁸⁾ die Steigerung des Gaswechsels und speziell des respiratorischen Quotienten durch die Inhalation von Emanation als erwiesen.

Aus diesen wenigen Stichproben ist also zu ersehen, daß

dem Einfluß der elektrischen Beschaffenheit der Atmosphäre auf die Atmung schon vielfach Beachtung geschenkt worden ist, doch haben wohl Mängel in der Methodik, vielleicht auch fest eingewurzelte Ansichten bisher keine einheitliche Anschauung über den inneren Zusammenhang der beiden Vorgänge aufkommen lassen. Ein weiteres Eingehen auf diese Frage von seiten der Mediziner, der Tier- und Pflanzenphysiologen bei gleichzeitiger Beobachtung der physikalischen Bedingungen wäre sehr erwünscht. Aus vergleichenden Tag- und Nachtuntersuchungen müßte es sich feststellen lassen, ob nachts vielleicht noch ein anderer Außenfaktor hinzukommt, der die Wirkung der gesteigerten Leitfähigkeit gerade umkehrt.

Die Untersuchungen Wintersteins⁵⁴⁾, nach denen der H-Gehalt des Blutes maßgebend ist für die Atmungsintensität, sprechen dafür, daß bei der tierischen Atmung physikalisch-chemische Prozesse den Vorgang regulieren, ähnlich denen, wie Nathanson³⁸⁾ sie für die Pflanzenatmung annimmt.

Eine künstliche Vermehrung der Sauerstoffspannung in den einzuatmenden Gasen dürfte für eine Klärung der Frage eine ungeeignete Methodik sein, worauf ich hier schon hinweisen möchte. Kuðera²⁸⁾ fand nämlich, daß frisch bereitete Gase sehr viel geringer ionisiert zu sein pflegen als die Atmosphäre. Haben wir es aber bei der Atmung in erster Linie mit einer Ionenreaktion zu tun, so kann frisch bereiteter Sauerstoff unter Umständen ziemlich indifferent sein. Es sind daher physikalische Untersuchungen der einzuatmenden Luft von Fall zu Fall erforderlich.

Aus den angeführten Versuchsergebnissen und Beobachtungen muß man jedenfalls den Schluß ziehen, daß die atmosphärische Elektrizität für den Atemvorgang und damit für die gesamte Energiezufuhr nicht ohne Bedeutung ist, und die Frage ist daher nicht müßig, ob sich auch Beziehungen zu anderen Lebenserscheinungen ergeben.

Sollte solch ein Zusammenhang bestehen, so ist anzunehmen, daß derselbe sich am leichtesten an Organismen beobachten ließe, deren Regulationsfähigkeit etwas gestört ist, bei denen daher durch äußere Einflüsse, wie erheblichere luftelektrische Schwankungen, pathologische Zustände hervorgerufen werden.

Beobachtungen dieser Art liegen vor. Es ist ja eine bekannte Erscheinung, daß viele Menschen — besonders nervös beanlagte — auf meteorologische Vorgänge wie Gewitter, Föhn usw. erheblich, wenn auch verschiedenartig, reagieren. Der ursächliche Zusammenhang dieser Reaktionen mit den Außeneinflüssen ist unbekannt, denn wenn man auch eine direkte Wirkung auf das Nervensystem annimmt, so muß man — wenn man Mystisches ausschalten will — einen Energiefaktor gelten lassen. Der nächstliegende ist aber die Art und Menge der atmosphärischen Ionen. Hellpach²⁰⁾ geht in seinem Buch über die geopsychischen Erscheinungen ausführlich auf die Tatsache ein, erwähnt jedoch die Ionisation und Leitfähigkeit der Atmosphäre in seiner Diskussion nicht. Den Gewittereinfluß bringt er in Beziehung zu dem gesteigerten Ozongehalt der Atmosphäre. Damit kommt er aber den luftelektrischen Erscheinungen sehr nahe. Lind³¹⁾ fand nämlich bei seinen Untersuchungen über die Ozonisierung der Luft durch α -Strahlen, daß die Zahl der entstehenden Ozonmoleküle von der gleichen Größenordnung ist, wie die der gebildeten Sauerstoffionen. Diese Beobachtung führte ihn zu seiner Theorie des Ozonisierungsprozesses.

Bei Epileptikern ist vielfach beobachtet worden, daß die Anfälle periodisch in gesteigertem Maße auftreten. Dieses zeitweise Anwachsen der Anfälle wird in Kausalzusammenhang gebracht mit den Erscheinungen der Luftelektrizität. In der medizinischen Literatur ließe sich weiter noch eine ganze Menge Material für die angeschnittene Frage zusammenbringen, so gehört u. a. das große Gebiet der Röntgen- und Radiumtherapie hierher, durch die schon eine Fülle von Versuchsmaterial geliefert worden ist. Über die eigentliche Wirkungsweise der stark ionisierenden Strahlen wissen wir aber noch fast gar nichts, und die Möglichkeit bleibt daher bestehen, daß die Wirkung auf den stark gesteigerten Ionenreaktionen beruht. Durch die Hautatmung wäre ja ein Angriffspunkt von seiten des Organismus gegeben. Doch ich will auf diese Gebiete nicht eingehen, da die sich daran anknüpfenden Gedanken sich zu weit in das Land der Hypothese verlieren.

Wenden wir uns nun dem gesunden Organismus zu, so finden wir bei demselben eine Reihe periodischer Erscheinungen,

für deren Erklärung in Ermangelung bewiesener Tatsachen die luftelektrischen Erscheinungen in Frage kommen. Zunächst muß ich auf die Schwankungen der Körpertemperatur besonders beim Menschen hinweisen. Die niedrigste Temperatur hat der normale Körper in den frühen Morgenstunden. Dann steigt sie schnell an, erreicht am Nachmittag ihren höchsten Wert, um mit der fortschreitenden Nacht bis zum Minimum abzusinken, das dann meist zwischen 2 und 4 Uhr wie bei allen erwähnten periodischen Erscheinungen erreicht wird. Benedict und Snell³⁾ fanden nun (S. 72): »Nach 10 aufeinanderfolgenden Tagen, in welchen die Arbeit zur Nachtzeit ausgeführt und des Schlags und der Ruhe am Tage gepflegt wurde, konnte keine wahrnehmbare Umkehrung der Temperatur beobachtet werden«. Die Autoren stellten zwar fest, daß Muskel-tätigkeit einen starken Einfluß auf die Körpertemperatur hat, derselbe zeigte sich aber am Tage anders als in der Nacht, so daß sie (S. 70) zu dem Schluß kommen: »wir vermögen jedoch für das Steigen der Temperatur am Morgen, sowie für das Eintreten des absoluten Minimums in der Nacht keinen Grund anzugeben«. Gibson¹⁵⁾ untersuchte die Temperaturschwankungen seines Körpers auf einer Reise von New Haven nach Manila und zurück und fand im Gegensatz zu den Beobachtungen von Benedict und Snell, daß der Reisende sich auf der Hin- und Rückreise sofort den veränderten Zeitverhältnissen anpaßte. Und schließlich beobachteten Toulouse und Piéron⁵⁰⁾ den Temperaturrhythmus bei berufsmäßigen Krankenpflegerinnen während kürzerer und längerer Perioden von Nachtwachen. Sie fassen ihre Resultate (S. 428) dahin zusammen: »En tout cas, il semble bien que, lorsqu'on impose subitement un renversement des conditions de vie, le cycle nyctéméral ne présente pas une inversion immédiate«. Dies Resultat, das mit demjenigen von Benedict und Snell übereinstimmt, ist auffallend im Vergleich zu demjenigen von Gibson und läßt darauf schließen, daß neben einem Gewöhnungsfaktor ein Außenfaktor regulierend eingreift, der sich mit dem Stand der Sonne zur Erde verschiebt. Johansson²³⁾ will die nächtliche Temperatursenkung auf eine Verminderung des Stoffwechsels zurückführen. Das ist ja auch sehr wahrscheinlich, eine Er-

klärung für das Auftreten der Periodizität ist damit aber nicht gegeben.

Den gleichen Rhythmus wie Temperatur und Atmungsintensität halten außerdem noch die Pulsfrequenz, der Blutdruck, die Intensität der Herztätigkeit und die Sauerstoffaufnahme ein. Das Minimum liegt stets in der Zeit zwischen 2 und 4 Uhr morgens. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß alle diese Funktionen von dem gleichen Außenfaktor abhängen, und als solcher kommt meiner Meinung nach hauptsächlich die Leitfähigkeit der Atmosphäre in Betracht, bei der die Wendepunkte der Kurve ziemlich genau zu den gleichen Zeiten liegen wie bei den physiologischen Vorgängen.

Und das Gleiche gilt auch für verschiedene Lebenserscheinungen des pflanzlichen Organismus, wobei in Frage kommen: die Wasseraufnahme, Transpiration, der Blutungs- und der osmotische Druck, die Kernteilungen, das Wachstum und die Schlaferscheinungen bei den Pflanzen, sowie letztere auch bei Tieren.

Über die Periodizität des Blutungsdruckes sind wir durch eine neuere Arbeit Romells⁴⁰⁾ unterrichtet. Er fand bei Pflanzen von *Brassica oleracea*, die im Dauerlicht erzogen worden waren, eine Periodizität des Blutungsdruckes, die derjenigen in normalen Verhältnissen erzogener Pflanzen kaum nachstand. Das Maximum der Blutung fiel in die Zeit zwischen 3 Uhr morgens und 3 Uhr nachmittags, jedoch fanden sich bei gleichzeitig registrierten Kurven keine so großen zeitlichen Differenzen. Niemals trat das Maximum ein zwischen 6 Uhr abends und 12 Uhr nachts. Die erheblichen zeitlichen Schwankungen der Maxima sind meiner Meinung nach kein Beweis gegen einen Kausalzusammenhang mit den luftelektrischen Erscheinungen. Da es sich bei dem Blutungsdruck sicherlich um einen Vorgang handelt, der erst sekundär von einem Außenfaktor reguliert wird und bei dem wohl die meisten Funktionen des Körpers mit eingreifen, also nach Klebs viele innere Bedingungen mitsprechen, so sehe ich in den zeitlichen Verschiebungen keinen Grund gegen meine Hypothese.

Nach Eberdt (zitiert nach Bot. Centralbl. 39, 1899, S. 257 bis 261) soll auch die Wasseraufnahme der Wurzeln bei kon-

stanten Außenbedingungen im Dunkeln einem tagesperiodischen Rhythmus unterliegen; höchstwahrscheinlich gilt auch dasselbe von der Transpiration. Leider ist aus dem Referat nicht die zeitliche Orientierung der Periodizität zu ersehen,

Gaßner¹⁴⁾ stellte einen Einfluß der Elektrizität auf die Transpiration unabhängig von einer Tagesperiodizität fest. Er fand bei seinen Elektrokulturversuchen eine erheblich gesteigerte Transpiration bei denjenigen Gerstenkeimlingen, die einem Einfluß der Elektrizität ausgesetzt waren. Die Versuchsanordnung war derart, daß der eine Pol der Influenzmaschine mit der Erde des Topfes verbunden war, der andere, meist der +, zu Metallnadeln führte, die über den Versuchspflanzen angebracht waren. Die Entfernung zwischen den Metallnadeln und Pflanzen wechselte in den verschiedenen Versuchen. Durch diese Versuchsanstellung bewirkte Gaßner also nicht nur, daß ein elektrischer Strom von den Nadeln durch die Luft und die Pflanzen zur Erde strömte, sondern diese Strömung verursachte auch die Erscheinung des elektrischen Windes, und endlich muß durch das starke elektrische Feld um die Nadelspitzen eine vermehrte Ionisation der Luft erzielt worden sein. Die Vergrößerung der Transpiration allein auf Rechnung des elektrischen Windes zu setzen, wie Stern⁴⁶⁾ es tut infolge seiner negativen Befunde, dafür scheint mir kein zwingender Grund vorzuliegen. Auch ältere Beobachtungen über den Einfluß der Elektrizität auf die Transpiration liegen schon vor, über die Stern zusammenfassend berichtet. Wenn seine eigenen Versuche negativ ausfielen, so mag u. a. die Wahl des Versuchsmaterials schuld daran sein. Schon Gaßner gibt an, daß nicht alle Pflanzen gleich günstig für diese Untersuchungen sind. Stern arbeitete aber gerade mit der ohnehin so empfindlichen Bohne.

Ein Einfluß der atmosphärischen Elektrizität auf pflanzliche Lebensprozesse ist jedenfalls nicht mehr wegzuleugnen, und zu diesen gehört auch das Steigen des Saftes. Stern weist auf den Einfluß elektrischer Ströme auf das Saftsteigen bei seinen Betrachtungen über die elektroosmotischen Erscheinungen schon hin. Er findet zwar, daß das von Lemström beobachtete Steigen des Wassers in Kapillaren unter dem Einfluß von Elektrizität für die Erscheinungen bei Pflanzen wegen der

Größenordnung nicht in Betracht kommt. Seiner Auffassung kann ich mich jedoch auf Grund seiner Versuche nicht ganz anschließen. Er arbeitete mit relativ sehr starken Strömen und geht dann von der Voraussetzung aus, daß dadurch ein wenigstens einigermaßen entsprechend verstärkter Effekt erzielt werden müßte. Darauf kann er jedoch nicht rechnen, denn es greifen im lebenden Organismus sofort so viele andere Funktionen bei Gleichgewichtsstörungen ein, daß die eindeutige Reaktion nur immer innerhalb sehr enger Grenzen in Erscheinung treten wird. So interessant die Sternschen Untersuchungen sind, so ist durch sie das Problem der Elektrokultur theoretisch meiner Ansicht nach nicht gelöst.

Durch den elektrischen Strom werden natürlich Anhäufungen von Elektrolytprodukten an bestimmten Stellen stattfinden. Nur wenn für ein genügendes Fortschaffen dieser Produkte gesorgt werden kann, wird die Wirkung des Stromes stets die gleiche bleiben. Einer dauernden einseitigen Anhäufung stellt sich die elektrostatische Anziehung hindernd in den Weg, so daß über ein gewisses Gleichgewichtsmaß hinaus stärkere elektrische Einflüsse sicherlich eher schädigend als fördernd wirken werden. Da sich der elektrische Strom nicht nur, wie Gaßner meint, an der Oberfläche der Pflanze fortpflanzt, sondern vielleicht hauptsächlich durch ihre Gewebe geht, so muß sich in allen Zellen mehr oder weniger die Wirkung desselben zeigen. Wir können daher auch einen Einfluß desselben auf die osmotischen Erscheinungen annehmen. Diese Annahme fußt schon auf sehr zahlreichen rein physikalisch-chemischen Untersuchungen an semipermeablen Membranen.

Flusin¹⁰⁾ machte schon 1908 darauf aufmerksam, daß der osmotische Wert einer Lösung abhängig ist von der vermutlich chemischen Verwandtschaft der Membransubstanz zu der osmierenden Flüssigkeit. Girard¹⁷⁾ nimmt an, daß die Osmose auf den elektrostatischen Eigenschaften der Lösungen beruht, die die Membran gar nicht, schwach oder stark polarisieren können. Das Potentialgefälle kann dadurch gleichsinnig oder entgegen dem Gefälle der Konzentrationsketten gerichtet sein, so daß die Osmose unter Umständen stark verringert werden kann. Nach Bernstein⁴⁾ regelt jede Zelle ihren Wassergehalt

nicht nur vermöge des osmotischen Druckes in ihrem Innern, sondern auch wesentlich durch die Wirkung des Potentialgefälles ihrer Plasmamembranen. Jacques Loeb³²⁾ beobachtete, daß, wenn man ein Organ beiderseits in Lösungen eintaucht, eine Potentialdifferenz entsteht, die sich mit der Konzentration der Lösung an der unversehrten Seite des Organs ändert. Je verdünnter diese Lösung ist, desto positiver wird die Seite. Die Membranen sind durchlässig für Kationen. Freundlich¹³⁾ zeigte aber, daß bei einer solchen Halbdurchlässigkeit der Membran für eine Ionenart ein Potentialsprung auf beiden Seiten der Membran entsteht. Dadurch kommen die Lokalströme durch die Membranporen einerseits, durch die Membransubstanz andererseits zustande, die dann Flüssigkeit elektrosmotisch durch die Membranporen treiben. Auch Bethe und Toropoff⁵⁾ fanden, daß eine Wasserbewegung von der Anodenseite der Membran zur Kathodenseite stattfindet, wobei dann gleichzeitig eine Neutralitätsstörung auf den beiden Membranseiten zu beobachten ist. Die Ursache dieser Erscheinungen schieben die Verfasser auf die elektrischen Ladungserscheinungen an der Wand kapillarer Räume. Hamburger¹⁹⁾ lehnt die Auffassung Girards betreffend die Wirkung der Aufladung der Wand mit Bezug auf die Diffusion ab, hinsichtlich der Osmose kommt sie aber zu dem Resultat (S. 406), daß »So sehr also noch weitere Versuche zur Aufklärung der bisher beobachteten Erscheinungen erforderlich sind, so bleibt doch schon das . . . gesicherte Ergebnis bestehen, daß Größe und vor allem auch Richtung der Osmose durch kapillarelektrische Ladung der Membran zu beeinflussen sind«.

Die eingehenden Untersuchungen Fittings⁹⁾ aus den letzten Jahren erlauben uns nun nachzuforschen, ob diese rein physikalischen Erscheinungen auch auf biologischem Gebiet ins Gewicht fallen. Da die osmotischen Koeffizienten, die Fitting nach der plasmolytischen Methode an Pflanzen ermittelt hatte, sehr schlecht mit den Resultaten übereinstimmen, die auf rein physikalisch-chemischem Wege bestimmt worden sind, so gelangte er zu der Überzeugung, daß diese Anomalie der Koeffizienten durch physiologische Ursachen und nicht durch physikalisch-chemische bedingt sei. So sagt der Verf. S. 65: »Durch

alle diese Befunde wird die Einsicht vertieft, daß die osmotischen Koeffizienten bei den Pflanzen nicht physikalisch-chemisch, sondern physiologisch bedingt sind, daß sie also überhaupt nicht den van't Hoff'schen Faktoren i der physikalischen Chemie entsprechen«. Dem zweiten Teil dieses Satzes ist wohl unbedingt beizustimmen, um den ersten Teil beurteilen zu können, muß man erst wissen, was Fitting unter physiologisch versteht. Eine Übereinstimmung mit den van't Hoff'schen Faktoren ist dadurch schon kaum anzunehmen, weil bei der rein physikalisch-chemischen Bestimmung derselben nur die Lösungen selbst in Betracht kommen, bei Ermittlung von Grenzkonzentrationen auf plasmolytischem Wege aber auch die physikalisch-chemischen Eigenschaften der Membran eine Rolle spielen, die, wie oben gezeigt, sehr vieldeutig sind und nicht zu niedrig eingeschätzt werden dürfen.

Um Fittings Auffassung eines physiologischen Vorganges zu rechtfertigen, müßten erst — wenn er damit einen spezifisch vitalen bezeichnen will — Untersuchungen an lebenden und toten Membranen angestellt werden. Soweit solche schon vorliegen, sind Abweichungen in den Werten der osmotischen Koeffizienten gegenüber denen, die durch Gefrierpunkts- und Siedepunktsbestimmungen festgestellt wurden, anzunehmen.

Fitting hat bei seinen Untersuchungen meist mit Nichtelektrolyten gearbeitet. Dennoch werden Membranladungen vorhanden gewesen sein, da ja im Inneren der Zelle sich Elektrolyte befinden, die die Membranen polarisieren können. Ein Zusatz der von Fitting verwendeten Nichtelektrolyte, wie Rohrzucker, Glycerin, Harnstoff, haben nach Loeb keinen Einfluß auf die Potentialdifferenzen. Dennoch werden sie verschiedenartig wirken, infolge der ungleichen Quellbarkeit der Membranen in diesen Substanzen.

Fittings Resultate beruhen auf seinen Erfahrungen an Schnitten. Auch hierdurch können Fehler verursacht worden sein. Durch die Berührung mit dem Messer müssen sich die Membranladungen verändern, und der Verf. findet dann auch ein abweichendes Verhalten bei dicken und bei dünnen Schnitten. Auch die Beobachtung, daß das Verhalten der Randzellen im Präparat etwas abweicht von dem der Zellen im Inneren, daß

die Permeabilität der Membranen im Winter geringer ist als im Sommer, beweist, wie sehr empfindlich die Membran gegenüber jeder kleinen äußeren Veränderung ist, und die beobachteten Anomalien der osmotischen Koeffizienten brauchen daher nicht zu sehr zu überraschen.

Die abweichende Permeabilität der Zellen im Sommer und im Winter steht vielleicht in engem Zusammenhang mit anderen jahresperiodischen Erscheinungen. Ich neige sogar der Ansicht zu, daß sie nicht nur von den Beleuchtungsverhältnissen, wie Tröndle⁵²⁾ nachwies, sondern auch von den lufterlektrischen Erscheinungen abhängig ist. Wir stehen also bei den osmotischen Erscheinungen der Pflanzen noch vor manchem ungeklärten, aber wohl nicht ganz unlöslichen Rätsel.

An die Besprechung dieser Erscheinung ließen sich noch weitere Fragen aus dem Gebiet der Ernährungsphysiologie in ihrer Beziehung zur Elektrizität anschließen, doch auch hier will ich nicht weiter gehen, um der Hypothese keine zu große Macht in diesen Erörterungen zu geben. Wohl aber muß ich noch auf Wachstumserscheinungen hinweisen.

Karsten²⁴⁾ wies eine Periodizität der Kernteilungen, wenigstens für oberirdische Organe, nach. Im Dunkeln stieg die Anzahl der Kernteilungen von 2 Uhr nachts stark an, erreichte um 4 Uhr morgens ihr Maximum und sank dann schnell, um tagsüber nur in geringen Grenzen zu schwanken. Bei der Wurzel fand Karsten diese Zellteilungsperiodizität nicht. Diese Untersuchungen sind nun neuerdings von Stäffelt⁴⁵⁾ wiederholt worden. Auch er konnte keine für alle Versuchspflanzen gleichlaufende Periodizität der Kernteilungen in der Wurzel feststellen, nimmt jedoch einen festen Rhythmus bei jeder Pflanze an, dessen Periodenlänge und dessen Wendepunkte aus begreiflichen Gründen sich nicht direkt ermitteln lassen.

Stäffelt fand ferner, daß die Zahl der Kernteilungen durch ganz schwache elektrische Ströme stark gesteigert wird. Hiernach liegt also die Annahme einer Beeinflussung des Wachstums durch die Lufterlektrizität sehr nahe. Ob auch die Periodizität des weiteren Wachstums in dieser Richtung eine Deutung erfahren kann, muß vorläufig ganz offen bleiben.

Es liegen noch eine Reihe von Beobachtungen vor über

den Einfluß des Radiums auf das Wachstum und einige andere Lebensprozesse, so von Koernicke^{26, 27)} und anderen. In diesen Versuchen wurden aber meist eingeschlossene, ziemlich starke Radiumpräparate verwendet, wodurch die α -Strahlen und die Emanation als wirksames Agens ausgeschaltet wurden. Dadurch liegen die Verhältnisse bei diesen Versuchen anders. — Man kann jedoch sagen, daß sich bei schwächerer Reizung der Objekte eine Zunahme der Lebenstätigkeit, speziell auch des Wachstums beobachten ließ, bei stärkerem Reiz eine Schädigung. Diese Beobachtung würde der von mir vertretenen Auffassung durchaus entsprechen.

Zum Schluß muß ich nun noch auf einige reizphysiologische Probleme hinweisen. Diese Vorgänge werden meist als Erscheinungen besonderer Art behandelt und prinzipiell von den ernährungsphysiologischen Prozessen getrennt. Sollte es aber nicht eine Auffassung geben, die alle Lebenserscheinungen einheitlicher darstellt?

In dem bislang Dargelegten habe ich mich bemüht, verschiedene ernährungsphysiologische Prozesse und Wachstumserscheinungen auf die Verschiebung von Ionen in den einzelnen Pflanzenzellen zurückzuführen. Ich will nun kurz andeuten, wie sich auch die reizphysiologischen Probleme dieser Auffassung leicht unterordnen lassen, ohne dadurch diese Vorgänge völlig erklären zu wollen.

Zunächst wende ich mich den Erscheinungen des Schlafes zu. Auf den zeitlichen Parallelismus zwischen den Vorgängen bei Pflanzen und den Veränderungen der Lufterlektrizität habe ich schon 1916⁴⁷⁾ hingewiesen. Wie aber könnte man sich das Zustandekommen dieses Parallelismus denken? Der Pflanzenschlaf besteht in Blattbewegungen, die durch Zellsaftverschiebungen in den Gelenken zustande kommen. Nehmen wir an, daß die Membranen der Zellen dieser Gelenke so eingerichtet sind, daß sie besonders leicht ihre Ladungen bei äußeren elektrischen Veränderungen verschieben, so brauchen wir nur daran zu denken, daß dann auch gleich elektroosmotische Vorgänge stattfinden werden, die genügen würden, um den Turgor der Gelenkzellen so zu verändern, daß eine Blattbewegung eintreten muß. So wäre eine Regu-

lation der Bewegungen durch luftelektrische Erscheinungen denkbar.

Auch den Schlaf der Tiere kann ich hier nicht ganz übergehen, leider nur, um auf die Schwierigkeiten dieses Problems hinzuweisen.

Da wir bislang noch nicht wissen, was der tierische Schlaf eigentlich für ein Vorgang ist, so sind wir auch nicht imstande, seinen zeitlichen Verlauf durch Bestimmungen seiner Intensität festzulegen, wie es uns die verschiedene Stellung der Blätter bei den Pflanzen erlaubt.

Bei den meisten Untersuchungen über die Schlaftiefe ist die Größe des eben erforderlichen Schall- oder elektrischen Reizes, der gerade zum Aufwachen führt, als Maß für die Intensität des Schlafes herangezogen worden. Auf diese Methode gründen Mönninghoff und Piesbergen³⁷⁾ ihre Untersuchungen. Damit stellen sie sich also auf den Standpunkt, den Schlaf nur als einen Zustand der herabgesetzten Sinnesempfindlichkeit anzusehen. Gegen diese Auffassung wendet sich Trömmer³¹⁾, der (S. 40) sagt: »Der Begriff Weckreiz ist eine äußerst schwankende, stets vom Gesamtzustande der Konstellation des Bewußtseins abhängige Größe.« Und Laache²⁹⁾ spricht sich S. 11 über den Schlaf aus wie folgt: »Aller Wahrscheinlichkeit nach ist der Schlaf kein einfacher, sondern im Gegenteil ein höchst komplizierter Vorgang, an dessen Zustandekommen eine Reihe von Faktoren — teils aktiver, teils (und wesentlich) passiver Natur — mitbeteiligt sind.«

Es ist also nicht möglich, eine etwaige Periodizität des Schlafes zu bestimmen, wenn wir kein Maß haben für seine Intensität. Soweit aber schon Untersuchungen vorliegen, leiden dieselben fast immer darunter, daß keine genauen Zeitangaben gemacht wurden, sondern nur das Zeitintervall berücksichtigt worden ist, das verstrichen war seit dem Augenblick des Einschlafens. Nach meiner Auffassung über Schlaferscheinungen ist es aber nicht gleichgültig, ob die Versuchsperson etwa seit 10 Uhr abends oder erst seit Mitternacht schläft. Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß sich der Schlaf qualitativ mit seiner Dauer ändert, daß z. B. in den ersten Stunden gerade eine besonders hohe Herabsetzung der Empfindlichkeit gegenüber Sinneseindrücken

sich geltend macht, während später andere Faktoren, etwa Stoffwechslerscheinungen, mehr den Zustand des Schlags hervorrufen. Aus meinen persönlichen Erfahrungen bei den zahlreichen nächtlichen Untersuchungen kann ich angeben, daß sich stets am frühen Morgen, etwa von 2 Uhr an, eine Veränderung meines Zustandes bemerkbar machte, die besonders auf psychischem Gebiet (Erregbarkeit) sich zeigte. Leider fehlt uns aber auch für diese Erscheinungen eine Maßeinheit. Auf alle Fälle liegt der Gedanke nahe, geringe Veränderungen in dem Zustand der einzelnen Zellen auch für den tierischen Schlaf verantwortlich zu machen.

Bei ernährungsphysiologischen Erscheinungen sah ich einen wesentlichen Faktor für ihre Regulation in den elektrischen Eigenschaften der semipermeablen Membranen. Durch geringe Gleichgewichtsstörungen können auf diese Weise starke Reaktionen erzielt werden. Aber gerade in dem sehr ungleichen Energieverhältnis von Reizursache und Reaktion sieht man das Wesentliche eines reizphysiologischen Vorgangs. Ich kann dieselben nicht scharf von den ernährungsphysiologischen trennen¹.

Bei der Elektroosmose wird Flüssigkeit mit Hilfe der elektrischen Energie durch die festliegende Membran gepreßt. Man kann sich aber auch vorstellen, daß die Flüssigkeit ruht, und die festen Partikelchen in derselben wandern. Alsdann haben wir die Erscheinung der Kataphorese.

Bei solch einer kataphoretischen Wanderung verändern also elektrisch geladene Teilchen innerhalb der Zelle ihre Lage. Da-

¹) Nach Abschluß des Manuskriptes erhalte ich die Arbeit von V. Grafe, der in seinen »Gedanken zur chem. u. physikal. Analyse der Reizerscheinungen« (Verh. d. k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Jahrgang 1919) im Separat-
abzug S. 2 sagt: »Denn die Erregungsleitung muß auf jeden Fall durch die entstandene Differenz oder Abänderung des im lebenden Organismus bestehenden stationären Gleichgewichtes entstanden sein. Jeder Anstoß, der die Pflanze von außen trifft, wenn dieser Anstoß überhaupt eine physiologisch wirksame Energieart vorstellt, muß dieses Gleichgewicht in irgendeiner Weise verschieben.« Grafe sieht als einen Hauptfaktor für die Störung dieses Gleichgewichtes die Quellungs- und Entquellungserscheinungen der Kolloide in den Pflanzenzellen an. Diese Ansicht steht der oben von mir vertretenen sehr nahe. Da die semipermeablen Membranen kolloider Natur sind, die Quellungserscheinungen verbunden sind mit dem Freiwerden von Ionen-
elektrizität, so werden durch diese Vorgänge gleichzeitig Störungen des elektrischen Gleichgewichtes an den Membranen herbeigeführt.

durch muß natürlich gleich wieder der Gleichgewichtszustand der ganzen Zelle gestört werden. Zudem ruft das Sinken kleinster Teilchen in einer Flüssigkeit ohnehin schon Potentialdifferenzen hervor, die in Anrechnung gebracht werden müssen.

Wird nun ein Organ geotropisch gereizt, so werden alle im Zellplasma suspendierten Teilchen ihre Lage gegeneinander und gegenüber der Membran verändern und dabei elektrische Energie verschieben. Es ist gleichgültig, welcher Art diese Einschlüsse sind, ob Stärkekörner, Zellkerne, Kristalle oder sonst irgendwelche geformte Bestandteile. Die Ionenverschiebungen werden sich zunächst an den Stellen bemerkbar machen, die durch die Umlagerung am meisten betroffen sind. Sie werden sich aber schnell der ganzen Zelle mitteilen und dadurch zu Stoffverschiebungen führen, die entweder in Turgorveränderungen oder sogar in Wachstumserscheinungen zum Ausdruck kommen. Nach Small⁴²⁾ treten bei Organen unter dem Einfluß geotropischer Veränderungen Störungen der elektrischen Leitfähigkeit auf. Die Untersuchungen, die mir leider nur im Referat bekannt geworden sind, wurden an der Wurzel von *Vicia Faba* gemacht.

Auch das bekannte Wandern von Kernen in der Richtung einer Verletzung kann auf Kataphorese zurückgeführt werden, aber auch die photischen Erscheinungen lassen sich mühelos dem gleichen Grundgedanken unterordnen.

Senn⁴¹⁾ beobachtete das Wandern der Chromatophoren im gerichteten Licht. Ihre Bewegung muß wirken wie das Sinken von Teilchen unter dem Einfluß der Schwere. Aber welchen Anstoß zum Ortswechsel erhalten die Chromatophoren selbst? Hier müssen wir auf Erfahrungen der physikalischen Chemie zurückgreifen. Werden zwei gleiche Elektroden in gleiche Salzlösungen getaucht, die eine der Elektroden belichtet die andere nicht, so wird ein elektrischer Strom in dem Verbindungsdraht der beiden Elektroden auftreten. Swensson⁴⁹⁾, der neuerdings zahlreiche diesbezügliche Versuche anstellte, schaltete alle Fehlerquellen, so z. B. den Temperatureinfluß, sorgsam aus.

Übertragen wir diese Beobachtung auf den pflanzlichen Organismus: bei einseitiger Belichtung muß die belichtete Membranseite — denn eine semipermeable Membran wirkt wie eine Elektrode — ihre Ladung gegenüber der weniger belichteten

Seite verändern, das Gleichgewicht ist dadurch gestört, und Ionen werden wandern. Dies kann dann zu Turgorveränderungen, Wachstumserscheinungen oder Bewegungsreaktionen führen.

Daß die Reaktionen auf einseitig wirkende chemische, thermische oder gar elektrische Reize durch dieselbe Grundvorstellung »erklärt« werden können, ist selbstverständlich, aber auch ein Stimmungswechsel durch allseitigen Reiz könnte auf ähnlichen Vorgängen beruhen.

Ich bin mir wohl bewußt, daß in meinen Ausführungen noch sehr viel Hypothese steckt, die für den Wissenschaftler verschwinden muß. Es sind eben Arbeitshypothesen. Auch habe ich absichtlich das Eingreifen anderer Faktoren in die besprochenen Vorgänge unerwähnt gelassen um der klaren Durchführung des Gedankenganges willen. So halte ich z. B. die Existenz und das Eingreifen eines mit dem Stand der Sonne sich ändernden, bisher unbeachtet gebliebenen Außenfaktors für das Zustandekommen mancher periodischen Erscheinungen für möglich, so daß die Lufterlektrizität nicht der einzige Regulator wäre. Aber alle diese Gedanken entbehren noch der experimentellen Basis, und ich bin daher auf Widerspruch gefaßt. Mit demselben muß man aber rechnen, wenn man an festgewurzelten, wissenschaftlichen Anschauungen zu rütteln wagt. Die in der Zukunft wachsende Erkenntnis muß den rechten Weg zeigen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Sommer 1919 und 1920 im Institut für Allgemeine Botanik in Hamburg ausgeführt. Ich danke Herrn Professor Winkler hiermit herzlich für das weitgehende Entgegenkommen und Verständnis, das ich stets bei ihm fand.

Hamburg, Juni 1920.

Literatur.

1. Asher-Spiro, Ergebnisse der Physiologie II, 1.
2. Benczúr, Dr. J. v., und Fuchs, Dr. D., Über die Wirkung der Radiumemanation auf den respiratorischen Stoffwechsel. Zeitschr. f. exp. Pathol. u. Therapie. 1913. 12, 364—367.
3. Benedict, F. G., und Snell, J. T., Körpertemperatur-Schwankungen mit besonderer Rücksicht auf den Einfluß, welchen die Umkehrung der täglichen Lebensgewohnheit beim Menschen ausübt. Arch. f. Phys. 1902. 90, 33—72.

4. Bernstein, J., *Elektrobiologie*. Braunschweig 1912.
5. Bethe, A., und Toropoff, T., Über elektrolytische Vorgänge an Diaphragmen. *Zeitschr. f. phys. Chem.* 1914. **88**, 686—742.
6. Blum, Gebhard, Zur Kenntnis der Größe und Schwankung des osmotischen Wertes. *Diss.* Freiburg i. Schweiz 1916.
7. Eichwald, E., und Fodor, A., *Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie*. Berlin 1919.
8. Falta, Dr. W., und Schwarz, Dr. G., Wachstumsförderung und Radiumemanation. *Berl. klin. Wochenschrift.* 1911. **14**, 605/606.
9. Fitting, Hans, Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glyzerin und Harnstoff. *Pringsh. Jahrb.* 1919. **LIX**, 1—170.
10. Flusin, G., Recherches sur le rôle de l'imbibition dans l'osmose des liquides. *Ann. de chim. et de phys.* 1908. **13**, 480—522.
11. Franck, J. und Hertz, G., Über Kinetik von Elektronen und Ionen in Gasen. I. II. *Phys. Zeitschr.* 1916. **XVII**, 409 u. 430.
12. Freundlich, H., *Kapillarchemie*. Leipzig 1909.
13. —, Über abnorme Osmosen. *Kolloid Zeitschr.* 1916. **18**, 11—16.
14. Gabner, G., Zur Frage der Elektrokultur. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.* 1907. **25**, 26—38.
15. Gibson, Robert Banks, The effect of transpositions of the daily routine on the rhythm of temperature variation. *Americ. Journ. of Medical Sciences.* 1905. **129**, 1048—1059.
16. Girard, Pierre, Rôle de l'électrisation dans la perméabilité des membranes aux électrolytes. *Comp. rend.* 1909. **148**, 1047—1050.
17. —, Mécanisme électrostatique de l'osmose. *Comp. rend.* 1910. **150**, 99—102.
18. —, Mécanisme électrolytique de l'hémiperméabilité des tissus vivants aux électrolytes. *Comp. rend.* 1910. **150**, 1446—1449.
19. Hamburger, Toni, Diffusion und Osmose unter der Wirkung kapillarelektischer Kräfte. *Zeitschr. f. phys. Chem.* 1918. **42**, S. 385—420.
20. Hellpach, W., *Die geopsychischen Erscheinungen*. II. Aufl. Leipzig 1917.
21. Himstedt, F., Über die Ionisierung der Luft durch Wasser. *Ann. d. Phys.* 1903. **12**, 107—123.
22. Höber, *Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe*. Engelmann. IV. Aufl. 1914.
23. Johansson, Über die Tagesschwankungen des Stoffwechsels und der Körpertemperatur in nüchternem Zustande und vollständiger Muskelruhe. *Skand. Arch. f. Phys.* 1898. **VIII**, 85—142.
24. Karsten, G., Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. *Zeitschr. f. Bot.* 1915. **VII**, 1—34.
25. Knight und Priestley, The respiration of plants under various electrical conditions. *Ann. of Bot.* 1914. **28**, 135—161.
26. Köernicke, Max, Die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Keimung und das Wachstum. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.* 1904. **22**, 155—166.

27. Koernicke, Max, Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. 1905. **23**, 404—415.
28. Kučera, Dr. Gottlieb, Über die Ionisation, welche in verschiedenen Gasen durch die Sekundärstrahlung der β - und γ -Strahlen des Radiums hervorgerufen wird. Bull. international de l'Acad. d. l. Emp. François Joseph I. Classe des sc. math. et de la méd. IX. 1905. II, 42—59.
29. Laache, Dr. S., Über Schlaf und Schlafstörungen, ihre Ursachen und ihre Behandlung. Stuttgart 1913.
30. Leonard, Probleme komplexer Moleküle I. Verdampfung und osmotischer Druck. Sitzungsber. der Heidelberger Akademie d. Wiss. 1914. Abh. 27.
31. Lind, S. C., Ozonisierung des Sauerstoffs durch α -Strahlen. Monatsschr. f. Chemie. 1912. **33**, 295—310.
32. Loeb, Jacques u. Beutner, Reinhard, Über die Potentialdifferenzen an der unversehrten und verletzten Oberfläche pflanzlicher und tierischer Organe. Biochem. Zeitschr. 1912. **41**, 1—26.
33. Loeb, L. B., Referat in Nature. 1916. XLVII, 506.
34. Loewy und Plesch, Berl. klinische Wochenschrift. 1911. **14**, 606—609.
35. Meyer, A., und Deleano, T., Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atemgröße im Dunkeln befindlicher Laubblätter und deren vermutliche Beziehung zur Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. Bot. 1911. III, 657—701.
36. —, —, Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atemgröße im Dunkeln befindlicher Laubblätter und deren vermutliche Beziehung zur Kohlensäureassimilation. II. Teil. Zeitschr. f. Bot. 1913. V, 209—320.
37. Mönnighoff, O. und Piesbergen, F., Messungen über die Tiefe des Schlags. Zeitschr. f. Phys. 1883. XIX, 114—128.
38. Nathanson, A., Über kapillarelektische Vorgänge in der lebenden Zelle. Kolloidchem. Beih. 1919. XI, 261—321.
39. Oppenheimer, Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere. Jena 1911. Bd. IV, I.
40. Romell, Lars-Gunnar, Eine neue anscheinend tagesautonome Periodizität. Svensk. Bot. Tidskrift. 1918. **12**, 446—463.
41. Senn, Gestalt und Lageveränderungen der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig 1908.
42. Small, James, Changes of electrical conductivity under geotropic changes. Proc. Roy. Soc. London. 1918. **90**, 349—363. Referat: Bot. Abstracts. 1919. **2**, 61.
43. Sondén, K., und Tigerstedt, R., Untersuchungen über die Respiration und den Gesamtstoffwechsel des Menschen. Skand. Arch. f. Phys. 1895. VI, 1—224.
44. Spoeher, H. A., Variations in respiratory activity in relation to sunlight. Bot. Gaz. 1915. **59**, 366—386.
45. Stäffelt, Über die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von *Pisum sativum*. Svensk Bot. Tidskrift. 1919. **13**, 61—70.

46. Stern, Kurt, Über elektroosmotische Erscheinungen und ihre Bedeutung für pflanzenphysiologische Fragen. *Zeitschr. f. Bot.* 1919. **XI**, 561—609.
47. Stoppel, R., Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. *Zeitschr. f. Bot.* 1916. **8**, 609—684.
48. —, Leitfähigkeit und Ionengehalt der Atmosphäre im geschlossenen Raum bei konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen. *Nachricht. d. k. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. Math. phys. Kl.* 1919.
49. Swensson, Torsten, Lichtelektrische Untersuchungen an Salzlösungen. *Diss. Upsala* 1919.
50. Toulouse, Ed., et Piéron, H., Le mécanisme de l'inversion chez l'homme du Rhythme nyctéméral de la température. *Journ. de phys. et de pathol. générale.* 1907. **IX**, 425—440.
51. Trömmel, Ernst, Das Problem des Schlafs. Biologisch und physiologisch betrachtet. *Wiesbaden* 1912.
52. Tröndle, A., Der Einfluß des Lichts auf die Permeabilität der Plasmahaut. *Pringsh. Jahrb.* 1910. **48**, 171—282.
53. Ursprung und Blum, Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.* 1916. **34**, 88—104.
54. Winterstein, Hans, Neue Untersuchungen über die physikalisch-chemische Regulation der Atmung. *Biochem. Zeitschr.* 1915. **70**, 46—73.

Besprechungen.

Zikes, H., Über den Einfluß der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. II. Teil.

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 50, 385.

Dem früher (12. Jahrgang, S. 101) referierten ersten Teil seiner Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf Hefe läßt Zikes die dort in Aussicht gestellte Fortsetzung folgen, in der die Beeinflussung der Gärung, der Zellgestalt, der Bildung von Farbstoff und von Riesenkolonien, des Weichwerdens, der Überführung von Unterhefe in Oberhefe, der Abtötung und der Enzyme, immer mit Rücksicht auf das Brauereigewerbe, behandelt werden. Die bereits bekannten Tatsachen werden gesammelt und durch eigene Untersuchungen vielfach ergänzt.

Durch niedrigere Temperatur wird die Vermehrungsenergie der Zelle (in Bierwürze) in weit höherem Maße herabgesetzt als die Gärungsenergie. Ester und Säuren werden bei höherer Temperatur bedeutend reichlicher gebildet als bei niederer. Bei niederer Temperatur bilden die meisten Hefen mehr oder weniger längliche Zellen, die meist in Sproßverbänden vereinigt bleiben, während bei höherer Temperatur kürzere, kugelige bis ovale Zellen vorherrschen und die Tochterzellen sich bald von den Mutterzellen trennen. Die Farbstoffbildung ist bei niederer Temperatur stärker als bei höherer. Auf das »Weich- oder Flüssigwerden« der lufttrockenen Hefe, das durch den Austritt von Zellsaft aus den absterbenden oder erkrankten Zellen bewirkt wird, wirkt die Wärme naturgemäß fördernd. Die obere Tötungstemperatur der meisten Hefen liegt nach dem Verf. unter 55°. Von *Willia saturnus* hielten einzelne Keime noch bis 58°, von *Schizosaccharomyces Pombe* und *Saccharomyces logos* bis 60°, von *S. termantitonum* bis 64° aus.

Die Grenz- und Optimaltemperaturen der verschiedenen Enzyme werden aus der Literatur, soweit bekannt, zusammengestellt. Eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der eigenen Untersuchungen macht den Schluß.

Behrens.

Bourquin, H., Starch Formation in Zygnema.Bot. Gazette. 1917. **61**, 426—434. 1 Tafel.

Die mehrfach diskutierte Frage, ob bei den Algen das Pyrenoid sich an der Stärkebildung beteiligt, sucht Verf.n an Zygnema, einem Objekt, das wegen der großen, in der Einzahl in jedem Plastiden vorhandenen Pyrenoide als besonders günstig angesehen werden kann, zu lösen. Sie kommt zu der (schon von A. Meyer vertretenen) Anschauung, daß das Pyrenoid bei der Stärkebildung nicht mitwirkt. Die Stärke ist weder ein Umwandlungsprodukt noch eine Ausscheidung des Pyrenoids, sondern wird, wie in anderen Fällen, direkt vom Chromatophoren gebildet. Die Stärkehülle umgibt den Pyrenoidkern nicht direkt; sie ist von ihm durch eine, wenn auch schmale Schicht von Chromatophorenstroma getrennt. Die jungen Stärkekörnchen entstehen an der Peripherie der Stärkehülle, also an der vom Pyrenoiden abgewandten Seite; sie nehmen zuerst keilförmige Gestalt an und schieben sich beim Wachstum zwischen die anderen Körner, bis die Spitze des Keils den inneren Rand derselben erreicht. Das weitere Wachstum führt dann zu in der Aufsicht trapezförmigen oder rechteckigen Gestalten.

H. Kniep.

Brenner, Widar, Studien über die Empfindlichkeit und Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Säuren und Basen.Öfvers. af Finska Vetensk.-Soc. Förhandlingar. 1917—1918. **60**. Afd. A. No. 4. 124 S.

Der Verf. hat sich in seiner Arbeit mit Erfolg bemüht, eine wesentliche Lücke unserer Kenntnisse in der Zellpermeabilität auszufüllen. Pfeffer, sowie der Ref. hatten auf Grund einiger gelegentlicher Versuche keine wesentlichen Unterschiede beim Import starker und schwacher Säuren in die Zelle im Gegensatz zu den Erfahrungen der Tierphysiologen finden können. Hierbei waren aber offenbar zu hohe Konzentrationen verwendet und Schädigungen des Plasmas nicht genügend beachtet worden. Verf. hat diesem wichtigen Punkt besondere Sorgfalt gewidmet. Er benützte, wie schon Pfeffer usw., Farbumschläge in anthozyanhaltigen Objekten. Wenn Verf. hierbei an der vom Ref. empfohlenen Neutralrotmethode rügt, daß die viel stärkeren Konzentrationen in der vital gefärbten Zelle als in vitro beim Titrieren nicht beachtet sei, so scheinen ihm dessen Ausführungen zu diesem Punkte (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. **51**, 431 ff.) ganz entgangen zu sein. Die Schnitte wurden in entsprechend abgestufte säure- + zuckerhaltige

Lösungen übertragen und nach verschiedenen Zeitintervallen auf den Farbumschlag untersucht. Für das Ausbleiben von Schädigung wurde meist die Fähigkeit zur normalen Deplasmolyse nach 4 Stunden Verweilens in den hypertonen Zucker- + Säurelösungen benützt. Auch alkalische Lösungen wurden analog auf ihre OH-Ionenwirkung studiert, unter Abschluß der Luftkohensäure. Bei der Schädigung wurde zwischen einer solchen von außen her (Plasmahaut) und auf Grund des Eindringens ins Plasma unterschieden. Auch den schon von Klemm und de Vries studierten Desorganisationserscheinungen (Quellung und Volumvergrößerung des Plasmas auf Kosten der Vakuole, die bei NH_3 reversibel sein kann) wird gebührende Beachtung gewidmet und die Frage der Adsorption, die besonders bei lipoidlöslichen und oberflächenaktiven Stoffen eine Rolle spielen soll, besprochen.

Von den Resultaten des Verf.s, die sehr im Widerspruch zu denen Czapeks, nicht aber denen von Kahlenberg und True stehen, seien folgende hervorgehoben: Die »kritischen Konzentrationen« (irreversible Schädigung) fand Verf. für HCl , HNO_3 , H_2SO_4 , H_3PO_4 , Zitronen- und Äpfelsäure, meist auch für Oxal- und Weinsäure entsprechend der Konzentration ihrer H-Ionen. Sie wirken also nur durch diese giftig. Die Giftigkeit der Milch-, China- und Gallussäure hat, wahrscheinlich weil sie leichter permeieren, eine etwas niedrigere H-Ionenkonzentration. In bedeutend höherem Maße gilt dies für Ameisen-, Benzoë- und Salizylsäure, deren Giftigkeit durch die undissoziierten Moleküle bedingt ist. Das nicht permeierende KOH wirkt durch die OH-Ionen, das leicht eindringende NH_3 wahrscheinlich durch seine elektrolytisch unzersetzten Moleküle. Ob die studierten Säuren überhaupt in unbeschädigtes Plasma »normal« eindringen, ist fraglich, nur bei Rotkohlzellen wurde für sehr verdünnte HCl , H_2SO_4 , Oxal- und Zitronensäure nach 2—3 Stunden geringe normale Permeabilität nachgewiesen, etwas größere für Milch- und mit Wahrscheinlichkeit auch für China- und Gallussäure.

Ruhland.

Birch-Hirschfeld, L., Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1920. 59, 171—262.

In der auf Anregung Pfeffers ausgeführten Arbeit gibt Verf. einen Beitrag zur Frage der Stoffwanderung. Die Untersuchung zeigt von neuem, wie weit wir noch von einem Verständnis der Stoffwanderung, insbesondere der Wanderung der Assimilate, im Pflanzenkörper entfernt sind und hat ihre Bedeutung einmal in eben dieser negativen

Hinsicht, indem durch die Ergebnisse eine Reihe bisher vorhandener Erklärungsmöglichkeiten ausgeschlossen werden kann; daneben werden jedoch auch einige wertvolle positive Befunde beigebracht.

Zunächst untersuchte Verf.n die Ausbreitung gelöster Salze in verschiedenen lebenden Gewebearten und verwandte hierzu vornehmlich das spektroskopisch leicht nachweisbare, relativ unschädliche LiNO_3 . Dieses Salz dringt bewiesenermaßen in das lebende Protoplasma ein, so daß die Möglichkeit gegeben war, die etwaige Mitwirkung des lebenden Protoplasten bei der Ausbreitung des Salzes im Gewebe zu untersuchen.

Es ergab sich, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Salzes in verschiedenen parenchymatischen Knollen- und Markgeweben bei Anwendung einer dem betreffenden Plasma annähernd isosmotischen Lösung sehr gering war und etwa 0,8 mm p. h. betrug. Dies erklärt sich offenbar aus der immerhin relativ geringen Permeabilität des Protoplasmas für LiNO_3 , da das leichter eindringende $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ um 75% rascher aufgenommen wurde (nachgewiesen am Farbumschlag anthozyanführender Zellen); jedoch ist auch im letzten Fall die Ausbreitungsgeschwindigkeit zu gering, als daß an eine Beschleunigung durch das lebende Plasma gedacht werden könnte. Eine Erhöhung der Salzkonzentration hatte keine Vermehrung der Ausbreitungsgeschwindigkeit in dem Maß zur Folge, wie es gemäß den Gesetzen der Diffusion zu erwarten war. Hierdurch ist erwiesen, daß für die Ausbreitung der angewandten Salze nicht die Zellwand, sondern das lebende Protoplasma ausschlaggebend ist, womit der weitere Befund im Einklang steht, daß im abgetöteten Parenchym die Ausbreitungsgeschwindigkeit beträchtlich größer ist als im lebenden.

Stoffe von höherem Molekulargewicht (Methylenblau) zeigten im lebenden Parenchym noch langsamere Ausbreitung als Salze.

Dieselben Resultate wurden bei der Untersuchung phloëmhaltiger Gewebeteile erhalten, selbst wenn der Zusammenhang des zu untersuchenden Gewebes mit der Pflanze vollkommen gewahrt blieb.

Es erhebt sich nun die Frage, wie sich diese Resultate mit den Verhältnissen bei der normalen Stoffableitung in Einklang bringen lassen. Für die Ableitung über kurze Strecken, wie bei der Querleitung durch Rinde und Mark oder der Wanderung vom Mesophyll zu den Gefäßbündeln, scheint die beobachtete Geschwindigkeit zu genügen, nicht jedoch für die Ableitung in der Längsrichtung. Aus den Angaben von Weber (Arb. bot. Inst. Würzburg. 1879. 2, 346) berechnet Verf.n. daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit des LiNO_3 mehrere hundert Male kleiner ist als die der Assimilate, wenn vorausgesetzt wird, daß die Ableitung nur im Siebteil erfolgt und sich am Ausgangspunkt eine

0,9 GM Zuckerlösung befindet. Infolgedessen ist die Wirkung anderer Momente bei der Assimilatableitung in Erwägung zu ziehen:

1. Es wäre möglich, daß die Assimilate während des Transportes in besonders leicht diosmierbare »Wanderformen« umgewandelt sind, deren Durchdringungsvermögen allerdings wohl hinter demjenigen des reinen Wassers zurückbleibt.

Um für diese Möglichkeit der Erklärung einen Anhaltspunkt zu bekommen, untersuchte Verf.n auf potetometrischem Wege, wie rasch reines Wasser in Rindenstreifen unter Einfluß des transpirierenden Sprosses geleitet wird; es stellte sich heraus, daß im Vergleich zur Assimilatwanderung höchstens der 30. Teil geleitet wird.

2. Eine Beförderung der Stoffableitung durch Protoplasmaströmung erscheint der Verf.n unwahrscheinlich.

3. Auch die Anwendung anderer Mittel, die eine regere Durchmischung des Zellinhaltes und damit raschere Ableitung zur Folge haben könnten, wie mechanische Biegung, plötzlicher Insolationswechsel Überführung in Atmosphären verschiedener Wasserdampftension, hatte keine Änderung der Wanderungsgeschwindigkeit von LiNO_3 im Siebteil zur Folge.

Aus alledem folgt, daß die Leitung der Assimilate in der Rinde in einem quantitativ unzureichenden Maße vor sich zu gehen scheint und daher an die Mitwirkung der Wasserbahnen beim Transport der Assimilate zu denken ist. Diese Frage konzentriert sich dahin, ob sich im Holz eine ausreichende Abwärtsströmung feststellen läßt.

Zunächst stellte Verf.n mittels der Li-Methode fest, daß in Zweigen, die mit der unteren Schnittfläche im Wasser stehen und durch einen angeschnittenen Seitenzweig LiNO_3 aufnehmen, zwei entgegengesetzt verlaufende Ströme vorhanden sind, derart, daß sich der absteigende in der Seitenzweigspur bewegt. Diese Abwärtsströmung vom Seitenzweig aus ließ sich auch beobachten, wenn der Hauptzweig infolge Blattmangels und Einbringen in feuchten Raum vor Transpiration geschützt war. In solchen Zweigen (Syringa) ergab sich nach mehrstündigem Aufenthalt im Freien bei Sonne und Wind eine zirka 14 cm betragende Abwärtsbewegung des LiNO_3 in der Seitenzweigspur des nicht transpirierenden Sproßteils.

Um den Einwand einer Filtrations- bzw. Heberwirkung auszuschließen, wurden die Versuche auch mit horizontal gelegten Zweigen vorgenommen: die Abwärtsleitung war dieselbe wie mit aufrechten Kontrollzweigen.

Die Rücksaugung der Li-Lösung im Hauptzweig war um so beträchtlicher, je stärker der über dem Seitenzweig befindliche Teil des

Hauptsprosses transpirierte. Um die Transpiration des unteren (unbeblätterten) Teils des Hauptsprosses noch sicherer auszuschalten als es durch Einbringen in den feuchten Raum geschehen konnte, wurden in einigen Versuchen die unteren Teile des Hauptsprosses in Wasser getaucht: die Abwärtsleitung war nicht geringer als in Vergleichszweigen, die ohne Transpirationsschutz gelassen wurden. Die Länge des unteren Teiles des Hauptsprosses war ohne Einfluß auf die Abwärtsleitung.

Weitere Versuche dienten zur Klärung der Frage, ob die Abwärtsbewegung in der Seitenzweigspur den Zweck hat, den Übertritt der Lösungen in die aufsteigenden Bahnen zwecks Versorgung der über dem Seitenzweig befindlichen Teile des Hauptzweiges zu vermitteln. Zu diesem Zwecke wurde der Hauptzweig direkt unterhalb der Ansatzstelle des Seitenzweiges mit einer (durch Baumwachs an der Transpiration gehinderten) Einkerbung versehen und vom Seitenzweig aus eine Lösung von $\text{LiNO}_3 + \text{Eosin}$ zugeführt: die Ausbreitung des Li und des Eosins in dem über dem Seitenzweig befindlichen Teile des Hauptzweiges wurde dadurch merklich verzögert, wenn auch nicht ganz aufgehoben.

Für die Klärung der Hauptfrage wichtig sind die Versuche, die Verf.n an bewurzelten Bäumchen usw. anstellte, wobei diese schon längere Zeit vor Versuchsbeginn reichlich bewässert worden waren. Wurde solchen Pflanzen durch den untersten Seitenzweig LiNO_3 -Lösung geboten, so konnte eine beträchtliche Abwärtsleitung im Holzteil festgestellt werden: Bei *Prunus persica* wurde so in 32 Stunden eine Abwärtsleitung des LiNO_3 durch die gesamte unterhalb des Seitenzweiges befindliche, 65 cm lange Strecke des unbeblätterten Hauptstammes erzielt. Hierbei scheint ebenfalls die Transpiration des beblätterten Teiles von Einfluß zu sein, wie auch die Imbibitionskraft der Sproßachse eine Rolle zu spielen.

In diesen Untersuchungen der Verf.n ist entschieden ein gewisser Anhaltspunkt für die Erledigung der Frage gegeben, welche Mittel der höheren Pflanze für die Ableitung der Assimilate zu Gebote stehen. Verf.n ist vorsichtig genug, in ihren Resultaten noch nicht die allgemeine Lösung der Frage zu erblicken und die Möglichkeit offen zu lassen, daß bei der Wanderung der körpereigenen Substanzen vitale Faktoren von Bedeutung sind.

Dem Ref. erscheint die Arbeit insofern grundlegend, als sie einer Untersuchung der Assimilatwanderung mittels quantitativer Bestimmung der Assimilate selbst die zunächst einzuschlagenden Wege vorgezeichnet hat.

Kurt Noack.

Johnson, Duncan S., The Fruit of *Opuntia fulgida*.
• A Study of Perennation and Proliferation in the Fruits
of certain Cactaceae.

Carnegie Institution of Washington Publication. Washington. 1918. 269,
62 S. 12 Taf.

Bei den Cacteen äußert sich in der Blütenachse der vegetative Anteil stärker als bei allen übrigen Angiospermen. Das »Receptaculum« des unterständigen Fruchtknotens ist bei ihnen bekanntlich öfters außen mit Blättern besetzt, und in deren Achseln stehen Knospen, die zu vegetativen Sprossen oder zu sekundären Blüten auswachsen können. Die höchste Ausbildung dieser Eigenart scheint bei *Opuntia fulgida* erreicht, und aus diesem Grunde stellte Johnson an ihr seine Untersuchungen an, deren Ergebnisse er in ausführlicher Darstellung mitteilt.

Bei *Opuntia fulgida* werden keinerlei postflorale Veränderungen der Achse sichtbar, wie sie sich bei anderen Cacteen in Färbung, Erweichung oder Austrocknung der äußeren Gewebe kundgeben. Äußerlich betrachtet, »reift« also die Frucht nicht; gewöhnlich fällt sie auch nicht ab, sondern bleibt an der Mutterpflanze sitzen, und zwar oft jahrelang. Dabei bietet ihr Verhalten keinen Unterschied, ob sie nun zahlreiche reife Samen einschließt, oder ob sie wenige und selbst gar keine enthält. Oft bilden sich an dem Receptaculum durch Aussprossen der Areolenknospen neue Blüten, aus diesen wiederum welche, so daß schließlich ganze Ketten oder Knäuel aus einander entstandener Früchte vorhanden sein können. Fällt durch ihre Schwere oder Anstöße von außen die Frucht herab, so geht sie meistens zugrunde. Aber wenn der Boden gerade feucht ist, so kann sie sich bewurzeln und neue vegetative Sprosse bilden. Daß die Samen frei werden und keimen, scheint nur selten vorzukommen; wenigstens konnte bei Tuczon Verf. keine Sämlinge finden.

An der Mutterpflanze erzeugt die Frucht von *Opuntia fulgida* fast stets nur Blüten. Abgelöst davon, liefert sie immer nur vegetative Sprosse; bemerkenswert ist, daß sich solche Fruchtstecklinge sehr langsam entwickeln und nicht viel früher blühreif werden als die Sämlinge. Experimentell jenes Verhalten irgendwie zu ändern, ist Verf. nicht gelungen. Die Aussicht auf solche Erfolge war auch gering, weil die einzelnen *Opuntia*- und *Peireskia*arten darin konstitutionelle Unterschiede zu haben scheinen; ihre Früchte verhalten sich im »Reifen«, in der Persistenz an der Mutterpflanze und in der Entwicklung von vegetativen Sprossen bzw. Blüten spezifisch ungleich; bei *Opuntia*

arbuscula z. B. wachsen die Früchte an der Mutterpflanze oft zu Sprossen aus, was sie bei *O. fulgida*, wie gesagt, nur höchst selten tun.

Von diesen ungeklärten Differenzen abgesehen, führt Verf. alle beobachteten Erscheinungen mit Recht darauf zurück, daß im *Opuntia*-Ovarium das vegetative Wesen vorherrscht. Daher haben die Vorgänge der Samenreife wenig Einfluß darauf, und es ist auch ziemlich belanglos für das Verhalten der Frucht, ob sie überhaupt ausgebildete Samen enthält oder nicht. Eine Korrelation von Sterilität und Prolifikation ist nicht nachzuweisen, und es besteht kein Grund, eine Degeneration der generativen Potenzen anzunehmen, wozu Toumey geneigt war. Nur haben sie auf die vegetativen Potenzen der floralen Achse einen viel geringeren Einfluß, als dies bei den Blütenpflanzen üblich ist. Und darin liegt die allgemeinere Bedeutung der bei *Opuntia fulgida* festgestellten Vorkommnisse.

L. Diels.

Kidston, R., and Lang, W. H., On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire.

Trans. Roy. Soc. Edinb. 1920. 52. 603—627. T. I—X.

Die Verff. veröffentlichen hier ihre neueren, wieder sehr interessanten Untersuchungen an devonischen strukturbietenden Pflanzen, über deren 1. Teil wir in dieser Zeitschrift (1919, 11, 610) berichtet hatten. Zunächst geben sie eine neue, außer durch bedeutendere Größe nur in unwesentlichen Punkten von *Rhynia Gwynne-Vaughani* unterschiedene Art bekannt: *Rh. major*. Wichtiger sind jedoch die Mitteilungen über den neuen Typus: *Hornea Lignieri* n. g. et sp. Habituell und in der Anatomie der vegetativen Teile weitgehend mit *Rhynia* übereinstimmend, bietet sie im Bau der Sporangien starke Abweichungen. Diese sitzen ebenfalls wie bei den anderen ohne besondere Sporophylle an den Enden von Achsenorganen, sind zylindrisch, haben aber in der Mitte eine Columella, aus dünnwandigen, länglichen Zellen bestehend, die sich von der Basis des Sporangiums bis nahe zu dessen Gipfel erstreckt. Die Sporen, etwa 50 μ im Durchmesser, sitzen in einem Sporensack, der sich um die Columella und über dieser ausdehnt. Es sind auch hier nur einerlei Sporen gefunden worden. Die Gattung gehört, wie der Gesamtbau der Pflanze zeigt, in nahe Verwandtschaft mit *Rhynia*, und demgemäß in die von den Verff. n. aufgestellte Reihe der *Psilophytales*, Familie *Rhyniaceae*.

In den *Rhyniaceen* liegen, wie wohl darnach zu schließen, in den

Psilophyten überhaupt, die primitivsten bekannten Pteridophyten vor. Bei den Rhyniaceen ist es der blattlose Stengel, der bei anderen Psilophyten kleine, spitzliche, »mikrophylle« Blätter trägt, die Wurzellosigkeit (nur unseptierte Rhizoïden vorhanden), das Fehlen von Sporophyllen, da die Sporangien terminal an Achsenstücken saßen, die als primitive Merkmale anzusprechen sind. Ref. möchte hier auf eine andere Pflanze mitteldevonischen Alters aufmerksam machen, *Pseudosporochnus Krejci* (Böhmen), die zwar bedeutend größer als die Rhynien und anders verzweigt, mit ihnen die Blattlosigkeit und das Fehlen von Sporophyllen zu teilen scheint; die Sporangien sitzen bei diesem in Form kleiner Anschwellungen ebenfalls terminal an Achsenspitzen, die Gliederung der Pflanze ist aber reicher als bei *Rhynia* und *Hornea*. Daß andererseits Gefäßkryptogamen vorliegen, ist bei *Rhynia* durch das zentrale Leitbündel erwiesen, und auch bei *Pseudosporochnus* hat man Reste von Tracheïden auf dem Mazerationswege nachgewiesen.

Was nun an *Hornea* noch speziell interessant ist, ist der bryophytoïde Bau des Sporangiums mit seiner Columella und den darum und darüber sitzenden Sporen; wenn auch im einzelnen der Bau von dem des Moosporogons abweicht, so ist doch ein übereinstimmender Grundplan vorhanden. Das Sporangium von *Hornea* wirft nun auch ein neues Licht auf *Sporogonites exuberans* Halle, ein Fossil aus dem Devon, das einer großen Moosseta mit Sporogon ähnelt und bei dem Halle (vgl. diese Zeitschrift, 1919, **II**, 188) ebenfalls eine Columella mit darumsitzenden Sporen nachweisen konnte. Halle hat sich darauf beschränkt, auf die bryophytenartige Organisation des *Sporogonites* hinzuweisen, ohne sich für eine Zugehörigkeit zu Moospflanzen auszusprechen, und das war, wie *Hornea* zeigt, sehr weise, denn wir wissen jetzt, daß bei Psilophytales Sporangien mit mooskapselartiger Struktur vorkamen, daß also ganz andere und höher stehende Pflanzen als Moose auch für *Sporogonites* in Frage kommen können.

Von den Vergleichen, die die Verff. mit anderen Gewächsgruppen vornahmen, wollen wir einiges herausheben. Sie machen darauf aufmerksam, daß — abgesehen von Verhältnissen bei reduzierten Formen (*Salvinia* und einige Hymenophyllen) — die einzigen wurzellosen Pteridophyten heute die Psilotaceen sind; die Psilotaceen haben gewissermaßen in der primitiven Art ihrer Rhizome die Merkmale der Rhizome und Stämmchen der Rhyniaceen konserviert. Interessant ist der Vergleich des Rhizoms von *Hornea* mit dem bei einigen Lycopodien und *Phylloglossum* bekannten rhizoidenträgenden knolligen *Protocorm*,

das vor Ausbildung des eigentlichen Stämmchens und der Wurzeln sich aus dem Prothallium entwickelt.

Weitere Arbeiten über diese hochinteressanten alten Pflanzen stellen die Verff. in Aussicht, insbesondere über *Asteroxylon*. W. Gothan.

Kräusel, R., Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs.

In Gemeinschaft mit H. Reimann†, E. Reichenbach, F. Meyer und W. Prill bearbeitet und herausgegeben.

Jahrb. Preuß. Geolog. Landesanst. 1919. 38, 338 S. Teil 2, 1 und 2. 26 Taf. 68 Fig. im Text.

Die Erforschung der Flora des schlesischen Tertiärs ist in erster Linie das Verdienst des Breslauer Botanikers H. R. Göppert, der in den Jahren 1840—1860 eine große Anzahl Arbeiten über dieses Gebiet herausbrachte. Durch seinen Eifer und den der von ihm Angeregten wurden immer neue Lagerstätten entdeckt, so daß sich die Fundpunkte bald über die ganze Provinz verteilten. Am besten jedoch war der von Schoßnitz bekannt, um dessen Ausbeutung und Beschreibung sich Göppert ein besonderes Verdienst erworben hat. Bei der Durchsicht seiner Arbeiten fiel die große Zahl von Arten auf, die er innerhalb der einzelnen Gattungen beschrieb und deren Berechtigung von dem kritischen Auge angezweifelt wurde. Mehr als fünfzig Jahre sind verstrichen, seitdem Göppert seine Arbeiten veröffentlicht hat. Seine wissenschaftlichen Ergebnisse mit den modernen Anschauungen auszugleichen, war ein längst empfundenes Bedürfnis. So hat der derzeitige Inhaber des Göppertschen Lehrstuhles, Pax, der sich selbst wiederholt mit Tertiärpflanzen beschäftigt hat, einige seiner Schüler angeregt, das gesamte vorliegende Material, soweit es erreichbar war, einer kritischen Neubearbeitung zu unterziehen. Die wichtigsten Ergebnisse, die sich dabei ergaben, sind bereits vor dem Kriege als Dissertationen gedruckt worden. Es fehlte noch die Veröffentlichung der Artbeschreibungen und die der Abbildungen mit den nötig gewordenen neueren Zusätzen; außerdem hat sich in den Sammlungen fortwährend noch neues Material gefunden, das mit einbezogen, z. T. in Nachträgen veröffentlicht werden wird. Dieser Aufgabe hat sich jetzt R. Kräusel unterzogen, der auch die allgemeinen Ergebnisse nochmals aufgenommen hat. Bei dem subjektiven Charakter der Einzelarbeiten, die als solche bestehen bleiben sollten, waren dem Herausgeber ziemlich enge Grenzen gezogen. Wo die Einzelautoren, namentlich Reimann, ihre Ansichten gar zu einseitig vertreten, hat er das Urteil zugunsten einer größeren Einheitlichkeit des ganzen Werkes gemildert. Weiter durfte er nicht

gehen. Offenbare Mängel, die dessen Arbeit enthielt, mußten bestehen bleiben. So vermißt man unter den Ulmaceen die beiden Gattungen *Celtis* und *Planera*, von denen unanzweifelbare Reste von Göppert beschrieben worden sind. Sie werden später von einem anderen Autor (Meyer) nachgetragen. Die Arbeit behandelt noch nicht das gesamte bekannte Material. Der Rest mit einigen bisher unbekanntem Lokalflora soll in einigen Nachträgen veröffentlicht werden. Der letzte wird auch die zusammenfassende Übersicht der ganzen Flora enthalten.

Im einzelnen haben sich die Vermutungen, daß viele Arten nur Blattindividuen sind und deshalb eingezogen bzw. zu größeren Formenkreisen vereinigt werden müssen, bestätigt. Von der Gattung *Quercus* werden eine größere Anzahl Blätter gänzlich ausgeschlossen und anderen Gattungen zugewiesen, die für das Tertiär Schlesiens neu sind. Auch die Zahl der Koniferen ist um einige Arten vermehrt worden. Besonders sorgfältig sind die Hölzer der schlesischen Braunkohle behandelt worden, für die sich Verf. besonders interessiert hat. Das von Gothan bereits monierte *Protopiceoxylon* aus dem schlesischen Miocän hat sich als *Cedroxylon* erwiesen. Im übrigen sind nennenswerte Änderungen der Angaben in den Dissertationen nicht nötig gewesen.

Verf. macht auf den vollständigen Mangel von Pneumatophoren-funden an den autochthonen, als *Taxodium* angesprochenen Koniferenstümpfen aufmerksam. Er erklärt diesen Umstand mit der Annahme, daß die Braunkohlenwaldmoore keineswegs so sumpfig gewesen sein können, wie dies Potonié bei dem Vergleich mit den *Taxodium*-Swamps vorausgesetzt hatte. Außerdem ist ein großer Teil dieser Stämme der Gattung *Sequoia* (typ. *sempervirens*) zuzuweisen, die anscheinend in Gesellschaft von *Taxodien* wuchs und im Falle der Richtigkeit der Potoniéschen Annahme »eine weitgehende Wandlung ihrer Ökologie durchgemacht hätte«. Die beschriebenen Fossilien stammen von 22 Fundpunkten Schlesiens, die über die ganze Provinz verstreut sind. Wenn sie auch nicht alle gleichmäßig ausgebeutet sind, so läßt sich doch aus ihrer Zusammensetzung ein Schluß über die klimatischen Verhältnisse jener Zeit — Mittel-Miocän — ziehen, der sich mit der Ansicht Menzels (1906), wonach das Klima Schlesiens zu jener Zeit feucht und mild, aber keineswegs subtropisch oder tropisch gewesen sein kann, völlig deckt. Hiermit lassen sich auch die Ergebnisse der palaeozoologischen Untersuchungen gut vereinigen.

Die einzelnen Florenelemente zeigen in erster Linie Beziehungen zu Eurasien und zum atlantischen Nordamerika, auch die zu Ostasien sind unverkennbar. Etwas zurück treten die zum Mittelmeergebiet und zur pontischen Flora.

K. Nagel.

Engler, Arnold, Untersuchungen über den Einfluß des Waldes auf den Stand der Gewässer.

Beer u. Co., Zürich. 1919. Gr. 8°. 626 S. Mit vielen Photographien, Ansichten, Kurventafeln und Tabellen.

Die schweizerische forstliche Versuchsanstalt hat in zwei gut vergleichbaren zum Emmental gehörigen Quellgebieten von 55,79 ha und 69,71 ha Größe, von denen das eine nur zu $\frac{1}{3}$, das andere fast völlig mit Mischbeständen bewaldet ist, jahrelange genaue Messungen der Niederschläge und des Abflusses ausführen lassen. Unter der Leitung des Verf.s ist aus dieser ursprünglich der rein praktischen Frage nach dem Wert von Aufforstungen in Wildbach- und Flußgebieten gewidmeten Arbeit eine außerordentlich umsichtige Erforschung aller für die Wasserbilanz der Gebiete in Betracht kommenden Faktoren geworden, die allgemeinere Bedeutung besitzt. Hier sei aus dem reichen Inhalt des Werkes nur die, vielfach verbreiteten Anschauungen widersprechende Tatsache hervorgehoben, daß der günstige Einfluß des Waldes nur zum allergeringsten Teile auf der Wasserverdunstung der Kronen beruht. Die gemeinsame Verdunstung von Boden und Vegetation erreichte im Wald und auf landwirtschaftlich genutzten Flächen im Versuchsgebiet ungefähr die gleichen Beträge. Sie betrug je Jahr und ha im Wald 1230 (Boden) + 3000 (Bestand selbst) = 4230 m³
auf Wiese und Acker 3690 (Boden) + 1296 (Vegetationsdecke) = 4986 m³
auf der Weide . . . 3690 (Boden) + 648 (Vegetation) = 4338 m³

Unter Berücksichtigung der verschiedenen Kulturen ergab sich für das bewaldete Gebiet eine Verdunstung von 4230 m³, für das nur zu $\frac{1}{3}$ bewaldete 4368 m³ je Jahr und ha. Man sieht, daß die starke Verdunstung der Baumkronen durch die starke unmittelbare Verdunstung der landwirtschaftlich genutzten Böden mindestens aufgewogen wird. Daß auch Moos- und Streudecken, die nur wenig Wasser an den Boden abgeben und, einmal gesättigt, weitere Niederschläge abfließen lassen, die ausgleichende Wirkung des Waldes auf den Wasserhaushalt nicht in erster Linie bedingen, ist bekannt. Es beruht dieselbe vielmehr in der Hauptsache auf der großen Porosität und Durchlässigkeit des Waldbodens, der, wenn Freilandboden im allgemeinen mehr Haftwasser enthält als der Waldboden, doch vermöge seines Reichtums an Hohlräumen verschiedenster Art bedeutend mehr Senk- oder Grundwasser führt. Auf geschonten trockenen Waldböden fließt daher das meteorische Wasser unterirdisch ab und langsamer als oberirdisch sich bewegende Wassermengen. Im Jahresdurchschnitt andererseits sind die Abflußmengen im Wald und im Freiland gleich und zwar betrug der mittlere jährliche Abflußfaktor etwa 60%.

Namentlich der Pflanzengeograph hat Anlaß, sich mit den berührten Fragen zu befassen und so verdient Arnold Englers Werk auch die Beachtung der Botaniker. Büsgen.

Neue Literatur.

Allgemeines.

- Linsbauer, K., s. Wiesner, J.
 Romell, L. G., Sur la règle de distribution des fréquences. (Svensk bot. Tidskr. 1920. 14, 1—20.)
 Roux, W., Prinzipielle Sonderung von Naturgesetz und Regel, von Wirken und Vorkommen. (Sitzgsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Kl. 1920. 525—554.)
 Schaeede, R., s. unter Moose und unter Farnpflanzen.
 Wiesner, J., Elemente der wissenschaftlichen Botanik. 1. Bd. Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 6. Aufl., bearbeitet von K. Linsbauer. 1920. 412 S. Verl. A. Hölder, Wien.

Zelle.

- Peter, J., s. unter Angiospermen.

Gewebe.

- Hahmann, C., s. unter Angewandte Botanik.
 Schäckel, A., s. unter Angiospermen.

Morphologie.

- Söderberg, E., Sektoriale Panaschierung bei *Juniperus sabina*. (Svensk bot. Tidskr. 1920. 14, 92—94.)

Physiologie.

- Biedermann, W., Fermentstudien. V. Mitteilung: Fermentbildung durch Ionenwirkung. (Fermentforschung. 1920. 4, 1—28.)
 Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. II. Bd. 4 + 541 S. Gust. Fischer, Jena. 1920.
 Elfving, F., Über die Bildung organischer Säuren durch *Aspergillus niger*. (Öfversigt af Finska Vetenskaps Societetens Förhandlingar. 1918—1919. 61, Afd. A. 1—23.)
 —, *Phycomyces* und die sogenannte physiologische Fernwirkung. (Ebenda. 1916 bis 1917. 59, Afd. A. 1—56.)
 Euler, H., und Svanberg, O., Über Giftwirkungen bei Enzymreaktionen. II. Inaktivierung der Saccharose durch organische Stoffe. III. Über den Einfluß von Kupfersulfat auf die Autolyse der Hefe. (Fermentforschung. 1920. 4, 29—64, 90—96.)
 Florin, R., Zur Kenntnis der Fertilität und partiellen Sterilität der Pollen bei Apfel- und Birnensorten. (Acta Horti Bergiani. 1920. 7, 1—39.)
 Franzen, H., und Wagner, A., Über die chemischen Bestandteile grüner Pflanzen. 11. Mitteilung. Über das Vorkommen eines Gemisches ungesättigter Alkohole in vielen Pflanzen. (Sitzgsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. 1920.)
 Hansen, A., Pflanzenphysiologie. Neudruck. Sammlung Götschen, Berlin. 1920. 154 S.

- Harder, R.**, Über die Reaktionen frei beweglicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 353—462.)
- Hurd, A. M.**, Effect of unilateral monochromatic light and group orientation of the polarity of germinating Fucus spores. (Bot. Gaz. 1920. 70, 25—50.)
- Lappalainen, H.**, Biochemische Studien an *Aspergillus niger*. Akademische Abhandlung. (Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. 1919 bis 1920. 62, Afd. A., 1—84.)
- Marklund, G.**, Über die optimale Reizlage orthotroper Organe. (Ebenda. 1916—1917. 59, Afd. A. 1—18.)
- Rexhausen, L.**, Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. (Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. 1920. 14, 19—59.)
- Rosen, F.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Salmenlinna, S.**, Über die Entwicklung von *Aspergillus niger* bei verschiedenen Temperaturen. (Öfversigt af Finska Vetenskaps Societetens Förhandlingar. 1916—1917. 59, Afd. A. 1—28.)
- Sasnek, M.**, und **Haerdtl, H.**, Studien über Pflanzenkolloide. IX. Zur Kenntnis verschiedener Stärkearten. (Kolloidchem. Beihefte. 1920. 12, 281—300.)
- Sayre, Z. D.**, Comparative transpiration of tobacco and mullein. (Ohio Journ. Sci. 1919. 19, 422—426.)
- , Factors controlling variation in the rate of transpiration. (Ebenda. 491—509.)
- , The relation of hairy leaf coverings to the resistance of leaves to transpiration. (Ebenda. 1920. 20, 55—75.)
- Schley, E. O.**, Geo-presentation and geo-reaction. (Botan. Gaz. 1920. 70, 69—81.)
- Schmidt, J.**, Alkaloide (ihre Struktur, Abbau- und Aufbaustudien). Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Herausgegeben von Abderhalben. Abt. I. Chem. Method., Teil 9, S. 49—636. Verl. Urban u. Schwarzenberg, Berlin—Wien. 1920.
- Schroeder, H.**, Die Stellung der grünen Pflanze im irdischen Kosmos. Verl. Gebr. Bornträger, Berlin. 1920. 93 S.
- Siebert, A.**, Ergünungsfähigkeit von Wurzeln. Diss. Kiel. 1920. 37 S.
- Wisseling, C. van**, Untersuchungen über Osmose. (Flora. 1920. N. F. 13, 359—420.)
- Wöber, A.**, s. unter Angewandte Botanik.

Fortpflanzung und Vererbung.

- Akermann, A.**, Speltlike bud-sports in common wheat. (Hereditas, Genetiskt Arkiv, Lund, 1. 1920. 116—127.)
- Florin, R.**, s. unter Physiologie.
- Heribert-Nilsson, N.**, Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. (Hereditas, Genetiskt Arkiv Lund, 1. 1920. 41—97.)
- Rasmuson, H.**, Über einige genetische Versuche mit *Papaver Rhoeas* und *Papaver laevigatum*. (Ebenda. 107—115.)
- Rasmuson, J.**, Mendelnde Chlorophyllfaktoren bei *Allium Cepa*. (Ebenda. 128—134.)
- Nilsson-Ehle, H.**, Über Resistenz gegen *Heterodera Schachtii* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. (Ebenda. 1—34.)
- Rosen, F.**, Über die Samen einiger Speise-Kürbisse. (Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. 1920. 14, 1—18.)
- Tedin, H.**, The inheritance of flower colour in *Pisum*. (Hereditas, Genetiskt Arkiv, Lund, 1. 1920. 68—97.)

Ökologie.

- McLean, R. C.**, Studies in the ecology of tropical rain forest: with special reference to the forests of South-Brazil. (Journ. Ecol. 1919. 7, 121—172.)

Algen.

- Hurd, A. M.**, s. unter Physiologie.
- Münster Strom, K.**, Freshwater Algae from Kankasus and Turkestan. (Nyt Magaz. for Naturvidenskaberne. 1919. 57, 14 S.)

- Münster Strom, K.**, Freshwater Algae from Tuddal in Telemark. (Ebenda. 53 S.)
- Nipkow, F.**, Vorläufige Mitteilungen über Untersuchungen des Schlammabsatzes im Zürichsee. (Zeitschr. f. Hydrologie. 1920.)
- Østrup, E.**, Fresh-Water Diatoms from Iceland. (The Bot. of Iceland edit. by K. Rosenvinge and Warming. 1920. 2, 1. Teil, 1—98.)
- Pilger, R.**, Algae Mildbraedianaee Annobonenses. (Botan. Jahrb. f. Systematik. 1920. 57, H. 1, 1—14.)
- Schmidt, A.**, Atlas der Diatomaceen-Kunde. 80. Heft. 1920. Leipzig, O. R. Reisland.
- Setchell, W. A., and Gardner, N. L.**, The marine algae of the Pacific Coast of North America. I. Myxophyceae. (Univ. Calif. Publ. Bot. 1919. 8, 1—138.)
- Shaw, W. R.**, Campbellospheera, a new Genus of the Volvocaceae. (The Philippine Journ. of Sci., Manila. 1919. 15, 493—520.)
- , Besseyosphaera, a new Genus of the Volvocaceae. (The Bot. Gaz. 1916. 61, 253—254.)

Pilze.

- Fischer, Ed.**, Über eine Botrytis-Krankheit der Kakteen. (Schweiz. Obst- und Gartenbauzeitung. 1920. 22, 106—107.)
- , Pilzgruppe der Phalloideen. (Sitzungsbericht d. Bernischen Bot. Gesellsch., aus den Mitteilg. der Naturforsch. Gesellschaft in Bern. 1920.)
- , Eine Mehltaukrankheit des Kirschlorbeers. (Schweiz. Obst- und Gartenbauzeitung. 1919. 314—315.)
- Schwarz, E.**, Die Pilze in morphologisch-biologischer Betrachtung unter besonderer Berücksichtigung der fleischigen Pilze, gemeinverständlich dargestellt. Salungen. Verl. L. Scheermesser. 1920. 47 S.
- Walker, Z. B.**, Development of *Cyathus fascicularis*, *C. striatus* and *Crucibulum vulgare*. (Bot. Gaz. 1920. 70, 1—24.)
- Wilson, O. T.**, Crown gall of Alfalfa. (Ebenda. 51—68.)

Flechten.

- Galloe, O.**, The Lichen Flora and Lichen Vegetation of Iceland. (The Botany of Iceland ed. by K. Rosenvinge and Warming. 1920. 2, 1. Teil S 103—247.)
- Salkowski, E.**, Zur Kenntnis der Kohlehydrate von Lichen islandicus (Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1920. 113, 158—167.)
- Warèn, H.**, Reinkulturen von Flechtengonidien. Akademische Abhandlung. (Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societens Förhandlingar. 1918—1919. 61, Afd. A. 1—79.)

Moose.

- Florin, R.**, Cytologische Bryophytenstudien I. Über Sporenbildung bei *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda. (Ark. für Bot. 1918. 15, 1—10.)
- , Das Archegonium der *Riccardia Pinguis* (L.) B. Gr. (Svensk Botanisk Tidskrift 1918. 12, 464—470.)
- Herzog, Th.**, Mitteilungen über neue und wenig bekannte Formen von Brutorganen bei Laubmoosen. (Flora. 1920. N. F. 13, 337—358.)
- Schaede, R.**, Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte I. (Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. 1920. 14, 87—110.)

Farnpflanzen.

- Florin, R.**, Zur Kenntnis der *Weichselia reticulata* (Stokes et Webb) Ward. Nebst Bemerkungen über die systematische Stellung der Gattung *Thinnfeldia*. (Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 305—312.)
- , Über den Bau der Blätter von *Nilssonia polymorpha* Schenk. (Arkiv för Bot. 1920. 16, 1—10.)
- Schaede, R.**, Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte II. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1920. 14, 111—144.)

Gymnospermen.

- Florin, R., Über Cuticularstrukturen der Blätter bei einigen rezenten und fossilen Coniferen. (Arkiv för Bot. 1920. 16, 1—32.)
- Mez, C., und Kirstein, K., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Gruppe der Gymnospermae. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1920. 14, 145—148.)

Angiospermen.

- Hunziker, J., Beiträge zur Anatomie von Rafflesia Patma Bl. Diss. Zürich 1918. Freiburg i. Br., Speyer u. Kaerner. 1920. 77 S.
- Merill, E. D., Camphorina vs. Cinnamomum. (Bot. Gaz. 1920. 70, 84—86.)
- Peter, J., Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1920. 14, 59—87.)
- Rosen, F., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Schäckel, A., Zur Kenntnis des Baues und der Inhaltsverhältnisse der Hülsen und Samenschalen der Leguminosen. Diss. Göttingen. 1919.
- Small, J., The origin and development of the compositae. 1919. London, Verl. William Wesley & Son. 334 S.
- Ulbrich, E., Pflanzenkunde. 2. Bd.: Die Blütenpflanzen. Reclams Univers.-Bibl. Leipzig. 1920. 460 S.
- Warming, E., Caryophyllaceae. (Meddelelser om Grønland. 1920. 37, 231—342.)
- Zade, Das Knäuelgras (Dactylis glomerata). (Arb. d. d. Landwirtschafts.-Gesellsch. 1920. Nr. 305. 69 S.)

Pflanzengeographie und Floristik.

- Bitter, G., Discopodium penninervium Hochst. var. Holstii (Damm.) Bitt., eine verkannte Pflanze aus Deutsch-Ostafrika. (Bot. Jahrb. f. System. 1920. 57, H. 1, 15—17.)
- Candolle, C. de, Piperaceae africanae. (Ebenda. 8—13.)
- Gibbs, L. S., Notes on the Phytogeography and Flora of the mountain summit plateaux of Tasmania. (The Journ. of Ecology. 1920. 8, Nr. 1 u. 2.)
- Hallgren, C. B., Über Scirpus radicans in Sunne in Värmland. (Svensk bot. Tidskr. 1920. 14, 94.)
- Hesselman, H., I. Agrostis clavata Trin., eine Pflanze in Verbreitung in Schweden? II. Einige Nachträge zu »Die Pflanzen in der Gegend von Stockholm«. III. Cotoneaster melanocarpa in Södermanland. (Ebenda. 90—92.)
- Kästner, M., Die Pflanzenvereine und Bestände des Zschopautales bei Lichtenwalde. (Ber. d. Naturwiss. Ges. Chemnitz. 1920. 20, 90—184.)
- Krause, K., Rubiaceae africanae. V. (Bot. Jahrb. f. System. 1920. 57, H. 1, 25—53.)
- Lindau, G., Acanthaceae africanae. X. (Ebenda. 20—24.)
- Malmström, C., Trapa natans in Schweden. (Svensk bot. Tidskr. 1920. 14, 39—82.)
- Mörner, C. Th., Calypso in Norrbotten. (Ebenda. 94.)
- Palmer, J. E., Hippophaës rhamnoides in Bohuslän. (Ebenda. 87—90.)
- Samuelsson, G., Die nördlichen Sagittaria-Arten. (Ebenda. 21—39.)
- Svensson, J., Ein alter Bericht über die Wassernuß in Småland. (Ebenda. 82—87.)
- Tengwall, T. Å., Die Vegetation des Sarekgebietes. 1. Abt. Naturwiss. Unters. d. Sarekgebietes. Verl. R. Friedländer & Sohn, Berlin. 1920. 3, 4. Lief. 269—436.
- Ulbrich, E., Monographie der afrikanischen Paronia-Arten nebst Übersicht über die ganze Gattung. (Bot. Jahrb. f. System. 1920. 57, H. 1, 54—160.)
- Wangerin, W., Über die Bedeutung der Moose als Naturdenkmäler und ihre Gefährdung durch die Kultur. (Schriften d. physik.-ökonom. Ges. Königsberg. 1918. 59, 55—88.)
- , Beitr. z. Kenntnis d. Verbreitung der Gefäßpflanzen im nordostdeutschen Hochlande. (Ber. d. westpreuß. bot.-zool. Vereins. 1920. 43, 46—55.)
- , Richtlinien für die pflanzengeographische Kartographie im nordostdeutschen Flachlande. (Ebenda. 10—22.)

Palaeophytologie.

- Florin, R.**, Eine Übersicht der fossilen *Salvinia*-Arten mit besonderer Berücksichtigung eines Fundes von *Salvinia formosa* (Heer) im Tertiär Japans. (Bull. of the Geol. Inst. Upsala. 1919. 16, 243—269.)
—, s. unter Gymnospermen.

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Fischer, E.**, s. unter Pilze.
Riehm, E., Getreidekrankheiten. Eine Zusammenstellung der wichtigeren, in den Jahren 1915—1918 veröffentlichten Arbeiten. (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. 1920. 51, 449—490.)
Wilson, O. T., s. unter Pilzen.

Angewandte Botanik.

- Beythien, A., Hartwich, C., und Klimmer, M.**, Handbuch der Nahrungsmitteluntersuchung. Bd. 2. Botanisch-mikroskopischer Teil. Leipzig. 1920. Verl. C. H. Tauchnitz.
Cohen, Stuart, C. P., Die Züchtung der Teeplantze. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1920. 7, 157—225.)
Fels, E., Die Verwendung der Sicherheitssprengstoffe in der Land- und Forstwirtschaft. (Zeitschr. f. d. ges. Schieß- u. Sprengstoffwesen. 1920. 1—39.)
Fischer, H., Naturwissenschaftliche Grundlagen des Pflanzenbaues und der Teichwirtschaft. (Klima, Boden und Pflanzenwelt in ihrer Wechselwirkung auf die organische Produktion.) Stuttgart. 1920. Verl. E. Ulmer. 197 S.
Hahmann, C., Beiträge zur anatomischen Kenntnis der *Brunfelsia Hopeana* Benth., im besonderen deren Wurzel, *Radix Manaca* (Schlub.). (Angew. Bot. 1920. 2, 179—190.)
Hansen, W., Die Ermittlung des Einzelkorngewichtes einer Pflanze. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1920. 7, 225—227.)
Ryx, G. v., Methoden einer exakten Prüfung des Fortschrittes bei der Zuckerrübenzücht. Paritäts- und doppelte Standard-Methode. (Ebenda. 227—238.)
Salkowski, E., s. unter Flechten.
Wöber, A., Über die Giftwirkung von Arsen-, Antimon- und Fluorverbindungen auf einige Kulturpflanzen. (Angewandte Bot. 1920. 2, 161—179.)

Technik.

- Langdon, M.**, *La Dema*, Sectioning hard woody tissues. (Bot. Gaz. 1920. 70, 82—84.)
Shaw, W. R., Some Microtechnical Methods and Devices. (The Philippine Journ. of Sci., Manila. 1918. 13, 241—259.)

Verschiedenes.

- Fitting, H.**, Hermann Vöchting. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37, [41]—[76].)
Kniep, H., Ernst Stahl. (Ebenda. [85]—[104].)
Möller, A., Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben. III. Band, Fritz Müllers Leben. 1920. 163 S.
Pabisch, H., O. Tunmann. (Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37, [77]—[85].)

Personalmeldung-Berichtigung.

In der in Heft 9 gebrachten Mitteilung über Habilitation in Tübingen muß es heißen **Konrad Noack** statt **Kurt Noack**.

Die angegebenen Preise erhöhen sich z. Zl. durch folgende Teuerungszuschläge:

für die bis Ende 1916 erschienenen Werke	100%
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke	50%
für die 1919 erschienenen Werke	25%

Die 1920 erschienenen Werke sind zuschlagsfrei. Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet. — Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Der Hafer. Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage.

Von Dr. **Adolf Zade**, Privatdozent an der Universität Jena. (VI, 355 S. gr. 8^o) 1918. Mk 9.—

Fühlings landwirtschaftl. Zeitung, 67. Jahrg., Heft 3/4: Mit großem Fleiß und kritischem Bemühen hat er alle wichtigen Forschungsergebnisse und Feststellungen zusammengetragen, geordnet und zu einem übersichtlichen Ganzen kritisch verarbeitet. Geschichte und Heimat — Name, Verbreitung und Statistisches — Gestaltsbeschreibungen in der Reihenfolge der Entwicklung — Formabweichungen — Wachstumsbedingungen — Wachstumsstörungen — Ernte und Aufbewahrung — Systematisches — Züchtung — der Hafer als Futter und Nahrungsmittel —, das sind die Hauptabschnitte des Buches, in die das reiche Material eingegliedert ist in einer Form, die das Buch sowohl zu einem brauchbaren Leitfaden wie zu einem zuverlässigen Nachschlagebuch macht, das von dem wissenschaftlichen Arbeiter und dem praktischen Landwirte, der sich über die wissenschaftlichen Grundlagen des Haferbaues unterrichten will, mit gleichem Erfolge benutzt werden kann. Die zahlreichen schönen Abbildungen, die zum großen Teile vom Verfasser selbst hergestellt sind, veranschaulichen besonders die morphologischen Verhältnisse der Haferpflanze in sehr belehrender Weise. Ein ausführliches Personen- und Sachregister erleichtert den Gebrauch des Buches bestens. Alles in allem ist das Zadesche Werk als eine sehr wertvolle Bereicherung der landwirtschaftlichen Literatur anzusprechen; es kann nach den verschiedenen Seiten hin großen Nutzen stiften und sei unsern Lesern bestens empfohlen. E.

Zeitschrift f. d. landwirtschaftl. Versuchswesen in Österreich, 21. Jahrg., Heft 1/3. Das Buch Zades ist eine umfassende, fleißige und von größter Sachkenntnis zeugende Arbeit, der wir im Interesse der Intensivierung unserer Landwirtschaft die weiteste Verbreitung wünschen. Bersch

Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java. Von Dr.

W. Detmer, Prof. an der Univers. Jena. Mit 1 Tafel. (124 S. gr. 8^o) 1907. Mk 2.50

Inhalt: Vorbemerkungen. — 1. Über einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage“ in Java. 6. Die Kultur des Kakao- baumes auf Java. 7. Die Kultur des Fieberrindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und in Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapur.

Zuckerindustrie und Zuckerhandel in der Welt. Von Dr. **Hermann**

Paasche, ord. Prof. der Staatswissenschaften zu Marburg. (IV, 442 S. gr. 8^o) 1891. Mk 8.—

Bewässerungswirtschaft in Turan und ihre Anwendung in der Landes-

kultur. Von Dr. **Walter Busse**, Geh. Ober-Reg.-Rat, vortragender Rat im Reichskolonialamt. (Veröffentlichungen des Reichs-Kolonialamtes, Nr. 8.) Mit 21 Abbild. im Text, 40 Abbild. auf 23 Tafeln und 1 Karte. (VIII, 326 S. gr. 8^o) 1915. Mk 12.—, geb. Mk 13.50

Auf Grund eingehender, an Ort und Stelle ausgeführter Studien schildert der Verfasser die Grundlagen und die Methodik des Bewässerungswesens in Russisch-Turkestan und Buchara. Die dortigen Systeme der Irrigation, die sich im Laufe von Jahrtausenden herausgebildet und dem Lande zu seiner hohen Produktionskraft und wirtschaftlichen Blüte verholfen haben, sind in der deutschen Literatur bisher nur beiläufig und ganz unvollständig berührt worden. Ihre technische Anwendung in den einzelnen Zweigen des Ackerbaues, im Obst- und Weinbau, Baumwollbau, sowie den Feldgartenbau und die Bedeutung der Bewässerungskultur für die Wirtschaft der verschiedenen Landesteile werden vom Verfasser ausführlich erörtert. Besondere Beachtung haben die Baumwollproduktion und in Verbindung damit die russische Siedlungspolitik gefunden. Zahlreiche Abbildungen erläutern den Text.

Kopra-Produktion und Kopra-Handel. Von Dr. **Max Birk.** (Probleme der Weltwirtschaft, herausgegeben von Prof. Dr. B. Harms, Band 15.) (X, 186 S. Lex.-Form.) 1913. Mk 6.—

Inhaltsverzeichnis: I. Die Kultur der Kokospalme. (Grundlagen und Verbreitung der Kokoskultur. Ökonomik der Kokoskultur. Die Technik der Kokoskultur. Die Kokoskultur im vorder- und hinterindischen Anbaugebiet. Die Kokoskultur im pazifischen, amerikanischen und afrikanischen Anbaugebiet.) — II. Die Aufbereitung der Kopra. Aufgaben, Ziele und Grundprobleme der Koprabereitung. Der Stand der Aufbereitungstechnik in den einzelnen Erzeugungsländern (die Gründe und Antriebe der Differenzierung). Eingreifen der Kolonialverwaltungen in die Kopraproduktion (bisherige Erfolge und künftige Aufgaben). — III. Der Koprahandel. (Funktion und Organisation des Koprahandels und seine Entwicklungstendenzen. Der Koprahandel in den einzelnen Produktionsgebieten und seine Probleme.) — Schlußbetrachtung. (Der Kopraweltmarkt. Seine Entwicklung und seine Zukunft.)

Der Manihot-Kautschuk. Seine Kultur, Gewinnung und Präparation. Von Prof. Dr. **A. Zimmermann,** Direktor des biolog. landwirtschaftl. Instituts Amani. Mit 151 Abbild. im Text. (IX, 342 S. gr. 8^o) 1913. Mk 9.—, geb. Mk 10.—

Inhaltsverzeichnis: 1. Beschreibung der verschiedenen Kautschuk liefernden Arten und Varietäten. — 2. Die verschiedenen Manihot-Arten an ihren natürlichen Standorten. — 3. Der Anbau in den verschiedenen Ländern. — 4. Die Variabilität und Zuchtwahl. — 5. Die Kultur von Manihot Glaziovii. — 6. Die Kultur der anderen Manihot-Arten. — 7. Schädlinge und Krankheiten. — 8. Die Milchsaftegefäße und der Milchsaft. — 9. Die Zusammensetzung des Milchsaftes. — 10. Der Austritt des Milchsaftes bei Verwendungen. — 11. Die Entstehung des Milchsaftes. — 12. Die Funktion des Milchsaftes. — 13. Die Entstehung des Rohkautschuks aus dem Milchsaft. — 14. Die Kautschukgewinnung bei Manihot Glaziovii. 1. Überblick über die verschiedenen Methoden. 2. Die Vorbereitung der Bäume zur Zapfung 3. Die Lewamethode. 4. Die Kelway-Bamber-Sandmannsche Methode. 5. Das Alter der Bäume bei der ersten Zapfung. 6. Die Zapfung in den verschiedenen Jahres- und Tageszeiten und die Zahl der jährlichen Zapfungen. — 15. Die Kautschukgewinnung bei den anderen Manihot-Arten. — 16. Die Untersuchung des K. — 17. Das Klebrigwerden des K. — 18. Die Farbe des K. — 19. Die Präparation des K. — 20. Die Ertragnisse und die Rentabilität der Pflanzungen. — 21. Die anderweitige Verwendung der Kautschukbäume — Umrechnungstabelle. Literaturverzeichnis. Alphabet. Index.

Der Tabakbau in Niederländisch-Indien, seine ökonomische und kommerzielle Bedeutung, mit besonderer Berücksichtigung von Deli-Sumatra. Von **Karl Leonard Weigand,** Hauptadministrator der Senembah-Maatschappij in Deli. Mit 6 Tafeln. [Problem der Weltwirtschaft. Herausgegeben von Prof. Dr. B. Harms Bd. IV.] (VII, 155 S. Lex. 8^o) 1911. Mk 7,50

Inhalt: 1. Allgemeine Geschichte und Name des Tabaks. 2. Botanische Beschreibung. — I. Geschichte des Tabakbaues in Niederländisch-Indien; Land, Lage, Klima. — II. Kolonialpolitische Verhältnisse, Grundbesitz, Grundverpachtung und Landbau, Konzessionen. — III. Unternehmungsformen und Kapital. — Die Technik des Tabakbaues. Java: Die Forstenlande. (Die Betriebsperiode. Die Bodenbearbeitung. Die Saatbeete. Auspflanzungen und Pflege des Tabaks. Die Trockenscheunen.) Die Gouvernements-Ländereien. Sumatra: Art der Organisation des Betriebes. Die Bodenbearbeitung. Die Saatbeete. Auspflanzung, Pflege und Ernte. — V. Wichtige Probleme der Tabakkultur. Saatzucht und -gewinnung. Krankheiten und tierische Feinde des Tabaks; ihre Bekämpfung. Die Düngung „Reboisatie“ (Wiederbewaldung). — VI. Das Arbeitsverhältnis. Arbeitsorganisation, Arbeitsgesetzgebung, Arbeiterbeschaffung und Entlohnung. — Anhang: Freie Leute. Die Pflanzenvereinigung. — VII. Probleme der Untersuchung. Ökonomische und kommerzielle Bedeutung. Steuern und Ausfuhrrecht. Versicherung. — VIII. Niederländisch-Indischer Tabak im Welthandel. — IX. Rückblick und Schlußbemerkung.

Der Kakao und die Schokoladenindustrie. Eine wirtschaftsstatistische Untersuchung. Von Dr. **Walter Stollwerk.** (VIII, 109 S. gr. 8^o) 1907. Mk 3.—

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 11

MIT 4 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des elften Heftes.

I. Originalarbeit.

Seite

Simon, S. V., Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Mit 4 Abbildungen im Text	593
---	-----

II. Besprechungen.

Boas, F., Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen (<i>Aspergillus niger</i>). I. Teil	647
Boresch, K., Über den Eintritt und die emulgierende Wirkung verschiedener Stoffe in Blattzellen von <i>Fontinalis antipyretica</i>	646
Denny, F. E., Permeability of certain plant membranes to water	643
—, Permeability of membranes as related to their composition	645
Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung. 5. Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse	640
Knudson, L., and Smith, R. S., Secretion of amylase by plant roots	648
Meyer, A., Morphologische und physiologische Analyse der Zelle, der Pflanzen und Tiere. Erster Teil: Allgemeine Morphologie des Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma	637
Münch, E., Naturwissenschaftliche Grundlagen der Kiefernharzung	635
Onslow, M. Wheldale, Practical Plant Biochemistry	636
Osterhout, W. J. V., Does the temperature coefficient of permeability indicate that it is chemical in nature?	642
Rose, R. C., After-Ripening and Germination of Seeds of <i>Tilia</i> , <i>Sambucus</i> and <i>Rubus</i>	650
Sakamura, T., Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen	640
Sinnot, Edm. W., Factors Determining Character and Distribution of Food Reserve in Woody Plants	650
Stiles, W., and Jörgensen, I., Quantitative measurement of permeability	643
Weir, J. R., Experimental investigations on the genus <i>Razoumofskya</i>	652

III. Neue Literatur	653
-------------------------------	-----

IV. Personalnachrichten	656
-----------------------------------	-----

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen, dargestellt von Dr. **Ernst Küster**, Professor der Botanik an der Universität Bonn a. Rh. Mit 209 Abbildungen im Text. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. (X, 448 S. gr. 8^o) 1916. Mk 14.—, geb. Mk 17.— (+ 100% Teuerungszuschlag)

Inhalt: Einleitung. — Spezieller Teil: 1. Paraschierung. — 2. Etiolent und verwandte Erscheinungen. — 3. Hyperhydrische Gewebe. — 4. Wundgewebe und Regeneration. — 5. Gallen. — Allgemeiner Teil: 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. — 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. — 3. Ökologie der pathologischen Gewebe. — Nachträge. — Sachregister.

Einführung in die botanische Mikrotechnik. Von **Hubert Sieben**, Techniker am botanischen Institut der Universität Bonn. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 22 Abbildungen im Text. (IX, 114 S. kl. 8^o) 1920. Mk 5.—, geb. Mk 7.—

Der Verfasser stellt in diesem Büchlein die im Bonner botanischen Institut seit Jahrzehnten bewährten Verfahren der Mikrotomtechnik sehr genau und allgemeinverständlich dar, so daß auch der wenig Geübte und der Anfänger die Handhabung versteht und zugleich eine Reihe von Rezepten und Vorschriften bekommt, die ihn mit der technischen Seite der botanischen Cytologie bekannt machen. Die Brauchbarkeit des Buches ist durch den raschen Absatz der 1. Auflage erwiesen; in der neuen Auflage ist sie durch sorgfältige Bearbeitung und vielfache Verbesserungen erhalten und gesteigert worden.

Anatomie der Pflanze. Von Dr. **Hans Molisch**, o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Institutes an der Universität Wien. Mit 126 Abbildungen im Text. (144 S. gr. 8^o) 1920. Mk 12.—, geb. Mk 16.50

Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern.

Von

S. V. Simon.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Die Regenerationsvorgänge im Pflanzenreich sind in den letzten Jahrzehnten Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. In morphologisch-anatomischer Beziehung haben die uns bisher bekannt gewordenen Regenerationserscheinungen im allgemeinen eine recht weitgehende Klärung gefunden. Das gleiche läßt sich aber nicht behaupten bezüglich der Kausalität der Regenerationsvorgänge. Nicht daß es in dieser Hinsicht an Bemühungen gefehlt hätte! Man darf sogar fast sagen, daß die physiologische Seite der Regenerationsprobleme in letzter Zeit mehr und mehr in den Vordergrund des Interesses gerückt ist. Aber ihrer Behandlung stellten sich so vielfache Schwierigkeiten entgegen, daß die Fortschritte auf diesem Gebiet trotz vieler eingehender Studien recht gering geblieben sind.

Die genannten Schwierigkeiten liegen einmal in der großen Mannigfaltigkeit der Regenerationserscheinungen, welche eine gemeinsame Behandlung oft auch nur von Gruppen dieser un-
tunlich erscheinen läßt. Dann aber finden sie vor allem ihren Grund darin, daß der Eingriff, die Entnahme von Organen oder Organteilen einen solchen Komplex von neuen Bedingungen schafft und auf den Organismus der Pflanze einwirken läßt, daß es experimentell fast unmöglich erscheint, die einzelnen in Betracht kommenden Reize gesondert auf ihre Wirkungsweise hin zu prüfen. Dadurch sind wir bei derartigen Studien wesentlich im Nachteil gegenüber denen anderer Reizvorgänge (z. B. der Reizbewegungen), wo in vielen Fällen nur der Einfluß eines

oder weniger oft leicht trennbarer Reize zu untersuchen ist. Es war deshalb nicht zu umgehen, daß sich alle physiologischen Untersuchungen der Regenerationsvorgänge schließlich mehr oder weniger auf das Gebiet der Hypothese verloren.

Einen lähmenden Einfluß auf die Aufhellung der Kausalität der Regenerationen übte ferner die in früherer Zeit beliebte vitalistische Betrachtungsweise dieser Vorgänge aus, welche sich damit zufrieden gab, die Zweckmäßigkeit dieser Ersatzreaktionen zu betonen, ohne den Versuch zu machen, ihre ursächlichen Bedingungen zu erforschen. Ihr Einfluß ist fraglos bis in die jüngste Zeit hinein zu spüren gewesen. Selbst Autoren, denen solche vitalistische Neigungen sonst fern liegen, scheinen sich gelegentlich diesem Standpunkt zu nähern. So bemerkt z. B. Pfeffer in seiner »Physiologie« bei der Besprechung der Regenerations- und Reproduktionsvorgänge (II, 204), daß diese »mit dem selbstregulatorischen und korrelativen Walten« zusammenhängen, durch das »bei Wegnahme von Organen die Reaktionen hervorgerufen werden, welche auf einen Ersatz des Fehlenden hinarbeiten«. Allerdings darf man hierbei nicht übersehen, daß Pfeffer das Hauptgewicht auf die Betonung der korrelativen Beziehungen innerhalb des Organismus legt, deren überwiegenden Einfluß auf dem Gebiet der Formbildung er stets hervorhebt. Dies geht übrigens auch aus seinen weiteren Erörterungen über diesen Gegenstand hervor, wo er darauf hinweist, daß die genannten Ersatzreaktionen »durch eine Störung in den bisherigen korrelativen Beziehungen ausgelöst werden« (II, 208). Damit ist aber offenbar auch gleichzeitig gesagt, wie seine Äußerungen über das selbstregulatorische Walten aufzufassen sind,

Es besteht wohl kein Zweifel, daß bei der Betrachtung aller Formbildungsreaktionen gerade den Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Teilen innerhalb des Organismus eine ganz besondere Aufmerksamkeit zu schenken ist. Sind sie es doch, die bei Störungen des organischen Gleichgewichts, und solche werden ja bei einer Organentnahme in weitem Umfange hervorgerufen, in erster Linie in Mitleidenschaft gezogen werden. Deshalb mußten auch alle jene Autoren, welche sich ernsthaft um die Aufhellung der kausalen Zusammenhänge der Re-

generationsgeschehen bemühten, diese Korrelationen und ihre möglichen Veränderungen berücksichtigen und in den Komplex der sonst noch in Betracht kommenden Faktoren einreihen. So beruhen z. B. Vöchtings Anschauungen über die Ursachen der Organbildung und -verteilung doch im wesentlichen auf der Annahme solcher inneren Kräfte. Im besonderen hat ihnen Goebel in seinen zahlreichen Arbeiten auf dem Gebiete der Regenerationen Rechnung getragen, ohne dabei andere Reizmöglichkeiten zu vernachlässigen und auf ihre Wirkungsweise in konkreten Fällen hinzuweisen.

Nächst den besprochenen Korrelationen ist als weiterer wesentlicher Faktor besonders für die Auslösung der Regenerationsvorgänge auch der Wundreiz zu betrachten, jene Gruppe von Reizwirkungen, welche von den Amputationswunden ausgehen und offenbar aus mannigfachen Einzelreizen physikalischer und chemischer Natur bestehen. Da eine Entnahme von Organen ohne tiefgehende Verletzung im allgemeinen nicht durchführbar ist, müssen auch die hierdurch verursachten Reizwirkungen einen großen Raum einnehmen. Sie sind um so mehr zu beachten, als die Mehrzahl der direkten Neubildungen in der Nähe der Wunde aufzutreten pflegt und deshalb in ihrer Entstehung und Ausgestaltung ihrem Einfluß besonders ausgesetzt ist. Gegen die Bedeutung des Wundreizes als wesentlichen Faktor bei der Regeneration sprechen auch nicht jene Einzelfälle von Regenerationen¹, welche ohne vorhergegangene Verwundung erfolgen können. Denn wie der Wundreiz gelegentlich andere Formbildungsfaktoren überwinden kann (vgl. Goebel 1902, 492,

¹) Nur in wenigen der bisher bekannt gewordenen Regenerationsversuche spielte der Wundreiz keine oder nur eine geringe Rolle, so z. B. in Goebels Begoniaversuchen, in denen nach der Wegnahme sämtlicher Sproßvegetationspunkte der betr. Pflanzen auf den Blättern Adventivbildungen erzeugt wurden. Infolge der großen Entfernung der Neubildungsstätten von der Wundstelle kann der Wundreiz hier naturgemäß eine auslösende Wirkung kaum ausgeübt haben (vgl. ferner die Versuche dieses Autors mit *Utricularia* [1904, 106]). — Auch Winklers Versuche über die Regeneration des Primärblattes von *Cyclamen* gehören hierher (1902, 83). In diesen gelang es bekanntlich auch dann einen Ersatz zu erzielen, wenn die Spreite nicht fortgenommen, sondern nur durch Eingipsen außer Funktion gesetzt war. Allerdings handelt es sich hier wohl nicht um eine echte Neubildung, sondern nur um Auswachsen schon vorhandener Anlagen. (Vgl. Goebel, 1902, 481.)

ebenso Lundegårdh 1913, S. 535 ff.), so vermag er selbst in besonderen Fällen auch durch andere Reize ersetzt zu werden. Eine Auflösung dieses Wundreizes in seine einzelnen Bestandteile ist zunächst ebensowenig durchführbar, wie dies für die korrelativen Reizwirkungen möglich ist; er kann deshalb nur in seiner Gesamtheit in Rechnung gesetzt werden.

Einen ersten Versuch, andere klarer bestimmbare Faktoren für den Verlauf und den Ausfall der Regenerationsvorgänge verantwortlich zu machen, unternahm bekanntlich Sachs in seiner klassischen Arbeit »über Stoff und Form der Pflanzenorgane« (1880). Hier suchte er zunächst wahrscheinlich zu machen, daß der Ort der entstehenden Neubildungen durch lokalisierte Anhäufung bestimmter Bildungstoffe der sproß- resp. wurzelbildenden Substanzen bedingt sei. Da aber ihre Wanderung durch eine innere Disposition veranlaßt und wenig von äußeren Kräften alteriert wird, so läuft seine Hypothese eigentlich nur auf eine Umschreibung der Vöchtingschen Polaritätslehre hinaus, ohne den ursächlichen Zusammenhang der Erscheinung klarer zu stellen. Überzeugender klingen dagegen seine Ideen über die blütenbildenden Stoffe, denn sie fußen auf der Annahme, daß die Qualität der Neubildung auf dem Vorhandensein bestimmter chemischer Stoffe in den Organen beruhe. Wir haben es also hier zum ersten Male mit einer Hypothese zu tun, welche einer experimentellen Prüfung zugänglich gewesen wäre und deshalb als Arbeitshypothese große Dienste hätte leisten können. Das ist leider aber nicht geschehen. Wohl hat man in den beiden letzten Jahrzehnten vielfach bei der Besprechung erzielter Regenerationstatsachen auch die stofflichen Verhältnisse der genannten Vorgänge berührt. Doch geschah dies meist in oberflächlicher Weise, nicht auf der Basis entsprechender Untersuchungen, und auch von anderen Gesichtspunkten aus, wie dies Sachs getan hat.

Als erster trat Vöchting der Sachs'schen Theorie von den organbildenden Stoffen entgegen. So wirft er einmal gelegentlich seiner Studien über die Physiologie der Knollengewächse (1900, 82) die Frage auf, ob man sich nicht unter Verzicht auf die hypothetischen spezifischen Substanzen schon »die Konzentration der Nährlösung als Reiz zur Bildung be-

sonderer Gewebe« vorstellen könne und annehmen dürfe, daß etwa in diesem Falle ein besonderer Teilungsmodus in den Zellen aufträte. Weiter kommt er dann zu dem Resultat, daß das Vorhandensein der Nährsubstanzen allein nicht über die Entstehung von Organen entscheidet. Alle übrigen Bedingungen müssen erfüllt sein! Diese letzteren aber sind nach Vöchting in der Hauptsache wieder die inneren Bedingungen, wie die Aufrechterhaltung des morphologischen Gleichgewichtes und die Herstellung der gestörten Ordnung, während der nutritiven Reizung nur eine Nebenrolle zukommt. — Immerhin muß anerkannt werden, daß Vöchting an vielen Stellen seiner Arbeiten auf den mutmaßlichen Einfluß der Assimilate hinweist. So zeigte er z. B. schon früher (1887, 47), daß die Knollenbildung an gekrümmten Sproßstellen kräftiger ausfällt und dies als Folge der gesteigerten Nahrungszufuhr aufzufassen ist.

Auch andere Forscher haben sich mit der Möglichkeit eines Einflusses der in der Pflanze gebildeten organischen Stoffe auf die einzelnen Phasen des Regenerationsprozesses befaßt. So erwägt Němec (1905, 231) bei seinen Studien über die Regeneration der Wurzelspitze die Frage, ob in der Stauung der zuströmenden Nährstoffe an der Wundfläche ein die Regenerationsprozesse auslösender Faktor bestehe! Auf Grund seiner Versuche kommt aber Němec zu dem Resultat, daß »die Anhäufung der plastischen Stoffe in der Wurzel keine auslösende Bedingung bei den Regenerationsvorgängen vorstellt«. Spätere Versuche führen ihn dann zu dem Ergebnis, daß in gewissen Fällen der Wurzelregeneration, »wo die Hemmung der Korrelationen an sich zur Auslösung der Regeneration nicht hinreichen würde, die Anhäufung der plastischen Stoffe in Kombination mit dem ersteren Faktor« eine solche bewirken kann (l. c. 248). Weiterhin gibt Němec aber zu, daß die Stauung in den isolierten assimilierenden Blättern eine große Rolle spielen könnte, da hier das Auswandern der Assimilate verhindert wird. Er zieht aber trotzdem in Erwägung, ob diese Stauung einen auslösenden oder bloß einen formalen Faktor darstellt (l. c. 231).

Selbst Goebel, welcher früher die Baustoffe nur insofern für wichtig hielt, als ihre Wanderungsrichtung »für die Anord-

nung bei der Regeneration von Bedeutung ist« (1902, 497), erkennt bei späterer Gelegenheit (1908, 153 ff.) die Möglichkeit an, daß im Blatt die Anhäufung von Baumaterialien, die sonst nach den Sproßvegetationspunkten abfließen, daselbst den Anstoß zur Adventivknospenbildung zu geben vermag. Diese Ansicht findet an anderer Stelle (1908, 217) eine Ergänzung in der Bemerkung, daß die abweichende Stoffverteilung, hervorgerufen durch Unterbrechung des Zusammenhanges mit den ehemaligen Verbrauchsstellen die betreffenden Zellen zu einer Regenerationstätigkeit veranlaßt, deren Resultat dem an den betreffenden Stellen vorhandenen Baumaterial entspricht. Goebel meint also, daß einmal die Auslösung, ein andermal der Ort und die Qualität der Neubildung von stofflichen Verhältnissen beeinflußt werden kann. —

In einer Zusammenstellung über die Bedingungen der Regeneration hat jüngst Winkler (1912, 665) zugegeben, daß Stoffstauungen die Restitutionen fördern können, aber gleichzeitig darauf hingewiesen, daß sie als primärer Restitutionsreiz keine Rolle spielen dürften. Jedoch fährt er an anderer Stelle fort, »mit alledem soll nicht gelegnet werden, daß einer Änderung der typischen Verteilung von Nährstoffen eine gewisse Bedeutung bei der Einleitung von Restitutionsvorgängen wenigstens in manchen Fällen zukommt. Aber eine entscheidende Rolle ist diesem Faktor nicht zuzuschreiben«. Schließlich hat in letzter Zeit noch Lundegårdh (1913, S. 548 ff.) gelegentlich seiner Studien über die Wurzelbildung an Coleussprossen vielfach den Einfluß betont, welchen die Nahrungszufuhr resp. die lokale Ansammlung von Stoffen wahrscheinlich auf die Wurzelbildung haben dürfte, ohne jedoch eine experimentelle Begründung dieser Annahme zu versuchen.

Die genannten Forscher geben also für eine Anzahl von Spezialfällen die Möglichkeit einer Mitwirkung der Stoffverteilung bei den einzelnen Phasen des Regenerationsverlaufes entweder bei der Auslösung oder der Ausgestaltung zu, ohne indessen im allgemeinen von ihrer Bedeutung hinlänglich überzeugt zu sein. Sie stehen häufig wohl noch im Bann der für die normale Organbildung sicherlich zutreffenden Anschauung, daß die Nährstoffe dahin strömen, wo Organbildung stattfindet,

nicht aber, daß das Strömen der Nährstoffe nach bestimmten Punkten als primärer Vorgang daselbst die Organbildung bewirke (vgl. Winkler 1912, 665).

Irgendwelche exakten Versuche zur Ermittlung der Beziehungen zwischen lokalen Anhäufungen von Nährstoffen (Assimilaten) in Pflanzenorganen und dem Eintreten resp. Verlauf von Regenerationsvorgängen daselbst waren also bisher noch nicht unternommen. Alle geäußerten Ansichten beruhten lediglich auf Vermutungen. Dies ist um so auffallender, als für diese Zwecke zunächst bereits die gebräuchlichsten mikrochemischen Methoden, welche auch in gewissem Maße einen quantitativen Vergleich erlauben, genügt hätten. Gerade Vöchtings schon erwähnten Studien über die Bedingungen der Knollenbildung (1887, 1900, 1908), welche mancherlei interessante Einzelheiten über die Ansammlung der Assimilate ergeben hatten, forderten direkt zu solchen Untersuchungen heraus. Sie sind aber auch von Vöchtling selbst in dieser Hinsicht nicht weiter ausgebaut worden.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß die veränderte Stromrichtung oder die Anhäufung von Assimilaten nur in solchen Organen für die Auslösung und den Verlauf von Regenerationsvorgängen von Bedeutung sein kann, welche an und für sich nährstoffarm sind. In allen mit Kohlenhydraten und Eiweißstoffen von vornherein reich versehenen Organen, besonders in Sprossen, Wurzeln, Knollen und Rhizomen, welche als Reservestoffmagazine dienen, müssen andere Faktoren von maßgebendem Einfluß auf die Entstehung und Ausgestaltung der Neubildungen sein¹. Schon anders liegen die Verhältnisse bei Keimlingen, denen häufig die Reservestoffe der Samen nur in begrenztem Umfange zur Verfügung stehen und bei denen deshalb in den jung angelegten Organen die plastischen Stoffe oft in nicht allzu großen Mengen vorhanden sind. Ganz besonders kann man aber die Laubblätter, die bei einer großen Anzahl von Arten zur Wurzelbildung, zum Teil auch zu anderen Neu-

¹) Bei den reservestoffreichen Wurzeln sind bekanntlich oft kleinste Teilchen noch regenerationsfähig, wie dies zuerst Re ch i n g e r (1893, 310) gezeigt hat. In seinen Versuchen waren Wurzelscheibchen von *Cochlearia armoracia* von 1,5 mm Dicke noch fähig, Sprosse hervorzubringen.

bildungen befähigt sind (vgl. Lindemuth 1903), größtenteils als inhaltsarm bezeichnen, da die in ihnen gebildeten organischen Stoffe unter normalen Verhältnissen meist in kürzester Zeit nach dem Sproß hin abfließen. Wird das Blatt isoliert und erleidet die Assimilation und der sonstige Stoffwechsel keine Störungen, so muß, wie dies auch die vorhergenannten Autoren anerkannten, allmählich eine Stauung der Stoffe im Stiel oder der Lamina eintreten. Handelt es sich also darum, den Einfluß der Stauung der Assimilate auf die Wachstumserscheinungen zu verfolgen, so bieten derartige reservestoffarme Blätter naturgemäß das gegebene Objekt für solche Studien.

Ich prüfte deshalb eine ganze Reihe von Arten auf ihre Brauchbarkeit. Im Laufe der Untersuchung ergab es sich, daß es zunächst ratsam sei, nur die Abhängigkeit der Auslösung des Neubildungsvorganges von der Menge der gebildeten Kohlenhydrate, der Stärke und des reduzierenden Zuckers, zu untersuchen, die übrigen Reservestoffe aber außer acht zu lassen. Diese Frage bildet denn auch das Thema der vorliegenden Studien, die sich zunächst mit der Feststellung der in isolierten Blättern eintretenden Stoffwanderungs- und -stauungsvorgänge zu beschäftigen hatten. Nach Klarlegung der genannten stofflichen Verhältnisse erschien es mir aber als eigentliches Ziel, die Einleitung des Neubildungsvorganges am gewohnten Ort der Stielbasis zu unterdrücken und ihn möglichst an eine Stelle zu verlegen, wo er der Wirkung des Wundreizes nicht mehr ausgesetzt war und wo auch primär eine starke Ansammlung der Assimilate nicht mehr erfolgte. Nur dann war eine Aufhellung der sonst verschleierte Beziehungen zwischen Neubildungs- und Stoffstauungsvorgängen zu erhoffen.

Die experimentelle Behandlung dieses Vorhabens erschien zuerst schwierig, da es nicht leicht war, ein geeignetes Versuchsobjekt zu finden. Denn es lag in meiner Absicht, hierzu eine Pflanze zu benutzen, deren isolierte Blätter an der Basis — und zwar nur an dieser — Wurzeln und Sprosse, letztere eventuell erst nach vermittelnder Kallusbildung, erzeugten. Die Zahl der derartig befähigten Pflanzen ist aber nicht groß, da die Mehrzahl der isolierten Blätter sich zwar bewurzelt, ohne jedoch Sprosse zu erzeugen (vgl. Lindemuth, 1903). Nach

langen Vorversuchen mit entsprechend befähigten Blattstecklingen, die auch im besonderen festzustellen hatten, ob die betreffenden Objekte den geplanten experimentellen Anforderungen gewachsen seien, fand ich in der Gesneriacee *Sinningia* eine Pflanze, deren Blätter die geforderten Eigenschaften besaßen. Sie ist in den Gärtnereien in zahlreichen Unterarten, Varietäten und Hybriden, besonders der Art *speciosa* zu finden, und wird dort fälschlich unter dem Namen *Gloxinia* kultiviert (vgl. Engler, *Syllabus*, 1912, 328). Die Blätter dieser Gattung bilden nach der Isolierung an der Basis neben Wurzeln einen knollenartigen Kallus, ohne zunächst Sprosse hervorzubringen. Die letzteren erscheinen erst, wenn die Knollen eine gewisse Größe erreicht, meist sogar nachdem sie zunächst eine bestimmte Ruhezeit durchgemacht haben. Diese letztere Eigenschaft war von gewissem Vorteil für unsere Versuche, da man an solchen Objekten am klarsten die Beziehungen zwischen der Ansammlung der Kohlenhydrate und der Einleitung der Neubildungsvorgänge zu verfolgen vermochte.

Da die Versuche nur in den Sommermonaten ausgeführt werden konnten, und ich auch bezüglich des Materials und der Kulturmöglichkeiten beschränkt war, mußten sie sich über eine Anzahl von Jahren erstrecken. Die ersten entscheidenden Versuche gelangen im Sommer 1909; sie wurden in den folgenden Jahren wiederholt, um das für die stofflichen Untersuchungen erforderliche Untersuchungsmaterial zu gewinnen. Die Untersuchungen waren im Sommer 1914 abgeschlossen und die Ergebnisse protokollarisch niedergelegt, als der Krieg ausbrach und die endgültige Niederschrift verhinderte. Da der Krieg und seine Folgen den Verfasser bis vor kurzem von jeder wissenschaftlichen Arbeit fernhielten, so war es erst jetzt möglich, die Resultate dieser Untersuchungen für den Druck fertigzustellen. —

I. Das Verhalten der isolierten Blätter.

1. Die Wachstumsvorgänge.

Steckt man frisch abgeschnittene Blätter von *Sinningia* mit ihren Stielen in Schalen, welche mit gut ausgewaschenem etwas

Flußsand enthaltenden braunem Torfmull gefüllt sind und stellt diese in einem schattigen Warmhaus von möglichst hoher Luftfeuchtigkeit auf, so bleiben die Blätter von Anfang an ziemlich turgeszent. Bereits nach 1—2 Tagen beginnen sich bei solchen Stecklingen die Zellen in der Nähe der Schnittfläche zu teilen und zwar zuerst meist parallel zur Längsrichtung des Stiels sowohl in radialer wie tangentialer Richtung. Diesen Zellteilungen folgen aber sehr bald in großer Menge weitere mehr oder weniger parallel zur Schnittfläche gerichtete, die nun eine große Massenzunahme des in Bildung begriffenen Wundgewebes bewirken, welches sich dadurch schnell über die Schnittfläche des Blattstiels herauswölbt. Da ferner auch die Längsteilungen der Zellen an der Basis des Stieles in gleichem Tempo andauern, so erfährt die Stielbasis eine keilartige Verdickung. Es kommt dadurch zur Bildung eines zunächst länglichen später rundlich knollenartigen Wundkallus, in dem schließlich die Zellwände ganz regellos orientiert sind, wie dies allgemein in solchen Geweben der Fall zu sein pflegt.

Etwas später als die Bildung dieses Kallus (10—14 Tage nach dem Stecken der Blätter) beginnt die Entstehung von Wurzeln. Diese brechen aus dem Blattstiel dicht oberhalb der Schnittfläche, später auch aus den oberen Partien des Kallus selbst, hervor. Ihren Ausgang nehmen sie stets entweder aus dem Kambium¹ des großen sichel- bis hufeisenförmig gekrümmten Hauptgefäßbündels oder aus dem der kleinen Bündelchen, welche sich auf der offenen Seite der Gefäßbündelsichel in größerer Zahl finden. Die Wurzeln durchbrechen in horizontaler oder wenig geneigter Richtung das Grundparenchym und schließlich die Epidermis des Blattstiels, indem sie die angrenzenden Zellen zunächst auseinander drängen und dann bei

¹) Das Faszikularkambium der Hauptbündelsichel und der Nebenbündelchen befindet sich in ausgewachsenen Blättern fast stets in Ruhe, nimmt aber in dem basalen Teile der Blattstiele isolierter Blätter meist nach wenigen Tagen ein schwaches Wachstum auf und produziert in späteren Stadien hauptsächlich Gefäße. In einigen Fällen, wo das Hauptbündel schon von vornherein eine starke Krümmung aufwies und sich auf der Verbindungslinie der Sichelenden kleine isolierte Bündel befanden, kam es durch die Tätigkeit des Kambiums dieser letzteren zur Bildung eines fast annähernd geschlossenen Gefäßringes, wie dies Mathuse (1906, 30ff.) für einige seiner Objekte beschrieben hat.

weiterem Wachstum auf größere Strecken hin gänzlich zusammenpressen. Außerhalb des Blattstiels erzeugen diese Wurzeln sehr zahlreiche Nebenwurzeln.

Inzwischen schreitet das Wachstum des Kallus an der Blattstielbasis gleichmäßig fort. Er rundet sich ab und bereits nach drei Wochen stellt er eine Knolle von der Größe einer Erbse dar. Diese besteht zum größten Teil aus parenchymatischem Grundgewebe, in dessen oberen Teil die Enden der aus dem Blattstiel herrührenden auseinandergesprengten Bündelteile eingestreut sind, von denen einzelne regellos orientierte Gefäßstränge ausstrahlen. Im unteren Teil ist die Knolle dagegen meist arm an Gefäßsträngen. Unter der Oberfläche der Knolle entsteht frühzeitig ein Phellogen, welches nach außen hin Periderm abscheidet. Die Bildung von Laubknospen oder Sprossen tritt an der Knolle zunächst nicht ein; sie erfolgt bei der Mehrzahl der Rassen erst an den überwinterten Knollen. Nur bei einer von mir untersuchten Rasse trat schon im Herbst nach dem Absterben der Blattspreite Sproßbildung an der Knolle auf.

Läßt man die bewurzelten Blätter in reinem ausgewaschenen Torf stehen, so wird das Wachstum der Knolle und ebenso das der Blattlamina allmählich sistiert. Die Blattspreite verliert ihre grüne Farbe, vergilbt und beginnt nach Verlauf von einigen Wochen allmählich abzusterben. Verpflanzt man dagegen die Blätter rechtzeitig in nahrhafte Erde oder begießt man den Torf von Zeit zu Zeit mit einer der bekannten anorganischen Nährlösungen in möglichst starker Verdünnung, so werden die Blätter wieder intensiv grün und auch das Wachstum der Kallusknolle geht kräftig weiter. Schon nach 2—3 Monaten pflegen letztere dann die Dimensionen einer großen Haselnuß zu erreichen.

Auch das Wachstum der Blattlamina setzt nach der Darreichung von Nährstoffen fast sogleich, spätestens nach Verlauf einer Woche, und zwar meist sehr intensiv wieder ein. Solange das Blatt völlig gesund ist, kommt wohl auch bei mangelhafter Ernährung sein Wachstum nie gänzlich zum Stillstand, doch ist es dann äußerst gering und beträgt in der Länge wie Breite

der Lamina pro Woche kaum mehr als einige mm¹. Ein gänzlich Erlöschen des Wachstums tritt bei *Sinningia*-Blattstecklingen erst dann ein, wenn tiefgehende Schädigungen des Blattes bestehen. Dann werden auch bald äußerlich erkennbare Krankheitserscheinungen sichtbar, die schnell zunächst zu partiellen Defekten der Blattränder, dann zum gänzlichen Absterben der Lamina führen.

Das Flächenwachstum der Lamina der gesteckten gut ernährten Blätter kann übrigens ein ganz enormes sein, wie dies schon Lindemuth (1904, 171) und Mathuse (1906, 8) für Blattstecklinge einer Anzahl anderer Arten angegeben haben. Auch für überernährte aber in Zusammenhang mit dem Sproßsystem geliebene Blätter sind derartige Größenzunahmen wiederholt konstatiert und hinreichend beschrieben worden. Ich erinnere nur an die von Vöchting (1908, 67) geschilderten Riesenblätter der von ihm kastrierten *Helianthus*-pflanzen und ferner an Untersuchungen über Riesenblätter, die an überernährten Sprossen erzogen wurden (z. B. Daniel 1913). In den genannten Arbeiten sind auch die morphologischen und anatomischen Veränderungen dieser Blätter ausführlich dargelegt. — Bei den von mir gesteckten *Sinningia*-blättern betrug das Wachstum in der Länge wie in der Breite im Durchschnitt die Hälfte bis zum Dreifachen ihrer ehemaligen Größe. Meist trat im Verlauf des Wachstums eine starke Wölbung der Blattfläche ein, wie dies schon von Vöchting beobachtet und auf verstärktes Wachstum der Blattoberseite zurückgeführt wurde (1900, 125).

Das Wachstum jugendlicher isolierter Blätter war stets ein viel intensiveres als dasjenige von solchen Blättern, deren Hauptwachstum am Sprosse bereits nahezu vollendet war. Eine große Reihe vergleichender Versuche, zu denen je 2—3 übereinanderstehende Blattpaare eines Triebes verwendet wurden, zeigten dies aufs klarste. Denn hier erreichten die anfangs bedeutend kleineren jüngeren Blätter trotz der Isolierung die älteren Blätter im Laufe des Versuches fast stets an Flächenausdehnung, überholten sie sogar häufig noch. Trotz bester Ernährung und

¹) Selbst unbewurzelte Blätter können, solange sie gesund sind, wie spätere Versuche zeigten, ohne Zuführung von anorganischen Nährstoffen relativ lange Zeit ein schwaches Wachstum unterhalten.

Pflege gelang es aber nicht, die Lebensdauer solcher Blätter stark zu verlängern! Wenn die Versuche Anfang bis Ende Juni begonnen hatten, so waren im Oktober, spätestens November beinahe schon alle Blätter abgestorben. Nur wenige Exemplare machten hiervon eine Ausnahme. Auch unterschieden sich die Blätter der einzelnen Rassen ein wenig, aber nicht bedeutend hinsichtlich ihrer Lebensdauer voneinander.— Beziehungen zwischen dem Wachstum der Blattspreiten und dem der Kallusknoten bestehen übrigens nicht. Beide Vorgänge laufen ohne gegenseitige Beeinflussung nebeneinander her. Dem Wachstum des Blattes sind aus inneren Ursachen gewisse Grenzen gesetzt, während das der Knolle lediglich von der Menge des zugeführten Baumaterials abhängt.

2. Die Anhäufung der Kohlenhydrate in den isolierten Blättern.

Betrachten wir jetzt die Verteilung der Kohlenhydrate, der Stärke und des reduzierenden Zuckers (Glukose) in den Stielen der isolierten Sinningiablätter¹. Unmittelbar nach dem Abschneiden finden sich in ihnen nur relativ geringe Mengen von Kohlenhydraten, die zu den verschiedenen Tageszeiten naturgemäß nennenswerten quantitativen Schwankungen unterworfen sind. So führten z. B. Blätter, die der Pflanze gegen 10 Uhr vormittags entnommen wurden, nur vereinzelte Stärkekörner in den dem sichelförmigen Hauptgefäßbündel anliegenden Parenchymzellen. Reduzierender Zucker fand sich zwar überall im Grundparenchym des Stiels, aber stets nur in sehr geringen Mengen.— Dagegen zeigten die Blätter, welche gut beleuchteten Pflanzen am Abend (6 Uhr) entnommen waren, in ihren Stielen außerhalb des sichelförmigen Gefäßteils eine deutlich erkennbare

¹) Der Nachweis des reduzierenden Zuckers geschah mit der im hiesigen Institut vielfach verwendeten, durch Allihn modifizierten Fehlingschen Lösung, bestehend aus:

1. 346 g Cu SO_4 auf 500 ccm Wasser.

2. 125 g KOH, 173 g Seignettesalz auf 500 ccm Wasser.

Vor dem Gebrauch werden beide Lösungen zu gleichen Teilen zusammengossen und zum Sieden gebracht. In die wieder klar gewordene Lösung werden die Schnitte bis zum Eintritt der Reaktion gelegt. (Vgl. T o l l e n s , Handb. d. Kohlehydrate I. Breslau 1888, S. 72.)

Stärkescheide. Die Menge der Stärke war allerdings relativ gering, doch ließen sich in jeder Zelle durchschnittlich etwa 12 größere Stärkekörnchen feststellen. In der Umgebung der Nebenbündel war dagegegen selten etwas Stärke vorhanden. Der Gehalt an reduzierendem Zucker war in den am Abend untersuchten Blättern ebenfalls viel reichlicher wie in den am Vormittag entnommenen. Man erhielt bei der Behandlung mit Fehlingscher Lösung im gesamten Grundparenchym, besonders aber in dem von der Gefäßbündelsichel eingeschlossenen Teile desselben einen recht intensiven Cu_2O -Niederschlag. — Da es in der Absicht unserer Studien lag, von möglichst kohlenhydratarmen Blättern auszugehen, wurden die Blätter für diese wie für die anschließenden Versuche stets in den Vormittagsstunden zwischen 8 und 9 Uhr geschnitten.

Zwei Tage nach dem Isolieren der Blätter waren in der Stärkescheide des Hauptbündels wie auch der Nebenbündelchen kaum größere Stärkeansammlungen zu bemerken. Das gesamte Parenchym des Stieles enthielt recht reichliche Zuckermengen, aber kaum größere wie die, welche sich in den am Abend direkt von den Pflanzen abgeschnittenen Blättern finden. — Auch nach weiteren 4 Tagen fand ich die Stärkeansammlung in den Blattstielen noch nicht merklich fortgeschritten, der Cu_2O -Niederschlag im Parenchym dagegen fiel schon viel reichlicher aus. Es waren also offenbar größere Zuckermengen wie vorher vorhanden. Bei diesen und den folgenden Stadien waren übrigens infolge der an sich schon starken Zucker-Anhäufung keine erkennbaren Unterschiede in der Menge des Cu_2O -Niederschlages zwischen den am Vormittag und den am Abend untersuchten Blättern zu erkennen. Es sind deshalb im Folgenden keine besonderen Angaben mehr über die Befunde zu verschiedenen Tageszeitungen gemacht. — 11 Tage nach der Isolierung der Blätter fand sich im Parenchym auch außerhalb der eigentlichen Stärkescheide, besonders auf der offenen Seite der Hauptbündelsichel, fast überall Stärke in kleinen Mengen. Bei nicht zu langen Stielen konnte man diese Stärkespeicherung bis fast zur Basis der Blattfläche hinauf wahrnehmen. Reduzierender Zucker war im ganzen Stiel in sehr großer Menge in allen Geweben vorhanden.

Die Schilderung der weiteren Einzelstadien übergehe ich, da sie nichts wesentlich Neues ergeben; nur ist zu betonen, daß sich bei längerer Versuchsdauer die Stärkeansammlung im gesamten Parenchym nahe der Wundfläche bedeutend vergrößert. In dem in der Bildung begriffenen Wundkallus werden von vornherein größere Stärkemengen abgelagert, die bei seinem weiteren Wachstum immer mehr zunehmen. Dies zeigten z. B. die Blätter, die nach der Isolierung 30 Tage in Kultur gewesen waren. Hier hatte sich an der Basis stets eine kleine Knolle von etwa doppelter Breite wie der Blattstiel gebildet. Der größte Teil der Zellen des Knollengewebes war ganz dicht mit großen Stärkekörnern erfüllt. Nur die peripheren Zellschichten der Knolle unterhalb des Periderms sowie die nächste Umgebung der durch die Kallusbildung auseinandergedrängten Teile des ehemaligen Hauptbündels enthielten verhältnismäßig wenig Stärke. Oberhalb der Knolle im Blattstiel nahm die Stärkespeicherung schnell ab und 10 mm über der Knolle war relativ wenig Stärke in dem innerhalb und außerhalb der Bündelsichel liegenden Parenchym vorhanden. Auch weiter aufwärts im Stiel bis zur Basis der Blattlamina blieb die Größe und Verteilung der Stärkemenge eine ähnliche. — Der Cu_2O -Niederschlag war zu jeder Zeit im ganzen Stiel sehr groß. Etwas weniger intensiv war er in dem mit Stärke dicht erfüllten Knollengewebe, bis auf die direkte stärkearme Umgebung der Bündel, welche ebenfalls einen sehr starken Cu_2O -Niederschlag zeigte.

Auch bei den noch längere Zeit über in Torf kultivierten Blättern änderte sich die geschilderte Verteilung der Kohlenhydrate kaum. Nur wird meist allmählich der Stärkegehalt im Basalabschnitt des Stiels noch geringer, der der Knolle, wenn überhaupt möglich, noch größer. Es tritt demnach ein auffälliger Gegensatz zwischen dem Stärkegehalt des Stieles und dem der Knolle hervor, der sich besonders gut an solchen Blättern erkennen läßt, welche späterhin besser ernährt, d. h. in Erde gepflanzt oder gedüngt wurden. Hier ist das Wachstum der Knolle noch intensiver. Das Knollengewebe zeigte nach Jodzusatze eine tiefschwarze Farbe (ausgenommen die peripheren Zelllagen) und war dadurch scharf von dem intakten Blattstiel abgesetzt, der selbst an der Basis nur eine geringe, weiter oben

fast gar keine Stärkeansammlung zeigte. Der Zuckergehalt war in solchen Stielen meist viel geringer wie in denjenigen der älteren in reinem Torf kultivierten Blätter. — Offenbar wird also jenen Blättern, denen in genügendem Maße anorganische Nährstoffe zur Verfügung stehen, ein ausreichendes Knollenwachstum ermöglicht und es kann deshalb die gesamte Menge der assimilierten Kohlenhydrate, soweit sie nicht für das Wachstum der Knolle verbraucht wird, zur Füllung der neugebildeten Gewebe verwendet werden. Dadurch wird eine Stauung sowohl der löslichen Kohlenhydrate im Stiel wie eine vorübergehende Stärkebildung und Anhäufung daselbst vermieden.

Wie die Speicherung der Kohlenhydrate, so bleibt auch das anormale Wachstum und die Gewebeneubildung auf die Basis des Stieles beschränkt. Oberhalb der Knolle hört die Teilungstätigkeit der Zellen innerhalb des Stieles sehr bald auf. In der Regel waren 5 mm von der Knolle entfernt im Parenchym des Stieles Zellteilungen nur noch in geringer Menge wahrzunehmen, während in einer Entfernung von 10 mm über der Knolle derartige Teilungen kaum noch auftraten. Die auch normalerweise erfolgende Peridermbildung unterhalb der Epidermis der Blattstiele geht naturgemäß auch unter diesen Bedingungen im wechselnden Maße an der ganzen Peripherie des Stieles vor sich. — Die eigentliche regenerative Gewebeneubildung wie die Speicherung der Kohlenhydrate ist demnach bei den abgeschnittenen Blättern von *Sinningia* lediglich auf die Basis des Blattstieles beschränkt.

Augenscheinlich steht also das Wachstum des Kallus in einer bestimmten Beziehung zur Menge der assimilierten Kohlenhydrate. Seine Vergrößerung geht nur in dem Maße vor sich, in welchem die assimilierten Kohlenhydrate der Basis des Stiels zuströmen und damit neuen Raum für ihre Deponierung in Form von Stärke erfordern. Diese Annahme findet eine Stütze in der Tatsache, daß bei der von mir gewählten Versuchsanstellung niemals Knollen gefunden wurden, welche nicht dicht mit Stärke erfüllt waren, wie dies bei anderen kallösen Wundgeweben unter anderen Bedingungen häufig der Fall ist.

Die bisher geschilderten Tatsachen weisen darauf hin, daß

der Neubildungsvorgang an der durch das Abschneiden geschaffenen Basis des Blattstiels von *Sinningia* in engem Zusammenhang mit dem Zufluß und der Stauung der Kohlenhydrate steht. Ist diese Annahme richtig, so müßte eine Neubildung auch an anderen Orten des Stiels experimentell hervorgerufen werden können, wenn es gelänge, dort lokale Stauungen der assimilierten Kohlenhydrate zu bewerkstelligen. Diese Forderung läßt sich in einwandfreier Weise nicht verwirklichen, da es ohne Verwundung (etwa durch Einschieben von Hindernissen) nicht gelingt, eine Stauung hervorzurufen. Verwundungen aber mußten wegen der mit ihnen verbundenen Nebenwirkungen gerade vermieden werden. Ich habe mir deshalb dadurch zu helfen versucht, daß ich durch mechanische Hemmung die Entstehung resp. das Wachstum einer Neubildung an der Stielbasis nach Möglichkeit unterdrückte. Dadurch muß naturgemäß auch eine Stauung der assimilierten nicht zur Verwendung kommenden Kohlenhydrate veranlaßt werden, welche allmählich von der Basis des Stieles nach aufwärts fortschreitet. Die sich hierbei ergebenden Veränderungen in der Neubildungstätigkeit sowie in der Stoffverteilung sollen im folgenden Abschnitt beschrieben werden.

II. Die Verhinderung des Neubildungsvorganges an der Basis des Blattstieles und ihre Folgen.

1. Versuchsanstellung.

Die Versuche, welche dem genannten Zweck dienten, wurden in der Weise angestellt, daß die Stiele der Blätter gleich nach dem Abschneiden etwa bis zur halben Höhe mit einer starken Lage von Gips umgossen wurden. Der im Gipsverband befindliche Teil des Blattstiels war bei den ersten Versuchen nur 10 bis 15 mm lang, bei den späterhin angestellten dagegen 20—30 mm. Dann wurden die Gipsblöckchen in mit Torf gefüllte Kästen eingesenkt und zwar so tief, daß auch der freie Teil des Blattstiels noch zum Teil von Torfmull umgeben war. Selbst unter diesen Umständen war es oft recht schwierig, die Blätter lange Zeit hindurch gesund zu erhalten und besonders vor dem Vertrocknen zu schützen. Zwar vermag der Blattstiel, wie meine

Versuche dies zeigten, aus dem infolge seiner Einbettung in feuchten Torf dauernd nassen Gipsblock etwas Wasser aufzunehmen und ebenso vermag der freie Teil des Blattstieles dies aus dem umgebenden Torf zu tun. Aber die vom Blatte so gewonnene Wassermenge ist offenbar nicht allzugroß, und es beginnt deshalb, wenn der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in dem betreffenden Kulturhause nicht sehr hoch ist, das Blatt bald zu vertrocknen.

Man muß deswegen durch sehr reichliche Beschattung in den Mittagsstunden von vornherein dafür sorgen, daß die Wasserabgabe des Blattes dauernd gering bleibt und eine zu große Turgeszenzabnahme der Blattlamina wie des Stieles überhaupt nicht eintritt. Denn wenn die Blätter erst einmal stark zu welken begonnen haben, so vermögen sie späterhin den Wasserverlust selten zu ersetzen. Andererseits darf aber die Beschattung der Blätter nicht so groß sein, daß die Assimilationstätigkeit zu sehr eingeschränkt wird. Denn sobald die Menge der produzierten Kohlenhydrate unter ein gewisses Maß sinkt, wird das Wachstum des Blattes stark herabgesetzt und es kann vor allem eine Speicherung der Kohlenhydrate nicht mehr eintreten. Dann aber würden unsere Versuche den beabsichtigten Zweck verfehlen. Auch beginnen bei zu starkem Lichtentzug wie bei zu großer Feuchtigkeit die Blätter leicht zu faulen und es wird dadurch den Versuchen vorzeitig ein Ende gesetzt. Die Ausführung der Versuche stieß also auf allerhand Schwierigkeiten und es waren deshalb zunächst eine ganze Reihe von Vorversuchen erforderlich, um die richtige Kultur herauszufinden und schließlich zu den geschilderten Resultaten zu gelangen.

2. Die Neubildungsvorgänge.

Zu den ersten derartigen Versuchsreihen benutzte ich im Juni und Juli 1909 35 Blätter von 4 verschiedenen *Sinningia*-Rassen. Die Kulturbedingungen waren offenbar gerade während dieses Versuches sehr günstig, denn die meisten Blätter blieben monatelang am Leben und ließen auch ein geringes aber gut meßbares Flächenwachstum ihrer Spreiten erkennen. Nach etwa vier Wochen hatten sich an dem freien Blattstiel dicht oberhalb des Gipsblockes bei den meisten Blättern Wur-

zeln gebildet, welche von innen her die Epidermis durchbrachen. Doch trat die Wurzelbildung nur bei genügender Feuchthaltung der Stielpartien oberhalb des Gipses ein. Denn als einige eingegipste Blattstiele hier nicht mit Torf bedeckt wurden, blieben sie zwar lebensfähig, bildeten aber keine Wurzeln. Auch die gleich zu schildernde Knollenbildung blieb an diesen Blattstielen auf früher Stufe stehen¹. In den auf die Wurzelbildung folgenden Wochen vermochte man an den Blattstielen oberhalb des Gipsblockes geringe Anschwellungen wahrzunehmen, die zunächst langsam an Größe zunahmten, aber in etwa drei Monaten zu Knollen von Erbsen- bis Haselnußgröße herangewachsen waren.

Von dem geschilderten Verhalten machte nur eine Rasse eine Ausnahme. Bei ihr traten niemals solche Anschwellungen auf, obwohl die Blätter mit eingegipsten Blattstielen z. T. vier Monate hindurch völlig frisch und lebensfähig blieben². Die übrigen drei Rassen, die auch im Blattbau übereinstimmten, verhielten sich gleichartig. Von ihnen wählte ich diejenige aus, welche am widerstandsfähigsten war und die längsten Blattstiele besaß, also für unsere Versuche besonders gut geeignet war. Sie wurde mir von der Firma Haage & Schmidt-Erfurt durch Vermittlung unserer Gartenverwaltung freundlichst bestimmt und als echte Art, nämlich als die Stammart *Sinningia Regina Sprague*, bezeichnet. Auf sie beziehen sich die sämtlichen folgenden Schilderungen über die erzielten Hemmungserfolge.

Während die Knolle an der Basis der Blattstiele durch ein mehr oder weniger gleichmäßiges Wachstum des gesamten der Wundfläche benachbarten Parenchyms gebildet wird, entstanden die aus dem intakten Blattstiel hervorgehenden Knollen stets auf der Bauchseite dieser streng dorsiventral gebauten Organe. Die Rückseite des Stieles ist anfänglich gar nicht und auch späterhin nur in sehr geringem Grade an der Neubildung beteiligt. Das zeigt bereits eine rein äußerliche Betrachtung solcher

¹) Infolge der Schwierigkeit, die Knollenbildung ohne Umkleidung des Stieles mit feuchtem Material zu erzielen, konnte auch der Einfluß des Lichtes auf diese nicht geprüft werden.

²) Es war die gleiche Rasse von *Sinningia speciosa*, die, wie früher mitgeteilt, schon im Herbst nach dem Absterben der Spreite an der Knolle Sprosse bildete.

Knollen (vgl. Abb. 1), welche schon infolge ihrer Lage an der Vorderseite des Stieles ihren lokalisierten Ursprung anzeigen.

Noch klarer wird die Sachlage bei der Betrachtung des Querschnittes durch derartige nicht zu alte Anschwellungen. Hier zeigt sich, daß die ehemalige Gefäßbündelsichel noch völlig erhalten ist

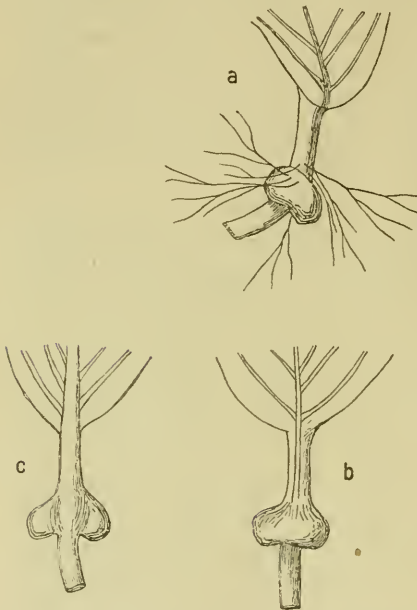


Abb. 1. Die Basis des Blattstiels war auf eine Länge von 15 mm mit Gips umgossen. Versuchsdauer: 19. VI. bis 14. IX. 1909. Nach dem Entgipsen gezeichnet. ($\frac{2}{3}$ der nat. Größe.) a = Halb von vorn. b = Vorderseite (Wurzeln entfernt). c = Rückseite (Wurzeln entfernt).

und ihre frühere Lage gegen die Rückenseite des Blattstiels bewahrt hat. Dementsprechend sind im Parenchym auf der Außenseite der Bündelsichel kaum Veränderungen zu bemerken; erst gegen ihre Flanken hin werden Zellteilungen häufiger. Auf der Bauchseite der Bündelsichel dagegen weist das parenchymatische Grundgewebe zahlreiche Zellteilungen auf und zwar nach der Peripherie hin in wachsender Menge. Dadurch wird die frühere Gewebearordnung der ehemaligen Bauchseite des Stieles bald gänzlich gestört und es resultiert hier schließlich eine kallusartige Gewebemasse. In ihr sind die ehemals in der Umgebung der Sichelenden wie im Grundparenchym der Bauchseite verteilt gewesen, durch das hypertrophische Wachstum des Parenchyms

weit auseinander gedrängten Einzelbündel noch zu erkennen. — Schon bald nach Beginn der Knollenbildung setzt unterhalb der Epidermis der betreffenden Blattstielpartien eine kräftige Peridermbildung ein. Sie gewinnt schnell an Ausdehnung, da durch die starke Zunahme der Stielschwellung Längsrisse auftreten, die immer erneute Peridermbildungen ver-

anlassen. Neue Festigungselemente werden übrigens in der Knolle nicht erzeugt. Die Wurzelenstehung ist die gleiche wie an der Basis der Blattstiele. Sie erfolgt, wie schon hervorgehoben, früher als die Anschwellung am Stiel. Die vermutliche Ursache hierfür soll später diskutiert werden.

Bei einer entsprechenden Vergrößerung des Gipsverbandes können die genannten Anschwellungen auch weiter oben am Blattstiel hervorgerufen werden. So zeigt unsere Abb. 2 ein Blatt, dessen Stiel bis zur Basis der Blattfläche mit Gips umgossen war. Hier hatte sich nach Verlauf von zwei Monaten noch im Bereich der Blattlamina

an der Einmündungsstelle der untersten Seitenrippen in die Hauptrippe eine Knolle gebildet, die wie eine Erbse der Rückenseite der Hauptrippe aufsaß (Abb. 2 b). Im Gegensatz also zu den am Stiel gebildeten Knollen, die in unseren Versuchen stets aus der Bauchseite desselben hervorgingen, war diese Bildung auf die Rückenseite lokalisiert. Der innere Bau entsprach dem äußeren Bilde, denn die Gewebe der Knolle waren lediglich aus dem Grundparenchym auf der Außenseite der Gefäßbündelsichel hervorgegangen, ohne diese zu sprengen.

Der letzte Erfolg legte die Frage nahe, ob es möglich sei, die Knollenbildung beliebig weit in die Blattlamina hinaufzuschieben und eventuell auch auf die Seitenrippen zu verlegen. Denn nach dem bisher Ermittelten mußte unter den gegebenen Bedingungen die Neubildung an allen größeren Bündeln, welche von wachstumsfähigem Grundparenchym umgeben waren, erzeugt werden können. Die zu diesem Zweck angestellten zahl-

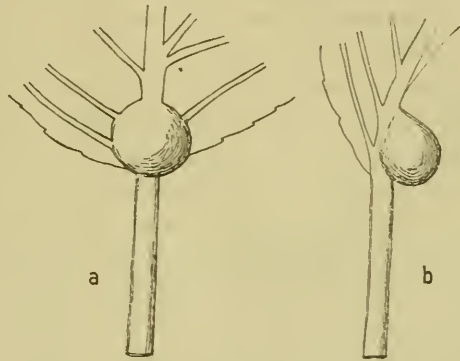


Abb. 2. Knollenbildung an der Basis der Blattlamina. Versuchsdauer: 10. VI. bis 18. VIII. 1913. — Wurzeln nicht gez. a = Rückseite des Blattes. b = Seitenansicht (etwas von hinten gez.). ($\frac{2}{3}$ der nat. Größe.)

reichen Versuche, bei welchen die verkürzten Blattstiele und der untere Teil der Lamina der isolierten Blätter mit Gips umgossen wurden¹, scheiterten leider zum größten Teil an dem schon früher angedeuteten Mißstand, nämlich der mangelhaften Wasserversorgung. Trotz der hohen Luftfeuchtigkeit des Kulturhauses vertrockneten die meisten so behandelten Blätter. Diejenigen aber, welche man, um reichlichere Feuchtigkeit zuzuführen, etwas tiefer in die Torfschicht eingelassen hatte, begannen meist nach Verlauf eines Monats Fäulniserscheinungen an der Spreite zu zeigen, die zum schnellen Absterben der Blattflächen führten, ehe ein Erfolg erzielt war. Nur in drei Fällen gelang es, den Fäulnisprozeß so lange aufzuhalten, bis eine Reaktion eintrat, die nun in der Tat in der Bildung kleiner Knöllchen an der Rückenseite sämtlicher in Betracht kommender Blattrippen, d. h. der Hauptrippen und der Seitenrippen erster Ordnung dicht oberhalb des Gipsblockes bestand. Damit aber war die oben aufgeworfene Frage im bejahenden Sinne gelöst.

Betrachten wir nun die anatomischen Verhältnisse, welche der monatelang (bis 100 Tage) in Gips eingeschlossene Blattstiel nach seiner Freilegung unterhalb der Knolle aufwies. Das Bild war bei fast allen untersuchten Blattstielen einheitlich. Zunächst ist hervorzuheben, daß sämtliche Gewebe, soweit sie nicht durch die gleich zu erwähnenden Wachstumsvorgänge zusammengedrückt waren, sich als durchaus lebensfähig erwiesen. In der nächsten Nähe der Wundfläche hatte eine rege Teilungstätigkeit der Zellen stattgefunden², die aber wohl längst eingestellt war, denn Kernteilungsfiguren waren nirgends mehr wahrzunehmen. Stets fand sich eine dünne Korkschiebt an der Wundfläche. Zahlreiche Wurzeln hatten sich im Innern gebildet und von der Bündelperipherie aus innerhalb des Grundparenchyms des Blattstiels ihren Weg nach abwärts gesucht, waren aber durch die Gipshülle am Austritt verhindert worden und zum Teil schon abgestorben. Diese starke Bildung von

¹) Sie wurden stets so ausgeführt, daß neben der Hauptrippe noch einige Seitenrippen 1. Ordnung bis zur halben Höhe von Gips umgeben waren.

²) Die Zellteilungstätigkeit war also umfangreicher, wie dies in intakten einige Zeit in Gips eingeschlossenen Organen, z. B. Wurzeln und Sprossen, der Fall zu sein pflegt (vgl. Hallbauer, 1909).

Adventivwurzeln innerhalb der Gipschülle war zu erwarten. Erleidet doch, wie wir aus Pfeffers Untersuchungen (1893, S. 357) wissen, auch in eingegipsten Keimwurzeln die Anlage von Nebenwurzeln keine Unterbrechung, sondern schreitet bis nahe an die Spitze vor (vgl. auch Simon 1904, S. 133).

Dieses Bild mannigfacher, recht regellos aussehender Wachstumsvorgänge erstreckte sich aber nur auf wenige Millimeter von der Stielbasis an aufwärts; 5 mm von ihr entfernt hörten die Zellteilungen, die ja auf dem Querschnitt sehr leicht feststellbar sind, allmählich auf. In einer Entfernung von 8—10 mm von der Wundfläche waren im Innern des Blattstiels bei keinem der vielen untersuchten Objekte noch Spuren einer Neubildungstätigkeit wahrzunehmen¹. Man durfte demnach annehmen, daß in dieser Region der Einfluß des Wundreizes bereits erloschen war. Erst direkt unterhalb der Knolle, d. h. in den letzten 1—2 mm des Stieles, der noch vom Gips umschlossen war, traten meist ziemlich unvermittelt Zellteilungen in größerer Menge auf, besonders in dem Parenchym an der offenen Seite der Bündelsichel. Sie bildeten bereits den Übergang zu den Geweben der eigentlichen Knolle. — Betrug also die Länge des in Gips eingeschlossenen Stielteils 25—30 mm, so konnte man sicher sein, daß hier eine Strecke von mindestens 10 mm Länge völlig unberührt von den Neubildungsvorgängen war.

Auch an längere Zeit hindurch kultivierten Blättern, die bereits eine erbsengroße Knolle an der freien Blattstielbasis gebildet haben, gelingt es, eine erneute Knollenbildung weiter oben am Blattstiel zu erzwingen, wenn man Knolle und Blattstiel mit Gips umgießt. Nur muß hier der Gipsverband sehr

¹) Bei einigen Objekten waren vereinzelte Wurzeln, welche sich im Stiel oberhalb der Kante des Gipsblockes gebildet hatten, innerhalb des Stiels nach abwärts gewachsen und hatten dabei das Stielparenchym der Länge nach durchbohrt und zusammengedrückt. Im Umkreis solcher Wurzeln war nun ein Teilungsgewebe gebildet, das gegen die eindringende Wurzel eine Korklage absonderte, wie dies schon früher anderweitig beschrieben wurde (vgl. Pfeffer, II, 157). Es handelte sich hier also nur um eine partielle Zellteilungstätigkeit, die erst auf den neuen von der wachsenden Wurzel ausgeübten Reiz hin erfolgt war. — Die normale Peridermbildung geht übrigens, wie überall am Blattstiel, auch unterhalb der Gipschülle stellenweise in geringem Umfange und unabhängig von der vorher genannten Neubildungstätigkeit vor sich.

stark sein, weil er sonst stets von der zunächst kräftig weiterwachsenden basalen Knolle gesprengt wird. Auch neigen derartig behandelte Blätter sehr leicht zum Vertrocknen. Immerhin gelang es mir, bei einigen solchen Blättern über dem Verbande kleine knollige Verdickungen des Blattstiels zu erhalten, deren anatomische Struktur ganz der soeben geschilderten entsprach.

3. Das Verhalten der Kohlenhydrate.

Betrachten wir zunächst die Blattstiele, welche noch keine beginnende Neubildung oberhalb des Gipsblockes zeigen in bezug auf die Verteilung der Kohlenhydrate. Anfangs ist in solchen Stielen eine im Laufe der Zeit ständig zunehmende Menge von reduzierendem Zucker zu konstatieren. Dann tritt allmählich auch Stärke in den Zellen des Parenchyms auf und zwar zunächst meist nur in der Umgebung der freien Enden der Bündelsichel, d. h. also auf der offenen Seite des Bündels, sowie um die dort liegenden isolierten Bündelchen herum. Diese lokalisierte Stärkebildung beginnt an der Basis des Blattstiels und schreitet allmählich nach oben hin weiter. Die Stärkekörner sind noch klein und in geringer Menge in den Zellen verteilt. Etwa 3 Wochen nach Beginn der Versuche ist bei nicht zu langen Stielen die Ablagerung der Stärke bereits im ganzen sowohl im Gips liegenden wie freien Blattstiel bis zur Blattlamina wahrzunehmen¹. Doch bleibt der geschilderte Abfall in der Verteilung bestehen. Stets finden sich an der Stielbasis weit größere Stärkemengen wie in den apikalwärts gelegenen Partien des Blattstiels. — Nach weiteren Wochen breitet sich besonders an der Stielbasis die Ablagerung der Stärke in mäßigem Umfang über den ganzen Querschnitt des Stieles aus. Jetzt ist auch Stärke in den peripher gelegenen Parenchymzellen bis unter die Epidermis hin zu finden. Inzwischen ist die Menge des reduzierenden Zuckers noch gestiegen und wächst auch in den folgenden Wochen noch weiter an, besonders in den im Gipsverband liegenden Partien des Blattstiels.

¹) Der zeitliche Verlauf der Stärkeablagerung richtet sich naturgemäß nach den Kulturbedingungen, besonders nach der Beleuchtung und ist außerdem bei den einzelnen Objekten verschieden.

Nach etwa zwei Monaten oder wenig vorher pflegen sich die ersten Anzeichen einer Schwellung des Stiels oberhalb des Gipsblocks bemerkbar zu machen (vgl. S. 611). Solche Stadien gewähren in der Verteilung der Stärke bereits ein anderes Bild wie die jüngeren. Es hat nämlich lokal in den anschwellenden Blattstielpartien dicht oberhalb des Gipsblockes eine bedeutend größere Anhäufung von Stärke wie bisher stattgefunden, die sich besonders auf das innerhalb der Bündelsichel und das ihrer offenen Seite vorgelagerte Parenchym erstreckt, während die peripheren Schichten ziemlich stärkearm zu sein pflegen. Nach der Blattlamina hin nimmt die Stärkeansammlung allmählich ab, kann sich aber bei kürzeren Blattstielen bis in die Hauptrippe der Lamina hinein in mäßigem Umfang erstrecken. Der Stärkebestand im eingegipsten Blattstiel hat jetzt gegen früher etwas abgenommen, besonders auffällig in den unterhalb der Anschwellung gelegenen Partien; nur an der Basis ist er noch in der früheren Größe vorhanden. Zucker findet sich im ganzen Stiel bis zur Blattlamina recht reichlich, oft etwas mehr in der sich bildenden Knolle, läßt aber in seiner Gesamtmenge keinen nennenswerten Unterschied gegen das vorherige Stadium erkennen.

Mit dem zunehmenden Wachstum der Knolle, das jetzt rapide fortschreitet, nimmt auch die Füllung des Parenchyms mit Stärke dauernd zu. Die Einzelkörner werden größer, ihre Anzahl in den einzelnen Zellen vermehrt sich bedeutend. Außerdem werden jetzt alle Schichten des Stielparenchyms, nicht nur die zentralen, gleichmäßig zur Stärkespeicherung herangezogen. Nur das auf der Rückenseite des Stiels liegende, nicht in den Neubildungsvorgang einbezogene Grundparenchym sowie die peripheren, direkt unter dem Periderm gelegenen Zellschichten sind stärkefrei. Unterdessen ist der eingegipste Blattstiel immer stärkeärmer geworden; zunächst sind es die an die neue Knolle angrenzenden Partien bis auf den ihr direkt anliegenden 2—3 mm langen Abschnitt, dann die weiter basalwärts gelegenen. Schließlich finden sich nur an der Blattstielbasis noch geringe Stärkemengen; im übrigen Stiel auch oberhalb der jungen Knolle ist die Stärke meist ganz oder bis auf geringe Reste verschwunden.

Der zuletzt geschilderte Zustand tritt ungefähr dann ein, wenn die junge Knolle reichlich Erbsengröße erreicht hat. Jetzt ist sie in ihrer ganzen Ausdehnung dicht mit Stärke erfüllt, so daß Jodbehandlung eine tiefschwarze Färbung der Schnitte bewirkt und hierdurch das hypertrophische Gewebe gegen die kaum gefärbten basalen und apikalen Blattstielteile scharf abgesetzt erscheint. Die einzelnen Stärkekörner selbst haben eine bedeutende Größe erreicht, die größten übertreffen diejenigen des Stieles mindestens um das Vierfache an Größe, sind stark exzentrisch gebaut im Gegensatz zu den kleinen konzentrischen Körnern des Stieles. — Zucker findet sich im ganzen Stiel wie in der Knolle überall reichlich, meist in annähernd gleicher Verteilung im ganzen Gewebe. Doch ist seine Konzentration merklich gegen diejenige zur Zeit der beginnenden Knollenbildung zurückgegangen. — Auch die Verteilung und Stauung der Kohlenhydrate in den bis in die Rippen der Blattlamina hinein verlegten Knollenbildungen gewährt ein analoges Bild. Von einer Schilderung kann deshalb abgesehen werden. Vielfach finden sich hier die an die Bündel angrenzenden Palisadenzellen und das Schwammparenchym stark mit Stärke angereichert. Der Gehalt an reduzierendem Zucker ist in dieser Region stets sehr beträchtlich.

4. Die nachträglich hervorgerufene Bildung der Basalknollen.

Längere Zeit wie 3 Monate hindurch gelang es meist nicht, die Basalteile der Blattstiele im Gipsverband frisch und lebensfähig zu erhalten. Dann begannen sich Fäulniserscheinungen an der Schnittfläche zu zeigen, die schnell weiter apikalwärts vorschritten. Um die Frage zu entscheiden, ob die lange Zeit am Wachstum verhinderten Blattstielbasen noch zur Neubildungstätigkeit fähig seien, mußten deshalb Objekte von dem bezeichneten Alter verwendet werden. Diese wurden vorsichtig von der Gipshülle befreit und in feuchtem Torf unter den bisherigen Bedingungen weiter kultiviert, z. T. der besseren Ernährung wegen später in Erde übertragen. Der Erfolg war bei genauer Beobachtung meist schon nach 8—14 Tagen äußerlich in einem geringen Dickerwerden der Stielbasis wahrzunehmen. Allmählich entwickelte sich auch hier ein kleiner

Kallus, der in 6—7 Wochen Erbsengröße erreichte, wie dies Abb. 3 zeigt. — Das Wachstum der alten Stielknolle an solchen Objekten geht zunächst noch kräftig weiter. Das erwiesen die Messungen an der auf Abb. 3 dargestellten Knolle, deren Umfang bei der Freilegung des Basalstieles 59 mm (14. Sept.), bei der Zeichnung am 4. Nov. = 73 mm betrug.

Allmählich läßt allerdings das Wachstum der oberen Knolle nach, was aus der Betrachtung der Abb. 4 hervorgeht, die ein älteres Stadium solcher sekundären Knollenbildung zeigt. Die Blattstielbasis, welche hier drei Monate in Gips gelegen hatte, wurde am 23. Okt. von der Hülle befreit. Die obere Knolle besaß zu diesem Zeitpunkt einen Umfang von 35 mm, bei Beendigung des Versuches am 10. Jan. dagegen einen solchen von 43 mm, während die neugebildete basale Knolle in dieser Zeit einen Umfang von 54 mm erreicht hat. Leider ist eine dazwischenliegende Messung verloren gegangen; sie hätte zeigen können, daß in den letzten zwei Monaten ein nennenswertes Wachstum der oberen Knolle überhaupt nicht mehr erfolgt ist, ihr Wachstum also korrelativ ge-

hemmt war. — In Hinblick auf unsere späteren theoretischen Betrachtungen muß noch hinzugefügt werden, daß bei den auf Abb. 3 und 4 dargestellten Objekten der Blattstiel in Ausdeh-

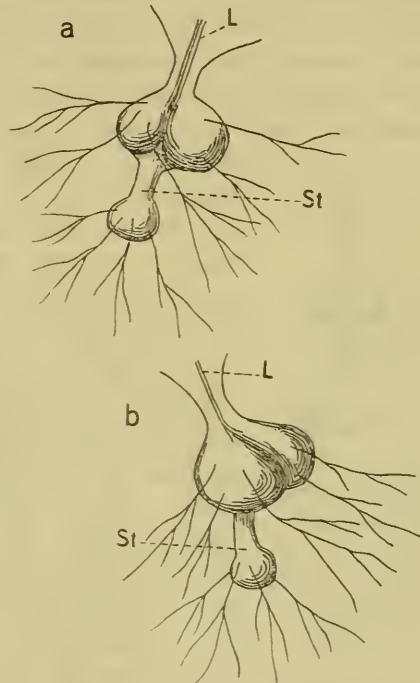


Abb. 3. Doppelte Knollenbildung: Primäre Stielknolle und sekundäre Basalknolle. Der Stiel befand sich vom 19. Juni bis 14. September 1909 in Gips und wurde dann freigelegt. Weiterkultur bis 4. November, dann gezeichnet. L = Blattlamina. St = der unveränderte Blattstiel zwischen beiden Knollen. a = Vorderansicht. b = Seitenansicht. ($\frac{2}{3}$ der nat. Größe.)

nung von 5 mm zwischen beiden Knollen auch nach Abschluß der Versuche noch unverändert war und nicht an der Wachstumstätigkeit teilgenommen hatte.

Auch in der Verteilung der Stärke machen sich in solchen entgipsten Blattstielen bald Veränderungen bemerkbar. Zunächst beginnt an der Blattstielbasis, wo, wie schon gesagt, die Reservestärke nie ganz verschwindet, eine Zunahme der dort immer nur kleinen Stärkemengen im Verein mit den ebenfalls sehr bald auftretenden neuen Zellteilungsvorgängen. Trotzdem diese letzteren ansehnliche Mengen von Kohlenhydraten beanspruchen,

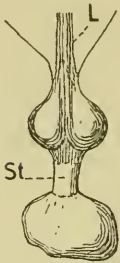


Abb. 4. Doppelte Knollenbildung. Erklärung im Text. Wurzeln nicht gezeichnet.

Stiel vom 28. VII. bis 23. X. 1909 im Gipsverband.

Weiterkultur bis 10. I. 1910, dann gezeichnet. Vorderansicht ($\frac{2}{3}$ der nat. Größe).

L = Blattlamina. St = der unveränderte Blattstiel zwischen beiden Knollen.

fließen der Basis offenbar genügende Massen Kohlenhydrate zu, um die Gewebeneubildung wie die Stärkeablagerung gleichzeitig zu unterhalten. — Der Zustrom von Kohlenhydraten wird nun augenscheinlich nicht allein durch die Assimilationstätigkeit des Blattes unterhalten, sondern wird auch aus den in der oberen Knolle vorhandenen Reserven gespeist. Das zeigt eine mikrochemische Untersuchung dieser Knollen etwa 14 Tage nach dem Freilegen des unteren Blattstieles. Zu diesem Zeitpunkt ist nämlich in den basalen, direkt an den Blattstiel angrenzenden Teilen der Knolle bereits eine starke Verringerung der dort aufgespeichert gewesenen Stärkemenge zu konstatieren; auch der schmale, hier an die Knolle angrenzende, nur 2—3 mm breite bisher stärkeführende Abschnitt des Stieles ist jetzt fast ganz stärkefrei. Von Woche zu Woche schreitet der Abbau der Stärke weiter, indem er nun auch von der Spitze der Knolle her beginnt, von dort nach unten vordringt und sich weiter auf die Randpartien der Knolle ausdehnt.

Der Abbau der Stärke der oberen Knolle geht aber relativ langsam vor sich, da das Blatt offenbar stark assimilatorisch tätig ist und den Hauptnachschub der Kohlenhydrate selbst besorgt. Die Hauptmenge der aufgespeicherten Stärke bleibt in der Knolle zurück, wie dies die Versuchsobjekte

zeigten, welche 2—3 Monate nach dem Entgipsen untersucht wurden. Bei ihnen waren zwei Drittel des Knolleninnern noch dicht mit Stärke erfüllt, während sich die gesamte Randzone etwa in der Breite des ehemaligen Außenparenchyms des Stieles ganz stärkefrei erwies. Nur an der Basis und an der Spitze der Knolle und von der ehemaligen Rückenseite des Stieles aus war der Abbau der Stärke innerhalb des Knollengewebes etwas weiter gegen das Innere hin vorgedrungen. — Die heranwachsende junge Basalknolle füllt sich sehr bald dicht mit Stärke; Wachstum und Stärkespeicherung halten auch hier wieder gleichen Schritt. — Reduzierender Zucker ist während dieser ganzen Periode in fast stets gleichbleibend großer Menge im ganzen Stiel und den beiden Knollen nachzuweisen.

III. Rückblick.

Überblicken wir noch einmal im Zusammenhang die Ergebnisse der mitgeteilten Studien! Unsere Versuche entsprachen insofern den eingangs aufgestellten Forderungen, als wir uns hierzu eines Objektes bedient hatten, dessen Blätter bei Beginn der Versuche arm an Kohlenhydraten waren. Da die zur Unterhaltung der einsetzenden Neubildungen erforderlichen Stoffe erst vom Blatte erzeugt werden mußten, so war es möglich, die Abhängigkeit der Neubildungsprozesse von dem Ausmaß der zuströmenden Assimilate in bestimmtem Umfange zu ermitteln. Allerdings lag eine gewisse Einseitigkeit darin, daß nur die Kohlenhydrate, Stärke und reduzierender Zucker, in den Kreis der Betrachtung gezogen wurden. Aber einmal sind gerade dies die Stoffe, die sowohl als Reserve- wie auch als Baustoffe zunächst in Frage kommen. Dann gestatten ihre bekannten mikrochemischen Reaktionen auch eine einigermaßen zuverlässige quantitative Schätzung, die gerade in vorliegendem Falle von großer Wichtigkeit war.

Was nun die Mengenverteilung der genannten Stoffe anbetrifft, so hatten wir festgestellt, daß bei guter Beleuchtung bald nach dem Isolieren der Blätter den Blattstielen, besonders ihren Basalteilen recht bedeutende Kohlenhydratmengen zuströmen, die zunächst in der Vergrößerung der Zuckermengen des Grundparenchyms, dann in der beginnenden Ablagerung von Stärke daselbst wahrnehmbar werden. Es besteht wohl

kein Zweifel, daß diese Stoffe und ihre Stauung bereits als starker Reiz auf den Neubildungsprozeß einwirken und ihn in seinem ganzen Verlaufe beeinflussen können. Aber neben diesem Reize gehen in der ersten Zeit nach der Isolierung noch andere Reizwirkungen einher, die mit der Abtrennung des Blattes von der Mutterpflanze zusammenhängen und vor allem einmal in den Korrelationsstörungen, andererseits in dem sogenannten Wundreiz bestehen, jenem nicht analysierbaren Komplex von verschiedenartigen Einzelreizen. Gerade der Wundreiz gibt in diesem Falle sicherlich den ersten Anreiz für die zum Wundverschluß führenden Zellteilungsvorgänge, die auch ohne Vorhandensein großer Reservestoffmengen realisiert werden können. Ob aber auch die weiterhin anschließenden Neubildungsvorgänge, wie die Wurzelbildung und die Ausgestaltung des Kallus zu einem knollenartigen Organ, durch die letztgenannten Reizwirkungen oder durch die der zuströmenden Assimilate bedingt werden, entzieht sich vorläufig noch unserer Kenntnis.

Zunächst war nur konstatierbar, daß der heranwachsende Wundkallus eine sehr ausgiebige Versorgung mit Kohlenhydraten erfährt, oft so stark, daß seine Gewebe kaum imstande zu sein scheinen, den gesamten ihnen zuströmenden Zucker schnell genug in Form von Stärke abzulagern. Vielfach führte dann die starke Stauung der Kohlenhydrate dazu, daß zunächst auch im Grundparenchym des Blattstiels oft bis zum Ansatz der Blattlamina im Umkreis der Bündelsichel beträchtliche Stärkemengen zur Ablagerung kamen. Dies aber geschah nur vorübergehend; denn in späteren Stadien der Knollenbildung findet man den Blattstiel fast durchgängig stärkefrei. Es ist eine Abwanderung in die Knolle erfolgt, deren Zellen nun mit Stärke vollgepfropft erscheinen. Augenscheinlich ist jetzt das Stadium erreicht, wo das Ausmaß des Knollenwachstums in ganz bestimmter Beziehung zur Menge der zugeführten Kohlenhydrate steht. Denn von nun ab werden auch bei lebhafter Assimilationstätigkeit der Blätter im Blattstiel keine nennenswerten Stärkemengen mehr angetroffen. Die gesamten nicht für das Wachstum der Knolle benötigten Kohlenhydrate werden jetzt in der Knolle in Form von Stärke deponiert.

Obwohl das geschilderte Verhalten der Kohlenhydrate im isolierten Blatt von *Sinningia* unzweifelhaft auf einen engen Zusammenhang zwischen dem Ausmaß dieser Stoffe und demjenigen des Neubildungsvorganges hinweist, so war damit noch nicht die Frage entschieden, ob der Neubildungsvorgang allein durch die Anhäufung der Kohlenhydrate ausgelöst werden kann. Zu ihrer Entscheidung mußte experimentell versucht werden, die Entstehung der Neubildung in der Umgebung der eigentlichen Wundfläche zu unterdrücken und sie nur in solchen Regionen des Blattstieles zuzulassen, wo die Folgen des Wundreizes nicht mehr zu bemerken waren. Als Mittel hierzu diente ein starker Gipsumguß, der bis zu derjenigen Region des Blattstieles hinaufreichte, wo sicher keine im Zusammenhang mit der Isolierung des Blattes stehenden Gewebeveränderungen mehr auftraten.

Der Gipsverband verhinderte zwar nicht die mannigfachen Neubildungsvorgänge an der Basis des Blattstieles, setzte ihrer Ausdehnung aber enge Grenzen und wirkte gleichzeitig auf ein allmähliches Abklingen derselben während der weiteren Versuchsdauer hin. Von besonderer Wichtigkeit war ferner, daß infolge der Unterdrückung des Kalluswachstums an der Basis die Neubildungstätigkeit sich nicht weiter nach oben hin ausdehnte, sondern nur in dem gleichen Bereich bestand, den sie auch am nicht eingegipsten Blattstiel einzunehmen pflegt. Im oberen Teil des eingegipsten Blattstiels, und dies ist besonders zu betonen, waren also keine neuen Wachstumsreaktionen mehr wahrnehmbar. Daraus ist wohl zu folgern, daß diese Region von der Wirkung der von der Wunde ausgehenden Reize nicht mehr betroffen wurde oder daß diese letzteren dort schon frühzeitig abgeklungen waren. Jeder Wachstumserfolg oberhalb des Gipsblockes mußte demnach auf Konto anderer Reizwirkungen zu setzen sein.

Als solche Reizwirkungen sind aber in erster Linie jene zu betrachten, die durch die ständig anwachsende Stauung, d. h. die zunehmende Konzentration der Kohlenhydrate ausgelöst werden. Wir sahen zwar, daß der zuströmende Zucker im Parenchym des Blattstiels in Form von Stärke mit der Zeit in wachsendem Maße abgelagert wird. Doch sind die Mengen im gesamten

Blattstiel, abgesehen von den mehr angefüllten Basalteilen, nicht allzu groß und auch die einzelnen Stärkekörner daselbst bleiben klein. Es tritt also im Stiel niemals eine auch nur annähernd so große Stärkespeicherung wie in den Geweben der Knolle ein. Auch ist es auffallend, daß man in den nicht geteilten Parenchymzellen nur kleine konzentrische Stärkekörner findet, die das Aussehen transitorischer Stärke haben, während das Kallusgewebe der Knolle späterhin in der Hauptsache mit großen exzentrischen Stärkekörnern erfüllt ist. Nach dem Gesagten erweckt es fast den Anschein, als ob der intakte Blattstiel nicht die Fähigkeit besäße, als Speicherorgan zu dienen. Nur an der Stielbasis, wo infolge der begrenzten Neubildungstätigkeit ein kleinerer »innerer« Kallus gebildet ist, fällt die Stärkespeicherung und die Dimension der einzelnen Körner etwas größer aus.

Infolge der sehr gehemmten Stärkebildung wird aber die Anhäufung des reduzierenden Zuckers in den noch längere Zeit in Gips eingeschlossenen Blattstielen immer ansehnlicher, wie dies klar aus dem bei entsprechenden Stadien gefundenen überaus starken Cu_2O -Niederschlag zu erkennen ist. Und nun machen sich als Folge davon im freien Blattstiel oberhalb des Gipsblockes die ersten Anzeichen einer Neubildungstätigkeit zunächst im Innern durch die beginnenden Zellteilungsvorgänge, wenig später auch äußerlich durch eine Schwellung des Blattstiels, bemerkbar. Ist aber erst einmal der Anstoß zur Zellteilungstätigkeit in dieser Region des Blattstiels erfolgt, so schreitet die Gewebeneubildung und damit die Ausgestaltung der Knolle rasch vorwärts, da ausreichende Baustoffe zur Verfügung stehen.

Schon vorher, ebenfalls im Stadium stärkster Zuckeranreicherung sind aus dem freien Stiel oberhalb des Gipsblockes Wurzeln entstanden, also zu einer Zeit, wo die auf eine innere Kallusbildung abzielenden Zellteilungsvorgänge im Parenchym noch nicht wahrnehmbar sind. Naturgemäß treten bald im Anschluß an die Durchbohrung des Außenparenchyms durch die Wurzeln in ihrer nächsten Umgebung Zellteilungen im Parenchym auf. Diese aber bewirken nur eine Abgrenzung der Wurzeln, jedoch keine eigentliche Kallusbildung und nehmen nur einen geringen

Umfang ein. Wurzelbildung und Kallusbildung können vollkommen lokalisiert und voneinander getrennt im Blattstiel vortreten gehen. — Die Wurzelbildung erfolgt übrigens nur in dem Fall, wenn dem Blattstiel in der betreffenden Region von außen her genügend Feuchtigkeit zugeführt wird. Zu den Bedingungen für die Wurzelbildung gehört also neben der erforderlichen Zuckerkonzentration, dem eigentlichen auslösenden Faktor, auch eine hinreichende Wasserversorgung.

Wir haben es hier demnach mit Neubildungsvorgängen zu tun, die lediglich dadurch ausgelöst werden, daß die Zuckerkonzentration eine bestimmte Grenze erreicht resp. überschreitet. An der Basis des Blattstiels und in den übrigen eingegipsten Partien desselben, wo infolge des dorthin gerichteten Stromes der Kohlenhydrate die Stauung am stärksten ausfällt, sind weitere Gewebeneubildungen nicht möglich. Sie können erst dort erfolgen, wo dem Wachstum mechanisch keine Schranken mehr gesetzt sind und wo gleichzeitig das nächst stärkste Stauungsmaximum im Blattstiel besteht, d. h. an der Grenze oberhalb des Gipsverbandes. Hier kommt es nun zu einer Hypertrophie des Stielparenchyms, d. h. zu einer »inneren Kallusbildung«, die nach außen Knollenform annimmt und nun sogleich der Deponierung der überschüssigen Kohlenhydrate dienstbar gemacht wird.

Solange die neue in den Blattstiel eingeschaltete Knolle in der Entwicklung begriffen ist, bildet sie einen Anziehungspunkt zunächst für den vom Blatt zuströmenden Zucker. Dann aber kommt auch die in der eingegipsten Blattstielpartie deponierte transitorische Stärke an die Reihe, die nun allmählich an Menge abnimmt. Der Abbau dieser Stärke geht dauernd weiter, bis schließlich der im Gips befindliche Stielteil fast gänzlich von Stärke befreit ist. Diese Tatsache findet übrigens ein Analogon in gewissen Beobachtungen Vöchtings, gelegentlich seiner Untersuchungen über die Knollenbildung (1887, 29). Hier stellte Vöchting nämlich fest, daß bei der Förderung des Knollenwachstums seiner stärkekranken Kartoffelpflanzen die betreffenden Sprosse zugunsten der wachsenden Knollen schließlich ganz von Stärke entleert wurden.

In dem Augenblicke, wo der Basis des Blattstiels wieder

die Möglichkeit gegeben ist, ein erneutes Wachstum aufzunehmen, d. h. nach Entfernung des Gipsverbandes, reißt auch die Basis wieder den Strom des Zuckers an sich, indem sie ihn zunächst zur Gewebe-(Knollen-)Bildung und später zur Formierung von Stärke benutzt. Es entsteht nun eine Konkurrenz im Wachstum zwischen beiden Knollen, in der zunächst noch die obere, wohl mit Hilfe der in ihr selbst deponierten Reservestoffe, den Vorrang behält. Allmählich aber bleibt sie im Wachstum zurück und wird schließlich von der basalen Knolle an Größe erreicht und überflügelt. Auch die Mengenverhältnisse der Stärke der oberen Knolle zeigen diesen Konkurrenzkampf an; denn es geht sehr bald nach Freilegung des Stiels und mit Beginn der basalen Knollenbildung ein steter Abbau der Stärkemengen in den peripheren Geweben der oberen Knolle vor sich. Ob diese nun zur Unterhaltung des Wachstums der alten Knolle verbraucht oder aber nach abwärts zur neuen Knolle transportiert werden, ist naturgemäß nicht festzustellen.

IV. Schlußbetrachtungen.

Die Ansichten, welche früher über die Beziehungen zwischen den stofflichen Verhältnissen in isolierten Pflanzenorganen und den an ihnen auftretenden Neubildungsvorgängen geäußert und einleitend mitgeteilt wurden, waren rein hypothetischer Natur. Es war in keinem Fall das tatsächliche Verhalten der Reservestoffe, ihre Wanderung und Anhäufung experimentell geprüft worden. Alles, was man darüber vorbrachte, beruhte lediglich auf Vermutung. — Diese Lücke suchten die vorliegenden Untersuchungen auszufüllen, indem sie sich zunächst darauf beschränkten, an einem relativ einfach gebauten Objekt, den Blattstecklingen von *Sinningia*, das Verhalten der während der Versuchsdauer assimilierten Kohlenhydrate, ihre Wanderung und Deponierung sowie ihre Beziehungen zu den am Stiel unter den verschiedenen Versuchsbedingungen auftretenden Neubildungen zu verfolgen.

Die Einzelheiten, welche über das Zustandekommen der Knollenbildung ermittelt wurden, gestatteten es, einen innigen Zusammenhang zwischen der Häufung der Kohlenhydrate im Stiel und der Auslösung der Neubildungsvorgänge nachzuweisen.

Unsere Befunde zeigten im besonderen an, daß der reduzierende Zucker im Blattstiel eine bestimmte Konzentration erreichen muß, bevor die anormale zur Neubildung führende Zellteilungstätigkeit des Grundparenchyms ausgelöst wird. Wir begegnen hier demnach analogen Verhältnissen, wie sie zuerst durch Schimper für die Stärkebildung aufgedeckt wurden, die nämlich stets dann erfolgt, wenn die Menge der Glukose in den Zellen ein bestimmtes Maximum überschreitet (1885, 787). — Wie für die Stärkebildung, so ist auch für die Auslösung der Neubildungsprozesse die maßgebende Zuckerkonzentration, die Grenzkonzentration, wie wir sie nennen wollen (vgl. Czapek I, 482), allem Anschein nach für die einzelnen Pflanzenarten eine ungleiche, d. h. eine spezifische. Sie ist es ferner aber offenbar auch für die verschiedenen Arten von Neubildungen innerhalb derselben Pflanze. So scheint die erforderliche Konzentration z. B. für die Wurzelbildung, die in unseren Versuchen früher wie die Knollenbildung einsetzte, erheblich niedriger zu sein wie für die letztere.

Ist die Auslösung des Neubildungsvorganges im Blattstiel erst einmal erfolgt, so kann die Teilungstätigkeit fernerhin durch geringere Zuckermengen unterhalten werden. Wäre dies nicht der Fall, so müßte sie sonst sehr schnell zum Stillstand kommen, da von nun ab die Konzentration des Zuckers infolge seines starken Verbrauchs als Baumaterial und zur Stärkebildung recht bedeutend sinkt. Für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen übrigens auch die früheren Befunde, welche ergaben, daß die Kallusbildung an der Blattstielbasis bei erheblich niedrigerer Zuckerkonzentration vor sich zu gehen vermag. Denn die Auslösung des dort stattfindenden Neubildungsvorganges erfolgt zunächst durch die Abtrennung des Stiels und die Schaffung einer Wundfläche. Die infolge der Einflüsse der Wunde in ihrer nächsten Nähe auftretende Zellteilungstätigkeit, d. h. also die einfachen Vernarbungsvorgänge, gehen dann aber sofort und unmittelbar in die Kallusbildung über. Eine besondere Auslösung der letzteren ist nicht mehr erforderlich; eine Scheidung beider Vorgänge ist demnach hier nicht möglich. Deswegen war es von maßgebender Bedeutung, die Knollenbildung in andere Regionen des Blattstiels zu verlegen.

Denn nur so wurde es ermöglicht, die Wundeinflüsse vollständig auszuschalten und die Wirkungen der Zuckerstauung rein zu übersehen.

Nach dem Gesagten sind also die stofflichen Bedingungen, welche einerseits für die Auslösung des Neubildungsvorganges (Knollenbildung), andererseits für seinen weiteren Verlauf maßgebend sind, wenn sie auch bezüglich ihrer Qualität übereinstimmen, in quantitativer Hinsicht nicht die gleichen. Wir sahen, daß für die Auslösung des Vorganges eine höhere Konzentration an reduzierendem Zucker erforderlich war, wie für die Aufrechterhaltung der ausgelösten Teilungs- und Wachstumstätigkeit innerhalb der Blattstielgewebe. Auch die beiden Arten der am Blattstiel auftretenden Neubildungen, die Knollen- und die Wurzelbildung, beanspruchten für ihre Auslösung einen in quantitativer Hinsicht differierenden Reiz, indem die letztere schon bei einer erheblich geringeren Zuckerkonzentration erfolgen konnte, wie die erstere. Vielleicht unterliegt auch die Auslösung der sproßbildung an der Knolle ähnlichen quantitativen Verschiedenheiten. Dies aber ließ sich, wie schon bemerkt, für unseren Fall nicht ermitteln, da die benutzten Arten erst nach einer gewissen Ruheperiode Sprosse an der Knolle bilden¹.

¹) Unsere Feststellung, daß das Auftreten der einzelnen Neubildungsarten jedesmal an eine bestimmte Konzentrierung der Kohlenhydrate geknüpft ist, findet eine weitere Stütze in einigen Beobachtungen von D o p o s c h e g - U h l á r (1911, 56). Dieser Autor fand nämlich, daß Blattstecklinge von *Achimenes hirsuta*-Pflanzen, welche infolge dreitägiger Kultur in hellem Licht und gleichzeitiger Entnahme sämtlicher sproßknospen mit Assimilaten angereichert waren, innerhalb von 3 Wochen Sprosse und Wurzeln produzierten, während Blattstecklinge von Pflanzen der gleichen Art, die vorher 3 Tage im Dunkeln gehalten wurden, nach dreiwöchentlicher Kultur im Licht nur Wurzeln gebildet hatten. — Eine gewisse Abhängigkeit der Qualität der Organbildung von rein quantitativen Änderungen der Nahrungssubstanzen schwebte übrigens früher bereits K l e b s vor (vgl. 1904, 611 u. 1906, 266). Analytische Untersuchungen über den Zucker- und Stickstoffgehalt blühreifer und nicht blühbarer *Sempervivum*-pflanzen haben dann später (1909, 9) für diesen Spezialfall eine Bestätigung seiner Annahme erbracht. — Auch D o s t á l (1911, 33) hat ähnliche Ansichten, allerdings in sehr hypothetischer, mehr S a c h s Ideen zuneigender Form geäußert.

Gerade unser Objekt war zum Studium der Stauungsverhältnisse besonders geeignet, da die von der Lamina in den Blattstiel ziehenden Gefäßbündel einen gradlinigen Verlauf nehmen und sich die Ableitung der Assimilate deshalb in normaler Weise gestaltet. Es gibt aber auch regenerationsfähige Blätter, wo dies offenbar nicht der Fall zu sein scheint, wo irgendwelche geringfügigen morphologischen Störungen im Verlauf der Leitungsbahnen bereits eine Stauung der Kohlenhydrate in anderen Regionen, besonders an der Ansatzstelle der Blattlamina bewirken können. Damit mag dann zusammenhängen, daß solche Stellen von der Neubildungstätigkeit bevorzugt werden. — Man könnte zwar in diesem Falle behaupten, daß die betreffenden Stellen der Blattlamina bereits für die Neubildung präformiert wären und deshalb die Nahrungsstoffe anzögen, indem man auf der alten schon zitierten Anschauung fußt, daß die Nährstoffe dahin strömen, wo die Organbildung stattfindet. Dagegen läßt sich dann aber einwenden, daß hier die Stoffansammlung das primäre, die Organentstehung nachweislich das sekundäre ist. Denn in solchen Stadien ist anatomisch noch keine Organanlage zu erkennen, während man sie später vom ersten Moment ihrer Entstehung an sicher zu konstatieren vermag. — So sprechen auch diese scheinbaren Ausnahmefälle offenbar nicht gegen die vorgetragene Stauungstheorie.

Andererseits beobachtet man bei gewissen Objekten schon bald nach der Isolierung (nach einigen Tagen) sehr bedeutende Stärkeansammlungen bei relativ geringer Zuckerkonzentration. Die Neubildungstätigkeit dagegen setzt erst später ein, ohne daß bis dahin die Zuckerkonzentration noch wesentlich steigt. Augenscheinlich ist hier die Grenzkonzentration für den Neubildungsvorgang eine relativ niedrige, liegt aber immer noch etwas höher wie diejenige für die Stärkebildung. Wenn dies letztere nun auch nicht der Fall sein sollte, so wäre hier das viel spätere Beginnen der Neubildungsvorgänge schon dadurch zu erklären, daß erst eine gewisse Zeitspanne nach der Stoffreizung verlaufen muß, ehe deren Folgen bemerkbar werden. Denn wie bei jedem anderen Reizvorgang muß sicher auch hier nach der Perzeption des Reizes eine bestimmte Zeit (Reaktions-

zeit) verstreichen, bis die durch den Reiz erweckten vorbereitenden Vorgänge innerhalb der Zellen eine gewisse Höhe erreicht haben und die Neubildungstätigkeit beginnen kann.

Über den zeitlichen Verlauf der einzelnen Phasen der Neubildungsvorgänge sind wir zunächst noch gar nicht unterrichtet. Wir müssen hier erst einmal darangehen, den Neubildungsvorgang in seine Einzelbestandteile aufzulösen, die Präsentations- und Reaktionszeit festzustellen und diese auf ihre Dauer zu prüfen. Könnte man z. B. den indirekten Reizanlaß, die Assimilation, zeitweise sistieren oder wenigstens so weit einschränken, daß die Assimilate nur gerade ausreichen, um die Atmung der Blätter zu unterhalten, und so die Stoffstauung quantitativ beherrschen, so wäre damit schon eine Handhabe gegeben, um zunächst die Dauer der Präsentationszeit zu ermitteln. Dem stehen allerdings bei unserem Objekt große Schwierigkeiten entgegen. Denn einmal ist es sehr empfindlich und verträgt keine großen Veränderungen der Kulturverhältnisse, dann sind die Versuchsbedingungen schon ohne unser Zutun großen Schwankungen ausgesetzt, die sich naturgemäß besonders in der Assimilations-tätigkeit und demzufolge in der Zuführung der Assimilate äußern. So mußte zunächst auf eine Aufhellung dieser wie anderer den Reizvorgang berührender wichtiger Fragen verzichtet werden.

Daß übrigens die Neubildungsvorgänge, welche durch die genannten chemischen Reize veranlaßt werden, häufig bedeutend später einsetzen wie etwa die durch Verwundung angeregten, darf nicht Wunder nehmen. Denn wir kennen genug Reizerscheinungen, welche durch verschiedenartige Reize ausgelöst werden können, aber trotzdem sie zum gleichen Endeffekt führen, doch in ihrem zeitlichen Verlauf von sehr ungleicher Dauer sind. Hierbei wird es dann in der Hauptsache davon abhängen, wieviel Zeit bei den verschiedenen Reizungen vergeht, bis überhaupt erst der Reiz perzipiert wird. Fraglos wird bei den stofflichen Reizungen, wo die Grenzkonzentration des Reizstoffes erst ganz allmählich erreicht wird, infolge ihrer Abhängigkeit von der Assimilation auch mit einem häufigen Schwanken der Stoffkonzentration um den Schwellenwert zu rechnen sein. Ein länger anhaltendes Heruntergehen unter diesen würde ein Ab-

klingen des Reizes veranlassen können und wiederum eine erneute Reizung in der erforderlichen Höhe notwendig machen. Daher kommt es wohl, daß manche Versuchsexemplare viel längere Zeit bis zum Beginn des Neubildungsvorganges brauchen wie andere. Demnach wäre die Präsentationszeit in hohem Maße von äußeren Bedingungen abhängig, die aber mehr indirekt durch Beeinflussung der Assimilation als direkt wirksam werden. Dagegen dürften die gleichen Bedingungen auf die Reaktionszeit einen weniger erheblichen Einfluß ausüben, da für deren Ablauf die erforderlichen stofflichen Grundlagen offenbar in genügendem Ausmaße vorhanden sind. Sie wird in ihrem zeitlichen Verlauf sicherlich in erster Linie von jenen äußeren Bedingungen abhängen, die allgemein für den Verlauf der Wachstumsvorgänge von formaler Bedeutung sind.

Noch eine andere Frage findet durch unsere Befunde eine Klärung, nämlich, warum die neugebildeten Organe an isolierten Blatte eine polare Verteilung analog jener an Sprossen und Wurzelstücken nicht aufweisen. Schon Vöchting hat die Tatsache, daß an einem isolierten Blattstück Sprosse und Wurzeln an einem Ort der Basis gebildet werden, während die Spitze frei von Neubildungen bleibt (1878, 105) eingehend erörtert. Stand sie doch in scheinbarem Widerspruch zu seiner Polaritätstheorie, die gerade auf die Verteilung der Organneubildung an isolierten Pflanzenteilen (Sproß- und Wurzelstücken) gegründet war. Bei seinem Bemühen, dieses differente Verhalten aufzuklären, gelangte er zu zwei Erklärungsmöglichkeiten. Einmal wies er auf die verschiedenartigen Symmetrieverhältnisse als die mögliche Ursache hin, dann suchte er wahrscheinlich zu machen, daß »das unbegrenzte oder begrenzte Wachstum der verschiedenen morphologischen Gebilde, die erste, wenn nicht alleinige Ursache der abweichenden Reproduktionserscheinungen« sei (l. c. 108).

Beide Erklärungsversuche sind recht gezwungen. Sie bringen keineswegs eine kausale Erklärung der genannten Erscheinungen. Erst unsere Befunde über die Abhängigkeit der Neubildungsvorgänge von der Stauung der Kohlenhydrate zeigen, warum

die Organbildung an den isolierten Blättern oder Blatteilen stets an der neuen Basis des Blattstieles stattfindet. Denn an dieser Stelle werden ja zunächst die stofflichen Vorbedingungen für die Entstehung von Neubildungen geschaffen und nur wenn örtliche Änderungen der Stauungsverhältnisse der Assimilate statthaben, erfährt auch die Lokalisation der Neubildungsvorgänge eine entsprechende Verschiebung. Wir beobachten dann die sog. Polaritätsstörungen!

Mit der Erkenntnis, daß die Organbildung am Blatt in letzter Linie von dem Ort der Stoffstauung abhängt, ist aber noch nicht behauptet, daß dem Blatt und seinen Teilstücken eine innere polare Differenzierung abgeht. Daß sie vorhanden ist, bewiesen schon Vöchtings Reproduktionsversuche mit isolierten Stücken von Begoniablättern, welche ausnahmslos die Reproduktionstätigkeit an der Basis zeigten, also dartaten, daß auch bei solchen Teilstücken die Differenz zwischen Spitze und Basis streng ausgeprägt ist. Fast noch überzeugender sind Freundlichs Untersuchungen über die Regeneration der Gefäßbahnen der Blätter (1908, 166 ff.), welche ergaben, daß bei künstlicher Unterbrechung selbst die Seitenrippen höherer Ordnung sich bezüglich der Ausbildung neuer Gefäßanschlüsse noch streng polar verhalten. Sie folgen damit also vollkommen der Reaktionsweise der Gefäßbündel in Sprossen und Wurzeln, an denen, wie Verfasser früher (1908) nachwies, nach Durchtrennungen die Ausbildung neuer Gefäßbahnen zwecks Angliederung an die bestehenden stets von ihrer neugeschaffenen Basis aus erfolgt. Gerade das bezeichnete Verhalten der Gefäßbündel hatte bekanntlich eine weitere Stütze geliefert für die Lehre von der Polarität der Gewebe, welche einst von Vöchting durch seine Transplantationsuntersuchungen (1892) begründet war.

Nach alledem ist es nicht von der Hand zu weisen, daß die basipetale Wanderung der Assimilate dort, wo kein größeres Stoffgefälle wie im intakten Blatt resp. Blattstiel nach der Basis zur Sproßachse hin besteht, schon allein durch gewisse polare Differenzen der leitenden Gewebe bedingt werden kann, wie dies auch Lundegårdh neuerdings (1913, 574) ausgesprochen hat. Diese strukturelle Eigentümlichkeit der leitenden Gewebe, die

»innere Polarität«¹ wäre danach der erste Anlaß zur Anhäufung der Assimilate an der Basis, und die Organbildung daselbst als eine Folge dieser Vorgänge, als ihr äußerer Ausdruck, anzusehen.

Am Schluß der Betrachtungen angelangt, möchte ich nochmals hervorheben, daß es keinesfalls beabsichtigt ist, die auf Grund des Studiums dieses einen Objektes gewonnenen Erfahrungen zu verallgemeinern und vor allem auf die andersartigen Regenerationserscheinungen auszudehnen. Man würde damit den gleichen Fehler begehen, der bisher den diesbezüglichen Betrachtungen stets zum Nachteil gereicht und das weitere Eindringen in die Kausalität der Regenerationserscheinungen erschwert hat. Wir müssen vielmehr daran festhalten, daß im allgemeinen ein ganzer Komplex von Einzelbedingungen für die Auslösung und den Verlauf der Regenerationsgeschehen maßgebend ist. Nur in besonderen Fällen werden einzelne Faktoren einen überwiegenden Anteil an bestimmten Phasen des Vorganges haben. Einen solchen hatten wir für die Einleitung bestimmter Neubildungserscheinungen an isolierten Blättern in der Stauung der neugebildeten Assimilate (Kohlenhydrate) nachweisen können.

Göttingen, Juni 1920.

Literatur.

- Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1913, 1.
Daniel, W., Zur Kenntnis der Riesen- und Zwergblätter. Diss. Göttingen 1913.
Doposcheg-Uhlár, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora. 1911. 102.
Dostál, R., Zur experimentellen Morphogenese bei *Circaea* usw. Ebenda. 103.
Freundlich, H. F., Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, 46.
Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1902, 22.
—, Einleitung in die experim. Morphologie d. Pflanzen. Leipzig 1908.
—, Morphologische und biologische Bemerkungen. 15. Regeneration bei *Utricularia*. Flora. 1904. 93.

¹) Lundegårdh nennt sie die eigentliche Polarität (1913, S. 573) im Gegensatz zur inneren Disposition, die durch äußere Eingriffe umkehrbar oder veränderbar sein soll.

- Hallbauer, W., Über den Einfluß allseit. mech. Hemmung durch Gipsverband a. d. Wachstumszone u. d. innere Differenzierung der Pflanzen. Diss. Leipzig 1909.
- Klebs, G., Probleme der Entwickl. Biol. Centralbl. 1904. **24**.
- , Über Variation der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. **42**.
- , Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitzgsber. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1909. Abh. 5.
- Lindemuth, H., Vorl. Mitt. über regenerative Wurzel- u. Sproßbildung auf Blättern. Gartenflora. 1903. **52**.
- , Über Größerwerden isol. ausgew. Bl. nach ihrer Bewurzelung. Ber. D. Bot. Ges. 1904. **22**.
- Lundegårdh, Experimentelle Unters. über Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus* hybr. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 1913. **37**.
- Mathuse, O., Über abnormales sek. Wachstum von Laubblättern usw. Beih. z. Bot. Zentr. Bl. 1906. **20**.
- Němec, B., Studien über die Regeneration. Berlin 1905.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1904. **2**.
- , Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Leipzig 1893.
- Rechinger, C., Unters. über d. Grenzen d. Teilbarkeit im Pflanzenreich. Verh. zool. Bot. Ges. Wien 1893. **43**.
- Riehm, Beobachtungen an isol. Bl. Diss. Halle 1904.
- Schimper, A. F. W., Über Bildung u. Wanderung der Kohlehydrate in d. Laubblättern. Bot. Zeitg. 1885. **43**.
- Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane I u. II. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. Leipzig 1880—82.
- Simon, S., Unters. über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904. **40**.
- , Experim. Unters. über d. Entstehung v. Gefäßverbindungen. Ber. D. Bot. Ges. 1908. **36**.
- Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich, 1. Teil. Bonn 1878.
- , Über d. Bildung der Knollen. Bibl. Bot. Kassel 1887. Heft 4.
- , Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
- , Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. **34**.
- , Unters. z. experim. Anatomie und Pathologie d. Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.
- Winkler, H., Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen *Cyclamen*-arten. Ber. D. Bot. Ges. 1902. **20**.
- , Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie d. Pflanzen in Handwörterb. d. Naturwiss. 1912. **3**.

Besprechungen.

Münch, E., Naturwissenschaftliche Grundlagen der Kiefernharzung.

Arbeiten a. d. biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtsch. 1919. 10. Gr. 8^o.
140 S. Mit Textabb., Tabellen und Kurven.

Während der Kriegsjahre ist in Deutschland eine ganze Reihe von Versuchen über die Harznutzung an unserer Waldkiefer ausgeführt worden; das Literaturverzeichnis des Verf.s weist aus den Jahren 1916 bis 1918 gegen 40 Aufsätze über den Gegenstand nach. Die vorliegende reichhaltige Arbeit bringt neue, bei planmäßig ausgeführten Versuchen gewonnene praktische Erfahrungen bei und besitzt auch rein wissenschaftliche Bedeutung, da Verf. die anatomischen und physiologischen Fragen, die mit der Bildung und Gewinnung des Harzes in Zusammenhang stehen, eingehend behandelt. Die durch den den Gang ausfüllenden Balsam stets stark zusammengedrückten Sekretionszellen nehmen bei Öffnung des Ganges durch eine Verwundung Wasser auf und schwellen, bis sie den Kanal ausfüllen. Dann beginnt von neuem die Harzsekretion, bis die Zellen durch das ausgeschiedene Sekret wieder auf etwa $\frac{1}{5}$ ihrer Breite zusammengedrückt sind. Der osmotische Druck in den Sekretionszellen kann auf 70 und mehr Atmosphären steigen. Nach etwa 2—3 Wochen ist die Neufüllung eines entleerten Kanals vollendet, wobei die Sekretion, infolge des wachsenden Gegendrucks durch das ausgeschiedene Sekret selbst, ständig abgenommen hat. Die Kanäle sind bei 80—90jährigen Kiefern im Durchschnitt etwa $\frac{1}{2}$ m lang und reichlich untereinander verbunden, so daß das Harz nach einer Verwundung aus Entfernungen von 3 m und mehr, ja schließlich wohl aus dem ganzen Splint zur Wunde strömt. Der Vorgang der Sekretion selbst ist immer noch nicht völlig geklärt. Doch sollte eine genaue Untersuchung der Rolle, welche die Wand der Sekretionszellen chemisch und physikalisch dabei spielt, bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse wohl Aufschluß geben können. Nicht ohne Widerspruch werden bei den Botanikern die Bemerkungen des Verf.s über Turgor und Osmose bleiben, bezüglich deren er die Pfeffer-

schen Arbeiten (z. B. Studien zur Energetik der Pflanze 1892) und ähnliche Publikationen vergleichen möge.

Die Anzahl der Harzkanäle hängt von der Breite der Jahresringe in der Weise ab, daß breitere Ringe zwar mehr vertikale Harzgänge enthalten, bei schmälern Ringen aber mehr Gänge auf die Flächeneinheit des Holzquerschnitts kommen, die Dichtigkeit der Kanäle also größer ist. Alter, Stammseite, Stammhöhe, Kronenausbildung, Zuwachsgröße, Besonnung, Standortsgüte haben daher insofern Einfluß auf die Harzgangbildung, als sie die Breite der Jahresringe beeinflussen. Beispielsweise findet sich bei exzentrischen Stämmen die größte Anzahl der Kanäle auf der breitringigen, ihre größte Dichte aber auf der schmalringigen Stammseite, gleichgültig nach welchen Himmelsrichtungen dieselben orientiert sind. Alle weiteren Einzelheiten über Harznutzung und Harzertrag müssen in der sehr lesenswerten Arbeit nachgelesen werden.

Büsgen.

Onslow, M. Wheldale. Practical Plant Biochemistry.

Cambridge. 1920. 178 S. 8°.

Vorliegendes Werk soll eine Lücke im botanischen Unterricht ausfüllen, insofern, als der Studierende bis jetzt von den Pflanzenstoffen nur einseitige, entweder vom rein chemischen oder vom physiologischen Standpunkt aus vermittelte, Kenntnis erhält. Zu diesem Zweck wird hier eine im ganzen wohl gelungene Vereinigung der rein chemischen Charakterisierung mit der Darstellung der physiologischen Umwandlungsmöglichkeiten der Pflanzenstoffe erstrebt, wobei jeder Abschnitt durch ausführlich gehaltene Anleitungen zu einfachen Experimenten illustriert wird.

Behandelt werden: der kolloide Zustand, Enzymtätigkeit im allgemeinen, Kohlensäure-Assimilation, Chemie und biochemische Hydrolyse der Eiweißkörper, Kohlehydrate, Fette und Glukoside, Chemie und Biochemie der oxydierbaren aromatischen Verbindungen, ferner die Chemie einiger Alkaloide. Die Darstellung ist klar und hält sich dem Plan des Buches entsprechend an das Wesentliche; das Fehlen einiger wichtigerer biochemischer Tatsachen aus der deutschen Literatur der letzten Jahre ist wohl den Kriegsverhältnissen zuzuschreiben.

Es wäre sehr zu wünschen, daß diesem Werke bald ein ähnliches von deutscher Seite gegenübergestellt würde, um dem bei uns arg vernachlässigten Unterrichtsgebiet der Biochemie als Grundlage dienen zu können. Zu fordern wäre hierbei eine gleichzeitige Behandlung des Stoffwechsels in der lebenden Zelle, die nach Ansicht des Referenten in dem vorliegenden Werke zu kurz wekommt. Kurt Noack.

Meyer, A., Morphologische und physiologische Analyse der Zelle, der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle. Erster Teil: Allgemeine Morphologie des Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma.

Mit 205 Abb. im Text. XX u. 629 S. Jena. 1920.

Ein Werk, das mit solcher Inhaltsfülle und in so stattlichem Umfang wie das vorliegende über die Zelle berichtet, hat der botanischen Literatur gefehlt. Noch weniger besaß sie ein Werk, dessen Autor mit so hohem Maß von Selbständigkeit oft behandelte Dinge bespricht und weit entfernt, die morphologischen Ergebnisse der Mikrotomtechnik als hauptsächlichste Stütze seiner Betrachtungen gelten zu lassen, mit seltener Vielseitigkeit neben jenen auch die Resultate der chemischen, mikrochemischen und kapillarchemischen Forschungsrichtungen verarbeitet. Während der biologischen Literatur schon wiederholt zoologischer- und anatomischerseits Darstellungen der Zellenlehre geschenkt worden sind, welche die Behandlung der Tierzelle in den Vordergrund stellen und in kürzerer Fassung auch die an Pflanzenzellen gewonnenen Ergebnisse vorlegen, haben wir hier zum erstenmal ein der Feder eines Botanikers entstammendes Werk vor uns, das neben der Pflanzenzelle als seinem Hauptthema auch die Tierzelle bespricht.

Arthur Meyers Zellenlehre ist auf zwei Bände berechnet: der vorliegende erste bringt nach einer allgemeinen Einleitung über die Zelle als »flüssige Maschine« und die Dispersionsverhältnisse der Zelle und ihrer Teile eine sehr eingehende Behandlung der »ergastischen Einschlüsse« (S. 34—403) und des Zytoplasmas (S. 404—586). Der zweite Band wird über die metabolen Veränderungen des Zytoplasmas, die alloplasmatischen Gebilde, über Trophoplasten und Zellkerne berichten.

Als ergastische Einschlüsse bezeichnet Verf. Formelemente der Zelle, die ausschließlich aus rein chemischen Verbindungen bestehen und völlig neu von dem Protoplasten gebildet werden. Da diese Elemente fast stets erst mit Hilfe des Mikroskops erkennbar werden, nennt sie Verf. auch ergastische Ante: »Der Name Ant bedeutet also ein mikroskopisch kleines Massenteilchen von beliebiger Gestalt, Zusammensetzung und Konsistenz. Das Wort ist wie das Wort Gas eine vollkommene Neubildung.« Jede Höhlung, die in irgendeinem Organ des Protoplasten liegt, nennt Verf. eine Vakuole — gleichviel, ob sie mit Zellsaft, Fett oder einer anderen Substanz erfüllt ist. Verf. behandelt

prinzipielle Fragen ihrer Entstehung und ihrer Erkennbarkeit, nimmt Stellung zu Altmanns Granulalehre, prüft die Dispersionsverhältnisse der Ante, ihre chemische Zusammensetzung und ihre physiologische und ökologische Bedeutung (Gebrauchsgebilde, Abfallgebilde, Stützgebilde) und bespricht der Reihe nach die als Eiweißanten bezeichneten Zelleinschlüsse (die Eiweißkristalle, die Allinanten, d. h. nicht kristallinische, weiche ergastische Eiweißanten des Zytoplasmas, welche aus Eiweißkörpern bestimmter mikrochemischer Reaktion, aus »Allin« bestehen, ferner die Aleuronkörner oder »eingetrockneten Zellsaftanten«, die Volutinanten und die Nukleolen), die Kohlehydratanten (Stärkekörner, animalische und vegetabilische Glykogeneinschlüsse, Gregarinstärke), die Fettante (vegetabilische Fetteinschlüsse, Fettanten der Metazoen), die Abfallanten (das aus früheren Publikationen des Verf.s bekannte »Mesekret«, die Elaioplasten der Lebermoose, die Schutzsekretante, d. h. alle in Wasser unlösliche Sekretante, die im Zytoplasma verkorkter Sekretzellen, abgekapselt durch eine Hüllmembran, liegen, die Ca-Oxalatkristalle und die Sterinante der tierischen Zelle), und schließlich die Zellsaftante (einschließlich der Milchzellsäfte und der seltenen — Chordazellen u. a. — Zellsaftanten der Tierzelle). Vorkommen, physikalische und chemische Qualitäten der verschiedenen Anten werden eingehend geschildert und neben den Ermittlungen früherer Autoren in fast allen Abschnitten noch unveröffentlichte eigene Beobachtungen des Verf.s mitgeteilt: ich erwähne seine mikrochemische Analyse der Eiweißkristalle von *Phyllocactus phyllanthoides* und *Campanula trachelium*, seine Untersuchungen über die Allinanten verschiedener Gewächse und ihre Veränderungen während der Entwicklung und dem Altern der betreffenden Pflanzenorgane, über die Mikrochemie des Nukleolus, das Assimilations- oder das Autoplastensekret (Chloroplasten von *Tropaeolum*) und seine Physiologie, über das in Öltropfenform frei im Zytoplasma liegende Mesekret (*Ilex*, *Camellia* u. a.), über die Oxalatkristalle einiger Pflanzen und die an ihnen wie an Eiweißkristallen beobachteten plasmatischen Hüllen. Von den kritischen Kapiteln des Buches ist namentlich das den Chondriosomen gewidmete zu nennen: in diesem sieht Verf. zum Teil verkannte Trophoplasten, zum andern Teil mißverständene Vakuolen, schließlich Gebilde, die seinen Allinanten ähnlich oder gleich sind. —

Das dem Zytoplasma gewidmete Kapitel beginnt mit dem wichtigen Nachweis, daß jenes eine optisch homogene Lösung ist: Alles was an Mikrosomen usw. in ihm sichtbar ist, hat die Natur ergastischer Anten. Irgendwie geartete Struktur kommt demnach dem Zytoplasma nicht zu. Die Erkenntnis, daß das Zytoplasma auch physiologisch

homogen, d. h. in allen Teilen einer Zelle gleich geartet ist, führt Verf. zur Aufstellung seiner Vitültheorie. Bleibt zwar auch für den Verf. die einkernige Zelle der einfachste Organismus, den wir kennen, so zwingen die Erkenntnis der physiologischen Homogenität des Zytoplasmas, die Beobachtungen an Zellenstücken und Kernfragmenten usw. zu der Annahme, daß die charakteristische Maschinenstruktur in jedem der groben Maschinenteile wie Zytoplasma oder Zellkern usw. mehrfach vorhanden sein müsse; die mit der vererbaren Maschinenstruktur ausgestatteten Einheiten nennt Verf. Vitüle. Jedes Organ der Zelle hat Vitüle besonderer Art (Zytoplasmavitüle, Kernvitüle usw.). Unzweifelhaft sind sie alle amikroskopisch klein. Verf. stellt sich vor, daß sie Systeme von »Mionen« darstellen — Gebilden, die noch sehr viel kleiner als die Elektronen sind. »Die Mionen sind auch vielleicht die Ursache von Energieformen, welche die Physik noch nicht untersucht hat, Energieformen, welche die Eigenartigkeit der Lebenserscheinungen mit hervorufen«. Verf. verwahrt sich dagegen, daß seine Vitülhypothese den vitalistischen zugerechnet werde und betont zugleich mit ihrem materialistischen Charakter ihren heuristischen Wert — für Zellenforschung und Vererbungslehre wie für Sinnesphysiologie und Psychologie: »alles, was wir als geistige Eigenschaften der Organismen zusammenfassen, auch das Bewußtsein, sind Eigenschaften der Protoplasten, die zu einem großen Teil durch Eigenschaften der Mionen und Vitüle bedingt sein werden«.

Bei Behandlung des Zytoplasmas, bei der wiederum die Mikrochemie eine hervorragende Rolle spielt, kommen auch die Resultate der färberischen Technik — der vitalen und postmortalen Tinktionen — eingehend zur Sprache. Besonders wichtig ist der Satz des Verf.s, nach welchem das mit guten Fixiermitteln behandelte Zytoplasma ebenso homogen ist wie das lebende und ebensowenig Strukturen wie dieses erkennen läßt; auch durch Färbungsmittel sind keine Strukturen sichtbar zu machen: Elemente, deren Atomgewicht zwischen 191 und 200 liegt, erhalten Struktur und Form des Zytoplasmas am besten. Bei Besprechung der Vitalfärbung kommt Verf. zu dem Schluß, daß Zellkerne durch vitale Färbung irgendwelche Schädigung zu erkennen geben. Von den Mitteilungen über Färbungen fixierten Materials sind die über Verwendbarkeit der Farbstoffe für Erkennung und Unterscheidung der verschiedenen Eiweißstoffe hervorzuheben. Neben der Eiweißmikrochemie werden die makrochemischen Analysen ganzer Zellen, alloplasmatischer Geißeln, nukleolenhaltiger und nukleolenfreier Kerne u. a. behandelt. Der Schlußabschnitt des Buches ist den Plasmabrücken vegetabilischer und animalischer Zellen gewidmet.

Küster.

Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung. 5. Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse.

Sitzsber. Akad. Wiss. Berlin. 1920. 11, 323—338.

Der neue Bericht des Verf.s über die von ihm aufgedeckten Beziehungen zwischen Plasmolyse und Zellteilung bringt bemerkenswerte Einzelheiten über gestaltliche Veränderungen plasmolysierter Zellen — z. B. über die an Haarzellen von *Coleus Rehneltianus* beobachteten Einschnürungen des kontrahierten Protoplasten, die schließlich zur Abtrennung selbständiger Plasmakugeln führen — daneben vor allem den Versuch, den plasmolytischen Reiz genauer zu analysieren und diejenigen Faktoren zu ermitteln, welche die Protoplasten zur Teilung anregen.

Verf. unterscheidet zwischen mechanischen und chemischen Veränderungen, welche durch die Plasmolyse am Zellenleib hervorgerufen werden. Die mechanischen — Trennung des Plasmas von der Wand, Lädierung der Plasmodesmen — führen nicht zur Zellteilung; denn an *Coleushaaren* sieht man dann, wenn man die Plasmolyse nach 2 Stunden wieder rückgängig macht, niemals oder nur ausnahmsweise Teilungen eintreten. Bei *Helodea* sind die Beziehungen zwischen der Dauer der Plasmolyse und dem Zellteilungsprozeß deutlich erkennbar: je länger man die Zellen plasmolysiert läßt, um so zahlreicher werden in den deplasmolysierten Zellen die Teilungen.

Verf. folgert, daß nicht mechanische Reize Zellteilungen herbeiführen, sondern der durch die Konzentrationszunahme der Zellsäfte bewirkte chemische Reiz, dessen Wirksamkeit mit der Dauer der Plasmolyse zunimmt. Vielleicht wird man bei dieser Folgerung daran erinnern dürfen, daß unsere Einsicht in die durch Plasmolyse hervorgerufenen Veränderungen des Protoplasmas noch sehr unvollkommen sind, und daß eine Analyse der für die gestaltlichen Reaktionen der kontrahierten Protoplasten verantwortlichen Faktoren selbst gegenüber einfacheren Fällen, als es die vom Verf. beschriebenen Teilungen sind, noch unüberwundene Schwierigkeiten bringt.

Beobachtungen an *Helodea* zeigten, daß die an zerschnürten Protoplasten oft beobachtete Kappenbildung von anderen und schneller verwirklichten Bedingungen abhängig ist als die Teilungen: Diese und die Vorgänge der Kappenbildung sind Prozesse eigener Art. Küster.

Sakamura, T., Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen.

Journ. of the Coll. of science. Imp. Univ. Tokyo. 1920. 39. Art. 11. 221 pp. 7 Taf. 24 Fig.

Die Chromosomen-Forschung beginnt in ein neues Stadium zu

treten. Nachdem die alten Vorstellungen von Strasburger, Eisen, Allen usw., in einzelnen »Chromatinkörnern« besondere Einheiten innerhalb der Chromosomen zu sehen, aufgegeben werden mußten, wurde von Morgan und seiner Schule gezeigt, daß physiologische Einheiten trotzdem anzunehmen seien. Und Ref. mußte vor kurzem (Biol. Centralbl. 1920) bekennen, daß die physiologische Forschung hier entschieden weiter fortgeschritten wäre als die morphologische. Verf. tut jetzt auch auf letzterem Gebiet einen tüchtigen Schritt vorwärts. Er zeigte, daß bei den Chromosomen von *Vicia Faba* wie bei zahlreichen anderen Pflanzen häufig besondere Einschnitte zu beobachten sind, die die Grenze der Chromomeren bedeuten müssen. Er zeigt an Beispielen der Literatur, daß diese »Einschnürungen« viel weiter verbreitet sind, als man glaubte, und daß auch die von Nawaschin und seiner Schule beschriebenen »Trabanten-Chromosomen« nichts anderes sind, als zeitweilig ganz losgetrennte Chromomeren. Gelegentlich kann eine völlige Durchschnürung auch sonst stattfinden: daher stammen dann die Angaben über »zu viele« Chromosomen. In somatischen Zellen zeigt sich das öfter als in generativen. Ja durch besondere Mittel, wie z. B. durch Radium- und Röntgenstrahlen (Körnicker), konnte ein förmliches »Pulverisieren« der großen Chromosomen in die einzelnen Chromomeren erreicht werden.

Voraussetzung für die Richtigkeit dieser Deutung muß natürlich sein, daß die Zerbrechung oder die Einschnürung der Chromosomen nicht beliebig, sondern nur an ganz bestimmten Stellen erfolgt. Und für *Vicia Faba* konnte Verf. jetzt zeigen, daß zwei homologe somatische Chromosomen, die schon durch ihre besondere Länge sich auszeichnen, konstant am Ende und in der Mitte sich einschnüren und so Unterabteilungen des Chromosoms markieren.

Von großem Interesse ist es nun, daß die Einschnürungen durch Einwirkung äußerer Faktoren sehr verstärkt werden können. Verf. bewies das für die verschiedensten Mittel (Chloral, Benzin, Äther, Chloroform, salzsaures Cocain, CO_2 , Röntgenstrahlen usw.); am besten bewährte sich das Chloral. So sind jetzt auch die alten Angaben von Haecker und seiner Schule über »somatische Tetraden« in chloralisierten Zellen zu verstehen: Es waren einfach die Chromomerengrenzen sichtbar geworden. Und mit den Bildern der Reduktionsteilung hängen sie in keiner Weise zusammen, man müßte dann schon annehmen, daß auch hier viele von den Zoologen (nicht von den Botanikern!) beschriebene »Tetraden-Chromosomen« gar nichts mit der Geminibildung und der vorzeitigen »echten« Längsspaltung zu tun haben.

Außer der genannten Einwirkung des Chlorals und anderer Agentien verfolgte und beschrieb Verf. sehr genau die sonstige Beeinflussung der Zellen und ihrer Kerne. Insbesondere schildert er die Beeinflussung der Chromosomenform und die unregelmäßigen Mitosen, die dabei auftreten können, die Kernverschmelzungen und die so hergestellte »Syndiploidie«. Hier wissen wir ja seit Němecs u. a. Studien schon gut Bescheid. Aber der genannte böhmische Forscher hatte nun auch eine autoregulative Chromosomen-Reduktion zu beweisen geglaubt, Strasburger und andere freilich hatten lebhaft opponiert. Verf. zeigt klar, daß in der Tat nichts für die Němecsche Deutung spricht¹, denn die Polyploidie der Kerne blieb da, wo sie einmal vorhanden war. Auch die älteren Angaben über Entstehung von Amiotosen infolge Narkotisierung der Zelle werden überzeugend zurückgewiesen.

Einzelheiten aus den sehr umfangreichen und genau durchgeführten Versuchen des Verf. können nicht gebracht werden; speziell verwiesen sei nur auf die Chromosomenzählungen bei einigen Leguminosen (*Vicia Cracca*, *V. pseudoorobus*, *V. sativa* = 6 hapl., *V. atropurpurea*, *V. pseudocracca* = 7, *V. unijuga* = 12, *Lathyrus vernus* = 7, *Lens esculenta* = 7). Auch will Ref. nur eindringlich auf die »allgemeinen« Kapitel der Abhandlung hinweisen, in denen »Form, Größe, Zahl und Individualität« der Chromosomen besprochen wird. Jeder, der auf diesem Grenzgebiet zwischen Karyologie und Erbllichkeitsforschung arbeitet, wird ohnehin die schöne Arbeit des Verf. zur Hand nehmen müssen. G. Tischler.

Osterhout, W. J. V., Does the temperature coefficient of permeability indicate that it is chemical in nature?

Bot. Gaz. 1917. 63, 317—320.

Der Verf. wendet sich gegen Stiles und Jörgesen, welche (Ann. of Bot., 1915, 29, 611) gefunden zu haben glaubten, daß die Absorption von H-Ionen durch Gewebe der Kartoffel den Temperaturkoeffizienten einer chemischen Reaktion (2,18—2,22) habe, und schlossen, daß die Substanz, mit welcher die Säure reagiere, mutmaßlich die Plasmamembran oder ein Teil von ihr sei. Wenn dies der Inhalt der dem Ref. unbekanntem Arbeit, in welcher diese Beobachtungen auf die normale Permeabilität bezogen zu werden scheinen, ist, so hätte es

¹) Dem Ref. sei es gestattet darauf hinzuweisen, daß dennoch damit die Frage noch nicht abgetan sein kann, hat doch Hans Winkler gesagt, daß bei seinen Gigas-Rassen einzelne Rückschläge zu gewöhnlichem diploidzelligem Gewebe überaus wahrscheinlich sind. Irgendwo müßte dann also eine Reduktion in somatischen Zellen stattgefunden haben!

wohl keiner besonderen Widerlegung bedurft. Es liegt auf der Hand, und wird vom Verf. besonders ausgeführt, daß Adsorptionen an irgendwelchen Oberflächen der Objekte und Speicherungen in den Zellen in hohem Maße im Spiel sein werden. Verf. erwähnt schließlich kurz seine bekannten Versuche über elektrische Widerstandsmessungen an lebenden und toten Geweben, auf Grund deren er zu einem Temperaturkoeffizienten der Permeabilität gelangt, der nicht sehr über 1,33 liegt. Danach sei es nicht wahrscheinlich, daß die Permeabilität chemischer Natur ist. Ruhland.

Stiles, W., and Jörgensen, I., Quantitative measurement of permeability.

Bot. Gaz. 1918. 65, 526—533.

Enthält eine Erwiderung auf die obige Kritik Osterhouts. Die Verff. glauben, daß der beiderseitige Gegensatz auf einer verschiedenen Auffassung des Begriffes »Permeabilität« beruhe, welcher in Anbetracht der in der Zelle vorliegenden Kompliziertheit der Systeme als »semimystical« bezeichnet wird. Sie selbst hätten unter Permeabilität lediglich die Fähigkeit einer Substanz zum Eintritt in die Zelle von außen her bzw. zum umgekehrten Wege verstanden. Da es sich um Versuche mit allseitig so leicht chemisch reagierenden Substanzen wie freien Säuren handelt, so scheint dem Ref. auch ohne Kenntnis der Originalarbeit der Verff. der Ausdruck »Permeabilität« so unglücklich wie möglich gewählt zu sein. Der Rest der Entgegnung enthält eine kurze, und, wie Ref. meint, zutreffende Kritik der Leitfähigkeitsmethode Osterhouts. Es wird z. B. getadelt, daß Osterhout keine Einzelheiten seiner Versuchsanstellung, von denen die Korrektheit der Messungen in hohem Grade abhängt, gegeben hat. Dann sei auch sehr die Frage, ob die elektrische Leitfähigkeit eines Gewebes als Maß für die Permeabilität der Plasmahaut für Ionen brauchbar sei. Erstere ist die Resultante der Leitfähigkeit einer Mehrzahl verschiedener Phasen, und schon wegen deren komplexer und unübersichtlicher Anordnung steht es mit der Annahme, auf der die Osterhoutsche Berechnung beruht, daß die Leitfähigkeit des Ganzen gleich der Summe derjenigen jeder Phase ist, sehr bedenklich. Ruhland.

Denny, F. E., Permeability of certain plant membranes to water.

Bot. Gaz. 1917. 63, 373—397.

Der Verf. hat ein Osmometer konstruiert, welches im wesentlichen aus einem kurzen Glaszylinder besteht, an welchen seitlich 2 Röhren angeschmolzen sind, von denen die eine, mit Hahn versehene, zum

Füllen, die andere kapillare als Meßrohr für die Wasserbewegung dient. Die Grundflächen bestehen aus Hartgummi, deren eine einfach als Verschuß dient, während die andere aus 2 durchlöchernten Scheiben zusammengesetzt ist, zwischen welche die zu untersuchende Membran eingespannt wird. Das ganze Osmometer wird in eine Außenlösung eingetaucht. Der Apparat erlaubt den Durchtritt von so kleinen Mengen wie 0,337 mg Wasser nachzuweisen und den Flächeninhalt der Membran exakt zu bestimmen. Die Konzentration der Außenlösung wird vor der Membran durch einen Rührer konstant gehalten. Als Versuchsobjekte verwendete der Verf. ähnlich wie Brown, Worley, Schroeder u. a. nichtlebende Samenschalen, und zwar besonders von *Arachis hypogaea*. Von bemerkenswerten Ergebnissen sei folgendes hervorgehoben: Verschiedene Membranen derselben Art zeigten verschiedene Durchlässigkeit. Es mußte deshalb möglichst dieselbe Membran für eine Versuchsreihe verwendet werden. Zunächst wurde der Einfluß der Temperatur auf den Wasserdurchschnitt unter Verwendung von Rohrzucker — und NaCl — als Außenlösungen untersucht, und der Wert für den van't Hoff'schen Koeffizienten für 10^0 (Q_{10}) bestimmt. Es ergab sich, daß dieser mit der Temperatur variierte, höher war für niedrigere und niedriger für höhere Temperaturen, was ja auch bei den Temperaturkoeffizienten anderer Prozesse beobachtet worden ist. Im ganzen waren die Werte niedriger als dem van't Hoff'schen Gesetz entsprechend und höher als der Diffusionskoeffizient. Der Verf. meint, daß deshalb der Wasserdurchtritt weder ausschließlich ein chemischer noch ein physikalischer Prozeß sei. Leider scheint hierbei die Durchlässigkeit der Membran für die gelösten Stoffe nicht beachtet zu sein, von einer Analyse der Binnenflüssigkeit des Osmometers ist nirgends die Rede. So ist in der Tat wohl wenig aus diesen Versuchen des Verf.s zu schließen.

Erwähnenswert ist noch, daß die Samenhäute von Erdnüssen und Mandeln einen Unterschied in der Wasserdurchlässigkeit in den entgegengesetzten Richtungen durch die Membran zeigten, wobei die von außen nach innen überwog. Das mit destilliertem Wasser gefüllte Osmometer zeigte bei verschiedenen konzentrierten Außenlösungen eine Proportionalität des Wasserdurchtrittes zum osmotischen Wert jener, nur wenn NaCl verwendet wurde, nicht aber mit Rohrzucker, bei welchem der Koeffizient mit höheren Konzentrationen abfiel. Wenn Lösungen verschiedener Konzentration auf beiden Seiten der Membran vorhanden waren, so ergaben gleiche osmotische Unterschiede nicht gleiche Wasserdurchtrittsfähigkeit, sondern Unregelmäßigkeiten, welche nicht erklärt werden konnten. Schließlich wurden noch die Membranen von 10 ver-

schiedenen Pflanzen auf ihre Wasserdurchlässigkeit miteinander verglichen, wobei sich große Verschiedenheiten ergaben, die nicht durch die Dicke der Membranen bedingt waren, sondern auf andere Weise zu erklären sind, worauf der Verf. in einer späteren Mitteilung zurückkommt. Ruhland.

Denny, F. E., Permeability of membranes as related to their composition.

Bot. Gaz. 1917. 63, 468—485.

Der Verf. setzt in dieser Arbeit seine Studien mit dem im vorigen Referat erwähnten Osmometer fort, wobei er besonders den Einfluß der in den Membranen vorhandenen Substanzen (Lipoide, Tannoide, Suberin, Pektinkörper usw.) auf die Wasserdurchlässigkeit derselben zu bestimmen versucht. Zu diesem Zweck wurde zu einem Versuch (wegen der individuellen Unterschiede, vgl. oben) dieselbe Membran vor und nach der Extraktion mit verschiedenen Reagentien quantitativ hinsichtlich der Wasserdurchlässigkeit bei 25° C unter Verwendung von NaCl als osmotischer Substanz geprüft. So bewirkte Behandlung mit heißem Wasser, welches, wie chemische Analysen ergaben, die Tannine und einen Teil der Lipoide entfernte, bei Samenhäuten von *Arachis hypogaea* und *Prunus Amygdalus* eine Permeabilitätserhöhung von 135—500%, während eine solche Behandlung bei den Samenhäuten von *Citrus grandis* und *Cucurbita maxima* keinen meßbaren Erfolg zeitigte. Allerdings sind diese Membranen auch normal so schwer durchlässig, daß die Apparatur für die Aufdeckung von Unterschieden hier ungeeignet war. Wurden die Lipoide in der Hitze mit Azeton, Alkohol, Äther u. dergl.) oder kalt (Azeton) extrahiert, so stieg die Durchlässigkeit bei allen untersuchten Membranen, ausgenommen von *Citrus*, um 15—871 „. Die Durchlässigkeit sank wieder, wenn dieselben Membranen mit den extrahierten Lipoiden wieder künstlich imprägniert wurden, allerdings nie auf das alte Maß. CaCl₂, welches nach Hansteen-Cranner den Wassereintritt durch die Membran der Wurzelhäute herabsetzt, erhöhte die Durchlässigkeit der Samenhäute, die damit imprägniert waren, ohne daß hierfür eine chemische Veränderung der Membran als Ursache aufgefunden werden konnte. Außer den Lipoiden waren auch Tannine und Pektinsubstanzen, letztere besonders dann, wenn sie in dicken Zellwänden abgelagert waren, im Sinne einer Herabminderung der Wasserdurchlässigkeit wirksam. Suberinschichten (z. B. in den Samenschalen von *Xanthium pennsylvanicum* und *Prunus Amygdalus*) schienen nicht den dominierenden Einfluß in dieser Hinsicht zu haben, der ihnen sonst gewöhnlich zugeschrieben wird. Ruhland.

Boresch, K., Über den Eintritt und die emulgierende Wirkung verschiedener Stoffe in Blattzellen von *Fontinalis antipyretica*. (Mit besonderer Berücksichtigung der Alkaloide.)

Biochem. Zeitschr. 1919. **101**, 110—158.

Für unsere leider noch sehr mangelhaften Kenntnisse über die Fähigkeit der verschiedenen, besonders organischen Stoffe, zum Eintritt in lebende Zellen ist es sehr zu begrüßen, wenn an geeigneten Objekten gewisse intrazelluläre Veränderungen, die uns über den Eintritt, sowie seine Geschwindigkeit Aufschluß geben können, genauer studiert werden. Der Verf. hat schon vor einer Reihe von Jahren (diese Zeitschrift. 1914. **6**, 97) in diesem Zusammenhange die merkwürdigen von ihm als »Fettknäuel« bezeichneten Gebilde in den Vakuolen der Blattzellen von *Fontinalis antipyretica* genauer untersucht. In der vorliegenden Arbeit bringt er zunächst weitere Beweise dafür, daß sie der Hauptmasse nach aus Fett bestehen, die sich *intra vitam* reversibel durch verschiedene Stoffe emulgieren lassen, d. h. in feine, Brownsche Molekularbewegung zeigende Tröpfchen zerfallen, was leicht unter dem Mikroskop zu beobachten ist. So kann die Aufnahme eines emulgierenden Stoffes leicht verfolgt werden, ähnlich wie dies auf Grund von Fällungsreaktionen, Farbumschlägen usw. möglich ist. Bleibt die Emulgierung bei Darbietung eines Stoffes aus, so ist der umgekehrte Schluß allerdings nicht ohne weiteres zulässig.

Intravital und reversibel emulgierten vor allem Alkohole vom Propylalkohol aufwärts, Phenole, Alkaloide und Ammoniak nebst Salzen. Bei den Alkoholen war nicht ihre »Oberflächenaktivität« im Sinne Traubes, sondern, wie Verf. sich vorsichtig unter Vermeidung des Wortes »Lipoidlöslichkeit« ausdrückt, ihre Fettaffinität maßgebend. Dabei wird unentschieden gelassen, in welchem Maße Lösungs- und Adsorptionsvorgänge beteiligt sind. Denn Loewe zeigte, daß bei der Aufnahme von Farbstoffen und Narcoticis durch Lipoide nicht Lösungsvorgänge im Sinne des Henryschen Verteilungsgesetzes, sondern Adsorptionsvorgänge im Spiele sind. Gegen diese Auffassung von Boresch wird sich nichts einwenden lassen, da die Knäule ja tatsächlich aus Fetten bestehen, und die »Fetaffinität« in keiner Weise mit einer hypothetischen Struktur der Plasmahaut in Beziehung gebracht wird. Für die Phenole wird das Gleiche dargetan, die nach fallendem Emulgierungsvermögen die Reihe: Thymol, α -Naphthol, o-Kresol, Phenol, Brenzkatechin, Resorzin, Hydrochinon, Pyrogallol, Phloroglucin bilden. Den interessantesten Teil der Arbeit bilden die Versuche mit Alkaloiden.

Schon Overton hatte wahrscheinlich gemacht, daß in lebende Zellen nur die hydrolytisch abgespaltene freie Base der Alkaloidsalze eindringt. Ref. hatte (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. 54, S. 396 ff.) dies dann an Fällungsreaktionen und toxikologisch bewiesen und zum Teil auch quantitativ behandelt. Verf. zeigt nun, daß die emulgierenden Grenzkonzentrationen von freier Base und Salz für mehrere Alkaloide nahe beisammen liegen, und schließt hieraus, wohl mit Recht, daß die Blattzellen von *Fontinalis* auch für Alkaloidkationen permeabel sind.

Ruhland.

Boas, F., Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen (*Aspergillus niger*). I. Teil.

Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. 1919. 36, 135—185.

Auf Grund ausgedehnter Kulturen von *Aspergillus niger* auf Nährlösungen mit verschiedenen Monosen, Disacchariden und Polysacchariden, Alkoholen und vielen organischen Säuren als C-Quellen unter Zusatz von verschiedenen Ammonsalzen, Nitraten oder Asparagin als N-Quellen kommt Verf. zu folgenden allgemeinen Schlüssen: In der Nährlösung von Pilzen tritt unter der Einwirkung von Säuren eine jodbläuernde Verbindung auf, welche der echten Stärke äußerst nahe steht und vom Verf. als lösliche Stärke bezeichnet wird, ohne daß er damit sagen will, daß der Körper mit der löslichen Stärke direkt identisch sei. Die lösliche Stärke entsteht sowohl bei Zusatz freier Mineral- oder organischer Säuren wie unter dem Einfluß der im Stoffwechsel aus Ammonsalzen abgeschiedenen Mineralsäuren. Maßgebend ist das Vorhandensein einer gewissen Wasserstoffionenkonzentration, deren Grenzwert bei verschiedenen Kohlenstoffquellen verschieden ist. Die verschiedenen Kohlenstoffquellen sind auch infolge ihrer Einwirkung auf die Wasserstoffionenkonzentration der Nährlösung in verschieden guter Weise für die Stärkebildung geeignet. Von der löslichen Stärke wurden in der Nährlösung 0,02-0,08% beobachtet, das sind 1,6-0,5% des vorhandenen Zuckers. Die Bildung erfolgt schnell, meist über Nacht im Verlauf von 14-20 Stunden, es tritt dann rasch eine Anreicherung ein, welche je nach den Versuchsbedingungen verschieden lange anhält: nach dem Maximum erfolgt vielfach in wenigen Stunden ein sehr starker diastatischer Abbau, der je nach den Versuchsbedingungen in kürzerer oder längerer Zeit (bis zu Monaten) beendet sein kann. Die Bildung löslicher Stärke deutet immer eine Störung des Stoffwechsels an und ist meist mit einer \pm starken Hemmung der Konidienbildung verbunden. Die Stärke konnte am schwimmenden Myzel niemals mit

Sicherheit im Innern des Protoplasten der Zellen nachgewiesen werden, sie war nur in der Nährlösung oder in Form von Niederschlags-Körnchen, -Schuppen und -Krusten an der Oberfläche der Zellfäden, selten in der Zellwand selbst oder auch unter der Zellwand zwischen Wand und Plasma vorhanden. Es ist wohl anzunehmen, daß die gebildete Stärke rasch durch die Zellwand in die Nährlösung diffundiert und sich dann von außen wieder niederschlägt. An den Konidienträgern hingegen war deutlich zu erkennen, daß auf Jodzusatz die Bläuung dem Protoplasma und zwar besonders seinen äußeren Teilen angehört, wobei die Stärke-reaktion jedoch in den oberen Teilen der Konidienträger stets fehlte.

Eine zweite Wirkung der Säure besteht in einer Vergrößerung der Zellen. Die schon oft beschriebenen Riesenzellen oder geradezu hefeähnlichen Verbände von Pilzen werden nach Verf. im Anschluß an Wehmers Auffassung durch hohe Wasserstoffionenkonzentration hervorgerufen. Verf. glaubt, daß ganz allgemein bei Pflanzen die H-Ionen weitgehend formbestimmend wirken; als Beispiele dafür werden Bakterien, Pilze, Algen und die Zitrone aufgezählt, von denen allen Verf. behauptet, daß bei ihnen die H-Ionen weitgehend formbestimmend wirken. Ein Beweis für diese Behauptung wird jedoch nicht erbracht.

Die Beobachtungen Verf.s gewähren uns Einblicke in die Abhängigkeit der Stoffwechselfvorgänge von den Nährsubstanzen und mahnen zu sorgfältigerer Berücksichtigung der Zusammensetzung des Nährsubstrates, als es bisher vielfach geschehen ist. Scheinbar geringfügige Änderungen in der Menge oder Art der Mineralsalze und Kohlenstoffquellen können oft große Veränderungen in den Beständen an H-Ionen bewirken.

R. Harder.

Knudson, L., and Smith, R. S., Secretion of amylase by plant roots.

Bot. Gaz. 1919. 68, 460—466.

Die Verff. kultivierten *Zea Mays* und *Pisum arvense* in steriler Wasserkultur. Die Pflanzen wurden derart gezogen, daß die Sprosse frei in die Luft wuchsen, die Wurzeln aber, vor Infektion geschützt, in einen Erlenmeyerkolben mit Nährflüssigkeit hinabgingen. Die Anordnung war so, daß eventuell vom Samen oder Sproß der Pflanze ausgeschiedene Enzyme nicht in die Nährlösung gelangen konnten. Die Nährlösung enthielt außer Mineralsalzen 0,25% Mærckscher löslicher Stärke. Um festzustellen, ob die Wurzeln diastatische Fermente absondern, wurden die Nährlösungen auf reduzierende Zucker untersucht. In fast allen Fällen ließ sich eine ganz schwache Zunahme der

reduzierenden Zucker im Laufe von wochen- bis $\frac{3}{4}$ Jahre langer Kultur beobachten. Nach Beendigung der Versuche wurden die Pflanzen aus der Nährlösung herausgenommen, und diese blieb mit Zusatz von 2% Toluol noch etwa 1 Woche bei 30° stehen. Während dieser Zeit war keine Veränderung im Zuckergehalt nachweisbar. Schließlich wurde auch die Menge der Stärke selbst in der Nährlösung bestimmt, sie war vor und nach den Versuchen gleich groß. In Anbetracht der zuletzt erwähnten beiden Prüfungen kann man den Verff. Recht geben, wenn sie das Auftreten der geringen Mengen von reduzierendem Zucker nicht als Beweis für eine Amylaseausscheidung aus den Wurzeln betrachten, ob aber umgekehrt der Schluß der Verff. berechtigt ist, daß sicher keine Amylase, auch nicht in Spuren, gebildet wurde, scheint Ref. zweifelhaft. Da die Versuche im Licht gemacht wurden, wäre es zweckmäßig gewesen, auch Kontrollen im Dunkeln zu ziehen und zu prüfen, ob auch dann die Umsetzung der Stärke auf nicht nachweisbare Mengen beschränkt bleibt. Auch die Reaktion der Nährlösung, die, nach der Art der verwendeten Salze zu schließen, zu Anfang der Versuche wohl schwach alkalisch war, hätte, was nicht geschehen ist, im Verlauf der Versuche nachkontrolliert werden müssen, da sie gerade bei den überhaupt nur in Betracht kommenden geringen Mengen von Amylase von Wichtigkeit ist. Diese Unexaktheiten in der Analyse hätten um so mehr vermieden werden müssen, als die Verff. selbst andere Literaturangaben zitieren, wonach der Nachweis der Ausscheidung sehr geringer Mengen von Amylase durch Wurzeln gelungen ist. Immerhin darf man aus den Versuchen der Verff. schließen, daß wesentliche Mengen von Diastase unter den angewendeten Bedingungen von den Wurzeln ihrer Versuchspflanzen nicht ausgeschieden werden. Daß das auch bei anderen Pflanzen ähnlich ist, geht aus noch unpublizierten Versuchen hervor, die Ref. vor Jahren im Pfefferschen Laboratorium machte, und deren auszugsweise Mitteilung in diesem Zusammenhang gestattet sei. Es wurden Keimlinge von Brassica und Sinapis in Kartoffelknollen gepflanzt. Die Wurzeln drangen in das Gewebe der Kartoffeln ein und vermochten hier hinreichend Wasser aufzunehmen, um den Keimlingen eine Weiterentwicklung zu gestatten. Ein Teil der bepflanzen Kartoffeln wurde in CO₂-freien Raum gebracht: nach kurzer Zeit gingen die Keimlinge aus Mangel an organischer Substanz zugrunde, während die in der normalen Luft stehenden Kontrollen noch weiter wuchsen. Bei mikroskopischer Untersuchung des Kartoffelgewebes in der Umgebung der eingedrungenen Wurzeln erwiesen sich die Stärkekörner als intakt. Auch hier hatte also keine nachweisbare Diastaseabscheidung stattgefunden.

R. Harder.

Sinnott, Edm. W., Factors Determining Character and Distribution of Food Reserve in Woody Plants.

Bot. Gaz. 1918. **66**, 162—175.

Durch genaue anatomische Untersuchung der Verteilung der Reservestoffe in den Zweigen und jungen Ästen der Bäume im Winter sucht Verf. die Faktoren zu ermitteln, die für das Auftreten von Stärke und Fett maßgebend sind. Es hat sich dabei ergeben, daß überall da, wo der Wasserzutritt leicht möglich ist, wie z. B. in dünnwandigen, mit großen Tüpfeln versehenen Zellen des Holzparenchyms und der Markstrahlen in der Umgebung der Gefäße oder in dem zartwandigen, unverholzten Parenchym im Phloem und in dessen Umgebung, das Fett vorwiegt, während da, wo der Wasserzutritt erschwert ist, also z. B. in stark verholzten Parenchymzellen mit engen Tüpfeln, Stärke als Reservestoff vorhanden ist. Das macht es auch verständlich, daß die hartholzigen Bäume fast alle Stärkebäume, die weichholzigen Fettbäume sind. Ausnahmen von dieser Regel, wie Liriodendron, Magnolia u. a., die, obwohl weichholzige, Stärkebäume sind, erklären sich damit, daß hier die Markstrahlzellen ebenso wie bei den anderen Stärkebäumen außerordentlich dickwandig und engtüpfelig sind. In anderen Fällen freilich, wie bei Cornus und Viburnum, gibt es hartholzige Formen, die Stärkebäume sind, und weichholzige, die Fettbäume sind, ohne daß das Parenchym beider anatomische Unterschiede erkennen läßt. Hier wird angenommen, daß infolge des verschiedenen Grades der Verholzung auch der Wasserzutritt zu den Speicherzellen ein verschiedener ist. — Um seine Beobachtungen zu erklären, nimmt Verf. einen Einfluß des Wassergehalts auf die enzymatische Tätigkeit an. Er vermutet, daß entweder die Aktivität der Enzyme (Diastase und Lipase) durch stärkeren Wasserzutritt modifiziert wird, oder daß die Enzyme mit dem Wasser transportiert werden und dadurch zu den dünnwandigen Speicherzellen leichter Zutritt haben als zu den dickwandigen. Verf. scheint der letzteren Hypothese den Vorzug zu geben. Ref. möchte glauben, daß diese beiden Möglichkeiten nicht die einzigen sind, die bei einer Erklärung der Beobachtungen des Verf.s in Betracht zu ziehen wären. H. Kniep.

Rose, R. C., After-Ripening and Germination of Seeds of *Tilia*, *Sambucus* and *Rubus*.

Bot. Gaz. 1919. **67**, 281—308.

In einer wertvollen Arbeit setzt Verf. die Untersuchungen über Keimverzug und Nachreife fort, welche Crocker auf breiter Basis in Angriff genommen hatte und die neben ihm vor allem durch Fräulein Eckerson weiter gefördert worden waren. Die Probleme, worauf

im einzelnen Falle die Erscheinungen des Keimverzugs und der Nachreife beruhen, wieweit sie in der Samenschale, im Embryo oder Endosperm begründet sind, ob Hemmung der Wasseraufnahme, des Sauerstoffzutritts durch die Samenschale, oder ob der Säuregehalt, die enzymatischen Verhältnisse u. a. in Embryo oder Endosperm ausschlaggebend sind, werden eingehend auf experimenteller Basis behandelt.

Zu den Versuchen dienen Samen von *Tilia americana*, *Sambucus canadensis* und *Rubus idaeus*. Für alle 3 Samensorten ist charakteristisch, daß sie lufttrocken geworden, auf feuchtes Substrat bei Zimmertemperatur ausgelegt, nicht keimen. In keinem Falle aber wird die Keimverhinderung durch Hemmung der Wasseraufnahme bedingt.

Für *Tilia* wird zunächst festgestellt, daß die Samenschale nicht die Ursache für den Keimverzug darstellt. Wohl wird die Wasseraufnahmefähigkeit durch die Samenschale herabgesetzt; aber auch nach Verletzung der Schale, wodurch die Wasseraufnahmefähigkeit auf die gleiche Höhe gesteigert wird, auf der sie sich nach völliger Entfernung der Samenschale befindet, als auch im geschälten Zustande kommen die Samen nicht zur Keimung.

Die Samen sind indessen zur Keimung zu bringen, wenn sie einige Wochen feucht gehalten werden; geschieht dies bei $4-6^{\circ}$, so kommt ein bestimmter Prozentsatz zur Keimung; geschieht es aber bei $0-2^{\circ}$, so keimen zunächst keine Samen; die Keimung setzt aber ein, wenn die bei $0-2^{\circ}$ gehaltenen Samen in eine Temperatur von $10-12^{\circ}$ überführt werden. Die Temperatur von $0-2^{\circ}$ genügt also zur Einleitung der Nachreifeprozesse, nicht aber zur Auslösung der Keimung, welche erst bei höherer Temperatur einsetzt.

Von besonderem Interesse ist nun, daß ganz entsprechend den Feststellungen von Eckerson bei *Crataegus* der Säuregehalt mit der Nachreife und beginnenden Keimung ansteigend gefunden wurde. Eingehende Bestimmungen der Hydrogenionkonzentrationen wurden angestellt. Nachgereifte, aber dann 10 Tage lufttrocken bei Zimmertemperatur gehaltene Samen, welche nicht keimten, geben einen geringeren Aziditätsgrad als keimende, was auf Reversibilität des Nachreifeprozesses schließen läßt.

Katalase und Oxydasewirkung nimmt mit der Nachreife und Keimung zu; wenn die Keimung begonnen hat, ist weitere Steigerung nicht mehr festzustellen. Die Wasserabsorptionskapazität steigt gleichfalls während der Nachreife.

Die engen Beziehungen zwischen den Nachreifevorgängen bei *Crataegus* und *Tilia* sind nicht zu verkennen, wenn diese Vorgänge auch nach Verf. nicht identisch zu sein brauchen. »Dormancy is to be

looked upon perhaps, as a condition of equilibrium in a series of chemical reactions, after ripening as a displacement of this conditions.«

Nicht so weitgehend gefördert konnten unsere Kenntnisse der Nachreifeverhältnisse der Sambucus-Samen werden. Auch Sambucus-Samen werden durch Trocknen geschädigt, doch dürfte dies nicht die einzige Ursache sein, da Samen mit 22% Wassergehalt auch nicht keimen, wenn sie auf feuchtes Substrat gebracht werden. Keimfördernder Einfluß von Säuren, Basen, Salzen, vor allem von Nitraten und Sulfaten, wurde in beschränktem Umfange festgestellt.

Die lufttrocken auf feuchtem Substrat sonst nicht keimenden Früchtchen von Rubus können zur Keimung gebracht werden, wenn durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure das Endokarp beseitigt wird. Dabei ist aber zu bemerken, daß die Wasserabsorptionskapazität mit Endokarp größer ist, als ohne, so daß die Keimungshemmung des Endokarps mit der Wasserabsorptionskapazität nichts zu tun hat. Vielleicht aber spielt die innere, pektinhaltige Schicht der Samenschale eine Rolle bei der Keimungshemmung. Die Methode der Behandlung der Samen zur Erzielung der Keimung durch konzentrierte Schwefelsäure und nachherige Neutralisierung usw. wird eingehend beschrieben. Lehmann.

Weir, J. R., Experimental investigations on the genus Razoumofskya.

Bot. Gaz. 1918. 56, 1—31.

von Tubeuf sagt in seinem »Überblick über die Arten der Gattung Arceuthobium (Razoumowskia)«: »Die zahlreichen Arceuthobien, von denen jede Art einen bestimmten Kreis von Wirtspflanzen besiedelt, wurden bisher fast nur nach morphologischen Merkmalen unterschieden. Es wäre aber eine dankbare Aufgabe für die Amerikaner, auch ihre physiologischen Eigentümlichkeiten durch künstliche Infektionsreihen . . . zu studieren und so den Kreis der mehr oder weniger bevorzugten Wirtspflanzen festzustellen«. Eine derartige Untersuchung liegt jetzt in der Arbeit Weirs vor. Er führte eine große Anzahl von Kulturen mit verschiedenen Razoumowskyaarten auf einer Reihe von Wirtspflanzen sowohl im Gewächshaus wie parallel damit im Freien aus. Neben für die forstliche Praxis verwendbaren Resultaten zeigte sich, daß viele der zur Klassifikation verwendeten Merkmale sich je nach dem Wirt, auf dem die Zwergmisteln gewachsen sind, ändern und ferner von dem geographischen Standort und schließlich auch von verschiedenen anderen Außenbedingungen abhängen. Daraus ergibt sich, daß nur die gröberen und ganz augenscheinlichen Charakteristika zur systematischen Einteilung verwendet werden dürfen.

R. Harder.

Neue Literatur.

Allgemeines.

- Francé, R. H., Die Pflanze als Erfinder. Kosmos, Stuttgart. 1920. 76 S.
 Frankhauser, K., Das Zweckmäßigkeitproblem und das Indifferenzprinzip. Verl. J. H. Ed. Heitz, Straßburg. 303 S.
 Gerke, O., Kurzes Lehrbuch der Pflanzenkunde. Verl. M. u. H. Schape, Hannover. 1920. 230 S.

Zelle.

- Möbius, M., Über die Größe der Chloroplasten. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 224—233.)
 Solla, R. F., Über Eiweißkristalloide in den Zellkernen von *Albucca*. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. 69, 110—123.)

Gewebe.

- Bailey, I. W., The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. (Proc. Nat. Acad. of Sc. U. St. Am. 1920. 6, 197—200.)
 Langdon, M. La Dema, s. unter Gymnospermen.

Morphologie.

- Schips, M., Zur Stammesgeschichte der Blütenblätter. (Naturw. Wochenschr. 1920. 19, N. F. 382—384.)

Physiologie.

- Adams, J., Relation of flax to varying amounts of light. (Bot. Gazette. 1920. 70, 153—156.)
 Boas, F., s. unter Pilze.
 Bokorny, Th., Entgiftung von Lösungen durch Hefe und andere Mikroorganismen. Enzyme, Proteinstoffe. (Centrabl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 52, 20—33.)
 Freudenberg, K., Die Chemie der natürlichen Gerbstoffe. Berlin. 1920. 101 S.
 Guttenberg, H. v., Der heutige Stand der Statolithentheorie des Geotropismus. (Die Naturwissenschaften. 1920. 8, 571—577.)
 Kolkwitz, R., Pflanzenphysiologie: Chlorophyll in Kristallen. (Aus der Natur. 1920. 16, 330—335.)
 Köhler, E., s. unter Pilze.
 Mac Dougal, D. T., Auxographic measurements of swelling of bicollids and of plants. (Bot. Gazette. 1920. 70, 126—137.)
 Meißner, O., Die Färbung der Laubblätter und ihre Änderung im Laufe des Sommers. (Naturw. Wochenschr. N. F. 1920. 19, 518—522.)
 Patschovsky, N., Zur Biologie und Physiologie der Schutzstoffe höherer Pflanzen. (Ebenda. 497—506.)
 Pfeiffer, H., Über Exkrete und Exkretionsbehälter einiger Dikotyledonen. (Forts. setzung und Schluss.) Mikrokosmos. 1920. 185—190 u. 209—211.
 Pollacci, G., Sul carbonio delle piante verdi. (Atti dell' Ist. Bot. del Univ. di Pavia. 1920. 17, 2—31.)
 —, Studi sui protossomi e sulla reazione vitale di Loew e Bokorny. (Ebenda. 103—117.)
 —, e Oddo, B., Influenza del nucleo pirrolico nella formazione della ciorocifilla. (Ebenda. 131—145.)
 Pranker, F. L., Statocytes of the wheat haulm. (Bot. Gazette. 1920. 70, 148—153.)
 Pringsheim, H., Der biologische Abbau der Zellulose. (Angew. Bot. 1920. 2, 217—222.)

- Reinau, E., Die Horizonte der Wachstumsfaktoren als gestaltende Ursache für die Wuchsformen der Pflanzen über und unter der Erde. 3. Versuch zu einer geophysischen Pflanzenphysiologie. (Angew. Bot. 1920. 2, 193—217.)
- Rippel, A., Erwiderung an H. Pringsheim. (Ebenda. 222—224.)
- Stoklasa, J., Über die Radioaktivität des Kaliums und ihre Bedeutung in der chlorophylophen und chlorophyllhaltigen Zelle. (Biochem. Zeitschr. 1920. 108, 109—140.)
- , Der Mechanismus der physiologischen Wirkung der Radiumemanation und der Radioaktivität des Kaliums auf die biochemischen Vorgänge bei dem Wachstumsprozeß der Pflanzen. (Ebenda. 140—173.)
- , Die Bedeutung der Radioaktivität des Kaliums bei der Photosynthese. (Ebenda. 173—184.)
- Stoppel, R., Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. (Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 529—578.)
- Walter, H., s. unter Pilze.
- Warburg, O., Über die Reduktion der Salpetersäure in grünen Zellen. (Die Naturwissenschaften. 1920. 8, 594—596.)
- Weber, F., Notiz zur Kohlensäureassimilation von Neottia. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 233—242.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Fischer, H., Orthogenesis, Mutation, Auslese. (Naturw. Wochenschr. 1920. 19, N. F. 561—566.)
- Haecker, V., Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1920. 181, 149—169.)

Ökologie.

- Heinricher, E., Arceuthobium Oxycedri (D. C.) M. Bieb auf Cupressus. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 220—224.)
- Porshild, A. E., Sur les poids et les dimensions des graines arctiques. (Rev. gén. de Botanique. 1920. 32, 97—120.)

Algen.

- Bristol, B. M., A review of the genus Chlorochytrium, Cohn. (Journ. of the Linn. Soc. 1920. 45, 1—28.)
- Süssenguth, K., Beitrag zur Kenntnis der Alpenflora Südbayerns. (Kryptogamische Forschungen, herausgeg. v. d. Kryptogamenkommiss. d. bayr. bot. Ges. z. Erforschg. d. heim. Flora. 1920. 362—367.)

Bakterien.

- Groenewege, J., Bakteriologische Untersuchungen über biologische Reinigung. 236 S.
- Heinze, B., s. unter Angewandte Botanik.
- Münter, F., s. unter Angewandte Botanik.
- Pringsheim, H., s. unter Physiologie.
- Rippel, A., s. unter Physiologie.
- Verzár, F., und Bögel, J., Weitere Untersuchungen über Stoffwechselregulierungen bei Bakterien. (Biochem. Zeitschr. 1920. 108, 207—220.)
- Waal, J. J. de, Zur bakteriologischen Untersuchung des Trinkwassers. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1920. 52, 10—18.)
- Weiß, A., Zur Bestimmung der Keimzahl im Wasser. (Ebenda. 18—26.)
- Wichers, L., Der Verlauf der Nitrifikation bei Gegenwart von Permutit, sowie der Karbonate verschiedener alkalischer Erden. (Ebenda. 1—10.)

Pilze.

- Boas, F., Über die Abhängigkeit von Hefewachstum und Hefegärung von physikalisch-chemischen Erscheinungen. (Biochem. Zeitschr. 1920. 106, 199—220.)

- Boas, F., Langkammerer, H., und Leberle, H.,** Untersuchungen über Säurebildung bei Pilzen und Hefen. IV. Mitteilung. (Biochem. Zeitschr. 1920. **106**, 199—220.)
- Köhler, E.,** Über rhythmische Erscheinungen bei Wachstum und Gärung der Hefe. (Ebenda. 194—207.)
- , Untersuchungen über den Gang der alkoholischen Gärung der Hefe. (Ebenda. **108**, 235—244.)
- Nüesch, E.,** Die hausbewohnenden Hymenomyceten der Stadt St. Gallen. Fehrsche Buchhandlung St. Gallen. 1919. 204 S.
- Verzár, F., und Bögel, J.,** s. unter Bakterien.
- Walter, H.,** Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. VIII. Das Verhalten der Hefezellen gegen Proteasen. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1920. **181**, 271—285.)

Flechten.

- Murr, J.,** Erstes Verzeichnis der Flechten (Lichenes) von Vorarlberg. (Vierteljahrsschrift f. Geschichte u. Landeskunde Vorarlbergs. 1920. 13 S.)

Moose.

- Familler, I.,** Die Lebermoosflora Bayerns. Zweiter (beschreibender) Teil. (Denkschr. d. bayer. botan. Gesellsch. in Regensburg. 1920. **13**, N. F. 167 S.)
- Herzog, Th.,** Hypnum Lorentzianum Mol. (Kryptogamische Forschungen, herausgeg. v. d. Kryptogamenkommiss. d. bayr. bot. Ges. z. Erforschg. d. heim. Flora. 1920. 345—353.)
- , und **Paul, H.,** Beiträge zur Moosflora Bayerns. (Ebenda. 353—361.)

Gymnospermen.

- Langdon, M. La Dema,** Stem anatomy of *Dioon spinulosum*. (Bot. Gazette. 1920. **70**, 110—125.)

Angiospermen.

- Asplund, E.,** Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. (Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar. 1920. **61**, 66 S.)
- Brown, N. E.,** New and old species of *Mesembryanthemum*, with critical notes. (Journ. of the Linn. Soc. 1920. **45**.)
- Dahlgreen, K. V. O.,** Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endosperm bildung. (Zeitschr. f. Bot. 1920. **12**, 481—516.)
- Kränzlin, Fr.,** Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Telipogon* H. B. K. (Ann. d. naturhist. Hofmus. Wien. 1919. **33**, 38 S.)
- Murr, J.,** *Carex tetrastachya* Traunsteiner. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. **69**, 125—128.)
- Sherff, E. E.,** Studies on the genus *Bidens*. V. (Bot. Gazette. 1920. **70**, 89—109.)
- Schlechter, R.,** Versuch einer systematischen Neuordnung der *Spiranthinae*. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. 1920. **37**, 317—454.)
- Schürhoff, P. N.,** Der Embryosack von *Tussilago Farfara*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 217—220.)

Pflanzengeographie. Floristik.

- Dalla Torre, K. W.,** Beiträge zur geographischen Verbreitung von Phanerogamen und Gefäßkryptogamen in den Ostalpen, nach einem Manuskript von Adalbert Rüdell in Ansbach zusammengestellt. (XIV. Bericht d. Vereins z. Schutze d. Alpenpflanzen ü. d. Jahre 1914—1919. Bamberg. 1920. 27—54.)
- Ginzberger, A.,** Über einige *Centaurea*-Arten der adriatischen Küsten und Inseln. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. **69**, 89—110.)
- Janchen, E.,** Vorarbeiten zu einer Flora der Umgebung von Škodra in Nord-Albanien. (Ebenda. 128—146.)

- Mac Caughey, V.**, Hawaiiis tapestry forests. (Bot. Gazette. 1920. **70**, 137—147.)
Porshild, A. E., s. unter Ökologie.
Schlechter, R., Eine neue Coelogyne aus Annam. (Österr. bot. Zeitschr. 1920. **69**, 124—125.)
Warming, E., Caryophyllaceae. (The structure and biology of arctic flowering plants, 13.) (Meddelelser om Grönland. **37**, 229—342.)

Palaeophytologie.

- Walther, J.**, Allgemeine Palaeontologie. I. Teil. Verl. Gebr. Borntraeger, Berlin. 1919. 192 S.

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Graebner, P.**, Lehrbuch der nichtparasitären Pflanzenkrankheiten. Berlin. 1920. 333 S.
Molz, E., Die Typhulafäule der Zuckerrüben auf den Azoren und ihre Bekämpfung. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1920. **30**, 121—139.)

Angewandte Botanik.

- Heinze, B.**, Bakteriologische Versuche. (Landwirtsch. Jahrb. 1920. **55**, 139—184.)
Kryz, F., Beitrag zur Kenntniss der Reaktion der Farbstoffe der Hagebutten, Holunderbeeren und verwandter Beeren. (Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel sowie d. Gebrauchsgegenstände. 1919. **37**, 125—127.)
 —, Über die chemisch-technische Verwertbarkeit des Gleditschiasamens und ein Vergleich des aus Gleditschiasamen herstellbaren Klebstoffes mit Syndetikon. (Österr. Chem.-Zeitung. 1919. **22**. N. F. 126—127.)
Meyer, D., Kalk- und Magnesiaversuche. (Landwirtsch. Jahrb. 1920. **55**, 46—62)
Münter, F., Untersuchungen über chemische und bakteriologische Umsetzungen im Boden. (Ebenda. 62—139.)
Schneidewind, W., Meyer, D., und Münter, F., I. Stickstoffversuche. II. Phosphorsäureversuche. III. Kaliversuche. (Ebenda. 1—46.)
Süssenguth, A., Alpiner Pflanzenschutz und Volkswirtschaft. (XIV. Bericht d. Vereines z. Schutze d. Alpenpflanzen ü. d. Jahre 1914—1919. Bamberg. 1920. 55—66.)

Technik.

- Hager, H.**, Das Mikroskop und seine Anwendung. 12. Aufl. Herausgeg. von C. Mez. Verl. J. Springer, Berlin. 1920. 389 S.
Mez, C., s. Hager, H.

Verschiedenes.

- Davis, J. J.**, Pier Andrea Saccardo. (Bot. Gazette. 1920. **70**, 156—157.)

Personalnachrichten.

Professor Ernst Küster (Bonn) hat einen Ruf als Nachfolger Adolf Hansens nach Gießen angenommen.

In Bonn habilitierte sich Dr. Camill Montfort für Botanik.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Begründet von H. POTONIE

Herausgegeben von Prof. Dr. H. Miede in Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1920 erscheint Band 35 (neue Folge Bd. 19)

Preis: Für das Halbjahr (Januar-Juni und Juli-Dezember) Mk 20.—

Nach den Universitätsjahren mit ihren reichen Bildungsmöglichkeiten und starken und vielfältigen Anregungen sieht sich mancher in einen Kreis versetzt, der ihm auf naturwissenschaftlichen Gebieten im allgemeinen nur ungenügende Anregungen zu bieten vermag. Gleichwohl fühlt er das Bedürfnis, die Verbindung mit den Wissenschaften, zu deren Förderung er nicht selten selber forschend beigetragen hat, nicht zu lösen, sondern auch weiterhin an ihren Fortschritten und neuen Ideen teilzunehmen und so sich jene geistige Selbständigkeit und Frische zu bewahren, die zur Vertiefung und Belebung seiner gegenwärtigen Tätigkeit nötig ist.

Ein sehr geeignetes Hilfsmittel dazu ist eine Zeitschrift, die den großen Kreis der naturwissenschaftlich Gebildeten und Interessierten mit den Naturwissenschaften in steter und enger Berührung hält. Dieses Ziel verfolgt die

Naturwissenschaftliche Wochenschrift,

die eine Übersicht über die wichtigsten Erscheinungen und Bewegungen auf dem Gebiet der Naturwissenschaften zu geben versucht und sich in diesem Bestreben der tätigen Unterstützung zahlreicher, mitten im wissenschaftlichen Leben stehender Mitarbeiter erfreut.

Sie bringt größere

Original-Artikel

über aktuelle oder allgemein interessante Gegenstände, die oft mit lehrreichen Abbildungen versehen sind.

In jeder Nummer erscheinen

Berichte

über wichtige und allgemein interessante Publikationen, Forschungsergebnisse und Entdeckungen in den verschiedenen Gebieten der Naturwissenschaften, also in der Astronomie, Physik, Chemie, Botanik, Zoologie, Anthropologie, Geologie, Paläontologie, Geographie, Physiologie usw. Auch von diesen Berichten sind manche mit Abbildungen versehen.

Besonderes Gewicht wird auf sorgfältige und kritisierende

Bücherbesprechungen

gelegt. Von sachkundigen Rezensenten ist wohl die große Mehrzahl der für einen weiteren Leserkreis in Betracht kommenden Bücher und auch ein guter Teil Publikationen von mehr speziellem wissenschaftlichen Interesse besprochen worden.

Ferner wird dem Leser in einer Abteilung „Anregungen und Antworten“ Gelegenheit gegeben,

Auskunft über wissenschaftliche Fragen

zu erhalten oder selber Anregungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Um eine Vorstellung von dem Inhalt zu geben, sei hier ein Auszug aus den Veröffentlichungen der letzten Jahre angefügt.

Original-Artikel:

Neuere Untersuchungen über das Gehirn der Insekten. Von Dr. F. Bretschneider. Mit 18 Abbild.

Die Anzahl der diluvialen Vereisungen Nordens. Von Prof. Dr. Edw. Hennig.

Über Domestikationsmerkmale beim Menschen. Von Prof. Dr. R. Martin.

Über das Gel der Kieselsäure. Von Prof. Dr. W. Mecklenburg. Mit 6 Abbild.

Der Sexualakt bei den höheren Pilzen. Von Dr. W. Nienburg. Mit 26 Abbild.

Rückblick auf die Getreidenahrung seit den Urzeiten und unser tägliches Brot. Von Prof. Dr. A. Maurizio.

Parthenogenese bei Infusorien. Von Dr. H. Nachtsheim. Mit 2 Abbild.

Auf den Höhen des Kilimandscharo. Von Dr. Chr. Schröder.

Beitrag zum Problem des Vitalismus. Von Dr. P. Flaskämper.

Neuere Forschungen über die Chemie und Physiologie der Fette. Von Dr. E. Eichwald.

- Ein Vergleich der Einzelligen mit den Metazoen. Von Prof.-Dr. D. v. Hansemann.
- Künstliche Geruchsspuren bei Ameisen. Von Dr. H. Henning.
- Die Zitronen und Orangen in Geschichte und Kunst. Von Prof. Dr. S. Killermann. Mit 4 Abbild.
- Die Chromatophorenfarbstoffe der Pflanzen. Von Dr. H. Kylin.
- Das periodische System und die Radioelemente. Von Dr. K. Schütt.
- Kristallisationskraft und lineare Kraft wachsender Kristalle. Von Prof. Dr. F. Süß.
- Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. Von Dr. N. Svedelius. Mit 14. Abbild.
- Die Sivalik-Primaten und der Stammbaum des Menschen. Von Prof. Dr. R. Martin. Mit 4 Abbild.
- Einige vergleichende tier- und menschenpsychologische Skizzen. Von Prof. Dr. E. Mach †. Mit 8 Abbild.
- Die Aalfrage. Von Dr. K. Marcus †. Mit 2 Abbild.
- Ergebnisse von Grundwasserfeststellungen mittels der Wünschelrute. Von Dr. O. v. Linstow.
- Zum Problem der Wünschelrute. Von Prof. Dr. Edw. Hennig.
- Die Verteilung von Land und Meer auf der Erde. Von Prof. Dr. Riem.
- Über Pseudo-Tierpsychologie. Von Dr. W. Neumann.
- Neuere Arbeiten über die Erosion des fließenden Wassers. Von Prof. Dr. W. Halbfuß.
- Das Flugvermögen des Archaeopteryx. Von Dr. F. Stellwaag. Mit 10 Abbild.
- Aus dem Leben der Hefezelle. Von Dr. A. Lipschütz.
- Vergleichende Beobachtungen an den Eiern und Larven des Menschenflohs, der Kleiderlaus und der Bettwanze. Von Prof. Dr. A. Hase. Mit 26 Abbild.
- Über den Kathodenstrahlendurchgang durch Materie. Von Prof. Dr. A. Becker. Mit 3 Abbild.
- Das Stickstoffproblem und seine Lösung. Von Prof. Dr. A. Coehn.
- Die Pilzvergiftungen der letzten Jahre. Von Prof. Dr. O. Dittrich.
- Faradays Stellung in der Geschichte der Physik. Von Dr. V. Engelhardt. Mit 2 Abbild.
- Über einige Fälle von Scheinhermaphroditismus bei Fischen. Von Dr. R. Mertens.
- Die Schwefelbakterien und ihre Tätigkeit in der Natur. Von Prof. Dr. M. Düggeli.
- Wegeners Verschiebungstheorie. Von Dr. E. Kelhofer.
- Goethes Farbenlehre und die Naturwissenschaft. Von E. Rühlmann †.
- Relativität und Gravitation. Von Prof. Dr. Riebesell.
- Über das Alter. Von Prof. Dr. Rössle.
- Siliziumchemie u. Kohlenstoffchemie. Von Prof. Dr. W. Mecklenburg.
- Das Nanoplankton. Von Dr. V. Brehm.
- Neuere Forschungen über Fermente. Von Dr. E. Eichwaldt.
- Der Gesang der Vögel. Von R. Bretscher.
- Über Meteorbeobachtungen. Von C. Hoffmeister.
- Über den Einfluß des intermittierenden Hungers auf das Wachstum. Von Dr. J. Krizenecky.
- Die Ruheperiode der Holzgewächse. Von Dr. O. Kühn.
- Über die Aufgaben und Ergebnisse der Entwicklungsmechanik der Pflanzen. Von Prof. Dr. E. Küster.
- Die vorzeitlichen Vögel. Von Dr. K. Lambrecht. Mit 8 Abbild.
- Erforschung des Atominnern. Von Dr. A. March. Mit 6 Abbild.
- Neue Wege der phylogenetischen Pflanzenanatomie. Von Dr. W. Nienburg. Mit 26 Abbild.
- Der Einfluß des Bodens auf Siedlung und Staatenbildung und Kulturentwicklung. Von Prof. Dr. E. Ramann.
- Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik. Von Dr. A. Thellung. Mit 3 Abbild.
- Der gegenwärtige Standpunkt des Mendelismus und der Lehre von der Schwächung der Erbanlagen durch Bastardierung. Von Prof. Dr. A. v. Tschermack.
- Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Von Prof. Dr. A. Thienemann.
- Die Permeabilität der Pflanzenzellen. Von Dr. Fr. Weber.
- Vom Panjeperd. Von Dr. H. Krieg. Mit 6 Abbild.
- Das Resultantengesetz in der Pflanzenphysiologie. Von Dr. P. Stark.
- Der Mechanismus der Vererbung. Von Dr. H. Nachtsheim. Mit 12 Abbild.
- Über Selbsterhitzung und thermophile Mikroorganismen. Von Prof. Dr. H. Miede.
- Das Bohrsche Atommodell. Von Dr. K. Schütt. Mit 1 Abbild.
- Bericht über eine geologische Forschungsreise in Deutsch-Ostafrika. Von Prof. Dr. E. Krenkel.

Der Bezugspreis (ohne Zustellungsgebühr) beträgt für das Halbjahr (Januar-Juni und Juli-Dezember) Mk 20.—

Probe-Nummern versendet der Verlag und jede Buchhandlung kostenfrei.

Bestellungen auf die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift“ nehmen an jede Buchhandlung, jedes Postamt oder der Verlag.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANN'S

12. JAHRGANG

HEFT 12

MIT 10 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Monatlich erscheint ein Heft

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

Inhalt des zwölften Heftes.

	Seite
I. Originalarbeit.	
Max Hirmer , Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten. I. Mit Tafel V und 10 Abbildungen im Text	657
II. Besprechungen.	
Bolte, Elisabeth , Über die Wirkung von Licht und Kohlensäure auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmzellen	686
Collins, E. J. , Sex Segregation in the Bryophyta	685
Correns, C. , Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. <i>Capsella Bursa pastoris</i> albobariabilis und chlorina	675
—, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären	678
Florin, R. , Zur Kenntnis der Fertilität und partiellen Sterilität des Pollens bei Apfel- und Birnensorten	687
Gertz, O. , Untersuchungen über die Haustorienbildung bei <i>Cuscuta</i>	684
Simons, H. , Eine saprophytische Oscillarie im Darm des Meerschweinchens	682
Snow, Laetitia M. , Diaphragms of Water plants. II. Effect of certain factors upon development of air chambers and diaphragms	683
Stomps, Theo J. , Über zwei Typen von Weißrandbunt bei <i>Oenothera biennis</i> L.	680
III. Titel, Autoren- und Sach-Register für Jahrgang 12.	

Friedrich Cohen in Bonn Buchhandlung und Antiquariat
kauft stets Bibliotheken und einzelne Werke auf dem Ge-
biete der Naturwissenschaften und Mathematik



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lehrbuch der Pharmakognosie. Von Dr. **George Karsten**, o. ö. Prof. an der Universität Halle a. S., und Dr. **Wilhelm Benecke**, o. ö. Professor an der Universität Münster i. W. Dritte, vollständig umgearbeitete Auflage von G. Karstens Lehrbuch der Pharmakognosie. Mit 544 zum Teil farbigen Abbildungen im Text. (VI, 398 S. gr. 8^o.) 1920. Mk 26.—, geb. Mk 37.—

Inhalt: Historische Übersicht der Drogenkunde. — I. Kryptogamen. — II. Pteridophyten. — III. Samenpflanzen. 1. Rhizome und Wurzeln. 2. Knollen. 3. Hölzer. 4. Rinden. 5. Blattdrogen. 6. Kräuterdrogen (Herbae). 7. Blüten. 8. Früchte und Samen. 9. Haare und Drüsenhaare. 10. Gallen. 11. Amylum. 12. Rohstoffe. (Milchsäfte. Extrakte, Manna und Gummi, Traganth und Saccharum. Kampher. Harze.) — Übersichtstabellen über die wichtigeren Drogenpulver. Register.

Die Notwendigkeit einer neuen Auflage dieses bekannten Lehrbuchs der Pharmakognosie ist ein Beweis für die wachsende Beliebtheit, deren es sich erfreut und für die steigende Zahl von Freunden, die es sich erworben hat. Der bisher von Prof. Oltmanns bearbeitete Teil der 2. Auflage ist von Herrn Prof. Benecke übernommen worden. Der Umfang des Buches hat sich bei weit reicheren Inhalt nicht allzusehr vergrößert. Eine Erweiterung erfuhr der Abschnitt Pulver durch Aufnahme neuer Pulver mit Abbildungen. Eine eingehendere Analyse der Bestandteile wurde vorgenommen.

Die beiden ersten Auflagen zog man gern zu Rate, wenn man sich über eine morphologische oder anatomische Frage unterrichten wollte; das gleiche trifft auch für die neue in vollem Maße zu. In diesem Sinne ist das Buch nicht nur ein Lehrbuch für den jungen Apotheker, sondern wird auch von dem selbständig arbeitenden Pharmakognosten und Nahrungsmittel-Untersucher mit Nutzen gebraucht werden.

Über Wesen und Wert der Universität. Rede, gehalten zur Feier der akadem. Preisverteilung am 19. Juni 1920 in der Stadtkirche zu Jena vom Rektor der Universität Dr. **Gottlob Linck**, o. ö. Prof. der Mineralogie und Geologie. (24 S. gr. 8^o.) 1920. Mk 2,50

Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten. I.

Von

Max Hirmer.

Mit Tafel V und 10 Abbildungen im Text.

Bei den bisher hinsichtlich ihrer zytologischen Verhältnisse studierten Hymenomyzeten handelt es sich im allgemeinen um Formen, deren erste Entwicklungsstadien durch den Besitz einkerniger Hyphenzellen gekennzeichnet sind und die x -Generation darstellen, der dann im Verlauf der Entwicklung das Paarkernstadium, die $2x$ -Generation folgt¹. Diesen Formen, denen offenbar die Mehrzahl der Autobasidiomyzeten angehört, stehen gegenüber einige Pilze, die in den ersten Stadien ihrer Entwicklung durch den Besitz vielkerniger Hyphenzellen ausgezeichnet sind. Es soll Aufgabe der hier vorliegenden und weiterer später zu veröffentlichender Untersuchungen sein, zu zeigen, wann und wie die auch bei diesen letztgenannten Formen im weiteren Verlauf der Entwicklung auftretende Paarkernigkeit erreicht wird und welcher Phase des Generationswechsels die Stadien mit vielkernigen Zellen entsprechen.

Zur Untersuchung gelangten zunächst Angehörige der Gruppe der Agaricineen: *Psalliota perrara* Schulz und *Psalliota campestris* L. Beide Pilze sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen nahezu der gesamte Fruchtkörper, Stiel und Hut, aus vielkernigen Hyphenzellen aufgebaut ist und die Paarkernigkeit erst in den Lamellen des Hutes sich findet, ganz im Gegensatz zu der überwiegenden Mehrzahl der Autobasidiomyzeten, bei welchen die Paarkernigkeit mehr oder minder früh auftritt, jedenfalls so frühe, daß sie bei Anlage der Fruchtkörper bereits erreicht ist,

¹) Vgl. insbesondere Kniep, H., Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyzeten I—V. Zeitschr. f. Bot. 1913. 5. 1915—1917. 7—9.

gleichgültig, ob es sich dabei um Formen handelt, deren erste Entwicklungsstadien durch Einkernmyzel ausgezeichnet sind, wie bei der Mehrzahl der Autobasidiomyzeten, oder durch Vielkernmyzel, wie bei *Clitocybe expallens* Pers. über deren Entwicklungsgeschichte in einer späteren Veröffentlichung noch zu berichten sein wird.

Was die Gewinnung des Untersuchungsmaterials betrifft, so ist es sowohl infolge des unregelmäßigen Verlaufes der Hyphen, als auch der Länge der einzelnen Zellen wegen nicht möglich, auf Mikrotomschnitten eine Hyphe auf längere Strecken hin, wie sich das als für die vorliegenden Untersuchungen unbedingt nötig erweist, zu verfolgen; deshalb dienten von Objektträgerkulturen hergestellte Präparate zur Untersuchung.

Da sich aus den eingangs bereits erwähnten Tatsachen ergibt, daß der Übergang vom Vielkern- zum Paarkernstadium im Hute des Fruchtkörpers erfolgt, so war zu erwarten, daß dem Hut entnommene Hyphenpartien zur Weiterentwicklung gebracht, Hyphen gleichen Entwicklungsgrades, wie sie sich zwischen Hut und Lamellengewebe finden, liefern und die Lösung der oben gestellten Frage nach dem Zustandekommen der Paarkernigkeit ermöglichen.

Die Methodik war folgende: Kleine Gewebestückchen, durch sterilen Ausstich aus dem Hut des Fruchtkörpers gewonnen, wurden in Reagenzröhrchen mit Nähragar¹ übertragen. Das hier zur Entwicklung gelangte Myzel konnte dann auf die mit einer dünnen Schicht von Nähragar versehenen Objektträger übergeimpft werden, wo es, zur Weiterentwicklung gelangt, die Herstellung von Präparaten mit auf größere Strecken hin verfolgbareren Hyphen ermöglichte. Die Herstellung der Objektträger mit Nähragarschicht geschieht in der Weise, daß vollkommen reine und sterile Objektträger in flüssigen, möglichst heißen Nähragar getaucht werden; die den beiden Objektträgerseiten anhaftende äußerst dünne Agarschicht dient einestheils zur Anheftung des Objektträgers auf dem Boden der Petrischalen, in welchen die Kulturen gezogen werden, andererseits als das gewünschte Nährsubstrat, auf das das Überimpfen des

¹) 1,5% Agaragar, 3% Malzextrakt, Rest aqua destillata.

Myzels zu erfolgen hat. Die Fixierung der Kulturen erfolgte mittels Flemmings schwächerer Lösung etwa 2 bis 10 Minuten lang. Die Färbung der Präparate wurde mit Heidenhains Eisenhämatoxylin ausgeführt.

Psalliota perrara (Schulz).

Myzel, das auf die oben angegebene Weise aus dem Fruchtkörper gewonnen und zu weiterem Wachstum gebracht war, zeigte Hyphen mit verschieden hohen Kernzahlen. Dabei wurden in Präparaten jüngerer Kulturen für die einzelnen Zellen als höchste Zahlen bis gegen 20 gefunden, während in denen älterer Kulturen die Kernzahl in den einzelnen Zellen mehr und mehr niedrigere Werte erreicht.

Was die nun nächstliegende Frage betrifft, ob die Kernzahl in den einzelnen Zellen einer Hyphe immer die gleiche ist, so zeigt sich, daß die Kernzahl innerhalb benachbarter Zellen für mehr minder lange Strecken in der Regel ein und dieselbe ist, daß sie indes spitzenwärts immer mehr und mehr abnimmt. Beispiele mögen die Sache klar machen. Es liegen Hyphen vor, in denen die Kernzahl in den einzelnen Zellen spitzenwärts folgende ist, wobei, um die Verhältnisse möglichst übersichtlich zu gestalten, jeweils nur die Zellen relativer Haupthyphen, nicht auch die der aus ihnen entspringenden Seitenäste berücksichtigt werden sollen:

- · · 12, 12, 12, 11, 11.
- · · 11, 11, 10, 10, 10, 10.
- · · 10, 9, 9, 9.
- · · 8, 8, 7, 7, 7, 7, 6, 6.
- · · 6, 6, 5, 5, 5, 5, 5.
- · · 6, 6, 5, 5, 4, 4, 4, 3.
- · · 4, 4, 3, 3, 3, 3.

Die Frage ist, wie einerseits die mehr minder lange Konstanz der Kernzahl, andererseits die allmählich spitzenwärts zu erfolgende Verringerung der Kernzahl erreicht wird. Die Konstanz der Kernzahl ist dadurch gesichert, daß in der Regel sämtliche Kerne einer Zelle sich gleichzeitig und in möglichster Nähe beieinanderliegend teilen, andernteils wird die sich zeigende allmähliche Verringerung der Kernzahl erreicht,

indem von den im allgemeinen gemeinsam sich teilenden Kernen einer oder mehrere sich von der Teilung ausschließen und so die nächst jüngere Zelle eben um soviel Kerne weniger erhält als die vorausgehende, als hier Kerne sich nicht mehr an der Teilung beteiligt haben. Zum Beweise mögen die Tafelfig. 1 bis 4 und 6—9 und die hierzu gehörigen Detailzeichnungen¹ in den Fig. 10—13 dienen, in denen mit Ausnahme der Fig. 9 mehr minder fortgeschrittene Telophasen derartiger synchroner Teilungen wiedergegeben sind.

Was zunächst die einfacheren Fälle betrifft, so geben die Fig. 8a und 6 Teilungen in Endzellen der Hyphe bzw. deren Seitenäste wieder. Fig. 8a die Teilung von vier Kernen, Fig. 6 eine solche von drei Kernen. Die Kernzahl in den von der sich teilenden Zelle basalwärts gelegenen Zellen ist jeweils beziehentlich die gleiche.

Weitere Teilungen zeigen die Fig. 1, 4 und 7, nur daß es sich hier nicht um Endzellen handelt, sondern um Zellen, in denen, nachdem sie bereits in der Hauptrichtung zur Bildung nächst jüngerer Zellen geschritten waren, nunmehr anlässlich der Bildung von Seitenästen nochmals Kernteilung stattfindet. Dabei zeigt Fig. 4 die Teilung von drei Kernen, die Fig. 1 und 7 je eine solche von vier Kernen, wobei in letzterer Figur eine sehr späte Telophase vorliegt. Der Ort der Kernteilung scheint, wenigstens in einem Teil der Fälle, nicht durch die Stelle, an welcher die Aussprossung des Seitenastes erfolgt, bestimmt zu sein, vgl. Fig. 1 und 4, wenn auch andere Fälle, z. B. Fig. 7 und Fig. 5 (vgl. hierüber den Text weiter unten), für eine derartige Annahme sprechen. In all diesen Fällen ist die Kernzahl in den nächsten Zellen sowohl über als unter der gerade in Teilung begriffenen beziehentlich die gleiche. Auf die abweichenden Zahlen in den weiter entfernt liegenden Zellen einzelner Hyphen wird weiter unten zurückzukommen sein.

Unmittelbar vor der Teilung befindet sich die 15kernige Endzelle in Fig. 9a. Das ist zunächst aus der ungewöhnlichen Länge dieser Zelle, die nahezu doppelt so groß ist wie die der nächst unteren Zellen, sodann an der großen Annäherung sämt-

¹ In allen diesen Teilungen ist sehr deutlich zu erkennen, daß für jeden Kern die Chromosomenzahl gleich 2 ist.

licher Kerne aneinander und ihrer Lage annähernd in der Mitte der Zelle zu erkennen. Analoge Stadien von unmittelbar vor der Teilung stehenden Kernen wurden bei vielen Endzellen mit verschiedenen anderen hohen Kernzahlen gefunden, so daß dadurch, wenn schon die Teilungen von sehr vielkernigen Zellen selbst nicht zur Beobachtung gelangten, dennoch die Analogie der Art und Weise der Zellteilung dieser sehr vielkernigen Zellen mit der der minder vielkernigen feststeht.

Um schließlich auf die Fälle überzugehen, in denen nicht mehr sämtliche Kerne einer Zelle sich mitteilen, so dienen hierfür die in Fig. 2a und 3 abgebildeten Hyphen als Beispiele. Die in Fig. 3 sich teilende Zelle ist die erste und einzige eines Seitenastes, dessen Mutterzelle 6kernig ist, wobei die Sechszahl der Kerne auch in den nächsten nach oben und unten auf die Mutterzelle folgenden Zellen (in der Abbildung ist nur noch die nächst obere abgebildet) festgestellt wurde. Zur Teilung sind in der Seitenastzelle nur noch 5 Kerne gelangt, während der eine sechste nahe dem basalen Ende der Zelle in Ruhe verharret.

Analoges zeigt die Fig. 2a, nur daß es sich hier nicht um eine sich teilende Endzelle, sondern um die Bildung eines Seitenastes handelt. Verfolgt man, von der sich teilenden Zelle ausgehend, die Hyphe nach rückwärts, wobei zunächst nur die Zellen der Haupthyphie ins Auge gefaßt werden mögen, so findet sich durchwegs für sämtliche Zellen die Fünfzahl der Kerne. Gleichfalls 5 Kerne finden sich nun auch in der durch Kernteilung und Seitenastbildung ausgezeichneten Zelle, von denen einer von den übrigen weiter abgerückt in Ruhe verharret, während die 4 anderen eine ziemlich weit fortgeschrittene Telophase mit bereits beginnender Auflösung der Kernspindel zeigen. Die hier ersichtliche Scheidung der dieser Zelle angehörenden Kerne in 4 teilungsfähige und in einen im Zustand der Ruhe verharrenden war übrigens offenbar bereits vollzogen bei Bildung der nächst jüngeren über der hier besprochenen Seitenastmutterzelle stehenden, die Richtung der Hyphe fortsetzenden Zelle. Auch hier beträgt die Kernzahl nur noch 4.

Ganz analoge Verhältnisse zeigt die in Fig. 7 abgebildete Hyphe. Hier sind die 3 unteren Zellen je 4kernig, während die auf die dritte Zelle von unten folgenden Zellen der Haupt-

hyphe sowohl als des Seitenastes je nur noch 3 Kerne aufweisen. Dabei sind in der letzten noch 4kernigen Zelle sehr deutlich die 3 Kerne, die sich noch weiterhin gemeinsam geteilt haben, von dem vierten nicht mehr teilungsfähigen durch einen größeren Zwischenraum getrennt.

Im übrigen sind Fälle, wie die an Hand der Fig. 2a und 7 beschriebenen, wo die Kernverminderung von Haupt- und Seitenast von ein und derselben Zelle ausgeht, offenbar die weniger häufigen; sehr oft finden sich Fälle, in denen im Hauptast einige Zellen lang noch die gleiche Kernzahl behalten wird, während sie im Nebenast bereits verringert ist. Dafür sprechen folgende Beispiele:

12	6
.	.
12	6
.	.
12	oder 7
.	.
11 · 12 · 11 · 11	7 · 7 · 6
.	.
12	7

wobei der letztere Fall zeigt, daß, wenn, wie das ja zumeist zutrifft, zwei Seitenäste von einer Hyphenzelle abgehen, die Zelle des einen und erstgebildeten noch die bisherige die des anderen zuletzt gebildeten bereits die reduzierte Kernzahl besitzen kann. Im übrigen geht die Reduktion in ganz derselben Weise vor sich, wie sie für die Fälle der Fig. 2a und 3 oben beschrieben wurde, nur daß hier bei Bildung der die Hauptrichtung fortführenden Zelle eben zunächst noch die Gesamtzahl der Kerne der in Frage stehenden Zelle sich teilt, während bei Bildung der Seitenäste nicht mehr alle Kerne sich teilen, im zuletzt aufgeführten Beispiel erst bei Entstehung des jüngeren der beiden Seitenäste, im ersteren Beispiel bereits bei Bildung der beiden Seitenäste.

Um die hier einschlägigen Fälle, die noch in den Figuren der Tafel wiedergegeben werden konnten, noch kurz zu besprechen, so liefert die vorhin bereits aufgeführte Hyphe der Fig. 2 zunächst ein Beispiel. Verfolgt man die Zellen der Haupthyphe, so findet sich hier von der oben besprochenen eben in

Teilung begriffenen Zelle basalwärts stets die Fünffzahl der Kerne in den einzelnen Hyphenzellen (Fig. 2a und 2b). Ein gleiches gilt auch für viele der von den einzelnen Zellen der Haupthyphe abgehenden Seitenzweige, wenigstens, was die beiden von der vierten, sowie die von der fünften und neunten Zelle abgehenden Seitenäste betrifft. Anders bei den Seitenästen, die von der sechsten und siebenten Zelle abgehen. Hier ist es beidesmal bei ihrer Bildung offensichtlich zu einer ähnlichen Kernverminderung gekommen, wie das an der Hand der Teilung, die in der dritten Zelle gerade sichtbar ist und im obigen beschrieben wurde, festgestellt wurde.

Ähnliches zeigt die Fig. 8 zweimal. Hier geht in dem mit Fig. 8a bezeichneten Hyphenstück von der fünften Zelle von oben, die selbst, wie die spitzwärts folgenden, 4kernig ist, ein Seitenast mit nur noch 3 Kernen ab. Und Analoges gilt von dem Seitenastsystem, das links aus der sechsten Zelle der Haupthyphe entspringt. Hier sind zunächst sämtliche Zellen 5kernig, wie die Mutterzelle selbst, aus der der Ast abzweigt; an dem Seitenast rechts, der von der zweitunteren Zelle des Astes abgeht, ist dagegen bereits die Verminderung der Kerne auf die Vierzahl durchgeführt, ohne daß sie auch von der auf die Mutterzelle folgenden aufgenommen worden wäre.

Der umgekehrte Fall, daß zwar der Hauptast die Kernverminderung erfährt, die von der Zelle, von welcher die Verminderung ausging, entspringenden Seitenäste dagegen mit Zellen mit unverminderter Kernzahl beginnen, ist offenbar der erheblich seltenere; eine Tatsache, die schon insofern leicht verständlich ist, als in der Regel eine Zelle immer erst nach Bildung der nächst jüngeren und ihre Richtung fortsetzenden Zelle zur Anlage von Seitenästen schreitet. Es muß somit, sofern wir in diesen Fällen nicht ein ausnahmsweise früheres Entstehen der Seitenäste als der nächst jüngeren Zelle der Haupthyphe annehmen wollen, zu einer vorübergehenden Inaktivierung eines Kernes kommen, so daß die Haupthyphe zwar mit einer Zelle mit verminderter Kernzahl fortgesetzt wird, daß dann aber bei Bildung des Seitenastes die Hemmung wieder rückgängig gemacht wird und wieder sämtliche Kerne sich teilen. Diesen recht seltenen Fall gibt die Hyphe der Fig. 8a

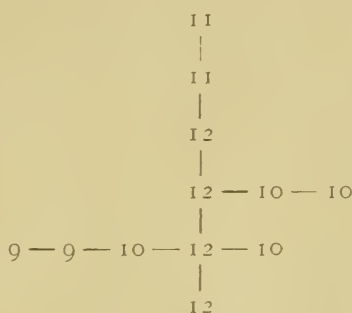
und 8b zweimal wieder. In Fig. 8a setzt sich die letzte und 5kernige Zelle nach oben in eine 4kernige Zelle fort, während der aus ihr entspringende Seitenast, von dem bereits oben die Rede war, noch die Fünzfzahl der Kerne der Mutterzelle aufweist, und Analoges zeigt die Fortsetzung der in Fig. 8a dargestellten Hyphe in Fig. 8b. Es ist die unterste Zelle, von der übrigens nur noch die kernhaltige Hälfte auf der Tafel Platz gefunden hat, und der eine der beiden von ihr abgehenden Seitenäste 6kernig. Gleichfalls 6kernig ist die nächst jüngere Zelle, während ein gleiches nur noch für den aus ihr entspringenden Seitenast gilt, indem in der ihr nach oben folgenden Zelle bereits die Reduktion auf die Fünzfzahl durchgeführt ist.

Sehen wir von Fällen, wie den eben geschilderten ab, die, wie sich ohne weiteres aus ihrer großen Seltenheit ergibt, sicher nur eine Ausnahme von der Regel darstellen, so sind es zweifellos die Seitenäste, in denen die Kernverminderung besonders schnell vor sich geht. Einmal schon dadurch, daß, wie das bereits oben angegeben wurde, die Verringerung sehr oft von einem Seitenast aus ihren Ursprung nimmt, während die Zellen der entsprechenden Haupthyphe noch keine verminderte Kernzahl auf längere oder kürzere Strecken aufweisen. Sodann erfolgt auch die Kernverringierung in den Seitenästen relativ viel rascher als in den Hyphen, von denen aus sie ihren Ursprung nehmen, insofern, als die Kernzahl hier in geringeren Abständen und somit schneller abnimmt. Das zeigt z. B. folgende Hyphe:

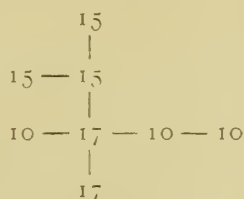
4
.
5
.
5
.
5
.
3 · 3 · 4 · 5
.
5
.
5

Hier ist bereits in der zweiten Zelle des Seitenastes die Dreikernigkeit erreicht, während in der Haupthyphe selbst erst 4 Zellen nach Abgang des Seitenastes die Vierkernigkeit auftritt.

Ferner findet sich gerade beim Übergang von der Haupthyphe in den Seitenast sehr oft, daß die Kernzahl um mehr als eine vermindert wird; so z. B. bei folgendem Fall:



oder in einem Fall mit einem sehr beträchtlichen Sprung, vgl. Fig. 9a und b, wo indes Raummangels halber die unterste 17kernige Zelle nicht gezeichnet ist.



Derartige größere Verminderungen der Kerne sind indes nicht auf die Übergänge von Haupt- zur Seitenhyphe beschränkt, wenschon sie sich hier besonders häufig finden, sondern konnten auch festgestellt werden zwischen 2 Zellen derselben Hyphe, besonders da, wo es sich um Zellen mit noch sehr vielen Kernen handelt. Das zeigt zunächst schon der oben als zweites Beispiel aufgeführte Fall mit dem Sprung von 17 auf 15 und ferner liegen noch folgende Fälle vor:

- • • 17, 17, 14 • • •
- • • 19, 16, 16 • • •
- • • 13, 13, 10, 10, 9, 9 • • •

Nachdem so gezeigt wurde, auf welche Weise die allmählich erfolgende Kernverminderung in den Hypphen vor sich geht

ist noch kurz auf diejenigen Fälle einzugehen, in denen offenbar Ausnahmen von der Regel vorliegen. Es wurden hier zwei verschiedene Fälle beobachtet, beide allerdings nur als sehr seltene Ausnahmen von der oben aufgestellten Regel der allmählichen Kernverminderung.

Der erste Fall ist der, daß vermutlich bei dem Abwandern der jungen Kerne nach der Teilung in die jüngere und ältere Zelle gelegentlich Unregelmäßigkeiten vorkommen, insofern, als nicht jeweils genau die Hälfte der Kerne nach oben und unten, sondern zwei mehr nach oben als nach unten gelangen; so liegt z. B. eine Hyphe vor mit folgenden Kernzahlen in den einzelnen Zellen:

. . . 4, 4, 4, 3, 5, 4, 4

Hier ist wohl zweifellos der 5. Kern der drittletzten Zelle von oben bei der Wandbildung versehentlich in die obere statt in die untere Zelle mit einbezogen worden. An der weiteren Teilung hat er sich infolge seiner Unzugehörigkeit zu den übrigen 4 Kernen nicht beteiligt, wie das aus der normalen Fortsetzung der Vierzahl der Kerne in den darauf folgenden Zellen hervorgeht.

Der zweite und noch erheblich seltenere Fall ist der, daß, wenn schon die Zellen vorher eine bestimmte Konstanz hinsichtlich ihrer Kernzahl aufgewiesen hatten, plötzlich die Kernzahl um ein oder mehrere vermehrt auftritt und so erhöht in den nächstfolgenden Zellen der Hyphe festgehalten wird. Erklärbar sind solche Fälle wohl mit der Annahme, die sich indes auf keine weiteren Beobachtungen stützen kann, daß in eben den Zellen, in denen plötzlich eine Kernzahlvermehrung sich zeigt, einige Kerne sich unabhängig von der Mehrzahl der übrigen geteilt haben, und die aus dieser eigenen Teilung hervorgegangenen jungen Kerne mit den bisher nicht geteilten Kernen zusammen bei Bildung der nächst jüngeren Zelle gemeinsam sich teilen, und so die durch die außergewöhnliche Teilung hervorgerufene Vergrößerung der Kernzahl zunächst weiter erhalten bleibt.

Um zur Besprechung des normalen Entwicklungsverlaufes zurückzukehren, so haben die im bisherigen aufgeführten Untersuchungen nur die Verringerung der Kerne bis auf die Drei-

zahl gezeigt und es bleibt noch übrig zu zeigen, wie letzten Endes der Übergang zum Zweikernstadium und damit zur 2 x-Generation erfolgt. Da dieses in den Kulturen von *Psalliota perrara* nicht aufgetreten ist, so mögen die hier einschlägigen Verhältnisse besprochen werden an der Hand von Präparaten, die hergestellt wurden von Kulturen von

Psalliota campestris L.

Kernverhältnisse und Kernreduktion in den kernreichen Hyphen des Pilzes sind im wesentlichen vollständig dieselben wie bei der bisher besprochenen Art, mit dem Unterschied allein, daß, soweit des Verf.s Erfahrungen reichen, nicht so hohe Kernzahlen sich finden (höchste beobachtete Kernzahl = 11). Somit erübrigt es sich, die ganze Reduktionsreihe, die hier wie dort beobachtet wurde, nochmals zur Darstellung zu bringen und es mag sofort übergegangen werden auf die Besprechung desjenigen Stadiums, in welchem die Zahl der Kerne der einzelnen Hyphenzellen bereits nahe an 2 herankommt, und der Übergang zur Zweizahl erreicht wird.

Beides zeigt Fig. 5. Sie zeigt den Seitenast einer Hyphenzelle, welche wie die nächsten auf sie folgenden und ihr vorausgehenden, in der Tafel der Raumersparnis halber nicht wiedergegebenen Zellen sechskernig ist. Gleichfalls sechskernig sind auch die 3 untersten Zellen des Seitenastes. Dabei erfolgt in der obersten hiervon offenbar der Übergang zur Vierkernigkeit: sowohl die über ihr befindliche Zelle weist nur noch 4 Kerne auf, als auch deutlich ersichtlich ist, daß in den jungen Seitensproß nur noch 4 Kerne eintreten. Zu einer Wandbildung zwischen dieser ersten Seitensproßzelle und der Mutterzelle ist es noch nicht gekommen, da offenbar die Teilung, wie aus dem gerade erst in die Seitenzelle einwandernden letzten Kern ersichtlich ist, eben erst beendet ist. Von den 4 aktiven Kernen, aus deren wiederholter Teilung also sowohl die 4 Kerne der nächst jüngeren Zelle in der Haupttrichtung hervorgegangen sind, als auch die 4 Kerne der Astzelle, sind weit abliegend die beiden inaktiven Kerne, die in eine Teilung nicht mehr eingetreten sind. Von den nach oben in die nächst höhere Zelle abgegebenen 4 Kernen waren nun offenbar gleichfalls

nicht mehr alle teilungsfähig; sowohl die nächst jüngere Zelle der Hyphe selbst, als auch die Zelle des Seitenastes sind nur noch dreikernig. Ein gleiches gilt hier wiederum von der dreikernigen Zelle: auch in ihr ist offenbar der eine der 3 Kerne nicht mehr teilungsfähig, die Fortsetzung in der Hauptrichtung bildet eine nur noch zweikernige Zelle, die gerade in Teilung befindlich ist, andererseits ist auch die aus der Dreikernzelle hervorgehende Zelle des Seitenastes, nur noch zweikernig. Damit ist hier für 2 Hyphenreihen das Zweikernstadium erreicht. Die Reduktion auf die Zweizahl ist in ganz analoger Weise wie bei den übrigen Kernzahlreduktionen vor sich gegangen.

Die hiermit erreichte Paarkernigkeit bleibt offenbar nun konstant erhalten bis zur Bildung der Basidien. Das beweist einerseits die Tatsache, daß in den Kulturen da, wo einmal in einer Hyphe das Paarkernstadium in Erscheinung getreten war, es stets bis an das jeweilige obere Ende der betreffenden Hyphe erhalten blieb, andererseits, daß es auch im Lamellengewebe bis zur Bildung der Basidien verfolgbar ist. Das letztere beweisen Querschnitte durch die Lamellen des Hutes einer Kulturform von *Psalliota campestris*, von welchen die Abb. 4, 7 und 8 Bilder wiedergeben. In der fünfgliedrigen Zellreihe aus dem Hymenium (Abb. 7) besitzt jede der Zellen je 1 Kernpaar, bis schließlich in der obersten Zelle der Reihe, der jungen Basidie, die Kernverschmelzung stattfindet, wie das aus Abb. 8 zu ersehen ist, in welcher der Doppelkern noch durch die beiden Nukleolen zu erkennen ist. Schnallenbildung wurde nicht beobachtet.

Der Vollständigkeit halber wurden, um die Identität der in den Kulturen vorliegenden Hyphenzellen mit denen, welche den Fruchtkörper aufbauen, zu zeigen, Längs- und Querschnitte durch Hut und Stiel eines jungen Fruchtkörpers hergestellt. Wenn es auch, worauf bereits eingangs hingewiesen wurde, nicht möglich ist, Hyphen über längere Strecken zu verfolgen, so gelingt es dennoch bei Herstellung genügend vieler und nicht zu dünner (10 bis 20 μ dicker) Schnitte an der einen oder anderen Stelle die eine oder andere der in allen Richtungen des Raumes sich kreuzenden, langgestreckten Zellen unverletzt zu Gesicht zu bekommen. In den Abb. 1—3 sind einige derselben mit ver-

schieden hohen Kernzahlen. S. 5 und 4, denen sich noch solche mit anderen Zahlen z. B. 7 und 3 anfügen ließen, wiedergegeben: sie stammen vom unteren Ende des Fruchtkörpers und zeigen ohne weiteres die Gleichheit¹ der zytologischen Verhältnisse der im Fruchtkörper vorhandenen Zellen und der in den Kulturen gewachsenen.

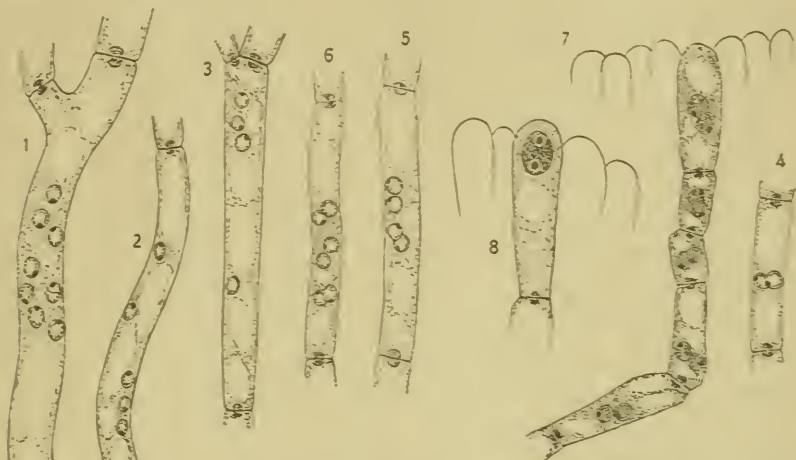


Abb. 1—8. *Psalliotia campestris* L.

Abb. 1. Aus dem unteren Ende des Fruchtkörperstieles. Achtkernzelle.

Abb. 2. Desgl. Fünftkernzelle.

Abb. 3. Desgl. Vierkernzelle.

Abb. 4. Aus dem Tramagewebe. Paarkernzelle.

Abb. 5. Desgl. Zweipaarkernzelle.

Abb. 6. Desgl. Dreipaarkernzelle.

Abb. 7. Aus dem Hymenium. Vier Paarkernzellen und junge Basidie im Paarkernstadium.

Abb. 8. Desgl. Junge Basidie nach der Verschmelzung der Paarkerne. Zeiß Apochromat 1,5 mm (homog. Immersion) num. Apertur 1,3.

Abb. 1. Kompens. Ok. 12.

Abb. 2—8. Kompens. Ok. 8.

Sämtlich gezeichnet mit Abbes Zeichenapparat. Bei der Reproduktion auf $\frac{3}{5}$ verkleinert.

¹) Damit ergibt sich auch ohne weiteres das Irrtümliche der Angabe von Maire, der von paarkernigen Zellen des Fruchtkörperstieles spricht und die auch von ihm festgestellte Vielkernigkeit der Zellen eben dort auf Kernfragmentation zurückführt. Maire, R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycetes. Thèse présentée à la faculté des sciences de Paris. 1902. S. 151.

Auf die Vielkernigkeit vieler Zellen des Tramagewebes, die eine sekundäre ist, und bei der es sich jedesmal um eine Mehrzahl von Kernpaaren handelt, soll erst weiter unten (S. 671) eingegangen sein.

Am Ende der Untersuchungen angelangt, ergibt sich die Notwendigkeit, mit wenigen Worten noch einzugehen auf diejenigen durch die Literatur bekannt gewordenen Fälle, in welchen nach Erreichung der Paarkernigkeit dennoch wieder vielkernige Zellen im Entwicklungsgange auftreten.

Das ist z. B. der Fall bei dem von Harper¹ untersuchten *Coprinus ephemerus*. Hier bestehen nach Harpers Angaben die den Fruchtkörper des Pilzes aufbauenden Hyphen aus vielkernigen Zellen, um erst im Bereich der Lamellen sowohl im Tramagewebe als im Hymenium in zweikernigen Zellen sich fortzusetzen und zu enden. Indes ist diese Vielkernigkeit der Zellen des Fruchtkörpers keine primäre Erscheinung, sondern lediglich bedingt durch den erhöhten Stoffwechsel, der sich in diesen Zellen vollzieht. Primär handelt es sich bei den den Fruchtkörper liefernden Hyphen um zweikernige Zellen, wie sie zusammen mit vielkernigen Harper in sehr jungen Fruchtkörperanlagen auch feststellen konnte. Im Stadium der Zweikernigkeit soll den Zellen allein auch die Teilungsfähigkeit zukommen. Aus ihnen geht letzten Endes das Lamellengewebe mit dem Hymenium hervor, wo die Zweikernigkeit auch erhalten bleibt, während, wenn Verfasser Harper recht versteht, die Vielkernigkeit erst sekundär in den älteren Stadien der den Fruchtkörper aufbauenden Zelle zustande kommt, wohl durch spätere Teilungen der zunächst nur in Zweizahl vorhandenen Kerne, ohne daß mit der Kernteilung noch Zellteilung Hand in Hand ginge. Gleichfalls sekundär zustande kommend und lediglich durch Stoffwechselforgänge bedingt, erscheint Harper auch die Vielkernigkeit der Zellen des Hyphengewebes, das die Stielbasis der Fruchtkörperanlage umgibt.

Es handelt sich somit bei der von Harper bei *Coprinus ephemerus* festgestellten Vielkernigkeit der Fruchtkörperzellen

¹) Harper, R. A., Binucleate cells in certain Hymenomyces. Bot. Gazette. 1902. 32.

um nichts anderes, als um eine Erscheinung, auf die auch Kniep¹ neuerdings bei *Coprinus nycthemerus* hingewiesen hat, die, daß Zellen des Fruchtkörpers, bereits nachdem das Zweikernstadium erreicht ist, gelegentlich sekundär vielkernig werden können. Das wurde von Kniep für die großen Zellen des Stiels und im allgemeinen für die Zellen des Velums der genannten Art festgestellt. Dabei ist es in den meisten Fällen gelungen, in den vielkernigen Zellen nachzuweisen, daß es sich jeweils um eine mehr oder minder große Anzahl von Kernpaaren und nicht um Einzelkerne handelt, eine Erscheinung, die eindringlich genug für die sekundäre Entstehung der hier vorliegenden Vielzahl der Kerne aus der Paarkernigkeit spricht.

Daß es sich auch bei dem von Harper untersuchten *Coprinus ephemerus* gleichfalls, was die vielkernigen Zellen betrifft, um eine Vielzahl von Kernpaaren und nicht von Einzelkernen handelt, hat übrigens einige Jahre nach Veröffentlichung der Harperschen Arbeit Nichols² nachgewiesen, die in den Stielzellen junger Fruchtkörper dieser Art je 2 bis 4 Kernpaare feststellen konnte.

Zuletzt mag erwähnt werden, daß auch Verf. im Trama-gewebe vom *Psalliota campestris* neben Zellen mit einem Kernpaar gelegentlich solche mit 2 und 3 Kernpaaren gefunden hat, die in den Abb. 5 und 6 zur Abbildung gelangen. Ob es sich dabei um mehrfaches Ausbleiben der Wandbildung zwischen den einzelnen Kernpaaren, wie das Maire annimmt, der hier gleichfalls Kernpaare feststellt, oder um eine sekundäre Teilung der erst als ein Paar vorhandenen Kerne der betreffenden Zelle handelt, muß unentschieden bleiben.

Dessen ungeachtet spricht somit die in all den zuletzt besprochenen Fällen festgestellte Paarkernigkeit deutlich genug dafür, daß es sich hier um Vielkernigkeit von Zellen, welche der Paarkerngeneration und somit der Diplophase im Entwicklungszyklus des Pilzes angehören, handelt, im Gegensatz zu denjenigen Vielkernstadien, welche, von dem paarkernigen Lamellengewebe abgesehen, den Fruchtkörper bei *Psalliota* bilden

¹) a. a. O. 1913. S. 623 ff.

²) Nichols, S. P., The nature and origin of the binucleated cells in some Basidiomycetes. Transact. Wiscons. Acad. of sc. Madison 1904.

und bei welchen die Kerne der einzelnen Zellen, mag ihre Zahl in den einzelnen Zellzügen dabei eine ungerade oder vorübergehend gerade sein, niemals als zu Paaren geordnet erkennbar sind.

Es bleibt schließlich die Frage nach der Deutung der vielkernigen Zustände von Psalliota in Hinsicht auf den Kernphasenwechsel übrig. Wenn kein Zweifel bestehen kann, daß die Zustände mit paarkernigen Hyphenzellen im Fruchtkörpergewebe von Psalliota der Diplophase angehören, so ergibt sich hieraus andererseits noch nicht mit Bestimmtheit die Berechtigung, die mehr als zweikernigen und unpaarkernigen Zustände ohne

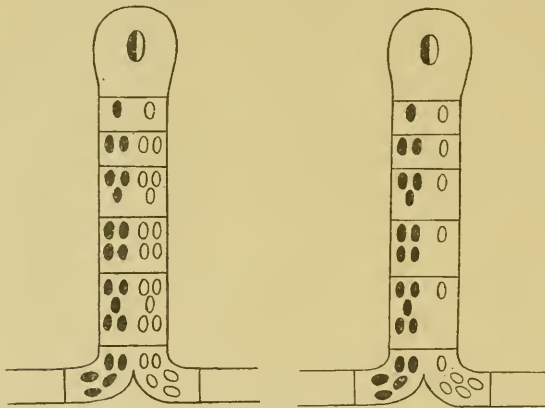


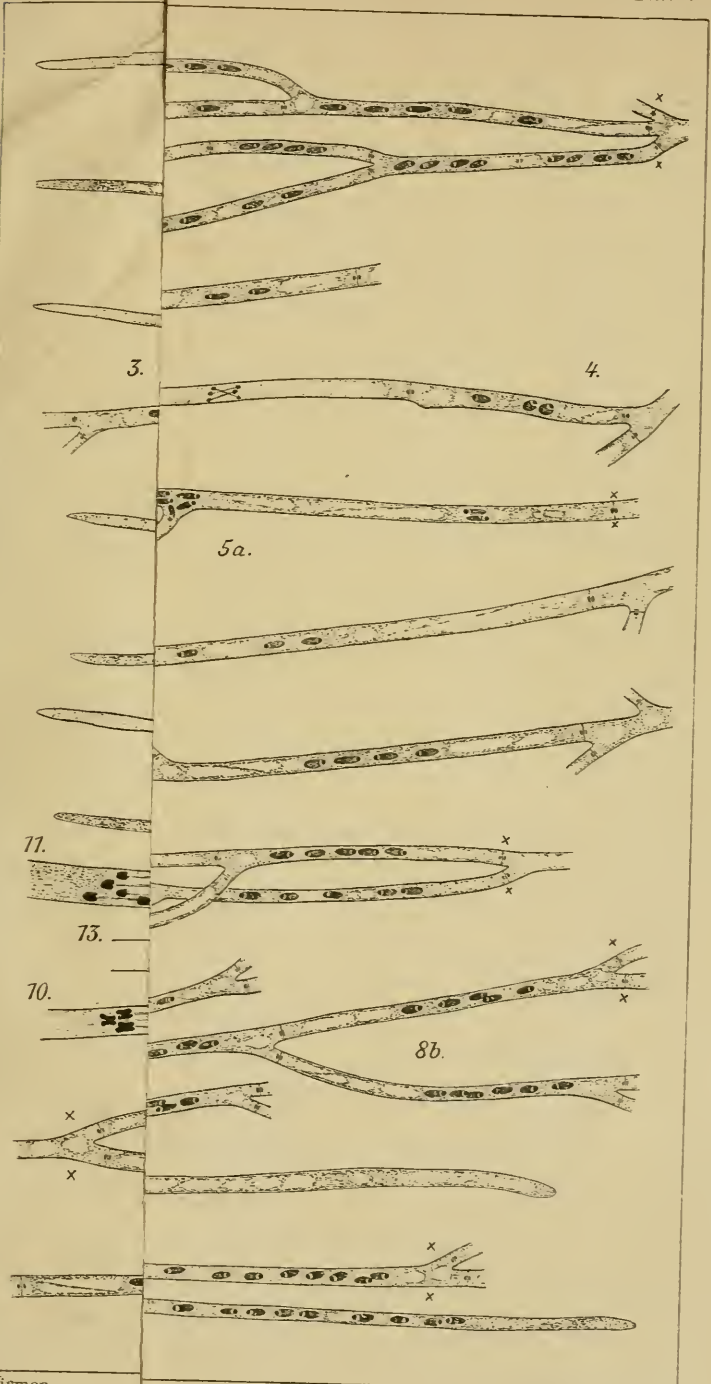
Abb. 9 und 10. Schema für die möglichen Arten des Kernübertrittes nach Anastomose im Falle von Heterothallie bei Psalliota.

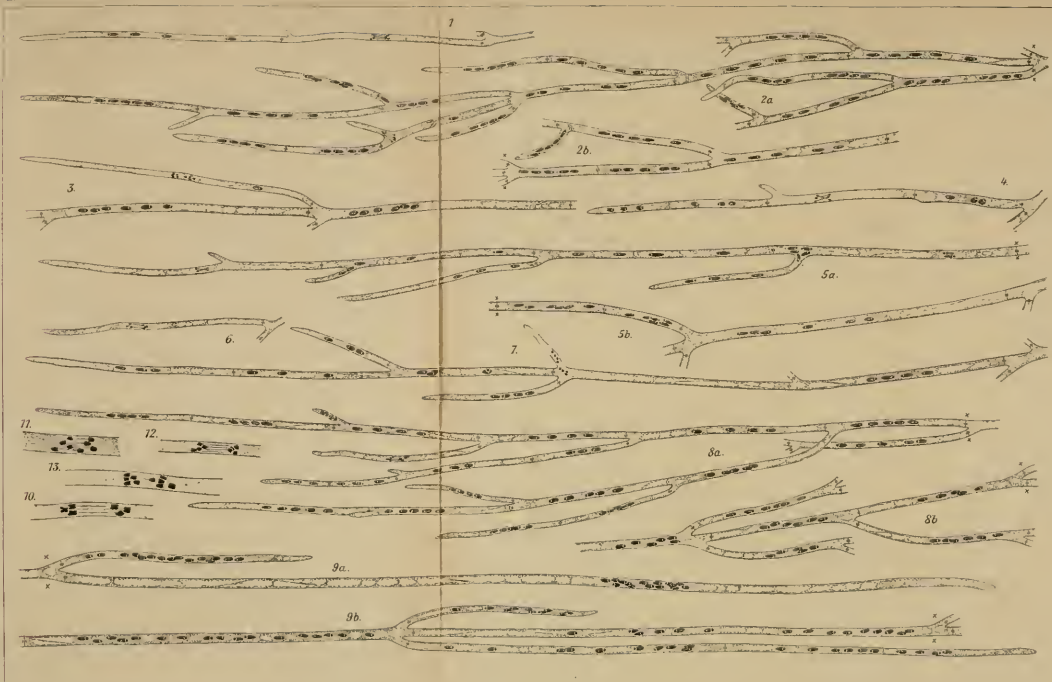
weiteres als der Haplophase angehörig zu betrachten.

Durch die Untersuchungen von Kniep¹ hat sich ergeben, daß auch bei den Autobasidiomyzeten homo- und heterothallische Formen existieren; mit anderen Worten: Formen, bei denen einerseits aus dem aus einer Spore hervorgegangenen Myzel allein schließlich die Paarkerngeneration hervorgeht, andererseits Formen, bei denen vor Bildung der Paarkerngeneration Kopulation zweier aus verschiedenen Sporen hervorgegangenen Myzelien stattfinden muß, wobei — sofern es sich um mit Einkernmyzel die Entwicklung beginnende Formen handelt — je ein Kern des einen und des anderen Myzels in der ersten Paarkernzelle zusammentritt.

Ob es sich bei den beiden im vorstehenden zur Untersuchung

¹) Vgl. besonders Kniep, H., Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchungen an Basidiomyzeten). Verhandlg. der physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg 1919.





gelangten Psalliotaarten um homo- oder heterothallische Formen handelt, muß, da Kulturversuche aus der Spore bisher noch nicht in Angriff genommen wurden, vorläufig dahingestellt bleiben. Für die Deutung der Generationswechselverhältnisse von Psalliota, ergeben sich somit vorläufig folgende zwei Möglichkeiten:

a) Angenommen, die untersuchten Psalliotaarten seien homothallisch. In diesem Falle würde sich die Entwicklungsgeschichte des Pilzes folgendermaßen gestalten: Aus der keimenden Spore geht zunächst Vielkernmyzel hervor, dessen Kerne in der oben geschilderten Weise auf die Zweizahl verringert werden. Paarkernigkeit würde hier ohne irgendwelchen sexuellen Akt erreicht.

b) Angenommen, es handle sich um heterothallische Formen. In diesem Falle müßte zwischen aus zwei verschiedenen Sporen hervorgegangenen, zunächst gleichfalls vielkernzelligem Myzelien irgendwann, und zwar wahrscheinlich vor Bildung der Fruchtkörper¹, Anastomose einer Zelle des einen und einer des anderen Myzels und im Zusammenhang damit Kernübertritt von einer Zelle in die andere stattfinden, sei es, daß es sich dabei um den Übertritt nur eines Kernes oder mehrerer Kerne in die Zelle des anderen Myzels handelt. (Vgl. hierzu das Schema in Abb. 9 und 10 auf S. 672). Es fänden sich dann in dieser Zelle und ihren Deszendenten zunächst neben einer Anzahl individuumeigener Kerne einer bis mehrere der Zelle des Myzels, mit welcher Anastomose eingegangen wurde. Bei der im weiteren Verlauf der Entwicklung einsetzenden Kernreduktion würde schließlich bei Erreichung der Paarkernigkeit der eine Kern aus dem einen, der andere aus dem anderen der beiden in Anastomose getretenen Myzelien stammen. Es ist ohne weiteres klar, daß der Beginn der Diplophase in diesem Falle nicht mit dem ersten Auftreten der Paarkernigkeit, sondern mit dem bei der Anastomose stattfindenden Kernzusammentritt zusammenfallen würde.

Für die Anregung zu den hier vorliegenden Untersuchungen und für die Einführung in die Methodik derselben Herrn Pro-

¹) Die Annahme stützt sich darauf, daß in den Kulturen des Verf.s, die aus Fruchtkörpermyzel gewonnen waren, Anastomosen nie beobachtet wurden.

fessor Dr. Kniep auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank auszusprechen, ist mir eine ebenso ernste als liebe Pflicht. Die Untersuchungen wurden begonnen im Botanischen Institut zu Würzburg, im wesentlichen durchgeführt und beendet im pflanzenphysiologischen Institut zu München.

München, Pflanzenphysiologisches Institut, 29. März 1920.

Tafelerklärung.

Fig. 1—4, 6—13. *Psalliota perrara* Schulz. Fig. 5a und b. *Ps. campestris* L.

Fig. 1. Hyphe mit Vierkernzellen; die untere Zelle in Seitenastbildung, ihre vier Kerne in Teilung; Telophase.

Fig. 12. Detail.

Fig. 2a und b. Hyphe mit zunächst Fünfkern-, dann Vierkernzellen; z. T. Seitenäste mit Fünfkernzellen, z. T. solche mit Vierkernzellen. In der drittobersten Zelle der Haupthyphe Seitenastbildung; von den fünf Kernen der Zelle sind vier in Teilung (sehr fortgeschrittene Telophase); bei x x Anschluß von 2a an 2b.

Fig. 3. Hyphe mit Sechskernzellen. In der Zelle des Seitenastes Telophase der Teilung von fünf Kernen; der sechste Kern ungeteilt.

Fig. 13. Detail.

Fig. 4. Hyphe mit Dreikernzellen. Zwischen den durch Teilung eben entstandenen zweimal drei Kernen der terminalen Zelle Querwand noch nicht sichtbar. In der zweiten Zelle Seitenastbildung; Teilung der drei Kerne in Telophase.

Fig. 6. Dreikernige Endzelle einer Hyphe. Telophase der Teilung.

Fig. 10. Detail.

Fig. 7. Hyphe mit zunächst Vierkern-, weiterhin Dreikernzellen. Astbildung und späte Telophase einer Teilung in der zweituntersten Zelle.

Fig. 8a und b. Hyphe mit zunächst Sechskern-, dann Fünfkern-, schließlich Vierkernzellen. Z. T. Seitenäste mit Zellen mit der gleichgroßen Kernzahl der Mutterzellen, z. T. solche mit Kernzahlverminderung (bis zur Dreizahl). Telophase einer Teilung von vier Kernen in dem Seitenast der viertobersten Zelle.

Fig. 9a und b. Hyphe mit zunächst 17-, dann 15kernigen Zellen. Endzelle unmittelbar vor der Kernteilung. Ein Seitenast mit 15 Kernzelle, zwei andere mit je 10 Kernzellen.

Fig. 5a und b. Sechskernzelle mit Seitenast. In diesem allmähliche Verminderung der Kerne der Zellen von der Sechszahl auf die Zweizahl. Konjugierte Teilung in der Endzelle

Zeiß Apochromat 1,5 mm (homog. Imm.) num. Apertur 1,3.

Fig. 1—9. Kompens. Ok. 6.

Fig. 12. Kompens. Ok. 12.

Fig. 10, 11 u. 13. Kompens. Ok. 18.

Sämtliche Figuren gezeichnet mit Abbess Zeichenapparat. Bei der Reproduktion auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Besprechungen.

Correns, C., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen.

I. *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* und *chlorina*.

Sitzber. d. pr. Akad. d. Wiss. 1919. 585—610.

Zwei buntblättrige Sippen von *Capsella Bursa pastoris* werden auf ihr erbliches Verhalten untersucht. Die eine ist eine *chlorina*-Sippe von der gleichen Art, wie sie schon mehrfach in der Literatur beschrieben wurde. Das *chlorina*-Merkmal dieser Sippe ist dem typischen Grün gegenüber rezessiv und wird in F_2 abgespalten im Verhältnis 3 typ. : 1 chlor. Interessant ist, daß die Rohchlorophyllbestimmungen das Vorhandensein zweier *chlorina*-Sippen wahrscheinlich machen, einer helleren (*euchlorina*) und einer dunkleren (*subchlorina*); nähere Untersuchungen über ihr Vorhandensein stehen aber noch aus.

Der zweite Fall von Buntblättrigkeit ist neu. Es handelt sich hierbei um Pflanzen, deren Blätter in allen Verhältnismöglichkeiten grün und weiß gescheckt erscheinen. Diese mit dem Namen »*albovariabilis*« belegte Sippe unterscheidet sich von den äußerlich ähnlich aussehenden *albomaculata*-Sippen bei *Mirabilis*, *Antirrhinum* usw. erstens durch den Umstand, daß bisweilen Abstufungen im Chlorophyllgehalt der Chloroplasten auf der Grenze zwischen grün und weiß beobachtet werden können — in seltenen Fällen sogar in ein und derselben Zelle nebeneinander hellere und dunklere Chloroplasten —, und zweitens ganz besonders in ihrem erblichen Verhalten. Die Erscheinung wird nicht durch eine Plasmakrankheit hervorgerufen, die nur durch die Eizelle weitergegeben wird, sondern beruht auf einem mendelnden Gen.

Bei Selbstbestäubung erhält man alle Übergangsstufen von fast rein weißen, bald absterbenden Keimlingen bis zu rein grünen. Die rein grünen Sämlinge zeigen späterhin oft noch Spuren von Weißbunt und ergeben dann bei Inzucht wiederum, wenigstens in geringer Zahl, weißbunte Pflanzen, die auch im Alter reingrünen Pflanzen bleiben bei Selbstbestäubung z. T. konstant, z. T. spalten auch sie wieder eine Anzahl weißbunter Nachkommen ab. Die einzelnen Pflanzen zeigen eine starke Neigung zur Bildung ungleich panaschierter Sektoren, so daß

stark weiße, fast rein grüne und rein grüne Äste häufig an derselben Pflanze nebeneinander stehen. Bisweilen halbiert die Trennungslinie zweier Sektoren scharf einen Schötchenstiel oder ein Schötchen, so daß die eine Hälfte desselben beispielsweise rein grün, die andere fast rein weiß erscheint.

Die Versuche mit Selbstbestäubung ergaben nun das eigenartige Resultat, daß der Charakter der Nachkommenschaft abhängig ist vom Charakter des Astes, auf dem die Samen entstanden waren, und zwar in zweierlei Hinsicht: 1. In bezug auf das Verhältnis zwischen rein grünen und fast rein grünen zu stark weißbunten Sämlingen und 2. in bezug auf den Grad der Buntheit der gescheckten Sämlinge. Stark weißbunte Äste lieferten nur eine ganz geringe Zahl grüner neben einer großen Zahl stark weißbunter Keimlinge, bei schwachbunten Ästen war die Zahl der grünen Sämlinge entsprechend größer und der Grad der Scheckung der Weißbunten hatte abgenommen. Dagegen war das Aussehen der Keimlinge unabhängig von dem Aussehen der einzelnen Schötchen. So war z. B. kein Unterschied festzustellen im Aussehen der Sämlinge, die aus der grünen Schötchenhälfte, gegenüber solchen, die aus der fast rein weißen Hälfte einer sektorial ungleichen Frucht stammten. In diesem Verhalten liegt ein wesentlicher Unterschied zu den albomaculata-Sippen, bei denen die Farbe der Nachkommenschaft abhängig ist von der Farbe des Teils, auf dem die betreffenden Samen entstanden sind, und sich genau nach den Farbgrenzen dieser Teile richtet.

Aus den Resultaten bei Selbstbestäubung ergibt sich, daß unter den verschieden bunten Individuen eine Selektion nach zwei Richtungen hin, nach grün und nach weiß, möglich ist. Im ersteren Fall führt die Auslese zu einem dauernden Erfolg, zu rein grünen, konstanten Individuen; im anderen Fall ist die Selektion nur so lange von Erfolg begleitet, als sie fortgeführt wird, und dies liegt wahrscheinlich an der Lebensunfähigkeit der weißen Keimlinge, die erst von einem bestimmten Chlorophyllgehalt an am Leben bleiben können.

Ein eigenartiger Befund muß noch besonders erwähnt werden. Die ganz jungen Embryonen von *Capsella* und die reifen Samen sind farblos, dazwischen erscheinen sie erst zu- dann abnehmend grün, und zwar schön grün bei *typica*-Sippen und hellgrün bei *chlorina*-Sippen. Mit Hilfe dieses Farbunterschiedes war es möglich, das Aufspalten des Bastardes *typica* \times *chlorina* in F_2 durch Auszählen der jungen Embryonen mit sehr großer Genauigkeit festzustellen. Es wäre nun zu erwarten, daß die jungen Embryonen der *albovariabilis*-Sippe, entsprechend den später daraus hervorgehenden Keimpflanzen, mehr oder weniger stark

weißbunt gescheckt erscheinen. Sie sind jedoch alle völlig homogen gefärbt, schwankend zwischen grünlich-gelblich und dem dunklen Grün der typica-Sippe; erst beim zweiten Ergrünen (bei der Keimung) werden sie gescheckt. Offenbar erscheint der Embryo desto heller, je stärker weißbunt die Pflanze späterhin werden wird. Da Zellvermehrung in den Kotyledonen in diesem Stadium nach Angaben des Verf.s keine wesentliche Rolle mehr spielen, so haben wir hier die eigenartige Tatsache vor uns, daß Zellen, die zunächst gleichmäßig grün erscheinen, späterhin ihr Grün teils vertiefen, teils vollkommen verlieren.

Zur näheren Feststellung des erblichen Verhaltens wurden Kreuzungen mit der chlorina-Sippe angestellt. Die Bastarde in beiden Richtungen waren typisch grün gefärbt. Danach besitzt die chlorina-Sippe die Erbformel CCtHH (C: chlorina-Farbe, T: Steigerungsfaktor und H: Faktor für homogene Färbung), die albobariabilis-Sippe CCTHh und der Bastard CCTtHh, wobei T und H dominieren. In F_2 müssen daneben typica und chlorina zwei gescheckte Typen abgespalten werden, der eine mit weiß auf grünem Grund, der andere mit Weiß auf chlorina-Grund. Das Auftreten des letzteren Typus konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die erhaltenen Zahlenverhältnisse zeigen zwei verschiedene Werte. Bei Verwendung einer bestimmten chlorina-Pflanze traten, wie zu erwarten, etwa 25% albobariabilis-Sämlinge in F_2 auf, bei anderen chlorina-Pflanzen jedoch nur etwa 6%, was dafür spricht, daß die betreffenden chlorina-Sippen genetisch verschieden waren, eine mit der Formel CCtHH, die andere mit $CCtH_1H_1H_2H_2$. Nähere Versuche sind hierüber nicht angestellt. Die Kreuzung mit einer typica-Sippe ergab in F_2 dieselbe geringe Zahl albobariabilis-Exemplare. Erwähnt mag noch sein, daß auch die Resultate dieser Kreuzungen durch Auszählen der unreifen Embryonen nachgeprüft werden konnten.

Aus den Versuchen geht hervor, daß das charakteristische Merkmal der albobariabilis-Sippe auf einem mendelnden Faktor beruht, daß diese Erbanlage aber veränderlich ist. Verf. kommt zu der Vorstellung, daß das erbliche Verhalten der Sippe dadurch zustande kommt, „daß die Mosaikbildung durch eine an ein Gen gebundene Krankheit bedingt wird, die heftiger und schwächer werden, auch wieder ganz verschwinden kann.“ Die Vorstellung dieser Verhältnisse wird durch ein Bild erleichtert. Danach kann an das materielle Substrat eines Genes, gedacht als ein großes Molekül, ein und dieselbe Atomgruppe bis zu 10 mal angelagert werden. Je nachdem mehr oder weniger solcher Atomgruppen angelagert sind, erscheint die Pflanze mehr oder weniger stark weißbunt, ist keine angelagert, so erscheint sie reingrün. Die Zahl dieser Atomgruppen soll veränderlich sein, und soll durch äußere Be-

dingungen zu- und abnehmen, auch gleich 0 werden können. An Hand dieses Bildes wird das erbliche Verhalten der *albovariabilis*-Sippe sehr anschaulich klar gemacht. Dem Ref. will jedoch scheinen, als ob man sich hierdurch wohl eine Vorstellung von der Veränderlichkeit der Erbanlage verschaffen könnte, daß das Bild aber in einem gewissen Widerspruch steht zu der Konstanz der Zahlenverhältnisse bei den Kreuzungsversuchen. Die Vorstellung, daß ein bzw. zwei mendelnde Gene für homogene Färbung das Auftreten gescheckter Pflanzen bedingen, macht die gleichzeitige Annahme einer auf den gleichen Erfolg hinauslaufenden Gen-Krankheit wenig wahrscheinlich. Daß ein Faktor für homogene Färbung vorhanden ist, geht aber aus den Kreuzungsversuchen hervor.

Vielleicht läßt sich die Veränderlichkeit der Erbanlage später einmal mit Hilfe ähnlicher Vorstellungen erklären, wie sie sich Goldschmidt über den Potenzwechsel der Geschlechtsfaktoren bei Schmetterlingen gebildet hat. Auch die Angaben des Verfs., daß die jungen Embryonen der *albovariabilis*-Sippe zunächst homogen gefärbt erscheinen, daß die im ausgewachsenen Zustand gescheckten Fruchtknoten ebenfalls in der Jugend homogen grünlich-gelblich sind, und daß allgemein das Weiß gescheckter Pflanzenteile in der Jugend stets grünlich-gelblich ist und erst allmählich ausbleicht, deuten auf die Möglichkeit einer solchen Erklärung hin.

Konrad Noack.

Correns, C., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen.

II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären.

Sitzgsber. d. Pr. Akad. d. Wiss. 1919. 820—857.

Die beiden ersten Formen bunter Periklinalchimären wurden bei *Arabis albida* gefunden und untersucht. Sie werden mit dem Namen *status leucodermis* und *st. pseudoleucodermis* belegt; der Ausdruck Sippe wird für erbliche Typen reserviert. Sie unterscheiden sich in ihrem erblichen Verhalten wesentlich voneinander. Äußerlich sind sie, was die Art der Panaschüre betrifft, bis auf geringe Unterschiede an den unreifen Schoten fast ganz gleich; auch im anatomischen Bau gleichen sie sich vollkommen und stimmen weitgehend mit der Anatomie von *Pelargonium zonale* von Baur überein. Beide Formen treiben bisweilen grüne Rückschlagsäste, rein weiße Zweige wurden nur bei *pseudoleucodermis* beobachtet, doch tragen diese immer an den Kelchrändern sehr feine grüne Streifen.

Was das erbliche Verhalten der *leucodermis* betrifft, so zeigte sich, daß die Panaschüre der periferen Schichten auf einer Plasmakrankheit beruht, die nur durch die Eizelle weitergegeben wird. Womit man

auch bestäuben mag, immer entstehen aus Weißrandpflanzen als Mutter nur weiße, nicht lebensfähige Keimlinge; umgekehrt erhält man bei Bestäubung einer *typica*-Pflanze mit Pollen einer Weißrandpflanze stets nur rein grüne Sämlinge. Die F_2 dieser Bastarde spaltet nun etwa $\frac{1}{4}$ hellgelbgrüne Nachkommen ab, die ungefähr 20% Chlorophyll führen, und zum Teil ziemlich lange am Leben bleiben können. Sie werden mit dem Namen Chlorotica-Keimlinge belegt, im Unterschied zu den Chlorina-Pflanzen, die dunkler gefärbt sind. Aus den Resultaten geht hervor, daß die weiße Haut und der grüne Gewebekern in der Erbanlage gleich sind und einen einfach mendelnden Bastard zwischen der *forma typica* und der *forma chlorotica* darstellen.

Der *Arabis albida leucodermis* stehen die *leucodermis*-Formen von *Aubrieta graeca* und *A. purpurea* sehr nahe. Auch hier sind Gewebekern und -haut genotypisch gleich, nur ist der Gewebekern in diesem Fall eine *typica*-Homozygote.

Wesentlich anders verhalten sich die *pseudoleucodermis*-Pflanzen. Hier besteht zwischen weißer Haut und grünem Kern ein genotypischer Unterschied. Der grüne Kern ist normal, die weiße Haut hat jedoch die Fähigkeit Chlorophyll zu bilden verloren. Bei Inzucht liefern infolgedessen solche Pflanzen nur albinotische Keimlinge. Die reziproken Bastarde zwischen *typica* und *pseudoleucodermis* sind rein grün und spalten in F_2 etwa $\frac{1}{4}$ albinotische Keimlinge ab. Ganz unwiderrüflich ist dieser genotypische Unterschied zwischen Haut und Kern jedoch nicht. Bei Selbstbestäubung der *pseudoleucodermis*-Pflanzen treten bisweilen vereinzelt rein grüne Sämlinge auf. Es ist anzunehmen, daß, entsprechend den feinen grünen Streifen an den Kelchblättern sonst rein weißer Triebe hier und da auch Samenanlagen und Pollenkörner in »grün« umgeändert werden können, und daß das Auftreten der einzelnen rein grünen Keimlinge auf diese Weise zu erklären ist.

Die Kreuzungen zwischen *leucodermis* und *pseudoleucodermis* bestätigten die erhaltenen Resultate. *Leucodermis* \times *pseudoleucodermis* ergibt nur Albinos, *pseudoleucodermis* \times *leucodermis* nur rein grüne Nachkommen. Da die *leucodermis*-Pflanzen einen Bastard aus *typica* \times *chlorotica* darstellen, muß in den *chlorotica*-Keimzellen ein Gen vorhanden sein, das zusammen mit einem Gen der *albina*-Haut der *pseudoleucodermis* die Fähigkeit ergibt, Chlorophyll zu bilden. Die Rückkreuzungen dieses Bastardes mit seinen Eltern entsprechen den Erwartungen, insbesondere ergibt die Rückkreuzung mit dem *leucodermis*-Elter ein zwiefaches Resultat, entsprechend der Bastardnatur der *leucodermis*-Pflanzen: ein Teil der F_1 lieferte nur grüne Nachkommen, bei dem

anderen Teil war die Nachkommenschaft gemischt aus grünen und gescheckten Sämlingen.

Bei einer der Bastardpflanzen, leucodermis \times pseudoleucodermis, die rein grün war, trat im zweiten Jahr ein Sektor auf, der eine typische Weißbrand-Periklinalchimäre darstellte. Die genetische Untersuchung dieses Sektors ergab, daß wir es hier mit einer neu aufgetretenen pseudoleucodermis-Pflanze zu tun haben.

Ferner wurde bei *Glechoma hederacea* ein Weißbrand-Typ beobachtet, der nach den wenigen vorliegenden Versuchen zu schließen dem status pseudoleucodermis der *Arabis* offenbar nahe steht.

Als dritte Form bunter Periklinalchimären wird eine Pflanze beschrieben, die ebenfalls im Lauf der *Arabis*-Kulturen spontan aufgetreten war und über einem grünen Gewebekern eine chlorotica-Haut besaß. Dieser status chlorotidermis ähnelt in seinem erblichen Verhalten dem status pseudoleucodermis, die Erscheinung beruht nicht auf einer Plasmakrankheit, sondern auf einem Gen. Auch die umgekehrte Form, der status chloritipyrenus, wurde beobachtet, Pflanzen mit chlorotica-Kern und tipica-Haut. Eingehendere Untersuchungen sind mit diesen beiden Typen, deren Verhalten noch manche Absonderlichkeiten zeigt, nicht angestellt worden.

Der vierte Fall weißbrandiger Periklinalchimären wurde bei *Mesembryanthemum cordifolium* festgestellt und mit dem Namen *albopelluculatum* belegt. Auch hier beruht, wie beim status leucodermis, die Erscheinung auf einer Plasmakrankheit, die nur durch die Eizelle weitergegeben wird, während der Genotypus der Pflanze normal ist. Es besteht aber insofern ein Unterschied zum status leucodermis, als die Kotyledonen der Keimlinge bei Inzucht hellgelbgrün sind und, ohne das erste Laubblattpaar zu entwickeln, ausbleichen und absterben (*expallens*-Keimlinge). Auch anatomisch besteht ein gewisser Unterschied: Während die Blätter typische Weißbrand-Periklinalchimären darstellen, besitzt die subepidermale Zellschicht der Stengelrinde kleine aber deutlich grüne Chloroplasten. Es müssen sich also diese Plastiden verschieden verhalten, je nachdem, ob am Stengel ein Blatt oder ein Seitenzweig gebildet wird; im ersteren Falle bleichen sie aus, im zweiten bleiben sie grün.

Am Schluß gibt Verf. eine übersichtliche Zusammenstellung aller bisher beschriebener Typen bunter Periklinalchimären. Konrad Noack.

Stomps, Theo J., Über zwei Typen von Weißbrandbunt bei *Oenothera biennis* L.

Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgslehre. 1928. 22, 261—274.

In einer früheren Arbeit (*Biol. Centrabl.* 1919) hat Verf. ein weißrandiges Individuum von *Oenothera biennis* beschrieben, das sich in

seinen Vererbungserscheinungen gerade so verhielt, wie Baur's Pelargonien: Selbstbestäubung weißrandiger Äste ergab rein weiße, Selbstbestäubung grüner Rückschlagsäste reingrüne Sämlinge und weiß \times bunt lieferte in F_1 eine gescheckte Nachkommenschaft. Die F_2 dieser letzten Kreuzung konnte damals nicht untersucht werden, da es nicht möglich war, die Pflanzen zu überwintern. In der vorliegenden Arbeit wird nun die Nachkommenschaft einer ebensolchen Pflanze beschrieben, die spontan aufgetreten war. Es ergab sich, daß bei Inzucht Blüten, die in der Achsel von rein grünen oder fast rein grünen Blättern standen, nur grüne Keimlinge lieferten, solche, die zu verschiedenen stark bunten Tragblättern gehörten, in je nach dem Grade der Buuthheit wechselnder Menge rein weiße und gescheckte Sämlinge neben grünen hervorbrachten.

Hieraus ergibt sich, daß die weißen, bzw. grünen Gewebepartien einen definitiven Zustand erreicht haben, der sich auf die Nachkommenschaft vererben läßt. Verf. denkt sich seine gescheckte Ausgangspflanze zustande gekommen durch das Zusammentreffen eines in Weiß mutierten Gameten mit einem normalen, ganz entsprechend dem Bastard weißrandig \times grün aus seinen früheren Untersuchungen. Die Resultate der vorliegenden Arbeit sollen also die fehlende F_2 -Untersuchung seiner früheren ersetzen. Den Einwand, es möchte sich bei seiner Versuchspflanze um eine ganz andere Art der Panaschüre gehandelt haben, als bei seinen früheren Kreuzungen, etwa um eine der Correns'schen *Mirabilis* entsprechende albomaculata mit einer nur durch die Eizelle vererbaren Plasmakrankheit, sucht Verf. in der Hauptsache dadurch zu entkräften, daß er einen prinzipiellen Unterschied zwischen den bei *Mirabilis*, *Pelargonium* und *Oenothera* beobachteten Erscheinungen bestreitet. Die drei Fälle werden durch die Annahme zu erklären versucht, daß sich in den weißen Zellen ein Faktor für Chlorophyllbildung in latentem oder inaktiven Zustande befinde.

Ein nicht zu unterschätzender Unterschied zwischen *Pelargonium* und *Oenothera* dürfte jedoch nach des Ref. Ansicht schon darin bestehen, daß gescheckte Keimlinge von *Pelargonium* niemals weiterhin gescheckte Organe produzieren: die Pflanzen werden entweder rein weiß oder rein grün, je nachdem sich der Vegetationspunkt in weißem oder grünem Gewebe befindet, oder es entstehen sektorial weißbunte Pflanzen, wenn sich der Vegetationspunkt auf der Grenze eines weißen und eines grünen Areals befand. Bei *Oenothera* jedoch produziert die Pflanze immer wieder von neuem gescheckte Organe. Die Richtigkeit der theoretischen Erörterungen des Verf.s hätte eine gewisse Kontrolle erfahren können, wenn die gescheckte *Oenothera* reziprok mit typisch

grünen Individuen gekreuzt worden wäre; leider ist dieser Versuch nicht ausgeführt worden.

Daß der Schluß auf die Provenienz der Ausgangspflanze vorsichtig aufgefaßt werden muß, geht aus den Versuchen hervor, die im zweiten Teil der Arbeit beschrieben werden. Eine zweite, spontan aufgetretene, weißbrandige *Oenothera biennis* zeigte in ihrem erblichen Verhalten prinzipielle Verschiedenheiten gegenüber der früheren. Hier ergaben die Kreuzungen weiß \times weiß, weiß \times grün und weiß \times chlorina in allen Richtungen nur rein grüne Nachkommen. Die verschiedenen F_2 -Generationen sind noch nicht untersucht worden. Der Ausfall dieser Versuche führt Verf. zu der Überzeugung, daß das Auftreten des Weißbunts als ein Zwischenrassenmerkmal aufzufassen sei und daß die von Correns untersuchte konstant weißbrandige Sippe von *Lunaria* der Endpunkt einer solchen Stufenleiter von Mutationen darstelle.

Die Arbeit enthält eine Fülle wertvoller Anregungen. Ob aber des Verf.s Ansichten über Wesen und Entstehung weißbunter Gewächse der Wirklichkeit entspricht, ob namentlich die Anschauung der prinzipiellen Wesensgleichheit der verschiedenen angeführten Formen von *Panaschüre* sich in Zukunft wird aufrecht erhalten lassen, darüber müssen weitere Versuche Klarheit bringen.

Konrad Noack.

Simons, H., Eine saprophytische *Oscillarie* im Darm des Meerschweinchens.

Centralbl. f. Bakter. Abt. II. 1920. 50, 356—368.

Der Zoologe Simons macht uns mit einem interessanten Organismus bekannt. Er fand im Darm — und zwar fast ausschließlich im Blinddarm — des Meerschweinchens ein saprophytisches Lebewesen, das er für eine *Oscillarie* (*Oscillaria caviae* n. sp.) hält. Ob diese Annahme richtig ist, ist allerdings noch nicht völlig sichergestellt. Die eingehenden morphologischen und mikrochemischen Untersuchungen, die Beobachtungen über die Art der Bewegung und anderes mehr sprechen allerdings durchaus für diese Vermutung. Der neue Organismus unterscheidet sich jedoch von allen bekannten Cyanophyceen dadurch, daß er farblos ist. Es läßt sich daher die Annahme nicht völlig von der Hand weisen, daß es sich auch um eine *Beggiatoa* handeln könnte, eine Möglichkeit, deren sich auch der Verf. bewußt ist. Ist der Standpunkt des Verf.s (der sich übrigens auch auf die Ansicht von Botanikern stützt, denen er seine Präparate vorlegte) richtig, so haben wir es mit einer wichtigen Tatsache zu tun, weil die neue farblose *Oscillarie* ein Bindeglied zwischen den Cyanophyceen und den *Beggiatoen* darstellen würde und andererseits auch für die Phylogenie der Spirochaeten von

Wichtigkeit wäre. Über die Art, wie *O. caviae* in den Darm der Meerschweinchen gelangt, konnte Verf. leider keine Untersuchungen anstellen. Er spricht unter anderem die Vermutung aus, daß grüne, an den Futterpflanzen sitzende Algenfäden mit der Nahrung aufgenommen und durch Anpassung an die Dunkelheit im Darm farblos würden. Sprechen schon einerseits die bisherigen Ergebnisse an Dunkelkulturen von Cyanophyceen nicht für die Annahme eines Verschwindens des Farbstoffs im Dunkeln, so konnte andererseits Ref. auch an dem in Frage stehenden Organismus keine Beobachtung machen, die es wahrscheinlich erscheinen läßt, daß Simons Oscillarie eine Ausnahme von der bislang gefundenen Regel macht. Ref. verschaffte sich Meerschweinchenleichen verschiedener Herkunft, er fand darin den vom Verf. beschriebenen Organismus in großer Menge und kann seine Angaben, wenigstens soweit sie sich auf Beobachtungen an lebendem Material beziehen, durchaus bestätigen. Unter geeigneten Kulturbedingungen gelang es Ref., den Organismus einige Tage außerhalb des Tierkörpers lebend zu erhalten — ein Ergrünen von am Licht gehaltenen Kulturen fand aber nicht statt. Es scheint sich demnach um eine auch außerhalb des Tierkörpers farblosen Alge zu handeln. Es wäre zweifellos — worauf auch Verf. mehrfach hinweist — wichtig, die Physiologie dieser eigenartigen Pflanze in der Kultur näher zu untersuchen und auch ihre Existenzbedingungen in der Natur außerhalb des Tierkörpers zu erforschen. Die vom Verf. ausgesprochene Vermutung, daß sie hier vielleicht in Form von Sporen vorhanden sei, dürfte kaum zutreffen, da die Oscillarien keine Sporen bilden und auch ungünstige Existenzperioden nach den Untersuchungen von Glade gewöhnlichen vegetativen Zustand ziemlich gut überstehen.

R. Harder.

Snow, Laetitia M., Diaphragms of Water plants. II. Effect of certain factors upon development of air chambers and diaphragms.

Bot. Gazette. 1920. 69, 297—317. 3 Fig.¹

Die Streckungszone der Halme von *Scirpus validus* ist nur sehr kurz (etwa 2—3 mm lang) und nach außen durch enganliegende Scheidenblätter gegen direkte Berührung mit dem Medium abgeschlossen. Aus den Versuchen mit dieser Pflanze ging hervor, daß bei Versetzung aus Luft in Wasser, ferner auch bei Übertragung aus niedriger Temperatur in höhere die Halme ein stärkeres Wachstum erfahren. Bei Umkehrung dieser Bedingungen erfolgt dagegen eine Abnahme der Streckung; zu-

¹) s. Zeitschr. f. Bot. 1915. 7, 590.

gleich ergab sich dabei eine Zunahme des Abstandes der Diaphragmen, die aber nicht genügend groß war, um als direkte Folge des Wechsels der äußeren Faktoren gelten zu können, da im normalen Halm diese Abstände von der Spitze nach der Basis größer werden. Wird die Wachstumsenergie durch Änderung der äußeren Faktoren geschwächt, so bilden sich weniger Diaphragmen aus und diese stehen dann weiter voneinander ab.

Versuchspflanzen, die unter Glasglocken vermindertem Luftdruck ausgesetzt wurden, zeigten bei 60—80 mm Druck fast noch normales und bei 10—20 mm auch noch recht gutes Wachstum. Dabei läßt sich ein Einfluß auf die Gesamtzahl der Diaphragmen, auf die Dicke der Außenwand der Luftkammern und auf die Zahl der Palisadenschichten nicht feststellen. *Scirpus validus* scheint in dieser Beziehung wenig plastisch zu sein. Wenn Verf. meint, daß man auch andererseits aus ihren Versuchen folgern könne, Wasser mit seinem geringen Sauerstoffgehalt habe keinen direkten Einfluß auf die Ausbildung der Lufträume der Wasserpflanzen, so dürften zu solcher Verallgemeinerung die Versuche, die doch nur einige Faktoren berücksichtigen, nicht ausreichen.

H. Schenck.

Gertz, O., Untersuchungen über die Haustorienbildung bei *Cuscuta*.

Centralbl. f. Bakter. Abt. II. 1920. 51, 287—313.

Verf. beschäftigt sich mit der Frage, ob *Cuscuta* fähig ist, am Stengel allseitig Haustorien zu bilden. Die Veranlassung zu der Untersuchung war durch eine Beobachtung von Peirce gegeben, der einen *Cuscuta*-sproß auf zwei entgegengesetzten Seiten in Kontakt mit Blättern brachte und dabei Ausbildung von Haustorien an beiden Berührungsflächen fand. Verf. wiederholte den Versuch und konnte ihn bestätigen. Dagegen gaben Versuche, allseitige Haustorienbildung hervorzurufen durch allseitiges Umgeben von horizontal liegenden *Cuscuta*sprossen mit Sand, Eisenfeilspänen und anderen pulverförmigen Medien oder durch Umwickeln mit Watte, stets negative Resultate. Die Sprosse führten in diesen Medien bogenförmige Nutationsbewegungen aus und bildeten Haustorien stets nur einseitig und zwar auf der konkaven Seite der Stengel. Erst als Verf. die Sprosse mit Stanniol umwickelte, traten Haustorien auf allen Seiten auf. Verf. vermutet, daß die allseitige Ausbildung der Haustorien in der Unterdrückung der Nutation durch den festen Stanniolverband zu suchen ist, während bei der Entstehung der bogenförmigen Windungen in den pulverförmigen Medien die Konkavseite des Sprosses aktiv gegen die Körner des Umhüllungsmittels gepreß-

wird, und dadurch diese Seite einer kräftigeren Kontaktreizung ausgesetzt wird, als die übrigen Flanken. Um diese Ansicht zu beweisen, wurden horizontal im Sand liegende Sprosse durch am Ende angebrachte Verspannungen an der Nutation verhindert — jetzt traten jedoch die Haustorien wieder einseitig auf und zwar überraschenderweise alle auf der unteren Seite des Sprosses. Es scheint also hier eine geotropische Induktion mitzuspielen. Dieser Annahme widerspricht nicht die Beobachtung, daß bei Ausschaltung einseitiger Schwerkraftwirkung durch vertikale Ausspannung eines Sprosses im Sand oder durch Rotation auf dem Klinostaten die Haustorienbildung überhaupt unterblieb. Die auf die geotropische Induktion bezüglichen Versuche sind aber — wie Verf. selbst sagt — noch nicht in genügender Anzahl gemacht, um sichere Deutungen zuzulassen. Auch ließen sich hier wohl noch weitere Versuche anfügen; so könnte man nach Meinung des Ref. Aufschlüsse über die Irritabilität in der Weise erreichen, daß man horizontal frei in der Luft gespannte *Cuscuta*sprosse auf der Oberseite tigmotropisch reizt, um auf die Weise zu ermitteln, wie sich die Haustorienbildung bei der geotropischen Induktion und dem gleichzeitig auf der entgegengesetzten Flanke wirkenden Kontaktreiz verhält. Diese Versuchsanstellung mit Reizung der Oberseite eines am Nutieren verhinderten Sprosses wäre auch von Interesse in bezug auf die Resultate, die Verf. erhielt, als er versuchte, bei frei nutierenden Stengeln Haustorien auf der Konvexseite hervorzurufen. Er leitete dazu unter anderem *Cuscuta*sprosse in im Innern gerauhte Glasröhren, in denen sie spiralig in die Höhe wuchsen, Haustorienbildung trat an der die Wand berührenden Konvexseite jedoch nicht ein. — Neben diesen Versuchen, die zeigen, daß zwischen der Haustorienbildung des *Cuscuta*stengels und seinen Windebewegungen nähere, aber kausal noch nicht klargelegte Beziehungen bestehen, macht Verf. noch Beobachtungen über periodische Erscheinungen im Auftreten der Haustorien und über den Einfluß von Flüssigkeiten und Radiumpräparaten auf die Haustorienbildung.

R. Harder.

Collins, E. J., Sex Segregation in the Bryophyta.

Journ. of Genetics. 1919. 8, 139—146. 1 Taf.

Verf. hat auf drei Wegen Protonemata von *Funaria hygrometrica* (die monözisch ist) gewonnen: 1. in normaler Weise aus Sporen; 2. durch Regeneration aus Antheridien; 3. ebenfalls durch Regeneration aus »Perigonblättern«. Sie wurden zunächst in Marchals Nährlösung aufgezogen, dann auf Erde übertragen und bildeten bald ausgiebig belätterte Stämmchen. Auffallenderweise traten nun nur in Kultur 1

Sporogone auf, hier waren also Antheridien und Archegonien gebildet worden; in Kultur 2 und 3 entstand dagegen kein Sporogon; diese Kulturen enthielten nur Antheridien tragende Stämmchen. Verf. schließt daraus, daß die Antheridien und Perigonblätter, aus denen die Kulturen 2 und 3 gewonnen worden sind, bei *Funaria* geschlechtlich determiniert sind. Es wäre also bei diesem Moos im Soma, und zwar in der Haplophase, eine Geschlechtertrennung anzunehmen, die ihrem Wesen nach der bei der Reduktionsteilung stattfindenden, wie sie bei diözischen Moosen vorkommt, gleichzusetzen wäre. Verf. konstruiert sich auf diese Weise Übergänge von den monözischen zu den diözischen Moosen, indem er annimmt, daß bei ersteren die im Soma vor sich gehende, nicht an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebundene Geschlechtertrennung bei den diözischen Moosen einfach bis zur Sporogenese zurückverschoben ist.

Die Ergebnisse stehen in diametralem Gegensatz zu denen, die Correns in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über »Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtlicher Pflanzen« (diese Zeitschrift, 1920, 12, 40—60) erhalten hat. Letztere zeigen zum mindesten, daß aus Antheridien und Archegonien monözische *Funaria*-pflänzchen gewonnen werden können. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Resultate von Collins, der seine Versuche anscheinend nicht wiederholt hat, ein Zufallsergebnis sind, bedingt durch gewisse, die Bildung der männlichen Sexualorgane fördernde Außenfaktoren.

H. Kniep.

Bolte, Elisabeth, Über die Wirkung von Licht und Kohlensäure auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmzellen.

Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsheim). 1920. 59, 287—324.

Die Abhängigkeit der Beweglichkeit niederer Organismen vom Vorhandensein des Lichts, die von Engelmann zuerst bei Purpurbakterien gefunden und als Photokinesis bezeichnet wurde, hat Verf.n für zahlreiche andere Organismen, namentlich Flagellaten, festgestellt. Es hat sich bei den Untersuchungen gezeigt, daß nicht nur die für die Purpurbakterien charakteristische positive Photokinesis vorkommt, sondern auch negative, also ein Zurruhekommen im Licht und Beweglichkeit (Schwärmen) im Dunkeln. Das wurde z. B. bei *Haematococcus*, *Chlamydomonas tingens*, *Ulothrix utilissima* u. a. beobachtet. Positive Photokinesis ist allerdings häufiger. Sie kommt vor z. B. bei *Chlamydomonas variabilis*, *Carteria ovata*, *Euglena gracilis*, *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Volvox*. Als dritte Kategorie zählt Verf.n eine größere Anzahl photokinetisch

indifferenter Schwärmer auf (*Euglena »Hyalina«*, *Eugl. proxima*, *Polytoma uvella*, *Chilomonas curvata* u. a.). — Die positive Photokinesis (Dunkelstarre) unterscheidet sich insofern von der negativen (Lichtstarre), als bei ersterer die Geißeln erhalten bleiben und die Bewegung durch Beleuchtung leicht wiedererzeugt werden kann, während sie bei letzterer abgeworfen werden.

Obgleich bei positiv photokinetischen Organismen ein gewisser Parallelismus besteht zwischen der Menge aufgespeicherter Kohlehydrate und der Zeit, die im Dunkeln bis zum Einstellen des Schwärmens vergeht, so ließ sich doch keine einfache Beziehung zwischen Assimilatmenge und Eintreten der Dunkelstarre feststellen. Durch Fütterung mit organischen Substanzen konnte wenigstens die Dunkelstarre nicht hinausgeschoben werden.

Sehr auffallend war der Einfluß der CO_2 -Tension auf die Starrezustände. Bei einer großen Anzahl von Organismen ließ sich bei Kohlensäureentzug das Aufhören der Beweglichkeit feststellen (positive Chemokinesis). Z. T. mag dieser Einfluß auf den H-Ionen beruhen; wenigstens zeigte sich, daß bei *Euglena hyalina* ein Ersatz der Kohlensäure durch andere Säuren möglich war. In den meisten anderen Fällen handelt es sich jedoch offenbar um eine spezifische Wirkung, die sich auch nicht mit der assimilatorischen Funktion der CO_2 decken muß. Das beweist wenigstens das Verhalten der (grünen) *Euglena proxima*, die im Licht wie im Dunkeln bei CO_2 -Entzug nach drei bis vier Tagen, sonst erst nach acht Tagen starr wurde, und bei der auch im Dunkeln nach Wiedzutritt der CO_2 die Beweglichkeit wieder hervorgerufen werden konnte.

H. Kniep.

Florin, R., Zur Kenntnis der Fertilität und partiellen Sterilität des Pollens bei Apfel- und Birnensorten.

Acta horti Bergiani. 7. No. 1. 39 pp. 1 Taf.

In den letzten Jahren ist viel über die Ursachen der Sterilität bei Hybriden bekannt geworden, und morphologische sowie physiologische Daten wurden aufgefunden, die schon jetzt zeigen, mit welchen komplexen Problemen wir es dabei zu tun haben. Verf. hat sich im Gegensatz dazu nur die Aufgabe gestellt, für eine größere Zahl schwedischer Apfel- und Birnensorten, die natürlich auch sämtlich Bastarde sind, den Grad der Sterilität und auch diesen allein für die Pollenkörner klarzustellen.

Die 102 ausgewählten Apfelsorten besaßen im allgemeinen gut keimenden Pollen. Wenn einige Kulturen, z. B. beim »Gelben Gravensteiner«, »Roten Gravensteiner« usw. völlige Sterilität zeigten, so bewiesen

doch andere derselben Sorte, daß es sich hier nur um eine Zufälligkeit gehandelt hatte. Instrukтив sind aber die Tabellen, aus denen hervorgeht, wie different doch die Keimungsprozente der einzelnen Rassen sind. 23,5% der Sorten besaßen nur ein Keimungsvermögen von 0—30% der ausgesäten Körner, 12,7% ein solches von 31—70%, während bei 63,8% endlich 71—100% auskeimten.

Von Birnensorten wurden nur 14 geprüft. Die Keimung war entschieden schlechter als bei den untersuchten Äpfeln: 9 Rassen (64,3%) hatten nämlich nur ein Keimungsvermögen von 0—30%, 2 Rassen (14,3%) ein solches von 31—70%, und nur 3 (= 21,4%) ein solches von 71—100%.

Für die Praxis muß es natürlich wichtig sein, die Sorten zu kennen, die man mit Vorteil als »Pollengeber« verwenden kann. Daher werden schwedische Pomologen die vom Verf. aufgestellten Listen mit Nutzen einsehen können. Für die theoretische Wissenschaft können aber die Funde des Verf.s Ausgangspunkte für die Fragestellungen werden, warum der Pollen nicht mehr auszukeimen vermag. Verf. beabsichtigt, die karyologischen Probleme selbst anzugreifen und weist noch besonders darauf hin, daß in der Tat bis jetzt weder für den Apfel noch für die Birne irgendwelche Studien über die Pollenentwicklung und die dabei zu findenden Abnormitäten vorliegen.

Von den übrigen Daten des Verf.s sei noch hervorgehoben, daß einzelne Rassen eine besonders große Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen niedere Temperaturen besitzen. So waren bei dem »Boikenapfel« noch bei $-17,4^{\circ}\text{C}$ 75% der Körner keimfähig. Frühjahrsnachtsfröste werden bei solchen kältefesten Sorten also weniger schaden, als man das meist denkt.

G. Tischler.





Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Transpiration der Pflanzen

Von

Dr. Alfred Burgerstein

a. o. Professor an der Universität in Wien

Erster Teil

(X, 283 S., gr. 8^o.) 1904. Mk 15.—

Inhalt: 1. Begriffsbestimmung. 2. Untersuchungsmethoden. 3. Beziehungen des Blattbaues. 4. Einfluß äußerer Bedingungen auf die Ausbildung des Mesophylls. 5. Transpirationsverhältnisse korrelativer Blätter. 6. Orchideenteile, Gramineenähren, Laubfall. 7. Periderm, Lentizellen. 8. Blüten, Früchte, Samen, Knollen. 9. Kryptogamen. 10. Licht im allgemeinen. 11. Lichtstrahlen bestimmter Brechbarkeit. 12. Luftkohlendioxid, 13. Lufttemperatur. 14. Luftfeuchtigkeit; Wasserabgabe im dunstgesättigten Raum. 15. Luftbewegung, Erschütterungen. 16. Luftdruck. 17. Ätherische Öle, Ätherwirkung. 18. Wassergehalt und Temperatur des Bodens. 19. Chemische Stoffe. 20. Mykorrhiza. 21. Periodizität. 22. Bilanz zwischen Wasserverbrauch und Regenmenge. Absolute Transpirationsgrößen. 23. Tote Pflanzenteile. 24. Transpirationsverhältnisse im feuchtwarmen Tropengebiet. 25. Arktisches Gebiet. 26. Guttation; Hydathoden. 27. Schutz Einrichtungen. 28. Förderungsmittel der Transpiration. 29. Bedeutung der Transpiration für den Transport der Nährstoffe. 30. Kompilatorisches.

Zweiter Teil: (Ergänzungsband)

Mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien
aus der Erbschaft Czermak

(VIII, 264 S., gr. 8^o.) 1920. Mk 35.—

Inhalt: 1. Begriffsbestimmung. 2. Untersuchungsmethoden der Transpiration. 3. Neuere Methoden zur Orientierung über Spaltöffnungsweiten. 4. Potometer und Atmometer. 5. Physik der Tr. 6. Einfluß äußerer und innerer Faktoren auf den Grad der stomatalen Apertur. 7. Einfluß äußerer Faktoren auf die Ausbildung und Zahl der Stomata. Eigentümlichkeiten der Spaltöffnungsverteilung. 8. Tr.-Verhältnisse korrelativer Blätter. 9. Transpiration von Blüten. 10.-15. Einfluß des Lichtes, der Lufttemperatur, des Luftfeuchtigkeitsgrades, der Luftbewegung, der Höhenlage, des Bodenwassergehaltes auf die Tr. 16. Einfluß chemischer Stoffe auf die Tr. 17. Transpirationsgrößen verschiedener Pflanzentypen. 18. Tr.-Bestimmungen in verschiedenen Jahres- und Tageszeiten. 19.-20. Tr.-Verhältnisse im Mediterrangebiete und im feuchtwarmen Tropengebiet. 21. Einfluß der Tr. auf die Blattbewegungen der Marantaceen. 22. Tr. begrannt und grannenloser Ähren. 23. Einfluß der Tr. auf die Fruchtkörperbildung von Pilzen. 24. Einfluß einer Pilzinfektion auf die Tr. der Nährpflanze. 25. Wasserverbrauch landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. 26. Das Welken der Pflanzen. 27. Diverses. 28. Guttation. 29. Schutz Einrichtungen zur Herabsetzung der Tr. und zur Wasserversorgung und Wasserspeicherung. 30. Die Transpiration, angeblich ein notwendiges Übel. 31. Förderungsmittel der Tr. 32. Kompilatorisches. Literaturnachweise.

Der im Jahre 1904 erschienene erste Teil ist eine grundlegende Abhandlung über „Die Transpiration der Pflanzen“. Er enthält in übersichtlicher Form und mit eingehenden kritischen Zusätzen eine Zusammenstellung von Untersuchungsmethoden und vieler Versuchsergebnisse über Transpiration und mancher mit derselben in engerem Zusammenhange stehenden Erscheinungen.

Seither ist die Transpirationsliteratur ganz bedeutend angewachsen, und dieser Tatsache verdankt der vorliegende Ergänzungsband als Supplement der Transpirationsmonographie seine Entstehung. Er berichtet in zusammenfassender Darstellung über nahezu 500 Veröffentlichungen (bis anfangs 1920, einschließlich der englischen und amerikanischen) und erfüllt somit den Zweck, über schon Vorhandenes zu orientieren, aber darüber hinaus bei Botanikern auf dem so vielseitigen und interessanten Gebiete der pflanzlichen Transpiration Neues anzuregen.

Soeben erschien:

Mazedonien

Erlebnisse und Beobachtungen
eines Naturforschers
im Gefolge des deutschen Heeres

Von

Dr. Franz Doflein

o. ö. Professor der Zoologie an der Universität Breslau

Mit 270 Abbildungen im Text und 4 farbigen und 12 schwarzen Tafeln

(XVI, 592 S. gr. 8^o) 1921.

Mk 105.—, geb. Mk 120.—

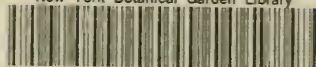
Das Buch enthält Erlebnisse und Forschungen eines Zoologen welcher während des Weltkrieges im Gefolge des deutschen Heeres, in Mazedonien arbeitete. Es bringt Beiträge zur Erforschung des vor dem Kriege wissenschaftlich fast unbekanntes Landes.

In dem Buch wird eine Schilderung der Landschaft in den verschiedenen Gegenden Mazedoniens gegeben. Expeditionen in die Alpen Mazedoniens werden beschrieben; besondere Kapitel bringen Untersuchungen über die Seen, aus den Darstellungen ergeben sich Schlüsse auf die Kräfte, welche die Oberflächengestaltung des Landes bedingen. Es schließen sich Schilderungen der Gewohnheiten der vielen Völker an, welche das Land bewohnen, ihrer Wohnstätten, ihrer Trachten und Sitten. Die malerischen Städte und Dörfer des Landes, der Ackerbau und seine Bedingungen, Handel und Wandel und Gewerbe finden ihre Darstellung.

In besonderen Kapiteln wird die eigenartige Tier- und Pflanzenwelt des Landes geschildert. Das Buch gibt also **ein Gesamtbild des Landes**, seines Aufbaues, seiner Natur, seiner Siedelungen und Bevölkerung.

Die Kriegseignisse spielen in dem Buch nur insofern eine Rolle, als von den Leistungen unserer Truppen bei der Überwindung der Schwierigkeiten, welche die Natur des Landes mit sich brachte, die Rede ist.

New York Botanical Garden Library



3 5185 00280 1056

